

УДК 582.685.4: 57.042: 581.45: 581.84

ЗМІНИ АНАТОМІЧНОЇ БУДОВИ ЛИСТКІВ ДЕРЕВ РОДУ *TILIA* L. ЯК ПОКАЗНИК АДАПТАЦІЇ ДО РІЗНИХ УМОВ ЗРОСТАННЯ

О.А. Пономарьова

Дніпропетровський державний аграрний університет

Изучено анатомо-морфологическое строение листка видов рода *Tilia* L. в условиях разного уровня загрязнения и влагообеспечения. Наблюдается ксерофитизация анатомической структуры органов ассимиляции при ухудшении условий произрастания у всех исследованных видов, кроме *T. europaea*.

Tilia L., анатомическая структура листа, устьичный индекс, коэффициент палисадности, ксерофитизация

ВСТУП

Листок – найбільш поліфункціональний орган рослини, на основі змін його структури можна робити висновок про ступінь адаптації виду до зміни умов середовища. Для визначення стійкості рослин до посушливих умов Північного Степу необхідно враховувати взаємозв'язок між анатомічною структурою асиміляційного апарату і особливостями водного обміну.

Анатомічна будова листка дозволяє судити про ступінь спеціалізації виду, його адаптації до умов існування, особливо до вологозабезпеченості району зростання. Зміни структури листка вважають важливим показником стійкості рослин як до посухи, так і до забруднення [2, 3, 5, 7, 11, 19].

Липа – одна з головних деревних порід в озелененні населених місць. Серед представників роду *Tilia* L. у вуличних насадженнях мегаполісів України переважають *T. cordata*, *T. Cheuropaea*, *T. platyphyllos* [9, 14, 16], проте видові особливості змін в структурі органів асиміляції цих, а також інших перспективних для озеленення видів лип, майже не вивчені. Метою нашого дослідження є вивчення та порівняння анатомічної будови листків видів роду *Tilia* L. в різних умовах зростання.

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Об'єктом дослідження виступили такі види роду *Tilia* L.: *T. cordata* Mill., *T. Cheuropaea* L., *T. platyphyllos* Scop., *T. tomentosa* Moench., *T. amurensis* Rupr., *T. begoniifolia* Stev. Визначали кількість продихів на одиницю площі та розмір їх замикальних клітин на відбитках епідермісу листків, отриманих за методом Г.Х. Молотковського [1]. Поперечні зрізи листків виготовляли на ручному мікроскопі. Визначали товщину листка, адаксіальної та абаксіальної епідерми, палисадної і губчастої паренхіми. Проби відбирали з кількох гілок одного порядку галуження на висоті 1,5–2 м з південно-східної сторони модельних дерев в умовно чистій зоні і в придорожніх насадженнях з інтенсивністю автомобільного руху близько 30 тисяч автомобілів на добу. Дослідні дерева зростали у лунках в асфальті, що значно обмежує доступ вологи і підсилює негативний ефект шкідливих викидів.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Для рослин роду *Tilia* L. характерне розташування продихів на абаксіальній стороні листків. Кількість продихів, їх розміри, а також форма неоднакові у досліджуваних видів лип. Їх число варіює від 95 у *T. amurensis* до 209 шт×(мм)² у *T. tomentosa* (табл. 1).

Розмір продихової щілини, а також її форма значно варіюють у досліджуваних видів. Продиחי *T. tomentosa* мають найменший розмір стосовно інших видів лип, а також округлу форму. Нижній бік листків вкритий щільним повстистим опушенням у вигляді зірчастих волосків (рис. 1). Число клітин нижньої епідерми становить понад тисячу на 1 мм², вони дрібні і мають досить звивисту форму. Листки *T. Cheuropaea* мають слабке опушення на абаксіальному і адаксіальному боках листків вздовж жилок. Щільність продихів менша, ніж у *T. tomentosa*, а форма замикальних клітин продихів видовжена. Клітини нижнього епідермісу дуже звивисті.

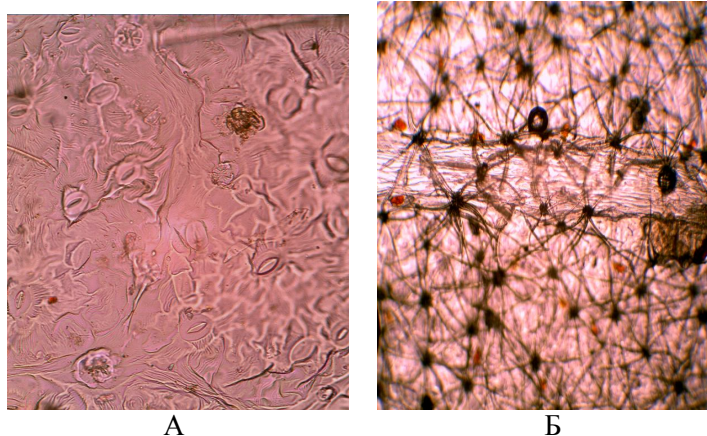


Рисунок 1 – Абаксіальна сторона листка *T. tomentosa*: А – продихи, Б – повстисте опушення

Клітини нижнього епідермісу великі, звивисті, їх щільність найменша стосовно інших видів лип.

Для листків *T. platyphyllos* характерна невелика кількість продихів на одиницю площі у порівнянні з вищезазначеними видами. Кількість клітин нижньої епідерми на 1 мм² досить висока, що забезпечує низький продиховий індекс порівняно з іншими видами лип. Листки *T. amurensis* за анатомічною будовою схожі на органи асиміляції *T. ×europaea*, мають слабке опушення з обох сторін вздовж жилок, але щільність розташування продихів в 1,5–2 рази уступає вищезазначеним видам роду *Tilia* L. Найбільші розміри замикальних клітин мають листки *T. begoniifolia*. Клітини нижнього епідермісу відрізняються за формою від інших видів трапецієподібною формою.

Важливим показником посухостійкості є продиховий індекс. За Б.Р. Васильєвим [3] продиховий індекс до 11 % вважається малим, від 11 до 16 % – середнім, від 16 до 21 % – великим. Для всіх описаних видів лип він варіює в межах від 10,3 % у *T. amurensis* до 18,6 % у *T. begoniifolia*.

Таблиця 1 – Кількісні показники продихового апарату листків дерев роду *Tilia* L. за різних умов зростання

Вид	Кількість продихів на 1 мм ² , шт.	Розміри продихів, мкм		Число клітин на 1 мм ² нижньої епідерми, шт.	Продиховий індекс, %
		довжина	ширина		
Умовно чиста зона					
<i>T. cordata</i>	159±7,97	21,70±0,66	7,82±0,35	714±21,07	18,2
<i>T. platyphyllos</i>	140±10,02	18,21±0,37	9,82±0,45	942±31,81	12,9
<i>T. Cheuropaea</i>	153±4,39	15,71±0,53	9,16±0,39	885±42,06	14,7
<i>T. tomentosa</i>	209±7,94	13,38±0,39	8,62±0,29	1043±49,05	16,7
<i>T. amurensis</i>	95±5,39	20,68±0,51	9,69±0,44	827±47,66	10,3
<i>T. begoniifolia</i>	166±6,80	23,44±0,60	10,85±0,36	725±25,91	18,6
Примагістральні насадження					
<i>T. cordata</i>	185±6,56	17,25±0,22	6,18±0,27	928±15,2	16,6
<i>T. platyphyllos</i>	204±10,02	17,50±0,30	5,70±0,15	1044±22,0	16,4
<i>T. Cheuropaea</i>	144±5,18	14,89±0,53	8,25±0,39	779±41,1	15,6
<i>T. tomentosa</i>	268±5,74	12,30±0,39	8,84±0,29	1113±42,1	19,4

Ксероморфна структура листків забезпечує витривалість рослин в умовах недостатнього зволоження, посиленого антропогенним навантаженням. Наприклад, волоски допомагають рослині більш міцно утримувати вологу [10]. Рисами ксероморфності листків є також велика кількість продихів на одиницю поверхні, опушеність, дрібні розміри клітин нижнього епідермісу, більш щільна сітка жилок. В умовах водного дефіциту спостерігаються зменшення розмірів листової пластинки [13].

Серед досліджуваних видів лип умовно чистої зони найбільш ксероморфними ознаками відзначаються листки *T. tomentosa*, які мають найбільше число продихів найменшого розміру, а кількість клітин епідермісу на одиницю площі перевищує цей показник у інших видів на 10,7–46,1 %. Абаксіальна сторона листків має повстисте опушення, що також є ознакою посухостійкості. Найменшу кількість продихів і продиховий індекс мають листки *T. amurensis*, що може пояснюватись походженням цього виду з регіону з більш прохолодним і вологим кліматом. Отже,

за характеристиками продихового апарату листків більш пристосованим видом роду *Tilia* L. до техногенних умов є *T. tomentosa*.

Зростання лип за умов пониженої вологозабезпеченості в поєднанні з викидами автотранспорту призводить до збільшення кількості продихів на одиницю поверхні (табл. 1). Аналогічну реакцію у *T. cordata* спостерігали і інші дослідники в умовах промислового забруднення [8, 17]. На нижньому боці листків *T. ×europaea*, навпаки, відмічається незначне зменшення числа продихів. На фоні підвищення щільності продихів на одиницю поверхні у всіх досліджених видів відбувається зменшення їх розмірів. Найбільш суттєво це виражено у *T. cordata*. За дії стресових чинників зростає число клітин нижньої епідерми на одиницю площі, що відбивається на зміні продихового індексу. У всіх видів, крім *T. cordata*, він збільшується, найбільш значно у *T. platyphyllos*.

Відмічено, що більша кількість продихів з одночасним зменшенням їх розмірів може слугувати засобом покращення регулювання газообміну, посилення транспірації і зменшення перегріву рослин. Це в умовах техногенезу є ознакою стійкості виду [6, 18]. В наших дослідженнях спостерігається ксерофітізація структури листків при погіршенні умов зростання у всіх видів, крім *T. ×europaea*, що вказує на меншу лабільність цього виду порівняно з іншими видами роду *Tilia* L.

Аналіз анатомічної структури листків лип, які зростають у зонах різного антропогенного навантаження, показав, що для всіх видів, крім *T. tomentosa*, за умов посилення ступеню забруднення відбувається потовщення цих органів. У найбільшій мірі це характерно для *T. cordata* і *T. ×europaea*. Шар кутикули у різних видів лип становить 3,6–5,4 % від товщини листка (табл. 2). Зростання рослин *T. ×europaea* вздовж автошляху викликає зменшення цього показника, у *T. cordata* і *T. platyphyllos* він не змінюється, а у *T. tomentosa* кутикула дещо потовщується, що є ознакою ксероморфності [12]. Товщина верхнього епідермісу залишається незмінною у всіх видів, крім *T. cordata* (для неї характерне її збільшення при погіршенні умов існування). Частка нижнього епідермісу від загальної товщини листка залишається постійною у *T. ×europaea* і *T. platyphyllos*, в той час як у *T. cordata* вона зменшується, а у *T. tomentosa* дещо збільшується.

Таблиця 2 – Зміни анатомічної будови листків досліджених видів при зростанні в умовах різного ступеню забруднення

Вид	Кутикула	Епідерміс		Паренхіма		Товщина листка
		верхній	нижній	стовпчаста	губчаста	
<i>T. cordata</i> контроль придорожні насадження	5,68±0,29	14,22±0,54	14,36±0,69	43,39±1,36	59,27±2,20	136,92
	6,36±0,24	21,18±0,44	12,10±0,45	60,54±1,52	70,91±2,54	177,08
	t	1,81*	9,99	2,74	8,40	3,46
<i>T. platyphyllos</i> контроль придорожні насадження	8,26±0,31	21,31±0,57	18,13±0,54	49,91±1,33	66,64±2,01	167,92
	8,96±0,30	22,06±0,52	20,87±0,65	59,09±1,09	74,53±1,96	185,51
	t	1,62*	0,97*	3,24	5,34	2,81
<i>T. ×europaea</i> контроль придорожні насадження	6,13±0,27	15,90±0,58	11,94±0,36	35,75±1,19	44,40±2,05	114,14
	6,10±0,23	15,36±0,65	13,08±0,67	46,50±0,69	66,31±1,91	147,35
	t	0,08*	0,62*	1,50*	7,81	7,82
<i>T. tomentosa</i> контроль придорожні насадження	6,32±0,25	14,31±0,33	13,13±0,55	39,09±1,10	72,79±2,70	145,64
	7,30±0,25	15,85±0,49	16,10±0,87	43,43±1,10	63,65±1,63	146,34
	t	2,77	2,61	2,89	2,79	2,90

* Примітка: t_d при $p_{0,05} = 2,02$, $n = 49$ значення критерію Ст'юдента недостовірні

Таким чином, у листків досліджуваних представників роду *Tilia* L. епідермальна тканина найбільш розвинена у *T. platyphyllos*. Відбуваються незначні коливання її товщини у всіх видів лип, тобто погіршення умов росту не впливає на розвиток тканин епідермісу у досліджуваних видів.

Хлоренхіма є найбільш розвиненою тканиною у мезофітів. За оцінками деяких вчених вона становить s від загального об'єму листка [4].

У рослин роду *Tilia* L. в наших дослідях товщина мезофілу листків в умовно чистій зоні становить від 70 % у *T. ×europaea* і *T. platyphyllos* до 77 % у *T. tomentosa*. Характерно, що зростання вздовж автошляху викликає збільшення товщини паренхімної тканини у *T. ×europaea*, а у *T. tomentosa* вона дещо зменшується. Це свідчить про ксерофітізацію листка *T. tomentosa*, що відбивається на водному режимі цього виду. Нами встановлено менший водний дефіцит у листках *T. tomentosa*, в той час як *T. ×europaea* має високі показники нестачі вологи в листках [15].

Таким чином, потовщення листків рослин, що зростають у зоні забруднення вихлопними газами автотранспорту, відбувається, головним чином, за рахунок збільшення товщини стовпчастої паренхіми. У рослин придорожньої зони найбільше потовщується мезофіл листків *T. cordata*, дещо менше у *T. ×europaea* і *T. platyphyllos*. У *T. tomentosa* зміни об'єму паренхімної тканини статистично не достовірні за погіршення умов зростання.

Коефіцієнт палісадності – відношення товщини стовпчастої паренхіми до губчастої. В.С. Ніколаєвський [11] свідчить, що стійкі до техногенних емісій види характеризуються зменшенням товщини губчастої паренхіми. У нашому досліді в міру зростання антропогенного пресингу спостерігається збільшення товщини губчастої паренхіми (крім *T. tomentosa*), але в меншій мірі, ніж товщини стовпчастої. Це відображує коефіцієнт палісадності (рис. 2), підвищення якого у листках дерев роду *Tilia* L. в умовах забруднення можна вважати адаптивною реакцією.

Отже, за посилення техногенного навантаження відбувається потовщення листків у всіх видів, крім *T. tomentosa*. Зростання об'єму асиміляційної тканини зумовлене збільшенням шару паренхіми, при цьому у всіх видів, крім *T. ×europaea*, у придорожній зоні краще розвивається стовпчаста паренхіма, ніж губчаста, що є пристосувальним механізмом до гірших умов існування.

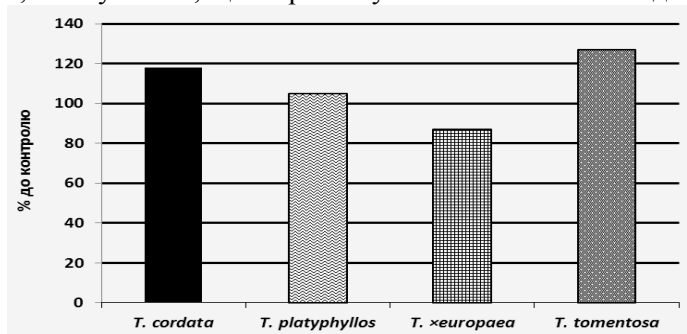


Рисунок 2 – Зміни коефіцієнту палісадності досліджуваних видів лип при посиленні техногенного навантаження

Перебудова анатомічних структур листка у бік ксероморфності суттєвіше відбувається у *T. tomentosa*, що, як показали наші дослідження, впливає на водний режим цього виду: спостерігається більш економніша втрата води порівняно з іншими видами лип [15]. Цьому виду також притаманна найбільша кількість продихів і епідермальних клітин на одиницю поверхні листка, що дозволяє виділити його як оптимально адаптований до умов техногенного середовища і нестачі вологи. Вважаємо перспективним дослідження анатомічної будови листка для підбору оптимального асортименту деревних порід для озеленення урботехногенних територій.

ВИСНОВКИ

1. У досліджуваних видів лип (*T. cordata* Mill., *T. platyphyllos* Scop., *T. tomentosa* Moench.) спостерігається ксерофітізація анатомічної будови листка при погіршенні умов зростання. Органи асиміляції *T. ×europaea* майже не зазнають змін при погіршенні умов зростання.

2. Відбувається потовщення листків рослин, що зростають у зоні пониженого волого забезпечення та забруднення вихлопними газами автотранспорту, головним чином, за рахунок збільшення об'єму паренхіми.

3. За характеристиками анатомо-морфологічної структури листків більш пристосованим видом роду *Tilia* L. за антропогенних умов Північного степу (на прикладі м. Дніпропетровськ) виявилась *T. tomentosa*.

ЛІТЕРАТУРА:

1. Бессонова В.П. Практикум з фізіології рослин / В.П. Бессонова. – Дніпропетровськ: ВВДДАУ, 2006. – 316 с.
2. Василевская В.К. Формирование листа засухоустойчивых растений / В.К. Василевская. – Ашхабад: из-во Академии наук Туркменской ССР, 1954. – 184 с.
3. Васильев Б.Р. Строение листьев древесных растений различных климатических зон / Б.Р. Васильев. – Л.: 1988. – 206 с.
4. Гербут О.В. Біологічні особливості декоративних деревних порід, які використовуються в озелененні міста Умані / О.В. Гербут // Науковий вісник НЛТУ. – 2008. – Вип. 18.1. – С. 22–27.
5. Илькун Г.М. Загрязнители атмосферы и растения / Г.М. Илькун. – К.: Наукова думка, 1978. – 247 с.
6. Крохмаль І.І. Особливості анатомічної будови листка видів роду *Neteroscallis L.* в умовах інтродукції на Південному Сході України // І. І. Крохмаль, А.Ю. Пугачова // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону. – 2010. – № 1 (10). – С. 62–73.
7. Кулагин Ю.З. Древесные растения и промышленная среда / Ю.З. Кулагин – М.: Наука, 1974. – 426 с.
8. Кучма В.Н. Анатомическое строение листьев липы сердцелистной и робинии лжеакации в различных экологических условиях / В. Н.Кучма, В.Н. Гришко, А.С. Россихина // Вопросы биоиндикации и экологии. – Запорожье: ЗГУ. – 1999. – Вып. 4. – С. 22–27.
9. Лисенко М. Зелені насадження в урбанізованому середовищі м. Івано-Франківська / М. Лисенко // Вісник Прикарпатського національного університету ім. В. Стефаника. – 2007. – Вип. VII – VIII. – С. 236–241.
10. Максимов Н.А. Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений от Тимирязева до наших дней / Н.А. Максимов. – М.-Л., 1944. – 47 с.
11. Николаевский В.С. Биологические основы газоустойчивости растений / В.С. Николаевский. – Новосибирск: Наука, 1979. – 280 с.
12. Овруцька І.І. Анатомо-морфологічні ознаки листків *Sium latifolium L.* у різних умовах зростання / І.І. Овруцька // Український ботанічний журнал. – 2012. – Т. 69, № 1. – С. 125–133.
13. Пахомова Г.И. Водный режим растений / Г.И. Пахомова, В.К. Безуглов. – Казань: из-во Казанского университета, 1980. – 252 с.
14. Піхало О.В. Таксономічний аналіз дендрофлори історичної частини м. Києва / О.В. Піхало // Науковий вісник НУБіП. – 2010. – Вип. 147. – С. 56–63.
15. Пономарьова О.А. Водний обмін дерев роду *Tilia L.* в умовах степової зони України / О.А. Пономарьова // Вісник Дніпропетровського державного аграрного університету. – 2011. – № 2. – С. 46–51.
16. Пономарьова О.А. Поширення представників роду *Tilia L.* у міських насадженнях м. Дніпропетровська / О.А. Пономарьова // Науковий вісник НЛТУ України. – 2013. – Вип. 23.08. – С. 56–61.
17. Сейдафаров Р.А. Эколого-биологические особенности липы мелколистной в условиях техногенного загрязнения (на примере уфимского промышленного центра): автореф. дис. канд. биол. наук: спец. 03.00.16: / Сейдафаров Р.А. – Уфа, 2007. – 21 с.
18. Сергейчик С.А. Устойчивость древесных растений в техногенной среде / С.А. Сергейчик. – Минск: Наука і техника, 1994. – 279 с.
19. Ennajen M. Comparative impacts of water stress on the leaf anatomy of a drought-resistant and a drought-sensitive olive cultivar / M. Ennajen A.M. Vadel, H. Cochard, H. Khemira // Journal of Horticultural Science & Biotechnology. – 2010. – № 85 (4). – P. 289–294.

CHANGES OF ANATOMIC STRUCTURE OF LEAVES GENUS *TILIA L.* AS AN INDICATOR OF ADAPTATION TO DIFFERENT GROWTH CONDITIONS

O. A. Ponomaryova

The aim of our research are study and compare the anatomical structure of leaf species of the genus *Tilia L.* into the various conditions of growth. There are arrangements of stomata on abaxial side on leaves for plants of the genus *Tilia L.* The number of stomata and their size and shape are different in the studied species of lime. Their number varies from 95 (*T. amurensis*) to 209 units×(mm)⁻² (*T. tomentosa*). Growth near highway leads to higher density of stomata in all species except *T. ×europaea*.

The size of stomata and their shape vary considerably in the species studied. Stomata *T. tomentosa* have the smallest size and a rounded shape in relation to other species of limes. The lower side of leaves covered with dense tomentose pubescence. *T. ×europaea* leaves have little hairs on abaxial and adaxial sides of leaves along the veins. The leaves of *T. platyphyllos* characterized by a small number of stomata per unit area compared to the above species. The number of cells of the lower epidermis on 1 mm² is quite high, which provides low stomata index. Leaves of *T. amurensis* on the anatomy are similar to organs of assimilation *T. ×europaea*, but density of stomata in 1,5 times less. The leaves of *T. begoniifolia* have the largest size guard cells.

Among the species studied limes in conditionally clean zone the xeromorphic most signs of *T. tomentosa* leaves are characterized. Number of epidermal cells per unit area exceeds this figure compared with other species on 10,7–46,1%. Abaxial side of the leaf has tomentose pubescence, which is also a sign of drought resistance. The smallest amount of stomata and stomatal index has leaves of *T. amurensis*, which can be explained by the origin of this species from the region with a cool and wet climate.

Thus, the characteristics of leaf stomata more adaptable species of the genus *Tilia* L. in technological terms is *T. tomentosa*. In our studies, there xerophytization leaf structure when conditions deteriorate growth in all species, except for *T. ×europaea*, indicating a lower lability of this species compared with other types of limes.

Analysis of the anatomical structure of limes leaves, which grow in different areas of anthropogenic load, showed that, for all species except *T. tomentosa*, increase the degree of contamination leads to the thickening of these bodies. Thickening of the leaves of a plant growing in the area of pollution by exhaust gases of vehicles is mainly due to increase in thickness of the parenchyma. In plants roadside zone thickens more mesophyll of leaves *T. cordata*, somewhat less in *T. ×europaea* and *T. platyphyllos*. In *T. tomentosa* parenchymal tissue volume change not occurs. In the area of contamination observed spongy parenchyma increase in thickness (except from *T. tomentosa*), but to a lesser extent than the thickness of the columnar. This ratio reflects the palisade, whose growth in the leaves of trees genus *Tilia* L. in condition of pollution can be considered as an adaptive response.

Therefore, there xerophytization anatomical structure of leaf growth when conditions deteriorate in all species studied, except the *T. ×europaea*. A thickening of the leaves of plants growing in the area of low moisture and exhausts of vehicle mainly associated with increased parenchyma. *T. tomentosa* was more adaptable species of the genus *Tilia* L. in anthropogenic conditions of the northern steppes (e.g. Dnepropetrovsk) on the characteristics of the anatomical and morphological structure of leaves.

УДК 582.685.4:57.042: 581.45:581.84

Пономарьова О.А. Зміни анатомічної будови листків дерев роду *Tilia* L. як показник адаптації до різних до різних умов зростання / Пономарьова О.А. // Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя: ЗНУ, 2013. – Вип. 18, № 2. – С. 105–120.

Вивчено анатомо-морфологічну будову листків видів роду *Tilia* L. в умовах різного рівня забруднення і вологозабезпечення. Спостерігається ксерофітізація анатомічної структури органів асиміляції при погіршенні умов зростання у всіх досліджуваних видів, крім *T. europaea*.

Бібл. 19. Табл. 2. Рис. 2.