
**АНАТОМІЧНА БУДОВА ТА СТРУКТУРА ЕПІДЕРМІСУ ВИДІВ
РОДУ *HEMEROCALLIS* L. В УМОВАХ ПОСУШЛИВОГО СТЕПУ**

*Визначено особливості анатомічної будови листка та анатомо-морфологічні ознаки епідермісу видів роду *Heimerocallis* L., їхні пристосувальні зміни та екологічні особливості в умовах посушливого степу. Виділено найстійкіші види — *Heimerocallis minor* і *H. citrina*. Встановлено, що види роду *Heimerocallis* характеризуються появою різноманітних анатомічних пристосувань до жорстких природно-кліматичних умов регіону інтродукції (поява продихів на верхньому епідермісі, потовщення верхнього і нижнього епідермісу, збільшення площі вентиляційної тканини, кількості продихів на абаксіальному та адаксіальному епідермісі, зменшення розмірів продихів і епідермальних клітин, поява стовпчастого мезофілу).*

Анатомічні особливості будови окремих органів рослин можуть свідчити про їхню придатність до інтродукції в інші умови середовища [23]. Однак характер впливу середовища на організм визначається не тільки природою діючого фактора, а й генетичною специфікою організму (нормою реакції). Характер реакції організму на середовище — найважливіший результат еволюції і разом з тим найголовніший фактор, що визначає її подальший хід. Середовище формує генотип організмів, який своєрідно реагує на зміну умов існування, що неминуче спричиняє докорінні зміни в особливостях добору за фенотипами [20]. При інтродукції рослин зміна умов зростання спричиняє виникнення різних пристосувальних змін біоморфологічних ознак, оцінити які можна на основі аналізу генетичних, біохімічних, фізіологічних і морфоанатомічних механізмів. Судити про пластичність виду можна, знаючи анатомо-морфологічну будову вегетативних органів рослин, зокрема листка як найпластичні-

шого органа, структура якого відбиває екологічну еволюцію виду [14, 21].

Встановлення закономірностей зміни пристосувальних ознак різних за походженням рослин під впливом умов культури — одне з найважливіших завдань інтродукції рослин [13]. Анатомо-морфологічні пристосування рослин до несприятливого впливу провідних факторів середовища — температури, вологості, світла — відбуваються у покривних і механічних тканинах. Так, посилення захисної функції проти посухи досягається завдяки потовщенню епідермісу (в окремих випадках з потужним шаром воску), появі опушення, особливостям продихового апарату (кількість, розмір, розташування продихів). При перенесенні рослин у нові умови адаптаційний потенціал виду реалізується шляхом анатомо-морфологічних і фізіолого-біохімічних перебудов, насамперед листка, який є одним з багатофункціональних органів рослини.

Мета дослідження — визначення особливостей анатомічної будови листка та анатомо-морфологічних ознак епідермісу рослин видів роду *Heimerocallis* L., виявлення їх пристосувальних змін як показника

адаптаційних можливостей і стійкості при інтродукції в Донецький регіон, а також встановлення їхніх екологічних особливостей, рівня стійкості і перспективності інтродукційного випробування в умовах південного сходу України.

Об'єкти та методи досліджень

Об'єктами досліджень є рослини 5 видів роду *Nemerocallis* — *Nemerocallis minor* Mill. (рік інтродукції — 1969), *N. lilio-asphodelus* L., *N. fulva* L., *N. citrina* Baroni, *N. middendorffii* Trautv. et Mey (1967) — з колекції Донецького ботанічного саду НАН України.

Nemerocallis lilio-asphodelus. За екологічною природою — ксеромезогігрофіт, за ценотичною приуроченістю — сільвант (лучно-лісовий вид). Трапляється на лісових заплавах, рідше суходольних луках, у річкових долинах, на лучних схилах, сухих галявинах, по берегах річок і озер, окраїнах соснових і березових лісів. Сибірсько-східноазійський вид. Ареал — Західний Сибір (крім південного заходу і півночі), трапляється на південному заході Східного Сибіру, на Далекому Сході, у Північно-Східному Китаї, на Корейському півострові, у Західній Європі здичавів.

N. fulva. Походження точно не встановлено. Здичавів у Південному і Західному Закавказзі, Талиші, Середній Європі, Середземномор'ї, Ірані, Китаї, Японії, Північній Америці. Плюрирегіональний вид.

N. citrina. Походить з Центрального Китаю (північ Шеньсі). Центральнокитайський ендемік.

N. middendorffii. Петроксеромезофіт, сільвант. Трапляється на суходольних луках, схилах гір, у листяних лісах, чагарниках, на галявинах. Сибірсько-східноазійський вид. Розповсюджений на Далекому Сході (Примор'я, Приамур'я, о. Сахалін, Курильські острови), у Північно-Східному Китаї, на Корейському півострові та у Північній Японії (о. Хоккайдо).

N. minor. Псаммоксеромезофіт, пратант (узлісо-чагарниково-лучний вид). Сибір-

сько-східноазійський вид. Трапляється на піднесених, найсухіших піщаних ділянках долинних луків, на лісових і злегка остепнених луках, серед чагарників у середній частині Західного Сибіру, на Далекому Сході, у Північному і Північно-Східному Китаї, Монголії і на Корейському півострові.

Нами були вивчені такі морфологічні ознаки листка рослин видів роду *Nemerocallis*: ширина, довжина, індекс форми листової пластинки (*If*). При визначенні *If* використовували метод опису форми простого цільного листка Л.Ю. Буданцевої і Т.В. Гендельса [4]. При доборі об'єктів звертали увагу на однотипність матеріалу, що досліджується, відповідно до рекомендацій [6]. Листки відбирали з південно-східного боку, однакові чи близькі за забарвленням, тургором, обводненістю [15]. Посухостійкість рослин оцінювали за шкалою Г.Н. Шестаченко, Т.В. Фалькової [22]. При вивченні адаптаційних можливостей інтродуцентів до нових умов використовували рекомендації Н.А. Авроріна [1], В.К. Василевської [7, 8], М.В. Кульгіасова [14] та ін.

Вивчення анатомії листка проводили на зрізах середньої частини пластинки листка. Товщину листка, верхнього і нижнього епідермісу та мезофілу вимірювали на однаковій відстані від краю листка і головної жилки. Для приготування препаратів епідермісу листка застосовували метод мікро-реплікації [12]. При оцінці ознак будови листка враховували кількість шарів епідермісу на верхньому і нижньому боці листка, наявність продохів на верхньому і нижньому епідермісі, кількість шарів мезофілу на абаксіальному та адаксіальному боці листка, наявність стовпчастого мезофілу. Вимірювали товщину листка, епідермісу і мезофілу на верхньому та нижньому боці листової пластинки, висоту і ширину повітроносних порожнин, висоту стовпчастого мезофілу, коефіцієнт палісадності (табл. 1–3).

Таблиця 1. Морфометричні ознаки та анатомічні особливості листка видів роду *Hemerocallis* L.

Параметр	Довжина листка, см	Ширину листка, см	Індекс форми листової пластинки	Товщина листка, мкм	Товщина верхнього епідермісу, мкм	Товщина верхнього мезофілу, мкм	Висота порожнин, мкм	Ширину порожнин, мкм	Товщина нижнього епідермісу, мкм	Товщина нижнього мезофілу, мкм
<i>Hemerocallis middendorffii</i> Trautv. et Mey										
M±m	56,94± 2,34	1,43± 0,05***	40,56± 2,69	377,5 7± 18,31	23,71± 1,44	79,94± 3,35	184,44± 11,44	257,44± 23,97	19,69± 0,87	84,74± 6,88
min- max	48,70 – 3,20	1,30 – 1,70	28,65 – 56,31	279,63 – 449,24	18,24 – 32,83	57,14 – 93,62	125,23 – 217,02	120,36 – 368,39	16,41 – 24,92	46,20 – 125,23
CV, %	13,01	11,44	20,99	15,32	19,23	13,23	19,60	29,42	13,98	25,64
<i>Hemerocallis minor</i> Mill.										
M±m	49,49± 1,89	0,92± 0,05***	54,65± 1,91*	325,83± 9,62	27,84± 1,31	110,09± 5,39	79,03± 6,22	134,65± 14,27	27,17± 1,58	88,45± 6,69
min- max	37,00 – 57,00	0,70 – 1,20	40,83 – 62,22	280,24 – 373,25	21,28 – 35,87	80,85 – 128,27	51,67 – 116,11	66,87 – 180,55	20,06 – 34,65	57,14 – 124,62
CV, %	12,09	16,04	11,12	9,33	14,91	15,46	24,87	33,49	18,39	23,88
<i>Hemerocallis lilio-asphodelus</i> L.										
M±m	51,05± 1,49	1,65± 0,06***	31,32± 1,54	399,27± 16,57	25,47± 2,39	108,15± 4,68	126,44± 12,21	192,64± 10,88	20,30± 1,29	115,80± 5,78
min- max	44,00 – 57,60	1,40 – 2,00	23,75 – 41,14	331,91 – 503,95	15,19 – 37,69	80,85 – 121,58	78,42 – 187,23	130,09 – 228,57	15,19 – 27,36	80,85 – 143,46
CV, %	9,22	10,78	15,56	13,11	29,74	13,67	30,51	17,84	20,07	15,77
<i>Hemerocallis citrina</i> Baroni										
M±m	61,77± 2,07	2,55±0,16	24,84± 1,22	432,04± 18,31	25,95± 1,59	140,91± 4,44	122,74± 13,79	137,33 ± 13,87	22,37± 1,29	127,90± 5,99
min- max	50,50 – 67,00	1,5 – 3,2	20,63 – 33,67	358,66 – 535,56	20,64 – 36,47	116,11 – 167,78	51,06 – 180,55	73,56 – 207,29	15,19 – 29,18	98,48 – 144,07
CV, %	10,59	19,59	15,55	13,39	19,36	9,95	35,52	31,91	18,19	14,79
<i>Hemerocallis fulva</i> L.										
M±m	66,65± 2,13	2,93± 0,16*	23,29± 1,33	537,02± 13,86	94,47± 4,40**	33,25± 2,30	315,19± 19,09	453,25± 33,22	89,42± 2,87*	23,04± 1,95
min- max	55,90 – 75,00	2,30 – 3,80	17,14 – 30,00	457,75 – 606,08	77,81 – 116,72	20,67 – 48,63	236,47 – 411,55	333,13 – 712,46	77,80 – 102,74	12,77 – 36,47
CV, %	10,12	17,63	18,09	8,16	14,73	21,88	19,14	23,16	10,15	26,77

Примітка: Тут і в табл. 2 різниця порівняно з контролем вірогідна: * — при $p > 0,95$; ** — $p > 0,99$; *** — $p > 0,999$.

Для характеристики анатомічної будови абаксіального й адаксіального епідермісу листка вивчали: обрис і проекцію епідермальних клітин, розміри епідермальних клітин та продихів, форму продихів, їхню

кількість на 1 мм², кількість навколопродихових клітин, тип продихового апарату. Для характеристики обрисів і проекцій епідермальних клітин використовували класифікацію С.Ф. Захаревича [10]. Для харак-

Таблиця 2. Анатомічні особливості будови епідермісу листка видів роду *Hemerocallis* L.

Епідерміс	Кількість епідермальних клітин на 1 мм ² поверхні листової пластинки, шт.		Розміри епідермальних клітин, мкм				Кількість продихів на 1 мм ² поверхні листової пластинки, шт.		Розміри продихів, мкм			
	M±m	CV, %	довжина		ширина		M±m	CV, %	довжина		ширина	
			M±m	CV, %	M±m	CV, %			M±m	CV, %	M±m	CV, %
<i>Hemerocallis middendorffii</i> Trautv. et Mey												
Верхній	231,65± 9,23	12,59	120,17± 9,34	24,56	31,65± 1,50	15,01	—	—	—	—	—	—
нижній	272,76± 6,83	7,91	184,26± 15,75	27,02	16,83± 1,24	23,29	85,65± 2,44	9,02	33,46± 0,95	8,94	24,47± 0,57**	7,36
<i>Hemerocallis minor</i> Mill.												
Верхній	235,06± 4,20	5,65	175,33± 11,68	21,04	31,52± 1,32	13,19	61,88± 5,91	30,19	37,15± 1,23**	10,46	25,56 ± 2,03**	25,12
Нижній	244,35± 6,30	8,15	137,34± 10,02	23,06	27,51± 0,60*	6,95	127,88± 3,46	8,54	36,11± 0,33*	2,90	27,25± 0,82	9,53
<i>Hemerocallis lilio-asphodelus</i> L.												
верхній	222,39± 4,25	6,04	132,83± 7,67	18,24	29,91± 1,01	10,66	2,27± 0,75**	1	43,43± 1,12	8,16	36,62± 1,08	9,36
Нижній	232,47± 2,07	2,82	154,2± 15,68	32,13	24,98± 0,84	10,59	135,99± 5,24	12,18	38,70± 0,44	3,59	28,54 ± 0,49*	5,49
<i>Hemerocallis citrina</i> Baroni												
Верхній	253,47± 5,19	6,47	129,55± 10,21	24,91	25,05± 2,58	32,56	61,47± 2,54	13,03	42,55± 0,55	4,09	40,24± 0,92	7,22
Нижній	399,07± 7,74	19,59	149,3± 12,79	27,08	18,97± 0,92	15,32	100,53± 3,08	9,69	38,67± 0,54	4,39	33,49± 0,94	8,83
<i>Hemerocallis fulva</i> L.												
Верхній	153,07± 6,92	14,29	168,94± 12,17	22,76	39,51± 1,13	9,00	28,13± 1,69	19,02	49,24± 0,87*	5,55	34,41± 1,34	12,28
Нижній	192,53± 4,74	7,78	249,12± 17,37	22,04	20,85± 0,77	11,67	57,60± 2,75	15,07	49,42± 0,64**	4,06	36,41± 0,59	5,13

Таблиця 3. Анатомічні особливості мезофілу листка видів роду *Hemerocallis* L.

Вид	Висота стовпчастого мезофілу, мкм			Висота губчатого мезофілу, мкм			Коефіцієнт палісадності листка, мкм		
	M±m	CV, %	min-max	M±m	CV, %	min-max	M±m	CV, %	min-max
<i>Hemerocallis middendorffii</i> Trautv. et Mey	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hemerocallis minor</i> Mill.	35,99± 2,66	23,32	27,96— 55,93	76,11± 5,19	21,56	52,89— 99,09	0,49± 0,05*	30,74	0,28— 0,53
<i>Hemerocallis lilio-asphodelus</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hemerocallis citrina</i> Baroni	36,66± 1,94	16,69	23,71— 43,78	110,58± 2,19	6,27	104,56— 125,23	0,33± 0,02	18,23	0,19— 0,41
<i>Hemerocallis fulva</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примітка. * Різниця щодо контролю вірогідна (p > 0,999).

теристики продихового апарату — морфологічну класифікацію М.Ф. Баранової [2].

Результати 30-кратних вимірювань обробляли методом математичної статистики із застосуванням прикладних комп'ютерних програм. Вірогідність отриманих результатів перевіряли за допомогою критерію Стьюдента [17, 18].

Результати та обговорення

Листки рослин видів роду *Nemerocallis* прикореневі, дворядні, широколінійні, гострі, цілокраї, прямі чи дугоподібно відігнуті. Жилкування листка рівнобіжне і має більш-менш замкнену на верхівці систему. Листки здебільшого ізолатеральні з морфологічно верхньою (адаксіальною) і нижньою (абаксіальною) сторонами та амфістоматичні. Епідерміс досліджених видів складається із щільно зімкнутих подовжених клітин. На абаксіальному боці листка епідерміс має сосочки. Продихи великі, овальні, розташовані в місцях з'єднання клітин звуженими кінцями. Епідерміс верхнього боку листка складається з великих ізодіаметричних з трохи потовщеними стінками клітин, покритих у рослин *Nemerocallis citrina*, *N. fulva* тонким шаром кутикули, що сприяє їхній стійкості в природно-кліматичних умовах регіону інтродукції. Епідерміс нижнього боку, на відміну від верхнього, має дрібніші клітини сосочкоподібної форми, стінки яких потовщені і у деяких видів покриті ззовні дуже тонким шаром кутикули. Верхівка кожної клітини нижнього епідермісу являє собою вузликподібний виступ, що надає клітині своєрідної форми. Епідермальні клітини верхнього і нижнього епідермісу всіх вивчених видів роду *Nemerocallis* мають переважно витягнуту форму, розрізняються за довжиною. Епідермальні клітини верхнього епідермісу мають прямокутну, а нижнього — ромбічну проекцію. Клітини абаксіального епідермісу веретеноподібні, звужені до кінців, а адаксіального — чотирикутні, злегка розширені до кінців.

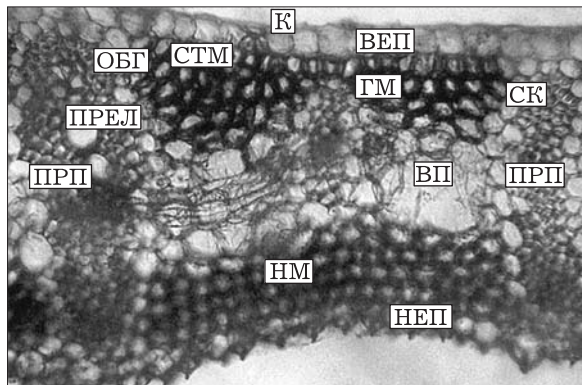
У всіх вивчених видів лілійника продихи відсутні над жилками. Продихові щілини зазвичай орієнтовані більш-менш паралельно до жилок. У вивчених нами видів роду *Nemerocallis* виявлено два типи продихів: 1) аномоцитні продихи, оточені лише сусідніми клітинами; 2) гемідіацитні продихи з однією дрібною побічною клітиною в полярному положенні. Аномоцитні та гемідіацитні продихи мають 4, рідше 5–6 навколопродихових клітин. Кількість навколопродихових клітин з обох боків листка є постійною — 4, крім видів *N. citrina*, *N. lilio-asphodelus*, у яких на верхньому епідермісі 4–5 навколопродихових клітин, а на нижньому тільки 4. Продихи занурені і видаються підвищеними щодо навколопродихових клітин, які нависають у вигляді склепіння над замикаючими клітинами. Останні еліптичні в розрізі, мають вузькі порожнини. Епідермальні клітини і клітини продихового апарату міцно з'єднані з клітинами мезофілу, що містять хлоропласти і друзи шавлевокислого кальцію.

Мезофіл листка у більшості досліджуваних видів представлений недиференційованою асиміляційною паренхімою, що складається з порівняно дрібних, округлих, тонкостінних, щільно розташованих клітин. У дорослого листка з обох боків безпосередньо під епідермісом розташовано 4–5 рядів клітин асиміляційної паренхіми, що містять велику кількість хлоропластів.

Установлено, що в природно-кліматичних умовах південного сходу України у рослин *N. minor* і *N. citrina* відбувається диференціація мезофілу адаксіального боку листка. У *N. minor* наявний двошаровий, у *N. citrina* — одношаровий стовпчастий мезофіл. *N. minor* характеризується вірогідно більшим коефіцієнтом палісадності листка порівняно з *N. citrina*. Таким чином, *N. minor* і *N. citrina* відрізняються досить значущими пристосувальними анатомічними особливостями, що є показником їх високої адаптаційної здатності до посушливих умов Донбасу (рис.).

Значна частина листка видів роду *Hemerocallis* містить водоносну чи вентиляційну тканину, оточену асиміляційною паренхімою. У молодого листка водоносна тканина розташована в центральній частині листка і складається з дуже великих, пухко розташованих паренхімних клітин з невеликим ядром в пристінному, дуже тонкому шарі цитоплазми. Решту клітини займає дуже велика вакуоля, заповнена водою. З ростом листка клітини водоносної тканини втрачають воду і руйнуються, утворюючи при цьому великі наскрізні порожнини, заповнені повітрям і залишками оболонок зруйнованих клітин. У результаті зміни функції цю тканину на ранній стадії розвитку можна назвати водоносною, а на пізній, тобто дорослого листка, — вентиляційною. Ці повітряні порожнини, сполучаючись з розташованою нижче водоносною тканиною листка, заповнюються повітрям, багатим на вологу. Г.І. Родіоненко [19] зазначає, що у разі великої сухості повітря роль водоносної/вентиляційної тканини в життєдіяльності фотосинтезуючого листка має бути істотною. Повітря, що заповнює розриви водоносної тканини, зранку багате на вологу: уся пустотіла частина, видима крізь прозорий епідерміс верхньої поверхні, вкрита краплями рідини. До полудня, при повільному підвищенні температури, волога зникає. Отже, всередині зеленого листка лілійника, завдяки особливій будові його водоносної тканини і наявності епідермісу, створюється своєрідний мікроклімат.

Провідні пучки розташовані в порядкувано, в один ряд, при цьому великі пучки належать центральній жилці, а в міру віддалення від неї до обох країв пластинки листка розміри провідних пучків зменшуються. Провідні пучки чергуються з порожнинами, містять механічну тканину — склеренхіму. Потужна система провідних пучків лілійника має зв'язок з мезофілом. Великі провідні пучки, проходячи від верхнього епідермісу до нижнього, розділяють тканину мезофілу на ділянки. Над провід-



Анатомічна будова листка *Hemerocallis minor* Mill.: к — кутикула; веп — верхній епідерміс; стм — стовпчастий мезофіл; гм — губчастий мезофіл; прп — провідний пучок; прел — провідні елементи; обг — обгортка пучка; нм — нижній мезофіл; неп — нижній епідерміс; ск — склеренхіма; вп — водоносна порожнина

ними пучками зверху і знизу розвивається потужна механічна тканина у вигляді тяжів товстостінних, широкопорожнинних, сильно здерев'янілих волокон. Кожен такий тяж складається з груп з 15–50 волокон, причому з нижнього боку листка групи волокон зазвичай більш розвинуті і складаються з більшої кількості волокон. Великі провідні пучки оточені обгорткою, що складається з тонкостінних паренхімних безбарвних клітин. Провідні пучки листка мають різні розміри і відрізняються за гістологічним складом. Найбільші пучки містять ксилему та флоему. У колатеральних пучках ксилема розташовується на адаксіальному, а флоема — на абаксіальному боці листка. Дрібні провідні пучки зазвичай оточені асиміляційною паренхімою, містять мало провідних елементів, ситоподібні елементи розташовані поруч із трахеальними (див. рис.). Установлено, що у *H. minor* ближче до периферії листка спостерігається чергування пучків зі склеренхімою й без неї. Пучки без обгортки трохи зміщені в товщині листка, під ними розташовуються порожнина і губчастий мезофіл, тобто *H. minor*, який є псаммоксеромезофітом, характеризується великою кількістю повіт-

роносних порожнин, що свідчить про його високу толерантність до посушливих умов регіону інтродукції. *H. lilio-asphodelus*, що є ксеромезогігрофітом, має меншу кількість повітроносних порожнин на поперечному зрізі листка, отже захисна роль вентиляційної тканини у цього виду є меншою порівняно з іншими дослідженими видами. Під адаксіальним епідермісом у *H. lilio-asphodelus* і *H. citrina* розташований шар ізодіаметричних незабарвлених клітин, що відіграють роль водоносної тканини.

За екологічною природою досліджувані види роду *Neurocallis* належать до групи мезофітів. Однак особливості анатомічної будови епідермісу свідчать про їхню ксерофітизацію. На підставі низки ознак можна припустити, що досліджувані види є не ксерофітами, а мезофітами, які потрапили в ксерофітні умови зростання.

Значний внесок у вивчення ксерофітної рослинності анатомо-морфологічним методом зробила В.К. Василевська. Вкрай важливим є її висновок про те, що дрібноклітинність і велика кількість продихів не є універсальними ознаками пустельних рослин [7, 8]. У справжніх ксерофітів кількість продихів зазвичай невелика, тоді як у мезофітів в умовах погіршеного водопостачання клітини епідермісу дрібнішають і збільшується кількість продихів. Велика кількість продихів у мезофітів в аридних умовах зростання необхідна для посилення транспірації, що запобігає перегріву. Тому збільшення їхньої кількості є позитивною ознакою в будові інтродуцентів. Ксероморфоз виявляється зменшенням розміру клітин, збільшенням кількості клітин, продихів і жилок на 1 мм² поверхні листка, що зумовлює підвищення посухостійкості [3]. Посухостійкі рослини характеризуються великою кількістю продихів на 1 мм², меншими їх розмірами, меншою товщиною верхнього епідермісу [16].

При порівняльно-кількісному аналізі ми виділили *H. citrina* і *H. minor* як види, що характеризуються найбільшою кількістю

ксероморфних ознак, і за п'ятибальною шкалою Г.Н. Шестаченко, Т.В. Фалькової одержали 0 балів. *H. citrina* ми розглядали як умовний контроль. Вимірювали товщину листка, товщину епідермісу і мезофілу на адаксіальному та абаксіальному боках листової пластинки (див. табл. 1). Аналіз отриманих результатів засвідчив, що *H. fulva* мав вірогідно більшу товщину верхнього і нижнього епідермісу порівняно з іншими видами. Отже, представники цього виду завдяки потовщенню адаксіального й абаксіального епідермісу пристосовані до посушливих умов регіону інтродукції.

Вивчали такі анатомо-морфологічні ознаки епідермісу листка: обрис і проекцію клітин, кількість продихів на 1 мм², розміри клітин і продихів. Усі ці ознаки є адаптивними [11], що дає змогу з'ясувати приналежність до певної екологічної групи. Так, у мезофітів переважають продихи на абаксіальному (нижньому) епідермісі, у ксерофітів або однакова кількість продихів з обох боків епідермісу, або їх значно більше на адаксіальному (верхньому) боці. Розмір епідермальних клітин є також характерною ознакою. У мезофітів епідермальні клітини великі, причому їх значно більше на верхньому боці листка.

Аналіз отриманих даних засвідчив, що кількість епідермальних клітин на 1 мм² поверхні листка і розміри епідермальних клітин вірогідно не відрізнялися у досліджених видів, за винятком *H. minor*, для якого характерна велика порівняно з контролем ширина епідермальних клітин.

Встановлено, що у *H. middendorffii* на адаксіальному епідермісі відсутні продихи, тоді як у решти досліджених видів, що є мезофітами, продихи виявлено також і на верхньому епідермісі. Аналіз отриманих даних засвідчив, що у *H. lilio-asphodelus* вірогідно менша кількість продихів на адаксіальному епідермісі порівняно з контролем і велика кількість — на абаксіальному епідермісі. Встановлено, що представники видів *H. minor* і *H. citrina* вирізняються вели-

кою кількістю продихів на 1 мм² поверхні листка. Представники *N. minor* характеризуються найменшою довжиною продихів порівняно з контролем, а *N. fulva* — найбільшою. Ширина продихів нижнього епідермісу менша порівняно з контролем у *N. lilio-asphodelus* і *N. middendorffii*; ширина продихів верхнього епідермісу вірогідно менша у *N. minor* (див. табл. 2). Таким чином, *N. minor* має найбільшу кількість найменших за розмірами продихів на 1 мм² адаксіальної поверхні листка.

Встановлено, що *N. minor* і *N. citrina* мають найбільшу кількість продихів на 1 мм² верхньої поверхні листка порівняно з іншими видами, найдрібніші клітини нижнього епідермісу. Продихи нижнього епідермісу дрібніші за продихи верхнього епідермісу у *N. citrina* і *N. lilio-asphodelus*. Кількість епідермальних клітин і продихів на нижньому боці листка значно більша у *N. citrina*.

У результаті комплексної оцінки представників видів роду *Nemerocallis* з урахуванням набутих в умовах інтродукції пристосувальних ознак на рівні анатомічної будови листка за стійкістю вивчені види *Nemerocallis* можна розташувати таким чином (у порядку зменшення): *N. minor*, *N. citrina*, *N. fulva*, *N. middendorffii*, *N. lilio-asphodelus*. Види оцінено за розробленою нами робочою шкалою. Вивчено 22 біологічні ознаки, причому поява стовпчастого мезофілу розглядалася нами як найпрогресивніше анатомічне пристосування рослин в умовах інтродукції.

Кореляційний аналіз засвідчив наявність сильного зв'язку між багатьма вивченими анатомічними ознаками і морфометричними параметрами листка, але цей зв'язок є видоспецифічним. Виявлено загальні для більшості вивчених видів роду *Nemerocallis* ознаки із сильними кореляційними зв'язками: кількісні анатомічні показники епідермісу листка (кількість продихів і епідермальних клітин на 1 мм² поверхні листка) мають тісний кореляційний

зв'язок з довжиною листка, індекс листка — з коефіцієнтом палісадності.

На підставі результатів дослідження, тривалих візуальних спостережень і вивчення анатомічної будови листка, ми вважаємо, що для прогнозування успішності інтродукції того чи іншого виду *Nemerocallis* можна використовувати анатомічні показники, що дає змогу у коротший термін визначити екологічну пристосованість рослин до умов інтродукційного пункту.

Встановлено, що види роду *Nemerocallis* в умовах південного сходу України характеризуються появою різноманітних анатомічних пристосувань до жорстких природно-кліматичних умов регіону інтродукції (поява продихів на верхньому епідермісі, потовщення верхнього і нижнього епідермісу, збільшення кількості продихів на 1 мм² адаксіальної поверхні листка і зменшення розміру клітин на абаксіальному епідермісі, збільшення площі вентиляційної тканини, поява стовпчастого мезофілу).

Виділено найстійкіші до умов посушливого степу види — *N. minor* і *N. citrina*.

1. Аврорин Н.А. Теоретические итоги переноса и акклиматизации растений в Полярно-альпийском ботаническом саду // Интродукция и акклиматизация растений и зеленое строительство. — М.; Л.: Изд. АН СССР, 1957. — С. 89–93.

2. Баранова М.А. Классификация морфологических типов устьиц // Ботан. журн. — 1985. — 70, № 12. — С. 1585–1595.

3. Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М.С. Гиляров. — М.: Сов. энциклопедия, 1986. — 831 с.

4. Буданцева Л.Ю., Гендельс Т.В. Числовой способ описания формы простого цельного листа. — А.С. 1530140 (СССР). — 1989. — № 47. — 20 с.

5. Былов В.Н. Основы сравнительной сортооценки декоративных растений при интродукции: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — М., 1976. — 43 с.

6. Бычкова З.И. Особенности роста и развития овощных культур при загрязнении воздуха вредными газами // Экологические аспекты оптимизации техногенных ландшафтов. — Свердловск: Изд-во АН СССР, 1984. — С. 81–85.

7. Василевская В.К. О значении анатомических коэффициентов как признаке засухоустойчивости

растений // Ботан. журн. — 1938. — № 4. — С. 15–16.

8. *Василевская В.К.* Формирование листа засухоустойчивых растений. — Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. — 184 с.

9. *Декоративные* травянистые растения для открытого грунта. — Л.: Наука, 1977. — С. 99–104.

10. *Захаревич С.Ф.* К методике описания эпидермиса листа // Вестн. Ленинград. ун-та. — 1954. — № 4. — С. 65–75.

11. *Келлер Б.А.* Динамическая экология // Сов. ботаника. — 1935. — № 5. — С. 11–15.

12. *Клейн Р.М., Клейн Д.Т.* Методы исследования растений. — М.: Колос, 1974. — 527 с.

13. *Культиасов М.В.* Интродукция растений природной флоры как экологическая проблема // Растительные ресурсы Сибири, Урала и Дальнего Востока. — Новосибирск: Наука, 1965. — 448 с.

14. *Культиасов М.В.* Экологические основы интродукции растений природной флоры // Экология и интродукция растений. — Л.: Наука, 1963. — С. 3–37.

15. *Лапин П.И.* Значение исследований ритмики жизнедеятельности растений для интродукции // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. — 1974. — Вып. 91. — С. 3–8.

16. *Николаевский В.С.* Биологические основы газоустойчивости растений. — Новосибирск: Наука, 1979. — 280 с.

17. *Плохинский Н.А.* Биометрия. — М.: Изд-во МГУ, 1970. — 367 с.

18. *Приседський Ю.Г.* Статистична обробка результатів біологічних експериментів. — Донецьк: Касіопея, 1999. — 210 с.

19. *Родионенко Г.И.* Род ирисы: Вопросы морфологии, биологии, эволюции и систематики. — М.; Л., 1961. — 216 с.

20. *Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. — М.: Наука, 1980. — 277 с.

21. *Шенников А.П.* Экология растений. — М.: Изд-во АН СССР, 1950. — 347 с.

22. *Шестаченко Г.Н., Фалькова Т.В.* Методические рекомендации по оценке засухоустойчивости растений, применяемых для скальных садов в субаридных условиях. — Ялта: Би., 1974. — 20 с.

23. *Яценко-Хмельевский А.А.* Основы и методы анатомического исследования древесины. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. — 337 с.

Рекомендувала до друку Л.І. Буюн

И.И. Крохмаль, А.Ю. Пугачова

Донецкий ботанический сад НАН Украины, Украина, г. Донецк

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ И СТРУКТУРА ЭПИДЕРМИСА ВИДОВ РОДА HEMEROCALLIS L. В УСЛОВИЯХ ЗАСУШЛИВОЙ СТЕПИ

Определены особенности анатомического строения листа и анатомо-морфологические признаки эпидермиса видов рода *Hemerocallis* L., их приспособительные изменения и экологические особенности в условиях засушливой степи. Выделены наиболее стойкие виды — *Hemerocallis minor* и *H. citrina*. Установлено, что виды рода *Hemerocallis* характеризуются появлением разнообразных анатомических приспособлений к жестким природно-климатическим условиям региона интродукции (появление устьиц на верхнем эпидермисе, утолщение верхнего и нижнего эпидермиса, увеличение площади вентиляционной ткани, количества устьиц на абаксиальном и адаксиальном эпидермисе, уменьшение размеров устьиц и эпидермальных клеток, появление столбчатого мезофилла).

I.I. Krokhmal, A.Yu. Puhachova

Donetsk Botanical Gardens, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Donetsk

ANATOMICAL STRUCTURE AND STRUCTURE OF EPIDERMIS IN SPECIES OF HEMEROCALLIS L. GENUS UNDER DRY STEPPE CONDITIONS

Peculiarities of the leaf anatomical structure and the anatomical and morphological features of epidermis were studied of *Hemerocallis* L. species are detected. Their adaptive changes and ecological peculiarities under the dry steppe conditions were revealed. The most tolerant species — *Hemerocallis minor* and *H. citrina* — were determined. It was found out that species of the genus *Hemerocallis* are characterized by appearance of the various anatomical adaptaton features to the rigid natural and climatic conditions of the region of introduction: apperance of stomas on the abaxial epidermis, thickening of the abaxial and adaxial epidermis, larger area of the ventilating tissue, greater stomatal density on the abaxial and adaxial epidermis, decrease of dimensions of stomatal and epidermal cells, appearance of the the palisade mesophyll.