

Анатомо-физиологические особенности листа *Campanula glomerata* L.

ИРИНА ИГОРЕВНА КРОХМАЛЬ

КРОХМАЛЬ И.И. (2014): **Anatomical and physiological features of *Campanula glomerata* L.** *Chornomors'k. bot. z.*, **10** (2): 167-178. doi: 10.14255/2308-9628/14.102/2.

Leaf anatomical features of *Campanula glomerata* L. in different existence conditions were studied. The study has shown that the growth conditions have influenced leaf quantitative anatomical characteristics. A higher number of correlations of morphological and anatomical leaf features is observed under more arid conditions within the species distribution; thickness of palisade mesophyll, palisade coefficient, size and area of stomata of abaxial epidermis, m/S i m_2/S ratios are increased, leaf width and stomata number are reduced.

Key words: anatomy, leaf, different existence conditions, Campanula glomerata

КРОХМАЛЬ И.И. (2014). **Анатомо-фізіологічні особливості листка *Campanula glomerata* L.** *Чорноморськ. бот. ж.*, **10** (2): 167-178. doi: 10.14255/2308-9628/14.102/2.

Вивчені анатомічні особливості листка *Campanula glomerata* L. в різних умовах існування. Виявлено, що умови зростання впливають на кількісні анатомічні ознаки листка. В межах ареалу виду в більш посушливих умовах відбувається збільшення числа кореляцій морфологічних і анатомічних ознак листка, товщини палісадного мезофілу, коефіцієнту палісадності, розміру та площі продихів абаксiального епідермісу, m/S i m_2/S ; зменшення ширини листка і кількості продихів.

Ключові слова: анатомія, лист, різні умови існування, Campanula glomerata

КРОХМАЛЬ И.И. (2014). **Анатомо-физиологические особенности листа *Campanula glomerata* L.** *Черноморск. бот. ж.*, **10** (2): 167-178. doi: 10.14255/2308-9628/14.102/2.

Изучены анатомические особенности листа *Campanula glomerata* L. в разных условиях обитания. Выявлено, что условия произрастания влияют на количественные анатомические признаки листа. В пределах ареала вида в более засушливых условиях происходит увеличение числа корреляций морфологических и анатомических признаков листа; толщины палисадного мезофилла, коэффициента палисадности, размера и площади устьиц абаксiального эпидермиса, m/S и m_2/S ; уменьшение ширины листа и количества устьиц.

Ключевые слова: анатомия, лист, разные условия произрастания, Campanula glomerata

Установление закономерностей изменения анатомических признаков листа *Campanula glomerata* L. в разных условиях произрастания позволяет определить наиболее важные для адаптации к новым условиям признаки. Их наличие или степень проявления в той или иной мере определяется условиями формирования видов. Системные механизмы адаптаций растений к неблагоприятным факторам среды связаны, в первую очередь, с модификациями фотосинтезирующих структур. Исследование функциональной анатомии листа в разных условиях произрастания позволяет выяснить адаптивную способность вида и потенциальную возможность его интродукции. Ведущее положение ассимилирующих структур в формировании адаптивного ответа растений обуславливается тем, что эволюционно эти структуры являются первичными по отношению к другим – опорным, проводящим и запасующим

[ТАКНТАДЗНИАН, 1961]. Изучение морфолого-анатомических особенностей листа видов рода *Campanula* L. используется в целях уточнения их систематики [АЛСИТЕРЕ, 2010; ДРЕМЛУГА, ФУТОРНА, 2012] и выяснения механизмов адаптации растений к различным условиям обитания [GYORGY, 2009; GOSTIN, 2012]. Цель работы – выявление анатомических особенностей листа *Campanula glomerata* в разных условиях произрастания.

Методика исследований

Материалом исследования морфолого-анатомических признаков листа явились представители *C. glomerata* в Карпатах (НПП «Синевир», влажный луг, 900 м над ур. м.) и в условиях культуры (степная зона Украины, Донецкий ботанический сад НАН Украины). В ботаническом саду исследовали растения на солнечном и затененном участках. Срез листовой пластинки делали в ее средней части. Толщину листа, эпидермиса и мезофилла измеряли на равном расстоянии от края листа и главной жилки. В работе использован микроскоп Zeiss Primo Star, для проведения измерений – программа AxioVision. Анатомические исследования проводили согласно общепринятым методикам [KLEIN, KLEIN, 1974; PAUSHEVA, 1988]. Для характеристики очертаний и проекций эпидермальных клеток применена классификация С.Ф. Захаревича [1954], для характеристики устьичного аппарата – морфологическая классификация М.А. Барановой [1985]. Устьичный индекс (SI) в % высчитывали по формуле $ns \cdot 100 / (nc + ns)$, где ns – количество устьиц, nc – количество эпидермальных клеток на 1 мм² поверхности листа. Средняя относительная освещенность (полдень в ясные дни) в период вегетации была 100%: 1) луг НПП «Синевир», Карпаты; 2) Донецкий ботанический сад, солнечный участок; 15,2% 3) ДБС, теневой участок. Сравнение климатических факторов регионов исследования приведено на рисунке 1.

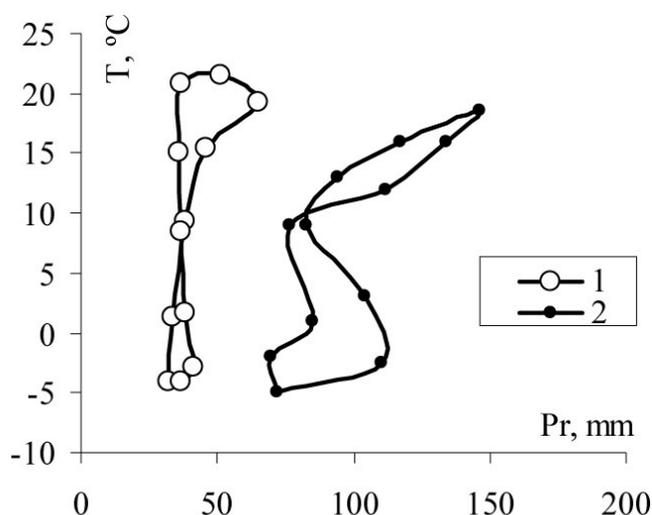


Рис. 1. Климатограмма мест исследования *Campanula glomerata* L.: 1 – Донецк (степная зона Украины), 2 – Синевир (Карпаты): T, °C – средняя температура, °C; Pr, mm – количество осадков, mm.

Fig 1. Climagram of research regions of *Campanula glomerata* L.: 1 – Donetsk (steppe zone of Ukraine), 2 – Sinevir (Carpathians): T, °C – mean temperature, °C; Pr, mm – amount of precipitation, mm.

Результаты исследования и их обсуждение

C. glomerata – евроазиатский вид, произрастает на лесных полянах, в кустарниках, на лугах [FLORA..., 1957]. Листья *C. glomerata* мелкогородчатые, опушенные мягкими или реже жестковатыми короткими волосками, реже почти голые, иногда опушенные только вдоль жилок. Розеточные листья длинночерешковые,

яйцевидно-продолговатые, или яйцевидно-ланцетные, с неглубоко сердцевидным, округлым или тупым основанием, острые или тупые; стеблевые – сидячие, более узкие и мелкие, иногда полустеблеобъемлющие, почти плоские. Розеточные листья *C. glomerata* формируются весной, стеблевые – в первой половине лета. В конце лета – начале осени происходит осеннее отрастание розеточных листьев новой генерации.

В степной зоне Украины (ДБС, солнечный участок) у *C. glomerata* достоверно возрастает толщина розеточного листа и мезофилла в 1,2 раза, палисадного мезофилла и коэффициента палисадности в 1,7 раза, размер устьиц в 1,3 раза, их площадь в 1,5 раза с одновременным уменьшением количества клеток и устьиц на 1 мм^2 абаксиального эпидермиса в 0,7 и 0,6 раза соответственно по сравнению с растениями из Карпат (рис. 2). Увеличивается длина листа и объем черешка (V_p) в 2,6 раза, масса свежего листа в 1,5 раза, отношение массы свежего (m/S) и высушенного (m_2/S) листа к его площади в 14,7 и 11,3 раза соответственно, уменьшается ширина листа, соотношение веса сухого и свежего листа (m_2/m) в 0,4 раза. Известно, что при произрастании в засушливых условиях и большой инсоляции происходит увеличение толщины пластинки листа и ассимиляционной ткани [POPLAVSKAYA, 1937; VASILEVSKAYA, 1954; DYACHENKO, 1978]. Увеличение слойности и толщины палисадного мезофилла имеет адаптивный характер, поскольку основная фотосинтетическая деятельность листа связана с палисадной тканью [MOKRONOSOV et al., 1973]. Некоторые авторы придерживаются мнения, что низкая частота устьиц в сочетании с крупными их размерами способствует более эффективному контролю водообмена [BISSING, 1982; CEULEMANS et al., 1978], другие авторы [BUINOVA, 1988; VASILEVSKAYA, 1938, 1954; ESAU, 1980] – противоположного мнения: что листьям мезофитов в засушливых условиях свойственно увеличение количества устьиц и уменьшение их размеров. У вида *Campanula alliariifolia* Willd. в условиях интродукции (степная зона Украины) нами ранее было выявлено увеличение количества устьиц в абаксиальном эпидермисе у листьев разных формаций по сравнению с растениями из естественных мест произрастания (Кавказ) [KROKHMAL, 2013]. *C. alliariifolia* на Кавказе произрастал под пологом леса, в ДБС на открытом и теневом участках. Для разных условий произрастания в ДБС были отмечены одинаково направленные изменения в устьичном аппарате листа растений.

На теневом участке Донецкого ботанического сада, так же, как и на световом, у *C. glomerata* достоверно возрастают толщина палисадного мезофилла и коэффициент палисадности, масса свежего розеточного листа, размер и площадь устьиц, уменьшается количество клеток и устьиц на 1 мм^2 абаксиального эпидермиса в сравнении с растениями из Карпат. Отмечено уменьшение толщины губчатого мезофилла в 0,8, абаксиального эпидермиса – 0,9, устьичного индекса (IS) – 0,7 раза и увеличение массы сухого листа в 4,8; m/S – 7,5; m_2/S – 2,2 раза. У растений в условиях затенения происходит уменьшение площади в 0,3, периметра в 0,5, ширины листа в 0,2 раза, диаметра черешка и отношения диаметра черешка к его длине (dp/lp) в 0,3 раза, объема черешка (V_p) в 0,2 раза. Следовательно, с одной стороны, в условиях повышенной инсоляции (луг, Синевир, Карпаты; освещенный участок, ДБС, степная зона Украины) увеличивается накопление воды в губчатом мезофилле и абаксиальном эпидермисе, по сравнению с затененным участком, и связанное с этим повышение механических свойств листа. С другой стороны, клетки эпидермиса видов рода *Campanula* выполняют функцию запаса воды [GYORGY, 2009], поэтому увеличение его толщины является приспособительной реакцией на недостаток влаги в условиях обитания.

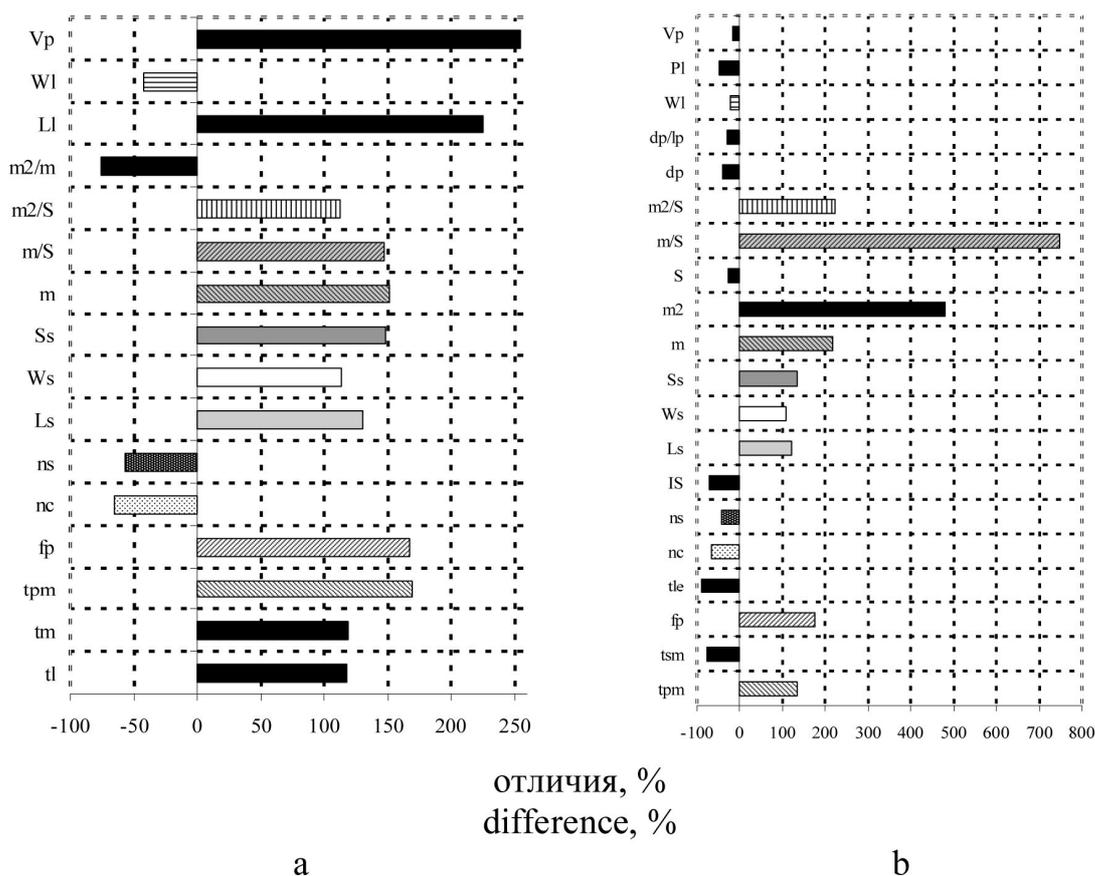


Рис. 2. Отличие (%) значений морфолого-анатомических параметров розеточного листа *Campanula glomerata* L. в условиях культуры в степной зоне Украины (Донецкий ботанический сад) от растений, произрастающих в Карпатах: а – солнечный участок, б – теневой участок: tl – толщина листа, tm – толщина мезофилла, tpm – толщина палисадного мезофилла, tsm – толщина столбчатого мезофилла, fp – коэффициент палисадности, tle – толщина нижнего эпидермиса, nc – количество клеток на 1 мм² адаксиального эпидермиса, ns – количество устьиц на 1 мм² адаксиального эпидермиса, IS – устьичный коэффициент, Ls – длина устьица, Ws – ширина устьица, Ss – площадь устьица, m – масса свежего листа, m₂ – масса высушенного листа, S – площадь листа, m/S – отношение массы свежего листа к площади листа; m₂/S – отношение массы высушенного листа к площади листа; m₂/m – соотношение массы высушенного и свежего листа; Ll – длина листа, Wl – ширина листа, Pl – периметр листа, Vp – объем черешка листа, dp – диаметр черешка листа, dp/lp – отношение диаметра черешка к его длине.

Fig. 2. Difference (%) of morphological and anatomical parameters of rosette leaf *Campanula glomerata* L. in a culture in steppe zone of Ukraine (Donetsk Botanical Garden) from plants growing in the Carpathians: a – on sunny area, b – on the shaded area: tl – leaf thickness, tm – mesophyll thickness, tpm – palisade mesophyll thickness, tsm – spongy mesophyll thickness, fp – factor palisade, tle – thickness of the lower epidermis, nc – number of cells per 1 mm² adaxial epidermis, ns – number of stomata per 1 mm² adaxial epidermis, IS – stomatal index, Ls – stomata length, Ws – stomata width, Ss – stomata area, m – leaf weight of undried, m₂ – weight of dried leaf, S – leaf area, m/S – ratio of the mass of undried leaf to its area; m₂/S – weight ratio of the dried leaf to its area; m₂/m – ratio of the mass of the dried and undried leaf; Ll – leaf length, Wl – leaf thickness, Pl – leaf perimeter, Vp – petiole volume, dp – petiole diameter, dp/lp – ratio of the diameter to the length of the petiole of leaf.

Сравнение стеблевых листьев растений *C. glomerata* в Карпатах и в степной зоне Украины (теневой участок) показало, что у последних увеличивается толщина палисадного мезофилла в 1,6 раза, коэффициент палисадности в 2,2 раза, размер устьиц в 1,1 раза, их площадь в 1,3 раза, m/S в 8,6; m₂/S в 7,2 раза; уменьшается толщина губчатого мезофилла в 0,7 раза, количество устьиц на нижнем эпидермисе в 0,6 раза, масса сухого листа в 0,8 раза, площадь листа в 0,1 раза, длина его в 0,6, ширина – 0,2,

периметр – 0,3 раза (рис. 3). В условиях затенения наблюдается уменьшение линейных размеров и площади листа разных формаций *C. glomerata* по сравнению с открытыми участками.

Следовательно, достоверные отличия листьев разных формаций в степной зоне Украины и Карпатах касаются толщины палисадного мезофилла, коэффициента палисадности, количества устьиц на 1 мм² адаксиальной поверхности листа, их размера и площади, ширины листа, значений отношений m/S и m_2/S . Значения толщины палисадного мезофилла, коэффициента палисадности, размера и площади устьиц, m/S и m_2/S у листьев *C. glomerata* в степной зоне Украины выше, остальных параметров – ниже.

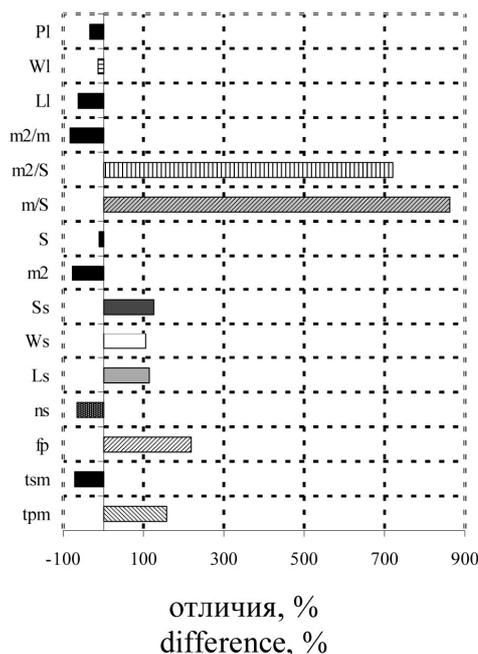


Рис. 3. Отличие (%) значений морфолого-анатомических параметров стеблевого листа растений *Campanula glomerata* L. в условиях культуры в степной зоне Украины (Донецкий ботанический сад, теневой участок) от растений, произрастающих в Карпатах: tpm – толщина палисадного мезофилла, tsm – толщина столбчатого мезофилла, fp – коэффициент палисадности, ns – количество устьиц на 1 мм² адаксиального эпидермиса, Ls – длина устьица, Ws – ширина устьица, Ss – площадь устьица, m₂ – масса высушенного листа, S – площадь листа, m/S – отношение массы свежего листа к площади листа; m₂/S – отношение массы высушенного листа к площади листа; m₂/m – соотношение массы высушенного и свежего листа; Ll – длина листа, Wl – ширина листа, Pl – периметр листа.

Fig. 3. Difference (%) of morphological and anatomical parameters of cauline leaf *Campanula glomerata* L. in a culture in steppe zone of Ukraine (Donetsk Botanical Garden, on the shaded area) from plants growing in the Carpathians: tpm – palisade mesophyll thickness, tsm – spongy mesophyll thickness, fp – factor palisade, ns – number of stomata per 1 mm² adaxial epidermis, Ls – stomata length, Ws – stomata width, Ss – stomata area, m₂ – weight of dried leaf, S – leaf area, m/S – ratio of the mass of undried leaf to its area; m₂/S – weight ratio of the dried leaf to its area; m₂/m – ratio of the mass of the dried and undried leaf; Ll – leaf length, Wl – leaf thickness, Pl – leaf perimeter.

При сравнении морфолого-анатомических признаков розеточного листа *C. glomerata* в разных условиях произрастания в ДБС выявлено, что линейные размеры и площадь листа, диаметр черешка, отношение dp/lp , толщина мезофилла, в частности столбчатого и губчатого, адаксиального эпидермиса, количество свободной воды в листе в условиях освещенного участка достоверно выше, масса высушенного листа (m_2), значение отношений m_2/S , m_2/m ниже по сравнению с растениями на затененном участке. Следовательно, в условиях инсоляции формируются крупные утолщенные

листовые пластинки с большим диаметром черешка листа, что обуславливает повышение его гидравлической проводимости, и как следствие – содержание свободной воды в листе, т.е. механические свойства листа на освещенном участке обеспечиваются содержанием воды в нем, на затененном – механическими тканями.

Для растений *C. glomerata* из Карпат выявлена достоверная связь толщины столбчатого мезофилла (рис. 4а) и диаметра черешка листа с толщиной абаксиального эпидермиса (рис. 4б). Количество устьиц на 1 мм² абаксиального эпидермиса, устьичный индекс (IS), длина устьица, его площадь возрастают при увеличении длины листа.

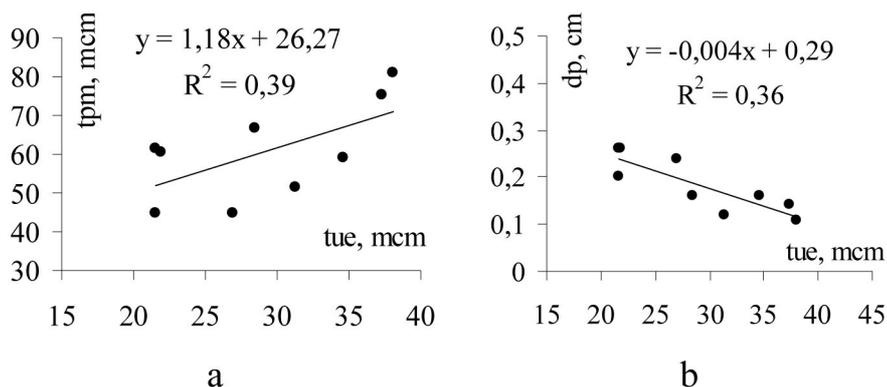


Рис. 4. Зависимость толщины палисадного мезофилла (tpm) (а) и диаметра черешка (dp) (б) от толщины абаксиального эпидермиса (tue) розеточного листа *Campanula glomerata* L. в Карпатах.

Fig. 4. Dependence of palisade mesophyll thickness (tpm) (a) and petiole diameter (dp) (b) on the thickness of the abaxial epidermis (tue) of rosellate leaf *Campanula glomerata* L. in Carpathians.

У розеточных листьев *C. glomerata* в Карпатах масса свежего листа (m) и его площадь (S) увеличиваются при возрастании объема черешка листа (Vp) (рис. 5а, б), диаметр черешка (dp) – при увеличении периметра листа (Pl) (рис. 5с).

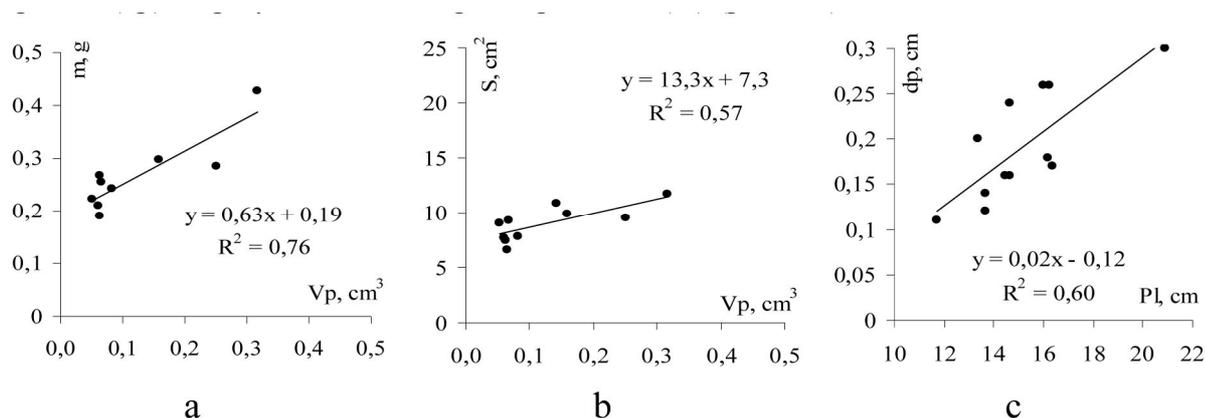


Рис. 5. Зависимость массы свежего розеточного листа (m) (а) и площади листа (S) (б) от объема черешка (Vp); диаметра черешка (dp) от периметра листа (Pl) (с) *Campanula glomerata* L. в Карпатах.

Fig. 5. Dependence weight of undried rosellate leaf (m) (a) and leaf area (S) (b) on the petiole volume (Vp); petiole diameter (dp) on the leaf perimeter (Pl) (c) *Campanula glomerata* L. in Carpathians.

Масса высушенного розеточного листа (m₂) *C. glomerata* в Карпатах и количество воды в листе (m₃) возрастает при увеличении объема черешка листа (dp) (рис. 6). Следовательно, периметр, площадь, масса листа, содержание воды в нем определяется

объемом черешка листа. Зависимость массы свежего и высушенного листа от его площади на открытых участках в Карпатах и в Донецком ботаническом саду имеет одинаковый характер (рис. 7). Теснота связи в условиях степной зоны Украины повышается. Зависимость массы листа от площади на теневом участке ДБС имеет отличный характер от других мест произрастания, теснота связи этих параметров высокая.

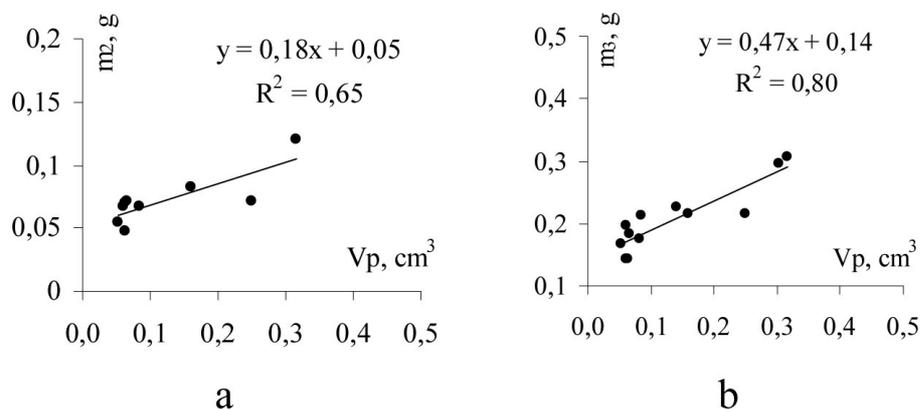


Рис. 6. Зависимость массы высушенного розеточного листа (m_2) (а), количества воды в листе (m_3) (б) от объема черешка (V_p) *Campanula glomerata* L. в Карпатах.

Fig. 6. Dependence weight of dried rosette leaf (m_2) (a), amount of water in the leaf (m_3) (b) on the petiole volume (V_p) *Campanula glomerata* L. in Carpathians.

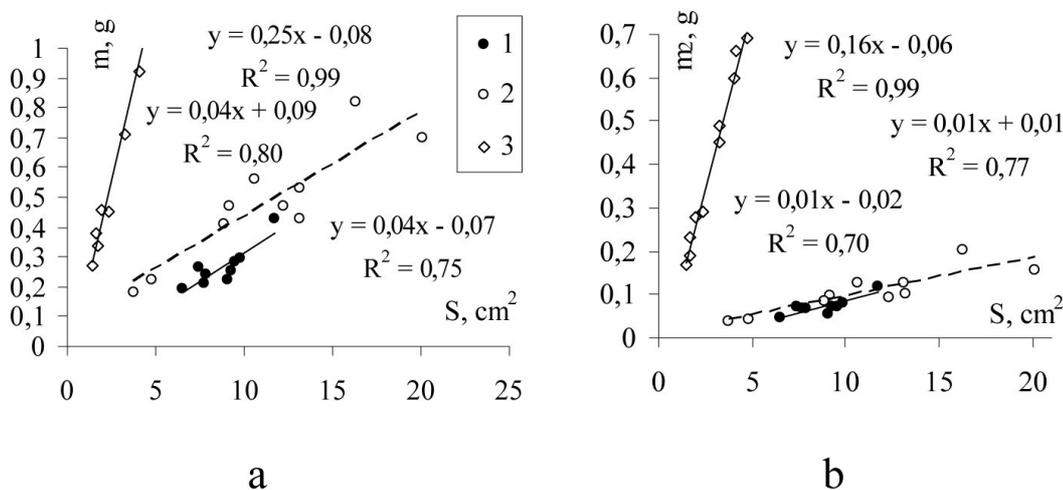


Рис. 7. Зависимость массы свежего (а) и высушенного (б) листа от его площади (S): 1 – Карпаты, луг, 900 м над уровнем моря, 2 – солнечный участок в Донецком ботаническом саду, 3 – теневой участок в ДБС.

Fig. 7. Dependence weight of undried (a) and dried leaf on the leaf area (S): 1 – Carpathians, meadow, 900 m above sea level, 2 – on sunny area in Donetsk Botanical Garden (DBG), 3 – on the shaded area in DBS.

В ходе адаптации *C. glomerata* к более засушливым условиям произрастания проявляется высокая скоррелированность изменения анатомо-морфологических признаков листа растений. Вступает в силу корреляционный отбор, который может приводить к совместной изменчивости двух или более признаков, благодаря чему растение способно адаптироваться к различным условиям существования. Так, на солнечном участке у растений толщина мезофилла листа (t_m) связана с его площадью

(рис. 8a), массой высушенного листа (m_2) (0,68) и отношением m_2/m (0,71); толщиной столбчатого мезофилла (tpm) с массой свежего (m) и высушенного (m_2) листа (рис. 8b), длиной листа (0,70); коэффициентом палисадности с m_2/m (0,68). Количество клеток и устьиц в абаксиальном эпидермисе увеличивается при возрастании диаметра черешка (dp) (0,61), отношений m/S и m_2/S . Количество воды в листе возрастает при увеличении диаметра черешка (dp) (0,83). Размеры листа (ширина, длина, периметр), толщина столбчатого мезофилла (рис. 8c), масса сухого листа (рис. 8d) и количество воды в нем увеличиваются при уменьшении значения отношения dp/lp .

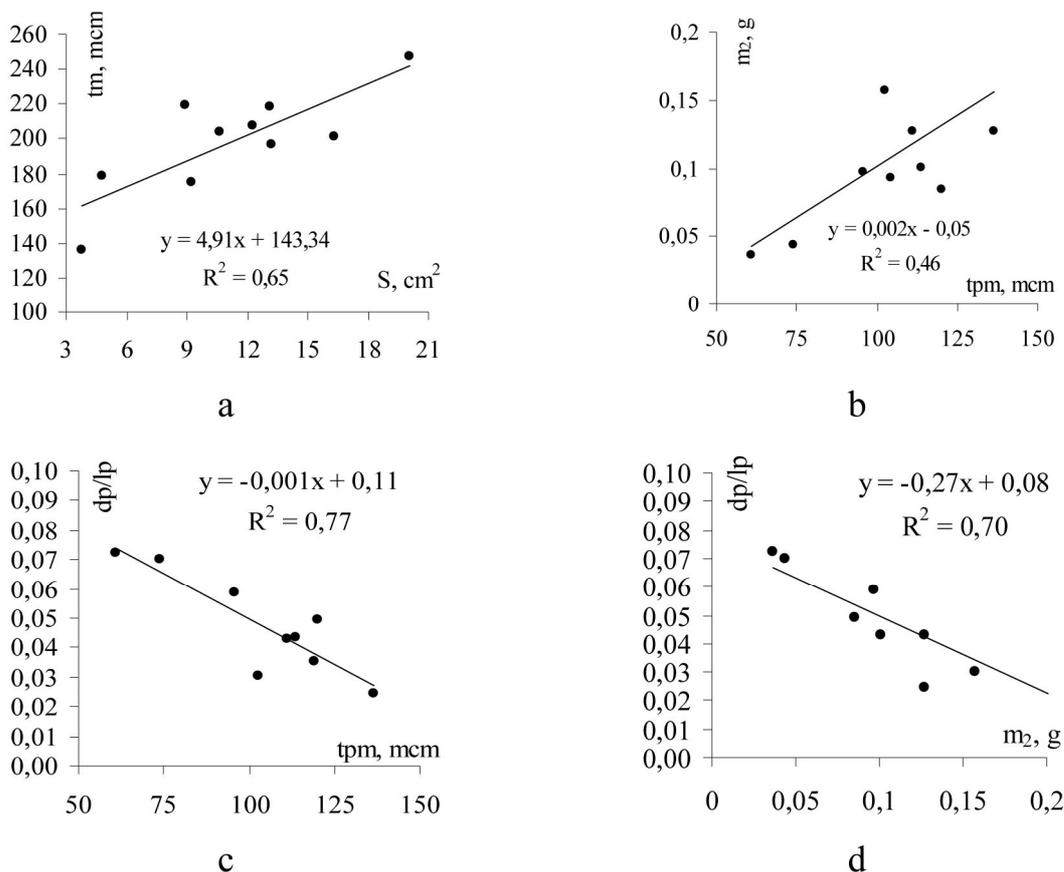


Рис. 8. Зависимость толщины мезофилла розеточного листа (tm) *C. glomerata* L. (ДБС, солнечный участок) от площади листа (S) (a); массы высушенного листа (m_2) от толщины столбчатого мезофилла (tpm) (b); отношения диаметра черешка листа к его длине (dp/lp) от толщины столбчатого мезофилла (tpm) (c) и массы высушенного листа (m_2) (d).

Fig. 8. Dependence of mesophyll thickness of rosette leaf (tm) *C. glomerata* L. (DBS, sunny area) on the area leaf (S) (a); weight of dried leaf (m_2) on the palisade mesophyll thickness (tpm) (b); ratio of the diameter to the length of the petiole of leaf (dp/lp) on the palisade mesophyll thickness (tpm) (c) and weight of dried leaf (m_2) (d).

Для розеточных листьев *C. glomerata* на теневом участке (ДБС) выявлены следующие достоверные корреляции признаков: соотношение массы высушенного и свежего листа (m_2/m) увеличивается при возрастании толщины листа (0,76); площадь листовой пластинки (0,68) и масса листа (0,70) – при возрастании толщины мезофилла. При увеличении устьиц на 1 см² абаксиальной поверхности листа возрастают значения отношений m/S и m_2/S (рис. 9). Размер устьиц уменьшается при увеличении длины черешка листа (0,60).

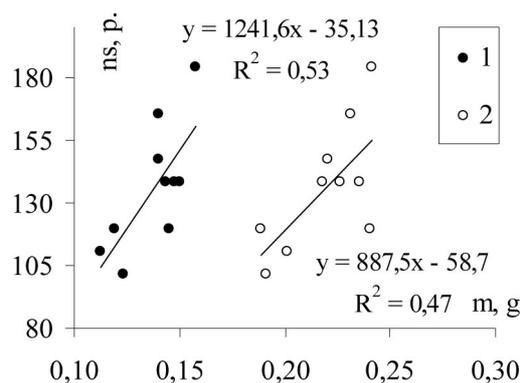


Рис. 9. Зависимость количества устьиц на 1 мм² абаксиального эпидермиса листа *Campanula glomerata* L. (ДБС, затененный участок) от массы высушенного (1) и свежего (2) листа.

Fig. 9. Dependence of number of stomata per 1 mm² abaxial epidermis of leaf *Campanula glomerata* L. (DBS, shaded area) on the weight of dried (m₂) (1) and of undried (2) leaf.

Для совокупности розеточных листьев *C. glomerata* на освещенных участках (Карпаты, степная зона Украины) характерно возрастание m/S и m_2/S при увеличении диаметра черешка листа (dp) (рис. 10а, б). Для общего пула данных розеточных листьев характерно увеличение диаметра черешка листа (dp) при возрастании периметра листа (Pl) (рис. 10с).

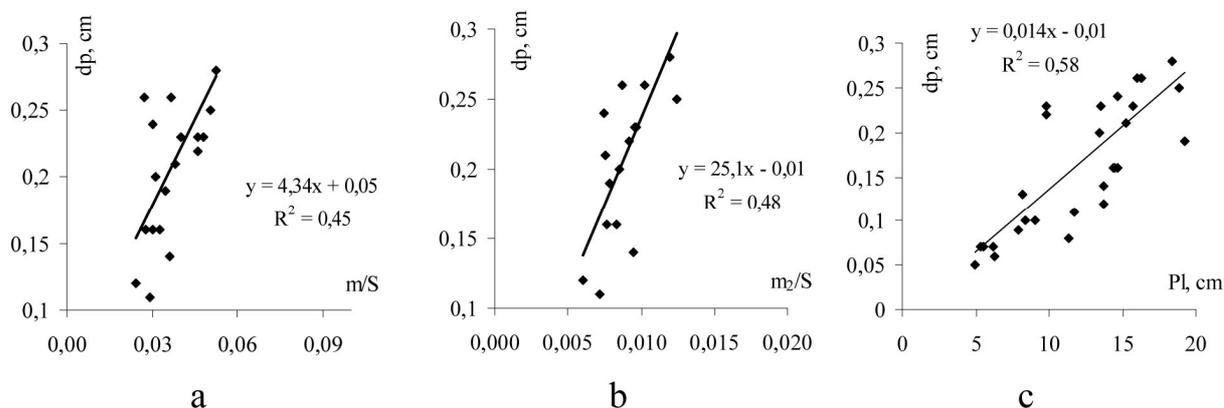


Рис. 10. Зависимость диаметра черешка листа (dp) *Campanula glomerata* L. от 1) отношения массы свежего (m/S) (а) и высушенного листа (m_2/S) к его площади (б) и 2) периметра листа (Pl) (с). Пояснение в тексте.

Fig. 10. Dependence of petiole diameter (dp) *Campanula glomerata* L. on the 1) ratio of the mass of undried leaf (m/S) (a) and dried leaf (m_2/S) to its area and 2) leaf perimeter (Pl) (c). Text for explanation.

Зависимость массы стеблевого листа от его площади отличается в разных условиях произрастания (рис. 11), теснота связи этих параметров увеличивается в условиях степной зоны Украины. Отношение m_2/S стеблевого листа *C. glomerata* в Карпатах увеличивается при увеличении количества устьиц (рис. 12а), коэффициент палисадности – при уменьшении толщины листа (рис. 12б). Толщина верхнего эпидермиса стеблевого листа *C. glomerata* в ДБС (тенивой участок) возрастает при увеличении длины и площади листа (рис. 13).

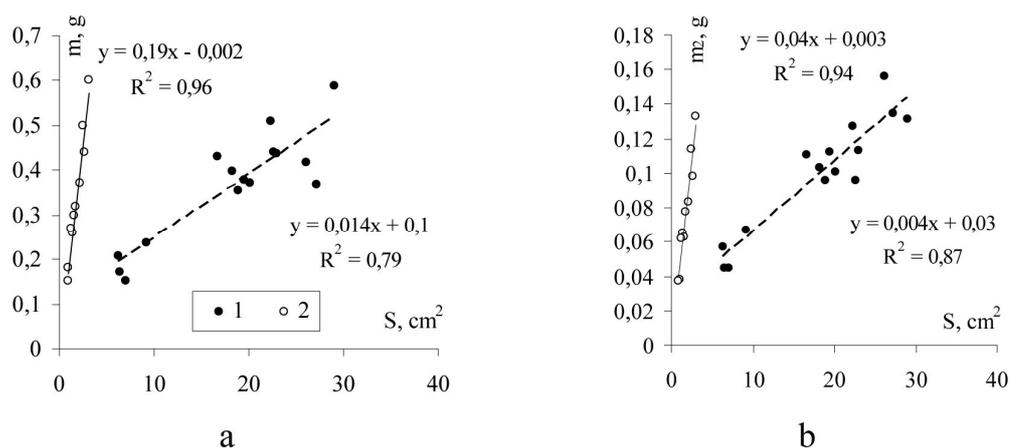


Рис. 11. Зависимость массы стеблевого листа *Campanula glomerata* L. от его площади (S): а – свежего (m), б – сухого (m_2); 1 – затененный участок в ДБС, 2 – Карпаты.

Fig. 11. Dependence of mass of cauline leaf *Campanula glomerata* L. on the leaf area (S): а – undried (m), б – dried (m_2); 1 – shaded area in DBS, 2 – Carpathians.

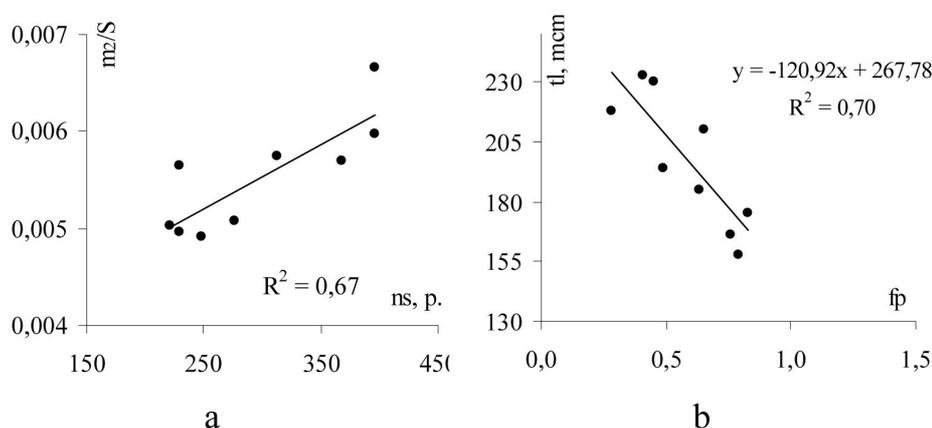


Рис. 12. Зависимость отношения массы высушенного стеблевого листа к его площади (m_2/S) *Campanula glomerata* L. в Карпатах от количества устьиц на 1 мм² абаксиального эпидермиса (ns) (а); толщины листа (tl) от коэффициента палисадности (fp) (б).

Fig. 12. Dependence of a ratio of the mass dried cauline leaf to its area (m_2/S) *Campanula glomerata* L. in Carpathians on the number of stomata per 1 mm² abaxial epidermis (ns) (а); leaf thickness on the factor palisade (fp) (б).

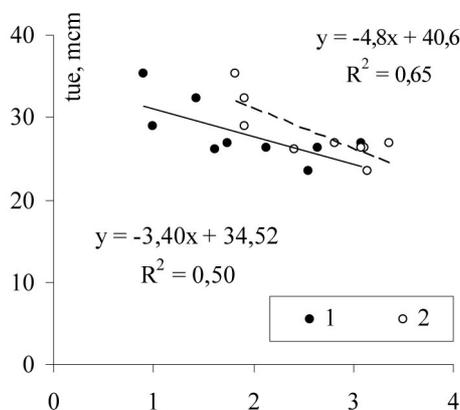


Рис. 13. Зависимость толщины верхнего эпидермиса (tue) стеблевого листа *Campanula glomerata* L. в степной зоне Украины (ДБС, теневой участок) от площади (S) (1) и длины листа (L) (2).

Fig. 13. Dependence of thickness of upper epidermis (tue) of cauline leaf *Campanula glomerata* L. in steppe zone of Ukraine (DBS, shaded area) on the area (S) (1) and length of leaf (L) (2).

Заключение

В разных условиях произрастания отмечены достоверные отличия аллометрических и количественных анатомических показателей листа *C. glomerata*: отношений m/S и m_2/S , толщины палисадного мезофилла, коэффициента палисадности, размера и площади устьиц, их количества на 1 мм^2 адаксиальной поверхности, ширины листа. В степной зоне Украины в сравнении с Карпатами отмечено уменьшение последних двух параметров и увеличение остальных. В более жестких условиях степной зоны Украины происходит увеличение числа корреляций морфологических и анатомических признаков листа. Вступает в силу корреляционный отбор, который может приводить к совместной изменчивости двух или более признаков, благодаря чему растение способно адаптироваться к различным условиям существования.

References

- BARANOVA M.A. (1985). *Botan. zhurn.*, **70** (12): 1585-1595. [БАРАНОВА М.А. (1985). Классификация морфологических типов устьиц. *Ботан. журн.*, **70** (12): 1585-1595]
- BUINOVA M.G. (1988). *Anatomiia i pigmenty lista rastenii Zabaikalia*. Novosibirsk: Nauka. 230 p. [БУИНОВА М.Г. (1988). Анатомия и пигменты листа растений Забайкалья. Новосибирск: Наука. 230 с.]
- VASILEVSKAYA V.K. (1938). *Botan. zhurn.*, **4**: 15-16. [ВАСИЛЕВСКАЯ В.К. (1938). О значении анатомических коэффициентов как признаке засухоустойчивости растений. *Ботан. журн.*, **4**: 15-16]
- VASILEVSKAYA V.K. (1954). *Formirovaniie lista zasukhoustoichivyykh rastenii*. Ashgabat: publ. Turkmenian Academy of Sciences. 184 p. [ВАСИЛЕВСКАЯ В.К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: изд-во АН ТССР. 184 с.]
- DREMLIUGA N.G., FUTORNA O.A. (2012). *Modern phytomorphology*, **1**: 103-106. [ДРЕМЛЮГА Н.Г., ФУТОРНА О.А. (2012). Структура поверхні листків видів секції *Rapunculus* L. (Fourr.) Boiss. роду *Campanula* L. флори України. *Modern phytomorphology*, **1**: 103-106]
- DYACHENKO A.P. (1978). *Sravnitelnyi analiz strukturnykh i funktsionalnykh osobennosti fotosinteticheskogo apparata razlichnykh ekolohicheskikh grupp vysshikh rastenii*. Mezostrukturna i funktsionalnaia aktivnost fotosinteticheskogo apparata. Sverdlovsk: 93-102. [ДЬЯЧЕНКО А.П. (1978). Сравнительный анализ структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата различных экологических групп высших растений. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: 93-102]
- ZAKHAREVICH S.F. (1954). *Vestn. Leningrad. un-ta*, **4**: 65-75. [ЗАХАРЕВИЧ С.Ф. (1954). К методике описания эпидермиса листа. *Вестн. Ленинград. ун-та*, **4**: 65-75]
- KLEIN R.M., KLEIN D.T. (1974). *Metody issledovaniia rastenii*. Moscow: Kolos. 527 p. [КЛЕЙН Р.М., КЛЕЙН Д.Т. (1974). Методы исследования растений. М.: Колос. 527 с.]
- MOKRONOSOV A.T., BAGAUTDINOVA R.I., BUBNOVA E.A., KOBELEVA I.V. (1973). *Fiziologiya rastenii*, **10** (6): 1191-1197. [МОКРОНОСОВ А.Т., БАГАУТДИНОВА Р.И., БУБНОВА Е.А., КОБЕЛЕВА И.В. (1973). Фотосинтетический метаболизм в палисадной и губчатой тканях листа. *Физиология растений*, **10** (6): 1191-1197]
- PAUSHEVA Z.P. (1988). *Praktikum po tsitologii*. Uchebnik i uchebnoe posobie dlia studentov vyssh. ucheb. zaved. M.: Agropromizdat. 272 p. [ПАУШЕВА З.П. (1988). Практикум по цитологии. Учебник и учебное пособие для студентов высш. учеб. завед. М.: Агропромиздат. 272 с.]
- POPPLAVSKAYA G.I. (1937). *Kratkii kurs ekologii rastenii*. Leningrad: Biomedgiz. 298 p. [ПОПЛАВСКАЯ Г.И. (1937). Краткий курс экологии растений. Л.: Биомедгиз. 298 с.]
- TAKHTADZHIAN A.L. (1961). *Proiskhozhdeniie pokrytosemennyykh rastenii*. M.: Nauka. 253 p. [ТАХТАДЖЯН А.Л. (1961). Происхождение покрытосеменных растений. М.: Наука. 253 с.]
- FLORA SSSR (1957). **XXIV**. M., L.: Izd-vo AN SSSR. p. 203. [ФЛОРА СССР. (1957). **XXIV**. М., Л.: Изд-во АН СССР. с. 203]
- ESAU K. (1980). *Anatomiia semennykh rastenii*. M.: Mir. **1-2**. 570 p. [ЭЗАУ К. (1980). Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. **1-2**. 570 с.]
- ALCITEPE E., YILDIZ K. (2010). Taxonomy of *Campanula tomentosa* Lam. and *C. vardariana* Bocquet from Turkey. *Turk J. Bot.*, **34**: 191-200.
- BISSING D.R. (1982). Evolution of leaf architecture in the chaparal species *Fremontodendron californicum* ssp. *californicum* (Sterculiaceae). *Amer. J. Bot.*, **69**: 957-972.
- CEULEMANS R., JMPENS J., LEMEUR R., MOERMANS R., SAMSUDDIN Z. (1978). Water movements in the soil-poplar-atmosphere system. *Oecol. Plant.*, **1** (13): 1-12.
- GOSTIN I.N. (2012). *Analele Stiintifice ale Universitatii Al. I. Cuza Iasi S. Biologil vegetala*, **2** (58): 47-50.

GYORGY E. (2009). Anatomic adaptive strategies of some Cormophytes with individuals growing in light and shaden conditions. *Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj-Napoca*, **37** (2): 33-39.

KROKHMAL I. (2013). Functional anatomy of leaf *Campanula alliariifolia* Willd. *Not. Bot. Horti Agrobot*, **41** (2): 388-395.

Рекомендує до друку
Мельник Р.П.

Отримано 04.04.2014

Адреса автора:

И.И. Крохмаль
Донецкий ботанический
сад НАН Украины
Пр-т Ильича, 110
Донецк, 83005
Украина
e-mail: dies_irae78@mail.ru

Author's address:

I.I. Krokmal
Donetsk Botanical Garden of
Nat. Acad. of Scien. of Ukraine
110, Pr-s Ilyich`s
Donetsk, 83005
Ukraine
e-mail: dies_irae78@mail.ru