



УДК 582.682.1:581.144.3:581.526.5+727.64

СПІВВІДНОШЕННЯ ПЛОЩІ ЛИСТКІВ ТА ЗЕЛЕНИХ СТЕБЕЛ І СТУПІНЬ РЕДУКЦІЇ ЛИСТКІВ У СУКУЛЕНТНИХ РОСЛИН РОДУ *EUPHORBIA* L. (*EUPHORBACEAE* JUSS.)

СЕРГІЙ О. КАЛАШНИК

Анотація. Визначено відношення площі листків до площі зелених фотосинтезуючих стебел модельних рослин 23 видів роду *Euphorbia*. За співвідношенням площі поверхні листків до площі зелених фотосинтезуючих стебел досліджувані об'єкти розділено на три групи: у першій площа листків більш ніж удвічі переважає над площею зелених стебел, у другій площа листків та площа зелених стебел відрізняються менш ніж удвічі, у третій площа зелених стебел більш ніж удвічі переважає над площею листків. Встановлено зв'язок даних груп із ступенем аридності територій природного зростання досліджуваних рослин. Доведено, що розподіл рослин аридних територій на групи за співвідношенням площі листків до площі зелених стебел є більш об'єктивним для морфологічної характеристики сукулентно-стеблових представників роду *Euphorbia* з огляду на їх екологічну приуроченість, ніж проста констатація наявності чи відсутності листків та фотосинтетичної активності стебел.

Ключові слова: *Euphorbia*, пристосування, асиміляційні органи, аридні території

Київський національний університет імені Тараса Шевченка, ННЦ «Інститут біології», Ботанічний сад ім. акад. О.В. Фоміна, Сектор інтродукції тропічних та субтропічних рослин, вул. Симона Петлюри, 1, м. Київ, 01032, Україна; kalashniks@ukr.net

Вступ

Існування рослин в умовах посушливого клімату невід'ємно пов'язане із численними ксероморфними пристосуваннями, що дозволяють економно та раціонально використовувати ресурси середовища (Бутник *и др.* 1991). Зазвичай кількість таких пристосувань та ступінь їх прояву напряму залежать від ступеню аридності територій зростання даних рослин. Тобто, чим більший дефіцит вологи, тим більше ксероморфних ознак будуть властиві рослинам, що пристосувались для зростання в даному середовищі. Одним із таких пристосувань є редукція листової пластинки, що дозволяє скоротити площу випаровування вологи із поверхні рослини (VON WILLERT *et al.* 1992).

Перспективною для досліджень у

напряму екологічної морфології є колекція сукулентних рослин Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна. Сукулентні рослини роду *Euphorbia* L. є представниками аридних та напіваридних територій і характеризуються наявністю значної кількості різноманітних пристосувань до зростання в умовах високих температур, сонячної інсоляції та дефіциту вологи як у повітрі так і в ґрунті. (Гайдаржи *та ін.* 2011). Більшість із них, є стебловими сукулентами і мають зелене фотосинтезуюче стебло (CARTER 2004).

Метою нашої роботи було з'ясувати переважання площі листків чи зелених стебел характерне для представників територій з різним ступенем аридності, а також розробити зручні критерії для визначення основних фотосинтезуючих органів сукулентних рослин роду *Euphorbia*.

Табл. 1. Співвідношення площі листків та стебел модельних рослин досліджуваних видів роду *Euphorbia*.**Table 1.** Ratio of the area of leaves and green stems of model plants in studied species from the genus *Euphorbia*.

Види	Загальна площа листків, см ²	Загальна площа зелених стебел, см ²	$S_{\text{листоків}} / S_{\text{стебел}}$
Площа листків більш ніж удвічі переважає над площею зелених стебел			
<i>E. bubalina</i>	5018,0	259,4	19,35
<i>E. leuconeura</i>	2925,0	182,5	16,03
<i>E. milii</i>	230,5	15,2	15,16
<i>E. neriiifolia</i>	3987,5	520,2	7,67
<i>E. dendroides</i>	203,0	31,8	6,39
Площа листків та площа зелених стебел відрізняються менш ніж удвічі			
<i>E. monteiri</i>	202,5	282,6	0,72
<i>E. pteroneura</i>	69,9	109,8	0,64
Площа зелених стебел більш ніж удвічі переважає над площею листків			
<i>E. trigona</i>	54,7	451,2	0,12
<i>E. tirucalli</i>	15,8	151,8	0,1
<i>E. mamillaris</i>	10,0	114,8	0,087
<i>E. meloformis</i>	9,2	219,8	0,042
<i>E. lamarckii</i>	2,4	61,6	0,039
<i>E. alaicornis</i>	4,8	291,2	0,016
<i>E. greenwayi</i>	1,12	68,4	0,016
<i>E. ingens</i>	227,0	15860,0	0,014
<i>E. obesa</i>	0,1	127,9	0,0078
<i>E. grandidens</i>	3,0	391,1	0,0077
<i>E. franckiana</i>	1,0	185,3	0,0054
<i>E. pseudocactus</i>	0,4	981,0	0,0041
<i>E. abyssinica</i>	5,9	1536,5	0,0038
<i>E. caeruleascens</i>	2,2	1017,0	0,0022
<i>E. grandicornis</i>	0,7	418,0	0,0017
<i>E. stenoclada</i>	-	219,2	0

Матеріали і методи досліджень

Робота виконувалась на базі колекції сукулентних рослин Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна. Відбір модельних об'єктів проводили з урахуванням максимально можливого відображення підродового розподілу (BRUYN *et al.* 2006), морфологічного розподілу за S. CARTER (2004), різноманітності життєвих форм (ГАЙДАРЖИ 2009), а також поширення сукулентних рослин роду *Euphorbia*. Площу зелених фотосинтезуючих стебел рослин,

визначали за методиками наведеними у С.О. КАЛАШНИК (2013). Площу поверхні листків визначали за допомогою загальноприйнятих методів (КЛЕЙН і КЛЕЙН 1974).

Результати та їх обговорення

У 2004 році J. MOUSETH (2004) при дослідженні сукулентно-стеблових рослин із різних родин розділив свої об'єкти на дві групи. Перша включала рослини, у яких стебла сукулентні, але практично

Табл. 2. Групи рослин роду *Euphorbia* за ступенем редукції листків.Table 2. The groups of *Euphorbia* plants by the degree of leaves reduction.

Листки	Ознаки	Види
Справжні листки	Розміри: довжина від 10 до 20 см, ширина від 1,5 до 5 см. Чітко помітна система жилок. Тривалість життя листків перевищує один вегетативний період.	<i>E. bubalina</i> , <i>E. dendroides</i> , <i>E. leuconeura</i> , <i>E. neriifolia</i> , <i>E. milii</i> , <i>E. pteroneura</i>
Частково редуковані листки	Розміри: довжина від 3 до 7 см, ширина від 0,8 до 1,5 см. На листках чітко помітна лише центральна жилка. Тривалість життя листків від одного до кількох місяців.	<i>E. ingens</i> , <i>E. lamarckii</i> , <i>E. monteiri</i> , <i>E. trigona</i> , <i>E. tirucalli</i>
Сильно редуковані листки	Розміри: довжина від 0,2 до 1 см, ширина від 0,2 до 0,8 см. Система жилок не помітна неозброєним оком. Тривалість життя листків від кількох днів до одного місяця.	<i>E. abyssinica</i> , <i>E. alicornis</i> , <i>E. caerulescens</i> , <i>E. frankiana</i> , <i>E. grandicornis</i> , <i>E. grandidens</i> , <i>E. greenwayi</i> , <i>E. mamillaris</i> , <i>E. meloformis</i> ,
Повністю редуковані листки (афільні рослини)	Листки відсутні, або їх розміри не перевищують 0,1 см. Тривалість життя листків (у разі їх наявності) не перевищує кількох днів.	<i>E. obesa</i> , <i>E. pseudocactus</i> , <i>E. stenoclada</i>

не фотосинтезуючі, тобто основним асиміляційним органом є листок, а стебло швидко вкривається корком. Друга складається з рослин, у яких стебла і сукулентні, і фотосинтезуючі. Ця група, у свою чергу, була розділена на дві підгрупи: 1) рослини, що мають фотосинтезуючі листки, стебло тривалий час вкрите епідермою і також фотосинтезує; 2) афільні рослини, стебло тривалий час вкрите епідермою і є основним фотосинтезуючим органом.

Такий розподіл є зручним для загальної характеристики рослин досить віддалених філогенетично, однак, в результаті роботи із колекцією сукулентів роду *Euphorbia* Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна, нами було з'ясовано, що вказані групи не в повній мірі відображають морфологічну різноманітність її представників. Незважаючи на те, що усі запропоновані J. MOUSETH (2004) групи наявні серед молочаїв, межі між ними не чіткі і представники певних видів можуть потрапити як до однієї так і до іншої групи, що ускладнює розмежування молочаїв за основними морфологічними

ознаками. Незрозумілою також залишається позиція рослин, які мають листки, проте основним асиміляційним органом яких є стебло. У зв'язку з цим нами було проведено вимірювання та визначено відношення площі листків до площі зелених фотосинтезуючих стебел модельних представників 23 видів роду *Euphorbia*. За співвідношенням площі поверхні листків до площі зелених фотосинтезуючих стебел досліджувані рослини було розділено на три групи (Табл. 1).

У рослин *E. bubalina* Boiss., *E. dendroides* L., *E. leuconeura* Boiss., *E. milii* Des Moul. та *E. neriifolia* L. основним асиміляційним органом безумовно є листки. Тривалість вегетації цих листків зазвичай перевищує один сезон, більшість вегетують кілька років і опадають лише в період дуже сильної засухи. Рослини *E. monteiri* Hook. та *E. pteroneura* A. Berger найчастіше мають листки на молодих ростучих частинах пагонів, дуже рідко листки вегетують більше одного сезону, зазвичай тривалість їх життя не перевищує тривалість росту відповідної частини пагона. В усіх інших досліджуваних

рослин основним асиміляційним органом є стебло, а листки зазвичай дуже дрібні, редуковані і у невеликій кількості з'являються на наймолодших частинах ростучого пагона.

Тривалість вегетації окремих листків значно відрізняється. Площа листкової пластинки (Дідух та ін. 2000) у досліджуваних нами рослин варіює у великому діапазоні:

а) дрібні (до 1 см²) у *E. tirucalli* L., *E. lamarckii* Sweet, *E. abyssinica* J.F. Gmel., *E. alcornis* Baker, *E. caerulescens* Haw., *E. franckiana* A. Berger, *E. grandicornis* Goebel ex N.E.Br., *E. grandidens* Haw., *E. greenwayi* P.R.O. Bally et S. Carter, *E. mamillaris* (A. Berger) A. Berger, *E. meloformis* Aiton, *E. obesa* Hook.f., *E. pseudocactus* A. Berger;

б) маленькі (до 5 см²) у *E. pteroneura*, *E. ingens* E. Mey. ex Boiss., *E. trigona* Mill., *E. monteiri*;

в) середні (до 20 см²) у *E. dendroides*, *E. milii*;

г) великі (до 100 см²) у *E. bubalina*, *E. leuconeura*, *E. neriifolia*.

д) листки відсутні у *E. stenoclada* Baill.

У зв'язку з вище вказаним ми розділили досліджувані рослини на групи за ступенем редукції листків (Табл. 2).

Порівнявши дані із Табл. 1 і Табл. 2 ми з'ясували, що в більшості рослин із добре розвиненими справжніми листками площа листків значно переважає над площею зелених стебел, а у рослин з частково, сильно чи повністю редукованими листками зазвичай переважає площа зелених стебел.

Нами виявлено, що вказані в Табл. 2 категорії редукції листків в значній мірі співпадають із ступенями аридності територій (Бабаєв та др. 1986), на яких дані рослини ростуть. Так рослини зі справжніми листками (*E. neriifolia*, *E. bubalina*) ростуть на слабоаридних, субаридних та періодично посушливих територіях, а *E. leuconeura*, *E. milii* та *E. dendroides* – на гумідних. А афільні рослини (*E. obesa*, *E. pseudocactus*) та рослини з сильно редукованими листками (*E. abyssinica*, *E. franckiana*, *E. caerulescens*, *E. mamillaris*, *E. meloformis*), здебільшого ростуть на крайньо аридних, сильноаридних

та середньоаридних територіях. Однак ця залежність не є абсолютною. Так, рослини *E. grandicornis*, *E. greenwayi*, *E. alcornis*, *E. grandidens*, що ростуть на територіях від слабоаридних до гумідних, мають сильно редуковані листки, а *E. trigona* – частково редуковані.

Висновки

Таким чином, усі рослини, у яких значно переважає площа листків над площею зелених стебел, мають справжні листки і зростають на менш аридних територіях у порівнянні із більшістю рослин, у яких переважає площа стебел, а листки частково чи повністю редуковані. Для рослин, у яких площа листків та площа зелених стебел відрізняються менш ніж удвічі, можуть бути характерні як справжні листки (*E. pteroneura*), так і частково редуковані (*E. monteiri*). Переважання площі зелених стебел над площею листків в усіх випадках супроводжується наявністю частково, сильно чи повністю редукованих листків, і характерне здебільшого для рослин найбільш аридних місцезростань. Окремою групою виділяються рослини *E. grandicornis*, *E. greenwayi*, *E. alcornis*, *E. grandidens*, *E. trigona*, які при зростанні на слабоаридних чи гумідних територіях також мають частково чи сильно редуковані листки.

Результатами даних досліджень було доведено, що розподіл рослин аридних територій на групи за співвідношенням площі листків до площі зелених стебел є більш об'єктивним для морфологічної характеристики сукулентно-стеблових представників роду *Euphorbia* з огляду на їх екологічну приуроченість, ніж проста констатація наявності чи відсутності листків та фотосинтетичної активності стебел.

Використані джерела

- БАБАЄВ А.Г., ЗОНН І.С., ДРОЗДОВ Н.Н., ФРЕЙКИН З.Г. 1986. Пустыни. Мысль, Москва.
- БУТНИК А.А., НИГМАНОВА Р.Н., ПАЙЗИЕВА С.А., САИДОВ Д.К. 1991. Экологическая анатомия пустынных растений. Т. 1. Деревья, кустарники, кустарнички. Фан, Ташкент.

- Гайдаржи М.М. 2009. Життєві форми і онтоморфогенез сукулентних рослин: автореф. дис... д.б.н.: спец. 03.00.05 "ботаніка". Київ.
- Гайдаржи М.М., Нікітіна В.В., Баглай К.М. 2011. Сукулентні рослини (Анатомо-морфологічні особливості, поширення й використання). ВПЦ «Київський університет», Київ.
- Дідух Я.П., Паюта П.Г., Протопопова В.В., Єрмоленко В.М., Коротченко І.А., Каркуцієв Г.М., Бурда Р.І. 2000. Екофлора України. Том 1. Фітосоціоцентр, Київ.
- Калашник С.О. 2013. Стратегії структурних пристосувань сукулентних представників роду *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae): автореф. дис... к.б.н.: спец. 03.00.05 "ботаніка". Київ.
- Клейн Р.М., Клейн Д.Т. 1974. Методы исследования растений. Колос, Москва.
- Bruyns P.V., Maraja R.J., Hedderson T. 2006. A new subgeneric classification for *Euphorbia* (Euphorbiaceae) in Southern Africa based on ITS and *psbA-trnH* sequence data. *Taxon* **55** (2): 397–420.
- Carter S. 2004. *Euphorbia*. In: Egger U. (ed.), *Illustrated handbook of succulent plants: Dicotyledons*: 102–203. Springer Verlag, Berlin.
- Mauseth J.D. 2004. The structure of photosynthetic succulent stems in plants other than cacti. *Int. J. Plant Sci.* **165** (1): 1–9.
- Von Willert D.J., Eller V.M., Werger M.J.A., Brinckmann E., Ihlenfeldt H.-D. 1992. Life strategies of succulents in deserts: with special reference to the Namib desert. Cambridge Univ. Press, Cambridge.

THE AREA RATIO OF LEAVES AND GREEN STEMS AND DEGREE OF LEAVES REDUCTION OF SUCCULENT PLANTS OF THE GENUS *EUPHORBIA* L. (EUPHORBIACEAE JUSS.)

SERGIU O. KALASHNYK

Abstract. The ratio between area of green leaves and stem area for model photosynthetic plants of 23 *Euphorbia* L. species were determined. On the base of this ratio studied species were divided onto three groups: a) leaf surface area exceeds area of green stems more than in twice; b) leaf surface area exceeds area of green stems less than in twice; c) area of green stems exceeds leaf surface area more than in twice. Correlation between these groups and arid degree of native habitats of investigated species has been ascertained. It was established that current grouping method is more objective in sense of morphological characteristic stem-succulent representatives from the genus *Euphorbia* in context of their ecological specifications than simple statement of leaves presence and photosynthetic activity of the stem.

Key words: *Euphorbia*, adaptation, assimilative organs, arid territories

Taras Schevchenko National University of Kyiv, ESC "Institute of Biology", O.V. Fomin Botanical Garden, Department of Introduction of Tropical and Subtropical Plants, Symon Petlura str. 1, 01032 Kyiv, Ukraine; kalashnyks@ukr.net