

УДК: 581.522+581.84

И. И. Стрельников**СВЯЗЬ ПОТЕНЦИАЛА АККЛИМАТИЗАЦИИ ВИДОВ РОДА *FICUS* L. С ПЛАСТИЧНОСТЬЮ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНОК**

Фенотипическая изменчивость является одной из центральных тем экологии растений и требует дальнейшего развития. В работе проведена оценка связи успешности акклиматизации 15 видов рода *Ficus* L. с различиями в анатомическом строении их теневых и световых листьев. Установлено, что амплитуда пластичности негативно связана с приспособительным потенциалом растений в большинстве случаев. Наиболее вероятно, что наблюдаемая анатомическая изменчивость является пассивной и не имеет адаптивного значения. Взаимное изменение размеров столбчатого мезофилла и адаксиального эпидермиса может положительно влиять на эффективность поглощения световой энергии листом в вариабельной среде.

Ключевые слова: *Ficus* L., фенотипическая изменчивость, акклиматизация.

Введение. Фенотипическая пластичность – это способность организма изменять свою физиологию, морфологию или направление развития в ответ на изменение окружающей среды. Способность к формированию вариабельного фенотипа является важным механизмом, благодаря которому растение может подстраиваться под гетерогенность среды [1, 2]. В связи с этим адаптивная изменчивость играет главенствующую роль, как в экологическом распространении организма, так и в его эволюционной специализации [3]. В последние десятилетия проблематика фенотипической изменчивости заняла одну из центральных позиций в экологии растений. Изучения значимой пластичности планируются с целью тестирования генотипов в диапазоне естественно встречающейся вариации факторов. Целью таких исследований является выделение качеств растительного организма значимых для функционирования в данной градации условий, а следовательно значимых для устойчивости организма [4].

Среди актуальных задач в рамках концепции фенотипической изменчивости выделяется необходимость разработки системы взглядов, в рамках которой будет возможным провести классификацию разных типов пластических ответов [5]. Подчеркивается важность определения лимитов потенциального адаптивного эффекта от вариабельности фенотипа [3, 6, 7]. Интерес вызывают исследования на базе ботанических садов, в условиях которых, появляется возможность исследовать экологическую пластичность растений разного географического происхождения в рамках одинакового комплекса факторов [8, 9].

С учетом вышесказанного, основной целью работы стало изучение связи между адаптивным потенциалом и изменчивостью анатомического строения листовых пластинок в разных условиях освещенности представителей рода *Ficus* L. Фактор доступности световой энергии выбран, как наиболее значимый параметр, детерминирующий пластические реакции у растений тропической зоны. Специфика адаптаций таких растений заключается в том, что они достигают верхнего, освещенного яруса леса, только после длительного пребывания под пологом, где освещенность формируется из чередующихся во времени просветов между кронами взрослых деревьев. Подобная гетерогенность условий в течение жизненного цикла растений дает повод предположить наличие у них высокой физиологической и морфологической пластичности [10]. В пределах рода *Ficus* наблюдается широкий спектр пластических реакций разной амплитуды, связанных с абиотическими факторами среды [8]. Многие виды проявляют высокую успешность акклиматизации в условиях защищенного грунта [11]. Род имеет пантропическое распространение, что обуславливает высокую вариабельность условий, из которых происходят отдельные виды [12]. Все это делает представителей рода *Ficus* удобными модельными организмами для изучения связи фенотипической изменчивости с устойчивостью растений.

Для достижения поставленной цели запланировано решение следующих задач: оценить связи амплитуд изменчивости отдельных анатомических структур с показателями устойчивости растений. Определить возможные функциональные основы таких связей. Выявить общие тенденции в пластичности разных анатомических элементов.

Материалы и методы. Работа проводилась на базе оранжерейного коллекционного фонда Донецкого ботанического сада. Объектами исследования стали 15 видов рода *Ficus*: *F. benjamina* L., *F. craterostoma* Warb. ex Mildbr., *F. cyathistipula* Warb., *F. elastica* Roxb. ex Hornem., *F. lyrata* Warb., *F. macrophylla* Roxb., *F. microcarpa* L., *F. natalensis* subsp. *leprieurii* (Miq.) C.C.Berg., *F. pumila* L., *F. religiosa* L., *F. rubiginosa* Desf. ex Vent., *F. sycomorus* L., *F. thonningii* Blume, *F. vallis-choudae* Delile, *F. watkinsiana* F.M. Bailey.

Показатели пластичности анатомического строения определяли на основе исследования поперечных срезов листовых пластинок. Для этого с каждого вида собирали по 6 листьев с затененных и освещенных

участков кроны. Из срединной части листовой пластинки между центральной жилкой и краем вырезали квадраты со стороной 5 мм, так, чтобы в секции не попадали крупные сосуды. Из полученного материала готовили постоянные микропрепараты. Руководствовались общими рекомендациями [13]. Использовали метод парафиновых блоков. Резку препаратов проводили с помощью санного микротомы. Толщина срезов составляла 7 и 15 мкм. С каждого листа отбирали по 2 препарата для дальнейшего исследования. Микрофотографии срезов листовых пластинок получали на микроскопе CZM 45M на увеличении 400х. Изображения анализировали в программной среде FIJI [14]. Фиксировали присутствие основных типов тканей, для палисадного мезофилла, дорзальной и вентральной гиподермы определяли количество слоев ткани. На каждом изображении случайным образом выбирали по три клетки каждого слоя каждого типа ткани в случае их наличия. Измеряли высоту и ширину отобранных клеток. Определяли толщину листа, слоев столбчатой и губчатой хлоренхимы, так же в трехкратной повторности. Пластичность каждого из параметров определяли, как отношения средних значений теневых листьев к световым.

Критерием устойчивости и адаптированности растений в условиях защищенного грунта считали показатель индекса успешности интродукции [9]. Согласно методике, интегральная оценка этого параметра производится на основе многолетних наблюдений с использованием балльных шкал. Индекс успешности интродукции рассчитывали по результатам фенологических наблюдений за растениями в период с 2001 по 2012 гг. Интервал между наблюдений составляла в среднем 7 дней. Методология учета фенологических событий основана на [15]. Для добавления дискретности в оценке параметра успешности интродукции, разделили все виды на три класса: с высокой, средней и низкой успешностью интродукции. В дальнейшем эти группы видов будут обозначаться как класс акклиматизации 1, 2 и 3 соответственно. Разделение проводили с помощью иерархического кластерного анализа. Количество выделяющихся групп определяли по индексу Тибширани [16]. Статистический анализ проводили в среде языка программирования R. Для получения показателей пластичности анатомических параметров сначала проводили тест Уэлча, для проверки значимости различий между теневыми и световыми листьями. В случае, если выборки значений параметров имели распределение отличное от нормального, проводили логарифмическую или Бокса-Кокса трансформации. Если вариации выборок отличались более, чем в 2 раза, их исключали из дальнейшего анализа. Для выявления связей между индексом успешности интродукции и показателями изменчивости применяли ранговую корреляцию Спирмена. Тестирование зависимости проявляемой пластичности от принадлежности к одному из классов акклиматизации проводили с помощью дисперсионного анализа. В некоторых случаях использовали тест Крускала-Уоллиса [17]. Апостериорный анализ включал тест Тьюки или тест Уилкса [17] с коррекцией р-значений [18].

Результаты и их обсуждение. На основании многолетних фенологических наблюдений установили показатели индекса успешности интродукции для отобранных видов. Получены следующие значения: *F. benjamina* – 60, *F. craterostoma* – 24, *F. cyathistipula* – 44, *F. elastica* – 33, *F. lyrata* – 27, *F. macrophylla* – 27, *F. microcarpa* – 27, *F. natalensis* – 37, *F. pumila* – 56, *F. religiosa* – 37, *F. rubiginosa* – 38, *F. sycomorus* – 26, *F. thonningii* – 17, *F. vallis-choudae* – 55, *F. watkinsiana* – 24. На основе этих данных провели кластерный анализ, который позволил выявить объединение видов в три различимых группы (рис. 1). На рис. 1 и далее приняты следующие сокращения: Benj – *F. benjamina*, Crat – *F. craterostoma*, Cya – *F. cyathistipula*, Elas – *F. elastica*, Lyr – *F. lyrata*, Mac – *F. macrophylla*, Micr – *F. microcarpa*, Nat – *F. natalensis*, Pum – *F. pumila*, Rel – *F. religiosa*, Rub – *F. rubiginosa*, Syc – *F. sycomorus*, Thon – *F. thonningii*, Val – *F. vallis-choudae*, Wat – *F. watkinsiana*.

Путем анализа цифровых микрофотографий установили размеры основных анатомических параметров. Для обозначения анатомических структур использованы следующие обозначения: a1, b1 – клетки первых слоев адаксиального эпидермиса и столбчатого мезофилла, соответственно; c1 – клетки губчатой паренхимы, d3 – клетки наружного слоя абаксиального эпидермиса, thick – толщина листа; a, b, c, d – толщина слоев адаксиального эпидермиса, столбчатого мезофилла, губчатого мезофилла, абаксиального эпидермиса, соответственно. Буквы h и w обозначают высоту и ширину клеток. Для дальнейшей обработки использовали только те показатели, которые наблюдались у всех изучаемых видов. В общую выборку не вошли размеры клеток вторых и последующих слоев обоих эпидермисов и палисадного мезофилла. Если различия между аналогичными параметрами теневых и световых листьев подтверждались статистически, то находили их отношения в долях единицы и принимали в качестве показателя пластичности. Иначе, считали, что изменчивость отсутствует, и задавали параметр единичным значением. Результаты первичной обработки представлены в табл. 1.

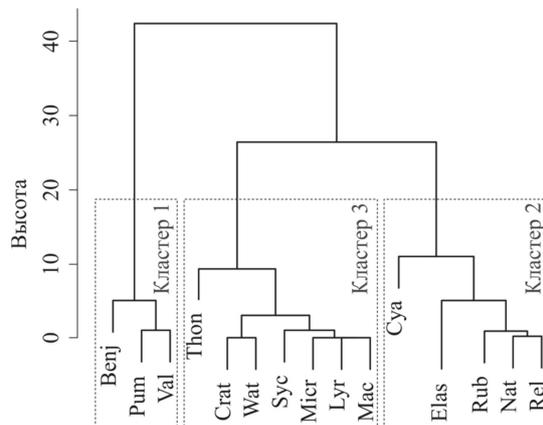


Рис. 1. Дендрограмма кластерного анализа исследованных видов по показателю успешности интродукции

Таблица 1

Отношение соответствующих анатомических параметров теневых и световых листьев

Вид	a1h	alw	b1h	b1w	cl	d3h	d3w	thick	a	b	c	d
Benj	1,19	1	1	1,25	1	1,42	1	1,09	1,13	1	1,13	1,24
Crat	1	1	0,71	1	0,84	1	1	0,81	1	0,60	0,80	1
Cya	1	1	0,81	1	нд*	0,88	1	1	1	0,90	1	1
Elas	1	1,16	0,82	нд	1,12	1	1,18	0,89	0,90	0,75	1	1
Lyr	1	1	0,62	1	0,82	1	1,24	0,74	0,83	0,62	0,70	1
Mac	1	1	0,76	1	0,87	1,32	1	0,76	0,78	0,78	0,67	1,45
Micr	1	1	0,91	1	1	1	1	0,91	1,09	0,87	0,83	1
Nat	1	0,90	0,82	1	1	1	1	0,94	1	0,78	1	1
Pum	1	1	0,61	нд	0,67	1	1	0,74	0,83	0,63	0,68	1
Rel	1	1	0,86	1	1	1	1	0,88	1	0,81	0,87	1
Rub	1	нд	1	нд	1	1	нд	1	1	0,88	0,75	1
Syc	1	нд	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Thon	1	1	0,84	1	1	1,53	1	0,75	0,86	0,78	0,67	1,38
Val	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Wat	0,81	0,87	1	0,85	нд	1	1	0,87	0,77	1	1	1

*нд – выборки значений признаков не удалось привести к нормальному распределению или их вариации существенно отличались

На первом этапе обработки данных проверяли наличие статистических связей между показателями успешности акклиматизации и различиями отдельных анатомических параметров теневых и световых листьев. Присутствие связей оценивали по показателю ранговой корреляции Спирмана. Формально, изменчивость толщины листа и толщины столбчатой паренхимы достоверно коррелируют с индексом успешности интродукции. Показатели корреляции составляют 0,48 и 0,54 с р-значениями 0,021 и 0,047, соответственно, при количестве наблюдений $n = 15$. Подобный анализ подпадает под определение множественного сравнения, следовательно, р-значения должны быть скорректированы. После применения теста уровня ложных открытий (FDR) [18], обнаружили, что ни одна из проверенных корреляций не является статистически значимой. Это может быть следствием, как малого размера выборки, так и большого количества единичных значений, т.е. отсутствия различий между теневыми и световыми листьями по некоторым параметрам.

На следующем этапе проверяли предположение о том, что наблюдаемая пластичность анатомических признаков может быть объяснена через принадлежность вида к одному из трех акклиматизационных классов. Использовали дисперсионный анализ, группирующим параметром выступало взаимодействие факторов класса акклиматизации и типа освещенности листьев. Зависимыми переменными были полные выборки анатомических параметров. Для оценки значимости различий между средними значениями групп использовали критерий достоверной разницы групповых средних Тьюки.

Результаты дисперсионного анализа зависимости толщины адаксиального эпидермиса от принадлежности к классу акклиматизации и условий освещения выявили значимые различия при $p < 0,05$. Количество степеней свободы ($Df = 5$, $F = 109$, $p < 2e-16$). Для выяснения источников различий провели апостериорный анализ. Результаты представлены на рис. 2.

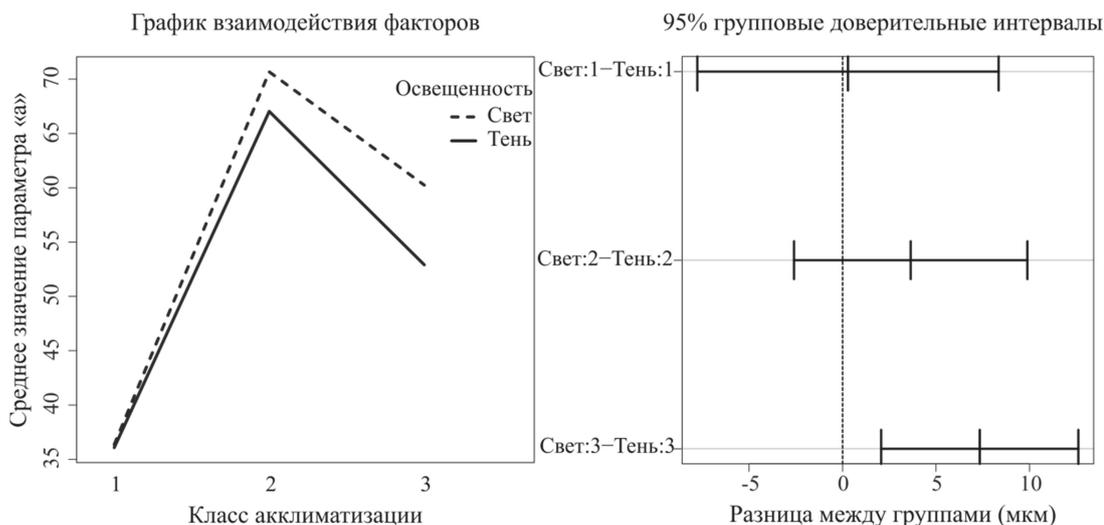


Рис. 2. Результаты апостериорной оценки дисперсионного анализа – график взаимодействия факторов и отображение критерия Тьюки

Согласно результатам тестов можно предположить тенденцию увеличения различий между теневыми и световыми листьями в направлении от 1 до 3 классов. При этом только разницу между типами освещенности третьего класса акклиматизации можно считать статистически значимой. Толщина адаксиального эпидермиса в среднем больше у световых листьев. Следует отметить, что абсолютные групповые значения не формируют линейной зависимости с показателями успешности интродукции. Возможно, толщина дорсального эпидермиса, сама по себе, в малой степени связана с адаптивными способностями интродуцентов. Тогда как изменение относительных размеров этих слоев у теневых и световых листьев может быть частью приспособительного ответа. Важной особенностью является увеличение пластичности менее акклиматизированных видов. Это противоречит общепринятым представлениям о преимуществе пластического ответа растительного организма.

Анализ различий в размерах клеток отдельных эпидермальных слоев не проводился. Обобщенные выборки первого и второго классов акклиматизации имели распределение существенно отличное от нормального. Подобрать подходящие параметры трансформации не удалось.

Оценка средних показателей толщины палисадной паренхимы в группах освещенность – класс акклиматизации подтвердила присутствие значимых при $p < 0.05$ различий ($Df = 5$, $F = 121$, $p < 2.2^{-16}$). Согласно апостериорному анализу, наибольшие отличия в разных условиях освещенности наблюдаются у второго и третьего классов акклиматизации. Для первого класса разница между группами находится на крайней границе достоверности при 95 % уровне значимости. Толщина палисадной ткани имеет тенденцию к увеличению у световых листьев по отношению к теневым, что может служить подтверждением развития гелиоморфности. Как и в предыдущем случае, связь между способностью к акклиматизации и абсолютными значениями толщины гистологического слоя имеет криволинейный характер.

Характер соотношений средних групповых значений высоты клеток первого слоя столбчатого мезофилла отличался от вышеописанных случаев. Исходные законы распределения выборок этого параметра отличались от нормального. Для соблюдения условий дисперсионного анализа все значения прологарифмировали по натуральному основанию. Подтверждено значимое влияние класса акклиматизации и уровня освещенности на высоту клеток ($Df = 5$, $F = 40.84$, $p < 2.2^{-16}$). Все три пары групп имеют достоверные отличия. Наиболее выраженная разница характерна для третьего класса, то есть для наименее акклиматизированных видов. В отличие от предыдущих случаев, абсолютные значения параметра почти линейно соотносятся с уменьшением адаптационного потенциала растений. Наблюдается тенденция к тому, что высота клеток, с наибольшей фотосинтетической активностью снижается по мере увеличения устойчивости вида. Следует отметить, что во всех классах акклиматизации присутствуют как светолюбивые, так и теневыносливые виды, что не позволяет объяснить наблюдаемые особенности филогенетическими предпочтениями к тому или иному уровню освещенности. Более вероятно, что в выделенных группах реализуются разные по эффективности стратегии захвата светового потока. Более длинные столбчатые клетки, предположительно, способны утилизировать большую часть поступающей солнечной радиации. В таком случае, преимущество может иметь рассредоточение зоны фотосинтеза в толще листа. Еще одним объяснением может быть приспособленность видов в группах к поглощению преимущественно прямой или рассеянной солнечной радиации. В условиях оранжерейного комплекса преобладает рассеянный свет. Если растения с относительно короткими клетками столбчатой паренхимы могут более эффективно использовать такое освещение, то они должны иметь экологические преимущества перед видами с более длинными столбчатыми клетками. Это предположение косвенно подтверждается оптическими свойствами палисадной хлоренхимы. В столбчатой ткани, площадь клеточных стенок параллельных поверхности листа существенно уступает площади перпендикулярных стенок. В таких условиях, чем ближе направление луча к направлению длинной оси клетки, тем меньше вероятность его рассеивания и поглощения целлюлозными оболочками или апопластом. Из этого следует, что в условиях диффузного света, более короткие клетки предпочтительнее. С удлинением палисадных клеток, разница между площадями продольных и поперечных стенок возрастает, как следствие понижается и потенциальная доля утилизируемой радиации. Эта гипотеза требует дополнительного экспериментального подтверждения.

Для теневых листьев может быть характерным выраженное развитие защитных и запасающих тканей [7, 10]. Это предположение не подтвердилось для адаксиального эпидермиса. Но, отчасти, верно для абаксиальных покровов. Выборки значений параметра имели отличное от нормального распределение. Это свойство не удалось изменить применением трансформаций. В результате для анализа использовали непараметрические методы. Присутствие влияния взаимодействия факторов определяли с помощью теста Крускала-Уоллиса. Установили, что между группами видов по освещенности – классу акклиматизации имеются значимые различия: p -значение $< 2.2^{-16}$, количество классов равно 6, количество наблюдений $n = 1080$. Различия между интересующими парами групп проверяли тестом Уилкса с последующей коррекцией p -значений. График различий между медианными значениями групп представлен на рис. 3.

Анализ показал, что значимо отличаются только теневые и световые листья третьего класса акклиматизации: р-значение равно 0.003 при $n = 432$. В отличие от предыдущих случаев, параметр был больше у теневых листьев. Это подтверждает предположение о том, что у листьев с меньшей фотосинтетической активностью увеличивается доля защитных структур. Различия наблюдаются только у наименее устойчивых видов. Можно предположить, что некоторые факторы в условиях выращивания являются медиаторами такой изменчивости, но сама изменчивость не является выгодной.

Схема постановки опыта позволяет оценить различия между отношениями анатомических параметров. Наибольший интерес могут представлять взаимные пропорции разных функциональных групп. На первом этапе проверили отличия между теневыми и световыми листьями трех классов акклиматизации по соотношению толщин суммы эпидермальных слоев и суммы фотосинтезирующих паренхим. Результаты дисперсионного анализа не подтвердили предположение о различиях групповых средних. Значимые при $p < 0.05$ результаты получены для комбинации параметров «b/a» ($Df = 5$, $F = 4.72$, $p = 0.0003$). Характер взаимодействия соотношения параметров определяли методами апостериорных оценок – рис. 4.

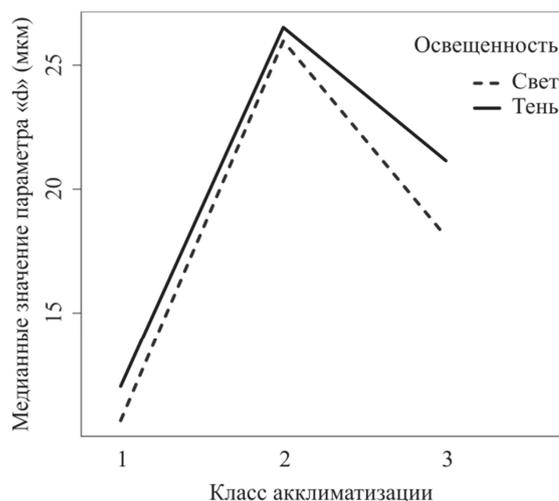


Рис. 3. Групповые медианные значения параметра «d», световых и теневых листьев в разных классах акклиматизации

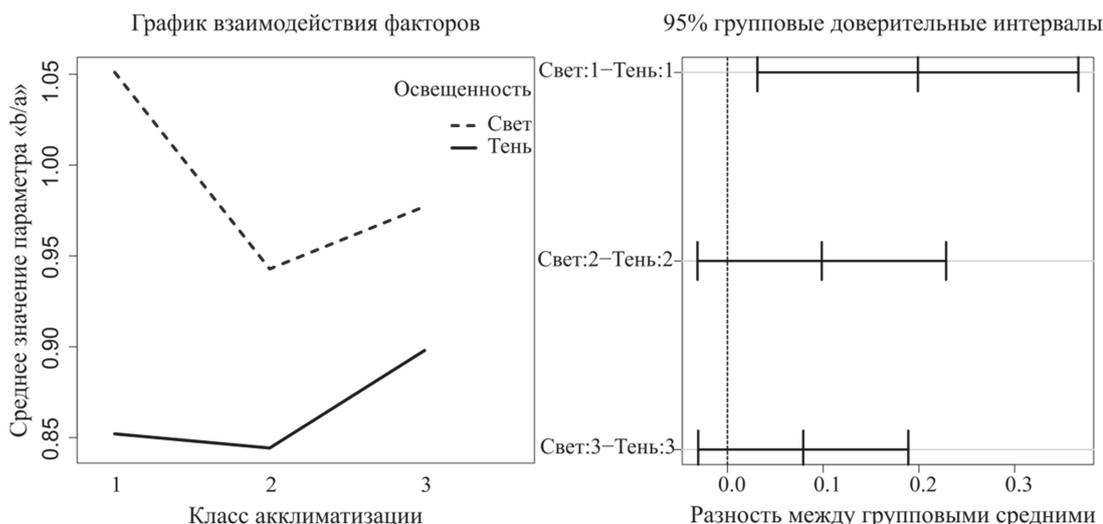


Рис. 4. Результаты апостериорной оценки дисперсионного анализа – график взаимодействия факторов и отображение критерия Тьюки

Значимые различия обнаружены только между теневыми и световыми листьями первого класса акклиматизации. Соотношение этих параметров, является единственным признаком из рассмотренных, который был больше у акклиматизированных видов. Следует отметить, что предыдущие тесты, в которых параметры рассматривались по-отдельности, не выявили разницы в первом классе растений. Соотношение возрастает у световых листьев, то есть доля фотосинтезирующей ткани прирастает относительно толщины эпидермального слоя. Можно предположить, что у более адаптированных видов происходит функциональный сдвиг в сторону продуктивности за счет снижения защитных качеств. Но отсутствие различий при индивидуальном рассмотрении параметров скорее свидетельствует о присутствии некоторой функциональной связи между ними. Согласно [19] у большинства растений клетки адаксиального эпидермиса, в той или иной степени, выполняют функцию фокусировки света и оттого особенности их развития оказывают значительное воздействие на фотосинтетическую активность листа. Выше отмечалось, что в условиях оранжереи преобладает рассеянная солнечная радиация. Возможно, способность видов приспосабливаться к действию этого фактора, может вносить вклад в успешность акклиматизации.

Обнаружены значимые различия при сравнении групповых средних соотношения суммы фотосинтезирующих тканей и абаксиального эпидермиса. Выборки параметра «d» в группах не удовлетворяют

требованиям дисперсионного анализа, поэтому использовали тест Крускала-Уоллиса, разница между группами подтвердилась с p -значением = $3.2 \cdot 10^{-5}$ при количестве классов равном 6 и количестве наблюдений $n = 1080$. Графическое отображение медиан по классам и типам освещенности представлено на рис. 5.

Значимые различия между парами освещенные – теневые листья выявлены только для третьего класса акклиматизации. Скорректированное p -значение теста Уилкса составило 0.002 при количестве наблюдений $n = 432$. Сдвиг распределения равен 4.1, то есть толщина абаксиального эпидермиса относится к толщине фотосинтезирующих слоев, как 1/10 у теневых листьев и как 1/14 у световых. Обнаруженные различия согласуются с результатами анализов индивидуальных параметров: столбчатая паренхима увеличивается у световых листьев, а вентральный эпидермис у теневых.

В ходе исследования не обнаружены значимые различия между группами световых и теневых листьев по отношению отдельных параметров к толщине листа. Наиболее вероятно, что такой результат свидетельствует не об отсутствии различий, а о нестабильности показателя, так как выборки имели высокую вариацию.

Гистологический анализ листовых пластинок показал, что в большинстве случаев пластический ответ на интенсивность освещения наблюдается у менее акклиматизированных видов. Обнаруженная тенденция не укладывается в классические представления об экологическом преимуществе варибельных ответов. Объяснение может быть дано с позиций концепции затрат на изменчивость [20]. Базовая гомогенность признаков, в пределах особи, происходит из однозначности наследственной информации. Отклонение от однородности приводит к затратам энергии, но выгодно в варибельной среде. В результате амплитуда изменчивости контролируется противоположно направленными мотивами затраты и прибыли энергии. В случае, когда реализуемая пластичность по тем или иным причинам не адекватна комплексу условий, потери на ее обеспечение не компенсируются. Как результат, такая маладаптивная пластичность снижает общий виталитет организма. Второе правдоподобное объяснение вытекает из рассматриваемого явления изменчивости, как суммы активной и пассивной пластичности. Согласно [21] наблюдаемое варьирование параметров организма в ответ на действие разных уровней фактора, может быть следствием, как целенаправленной адаптивной реакции, так и недостаточного или избыточного развития подсистем вследствие разных уровней доступной энергии или веществ. В рамках данной концепции, наблюдаемая высокая пластичность у менее адаптированных видов рода *Ficus* может быть следствием превалирования процессов пассивной изменчивости. Это предположение подтверждается уменьшением размеров гистологических элементов теневых листьев у плохо акклиматизированных растений. Наиболее вероятно, имеющиеся уровни освещения недостаточны для полного развития таких видов. В результате, наблюдается вариация признаков между типами листьев, которая не является следствием адаптивных изменений и оттого не повышает жизнеспособность растений. Низкая пластичность более акклиматизированных видов, в этом случае, возникает вследствие взаимной компенсации активного и пассивного типов изменчивости.

Выводы. Изменчивость анатомического строения листовых пластинок имеет статистически значимую связь со способностью изученных видов акклиматизироваться в несвойственных условиях. Зависимости между приспособительным потенциалом и изменчивостью анатомических структур теневых и световых листьев обнаружены только при сравнении групп видов по способности к акклиматизации, но не на индивидуальном уровне. В большинстве установленных зависимостей, амплитуда пластического ответа имела отрицательную связь с успешностью акклиматизации. Наиболее вероятно, что у представителей рода *Ficus* L. в условиях интродукции, основная доля наблюдаемой анатомической варибельности по отношению к фактору освещенности носит характер пассивной изменчивости, и контролируется доступностью ресурсов. В этом случае способность растений формировать статический фенотип в критических условиях, может рассматриваться, как положительное явление. Амплитуда вариации соотношения размеров клеток столбчатого мезофилла и абаксиального эпидермиса имеет прямую связь с приспособительным потенциалом видов. Вероятно, что через взаимную изменчивость этих двух структур устойчивые растения способны оптимизировать поглощение света при разных уровнях его доступности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Coleman J. S. Interpreting phenotypic variation in plants / J. S. Coleman, K. D. McConnaughay, D. D. Ackerly // Trends in ecology & evolution. – 1994. – Vol. 9(5). – P. 187–191.

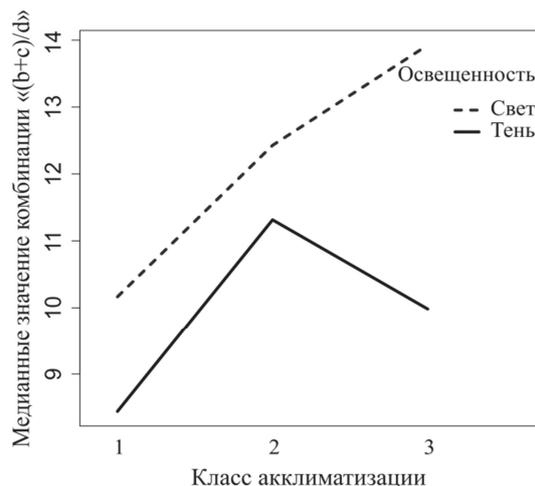


Рис. 5. Групові медіанні значення вираження параметра «(b+c)/d», світлових і теневих листків в різних класах акліматизації

2. González A. V. Morphological plasticity in response to shading in three *Convolvulus* species of different ecological breadth / A. V. González, E. Gianoli // *Acta Oecologica*. – 2004. – Vol. 26(3). – P. 185–190.
3. Sultan S. E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development / S. E. Sultan // *Evolution and Development*. – 2003. – Vol. 5(1). – P. 25–33.
4. Givnish T. J. Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants / T. J. Givnish // *Evolutionary Ecology*. – 2002. – Vol. 16. – P. 213–242.
5. Grime J. P. The role of plasticity in resource capture by plants / J. P. Grime, J. M. L. Mackey // *Evolutionary Ecology*. – 2002. – Vol. 16. – P. 299–307.
6. Hendry A. P. Costs and limits of phenotypic plasticity / A. P. Hendry, M. T. Kinnison, T. J. Dewitt // *TREE*. – 1998. – Vol. 5347(97). – P. 77–81.
7. Oguchi R. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees / R. Oguchi, K. Hikosaka, T. Hirose // *Plant, Cell Environ.* – 2005. – Vol. 28, No 7. – P. 916–927.
8. Glukhov A. Z. Lamina shape variability in species of the genus *Ficus* L. in different ecological conditions / A. Z. Glukhov, I. I. Strel'nikov // *Contemp. Probl. Ecol.* – 2014. – Vol. 7, No 2. – P. 210–220.
9. Горницкая И. П. Итоги интродукции тропических и субтропических растений в Донецком ботаническом саду НАН Украины / И. П. Горницкая, Л. П. Ткачук. – Донецк: Донбасс, 1999. – 288 с.
10. Strauss-Debenedetti S. Plasticity and acclimation to light in tropical *Moraceae* of different successional positions / S. Strauss-Debenedetti, F. A. Bazzaz // *Oecologia*. – 1991. – Vol. 87. – P. 377–387.
11. Глухов А. З. Фитонцидная эффективность и морфометрическая изменчивость видов рода *Ficus* L. / А. З. Глухов, И. И. Стрельников // *Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону*. – 2012. – № 13. – С. 37–48.
12. Synopsis of the genus *Ficus* L. (*Moraceae*) in India / L. B. Chaudhary, J. V. Sudhakar, A. Kumar et al. // *Taiwania*. – 2012. – Vol. 57(2). – P. 193–216.
13. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р. П. Барыкина, Т. Д. Веселова, А. Г. Девятков и др. – Москва: Издательство МГУ, 2004. – 312 с.
14. Fiji: an open-source platform for biological-image analysis / J. Schindelin, I. Arganda-Carreras, E. Frise et al. // *Nature Methods*. – 2012. – Vol. 9(7). – P. 676–682
15. Александрова М. С. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР / М. С. Александрова, Н. Е. Булыгин, В. Н. Ворошилов. – М.: ГБС АН СССР, 1975. – 28 с.
16. Tibshirani R. Estimating the number of clusters in a data set via the gap statistic / R. Tibshirani, G. Walther, T. Hastie // *J. R. Stat. Soc. Ser. B (Statistical Methodol.)*. – 2001. – Vol. 63, No 2. – P. 411–423.
17. Mixed effects models and extensions in ecology with R. / A. F. Zuur et al. – New York.: Springer New York, 2009. – 574 p.
18. Benjamini Y. Discovering the false discovery rate / Y. Benjamini // *J. R. Stat. Soc. Ser. B (Statistical Methodol.)*. – 2010. – Vol. 72, No 4. – P. 405–416.
19. Vogelmann T. C. Focusing of light by leaf epidermal cells / T. C. Vogelmann, J. F. Bornman, D. J. Yates // *Physiol. Plant*. – 1996. – Vol. 98, No 1. – P. 43–56.
20. Valladares F. Ecological limits to plant phenotypic plasticity / F. Valladares, E. Gianoli, J. M. Gómez // *The New phytologist*. – 2007. – Vol. 176(4). – P. 749–63.
21. Grassein F. Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species / F. Grassein, I. Till-Bottraud, S. Lavorel // *Annals of botany*. – 2010. – Vol. 106(4). – P. 637–645.

Поступила в редакцію 28.05.2014 г.

РЕЗЮМЕ

Фенотипічна мінливість є однією з центральних тем екології рослин та потребує подальшого розвитку. У роботі проведено оцінку зв'язку успіху акліматизації 15 видів роду *Ficus* L. з відмінностями у анатомічній будові їх тінювих та світлових листків. Встановлено, що амплітуда пластичності негативно пов'язана з потенціалом пристосування рослин у більшості випадків. Найімовірніше анатомічна мінливість, що спостерігається, є пасивною і не має адаптивного значення. Взаємне змінення розмірів стовпчастого мезофілу й адаксіального епідермісу може позитивно впливати на ефективність поглинання світлової енергії листом у варіабельному середовищі.

Ключові слова: *Ficus* L., фенотипічна мінливість, акліматизація.

SUMMARY

The phenotypic plasticity is one of plant ecology central themes. It requires further development. An estimation of connection between acclimatization successes of 15 *Ficus* L. species and differences in anatomical construction of their sun and shade leaves was performed in this work. It was evaluated that plasticity amplitudes are connected negatively with adaptive potentials in most cases. It is most likely that observed anatomical variability is passive and it has not adaptive value. Reciprocal resizing of palisade mesophyll and adaxial epidermis can have a positive influence on effectiveness of a light energy capture by leaf in the variable environment.

Keywords: *Ficus* L., phenotypic changeability, acclimatization.