

УДК [574.3+582.594](477.75)

DOI 10.37279/2413-1725-2020-6-2-13-32

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ И АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ *EUPHORBIA PARALIAS* L. НА ПСАММОФИТНОМ МЕСТООБИТАНИИ ЮГА КЕРЧЕНСКОГО ПОЛУОСТРОВА

Вахрушева Л. П., Петришина Н. Н., Павиенко Д. А.

*Таврическая академия (структурное подразделение) ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского», Симферополь, Республика Крым, Россия
E-mail: vakhl@inbox.ru*

Euphorbia paralias L. – мало изученный вид, охраняемый Красными книгами федерального и регионального уровней, в которых его природоохранный статус оценен как «уязвимый» и «сокращающийся в численности». В работе приводятся: геоботаническая характеристика фитоценоза, в котором произрастает *Euphorbia paralias* L., численность, плотность, пространственная структура ценопопуляции, анатомические особенности вида и морфологические критерии, дифференцирующие возрастные состояния, включая оценку возрастности популяции и положение в классификации «дельта-омега».

Ключевые слова: популяция, фитоценоз, *Euphorbia paralias* L., пространственная структура, численность, морфологические критерии возрастных состояний, анатомическое строение, классификация «дельта-омега».

ВВЕДЕНИЕ

Одним из негативных последствий ускорения технического прогресса и увеличения разнообразия типов воздействия человека на природную среду является гомогенизация биоразнообразия [1, 2], которая сопровождается утратой экосистемами многих (в том числе и редких) видов растений и животных [3–5]. Общеизвестный факт, что наиболее реальной угрозой существованию редких видов является разрушение местообитаний, к которым они эволюционно адаптированы. Флора и растительность песчаных побережий во всем мире находится в критическом состоянии, т. к. большинство их флористических компонентов являются облигатными псаммофитами, что затрудняет быструю адаптацию последних к эко- и биотопам, не отвечающим экологическим потребностям вида. Так же критически остро вырисовывается проблема сбережения флоры и растительности песчаных побережий Крыма: повсеместная и разнообразная эксплуатация морских пляжей приводит к полному уничтожению случайно сохранившихся популяций псаммофильных растений и прибрежных фитоценозов. К природоохранному статусу «уязвимых» и «сокращающихся в численности» принадлежит и объект нашего исследования *Euphorbia paralias* L., произрастающий на ракушечно-детритовых пляжах морских побережий и песчаных пересыпях

соленых озер [6]. Для вида известны следующие данные: общие эколого-биоморфологические признаки [7]; приуроченность *Euphorbia paralias* L. к фитоценозам кл. *Ammophiletea* пор. *Elymetalia gigantei*, а также к кл. *Cakiletea maritimaе*, пор. *Euphorbietalia peplis*; в оптимальных условиях вид хорошо восстанавливается и формирует на полуострове немногочисленные локальные популяции [6, 8]. Для ближайшего к Крыму места произрастания вида (Краснодарский край) приводятся некоторые данные о численности и структуре популяции *Euphorbia paralias* на косе Чушка [9].

Известны также неполные сведения об изучении анатомии листа *Euphorbia paralias* L., связанные с адаптацией растений к экстремальным условиям: локализация устьиц на нижней стороне листа, млечников внутри мезофилла листа, а также предположение о возможном преобразовании млечников в склереиды в процессе онтогенеза [10–12].

Получение отсутствующих сведений о состоянии популяций охраняемого вида Крыма по возрастной дифференциации особей *Euphorbia paralias* L., пространственной и возрастной структурам, численности и плотности особей, а также об анатомическом строении вегетативных органов было определено в качестве цели настоящего исследования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования *Euphorbia paralias* L. по основной биоморфе – многолетнее травянистое растение, по экоморфе – ксерофит, псаммофит, галофит [7]. Вид охраняется Красной книгой РФ [13], Красной книгой Краснодарского края, 2017 [9], Красной книгой РК, [6]; отмечен как охраняемый таксон в Червоной книге України [8].

Популяция, обнаруженная Л. П. Вахрушевой в августе 2017 года, на пересыпи, отделяющей Тобечикское соленое озеро от акватории Черного моря (юг Керченского полуострова) является новой и не отмеченной на картах ЧКУ [8] и Красной книги РК [6]. Обследование популяции в целом проводилось маршрутным методом на протяжении всех ее 5 км. В локусе максимальной численности популяции *Euphorbia paralias* L. была заложена пробная площадь размером 10x10 м², на которой осуществлялось геоботаническое изучение фитоценоза [14]. Исследование популяции проводилось стандартными методами [5, 15, 16] и включало: установление численности, плотности, пространственной структуры, выяснение морфологических критериев, дифференцирующих возрастные состояния, определение возрастной структуры популяции, расчет возрастности (Δ) и эффективной плотности популяции (ω) [17].

Пространственная структура популяции определялась методом «ближайшего соседа». Полученные данные анализировались по коэффициенту неравномерности

$$R = \frac{\bar{r}A}{\bar{r}E}$$

Кларка-Эванса [18]: $R = \frac{\bar{r}A}{\bar{r}E}$ – мера того, насколько изучаемое распределение особей отличается от случайного. Дополнительно был применен индекс Одума (I_o)

$I_0 = \frac{S^2}{D}$, где D-абсолютная плотность; S-варианса (дисперсия) [19]. I_0 характеризует тип пространственного распределения в каждый момент сбора и, следовательно, может быть использован для анализа изменения пространственной структуры популяции во времени, что важно для будущих мониторинговых исследований.

Почвы под исследуемым сообществом анализировались на содержание солей, измерения проводились согласно ГОСТ 26423-85 [20]. Поскольку в естественной популяции не были найдены проростки, они изучались в лабораторных условиях путем проращивания семян при комнатной температуре (+20 °C). К нормально проросшим относили семена, которые формировали эпикотиль. Энергия прорастания определялась на седьмые сутки со дня посева, всхожесть – на четырнадцатые ГОСТ 12038–84 [21].

Исследование анатомо-морфологических структур растений проводили в фазе цветения на фиксированном (спирт : глицерин : вода в соотношении 1 : 1 : 1) и нативном материале. Подготовка и описание анатомических препаратов осуществлялись с использованием методик, изложенных в соответствующих работах [22–30]. Постоянные микропрепараты готовились на микротоме Ротмик 2-П, временные – с использованием опасной бритвы. Эпидермальные структуры листа описывались по временным препаратам, согласно методикам С. Ф. Захаревича [31] и Н. А. Анели [32]. Количественные показатели структурных элементов органов растений определялись в 30-ти кратной повторности. Статистическая обработка данных проводилась по стандартным методикам [33]. Исследование постоянных и временных препаратов осуществлялось с использованием микроскопа Olympus CX31RTSF. Фотографирование объектов производилось цифровой камерой Olympus (Industrial Digital Camera TOUPCAM™ U3CMOS10000KPA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Территории вдоль прибрежной полосы, на которой произрастает *Euphorbia paralias* L., отличаются сильнейшей антропогенной трансформацией структуры растительных сообществ на протяжении всех 5 км. В настоящее время на ней имеют место: парковка автомобилей непосредственно на песчаной полосе, пляжная рекреация, разведение костров, установка палаток и свалки бытового мусора от пикников. Особенно сильно нарушены участки, прилегающие к автомобильной трассе Керчь – Яковенково, т. к. именно здесь паркуются автомобили. Несколько сохранившихся фрагментов растительности находятся на примыкающей к ней полосе, имеющей ширину от 10 до 20 м (иногда 30 м), которая оказалась неудобной для отдыхающих, т. к. она удалена от уреза моря на 50–70 м. Здесь преимущественно и локализуется объект нашего исследования *Euphorbia paralias* L., а также уцелевшие в этих условиях типичные псаммофитно-прибрежные виды растений. Многие из них внесены в ККРК [6]: *Leymus arenarius* L., *Centaurea odessana* Prodan., *Eryngium maritimum* L., *Cakile euxina* Pobed, *Glaucium flavum* Crantz. *Artemisia arenaria* DC., *Crambe maritima* L., *Astrodaucus litoralis* (M. Bieb. Drude). Они формируют сообщества, представленные фрагментами, занимающими площади 50–100 м². На этих фрагментах

сохранились остатки фитоценозов, относящихся к ассоциациям: *Leymuetum* (*arenarii*) *astrodaucosum*, *Crambetum* (*maritimii*) *eryngiosum*, *Centauretum* (*odessanii*) *astrodaucosum*. Они чередуются с участками полностью лишенными растительного покрова или с группировками из рудерально-галофитных растений: *Salsola tragus* L., *Salsola ruthenica* Iljin, *Lactuca tatarica* L., *Polygonum aviculare* L., *Euphorbia peplis* L. и др. В большинстве сохранившихся фрагментов естественных прибрежно-псаммофитных фитоценозов и в некоторых группировках сорных растений встречается *Euphorbia paralias* L., но, как правило, только в генеративном возрастном состоянии. Для подробного исследования популяции *Euphorbia paralias* L. нами был выбран участок с максимальной численностью этого вида. Он относится к малопродуктивным: на пробной площади произрастает 11 видов из 8 семейств. В пределах пробной площади, где сконцентрированы генеративные особи *Euphorbia paralias* L., проективное покрытие травостоя варьирует от 40 до 50 %, из них от 20 до 30 % приходится на *Euphorbia paralias* L., по 5 % проективного покрытия дают *Salsola tragus* L. и *Lactuca tatarica* L., 3 % достигает *Leymus arenarius* L., по 2 % приходится на *Euphorbia peplis* L. и *Polygonum robertii* Loisel., единично встречается *Cakile euxina* Pobed. В пределах локуса фитоценоза, где сконцентрированы прегенеративные особи *Euphorbia paralias* L., проективное покрытие достигает 20–25 %: молочаи (*Euphorbia paralias* L. и *Euphorbia peplis* L.) развивают проективное покрытие по 8–10 % каждый, около 2 % покрытия дают *Cakile euxina* Pobed. и *Polygonum robertii* Loisel. Особи прегенеративного возраста формируют в границах локуса своеобразную полосу, расположенную параллельно морскому берегу, которая достаточно четко выражена небольшим (глубиной около 20–30 см) понижением в рельефе, что создает некоторую защиту для молодых растений.

Популяция развита на песчаном субстрате, для которого установлены следующие показатели по содержанию солей: плотный остаток (засоление) – 0,10 %; сумма карбонатов – 51,88 %; P^- – 1,34 мг/л, Ca^{2+} – 50,4 мг/л, Mg^{2+} – 34,32 мг/л, Cl^- – 47,25 мг/л, K^+ – 32,08 мг/л, Na^+ – 70,93 мг/л. Органическое вещество – 0,46 %. Следовательно, обеспеченность почв органическим веществом – низкая, значит, почва принадлежит – к слабогумусным. Реакция почвенного раствора нейтральная, но имеет место повышенная карбонатность почвы (подвижных карбонатов 51,88 %), что негативно сказывается на росте растений, т. к. карбонаты блокируют многие макро- и микроэлементы и усиливают проявление хлора, а это приводит к нарушению баланса потребления находящихся в почве питательных веществ. Основные минеральные элементы Na, Cl, K, Ca находятся в недостаточном количестве. Засоление почвы – хлоридное, почвы принадлежат к слабозасоленным (плотный остаток 0.1 %). В целом почва является мало благоприятной для произрастания растений.

Среднее расстояние между генеративными особями в популяции *Euphorbia paralias* L. достигает 32.70 ± 0.12 см; между вегетативными – почти в 3 раза меньше 11.40 ± 0.26 см. Значения коэффициентов Кларка-Эванса в целом между растениями молочая на пробной площади составило $R=10.40$; отдельно для генеративных растений $R=24.25$ и для прегенеративных особей $R=0.26$. Полученные величины коэффициента позволяют пространственную структуру популяции оценить как

контагиозную, но в прегенеративной фазе развития вид формирует локусы с равномерным распределением особей.

Тип пространственного распределения особей был рассчитан также по индексу Одума, величина которого характеризует пространственную структуру популяции в конкретный момент сбора данных и, следовательно, может быть использована для анализа ее изменений во времени. Индекс Одума оказался равным 3.03, т. е. такое его значение подтвердило контагиозный (групповой) тип произрастания особей в изучаемой популяции.

Поскольку *E. paralias* является охраняемым растением и находится в условиях высокого антропогенного пресса, для изучения морфологических признаков возрастных состояний нами использовались экземпляры из тех участков, которые заведомо могли быть уничтоженными, а также извлекали их в возможно наименьшем числе повторностей. Для анализа не привлекались признаки подземной сферы с целью нанесения наименьшего вреда особям популяции. В природной популяции проростки не были обнаружены, поэтому, как указано в методах, исследование семян молочая и развитие проростков проводилось в лабораторных условиях. У *E. paralias* энергия прорастания на 7 сутки составила 17 %. Всхожесть на 14 сутки была 25 %. Проростки имели два семядольных листа ланцетной формы длиной 4–5 мм, шириной 2 мм. Эпикотиль косо направленный (или почти горизонтальный), стебель высотой до 2 см, главный корень имел длину 2–2.5 см, слабо ветвящийся (14–26 сутки). К 35 дню у проростков появились первые стеблевые листья, причем первый из них располагается на расстоянии 0.8–1.0 см от семядольных. В лабораторных условиях эти листья имели длину от 2.0 до 3.0 мм, ширину 1.0–1.5 (до 2.0) мм и на стебле первые 4 пары листьев (включая семядольные) располагаются супротивно на заметном (5–6 мм) расстоянии друг от друга и строго перпендикулярно по отношению к стеблю. Начиная с 5-ой пары листорасположение становится очередным, резко меняется длина междоузлий, сокращаясь до 2 мм, листья начинают располагаться под острым углом по отношению к стеблю. С момента появления очередного листорасположения растение переходит в следующее возрастное состояние – ювенильное (рис. 1).

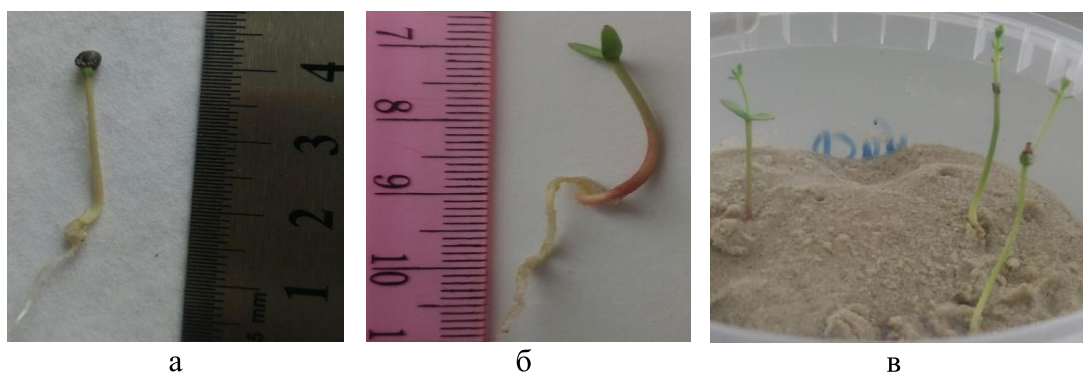


Рис. 1. Проростки *Euphorbia paralias* (фото автора):
а – 14 сутки, б – 26 сутки, в – 35 сутки.

У ювенильных особей листья постепенно достигают длины 0.30 ± 0.03 см (при $p < 0.05$) и ширины 0.10 ± 0.01 см при ($p < 0.05$), плотно прилегают к стеблю, накладываясь друг на друга, при этом стебель становится густо черепитчато-облиственным, а длина междоузлий сокращается до 1 мм и менее (рис. 2а, б). Нижние листья постепенно засыхают и отмирают, оставляя на стебле заметные рубцы, а главный корень за счет контрактильности, начиная с ювенильного возраста, активно погружается в песчаный субстрат и втягивает вглубь нижнюю часть стебля от 3–4 см до 10 см. В этом виде растение уходит в зимний покой, а в новый вегетационный период уже появится в имматурном возрасте (рис. 2в).



Рис. 2. Растения прегенеративной фазы развития в природной популяции: ювенильные (фото автора):

а – молодое, б – зрелое; в – имматурное; г – виргинильное.

Для возрастных состояний ювенильных, имматурных и виргинильных растений, исследованных в природной популяции, основными критериями их дифференциации наиболее показательным оказался аллометрический признак: отношение длины листа к его ширине (табл. 1). В таблицу включены также данные о значении этого показателя для генеративных растений, хотя, понятно, что они уже хорошо различаются по наличию генеративных побегов.

В соответствии с проведенной оценкой достоверности разности по данному аллометрическому показателю, с помощью нормированного отклонения t_d были получены следующие его значения: между имматурными и ювенильными растениями 11.10; между имматурными и виргинильными 2.34; между

виргинильными и генеративными 3.13. Таким образом, различия везде оказались достоверны с вероятностью в 95 % ($p < 0.05$).

Таблица 1

Критерии для разграничения прегенеративных особей *Euphorbia paralias* L.

Возрастное состояние	Длина листа, см	Ширина листа, см	Отношение длины листа (см) к ширине (см)	Значение критерия Стьюдента (t)
Ювенильные	0.30±0.03	0.10±0.01	3.00±0.03*	2.306
Имматурные	0.60±0.05	0.10±0.02	6.00 ±0.05*	1.980
Виргинильные	1.70±0.04	0.35±0.05	4.90±0.04*	2.048
Генеративные	2.50±0.01	0.40±0.01	6.25±0.01***	2.787

Примечание:

* – достоверно на 95% уровне значимости, т. е. $p < 0.05$;

*** – достоверно на 99% уровне значимости, т. е. $p < 0.01$.

Начиная с имматурного возраста, помимо отношения длины листа к его ширине, появляется возможность использовать дополнительный признак – количество образуемых в нижней части главного побега вегетативных побегов. У имматурных особей их – один-два (рис. 2в), начиная с виргинильного возраста образуется до 4-х вегетативных побегов (рис. 2г). Однако число вегетативных побегов характеризуется значительной вариабельностью, нередко имеет место наложение их количества в разных возрастных состояниях, поэтому для этого признака не удалось установить статистически четких закономерностей.

Молодые генеративные растения (g_1) формируют один-три генеративных побега, каждый из которых заканчивается соцветием – циатием, состоящим из пяти лучей (рис. 3). Отметим, что уже в этом возрасте закладываются все структуры (почки), которые позволят в итоге (у растений возраста g_2) сформироваться типичному плейохазиальному соцветию. Вегетативных побегов у этой возрастной группы может быть от 2 до 5. Ветвление стержневой корневой системы наблюдается со средней части длины главного корня.

Средневозрастные генеративные растения (g_2) могут формировать от 4 до 30 генеративных побегов, при этом у них развивается (в нашей популяции) от 5 до 11 вегетативных побегов, при отсутствии сухих отмерших. У генеративных растений в зрелом возрастном состоянии зафиксирован один уникальный экземпляр: с 30 побегами (22 генеративных и 8 вегетативных, сухих побегов нет). Исключив признаки, найденные у одного уникального экземпляра, отметим, что, начиная с 15 генеративных побегов, при наличии 5–11 вегетативных, присутствуют усохшие побеги в числе 3–6 штук. Нижние части побегов голые, с многочисленными рубцами от усохших листьев. В возрасте g_2 на генеративных побегах, под лучами соцветия, начинают формироваться вегетативные ветви, число которых

увеличивается в соответствии с увеличением возраста растения. Само соцветие становится плейохазием, содержащим лучи первого, второго и третьего порядков.



Рис. 3. Генеративное растение (g₁) *Euphorbia paralias* (фото автора)

При переходе *Euphorbia paralias* в возрастное состояние *старых генеративных растений* увеличивается количество усохших побегов, число которых, естественно, возрастает при увеличении возраста. При образовании 16 и более генеративных побегов, при наличии 6–11 вегетативных, следы отмерших побегов (по числу рубцов при их основании) составляют уже от 50 % и более, по отношению к живым, т. е. это будет 8 и более сухих побегов. Однако, у большинства растений этой возрастной группы было обнаружено 36 побегов: 28 генеративных, 8 зеленых вегетативных и 19 остатков сухих побегов. В этой возрастной группе также был найден уникальный экземпляр: у растения насчитали 141 побег (52 генеративных, 51 вегетативный и 38 сухих). По соотношению живых и отмерших частей его еще нельзя причислить к группе субсенильных – это нормально плодоносящее, хорошо развитое растение. Субсенильные и сенильные особи нами обнаружены не были. Можно предположить, что в условиях сильнейшего антропогенного пресса, растения при старении резко теряют устойчивость и отмирают, вероятно, очень быстро.

На основании установленных морфологических признаков, характерных для растений разного возраста, было определено их количественное участие в популяции. В целом на пробной площади было найдено 556 экземпляров *Euphorbia*

paralias L., из них – ювенильных 56, имматурных 31, виргинильных 44 особи. 425 растений являются генеративными ($g_1=75$; $g_2=250$; $g_3=100$).

Выявленный возрастной спектр, в соответствии с классическим подходом [15, 34], неполночленный: в природной популяции не были найдены проростки и растения сенильного возраста; молодая часть популяции достаточно многочисленная и составляет 23.6 % от общего числа особей. Однако, в спектре явно преобладают особи зрелого генеративного возраста, поэтому спектр четко мономодальный (рис. 4.). Кроме того, данную популяцию в целом можно отнести к зрелым, так как в ней преобладают средневозрастные генеративные растения (g_2), отличающиеся максимальным ежегодным приростом и семенной продуктивностью.

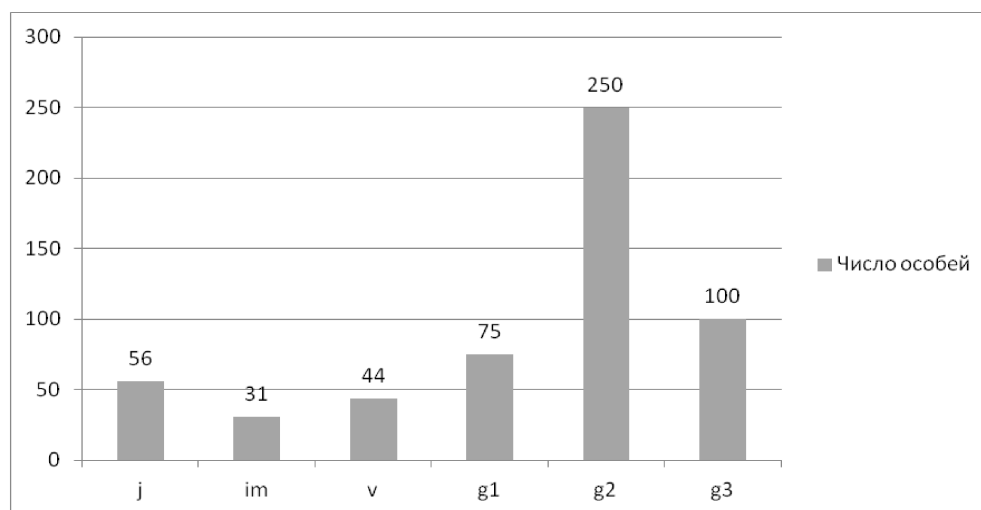


Рис. 4. Возрастной спектр популяции *Euphorbia paralias* L.

Дополнительно данная популяция была оценена по классификации «дельта-омега» [17, 35]. При таком подходе учитываются два показателя популяции – энергетическая эффективность и возрастность. Как известно, индекс возрастности показывает онтогенетический уровень в конкретный момент времени: чем выше его значение, тем старше исследуемая ценопопуляция [34]. Индекс эффективности (ω) – это энергетическая нагрузка на среду, условно называемая «средним» растением [17]. Оба показателя изменяются от 0 до 1, и чем выше значение ω , тем старше возрастная группа «среднего» растения. При расчете эффективной плотности для популяции *Euphorbia paralias* L. были получены значения: $\Delta=0,35$, $\omega=0,86$. Такие значения Δ и ω дают основания отнести данную популяцию и по классификации «дельта-омега» к зрелой группе.

Несмотря на то, что исследовалась естественная популяция, утверждать, что данный тип возрастного спектра является характерным для изученного вида с абсолютной вероятностью нет оснований, поскольку в условиях высокой рекреации, вне сомнения, происходит существенное искажение в соотношениях возрастных

групп, а отсутствие проростков можно объяснить подземным прорастанием семян и вероятно длительным их нахождением под слоем песчаного грунта.

В результате анатомо-морфологических исследований *Euphorbia paralias* L. установлено, что корень снаружи покрыт вторичной покровной тканью перидермой, которая в некоторых местах замещается коркой (рис. 5).

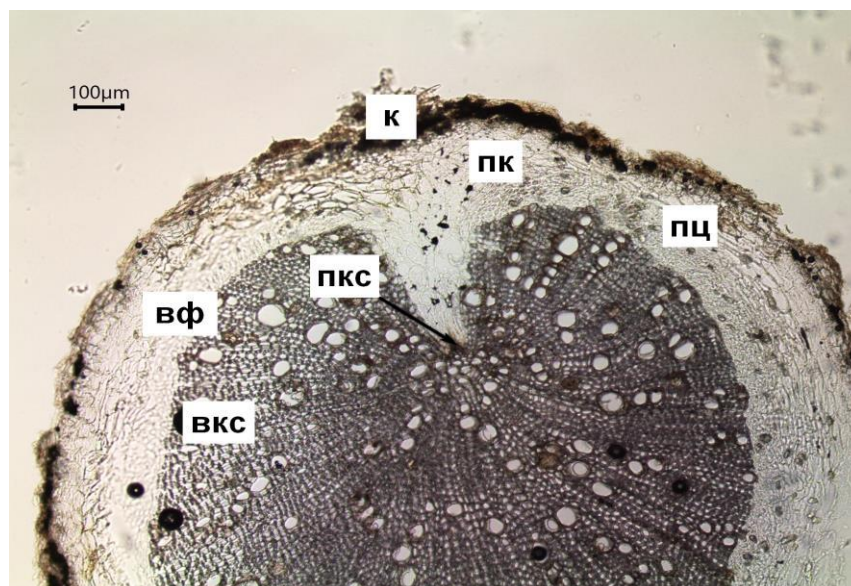


Рис. 5. Поперечный срез корня *E. paralias* (фото автора).

Обозначения: к – корка; пк – первичная кора; пц – перицикл; вфл – вторичная флоэма; вкс – вторичная ксилема; пкс – первичная ксилема.

Под покровной тканью располагается первичная кора. За первичной корой находится центральный цилиндр, ограниченный слабо выраженным перициклом. В центре корня – первичная диархная ксилема, затем – вторичные проводящие, механические элементы и паренхима, образующая узкие радиальные лучи. Флоэма кольцом окружает ксилему.

Боковой генеративный побег в поперечном сечении имеет округлые очертания, покрыт эпидермой, образованной клетками с утолщенными наружными стенками с кутикулой (рис. 6). Под эпидермой располагается первичная кора, наружная часть которой образована одним слоем клеток пластинчатой колленхимы. Паренхима первичной коры представлена хлоренхимой с хорошо развитыми межклетниками. Внутренний слой первичной коры – крахмалоносное влагалитце, представлен клетками, вытянутыми в тангентальном направлении. За первичной корой расположен центральный цилиндр. Проводящая система состоит из флоэмы и ксилемы. На периферии флоэмы имеются участки лигнифицированных клеток склеренхимы перициклического происхождения. Ксилема – с сосудами, расположенными правильными радиальными рядами и хорошо развитыми

одревесневающими волокнами либриформа. Сердцевина представлена паренхимными клетками с выраженной перимедуллярной зоной.

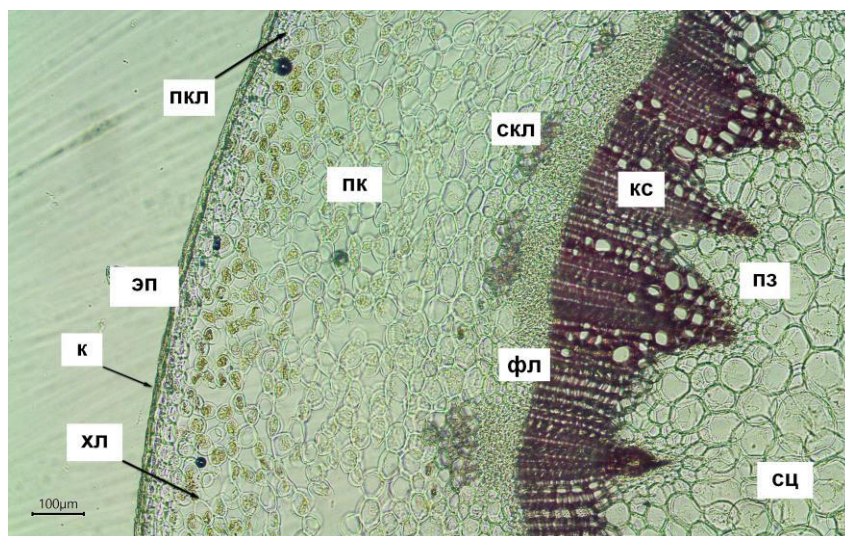


Рис. 6. Поперечный срез стебля *E. paralias* (фото автора).

Обозначения: к – кутикула; эп – эпидерма; пк – первичная кора; пкл – пластинчатая колленхима; хл – хлоренхима; скл – склеренхима; фл – флоэма; кс – ксилема; пз – перимедуллярная зона; сц – сердцевина.

В различных частях стебля сохраняется общий принцип анатомического строения. Базальная часть стебля характеризуется более мощной по своему развитию вторичной ксилемой.

При изучении листовой пластинки выявлено, что вентральная сторона листа в течение онтогенеза растения становится наружной, а дорзальная – внутренней, обращенной к оси стебля. Как отмечалось выше, это происходит на стадии перехода из ювенильного в имматурное возрастное состояние и закрепляется при дальнейшем развитии растения. При этом края листовой пластинки оказываются загнутыми теперь уже к измененной по положению внутренней поверхности, что является похожим на морфологическую адаптацию, имеющую место у эрикоидного типа листа, однако загнутый край у листа молочая обращен на адаксиальную поверхность листовой пластинки.

Лист *E. paralias* изолатеральный и покрыт однослойным эпидермисом с кутикулой, толщина которой с нижней (вентральной) и верхней (дорзальной) сторон листа составляет в среднем 7.04 ± 0.33 мкм и 3.98 ± 0.12 мкм, соответственно (рис. 7).

Основные клетки покровной ткани вентральной и дорзальной сторон листа имеют многоугольную форму с прямыми очертаниями. Размер этих клеток по длинной оси с нижней и верхней сторон листа составляет в среднем 53.80 ± 1.94 мкм и 32.37 ± 0.68 мкм, соответственно, а среднее количество клеток на 1 мм^2 – соответственно 569.44 ± 5.71 шт. и 1242.56 ± 19.15 шт. Согласно характеристике

Б. Р. Васильева, 1988, плотность основных эпидермальных клеток *E. paralias* на единицу площади листа свидетельствует о том, что нижняя эпидерма состоит из крупных клеток, а верхняя – имеет клетки средних размеров.

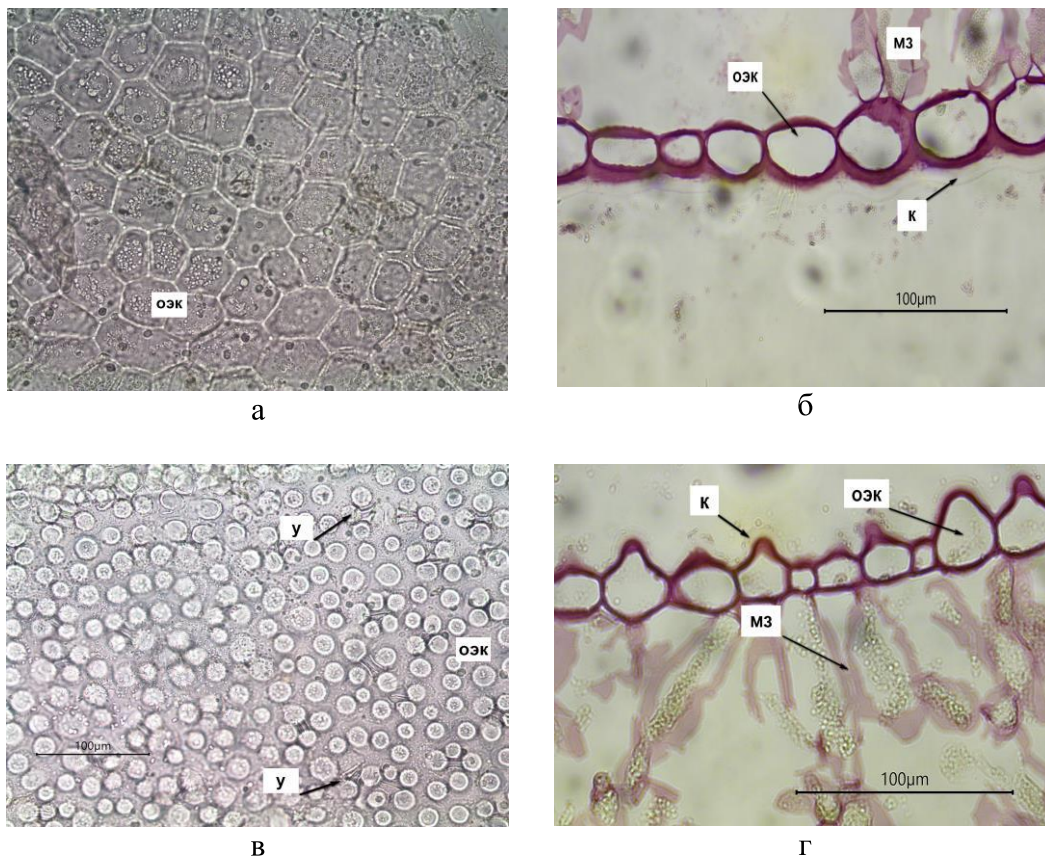


Рис. 7. Эпидермис листа *E. paralias* (фото автора):

а, б – вентральной стороны; в, г – дорзальной стороны.

Обозначения: к – кутикула; мз – мезофилл; оэК – основные эпидермальные клетки; у – устьица.

На поперечных срезах листа основные эпидермальные клетки вентральной стороны листа вытянуты в тангентальном направлении, их наружные стенки утолщены и покрыты кутикулой (рис 8). Часть эпидермальных клеток верхней стороны листа, как правило, имеют сосочки (папиллы). Ширина клеток верхнего эпидермиса варьирует от 15.69 мкм до 32.60 мкм, а высота клеток с папиллами – от 16.44 мкм до 32.12 мкм, без папилл – от 7.82 до 16.93 мкм. Нижняя эпидерма образована более крупными клетками, ширина и высота которых варьирует, соответственно, от 24.60 мкм до 42.14 мкм и от 42.66 мкм до 52.26 мкм. Единичные

клетки нижнего эпидермиса имеют структурно неоформленные, но намечающиеся папиллы.

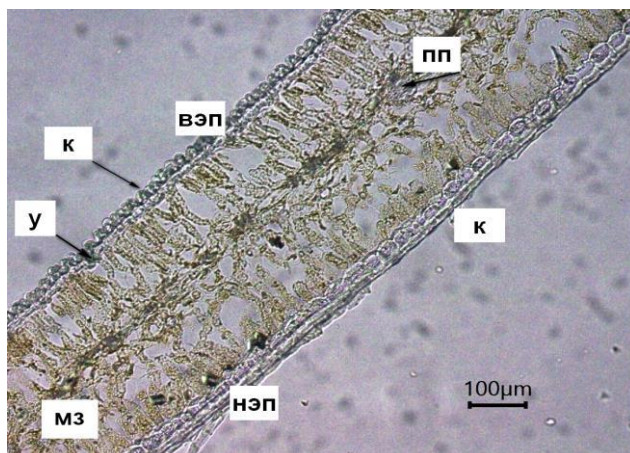


Рис. 8. Поперечный срез листа *E. paralias* (фото автора)

Обозначения: к – кутикула; вэп – верхняя эпидерма; у – устьице; мз – мезофилл; пп – проводящий пучок; нэп – нижняя эпидерма.

Лист эпистоматический (устьица на верхней стороне) – глубоко погруженные замыкающие клетки устьиц со значительно утолщенными стенками располагаются довольно редко между эпидермальными клетками с сосочками (рис. 9). Количество устьиц на 1 мм² составляет в среднем 102.80 ± 1.13 шт.

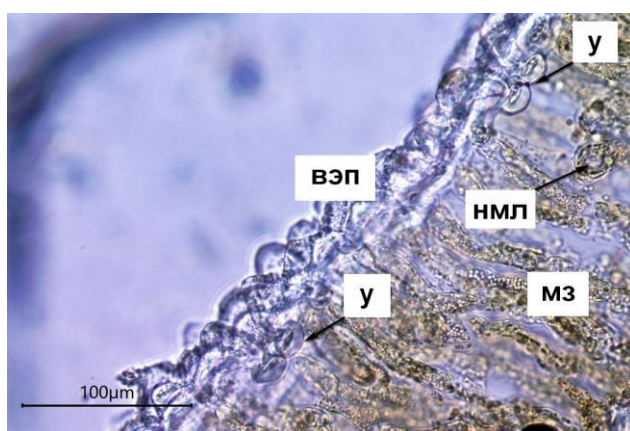


Рис. 9. Фрагмент листа *E. paralias* с погруженными устьицами (фото автора):

Обозначения: вэп – верхняя эпидерма; мз – мезофилл; нмл – нечленистый млечник; у – устьице.

Толщина листа 415.16 ± 15.05 мкм. Мезофилл с нижней стороны листа представлен одним-двумя, а с верхней – двумя-тремя рядами сильно вытянутых перпендикулярно поверхности клеток цилиндрической формы. Между слоями хорошо выражены межклетники. Коэффициент палисадности, который отображает характер развития палисадной хлоренхимы, у изученного вида составил 81 %, что является очень высоким показателем и свидетельствует о приспособленности растений к существованию на хорошо освещенных участках.

Центральная жилка имеет выраженную паренхимную обкладку, размеры и количество клеток которой со стороны флоэмы увеличиваются (рис. 10). В субэпидермальном слое, над и под жилкой, располагаются клетки однородного мезофилла. Боковые жилки многочисленные и мелкие.

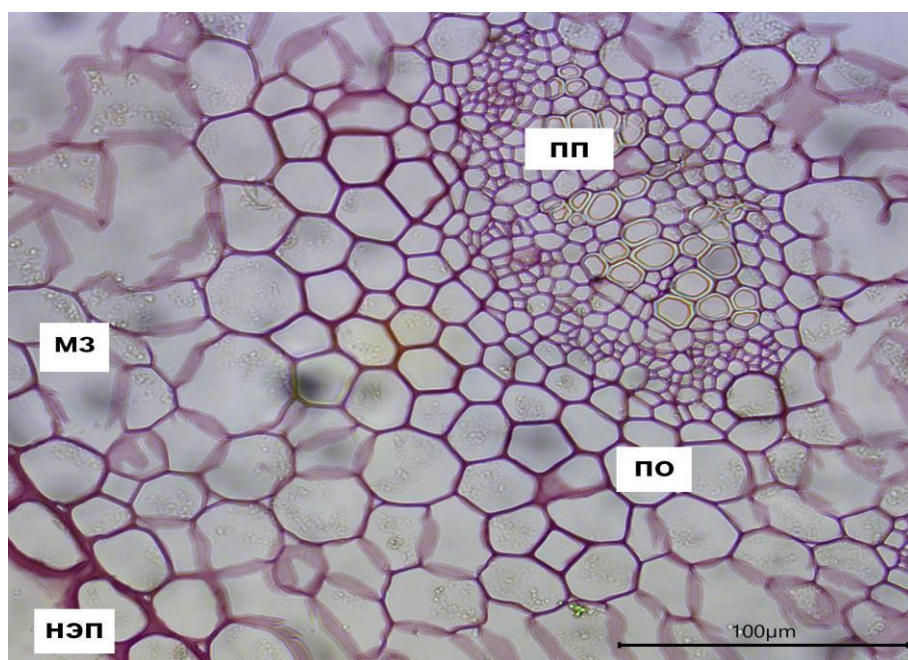


Рис. 10. Центральная жилка листа *E. paralias* (фото автора)

Обозначения: нэп – нижняя эпидерма, пп – проводящий пучок; по – паренхимная обкладка.

Для *Euphorbia paralias* характерно наличие терпеноидсодержащих структур, представленных одной из форм вместилищ с внутриклеточным накоплением секрета – нечленистых млечников (рис. 9, рис. 11), которые выявлены нами во всех изученных органах растения. В корне и стебле данные вместилища приурочены к первичной коре. В листе млечники найдены в мезофилле и в субэпидермальном слое. Ранее в литературных источниках отмечалось, что толстостенные млечники в ходе онтогенеза растения *E. paralias* могут трансформироваться в склерейды [12], однако подобного факта у изученных нами экземпляров не выявлено.

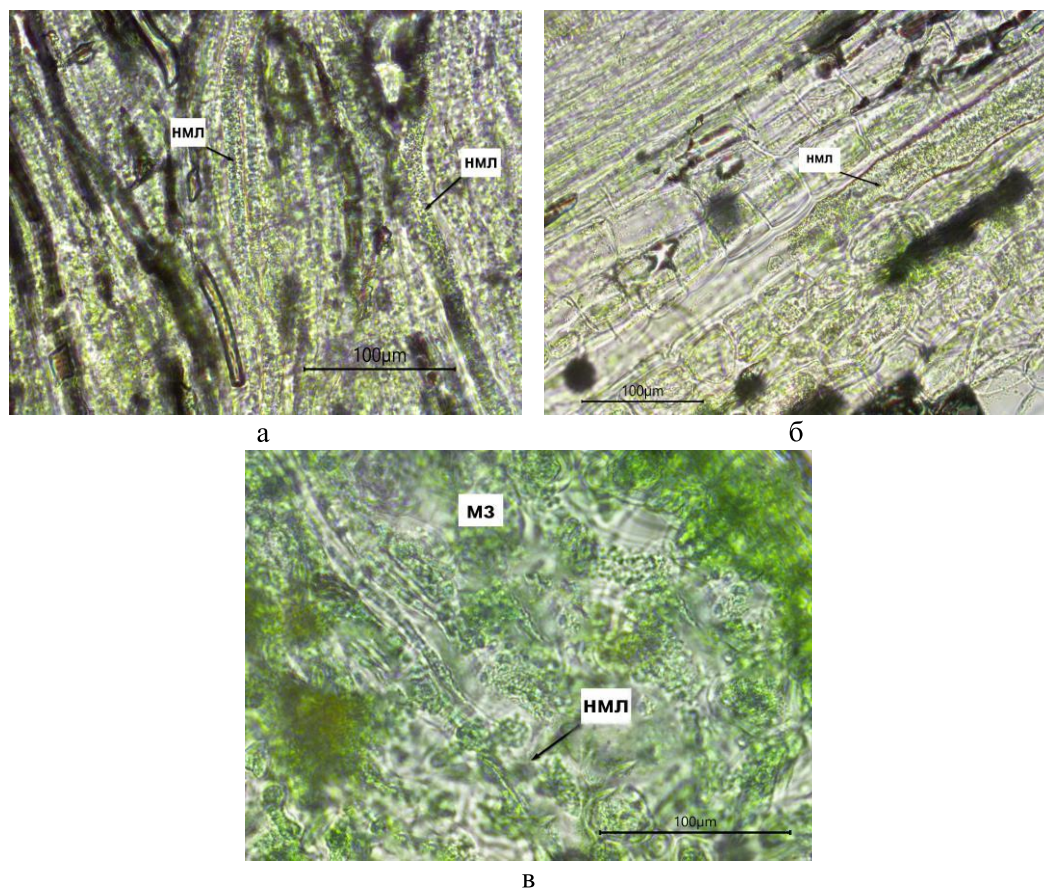


Рис. 11. Нечленистые млечники в продольных срезах вегетативных органов растений *E. paralias* (фото автора):

а – первичная кора корня; б – первичная кора стебля; в – мезофилл листа.

Обозначения: нмл – нечленистые млечник; мз – мезофилл.

Таким образом, анатомо-морфологическое изучение *E. paralias* позволило отнести его лист к эрикоидному типу, поскольку имеют место такие признаки как: развитая кутикула, утолщенные наружные стенки эпидермы, погруженные устьица, высокий показатель коэффициента палисадности (81%), наличие нечленистых млечников с латексом, а также возникновение в процессе онтогенеза растения морфологической адаптации листовой пластинки подобной эрикоидному типу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Новая популяция *Euphorbia paralias* L., найденная на Керченском полуострове в 2012 г., имеет высокую численность: на пробной площади (100 м²) произрастает 556 особей, на 1 м² – 11.0±1.2 особей.
2. Пространственная структура популяции – контагиозная, что подтверждается значениями коэффициентов Кларка-Эванса (R=10.40) и Одума (3.03), но в

прегенеративной фазе развития вид может формировать локусы с равномерным распределением особей ($R=0.26$).

3. Выявленные адаптивные признаки листовой пластинки к ксеро- и галофактору (плотный остаток солей 0.1 %), возникновение в процессе онтогенеза растения пространственно-морфологической структурной адаптации листа, подобного эрикоидному типу, на наш взгляд, более соответствуют отнесению *Euphorbia paralias* к экологической группе галоксерофитов.
4. Природоохранным органам необходимо принять меры для сбережения уникальной популяции *E. paralias* большой численности, находящейся в условиях сильнейшего антропогенного пресса: выделить наиболее сохранившийся фрагмент и установить аншлаг с информацией об *E. paralias* и других охраняемых видах, произрастающих на этой прибрежной территории.

Работа выполнена в рамках реализации проекта ПИТ «Разработка сетевой образовательной программы по направлению подготовки 06.06.01 Биологические науки, направленности 03.02.08 Экология» Программы развития ФГАОУ ВО «КФУ им. В. И. Вернадского».

Список литературы

1. Rands M. R. Biodiversity conservation: challenges beyond 2010 / M. R. Rands, W. M. Adams, L. Bennun et al. // Science. – 2010. – Vol. 329, № 10. – P. 1298–1424.
2. Raven P. H. Introduction to special issue on biodiversity / P. H. Raven, J. M. Chase, C. Pires // Amer. J. Bot. – 2011. – Vol. 98, № 3. – P. 333–335.
3. Флинт В. Е. Сохранение редких видов в России (теория и практика) / В. Е. Флинт // Сохранение и восстановление биоразнообразия. – М.: НУМЦ, 2002. – С. 3–57.
4. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста: монография / Ю. А. Злобин. – Сумы: Университетская книга, 2009. – 266 с.
5. Злобин Ю. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения: монография / Ю. А. Злобин, В. Г. Скляр, А. А. Клименко – Сумы: Университетская книга, 2013. – 439 с.
6. Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли, грибы / Отв. ред. д. б. н., проф. А. В. Ена и к. б. н. А. В. Фатерыга. – Симферополь: ООО «ИТ «Ариал», 2015. – 480 с.
7. Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма / Голубев В. Н. – Ялта: НБС-ННЦ, 1996. – 86 с.
8. Червона книга України. Рослинний світ / Под ред. Я. П. Дідух. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 900 с.
9. Красная книга Краснодарского края. Растения и грибы / отв. ред. С. А. Литвинская. – 3-е изд. – Краснодар, 2017. – 850 с.
10. Rudall P. Laticifers in Crotonoideae (Euphorbiaceae): homology and evolution. / P. Rudall // Annals of the Missouri Botanical Garden. – 1994. – Vol. 81, No. 2. – P. 270–282.
11. Elhaak M. A. Ecophysiological study on *Euphorbia paralias* under soil salinity and sea water spray treatments / M. A. Elhaak // Journal of Arid Environments. – 1997. – Vol. 35. – P. 459–471.
12. Ciccarelli D. Leaf anatomical adaptations of *Calystegia soldanella*, *Euphorbia paralias* and *tanthus maritimus* to the ecological conditions of coastal sand dune systems / D. Ciccarelli // Caryologia. – 2009. – P. 142–151.
13. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Сост. Р. В. Камелин и др. – М., 2008. – 855 с.
14. Шенников А. П. Введение в геоботанику: Учебник. / Шенников А. П. – СПб (Ленинград): Изд-во Ленинградского ун-та, 1964. – 447 с.
15. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т. А. Работнов // Труды БИН АН СССР. – Сер. 3, Геоботаника. – М.: АН СССР, 1950. – Вып. 6. – С. 7–204.

16. Смирнова О. В. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, И. М. Ермакова. – М.: Наука, 1976. – 216 с.
17. Животовский Л. А. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций растений / Л. А. Животовский // Экология. – 2001. – № 1. – С. 3–7.
18. Харитонов С. П. Метод «ближайшего соседа» для математической оценки распределения биологических объектов на плоскости и на линии / С. П. Харитонов // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Сер. Биология. – 2005. – № 1. – С. 213–221.
19. Одум Ю. Экология. / Одум Ю. – М.: изд-во Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с.
20. ГОСТ 26423-85 Почвы. Методы определения удельной электрической проводимости, рН и плотного остатка водной вытяжки. Общие требования – Введ. 1986-01-01. – М.: Межгосударственный стандарт: Изд-во стандартов, 2011. – 8 с.
21. ГОСТ 12038-84. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести. Общие требования – Введ. 1986-07-01. – М.: Межгосударственный стандарт: Изд-во стандартов, 2016. – 31 с.
22. Прозина М. Н. Ботаническая микротехника / М. Н. Прозина. – М.: Высшая школа, 1960. – 206 с.
23. Александров В. Г. Анатомия растений / В. Г. Александров. – М.: Высшая школа, 1966. – 431 с.
24. Эзау К. Анатомия семенных растений. Книга 1 / К. Эзау. – М.: Мир, 1980а. – 284 с.
25. Эзау К. Анатомия семенных растений. Книга 2 / К. Эзау. – М.: Мир, 1980б. – 627 с.
26. Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон / Б. Р. Васильев. – Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1988. – 208 с.
27. Лотова Л. И. Морфология и анатомия высших растений / Л. И. Лотова. – М.: Эдиториал УРСС, 2001. – 528 с.
28. Барыкина Р. П. Справочник по ботанической микротехнике / Р. П. Барыкина, Т. Д. Веселова, А. Г. Девятов. – М.: МГУ, 2004. – 331 с.
29. Серебрякова Т. И. Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений / Т. И. Серебрякова, Н. С. Воронин, А. Г. Серебряков. – М.: Академкнига, 2006. – 543 с.
30. Коровкин О. А. Анатомия и морфология высших растений: словарь терминов / О. А. Коровкин. – Москва: Дрофа, 2007 – 268 с.
31. Захаревич С. Ф. К методике описания эпидермы листа / С. Ф. Захаревич // Вестник Ленинградского университета. Серия 3: Биология. – Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1954. – № 4. – С. 64–75.
32. Анели Н. А. Атлас эпидермы листа / Н. А. Анели. – Тбилиси: Мецниереба, 1975. – 110 с.
33. Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1980. – 293 с.
34. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А. А. Уранов // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
35. Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений: Монография / Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола: РИИК "Ланар", 1995. – 224 с.

**MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL STUDIES POPULATION OF
EUPHORBIA PARALIAS L. ON A PSAMMOPHYTIC HABITAT IN THE SOUTH
OF THE KERCH PENINSULA**

Vakhrusheva L. P., Petrishina N. N., Pavshenko D. A.

*V. I. Vernadsky Crimean Federal University, Simferopol, Crimea, Russia
E-mail: vakhl@inbox.ru*

Euphorbia paralias L. is a poorly studied species that is protected by Red books at the Federal and regional levels, where its conservation status is assessed as «vulnerable» and «declining in number». *Euphorbia paralias* L has not been studied in terms of

population structure, and anatomical studies of the species are not sufficient. The goal is to study the morphological criteria of age states, the spatial and age structure of the coenopulation, and the anatomical structure of vegetative organs.

We studied the coenopopulation on the sandy coast in the South of the Kerch Peninsula (an embankment between the Black sea and Tobechnik lake). The phytocoenosis in which *Euphorbia paralias* L. is few species it contains 11 species per 100 m². The projective cover of the herbage varies from 40 to 50 %, with *Euphorbia paralias* L. accounting for 20 to 30 %. The average distance between generative individuals reaches 32.70±0.12 cm; between vegetative individuals – almost 3 times less than 11.40±0.26 cm. The Clark-Evans coefficients between plants were R=10.40; separately for generative plants R=24.25 and for pregenerative individuals R=0.26. Consequently, the spatial structure of the population is contagious, but in the pregenerative phase of development the species forms loci has regulary spaced distribution of individuals. Additionally, the calculated Odum index was equal to 3.03, which confirmed the contagious (clumped distribution) type of growth of individuals in the studied population.

In the laboratory, seedlings and juvenile individuals were studied, and the transition to the immature age phase was recorded. Immature, virginal, and generative plants were studied in the natural population. Morphological features for each age state are determined (Fig. 1, 2, 3). The features selected for differentiation of age states showed the reliability of differences at the level of significance $p<0.05$ and $p<0.01$ (Tab.1).

Their quantitative participation in the population was determined based on the identified morphological features characteristic of plants of different ages. In total 556 specimens of *Euphorbia paralias* L. were found on the studied area, including 56 juvenile specimens, 31 immature specimens, and 44 virginal specimens. 425 plants are generative ($g_1=75$; $g_2=250$; $g_3=100$). The age spectrum, compiled in accordance with the classical approach (Uranov, 1975; Rabotnov, 1950), is incomplete: seedlings and plants of senile age were not found; the young part of the population is quite large and makes up 23.6 % of the total number of individuals. However, the spectrum is clearly dominated by individuals of Mature generative age, and most of all-a group of generative plants, so the spectrum is clearly monomodal (Fig. 4.). Additionally, this population was evaluated according to the «Delta-omega» classification [Zhukova, 1967; Zhivotovsky, 2001]. The following values were obtained during the calculations: $\Delta=0.35$, $\omega=0.86$. Thus, according to the «Delta-omega» classification, the studied population also belongs to the Mature group.

Anatomical study of vegetative organs was carried out. The obtained data on the anatomy of vegetative organs are shown in Fig. 5, 6, 7, 8, 9,10. For *Euphorbia paralias*, the presence of terpenoid – containing structures represented by one of the forms of receptacles with intracellular accumulation of secretions: non-segmented milkers (Fig. 9, Fig. 11). Non- segmented milkers found in the root and stem are confined to the primary cortex. In the leaf, non-segmented milkers are found in leaf mesophyll and in the subepidermal layer.

1. The new population of *Euphorbia paralias* L., found on the Kerch Peninsula in 2012, has a high number: 556 individuals grow on the studies area (100 m²), and 11.0±1.2 individuals per 1 m².

2. The spatial structure of the population is contagious (clumped distribution), which is confirmed by coefficients of the Clark Evans ($R=10.40$) and Odum (3.03), but in the pregenerative phase the species forms loci with a regular spaced distribution of individuals ($R=0.26$).
3. In the anatomical structure of the leaf can be traced: the appearance of a leaf blade similar to the erikoid type, in the process of its ontogenetic metamorphosis; developed cuticle, thickened outer walls of the epidermis, submerged stomata, a high index of the palisade coefficient (81 %), the presence non-segmented milkers with latex.
4. Complex of xeromorphic features of the leaf, taking into account ecomorph to soil salinity (salt residue 0.1 %), in our opinion, can be attributed *Euphorbia paralias* to haloxerophytes ecological group.

The work was carried out within the framework of the PIT project «Development of a network educational program in the direction of training 06.06.01 Biological Sciences, orientation 03.02.08 Ecology» of the development Program of the Federal state educational INSTITUTION «KFU. V. I. Vernadsky».

Keywords: population, phytocoenosis, *Euphorbia paralias* L., spatial structure, number, morphological criteria of age states, anatomical structure, classification «delta-omega».

References

1. Rands M. R., Adams W. M., Bennun L., Butchart S. H., Clements A., Coomes D., Entwistle A., Hodge I., Kapos V., Scharlemann J. P., Sutherland W. J., Vira B., Biodiversity conservation: challenges beyond 2010, *Science*, **329** (10), 1298 (2010).
2. Raven R. H., Chase J. M., Pires C., Introduction to special issue on biodiversity, *Amer. J. Bot.*, **98** (3), 333 (2011).
3. Flint V. E., Conservation of rare species in Russia (theory and practice), *Conservation and restoration of biodiversity*, p. 3 (Moscow: NUMC, 2002).
4. Zlobin Yu. A., Population ecology of plants: current state, growth points: monograph, 266 p. (Sumy: University book, 2009).
5. Zlobin Yu. A., Sklyar V. G., Klimenko A. A., Populations of rare plant species: theoretical foundations and methods of study: monograph. 439 p. (Sumy: University book, 2013).
6. Red book of the Republic of Crimea. Plants, algae, fungi, Rel. ed. d. b. n., Prof. A. V. Ena and Ph. D. A. V. Vatoryga, 480 p. (Simferopol: it "Arial "LLC, 2015).
7. Golubev V. N., Biological flora of Crimea, 86 p. (Yalta: NBS-NSC, 1996).
8. The Red Book of Ukraine. Flora, Ed. Ya. P. Didukh, 900 p. (K.: GlobalConsulting, 2009).
9. The Red Book of the Krasnodar Territory. Plants and mushrooms, Resp. ed. S. A. Litvinskaya. – 3rd ed, 850 p. (Krasnodar, 2017).
10. Rudall P., Laticifers in Crotonoideae (Euphorbiaceae): homology and evolution, *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **81** (2), 270(1994).
11. Elhaak M. A., Ecophysiological study on *Euphorbia paralias* under soil salinity and sea water spray treatments, *Journal of Arid Environments*, **35**, 459 (1997).
12. Ciccarelli D., Leaf anatomical adaptations of *Calystegia soldanella*, *Euphorbia paralias* and *Otanthus maritimus* to the ecological conditions of coastal sand dune systems, *Caryologia.*, 142 (2009).
13. The Red Book of the Russian Federation (plants and mushrooms), Comp. R. V. Kamelin et al., p. 855 (M., 2008).
14. Shennikov A. P., Introduction to geobotany: Textbook, 447 p. (St. Petersburg (Leningrad): Publishing house of the Leningrad University, 1964).

15. Rabotnov T. A., Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses, *Proceedings of the BIN an USSR. – Ser. 3, Geobotany*, **6**, 7 (Moscow: USSR Academy of Sciences, 1950).
16. Smirnova O. V., Zaugolnova L. B., Ermakova I. M., Coenopopulations of plants (basic concepts and structure), 216 p. (Moscow: Nauka, 1976).
17. Zhivotovsky L. A., Ontogenetic States, effective density and classification of plant populations, *Ecology*, **1**, 3 (2001).
18. Kharitonov S. P., The "nearest neighbor" Method for mathematical evaluation of the distribution of biological objects on a plane and on a line, *Bulletin of the Nizhny Novgorod University. N. I. Lobachevsky. – Ser. Biology*, **1**, 213 (2005).
19. Odum Yu., *Ecology*, **1**, 328 p. (M.: Mir Publishing House, 1986).
20. GOST 26423-85 Soil. Methods for determining the electrical conductivity, pH and the solid residue of the aqueous extract. General requirements – Introduction. 1986-01-01, 8 p. (M.: Interstate Standard: Publishing House of Standards, 2011).
21. GOST 12038-84. Seeds of crops. Germination determination methods. General requirements – Introduction. 1986-07-01, 31 p. (M.: Interstate standard: Publishing house of standards, 2016).
22. Prosin M. N., *Botanical micro-technology*, 206 p. (Moscow: Higher school, 1960).
23. Alexandrov V. G., *Plant Anatomy*, 431 p. (M: Higher school, 1966).
24. Ezau K., *Anatomy of seed plants. Book 1*, 284 p. (Moscow: Mir, 1980a.).
25. Ezau K., *Anatomy of seed plants. Book 2*, 627 p. (Moscow: Mir, 1980b).
26. Vasiliev B. R., *The structure of the leaf of woody plants of different climatic zones*, 208 p. (L.: Publishing house of Leningrad University, 1988).
27. Lotova L. I. *Morphology and anatomy of higher plants*, 528 p. (Moscow: editorial URSS, 2001).
28. Barykina R. P., Veselova T. D., Devyatov A. G., *Handbook of Botanical microtechnics*, 331 p. (Moscow: Moscow state University, 2004).
29. Serebryakova T. I., Voronin N. S., Serebryakov A. G., *Botany with the basics of phytocenology. Anatomy and morphology of plants*, 543 p. (Moscow: Akademkniga, 2006).
30. Korovkin O. A., *Anatomy and morphology of higher plants: dictionary of terms*, p. 268. (Moscow: Drofa, 2007).
31. Zakharevich S. F., On the method of describing the leaf epidermis, *Bulletin of the Leningrad University. Series 3: Biology*, **4**, 64 (L.: Publishing house of Leningrad University, 1954).
32. Aneli N. A., *Atlas of the leaf epidermis*, 110 p. (Tbilisi: Metsniereba, 1975).
33. Lakin G. F., *Biometrics*, 293 p. (Moscow: Higher school, 1980).
34. Uranov A. A., Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes, *Scientific reports of higher education. Biological sciences*, **2**, 7 (1975).
35. Zhukova L. A. *Population life of meadow plants: Monograph*, 224 p. (Yoshkar-Ola: riik "Lanar", 1995).