



І.І. КРОХМАЛЬ

Донецький ботанічний сад НАН України
пр-т Ілліча, 110, м. Донецьк, 83005, Україна
dies_irae78.mail.ru

**АНАТОМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ЛИСТКА
ВИДІВ РОДІВ *SAMPANULA* L. І *AQUILEGIA* L.
ПРИ ІНТРОДУКЦІЇ В УМОВАХ СТЕПОВОЇ
ЗОНИ УКРАЇНИ**

*Ключові слова: анатомічна будова листка, адаптація,
трав'яні багаторічники, інтродукція, степова зона, Україна*

Вступ

Адаптації рослин до екстремальних умов існування пов'язані зі значними перебудовами їх асимілювального апарату, надзвичайно чутливого до зовнішнього впливу. Фотосинтетичний апарат рослин має високу пластичність, що виражається в значній варіабельності розмірів листка та його анатомічних характеристик (Николаевская, 1990; Лукьянова и др., 1999). Зміни анатомічної структури листків із поширенням рослин в екстремальні умови існування дуже різноманітні. Визначення діапазону мінливості структур фотосинтетичного апарату та їхньої пластичності є основою розкриття пристосувальних можливостей рослин під час інтродукції, а також теоретичною підставою для розробки методів оцінки стійкості та продуктивності інтродуцентів у новому місці існування, селекції і добору видів, перспективних для культивування у степовій зоні України. Адаптація зачіпає весь організм рослини; пов'язані з ним морфолого-анатомічні перебудови змінюють його фізіологічний статус, унаслідок чого рослина отримує можливість якнайефективніше використовувати ресурси середовища в нових для неї екстремальних умовах інтродукції (Меньшакова и др., 2008).

Різноманітні пристосувальні механізми рослин спрямовані на зниження значень ушкоджувального чинника до підпорогових величин (Crawford, 1989). У видів рослин, інтродукованих у степовій зоні України, з'явилися різні пристосування до зменшення ризику ушкодження їх зневодненням у весняно-літній період, а також низькими температурами в пору ранніх весняних заморозків і в безсніжну зиму. Одним із таких пристосувань є зміна анатомічної структури листка, що і стало предметом наших досліджень.

Мета роботи — виявлення адаптаційних анатомічних змін листків *Aquilegia olympica* Boiss., *Campanula persicifolia* L., *C. latifolia* L., *C. trachelium* L. після їхньої інтродукції у степову зону України.

Об'єкти та методи досліджень

Об'єктами дослідження морфо-анатомічних ознак листка були трав'яні багаторічники *A. olympica*, *C. persicifolia*, *C. latifolia*, *C. trachelium* із колекції Донецького ботанічного саду НАН України. Адаптаційні зміни листків визначали у дворічних рослин: експериментальних — в особин, висаджених у ґрунт у перший рік життя; контрольних — у особин, які вирощували в контейнерах у теплиці. Формування листків одновікових рослин відбувалося в різних умовах: у теплиці середня температура повітря становила 15—25 °С, здійснювали помірний полив; у відкритому ґрунті температура варіювала від -0,7 °С до +17 °С, кількість опадів за цей період (весняні місяці) сягала 150 мм.

Для визначення вікових змін структури листка видів роду *Campanula* проведено порівняння морфологічних й анатомічних особливостей розеткового листка дворічних віргінільних і п'ятирічних генеративних рослин. Вивчали морфологічну будову розеткового листка: форму, характер краю, верхівки й основи, розміри та площу листкової пластинки, діаметр і довжину черешка, масу листка. Морфологічні характеристики листка визначали за загальноприйнятою класифікацією (Екофлора України, 2000). Листкову пластинку та черешок розрізали в їх середній частині. Товщину листка, епідермісу та мезофілу вимірювали на однаковій відстані від краю листка і головної жилки. Визначали площу поперечного розрізу черешка, паренхіми, провідної і механічної тканин. У роботі використано мікроскоп Zeiss Primo Star, для проведення вимірів — програму AxioVision. Препарати епідермісу листків готували за методом мікро-реплікації (Клейн, Клейн, 1974). Контури та проекції епідермальних клітин характеризували згідно з методикою С.Ф. Захаревича (Захаревич, 1954), а про-диховий апарат — за класифікацією М.О. Баранової (Баранова, 1985).

Результати досліджень та їх обговорення

Розетковий листок *Aquilegia olympica* трійчасто-складний, дорзовентральний, з обох боків покритий кутикулою. Колатеральні провідні пучки розміщені по периферії черешка листка, містять склеренхіму. Рослини *A. olympica* з ґрунту відрізняються від контрольних більше розрізаним краєм листка, кожен листочок складного трійчастого листка розділений на три частини, на відміну від

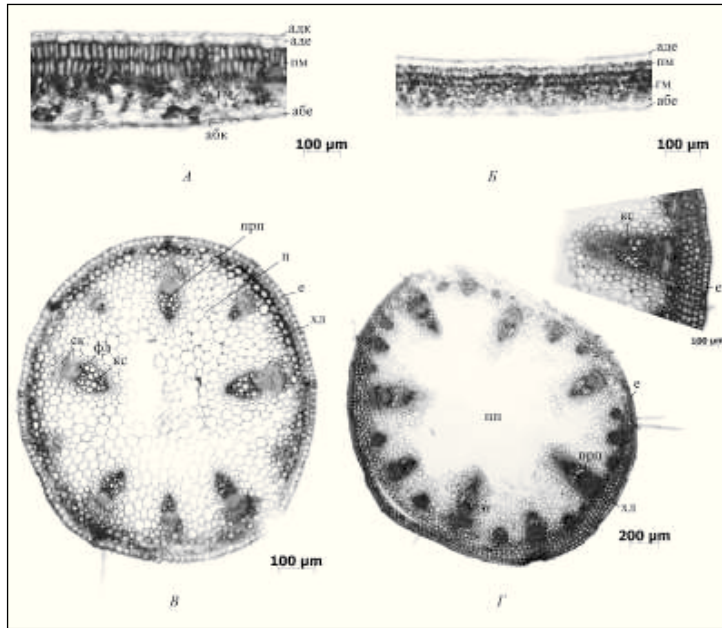


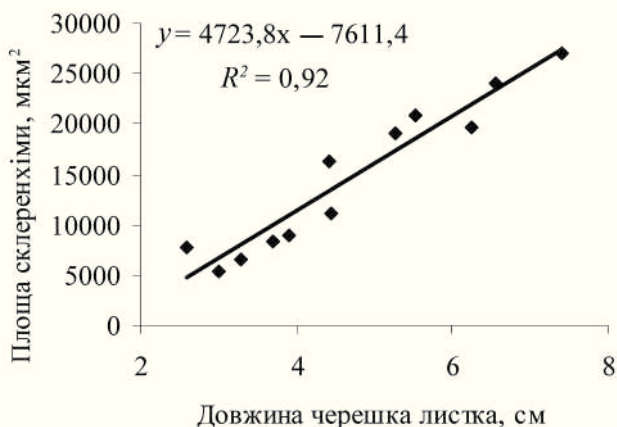
Рис. 1. Анатомічна будова розеткового листка *Aquilegia olympica*: *A, B* — рослини з ґрунту, *Б, Г* — з теплиці; *A, Б* — листкова пластинка, *В, Г* — черешок листка: адк — адаксіальна кутикула, абк — абаксіальна кутикула, аде — адаксіальний епідерміс, абє — абаксіальний епідерміс, пм — палісадний мезофіл, гм — губчастий мезофіл, прп — провідний пучок, пп — повітроносна порожнина, кс — ксилема, фл — флоема, ск — склеренхіма, е — епідерміс, хл — хлоренхіма, п — паренхіма

Fig. 1. Anatomical structure of the rosette leaf of *Aquilegia olympica*: *A, B* — in soil, *Б, Г* — in greenhouse; *A, Б* — leaf blade, *В, Г* — leaf petiole: адк — adaxial cuticula, абк — abaxial cuticula, аде — adaxial epidermis, абє — abaxial epidermis, пм — columnar mesophyll, гм — spongy mesophyll, прп — conducting bundle, пп — air cell, кс — xylem, фл — phloem, ск — sclerenchyma, е — epidermis, хл — chlorenchyma, п — parenchyma

рослин із теплиці, в яких тільки бічні долі бічних листочків відокремлені до кінця. У ґрунті в *A. olympica* формуються два шари палісадного мезофілу порівняно з контрольними рослинами, в яких наявний один шар, а в серцевині черешка утворюється велика повітроносна порожнина (рис. 1). Розмір листка, довжина й діаметр черешка, товщина листка та палісадного мезофілу, кількість провідних пучків черешка *A. olympica* в ґрунті збільшуються приблизно вдвічі, площа листкової пластинки — втричі (таблиці 1—3). Площа пучків, порівняно з контролем, зростає в 2,5 раза, провідної тканини — в 2,2, склеренхіми — в 2,7, паренхіми — в 4,3 раза. У рослин *A. olympica* зі збільшенням розмірів, площі й маси листкової пластинки, а також діаметра черешка зростає кількість його провідних пучків і площа провідної тканини. Зі збільшенням довжини черешка зростає площа склеренхіми, що забезпечує механічні властивості листка для підтримання оптимального розміщення його в розетці (рис. 2). Велика розрізаність краю листка сприяє підвищенню тепловіддачі, що важливо в аридних

Рис. 2. Залежність площі склеренхіми черешка листка *Aquilegia olympica* від його довжини

Fig. 2. Dependence of the area of sclerenchyma of leaf petiole *Aquilegia olympica* on its length



умовах зростання і є адаптивною ознакою (Vogel, 2009). Збільшення вентиляційної поверхні всередині черешка листка обумовлює зменшення дії перегрівання в аридних умовах і зниження витрати пластичних матеріалів для підтримання життєдіяльності цих тканин.

Морфологічні особливості розеткового листка різновікових рослин видів роду *Campanula* у відмінних умовах представлені в табл. 4. Листки вивчених видів цього роду дорзовентральні. Продихи аномоцитні. Форма поперечного розрізу черешка округло-жолобоподібна. На його абаксiальнoму боці в *C. latifolia* і *C. trachelium* розвинена одно- — тришарова коленхіма. Одношаровий епідерміс черешка *C. persicifolia* покритий кутикулою. Провідні пучки колатерального типу. Черешки *C. trachelium* і *C. persicifolia*, крім центрального пучка, мають ще три дрібних пучки з кожного боку, а в *C. latifolia* — 10 дрібних пучків.

Рослини *C. latifolia* з ґрунту відрізняються меншими розмірами листкової пластинки в 1,7 раза, довжиною черешка, масою листка і листкової пластинки вдвічі, відношенням маси листкової пластинки до її площі в 2,8 раза, діамет-

Таблиця 1. Морфометричні показники листків видів родів *Aquilegia* і *Campanula*

Вид	Умови зростання	Маса листка, г	Розмір листкової пластинки			Розмір черешка	
			довжина, см	ширина, см	площа, см ²	довжина, см	діаметр, мм
<i>Aquilegia olympica</i>	ґрунт	0,71±0,21	7,4±1,1*	8,7±1,3**	31,7±9,3**	5,7±0,4**	1,90±0,13**
<i>A. olympica</i>	теплиця	0,26±0,10	4,0±1,5	4,4±1,7	10,2±3,9	3,3±1,3	1,00±0,36
<i>Campanula latifolia</i>	ґрунт	0,11±0,01**	2,8±0,1*	2,6±0,2**	5,4±0,5	2,6±0,2**	0,11±0,03*
<i>C. latifolia</i>	теплиця	0,23±0,03	4,2±0,5	4,2±0,2	7,0±2,2	5,6±0,3	0,13±0,01
<i>C. trachelium</i>	ґрунт	0,36±0,02	5,5±0,2*	4,1±0,1	14,8±0,67	5,8±0,42	1,6±0,04**
<i>C. trachelium</i>	теплиця	0,25±0,06	3,2±0,7	3,4±0,6	8,8±0,49	6,3±0,34	1,1±0,07
<i>C. persicifolia</i>	ґрунт	0,059±0,08	3,0±0,2	1,2±0,1	2,7±0,2**	1,3±0,1	0,80±0,04**
<i>C. persicifolia</i>	теплиця	0,043±0,08	3,0±0,2	1,6±0,9	1,6±0,4	1,7±0,3	0,60±0,02

Примітки: * — різниця середніх значень суттєва при $P > 0,95$; ** — при $P > 0,99$.

ром черешка — в 1,3 раза (див. таблиці 1 і 3). У листків особин із ґрунту наявні два шари палісадного мезофілу порівняно з контрольними рослинами, в яких є тільки один шар (рис. 3).

Отже, можна припустити, що адаптація особин *C. latifolia* до умов інтродукції виявилася у збільшенні товщини мезофілу листка в 1,2 раза порівняно з рослинами, які ростуть у теплиці. Наше дослідження показало, що одним зі шляхів адаптації рослин роду *Campanula* до високої інсоляції та посушливих умов існування є зменшення розмірів листкової пластинки з одночасним її потовщенням.

Збільшення шарів і товщини палісадного мезофілу має адаптивний характер, оскільки основний фотосинтез листка пов'язаний саме з палісадною тка-

Таблиця 2. Анатомічні показники листкової пластинки видів родів *Aquilegia* і *Campanula*

Вид	Умови зростання	Товщина листкової пластинки, мкм	Товщина мезофілу, мкм			Товщина епідермісу, мкм	
			загальна	палісадного	губчастого	на адаксіальному боці	на абаксіальному боці
<i>Aquilegia olympica</i>	ґрунт	273,1±44,0*	218,5±36,8*	109,0±15,**	108,1±19,7	27,1±2,6	26,0±2,3
<i>A. olympica</i>	теплиця	162,0±7,2	118,9±4,0	37,4±3,2	85,4±9,8	21,0±2,9	23,6±2,7
<i>Campanula latifolia</i>	ґрунт	187,4±8,4*	151,4±8,1*	64,9±8,3	85,8±7,5*	16,4±1,0	20,3±1,3
<i>C. latifolia</i>	теплиця	160,4±4,7	124,6±3,8	62,8±4,5	59,8±4,4	22,7±2,8	20,3±0,5
<i>C. trachelium</i>	ґрунт	184,9±7,35	145,9±7,0*	64,7±3,6	80,1±5,6*	24,4±1,7	20,8±0,9
<i>C. trachelium</i>	теплиця	149,9±11,5	114,8±9,4	54,2±7,2	58,6±4,3	20,2±1,3	19,2±0,6
<i>C. persicifolia</i>	ґрунт	253,0±18,3*	193,6±14,8*	99,0±9,3*	101,1±8,1	33,2±1,6	27,6±1,4*
<i>C. persicifolia</i>	теплиця	159,5±31,5	118,8±24,4	52,9±12,6	68,8±15,7	23,3±4,7	17,5±3,3

Примітки: * — різниця середніх значень суттєва при $P > 0,95$, ** — при $P > 0,99$.

Таблиця 3. Анатомічні показники черешка листків видів родів *Aquilegia* і *Campanula*

Вид	Умови зростання	Площа поперечного зрізу, мм ²	Площа тканин на поперечному розрізі, мм ²			Площа провідних пучків, мм ²
			механічної	паренхіми	провідної	
<i>Aquilegia olympica</i>	ґрунт	2,47±0,35**	0,197±0,019**	1,579±0,385*	0,094±0,014**	0,133±0,016**
<i>A. olympica</i>	теплиця	0,70±0,07	0,738±0,056	0,369±0,052	0,042±0,066	0,054±0,008
<i>Campanula latifolia</i>	ґрунт	1,13±0,06	0,214±0,012	0,731±0,052	0,163±0,008	0,183±0,009
<i>C. latifolia</i>	теплиця	1,11±0,10	0,193±0,015	0,761±0,091	0,143±0,018	0,156±0,018
<i>C. trachelium</i>	ґрунт	1,88±0,09**	0,261±0,011**	1,326±0,085**	0,252±0,018**	0,290±0,018**
<i>C. trachelium</i>	теплиця	0,79±0,06	0,124±0,007	0,651±0,061	0,124±0,001	0,136±0,001
<i>C. persicifolia</i>	ґрунт	0,49±0,06	0,021±0,007**	0,155±0,048*	0,030±0,009*	0,035±0,011*
<i>C. persicifolia</i>	теплиця	0,33±0,03	0,049±0,06	0,290±0,033	0,042±0,003	0,045±0,003

Примітки: механічна тканина — склеренхіма в *A. olympica* та колєнхіма у видів роду *Campanula*; * — різниця середніх значень суттєва при $P > 0,95$; ** — при $P > 0,99$.

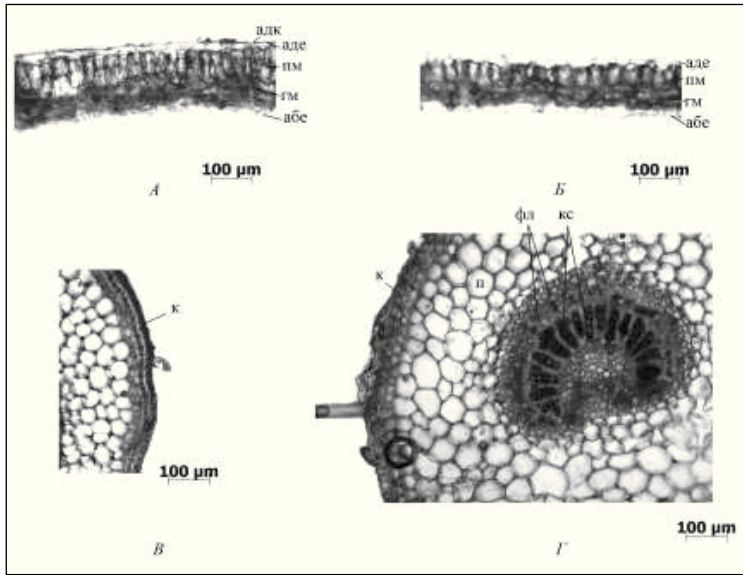


Рис. 3. Анатомічна будова розеткового листка *Campanula latifolia*: А, В — рослини з ґрунту, Б, Г — з теплиці (контроль): адк — адаксіальна кутикула; к — кутикула, аде — адаксіальний епідерміс, абе — абаксіальний епідерміс, пм — палісадний мезофіл, гм — губчастий мезофіл, кс — ксилема, фл — флоема, п — паренхіма

Fig. 3. Anatomical structure of the rosetate leaf of *Campanula latifolia*: А, В — in soil, Б, Г — in greenhouse (control): адк — adaxial cuticula; к — cuticle, аде — abaxial epidermis, абе — abaxial epidermis, пм — columnar mesophyll, гм — spongy mesophyll, кс — xylem, фл — phloem, п — parenchyma

ниною. Обумовлено це тим, що утворення хлоропластів у палісадній тканині відбувається значно довше, ніж у губчастій (Мокроносів і др., 1973), а отже, кількість хлоропластів у клітинах палісадної тканини вдвічі-втричі більша, ніж у губчастій. На абаксіальному боці черешка рослин *C. latifolia*, які з ґрунту, формуються три шари коленхіми, на відміну від контрольних рослин, в яких спостерігаються два її шари (рис. 3). Експериментальні рослини *C. latifolia* мають більшу площу паренхіми черешка порівняно з такою черешків контрольних рослин (табл. 3). В умовах теплиці виявлені залежності морфометричних й анатомічних параметрів листка *C. latifolia*, зокрема позитивна кореляція маси листової пластинки з площею провідної тканини черешка (0,78). Товщина листка й мезофілу від'ємно корелює із довжиною черешка (– 0,93; – 0,86). Виявлена позитивна кореляційна залежність відношення маси листової пластинки до її площі з площею провідної тканини черешка (0,80). У ґрунті зв'язок між цими параметрами знижується, оскільки на розвиток листка діють інші екологічні чинники, значення яких наближається до лімітуючих. Можна відзначити такі залежності: товщина листка корелює з діаметром (0,72) і площею черешка (0,75), товщина абаксіального епідермісу з довжиною листка (0,73), його площею (0,80) і масою (0,74). Загальною закономірністю для рослин *C. latifolia* є зв'язок маси листової пластинки з діаметром черешка (0,74); до-

вжини листка (0,77) та площі коленхіми черешка (0,69) — з індексом листкової пластинки.

У рослин *C. trachelium* із ґрунту достовірно збільшується довжина листка в 1,7, індекс — у 1,5 раза (табл. 1). Клітини палісадного мезофілу витягнуті, щільно прилягають одна до одної. У черешка листків рослин із ґрунту формуються три шари коленхіми, з теплиці — два. Для особин *C. trachelium* із ґрунту характерне збільшення товщини мезофілу листка в 1,3 (табл. 2), діаметра черешка — в 1,4 раза (табл. 3). В експерименті площа черешка зростає в 2,4 раза, коленхіми — вдвічі, паренхіми — в 2,5, провідної тканини — в 2,3 раза. Адаптація рослин *C. trachelium* до аридних умов забезпечується підвищенням фотосинтезуючої активності листкового апарату для підтримання життєдіяльності організму в разі дії стресових чинників. Основним показником високої адаптивності рослин є інтенсифікація процесів метаболізму й енергообміну та обумовлене ними прискорення темпів росту і розвитку (Шварц, 1980).

У теплиці в *C. trachelium* товщина палісадного мезофілу листка збільшувалася зі зростанням розміру, площі й маси листка, площі провідної тканини черешка; площа коленхіми черешка збільшувалася з подовженням черешка. У ґрунті відзначено від'ємний зв'язок товщини палісадного мезофілу з індексом листка (– 0,75). Загальною закономірністю для рослин є від'ємна кореляція

Таблиця 4. Морфологічні особливості листка видів роду *Campanula*

Вид/ вік, умови зростання	Листкова пластинка			
	форма	край	основа	верхівка
<i>C. latifolia</i> / два роки, теплиця	широкоюйцеподібно- округла	городчастий	ниркоподібна	тупа
<i>C. latifolia</i> / два роки, ґрунт	яйцеподібно- округла	городчастий- двопильчастий	округло- серцеподібна	тупа або гостра
<i>C. latifolia</i> / п'ять ро- ків, ґрунт	округла	двопильчастий	серцеподібна	тупа
<i>C. trachelium</i> / два роки, теплиця	округло-широкоюйце- подібна	городчастий	ниркоподібна	тупа
<i>C. trachelium</i> / два роки, ґрунт	широкоюйцеподібна	пильчастий- двопильчастий	ниркоподібно- серцеподібна	гостра
<i>C. trachelium</i> / п'ять років, ґрунт	широкоюйцеподібна	двопильчастий	серцеподібна	гостра
<i>C. persicifolia</i> / два роки, теплиця	ланцетно-вузько- оберненойцеподібна, відтягнута в черешок	рівний або дрібногород- частий	округла	гостра
<i>C. persicifolia</i> / два роки, ґрунт	ланцетно-вузько- оберненойцеподібна, відтягнута в черешок	городчастий	округла	тупа
<i>C. persicifolia</i> / п'ять років, ґрунт	вузькооберненойце- подібна, відтягнута в черешок	городчастий	округла	тупа

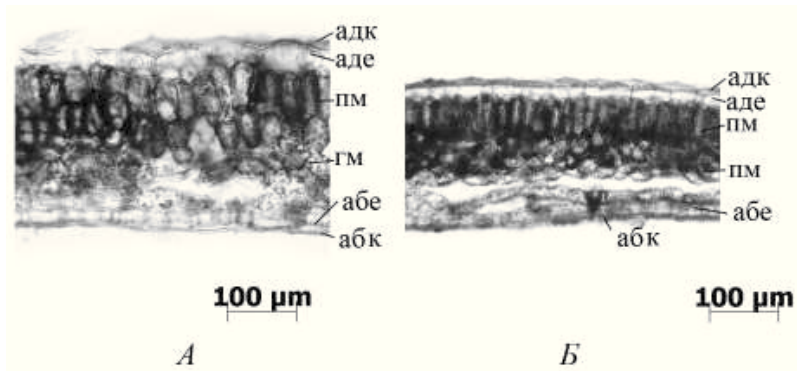


Рис. 4. Анатомічна будова розеткового листка *Campanula persicifolia*: А — рослини з ґрунту, Б — з теплиці (контроль): адк — адаксiальна кутикула, абк — абаксiальна кутикула, але — адаксiальний епiдерміс, абє — абаксiальний епiдерміс, пм — палисадний мезофіл, гм — губчастий мезофіл

Fig. 4. Anatomical structure of the rosellate leaf of *Campanula persicifolia*: А — in soil, Б — in greenhouse (control): адк — adaxial cuticula, абк — abaxial cuticula, але — adaxial epidermis, абє — abaxial epidermis, пм — columnar mesophyll, гм — spongy mesophyll

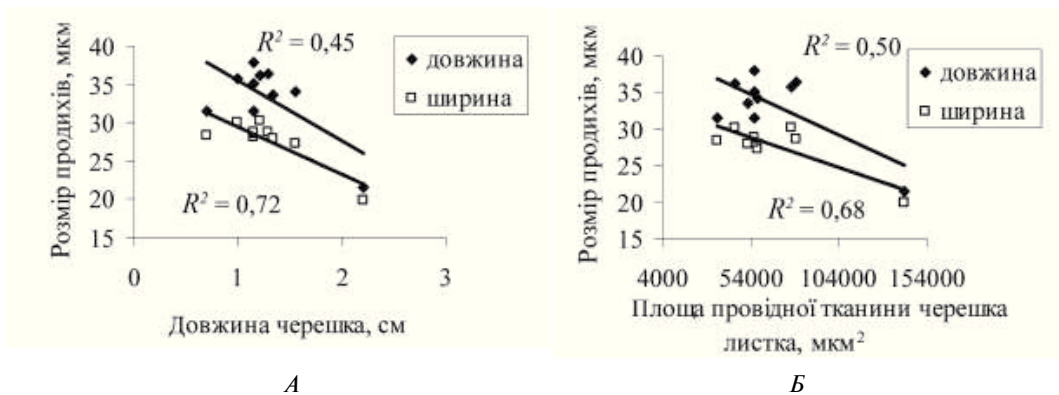


Рис. 5. Залежність розмірів продихів абаксiального епiдермісу листка *Campanula persicifolia* з ґрунту: А — від довжини черешка листка, Б — від площі його провідної ткани

Fig. 5. Dependence of the stoma size of the lower epidermis of *Campanula persicifolia* leaf in soil: А — on length of leaf petiole, Б — on area of vascular tissue of leaf petiole

площі листової пластинки з діаметром, площею і провідною тканиною черешка. Загальною закономірністю для особин *C. trachelium* є також зв'язок маси листка з площею механічної тканини черешка (0,71).

Особини *C. persicifolia*, які росли в ґрунті, відрізняються від контрольних збільшенням кількості шарів палисадного мезофілу (рис. 4), товщини листка, палисадного мезофілу — в 1,7 раза, а також товщини абаксiального епiдермісу в 1,6 раза (табл. 2). Клітини епiдермісу видів роду *Campanula* виконують функцію запасу води (Gyorgy, 2009), тому його потовщення є пристосувальною реакцією на брак вологи в посушливих умовах існування. Площа листка *C. persicifolia*

в ґрунті, порівняно з рослинами з теплиці, зростає в 1,7 раз, збільшуються також діаметр і площа черешка — в 1,5, епідермісу черешка — в 1,6 раз. Зростає площа пучка в 1,7, паренхіми — в 1,5, провідної тканини — в 1,6 раз (табл. 3). В експериментальних рослин *C. persicifolia* спостерігається формування продихів у адаксіальній епідермі листка, достовірно зменшується їхня кількість у абаксіальній епідермі в 0,8 раз з одночасним збільшенням їхнього розміру в 1,2 раз — порівняно з контролем. Для кожної групи рослин характерна певна сукупність морфологічних і анатомічних ознак, котра може розглядатися як адаптаційний потенціал виду, який росте в аридному середовищі (Гамалей, 1984). Деякі автори вважають, що низька частота продихів у поєднанні з їх великими розмірами сприяє ефективнішому контролю за водообміном (Seulemans, 1978; Bissing, 1982). Інші автори (Василевская, 1938, 1954; Эзау, 1980; Буинова, 1988) дотримуються протилежної думки стосовно того, що листкам мезофітів у посушливих умовах властиве збільшення кількості продихів і зменшення їхніх розмірів. Проте можна припустити, що в степовій зоні України поява продихів в адаксіальній епідермі листка і зменшення їхньої кількості в абаксіальній з одночасним збільшенням їх розмірів є загальною закономірністю, яка виявлена також у листків *Hemerocallis citrina* і *H. minor* (Крохмаль, 2011).

У рослин *C. persicifolia* з теплиці виявлена позитивна кореляція висоти палісадного мезофілу та індексу листка. В особин *C. persicifolia* з ґрунту кількість продихів на адаксіальному епідермісі позитивно корелює з товщиною палісадного мезофілу і відношенням маси листкової пластинки до її площі. Розміри продихів абаксіального епідермісу збільшуються зі зменшенням довжини черешка листка (рис. 5, А), діаметра, площі та його провідної тканини (рис. 5, Б).

Порівняння морфологічної й анатомічної будови розеткового листка дворічних рослин у віргінільному віковому стані та п'ятирічних генеративних рослин видів роду *Campanula* з ґрунту показало, що в генеративних рослин *C. latifolia* та *C. trachelium* зменшуються товщина листка і мезофілу в 1,2 раз. У генеративних рослин *C. latifolia* збільшуються ширина листка в 1,3, довжина черешка — в 1,8, товщина нижнього епідермісу листка — в 1,5 раз, а індекс листка зменшується в 1,4 раз. Розеткові листки генеративних рослин *C. trachelium* характеризуються збільшенням розміру листкової пластинки в 2,5 раз і довжини черешка — в 1,7 раз; *C. persicifolia* — збільшенням розміру листка в 3,3, довжини черешка — в 2,5 раз. Для всіх досліджених видів у генеративному стані характерне зростання площі провідних пучків черешка і провідної тканини в 2,0–3,3 і 1,4–2,5 раз відповідно. Отже, в генеративних рослин, порівняно з рослинами молодих вікових станів, відбувається збільшення розміру та площі розеткового листка, довжини черешка, площі тканин провідних пучків за одночасного зменшення товщини листка і мезофілу. Це пов'язано, мабуть, із тим, що в генеративних рослин функціонує стеблове листя, яке забезпечує їх пластичними матеріалами, котрі витрачаються на формування репродуктивних органів. Основна функція розеткових листків на цьому етапі розвитку особини полягає в захисті бруньок відновлення від несприятливих чинників середовища, що й забезпечує розетка.

Висновки

Отже, морфологічна й анатомічна адаптація листків мезофітних трав'яних багаторічників із родів *Aquilegia* та *Campanula* під час інтродукції в умови степової зони України полягає у збільшенні розрізаності краю листової пластинки, а також шарів палисадного мезофілу, товщини мезофілу, епідермісу, посиленні механічних властивостей черешка розеткових листків (зростання шарів коленхіми, утворення порожнини в центрі черешка та ін.), формуванні продохів у адаксіальному епідермісі листка, зменшенні кількості продохів абаксіального епідермісу з одночасним збільшенням їхніх розмірів.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Баранова М.А. Классификация морфологических типов устьиц // Ботан. журн. — 1985. — 70, № 12. — С. 1585—1595.
2. Буинова М.Г. Анатомия и пигменты листа растений Забайкалья. — Новосибирск: Наука, 1988. — 230 с.
3. Василевская В.К. Формирование листа засухоустойчивых растений. — Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. — 184 с.
4. Гамалей Ю.В. Анатомия листа у растений пустыни Гоби // Ботан. журн. — 1984. — 69, № 5. — С. 569—584.
5. Екофлора України. — К.: Фітосоціоцентр, 2000. — Т. 1. — 284 с.
6. Захаревич С.Ф. К методике описания эпидермиса листа // Вестн. Ленинград. ун-та. — 1954. — № 4. — С. 65—75.
7. Клейн Р.М., Клейн Д.Т. Методы исследования растений. — М.: Колос, 1974. — 527 с.
8. Крохмаль И.И., Пугачева А.Ю. Анатомические особенности листа видов рода *Hemerocallis* L. в условиях степной зоны Украины // Вісн. пробл. біол. і мед. — Т. 1, вип. 2. — С. 72—76.
9. Лукьянова Л.М., Бульчева Т.М., Кудрявцева О.В. и др. Анатомо-физиологическая характеристика ассимилирующих органов растений Хибин и Центрального Кавказа // Влияние внешних факторов на устойчивость, рост и развитие растений. — Петрозаводск, 1999. — С. 179—189.
10. Меньшакова М.Ю., Жиров В.К., Хаитбаев А.Х., Гайнанова Р.И. Изменчивость фотосинтетического аппарата растений: бореальные и субарктические экосистемы. — М.: Наука, 2008. — 117 с.
11. Мокронос А.Т., Багаутдинова Р.И., Бубнова Е.А., Кобелева И.В. Фотосинтетический метаболизм в палисадной и губчатой тканях листа // Физиол. раст. — 1973. — 10, вып. 6. — С. 1191—1197.
12. Николаевская Е.В. Изменчивость морфолого-анатомических признаков строения листа разных экотипов *Trifolium repens* L. в связи с вертикальной зональностью // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. — 1990. — Вып. 4, № 24. — С. 33—44.
13. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. — М., 1980. — 278 с.
14. Эзау К. Анатомия семенных растений. — М.: Мир, 1980. — Т. 1, 2. — 570 с.
15. Bissing D.R. Evolution of leaf architecture in the chapparal species *Fremontodendron californicum* ssp. *californicum* (Sterculiaceae) // Amer. J. Bot. — 1982. — 69 (6). — P. 957—972.
16. Ceulemans R., Jmpens J., Lemeur R., Moermans R., Samsuddin Z. Water movements in the soil-poplar-atmosphere system // Oecol. Plant. — 1978. — 13 (1). — P. 1—12.
17. Crawford R.M.M. Studies in plant survival: ecological case histories of plant adaptation to adversity. — Oxford etc.: Blackwell, 1989. — 296 p.
18. Gyorgy Eva. Anatomic adaptive strategies of some Cormophytes with individuals growing in light and shade conditions // Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj-Napoca. — 37 (2). — 2009. — P. 33—39.
19. Vogel S. Leaves in the lowest and highest winds: temperature, force and shape // New Phytologist. — 2009. — 183. — P. 13—26.

Рекомендує до друку
Є.Л. Кордюм

Надійшла 24.02.2012 р.

И.И. Крохмаль

Донецкий ботанический сад НАН Украины, г. Донецк

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТА ВИДОВ
РОДОВ *CAMPANULA* L. И *AQUILEGIA* L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ
В УСЛОВИЯХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ УКРАИНЫ

Изучены особенности анатомического строения листа видов родов *Campanula* и *Aquilegia* во время их интродукции в степной зоне Украины. Установлено, что адаптация мезофитных видов травянистых многолетников заключается в увеличении слойности палисадного мезофилла, толщины мезофилла, эпидермиса, повышении механических свойств черешка листа, появлении устьиц в адаксиальном эпидермисе листа, уменьшении количества устьиц абаксиального эпидермиса при одновременном увеличении их размеров.

К л ю ч е в ы е с л о в а: анатомическое строение листа, адаптация, травянистые многолетники, интродукция, степная зона, Украина.

I.I. Krokhamal

Donetsk Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine

ANATOMICAL FEATURES OF LEAVES OF SPECIES OF *CAMPANULA* L. AND
AQUILEGIA L. INTRODUCED IN STEPPES OF UKRAINE

Peculiarities of the leaf anatomical structure of *Campanula* L. and *Aquilegia* L. species introduced in the steppe zone of Ukraine were studied. It was found that adaptation of mesophyte species of herbaceous perennials consists in enlargement of layers of accumulated parenchyma, thickness of mesophyll, epidermis, mechanical properties of leaf petiole, appearance of stomata on the upper surface of a leaf, smaller quantity of stomata on the bottom surface and their simultaneous increase in size.

К e y w o r d s: anatomical structure of the leaf, adaptation, herbaceous perennials, introduction, steppe zone, Ukraine.