

# СТРОЕНИЕ УСТЬИЧНОГО АППАРАТА ВИДОВ РОДА *SYMPHYOTRICHUM* NEES КАК ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ ИХ ИНВАЗИВНОСТИ

© 2020 Виноградова Ю.К.<sup>а,\*</sup>, Григорьева О.В.<sup>б,\*\*</sup>, Вергун Е.Н.<sup>б,\*\*\*</sup>

<sup>а</sup> Главный Ботанический сад имени Н.В. Цицина Российской академии наук, Москва 127276, Россия

<sup>б</sup> Национальный ботанический сад имени Н.Н. Гришка Национальной академии наук Украины, Киев 01014, Украина

e-mail: \*gbsad@mail.ru, \*\*olgrygorieva@gmail.com, \*\*\*en\_vergun@ukr.net

Поступила в редакцию 11.06.2020. После доработки 13.09.2020. Принята к публикации 26.10.2020

Цель исследования – сравнение морфометрических признаков устьичного аппарата культивируемых видов *Symphyotrichum* Nees для оценки адаптационной способности этих чужеродных таксонов. Объект изучения – 11 видов *Symphyotrichum* из коллекции ботанического сада Падуи (Италия): *S. novi-belgii*, *S. novae-angliae*, *S. ciliolatum*, *S. laeve*, *S. lateriflorum*, *S. puniceum*, *S. × salignum*, *S. × versicolor*, *S. chilense*, *S. cordifolium*, *S. tradescantii*. Приведены оригинальные сведения по морфометрическим признакам устьичного аппарата изученных видов (21 количественный признак). По индексу относительной площади транспирации виды делятся на группы: с высокой (12–14%) относительной площадью транспирации (*S. novae-angliae*, *S. novi-belgii* и *S. × salignum*), средней (3–7%) площадью (*S. lateriflorum*, *S. ciliolatum*, *S. laeve*, *S. × versicolor*, *S. puniceum*) и низкой (0.2–2.0) относительной площадью транспирации (*S. chilense*, *S. cordifolium* и *S. tradescantii*). Аналогично данным, полученным ранее для видов рода *Solidago*, выявлена положительная корреляция между относительной площадью транспирации и инвазивностью этих чужеродных видов. Выдвинута гипотеза, что высокое значение индекса относительной площади транспирации указывает на большую адаптивность чужеродных видов и может (наряду с другими признаками) быть использовано для прогнозирования дальнейшего расширения их вторичного ареала и повышения шансов стать инвазионным видом.

**Ключевые слова:** *Symphyotrichum*, устьица, чужеродные виды растений, инвазия.

## Введение

Инвазионный статус вида, то есть его способность внедряться в естественные растительные сообщества и наносить экономический или экологический ущерб определяется двумя параметрами – инвазивностью (инвазионной активностью), то есть способностью к инвазии самого вида (species invasiveness) и уязвимостью фитоценоза, то есть способностью растительного сообщества «впустить» этот вид в сообщество (community invasibility) [Richardson, Pyšek, 2006]. В данной статье мы обсуждаем первый параметр и его связь с микроморфологическими признаками растений.

Род *Symphyotrichum* Nees (Asteraceae) естественно произрастает в Северной Америке и включает более чем 90 видов. В Европе этот род представлен 16 чужеродными видами, которые попали сюда путём намеренной интродукции как декоративные растения. Таксономия рода затруднена, поскольку европейские популяции включают растения,

полученные как путём искусственной гибридизации при культивировании, так и путём последующей спонтанной гибридизации в натурализующихся популяциях [Gudžinskis, Petrulaitis, 2016]. Виды рода *Symphyotrichum* культивируются в европейских ботанических садах с XVII в. [Hoffmann, 1996; Jedlicka, Prach, 2006]. Наиболее полная коллекция видов этого рода представлена в старейшем ботаническом саду в г. Падуя (Италия).

В исторической части сада растут: *S. novi-belgii* (L.) G.L. Nesom, *S. novae-angliae* (L.) G.L. Nesom, *S. ciliolatum* (Lindl.) Á. Löve & D. Löve, *S. laeve* (L.) Á. Löve & D. Löve, *S. lateriflorum* (L.) Á. Löve & D. Löve, *S. puniceum* (L.) Á. Löve & D. Löve, *S. × salignum* (Willd. (pro sp.)) G.L. Nesom, *S. × versicolor* (Willd. (pro sp.)) G.L. Nesom, *S. chilense* (Nees) G.L. Nesom, *S. cordifolium* (L.) G.L. Nesom, *S. tradescantii* (L.) G.L. Nesom. Три из них (*S. novi-belgii*, *S. novae-angliae* и *S. × salignum*) относятся к группе инвазионных видов, поскольку широ-

ко расселились в Европе и внедрились в естественные фитоценозы, активно вытесняя из них аборигенные виды, в том числе и охраняемые.

*S. novi-belgii* завезен в Европу около 1710 г. и впервые отмечен одичавшим в Бельгии в 1865 г. [BFIS, 2010]. Этот таксон считается одним из наиболее часто встречающихся в Центральной Европе видов астрочек, где он «демонстрирует широту морфологических и репродуктивных стратегий, присущих агрессивным инвазионным видам». [Stace, 1991; Clement, Foster, 1994; Hoffmann, 1996; Rich, Woodruff, 1996; Hitchmough, Woudstra, 1999; Michalkova, 2004; Nováková, 2008]. Цветет в рудеральных и антропогенно нарушенных местообитаниях и расселяется, в основном, вегетативно [Meusel, Jager, 1992; BFIS, 2010]. Помимо Европы, отмечен как натурализовавшийся в Японии, Австралии и Новой Зеландии [GBIF, 2016]. В Московском регионе одна из наиболее редких американских астрочек [Майоров и др., 2020]. В азиатской России вид указан для Приморья, Сахалина и Хабаровского края [Vinogradova et al., 2020].

*S. × salignum* (*S. lanceolatum* × *S. novi-belgii*) – гибридогенный вид, возникший в Европе [Brouillet et al., 2006]. Уже при первоописании этого вида астрочек К.Л. Вильденов указывал на достаточно широкое его распространение в Центральной Европе: «Habitat in Germania ad ripas Albis, et in Hungaria» («Обитает в Германии по берегам Эльбы и в Венгрии») [Willdenow, 1804]. Известен более чем в половине стран Европы, причём в 19 регионах является инвазионным видом, а в Венгрии *S. × salignum* отнесён к так называемым «видам-трансформерам», то есть к видам – эдификаторам растительных сообществ. В Московском регионе один из самых распространённых таксонов американских астр. Растёт по сырым кюветам и на пустырях, иногда на лесных полянах, местами образует обширные заросли [Майоров и др., 2020]. Вид отмечен во всех флористических районах центра Европейской России [Цвелёв, 1994], занесён в список инвазионных видов северо-запада Европейской России [Гельтман, 2003] и Средней России [Виноградова и др., 2010] и включён в Топ-100 самых опас-

ных инвазионных видов России [Морозова, 2018].

*S. novae-angliae* дичает не столь стремительно, но, поскольку его культивируют в последнее время более широко, чем два предыдущих менее декоративных вида, его вторичный ареал в Европе неуклонно расширяется [Lakušić, Jovanović, 2012]. В Московском регионе немногочисленные находки вида вне современных посадок связаны, видимо, с сохранившимися растениями на месте заброшенных огородов или садов [Майоров и др., 2020]. В азиатской России указан для Сахалина и Хабаровского края [Vinogradova et al., 2020].

Отмечены в ряде стран Европы как натурализовавшиеся также *S. laeve* и *S. × versicolor* [Sârbu, Smarandache, 2015].

В Московском регионе начинают дичать и другие таксоны. Время от времени встречаются по рудеральным местообитаниям *S. laeve*, *S. lanceolatum* (Willd.) Nesom, *S. puniceum* и *S. × versicolor* [Майоров и др., 2020].

В таблице 1, сделанной по данным международной базы данных [Euro+Med, 2020], отражена инвазионная активность видов в Европе.

Устьица выполняют в листьях роль газообмена и значительно различаются по размерам и численности [Smith et al., 1989]. Число устьиц может варьировать как в пределах листа, так и в пределах отдельных особей одного вида [Al Afas et al., 2006]. Оно также может изменяться под влиянием факторов окружающей среды: света, влажности воздуха, влагообеспеченности и концентрации CO<sub>2</sub> в атмосфере [Woodward, Kelly, 1995]. Поскольку количественные характеристики устьиц очень сильно зависят от экологических условий, проводить сравнительный анализ разных таксонов по этим параметрам не всегда представляется возможным. Здесь, в ботаническом саду Падуи, растения произрастают рядом, на одинаковом агрофоне, в полутени, что позволяет сравнивать признаки устьичного аппарата различных видов. Известно, что по морфоанатомическому состоянию листьев можно оценить адаптационные возможности растений [Marin et al., 1988; Киселёва, 2009; Егорова и др., 2016].

Таблица 1. Инвазионная активность видов рода *Symphyotrichum* в разных странах Европы

Страна	1	2	3	4*	5	6	7	8	9*	10	11*
Австрия	I	N	I		I			I			
Беларусь	I	I									
Бельгия	I	I	I		I			I			
Болгария	C	N	C								
Великобритания	N	N	N		N		N	N		I	
Венгрия	N	N	N					N			
Германия	N	N	N		N			N			
Греция	N										
Дания	E	I	E								
Ирландия	E	E			C			E			
Испания	C	I			I			I			
Италия	N	N	N	C	E	I		E	C		C
Латвия	E	N									
Литва	N	N									
Молдова	I	I	I								
Нидерланды	E	C	I		I			E			
Норвегия	N	N	E		E			E		E	
Польша	N	N	N	I	E		E	E			
Португалия					I						
Румыния	C	I	I		I			N			
Сербия		I	N					E			
Словакия	I	N	N		N						
Словения	I	I	I		I						
Украина	I	I	I					I			
Финляндия		I									
Франция	N	N	N		N	I		I			
Хорватия	I	I									
Черногория	I	I									
Чехия	N	N	E		E			N		E	
Швейцария	N	I	N			E		I			
Швеция	N	N	E		E						
Эстония	E	I	C								
Всего стран	29	30	22	2	17	3	2	17	1	3	1

Примечание. 1 – *S. novi-belgii*; 2 – *S. × salignum*; 3 – *S. novae-angliae*; 4 – *S. ciliolatum*; 5 – *S. laeve*; 6 – *S. lateriflorum*; 7 – *S. puniceum*; 8 – *S. × versicolor*; 9 – *S. chilense*; 10 – *S. cordifolium*; 11 – *S. tradescantii*; N – натурализовавшийся таксон, I – интродуцированный (чужеродный) таксон, E – единичные находки вида (casual), C – только в культуре. \* В базе данных Euro+Med вид отсутствует, инвазионная активность оценена по собственным данным авторов.

Например, небольшое число устьиц и их малый размер приводит к постоянному открытию устьиц и чрезмерной транспирации, что может свидетельствовать о низкой приспособленности растений к условиям освещённости и влажности.

У амфистоматических листьев численность устьиц обычно больше на нижней по-

верхности листа, чем на верхней, а отношение численности устьиц на верхней стороне листа к общей численности устьиц имеет тенденцию к снижению с уменьшением солнечной радиации [James, Bell, 2000]. У древесных растений плотность устьиц может колебаться от 30 до 1190 на 1 мм<sup>2</sup>, а длина устьица – от 10 до 50 мкм, и часто наблюда-

ется отрицательная корреляция между плотностью и размером устьиц [Hetherington, Woodward, 2003].

Наша предыдущая работа по сравнению параметров устьичного аппарата видов рода *Solidago* L. показала наличие у растений различных стратегий увеличения общей транспирационной площади [Vinogradova et al., 2019]. На клеточном уровне это увеличение размеров устьиц (*S. sempervirens*, *S. altissima*, *S. juncea*) и повышение численности устьиц (*S. altissima*) вплоть до формирования амфистоматических листьев (*S. lepida*, *S. graminifolia*). На организменном уровне стратегия чужеродных видов заключается либо в увеличении площади листовой пластинки, что особенно характерно для розеточных листьев (*S. sempervirens*, *S. juncea*, *S. uliginosa*), либо в увеличении числа листьев на побеге (*S. lepida*), либо в увеличении числа побегов (*S. serotinoidea*, *S. graminifolia*). Наиболее высокий индекс относительной площади транспирации был отмечен у видов, обладающих наиболее высокой инвазивностью (*S. altissima*, *S. serotinoidea*, *S. juncea*). Это позволило нам выдвинуть гипотезу, что этот показатель может (наряду с другими признаками) быть использован для прогнозирования дальнейшего расширения вторичного ареала чужеродных видов и повышения их шансов стать инвазионным видом.

Оценка адаптационных возможностей очень актуальна именно для чужеродных видов, поскольку даёт возможность анализировать темпы натурализации растений во вторичном ареале. Для видов рода *Symphyotrichum* это актуально вдвойне, так как уже несколько видов этого рода «сбежали» из культуры и стали активно внедряться в естественные ценозы.

Цель данной работы – сравнительная характеристика признаков устьичного аппарата культивируемых таксонов рода *Symphyotrichum* для оценки адаптационных возможностей этих чужеродных видов.

### Материалы и методика

Объекты исследования – образцы 11 чужеродных видов рода *Symphyotrichum* из кол-

лекции ботанического сада г. Падуя: *S. novibelgii*, *S. novae-angliae*, *S. ciliolatum*, *S. laeve*, *S. lateriflorum*, *S. puniceum*, *S. × salignum*, *S. × versicolor*, *S. chilense*, *S. cordifolium*, *S. tradescantii*. В ноябре 2019 г. во время посещения сада с каждого образца было собрано по 2 листа с нижней части побега.

Для изучения особенностей устьичного аппарата использовался метод получения лаковых реплик со свежих листьев. Анализировали следующие микроморфологические признаки: число замыкающих клеток устьиц, длина продольной оси устьица (L), длина экваториальной оси (D), форма устьиц (по соотношению L/D), площадь одного устьица ( $S_{yc}$ ), число устьиц на единицу площади, общая транспирационная площадь (средняя площадь одного устьица, умноженная на число устьиц в поле зрения микроскопа, nS). Эти семь признаков изучены как для верхней, так и для нижней стороны листа, а затем определено их соотношение. Таким образом, устьичный аппарат 11 таксонов характеризуется по 21 количественному признаку.

Морфометрические признаки измеряли с помощью цифрового микроскопа Keyence VHX-1000E. Объём пробы для определения размеров устьиц – 40–50 шт. Среднюю площадь устьиц вычисляли по формуле площади эллипса:  $S_{yc} = \pi \times \frac{1}{2}L \times \frac{1}{2}D$ , где L – средняя длина продольной оси устьица, D – средний экваториальный диаметр устьица. Число устьиц (n) подсчитывали не менее чем в 5 полях зрения микроскопа при увеличении  $\times 1500$  (размер поля зрения при этом увеличении составляет 39466.79 мкм<sup>2</sup>). Относительную площадь транспирации вычисляли по нижеприведённой формуле, где

$\sum S$  – сумма площадей всех исследованных полей зрения.

$$I_{ot} = \frac{\sum i \pi (0.5L \times 0.5D)}{\sum S} 100\%$$

Статистический анализ сделан с использованием программы PAST 3.15. Различия между видами устанавливали с помощью теста Tukey-Kramer ( $\alpha = 0.05$ ).

В этот же период были собраны листья *Symphyotrichum* и в других ботанических садах Европы: *S. cordifolium* и *S. shortii* (Lindl.)

G.L. Nesom в ботаническом саду Вены (Австрия), а также *S. dumosum* (L.) G.L. Nesom и *S. laeve* в ботаническом саду г. Нитра (Словакия). В сравнительный анализ мы эти данные по морфометрическим признакам устьиц не включили, поскольку растения росли в иных климатических условиях, но в качестве дополнительной информации мы их приводим.

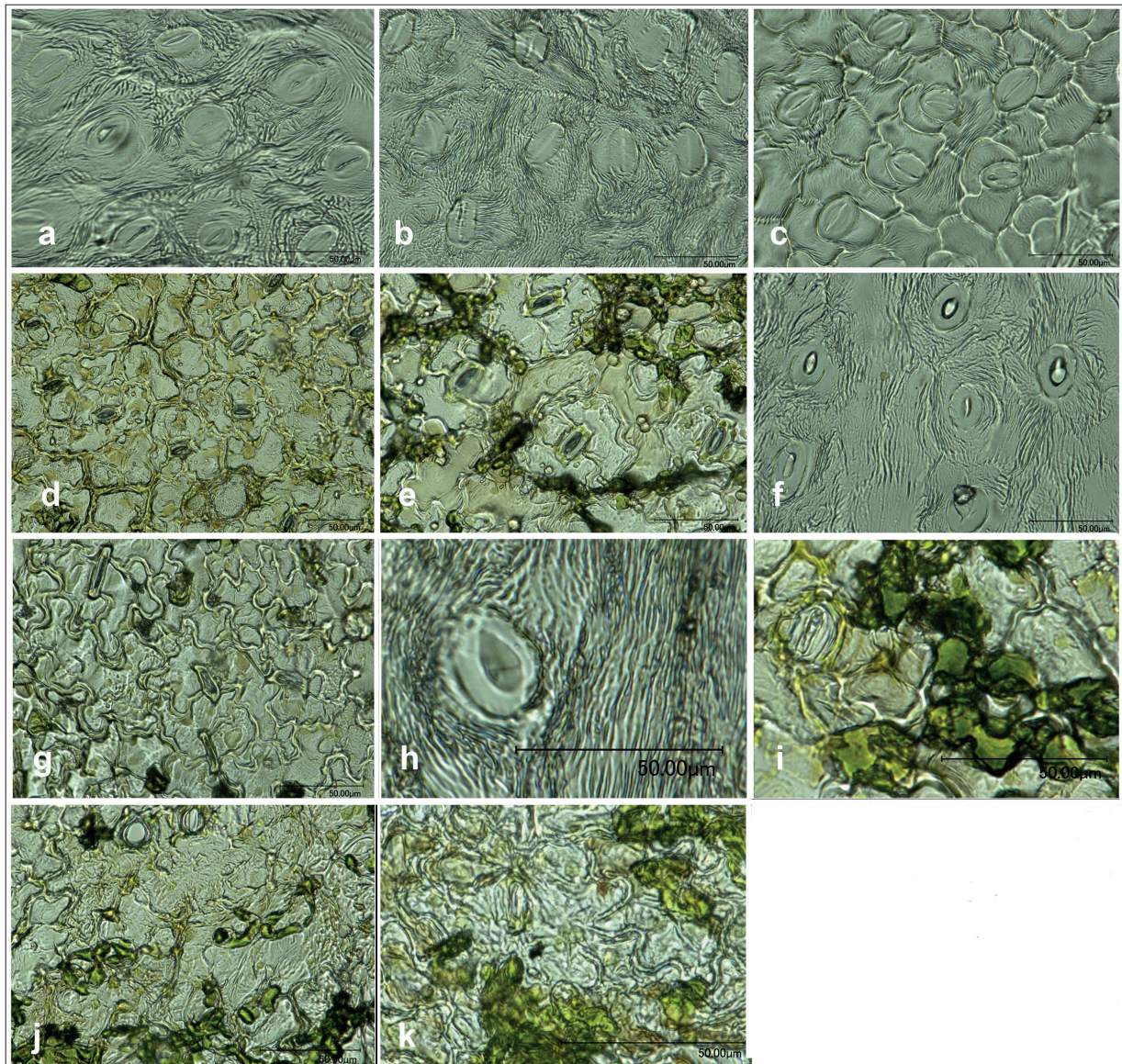
### Результаты исследований

У четырёх видов (*S. lateriflorum*, *S. × versicolor*, *S. cordifolium* и *S. tradescantii*) листья гипостоматические, то есть устьица расположены только с нижней стороны листа, у остальных видов листья амфистоматические,

и устьица располагаются и на нижней, и на верхней стороне листовой пластинки (рис. 1). При этом на верхней стороне листа число устьиц всегда меньше, чем на нижней.

Из семи видов, имеющих амфистоматические листья, у трёх – *S. laeve*, *S. puniceum* и *S. chilense* – устьица на верхней стороне листа крупнее, чем на нижней (средняя площадь одного устьица 448.9 против 369.7 мкм<sup>2</sup>, 414.2 против 213.9 мкм<sup>2</sup> и 311.0 против 254.0 мкм<sup>2</sup>, соответственно), у остальных четырёх видов более крупные устьица расположены с нижней стороны листа.

По размеру устьиц с нижней стороны листа все виды достоверно разделились на 4

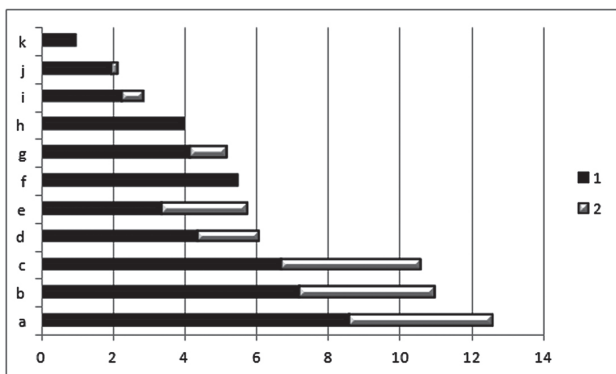


**Рис. 1.** Устьица различных видов рода *Symphyotrichum* на нижней стороне листа: а – *S. novi-belgii*; б – *S. × salignum*; в – *S. novae-angliae*; д – *S. ciliolatum*; е – *S. laeve*; ф – *S. lateriflorum*; г – *S. puniceum*; г – *S. × versicolor*; и – *S. chilense*; ж – *S. cordifolium*; к – *S. tradescantii*.

Таблица 2. Количественные признаки устьиц у таксонов рода *Symphytotrichum*.

Наименование вида	Сторона листа	Длина продольной оси устьица (L), мкм	Экваториальная ось устьица (D), мкм	L/D	Площадь одного устьица, S <sub>ус</sub> , мкм <sup>2</sup>	Площадь всех устьиц, мкм <sup>2</sup>
<i>S. novi-belgii</i>	низ	$\frac{28.4 \pm 0.4}{22-32}$	$\frac{18.1 \pm 0.3}{14-24}$	$\frac{1.6 \pm 0.0}{1.2-2.1}$	$\frac{403.6 \pm 9.1}{301-603}$	3471
	верх	$\frac{27.9 \pm 0.5}{24-32}$	$\frac{17.0 \pm 0.4}{13-20}$	$\frac{1.7 \pm 0.0}{1.4-2.0}$	$\frac{372.5 \pm 10.7}{245-455}$	1490
<i>S. × salignum</i>	низ	$\frac{33.2 \pm 0.6}{27-45}$	$\frac{17.5 \pm 0.3}{14-22}$	$\frac{1.9 \pm 0.1}{1.3-3.2}$	$\frac{454.3 \pm 7.8}{364-567}$	3271
	верх	$\frac{28.9 \pm 0.7}{23-35}$	$\frac{16.1 \pm 0.4}{13-22}$	$\frac{1.8 \pm 0.1}{1.4-2.2}$	$\frac{366.0 \pm 14.1}{245-535}$	1391
<i>S. novae-angliae</i>	низ	$\frac{30.6 \pm 0.5}{23-38}$	$\frac{21.6 \pm 0.4}{16-28}$	$\frac{1.4 \pm 0.0}{1.0-1.8}$	$\frac{526.5 \pm 16.5}{307-763}$	3528
	верх	$\frac{29.0 \pm 0.5}{22-36}$	$\frac{21.4 \pm 0.3}{17-25}$	$\frac{1.4 \pm 0.0}{1.1-1.8}$	$\frac{489.6 \pm 14.4}{334-687}$	1909
<i>S. ciliolatum</i>	низ	$\frac{32.0 \pm 0.9}{24-39}$	$\frac{17.3 \pm 0.7}{11-23}$	$\frac{1.9 \pm 0.0}{1.5-2.3}$	$\frac{446.8 \pm 26.7}{207-686}$	1966
	верх	$\frac{24.8 \pm 1.3}{18-34}$	$\frac{14.3 \pm 0.7}{11-18}$	$\frac{1.8 \pm 0.1}{1.5-2.3}$	$\frac{282.4 \pm 27.5}{170-480}$	480
<i>S. laeve</i>	низ	$\frac{28.7 \pm 1.2}{21-40}$	$\frac{16.2 \pm 1.1}{12-28}$	$\frac{1.9 \pm 0.1}{0.9-2.8}$	$\frac{369.7 \pm 35.0}{231-722}$	1257
	верх	$\frac{27.8 \pm 0.6}{25-31}$	$\frac{20.6 \pm 0.6}{16-24}$	$\frac{1.4 \pm 0.1}{1.1-1.9}$	$\frac{448.9 \pm 14.9}{373-528}$	1077
<i>S. lateriflorum</i>	низ	$\frac{30.5 \pm 0.8}{25-37}$	$\frac{22.0 \pm 0.4}{19-27}$	$\frac{1.4 \pm 0.0}{1.1-1.7}$	$\frac{529.8 \pm 19.7}{403-784}$	2914
	верх	Устьица отсутствуют				
<i>S. puniceum</i>	низ	$\frac{29.0 \pm 1.0}{22-41}$	$\frac{9.2 \pm 0.5}{5-12}$	$\frac{3.3 \pm 0.2}{2.3-4.8}$	$\frac{213.9 \pm 15.4}{94-339}$	898
	верх	$\frac{29.8 \pm 3.0}{18-35}$	$\frac{17.0 \pm 2.3}{11-25}$	$\frac{1.8 \pm 0.1}{1.4-2.2}$	$\frac{414.2 \pm 84.5}{155-687}$	414
<i>S. × versicolor</i>	низ	$\frac{26.2 \pm 0.8}{20-31}$	$\frac{19.2 \pm 0.6}{14-25}$	$\frac{1.4 \pm 0.1}{1.1-1.8}$	$\frac{396.5 \pm 20.2}{275-569}$	1586
	верх	Устьица отсутствуют				
<i>S. chilense</i>	низ	$\frac{24.3 \pm 0.8}{17-32}$	$\frac{13.1 \pm 0.6}{10-21}$	$\frac{1.9 \pm 0.1}{1.5-2.6}$	$\frac{254.0 \pm 17.8}{133-527}$	584
	верх	$\frac{24.6 \pm 2.7}{17-32}$	$\frac{15.4 \pm 1.8}{11-22}$	$\frac{1.6 \pm 0.1}{1.4-1.9}$	$\frac{311.0 \pm 68.8}{147-553}$	187
<i>S. cordifolium</i>	низ	$\frac{18.6 \pm 1.2}{13-24}$	$\frac{14.5 \pm 1.1}{9-19}$	$\frac{1.3 \pm 0.1}{1.1-1.6}$	$\frac{220.0 \pm 29.0}{99-358}$	440
	верх	Отмечено всего одно устьице				
<i>S. tradescantii</i>	низ	$\frac{16.3 \pm 0.3}{16-17}$	$\frac{6.7 \pm 0.3}{6-7}$	$\frac{2.5 \pm 0.1}{2.3-2.7}$	$\frac{85.6 \pm 5.3}{75-93}$	86
	верх	Устьица отсутствуют				

Примечание. В числителе – среднее значение показателя, в знаменателе – амплитуда изменчивости.

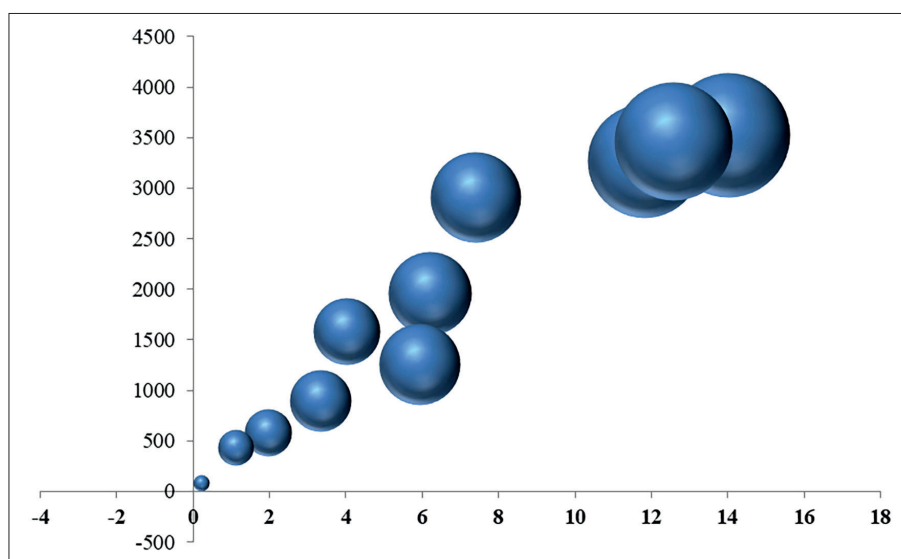


**Рис. 2.** Сумма средних чисел устьиц в поле зрения микроскопа на нижней (1) и на верхней (2) стороне листа: а – *S. novi-belgii*; б – *S. × salignum*; в – *S. novae-angliae*; д – *S. ciliolatum*; е – *S. laeve*; ф – *S. lateriflorum*; г – *S. puniceum*; h – *S. × versicolor*; и – *S. chilense*; j – *S. cordifolium*; k – *S. tradescantii*.

группы (рис. 1, табл. 2). В первую, с устьицами крупных размеров (средняя площадь одного устьица превышает 400 мкм<sup>2</sup>) входят *S. novi-belgii*, *S. × salignum*, *S. novae-angliae*, *S. ciliolatum* и *S. lateriflorum*. В группу с устьицами средних размеров (средняя площадь устьица 300–400 мкм<sup>2</sup>) входят *S. laeve* и *S. × versicolor*. В группу видов с мелкими устьицами (средняя площадь одного устьица 200–300 мкм<sup>2</sup>) входят *S. puniceum*, *S. chilense* и *S. cordifolium*. Самыми мелкими и малочисленными устьицами, да ещё расположенными только с нижней стороны листа, отличается *S. tradescantii*, у этого вида средний размер одного устьица не превышает 100 мкм<sup>2</sup>.

Отмечено, что средняя площадь одного устьица в целом положительно коррелирует со средним числом устьиц ( $p=0.72$ ): у видов с крупными устьицами число их выше, чем у видов с мелкими устьицами (рис. 2, 3). Для того, чтобы провести корректное сравнение видов по площади транспирации введён индекс относительной площади транспирации – отношение общей средней транспирационной площади к общей площади на нижней стороне листа. По данному индексу  $I_{от}$  изученные виды выстраиваются в следующей последовательности: *S. novae-angliae* (14%), *S. novi-belgii* (13%), *S. × salignum* (12%), *S. lateriflorum* (7%), *S. ciliolatum* (6%), *S. laeve* (6%), *S. × versicolor* (4%), *S. puniceum* (3%), *S. chilense* (2%), *S. cordifolium* (1%) и *S. tradescantii* (0.2%).

У всех четырёх видов, собранных в Австрии и Словакии, листья амфистоматические, устьиц на нижней стороне больше, чем на верхней, форма устьиц эллиптическая. *S. dumosus* на нижней стороне листа имеет в среднем по 4.8 устьица размером  $31.7 \pm 0.6 \times 19.1 \pm 0.6$  мкм со средней площадью  $477.5 \pm 20.3$  мкм<sup>2</sup>, а на верхней стороне листа – в среднем по 2.0 устьица размером  $30.8 \pm 0.5 \times 18.2 \pm 1.0$  мкм со средней площадью  $439.7 \pm 25.5$  мкм<sup>2</sup>. У *S. shortii* на нижней стороне листа отмечено в среднем по 5.8 устьица размером  $28.9 \pm 0.8 \times 18.1 \pm 0.5$  мкм со средней площадью  $414.1 \pm 20.8$  мкм<sup>2</sup>, а на верхней



**Рис. 3.** Характеристика параметров транспирационной площади различных видов рода *Symphyotrichum*. По оси x – относительная площадь транспирации (%), по оси y – средняя площадь одного устьица, величина шара – общая площадь всех устьиц.

стороне листа – в среднем по 0.5 устьица размером  $24.8 \pm 1.4 \times 16.6 \pm 1.3$  мкм со средней площадью  $324.0 \pm 33.3$  мкм<sup>2</sup>. Собранный в ботаническом саду г. Нитра *S. laeve* имеет на нижней стороне листа в среднем по 5.0 устьиц размером  $33.1 \pm 0.6 \times 17.5 \pm 0.3$  мкм со средней площадью  $455.4 \pm 12.6$  мкм<sup>2</sup>, а на верхней стороне листа – в среднем по 4.0 устьица размером  $30.7 \pm 0.4 \times 12.8 \pm 0.3$  мкм со средней площадью  $306.7 \pm 6.0$  мкм<sup>2</sup>. Произрастающий в ботаническом саду Вены *S. cordifolium* имеет на нижней стороне листа в среднем по 10.2 устьица размером  $19.1 \pm 0.4 \times 13.2 \pm 0.4$  мкм со средней площадью  $201.3 \pm 8.8$  мкм<sup>2</sup>, а на верхней стороне листа – в среднем по 1.0 устьицу размером  $20.3 \pm 0.6 \times 15.2 \pm 0.4$  мкм со средней площадью  $242.8 \pm 9.5$  мкм<sup>2</sup>. Следовательно, первые три вида имеют крупные устьица (средняя площадь превышает 400 мкм<sup>2</sup>), тогда как *S. cordifolium* – мелкие устьица. Индекс относительной площади транспирации  $I_{ot}$  снижается в ряду *S. laeve* (9%) → *S. dumosus* (8%) → *S. shortii* (6%) → *S. cordifolium* (6%).

### Обсуждение

По сравнению с изученными нами ранее видами рода *Solidago*, устьица у *Symphyotrichum* имеют достоверно меньшие размеры, и средняя транспирационная площадь у них также ниже. У *Symphyotrichum* средняя площадь одного устьица положительно коррелирует со средним числом устьиц: у видов с крупными устьицами число их выше, чем у видов с мелкими устьицами, тогда как у видов рода *Solidago* эта зависимость обратная.

Морфометрические признаки устьичного аппарата значительно варьируют в пределах одного вида в зависимости от места произрастания растений. Так, у двух образцов *S. cordifolium* из разных пунктов сбора размеры устьиц достоверно не различаются, но образец из Падуи имеет гипостоматические листья с 1–2 устьицами в поле зрения микроскопа, а в Вене число устьиц на нижней стороне листа в пять раз выше и, более того, устьица (хотя и в небольшом числе) отмечены и на верхней стороне листа, то есть листья у данного образца амфистоматические. У двух образцов

*S. laeve* отмечены достоверные отличия и по размерам устьиц (в Вене устьица крупнее), и по их числу (в Вене их в два раза больше, чем в Падуе), и по соотношению размеров (в Вене более крупные устьица расположены с нижней стороны листа). Таким образом, сравнивать морфометрические признаки устьичного аппарата близких видов возможно лишь в случае их совместного произрастания. Но в природе обычно более двух-трёх видов одного рода рядом не растут, так что объектом подобного исследования могут быть только коллекционные посадки. Возможно поэтому в литературе мы не нашли сведений по сравнению морфометрических признаков устьиц нескольких видов одного рода.

Полученные нами данные по варьированию признаков устьичного аппарата у различных видов рода *Symphyotrichum* довольно хорошо согласуются с инвазивностью этих таксонов, особенно показателен в этом отношении индекс относительной площади транспирации. Широко распространённые инвазионные во вторичном ареале *S. novae-angliae*, *S. novi-belgii* и *S. × salignum* имеют и наибольший индекс относительной площади транспирации (12–14%). Чужеродные виды, которые расселились во многих странах Европы, но не вторгаются пока в естественные сообщества (*S. lateriflorum*, *S. ciliolatum*, *S. laeve*, *S. × versicolor*, *S. puniceum*), имеют показатель от 3 до 7% и, по-видимому, способны хорошо адаптироваться к условиям Старого Света. Широкому расселению этих видов, по всей вероятности, препятствует (пока!) их невысокая представленность в культуре. Слабо приспособлены к условиям новой родины *S. chilense*, *S. cordifolium* и *S. tradescantii* (показатель 0.2–2.0%): *S. chilense* и *S. tradescantii* встречаются только в культуре, а *S. cordifolium* отмечен как чужеродный только на территории Великобритании, тогда как из Норвегии и Чехии известны лишь единичные его находки.

Аналогичная тенденция выявлена ранее и для видов рода *Solidago* – наиболее агрессивные инвазионные виды (*S. altissima*, *S. serotinoidea*, *S. juncea*) имели и больший индекс относительной площади транспирации [Vinogradova et al., 2019].



Таким образом, по строению устьичного аппарата (наряду с другими признаками) возможно в какой-то степени прогнозировать расширение вторичного ареала чужеродных видов. Если у чужеродного вида индекс относительной площади транспирации превышает 12%, он имеет больше шансов стать инвазионным видом. Такие виды требуют повышенных мер контроля их расселения.

### Заключение

У культивируемых в ботаническом саду г. Падуя видов рода *Symphotrichum* размер устьиц в целом положительно коррелирует со средним числом устьиц.

По значению индекса относительной площади транспирации виды разделились на группы с высокой (12–14%) относительной площадью транспирации (*S. novae-angliae*, *S. novi-belgii* и *S. × salignum*), средней (3–7%) площадью (*S. lateriflorum*, *S. ciliolatum*, *S. laeve*, *S. × versicolor*; *S. puniceum*) и низкой (менее 2%) относительной площадью транспирации (*S. chilense*, *S. cordifolium* и *S. tradescantii*).

Высокое значение индекса относительной площади транспирации свидетельствует о большей приспособленности чужеродных видов и может (наряду с другими признаками) использоваться для прогнозирования дальнейшего расширения их вторичного ареала и повышения шансов стать инвазионным видом.

### Благодарности

Авторы выражают горячую признательность кураторам коллекций растений и директору Ботанического сада г. Падуи.

### Финансирование работы

Работа выполнена в рамках проекта Министерства образования и науки РФ (проект 19-119080590035-9) при частичной поддержке гранта РФФИ № 18-04-00411.

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

### Литература

- Виноградова Ю.К., Майоров С.Р., Хорун Л.В. Чёрная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. М.: ГЕОС, 2010. 512 с.
- Гельтман Д.В. Понятие «инвазивный вид» и необходимость изучения этого явления // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ / Мат-лы науч. конф. под ред. В.С. Новикова, А.В. Щербакова. М.: Изд-во ботан. сада МГУ; Тула, Гриф и К°, 2003. С. 35–36.
- Егорова Д.А., Виноградова Ю.К., Горбунов Ю.Н., Молканова О.И. Клональное микроразмножение и оценка адаптивной способности белоцветковой формы *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. // Вестник Удмуртского ун-та. 2016. Т. 26, вып. 4. С. 25–31.
- Киселёва Н.С. Оценка адаптационной способности различных генотипов груши по морфоанатомическому и физиологическому состоянию листьев // С.-х. биология. Сер. Биология растений. 2009. № 3. С. 34–38.
- Майоров С.Р., Алексеев Ю.Е., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. Чужеродная флора Московского региона: состав, происхождение и пути формирования. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2020. 576 с.
- Морозова О.В. *Symphotrichum × salignum* – Американская астра ивовая // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Ю.Ю. Дребудзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Цвелёв Н.Н. *Astereae* Cass. // Флора европейской части СССР. Т. 7. 1994. С. 174–206.
- Al Afas N., Marron N., Ceulemans R. Clonal variation in stomatal characteristics related to biomass production of 12 poplar (*Populus*) clones in a short rotation coppice culture // Environ. Exp. Bot. 2006. Vol. 58. P. 279–286.
- BFIS, 2010. *Aster novi-belgii*-Confused michaelmas daisy (Электронный ресурс) // (<http://ias.biodiversity.be/species/show/135>). Проверено 03.04.2020.
- Brouillet L., Semple J.C., Allen G.A., Chambers K.L., Sundberg D.S., *Symphotrichum* // In: Flora of North America north of Mexico. Oxford. 2006. Vol. 20. P. 465–530.
- Clement E.J., Foster M.C. Alien plants of the British Isles: a provisional catalogue of vascular plants (excluding grasses). Oundle, UK: Botanical Society of the British Isles, 1994. 590 p.
- Euro+Med (2006-): Euro+Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. Published on the Internet // (<http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/>). Accessed 03.04.2020.
- GBIF. Global Biodiversity Information Facility. 2016 // (<http://www.gbif.org/species>). Accessed 03.04.2020.

- Gudžinskas, Z., Petrulaitis, L. New alien plant species recorded in the southern regions of Latvia // *Botanica Lithuanica*. 2016. Vol. 22. No. 2. P. 153–160.
- Hetherington A.M., Woodward F.I. The role of stomata in sensing and driving environmental change // *Nature*. 2003. Vol. 424. P. 901–908.
- Hitchmough J., Woudstra J. The ecology of exotic herbaceous perennials grown in managed, native grassy vegetation in urban landscapes // *Landscape and Urban Planning*. 1999. Vol. 45. No. 2–3. P. 107–121.
- Hoffmann M.H. The central European wild and cultivated North American asters. (Die in Zentraleuropa verwilderten und kultivierten nordamerikanischen Asten) // *Feddes Repertorium*. 1996. Vol. 107. No. 3–4. P. 163–188.
- James A.S., Bell D.T. Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp *globulus* provenances // *Tree Physiol*. 2000. Vol. 20. P. 1007–1018.
- Jedlicka J., Prach K A comparison of two North-American asters invading in central Europe. *Flora (Jena)*. 2006. Vol. 201. No. 8. P. 652–657 // (<http://www.sciencedirect.com/science/journal/03672530>). doi: 10.1016/j.flora.2006.01.002. Accessed 03.04.2020.
- Lakušić D., Jovanović S. *Symphyotrichum novae-angliae* (Compositae) new alien species in Serbia // *Botanica Serbica*. 2012. Vol. 36. No. 1. P. 67–70.
- Marin J.A., Gella R., Herrero M. Stomatal Structure and Functioning as a Response to Environmental Changes in Acclimatized Micropropagated *Prunus cerasus* L. // *Annals of Botany*. 1988. Vol. 62. No. 6. P. 663–670.
- Meusel H., Jager E.J. *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*. Jena, Germany: Gustav Fischer Verlag, 1992. Vol. 3.
- Michalkova D. The problem: North American Native Plants that Invade Slovakia and Central Europe // *The Native Plant Society of Northeastern Ohio*. 2004. Vol. 22. No. 4. P. 5 // ([http://ibot.sav.sk/usr/Danka/docs/Invasive\\_plants.pdf](http://ibot.sav.sk/usr/Danka/docs/Invasive_plants.pdf)). Accessed 03.04.2020.
- Nováková J., Vegetation changes in Prague's suburban forest during the last 40 years – human impact and legislative protection // *Urban Forestry & Urban Greening*. 2008. Vol. 7. No. 4. P. 301–314.
- Rich T.C.G., Woodruff E.R. Changes in the vascular plant floras of England and Scotland between 1930–1960 and 1987–1988: the BSBI monitoring scheme // *Biological Conservation*. 1996. Vol. 75. No. 3. P. 217–229.
- Richardson D.M., Pyšek P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility // *Progress in Physical Geography*. 2006. Vol. 30. No. 3. P. 409–431.
- Sârbu A., Smarandache D. *Symphyotrichum ciliatum* an invasive species in the Romanian flora – contribution to the knowledge of the vegetative organs structure // *Acta Horti Bot. Bucurest*. 2015. Vol. 42. P. 5–22.
- Smith S., Weyers J.D.B., Berry W.G. Variation in stomatal characteristics over the lower surface of *Commelina communis* leaves // *Plant Cell Env*. 1989. Vol. 12. P. 653–659.
- Stace C. *New Flora of the British Isles*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1991.
- Vinogradova Yu., Grygorieva O., Vergun O. Stomatal structure in *Solidago* L. species as the index of their adaptation opportunities // *Agrobiodiversity for improving nutrition, health and life quality*. 2019. P. 101–110.
- Vinogradova Yu.K., Aistova E.V., Antonova L.A., Chernyagina O. A., Chubar E.A., Darman G.F., Devyatova E.A., Khoreva M.G., Kotenko O.V., Marchuk (Pimenova) E.A., Nikolin E.G., Prokopenko S.V., Rubtsova T.A. Sheiko V.V., Kudryavtseva E.P., Krestov P.V. Invasive plants in flora of the Russian Far East: the checklist and comments // *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservaton*. 2020. Vol. 9. No. 1. P. 1–27.
- Willdenow C.L. *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus secundum systema sexuale digestas. Olim curante Carolo Ludovico Willdenow*. 1804. Berolini Impensis G.C. Nauk. Vol. 3. Part 3. P. 1477–2409.
- Woodward F.I., Kelly C.K. The influence of CO<sub>2</sub> concentration on stomatal density // *New Phytol*. 1995. Vol. 131. P. 311–327.

# STOMATAL STRUCTURE IN *SYMPHYOTRICHUM* NEES SPECIES AS THE INDEX OF THEIR INVASIVENESS

© 2020 Vinogradova Yu.K.<sup>a,\*</sup>, Grygorieva O.V.<sup>b,\*\*</sup>, Vergun E.N.<sup>b,\*\*\*</sup>

<sup>a</sup> N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Moscow 127276, Russia;

<sup>b</sup> M.M. Gryshko National Botanical Garden NAS of Ukraine, Kyiv, 01014, Ukraine;

e-mail: \*gbsad@mail.ru, \*\*olgrygorieva@gmail.com, \*\*\*en\_vergun@ukr.net

The purpose of this study is to compare morphometric features of cultivated *Symphyotrichum* Nees species for assessing the adaptive capacity of these alien taxa. Eleven species of *Symphyotrichum* from the collection of the Botanical Garden of Padua (Italy): *S. novi-belgii*, *S. novae-angliae*, *S. ciliolatum*, *S. laeve*, *S. lateriflorum*, *S. puniceum*, *S. × salignum*, *S. × versicolor*, *S. chilense*, *S. cordifolium*, *S. tradescantii* were the object of the study. The stomatal structures were characterized by 21 quantitative characteristics, and original data on morphometric features were given. According to the index of relative transpiration area, the species were divided into three groups: with a high (12–14%) relative transpiration area (*S. novae-angliae*, *S. novi-belgii* and *S. × salignum*), medium (3–7%) area (*S. lateriflorum*, *S. ciliolatum*, *S. laeve*, *S. × versicolor*, *S. puniceum*) and low (0.2–2.0) relative transpiration area (*S. chilense*, *S. cordifolium* and *S. tradescantii*). Similar data were obtained earlier for the genus *Solidago*: a positive correlation between the relative transpiration area and the alien species invasiveness was revealed. The following hypothesis is put forward: the high index of the relative transpiration area indicates a greater adaptability of alien species and can (along with other features) be used to predict further expansion of their secondary distribution range and increase in the chances of transformation into an invasive species.

**Key words:** *Symphyotrichum*, stoma, alien species, invasion.