

УДК 581.522.5

І.О. Зайцева

Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара
пр. Гагаріна, 72, м. Дніпропетровськ, 49010 Україна
e-mail: irinza_ldfr@mail.ru

ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ КІЛЬКОСТІ ПРОДИХІВ У ЛИСТКАХ ІНТРОДУЦЕНТІВ РОДУ *SYRINGA* L. В РІЗНИХ РАЙОНАХ СТЕПОВОЇ ЗОНИ

Рід Syringa L., інтродукція, адаптація, щільність продихів, ксероморфність, посухостійкість

ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ КІЛЬКОСТІ ПРОДИХІВ У ЛИСТКАХ ІНТРОДУЦЕНТІВ РОДУ *SYRINGA* L. В РІЗНИХ РАЙОНАХ СТЕПОВОЇ ЗОНИ. І.О. Зайцева. – Проведено визначення ступеня посухостійкості видів роду *Syringa* L. та вивчення морфоанатомічних змін листків на прикладі показника щільності продихів в контрастних умовах зростання рослин в ботанічних садах і дендропарках України – у відносно сприятливих умовах Полісся та в різних районах Степової зони, що різняться за ступенем напруженості гідротермічних факторів. Встановлено зв'язок величини щільності продихів із ступенем посухостійкості видів роду *Syringa* та подібний характер змін цього показника у видів, близьких за систематичним положенням. У недостатньо стійких видів морфоструктурна складова механізмів адаптації проявляється у зростанні кількості продихів і, відповідно, ксероморфності листків. Відносна кількість продихів листка може бути використана як показник неспецифічної адаптивної реакції бузків за посушливих умов інтродукції у Степовій зоні.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ КОЛИЧЕСТВА УСТЬИЦ В ЛИСТЬЯХ ИНТРОДУЦЕНТОВ РОДА *SYRINGA* L. В РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНАХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ. И.А. Зайцева. – Проведено изучение степени засухоустойчивости видов рода *Syringa* L. и морфоанатомических изменений листьев на примере показателя плотности устьиц в контрастных условиях произрастания растений в ботанических садах и дендропарках Украины – в относительно благоприятных условиях Полесья и в разных районах Степной зоны, которые отличаются по степени напряженности гидротермических факторов. Установлена связь величины плотности устьиц со степенью засухоустойчивости видов рода *Syringa*, а также сходный характер изменений этого показателя у видов, близких в систематическом отношении. У недостаточно устойчивых видов морфоструктурная составляющая механизмов адаптации проявляется в увеличении количества устьиц и, соответственно, ксероморфности листьев. Плотность устьиц может быть использована как показатель неспецифической адаптивной реакции сиреней в засушливых условиях интродукции в Степной зоне.

COMPARATIVE ANALYSIS OF STOMATA QUANTITY IN LEAVES OF INTRODUCED PLANTS OF *SYRINGA* L. IN DIFFERENT REGIONS OF A STEPPE ZONE. I.A. Zaitseva. – The degree of drought resistance of different species of *Syringa* L. and morphological and anatomical changes in leaves was studied on an example of density index of stomata in the contrast conditions of plants growth at the botanical gardens and dendroparks of Ukraine under the favorable conditions of the North Forest-Steppe and different regions of Steppe zone. These conditions differ from intensity degree of hydrothermal factors. The correlation of density value of stomata and degree of drought resistance in species of *Syringa* L. genus is established. The similar changes of this index in species close to systematic relation are determined. The research of unstable plants showed that morpho-structural mechanisms were consisted in increase of stomata quantity and xerophytic peculiarities of leaves respectively. The density of stomata may be used as index of unspecific adaptive reaction of lilacs in arid conditions of introduction in the Steppe zone.

В процесі інтродукції рослин відбуваються адаптаційні зміни, які представляють собою спектр фенотипічної реалізації певного генотипу під впливом нових екологічних умов. Дослідження фенотипічної мінливості дає можливість визначити здатність інтродукованих видів до адаптації та шляхи пристосувальних реакцій у нових умовах існуван-

ня. Вивченню мінливості й адаптації інтродукованих рослин присвячено багато робіт (Кохно, 1994; Мельниченко, 1999; Миронова, 2005; Захаренко, 2006), але до теперішнього часу актуальним питанням залишається системне дослідження закономірностей мінливості деревно-чагарникових інтродуцентів у степовій зоні на прикладі споріднених видів. Процеси морфологічної диференціації організмів із подібними генотипами у різних екологічних умовах, спрямовані на пристосування до середовища зростання, розглядаються як прояв онтогенетичної адаптації і представляють собою матеріал для формоутворення, зокрема відіграють велику роль в утворенні екотипів виду (Шишкін, 1984).

Морфоанатомічні зміни слугують зовнішніми показниками шляхів адаптивних пристосувань рослин до умов зростання. Морфологічні ознаки ксероморфності, що спрямовані на зниження стресового впливу високих температур і нестачі вологи, проявляються у змінні розмірів і співвідношення гістологічних комплексів тканин і органів, площі випаровуючої поверхні, кількості продихів, числа і діаметра судин ксилеми, підсиленні захисних функцій покривних тканин тощо (Раскатов, 1979; Недуха, 2001; Potters et al., 2007). Зокрема, для посухостійких рослин характерна велика кількість продихів на одиницю площі листової поверхні (Талалуева, Косиченко, 1983; Рум'янков, 2009). Високу щільність продихів пов'язують із зменшенням площі листової пластинки, яка відбувається за рахунок скорочення фази розтягнення клітин епідермісу листка (Овруцька, 2003).

Будова асиміляційної тканини листка пов'язана з біологічними особливостями виду рослини та екологічними умовами його формування (Ярославська, Черевченко, 1995) і характеризується певною стійкістю структури. Ступінь мінливості цієї ознаки дослідники оцінюють по-різному – є дані про її високу стабільність і навіть консервативність, однак більшість авторів вважає кількість продихів досить лабільною ознакою, яка відображає зовнішні умови. На мінливість цієї ознаки значною мірою впливають умови освітлення і зволоження, причому більш сприятливі умови інтродукції (Светозарова, 1963) або тривале вирощування культурних рослин на фоні інтенсивної агротехніки (Куперман, 1977; Black et al., 1995) призводить до скорочення пристосувань захисного значення і посилення мезофітизації морфоструктури вегетативних органів. У той же час такі агротехнічні заходи, як застосування гербіцидів і біостимуляторів (Грицаєнко, Голодрига, 2004), а також умови мінерального голодування, зокрема фосфорного (Швартау, 2009; Jacob, 1991), викликають розвиток ксероморфних ознак – збільшення кількості клітин епідермісу та продихів на одиницю площі листка.

Несприятливі гідротермічні фактори середовища найбільшою мірою здатні спричиняти виникнення ксероморфних ознак у мезоморфних у нормі листків або підсилювати ці риси у ксерофітів (Эзау, 1980), що спостерігається при інтродукції рослин в посушливі райони (Ахматов, 1976). Проте А.В. Гурський (Гурский, 1957) відзначає, що анатомічна "інверсія" листя – зміни їх будови у бік ксероморфізму – на верхніх ярусах крони і за посушливих умов завжди більш виражена у порід вологолюбних, ніж у посухостійких. Внаслідок цього у посушливих умовах більш щільна мережа жилок і у зв'язку з цим – більша щільність продихів – більшою мірою необхідна для вологолюбних видів на відміну від посухостійких.

Таким чином, аналіз літературних даних показує, що ксероморфність розвивається як результат водного стресу в процесі онтогенезу рослин, а ступінь її прояву залежить від виду рослини та умов вирощування. Порівняльне вивчення кількості продихів у листках споріднених таксонів одного роду може дати уявлення про ступінь посухостійкості інтродуцентів та визначити морфоструктурні реакції рослин у відповідь на дію несприятливих гідротермічних факторів району інтродукції.

У зв'язку з цим, метою роботи було встановлення закономірностей адаптації інтродукованих деревних рослин, різних за своєю стійкістю до ксеротермних умов Степової зони України. До завдань роботи входило визначення рівня посухостійкості інтродуцентів та вивчення морфоанатомічних змін листків на прикладі показника щільності продихів в контрастних умовах зростання рослин – у відносно сприятливих умовах Полісся та в районах Степової зони, що різняться за ступенем напруженості гідротермічних факторів.

Об'єкти, методи та умови проведення досліджень

Дослідження проводили на базі дендрологічних насаджень ботанічних садів і дендропарків, розташованих: в зоні мішаних лісів, Поліській провінції (Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАНУ в Києві, далі – КНБС); у Північностеповій підзоні степової зони (різнотравно-типчаково-ковилового степу), в степових відрогах Придніпровської височини (Ботанічний сад Дніпропетровського національного університету, далі – ДнБС; Криворізький ботанічний сад НАНУ, далі – КрБС) та в області Донецького підвищеного степу (Донецький ботанічний сад НАНУ, далі – ДцБС); у Сухостеповій підзоні типчаково-ковилового степу (Біосферний заповідник "Асканія-Нова" ім. Ф.Е. Фальц-Фейна НААН, далі – АН; Ботанічний сад Одеського національного університету ім. І.І. Мечникова, далі – ОдБС). Райони досліджень суттєво відрізняються за ґрунтово-кліматичними умовами, зокрема за такими факторами, як кількість опадів та температурний режим у період проведення досліджень. Зіставлення цих факторів за методом побудови кліматограм Н. Gaussen і Н. Walter показало наявність посушливих періодів в усіх районах досліджень (рис. 1). Найбільш тривалі і глибокі посухи під час досліджень відзначено в КрБС, АН та ОдБС, помірні – в ДнБС та ДцБС, незначний дефіцит зволоження у травні та вересні спостерігався в КНБС.

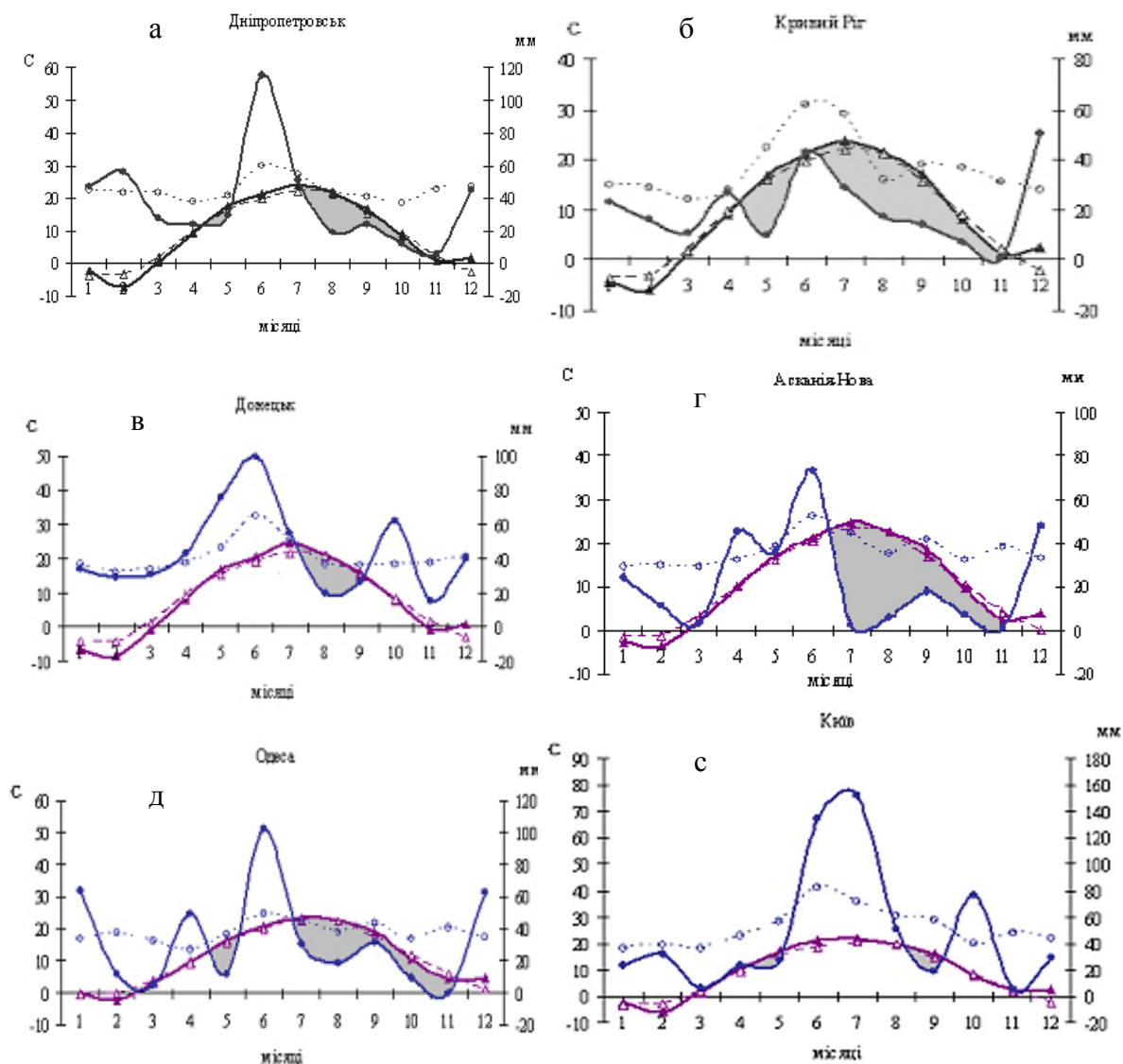


Рис. 1. Кліматограми за 2011 рік у районах проведення досліджень
а – ДнБС; б – КрБС; в – ДцБС; г – АН; д – ОдБС; е – КНБС

Об'єктами досліджень були види роду *Syringa* L. Досліджувані види бузків за систематичним положенням відносяться до чотирьох секцій роду, за природним походженням – до різних географічних районів основних осередків розповсюдження роду: по два види природно зростають у Балкано-Карпатській (*S. vulgaris* L., *S. josikae* Jacq.) та Західногімалайській (*S. persica* L., *S. emodi* Wall.) областях, інші види – в Східноазійській області. В межах природних ареалів бузки займають різні за зволоженістю, родючістю ґрунтів та освітленістю еко-топи і мають відповідні екологічні властивості.

Польову оцінку посухостійкості інтродуцентів проводили візуальними методами на основі відомих шкал оцінок (Меженський, 2007). З урахуванням особливостей досліджуванних рослин оцінку проводили за розробленою 5-бальною шкалою (Зайцева, 2007) за критеріями ступеня тургесцентності та ознак пошкодження листків під час посухи. Бал посухостійкості визначали за результатами трьох обстежень протягом вегетаційного періоду.

Кількість продихів визначали методом відбитків за Г.Х. Молотковським (Фурст, 1979) з нижньої епідерми листка. Для аналізу проби листя відбирали в серпні–вересні. В кожному варіанті досліді підраховували кількість продихів у 25 полях зору мікроскопу при збільшенні 7х20. Відбитки отримували з листків, однакових за умовами освітлення та розташуванням в кроні та на пагоні. Кількість продихів перераховували на одиницю поверхні листка (1 мм²), виходячи з розмірів поля зору при даному збільшенні (0,6717 мм²). Обчислювали статистичні параметри отриманого варіаційного ряду та їх достовірність за співвідношенням $t_{\text{досл.}} / t_{\text{табл.}}$.

Результати досліджень та їх обговорення

Більшість видів бузків за своїм ставленням до зволоження проявляють мезофітні властивості і є нестійкими до посушливих умов, особливо у степовій зоні (Дубина, 1972; Горб, 1980; Зайцева, 2010). Посухостійкістю та умовами зволоження впродовж періоду вегетації значною мірою обумовлюється й їх витривалість до наступних низьких зимових температур (Горб, 1989). Крім того, більш високу стійкість за однакових кліматичних умов бузки проявляють тільки на родючих ґрунтах з високою водоутримуючою здатністю. При просуванні на південь культуру більшості видів бузків лімітує нестача вологи в ґрунті і, особливо, низька вологість повітря.

В таблиці наведені результати оцінки посухостійкості рослин роду *Syringa* в ДнБС в динаміці вегетаційного періоду – на початку розвитку посухи, в середині та наприкінці посушливого періоду. При обстеженні враховували такі ознаки (позначені в таблиці "+"), як ступінь зав'ядання листків (а), наявність некрозів та опіків, змінення забарвлення листків, їх пожовтіння (б), пошкодження мікозами (в), а також скорочення листової поверхні рослини через засихання листя та літній листопад (г). Узагальнений бал стійкості рослин за умов глибокої посухи наводиться за 5-ти бальною шкалою: 5 балів – порода дуже стійка до посухи; 4 бали – посухостійка; 3 бали – недостатньо стійка; 2 бали – малостійка; 1 бал – порода нестійка до посухи.

Польова оцінка посухостійкості видів роду *Syringa* в Дніпропетровському ботанічному саду

Вид	Липень			Серпень			Вересень			Стійкість
	а	б/в	г	а	б/в	г	а	б/в	г	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1. Балкано-Карпатська гірська область										
<i>S. vulgaris</i> L.	-	/+	-	-	/+	-	-	-	-	5
<i>S. josikae</i> Jacq.	-	-	-	-	-	-	+	+	-	4
2. Західногімалайська гірська область										
<i>S. persica</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5
<i>S. emodi</i> Wall.	++	+	-	++	++	-	+++	+++	-	2
3. Східноазійська гірська область										
3.1. Далекий Схід, Північно-Східний Китай										
<i>S. amurensis</i> Rupr.	-	-	-	-	-	-	-	+	-	5
<i>S. wolfii</i> C.K.Schneid.	++	-	-	++	-	-	+++	++	-	2
<i>S. oblata</i> Lindl.	-	/+	-	-	/+	-	-	+/+	-	4

Закінчення таблиці

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>S. velutina</i> Kom.	-	-	-	+	+	-	++	++	+	3
3.2. Західний і Центральний Китай										
<i>S. villosa</i> C.K.Schneid.	+	+	-	++	++	-	+++	+++	-	1
<i>S. pekinensis</i> Rupr.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	5
<i>S. reflexa</i> C.K.Schneid.	-	/+	-	-	/+	-	-	-	-	5
<i>S. komarovii</i> C.K.Schneid.	-	-	-	-	+	-	+++	++	-	3
<i>S. sweginzowii</i> Koehne.	-	+	-	+	+	-	++	+	-	3
<i>S. yunnanensis</i> Franch.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	5
3.3. Японія										
<i>S. reticulata</i> (Blume) Hara	+++	++	+	+++	++	++	+++	++	++	1

Види роду *Syringa* мають широкий спектр екологічної валентності по відношенню до несприятливих умов – лише 57% з досліджуваних видів стійкі до посухи (4–5 балів), а за іншими категоріями бузки розподіляються майже рівномірно. Слід відзначити, що серед бузків присутні види, мало пристосовані до тривалої посухи (2–3 бали), і навіть нестійкі види (1 бал). Саме у цих видів відзначаються значні порушення водного балансу, які виражаються у зниженні оводненості листа (Зайцева, 2000). Таким чином, на прикладі роду *Syringa* простежується прямий зв'язок оводненості листа й зовнішніх умов. Отримані дані про низьку стійкість *S. wolfii*, *S. villosa*, *S. komarovii* є близькими до результатів вивчення інтродукованих бузків у Києві, які отримав В.К. Горб (1989). Однак, за нашими спостереженнями, *S. emodi* виявився значно менш посухостійким, а *S. josikae* – більш стійким до посухи.

Результати визначення щільності продихів листкової пластинки видів роду *Syringa* у різних екологічних умовах в інтродукційних осередках степової зони України представлені на рис. 2–5.

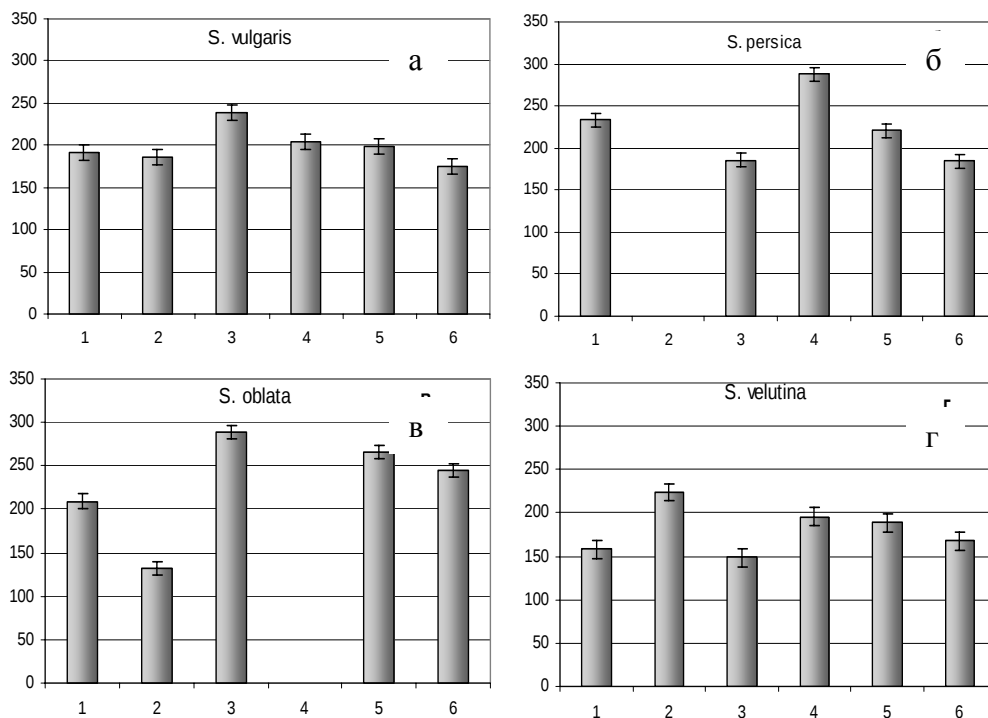


Рис. 2. Кількість продихів на 1 мм² листкової пластинки видів бузків секції *Eusyringa* C.K. Schneid. (а, б, в) та *Pubescentes* Lingelsh. (г) у різних районах інтродукції

По осі абсцис – райони досліджень: 1 – ДнБС; 2 – КрБС; 3 – ДцБС; 4 – АН; 5 – ОдБС; 6 – КНБС

Порівняння щільності продихів у різних за природним походженням бузків показало, що для європейських видів (*S. vulgaris*, *S. josikae*) характерний середній і досить стабільний рівень величини показника, який підвищується в окремих районах інтродукції в

степовій зоні. Приблизно такий самий характер має цей показник у видів з Передньої Азії та Гімалаїв (*S. persica*, *S. emodi*). У японського виду *S. reticulata* найнижчий рівень щільності продихів у всіх пунктах інтродукції, який сполучається з дуже низькою посухостійкістю цього виду (таблиця). У видів із Північно-Східного Китаю та Далекого Сходу в цілому показники щільності продихів дещо вищі порівняно з видами бузків, що походять із Центрального та Південного-Західного Китаю.

Втім, серед цих двох груп бузків наявна висока неоднорідність як за величиною щільності продихів, так і за характером відповідної реакції на різні умови інтродукції. На прикладі даного роду, який в дендрологічних колекціях представлений декількома секціями, виразно проявляється подібність адаптивних реакцій у філогенетично споріднених видів, які займають близьке систематичне положення в системі роду *Syringa*.

Найбільш виражена реакція на несприятливі гідротермічні умови відзначається у видів секції *Syringae* (*Eusyringa* C.K. Schneid.) – в осередках інтродукції в південному степу зростає кількість продихів у *S. vulgaris*, *S. persica*, *S. oblata* (рис. 2), що в цілому відповідає високому ступеню посухостійкості цих видів. Адаптивний характер змін щільності продихів характерний і для виду *S. velutina* – представника секції *Pubescentes* Lingelsh. – кількість продихів помітно зростає у таких пунктах інтродукції, як КрБС, АН, ОдБС.

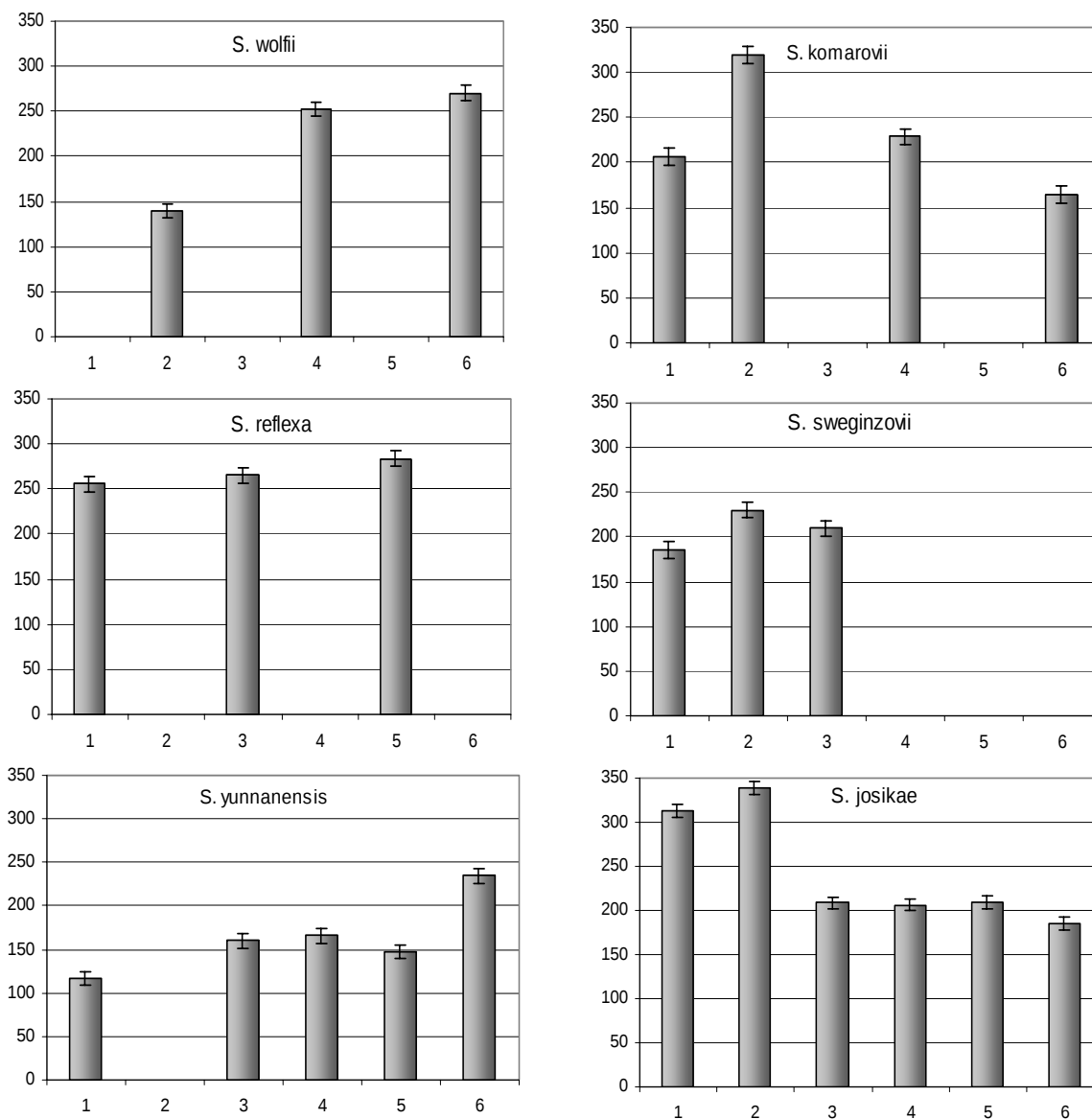


Рис. 3. Кількість продихів на 1 мм² листової пластинки видів бузків секції *Villosae* C.K. Schneid. у різних районах інтродукції

По осі абсцис – райони досліджень: 1 – ДнБС; 2 – КрБС; 3 – ДцБС; 4 – АН; 5 – ОдБС; 6 – КНБС

У видів секції *Villosae* C.K. Schneid., які значно відрізняються за посухостійкістю (від 1 до 5 балів), у найбільш стресових умовах переважно відзначаються високі значення щільності продихів, що підтверджує значення цього показника в оцінці пристосувальних реакцій (рис. 3). Особливо це стосується видів із низькою польовою посухостійкістю – *S. komarovii*, *S. villosa* та *S. wolfii*, у яких таким чином проявляється морфоструктурна складова у механізмах адаптації. Найбільшим чином така реакція виражена у перших двох видів. Так, у *S. komarovii* в АН і КрБС щільність продихів становила 139,0% та 193,4% від величини показника у КНБС, у *S. villosa* в КрБС і ДнБС – 119,5% та 142,8% від величини показника у КНБС.

Порівняно із кількістю продихів у видів цієї секції *S. reflexa* і *S. sweginzowii* в ДнБС (за відсутності рослин в колекції НБС ім. М.М. Гришка у Києві) величина показника збільшується при просуванні у більш південні райони інтродукції в степовій зоні України – щільність продихів у *S. reflexa* в ДцБС і ОдБС збільшилася на 103,6% та 110,9%, у *S. sweginzowii* в КрБС і ДцБС – на 124,0% і 112,9% (рис. 3).

Таким чином, ми спостерігаємо поступове зростання кількості продихів у рослин, інтродукованих у степовій зоні, не тільки порівняно із Поліссям (широколистяною ліськовою областю), але й у межах степової зони по мірі зростання напруженості кліматичних умов – добре виражена різниця за цим показником між пунктами інтродукції, розташованими у смугах різнотравно-типчаково-ковилового степу та типчаково-ковилового степу.

Зворотня реакція зменшення кількості продихів спостерігається лише у представника цієї секції *S. yunnanensis* – порівняно з КНБС величина показника в інших районах інтродукції становить від 49,7% до 62,8%. Висока польова посухостійкість *S. yunnanensis* (5 балів) пов'язана із фізіолого-біохімічними механізмами стійкості тканин листя до зневоднення (Зайцева, 2009). У дещо менш стійкого виду цієї секції – *S. josikae* – відмічене значне зростання щільності продихів тільки у районах центрального степу (168,7%–182,9%), тоді як у південному степу (АН, ОдБС) кількість продихів невисока і майже дорівнює показнику у КНБС (111,2%–112,8%). Напевно, у цього виду, що природно зростає у помірних умовах Карпат, внаслідок екологічної невідповідності умовам південного степу не проявляються морфоанатомічні адаптивні реакції на стресові умови зростання.

Подібні особливості спостерігаються і в інших двох видів секції *Villosae* – *S. emodi* і *S. villosa*, які в степовій зоні знаходяться в умовах екологічної невідповідності, про що свідчать найнижчі серед видів секції показники польової посухостійкості (таблиця). Внаслідок цього знижується життєздатність рослин, що призводить до гальмування розвитку адекватних пристосувальних реакцій. Так, у листках *S. emodi* і *S. villosa* відбувається зниження відносної кількості продихів по мірі зростання гідротермічного стресу в районах інтродукції (рис. 4).

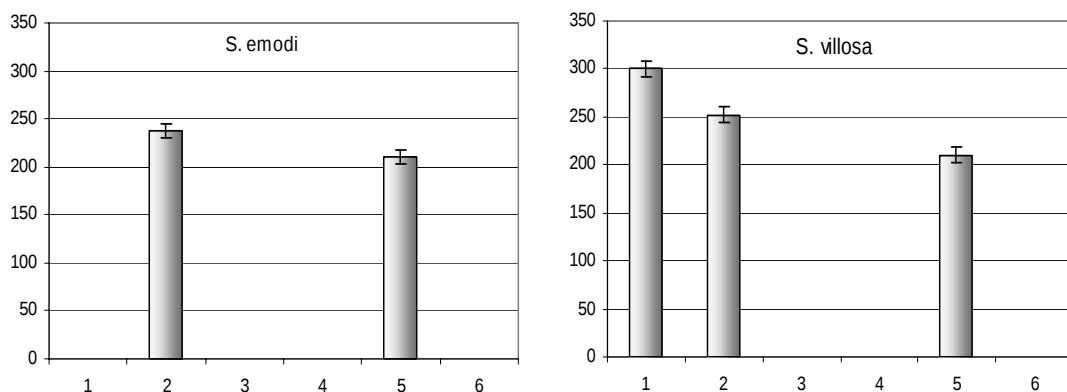


Рис. 4. Кількість продихів на 1 мм² листової пластинки *S. emodi* і *S. villosa* у різних районах інтродукції

Таким чином, у недостатньо стійких видів найбільш представленої в колекціях ботанічних садів секції *Villosae* в умовах степової зони формуються адаптивні реакції, що ґрунтуються на посиленні ксероморфності анатомічних ознак, а саме щільності продихів листя, хоча недостатня пристосованість функціональних (метаболических) ознак та водного

балансу до ксеротермних факторів обумовлює низьку посухостійкість цих видів. У відносно стійких видів, навпроти, мало виражені анатомічні ознаки пристосування, і адаптація цих видів базується на фізіологічних механізмах. В умовах екологічної невідповідності степової зони у малостійких видів порушуються механізми морфоструктурної адаптації листків.

Щодо видів секції *Ligustrina* Rupr. можна зазначити, що вони значно відрізняються як за загальним рівнем кількості продохів, так і за характером реакції показника на умови зростання (рис. 5). Ці видові особливості скоріше визначаються умовами природних ареалів, які у представників секції знаходяться в Східній Азії, але помітно відрізняються за водно-температурним режимом. Найбільш висока і стабільна кількість продохів не тільки у межах секції, але й усього роду характерна для *S. amurensis* (Далекий Схід, Північно-Східний Китай) – 329,73–361,93 шт/мм². Найменша щільність продохів серед усіх видів бузку (113,20–209,93 шт/мм²) властива також представнику цієї секції *S. reticulata*, який природно зростає у вологому кліматі Японії. Середнє положення займає *S. pekinensis* (242,67–310,45 шт/мм²), природний ареал якого розташований у Центральному Китаї.

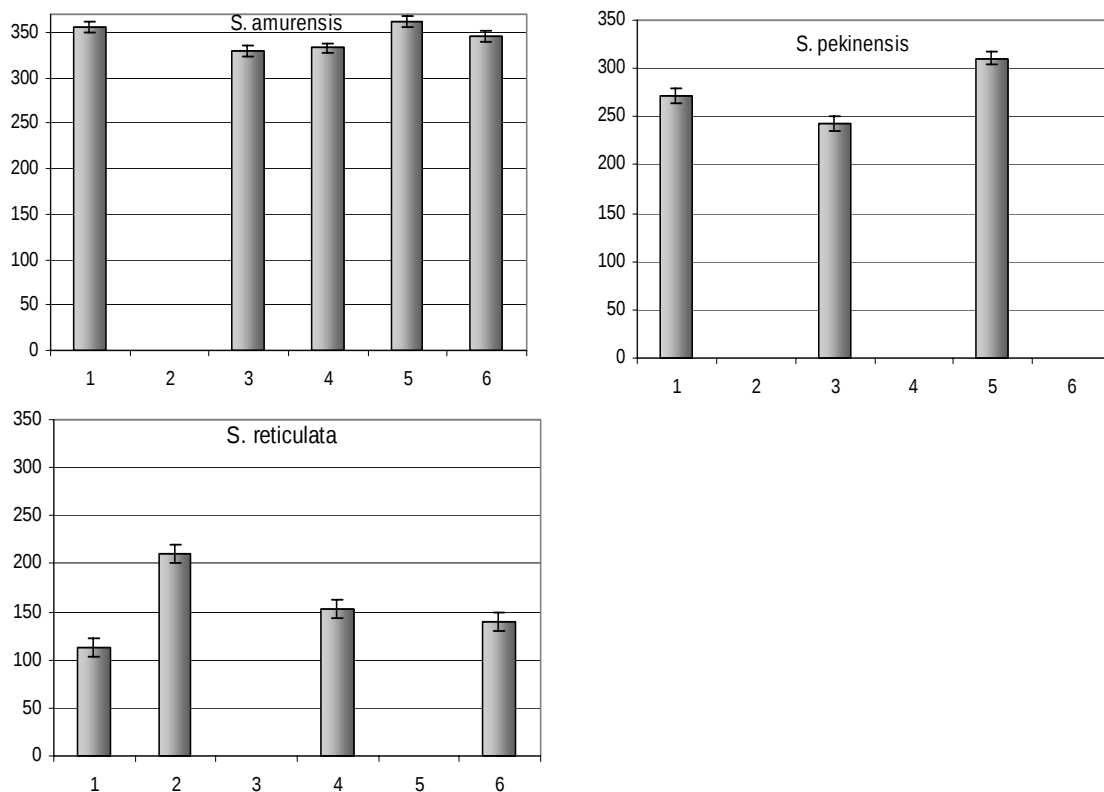


Рис. 5. Кількість продохів на 1 мм² листової пластинки видів бузків секції *Ligustrina* Rupr. у різних районах інтродукції

По осі ординат – райони досліджень: 1 – ДнБС; 2 – КрБС; 3 – ДцБС; 4 – АН; 5 – ОдБС; 6 – КНБС

На основі існуючих літературних даних та визначеного нами ступеня польової посухостійкості цих видів можна стверджувати, що стійкість до посухи пов'язана з кількістю продохів листової пластинки – висока стійкість (4,5–5 балів) сполучається з великою щільністю продохів (*S. amurensis*, *S. pekinensis*), низька стійкість (0,5 бала) – з низькою щільністю продохів (*S. reticulata*). За стресових умов інтродукції в степовій зоні в усіх трьох видів тією чи іншою мірою відзначається адаптивна реакція збільшення кількості продохів.

Проте слід зазначити, що дуже значну різницю польової посухостійкості *S. reticulata* (1 балів) та *S. amurensis* і *S. pekinensis* (4,5–5 балів) не можна пояснити тільки за рахунок морфоструктурних показників – кількості продохів, площі або питомої ваги листка, оскільки ці показники не в такій значній мірі відрізняються у стійких і малостійких

ких видів. Напевно, дуже низька посухостійкість *S. reticulata* є наслідком невідповідності цілого комплексу морфофізіологічних процесів несприятливим умовам зростання.

Для видів секції *Ligustrina* можна відзначити ще одну особливість: зворотній зв'язок між стійкістю і кількістю продихів, з одного боку, та чутливістю реакції показника на стресові умови, з іншого. Так, у стійкого виду *S. amurensis* з найбільшою кількістю продихів, величина цього показника у різних пунктах інтродукції варіює у межах 10%, у *S. pekinensis* з дещо меншою кількістю продихів – у межах 24%, тоді як у *S. reticulata* з найменшою щільністю продихів її величина змінюється у межах 35%.

Низький коефіцієнт варіації кількості продихів у стійкого виду *S. amurensis* свідчить про максимальну реалізацію у фенотипі структурно-анатомічних особливостей організації рослинного організму, найбільш відповідних несприятливим умовам районів інтродукції. У *S. pekinensis* з дещо меншою кількістю продихів та більшою варіабельністю цієї ознаки до морфоструктурних преадаптивних механізмів додається виражена дрібнолистяність – серед видів секції *Ligustrina* у *S. pekinensis* найдрібніші листки. Збільшення варіювання ознаки у малостійкого виду *S. reticulata* свідчить про недостатній рівень структурної організації та відсутність стійкого стаціонарного стану за стресових умов.

Висновки

Результати досліджень показали, що ознака щільності продихів є досить лабільною в межах генетично обумовленої норми та змінюється у відповідь на вплив факторів району інтродукції, серед яких провідне місце посідає комплекс несприятливих гідротермічних умов. Серед інших морфоанатомічних ознак листка змінення щільності продихів можна розглядати як індикаторний показник неспецифічної адаптивної реакції рослин на зовнішні умови.

За результатами аналізу показника анатомічної будови листя – щільності продихів – у різних районах інтродукції встановлено його зв'язок із ступенем посухостійкості видів роду *Syringa* та подібний характер змін величини показника у споріднених видів, близьких за систематичним положенням, у відповідь на зростання гідротермічного стресу в степовій зоні. У недостатньо стійких видів (*S. emodi*, *S. wolfii*, *S. villosa*, *S. komarovii*) збільшення величини щільності продихів за стресових ксеротермічних умов є одним з механізмів адаптації, який базується на морфоструктурній організації рослинного організму.

Ахматов К. А. Адаптация древесных растений к засухе / К. А. Ахматов. – Фрунзе : Илим, 1976. – 195 с.

Горб В. К. Оптимальные районы культуры видов сирени и трескуна для озеленения на Украине / В. К. Горб // Теория и методы интродукции растений и зеленого строительства. – К. : Наук. думка, 1980. – С. 112–114.

Горб В. К. Сирени на Украине / В. К. Горб. – К. : Наук. думка, 1989. – 160 с.

Грицаєнко З. Анатомічна будова листків та судинно-волоконистих пучків сої під впливом гербіцидів і біостимуляторів росту / З. Грицаєнко, О. Голодрига // Онтогенез рослин у природному та трансформованому середовищі: тези II міжнар. конф. – Львів, 2004. – С. 142.

Гурский А. В. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР / А. В. Гурский. – М–Л. : Изд-во АН СССР, 1957. – 304 с.

Дубина Б. В. Интродукция видов сирени и трескуна в Молдавии : автореф. дис. на соискание науч. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.05 "Ботаника" / Б. В. Дубина. – Днепропетровск, 1972. – 18 с.

Зайцева И. А. Состояние воды в тканях листьев различных видов сиреней / И. А. Зайцева // Вивчення онтогенезу рослин природних та культурних флор у ботанічних закладах та дендропарках Європи: Матеріали XII міжнар. наук. конф. – Полтава, 2000. – С. 129–131.

Зайцева И. А. Оценка полевой засухоустойчивости древесных интродуцентов / И. А. Зайцева // Фальцфейнівські читання : зб. наук. праць. – Херсон, 2007. – С. 128–131.

Зайцева І. О. Адаптаційні механізми мезофітних видів роду *Syringa* L. в умовах посухи / І. О. Зайцева // Фізіологія рослин: стан і перспективи розвитку. – К. : Логос, 2009. – Т. 2. – С. 342–347.

Зайцева І. О. Аналіз процесу інтродукції деревно-чагарникових рослин у ботанічному саду ДНУ / І. О. Зайцева // Природно-заповідний фонд України – минуле, сьогодення, майбутнє: Матеріали міжнар. наук. конф. – Тернопіль : Підручники і посібники, 2010. – С. 333–338.

- Захаренко Г. С. Биологические основы интродукции и культуры видов рода Кипарис (*Cupressus* L.) / Г. С. Захаренко. – К. : Аграрна наука, 2006. – 256 с.
- Кохно Н. А. Об изучении внутривидового полиморфизма и формообразования у интродуцированных в Украине деревьев и кустарников / Н. А. Кохно // Интродукция и акклиматизация. – 1994. – Вып. 19. – С. 15–16.
- Куперман Ф. М. Морфофизиология растений / Ф. М. Куперман. – М. : Высш. шк., 1977. – 288 с.
- Меженський В. М. Уніфікування шкал оцінок, що застосовуються при інтродукції деревних рослин / В. М. Меженський // Інтродукція рослин. – 2007. – № 4. – С. 26–37.
- Мельниченко Н. В. Модификационная изменчивость и формовое разнообразие рябины крымской в условиях Лесостепи Украины / Н. В. Мельниченко // Інтродукція рослин. – 1999. – № 3–4. – С. 139–141.
- Миронова Л. Н. Изменчивость *Iris setosa* в ботаническом саду-институте ДВО РАН / Л. Н. Миронова // Інтродукція рослин на початку ХХІ століття: досягнення і перспективи розвитку досліджень: матеріали міжнар. наук. конф. – К. : Фітосоціоцентр, 2005. – С. 105–106.
- Недуга О. М. Вплив водного дефіциту на листки рослин / О. М. Недуга // Укр. ботан. журнал. – 2001. – Т. 58, № 1. – С. 99–106.
- Овруцька І. І. Дія природного водного дефіциту на структуру поверхні епідермісу листових пластинок *Sium latifolium* L. / І. І. Овруцька // Укр. Ботан. журнал. – 2003. – Т. 60, № 4. – С. 463–467.
- Раскатов П. Б. Экологическая анатомия вегетативных органов деревьев и кустарников / П. Б. Раскатов. – Воронеж : Изд-во ВГУ, 1979. – 180 с.
- Рум'янков Ю. Анатомо-морфологічні ознаки ксероморфності листків видів роду *Celtis* L. в умовах Національного дендропарку "Софіївка" НАН України / Ю. Рум'янков // Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – К. : ВПЦ "Київський університет", 2009. – С. 305–306.
- Светозарова В. В. Морфолого-анатомическое строение и особенности развития некоторых видов рода *Ereturus* в культуре / В. В. Светозарова // Экология и интродукция растений : науч. труды Глав. ботан. сада. – М. : Изд-во АН СССР. – 1963. – Т. IX. – С. 171–205.
- Талалуева Л. В. Адаптивные изменения анатомического строения листьев различных видов рода *Betula* (*Betulaceae*) в условиях сухой степи Нижнего Поволжья / Л. В. Талалуева, Н. Е. Косиченко // Ботан. журнал. – 1983. – 68, № 10. – С. 1374–1379.
- Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей / Г. Г. Фурст. – М. : Наука, 1979. – 155 с.
- Швартау В. В. Особенности реакции растений на дефицит фосфора / В. В. Швартау, Б. И. Гуляев, А. Б. Карлова // Физиол. и биохим. культ. раст. – 2009. – Т. 41, № 3. – С. 208–220.
- Шишкин М. А. Фенотипические реакции и эволюционный процесс // Экология и эволюционная теория / М. А. Шишкин. – М. : Наука, 1984. – С. 196–216.
- Эзау К. Анатомия семенных растений / К. Эзау. – М. : Мир, 1980. – Кн. 2. – 558 с.
- Ярославська Ж. М. Продиховий апарат тропічних видів орхідей у зв'язку з їх біологічними особливостями / Ж. М. Ярославська, Т. М. Червченко // Інтродукція та акліматизація. – 1995. – Вип. 25. – С. 92–95.
- Black C. C. An integration of photosynthetic traits and mechanisms that can increase crop photosynthesis and grain production / C. C. Black, Tu Z.-P., P.A. Counce // Photosynth. Res. – 1995. – Vol. 46. – P. 169–175.
- Jacob J. Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in phosphate deficient sunflower, maize and wheat plants / J. Jacob, D. W. Lawlor // J. Exp. Bot. – 1991. – Vol. 42. – P. 1003–1011.
- Potters G. Stress-induced morphogenetic responses: growing out of trouble? / G. Potters, T. P. Pasternac, Y. Guisez, K. J. Palme // Trends Plant Sci., 2007. – Vol. 12, N 3. – P. 1209–1214.

Надійшла 29.04.2013 р.

Рекомендує до друку
Н.О. Гавриленко