

ФІЗІОЛОГІЯ І БІОХІМІЯ РОСЛИН

УДК 58.035:581.4:582.746.51

МІКРОСТРУКТУРА ПОВЕРХНІ ЛИСТКІВ ДВОХ ЛІСОВИХ ВИДІВ КЛЕНА В ЗАЛЕЖНОСТІ ВІД ОСВІТЛЕННЯ В КРОНІ

© 2013 р. Н. Ю. Волошина, Н. О. Білявська

*Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного
Національної академії наук України
(Київ, Україна)*

Вивчали вплив градієнта освітленості на мікроструктуру листків в кроні дерев двох видів клена (*Acer platanoides*, *A. tataricum*), що росли в заказнику «Лісники» Київської обл. Використовували методи сканувальної електронної мікроскопії та морфометричного аналізу. Підвищена освітленість призводила до зниження площі продохів у верхніх листках *A. platanoides* і її зростання у *A. tataricum* порівняно до нижніх листків, тоді як площа щілини продохів та частка площ продохів від загальної площі листка підвищувались у *A. platanoides* і не змінювались у *A. tataricum*. Підвищений доступ світла також призводив до збільшення щільності розподілу продохів у *A. platanoides* на 58 % та у *A. tataricum* на 11 %. Щільність жилкування при більшому рівні освітленості зростала у *A. platanoides* на 21 % та залишалась незмінною у *A. tataricum*. Показано, що різні види клена, які відрізняються за чутливістю до світла та градієнтом освітлення в кроні, мають відмінності характеристик мікроструктури листків за природних умов зростання в лісі, що може вказувати на різні стратегії адаптації цих двох видів.

Ключові слова: *Acer platanoides*, *Acer tataricum*, продохи, жилки, листок, внутрішньокроновий градієнт освітленості

Визначення ролі фізіологічних процесів у формуванні конкурентної здатності рослин є провідним напрямом сучасних наукових досліджень, однак функціональні характеристики також залежать від структурних показників. Еволюція рослинного світу призводить до існування величезної різноманітності морфологічних характеристик, що дозволяє рослинам ефективно змінювати поглинання світла листками (Smith et al., 2004). Зміни, що відбуваються в рослинах протягом еволюції, онтогенетичного розвитку та під дією навколишнього середовища, а також численність важливих показників і їхніх комбінацій ускладнюють прогнозування функціонування рослин за такими параметрами. Слід зазначити, що більшість показників, які впливають на одну й ту ж функ-

цію рослини, паралельно змінюються під впливом факторів навколишнього середовища та у залежності від виду (Niinemets, Sack, 2006). Розкриття такої скоординованої мінливості основних структурних параметрів може істотно спростити прогнозування розвитку рослин в умовах майбутніх змін клімату.

Глобальні зміни клімату, що включають підвищення концентрацій CO₂ та тропосферного озону, температури, а також масштабне розширення зон з посушливим кліматом, значною мірою впливають на стан і функціонування рослинних екосистем, в першу чергу, лісових угруповань, основою яких є багаторічні деревні рослини (Wright et al., 2005; Ainsworth et al., 2008). Основна невизначеність у прогнозуванні майбутніх змін рослинності під впливом комбінації цих факторів залежить від того, наскільки рослини зможуть адаптуватися до таких змін, насамперед, пристосувати фотосинтез, дихання та водний баланс.

Адреса для кореспонденції: Білявська Нінель Олександрівна, Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ, 01601, Україна;
e-mail: nabel2@yandex.ru

МІКРОСТРУКТУРА ПОВЕРХНІ ЛИСТКІВ

Серед факторів, що контролюють еволюцію будови листка, визначальне місце посідає положення листків відносно світлового потоку (Горышина, 1979). Через існування генетичної гетерогенності екотипів рослин, які ростуть за різних умов освітлення (Clair, Sniezko, 1999; Rubio de Casas et al., 2009), вважається доцільним проводити дослідження адаптаційної здатності рослин до світла, порівнюючи листки з різних частин крони одного й того ж дерева, тобто в градієнті освітленості вздовж крони. Завдяки притаманній рослинам здатності змінювати структуру листка, відбувається пристосування рослин до різних умов освітленості (Dickison, 2000). Незважаючи на наявність публікацій, присвячених вивченню змін у листках всередині крони, уявлення про цей феномен залишаються фрагментарним.

Для вивчення реакції рослин на глобальні зміни клімату потрібно використовувати конкретні маркерні показники, які реагують на дію різних факторів. Такими маркерами можуть слугувати різні показники морфології листків, зокрема їх жилок та продихів. Кількість, розподіл та структура продихів на поверхні листкових пластинок може бути важливим показником адаптації рослин до підвищення CO_2 , оскільки продихи контролюють його поглинання та транспірацію. Продихи є воротами для газообміну між клітинами мезофілу та навколишнім середовищем і їх структура та функції значною мірою визначають життєдіяльність рослини (Driscoll et al., 2006). Зміни в щільності розташування продихів та в їх розмірах можуть суттєво впливати на ефективність використання води, швидкість фотосинтезу та накопичення біомаси. Тому показники структури продихів можуть бути важливими характеристиками адаптації рослин до несприятливих умов.

Модельною системою для вивчення адаптації рослин до впливу кліматичних факторів ми обрали листки з різних рівнів крони дерев, на які діють неоднакові рівні інсоляції, температури, вологості і концентрації CO_2 (Koike et al., 2001; Bauerle et al., 2009). Ступінь варіабельності показників листків між різними за висотою частинами крони дерева може бути індикатором їх здатності до адаптації. Листки різноманітних видів деревних порід, що належать до однієї родини, але мають різну чутливість до умов освітлення, є зручним об'єктом при вивченні структурних аспектів адаптації до даного фактора. У наших попередніх дослідженнях характеристик листка двох видів клена, які відрізняються за тінюстійкістю, були

показані відмінності як між верхніми та нижніми листками одного виду, так і між видами за багатьма морфологічними, анатомічними та ультраструктурними показниками, що свідчить про існування у цих видів різних стратегій пристосування до протилежних умов освітлення в кроні дерев (Волошина та інш., 2008; Волошина, Білявська, 2009; Волошина, Білявська, 2012). З метою поглиблення уявлень про структурні аспекти адаптації до світла ми вивчали елементи мікроструктури верхніх та нижніх листків двох видів роду *Acer* – тінювитривалого *A. platanoides* та напівтінювитривалого *A. tataricum*, а саме, продиховий апарат та провідну систему (жилки).

МЕТОДИКА

Матеріалом для дослідження були листки дорослих дерев двох видів клена, які збиралися в ботанічному заказнику загальнодержавного значення “Лісники” (30°32' східної довготи та 50°17' північної широти) в межах кленово-ясенево-вільхового лісу (Дідух та інш., 2000). У дослідженнях використовували листки з п'яти дерев тінювитривалого виду *A. platanoides* або напівтінювитривалого виду *A. tataricum*. Верхні листки бралися з гілок на верхівках молодих дерев на висоті більше ніж 4 м, тоді як нижні листки – близько 1 м. Щільність потоку фотонів над поверхнею відібраних листків, яка визначалася в природних умовах (прилад LI-250 light meter фірми «LI-COR», США), становила у дерев *A. tataricum* $314,52 \pm 28,00$ мкмоль/($\text{m}^2 \cdot \text{c}^{-1}$) на верхівці крони та $21,25 \pm 1,68$ мкмоль/($\text{m}^2 \cdot \text{c}^{-1}$) в її нижній частині і у *A. platanoides* відповідно $133,25 \pm 12,34$ та $17,75 \pm 1,58$ мкмоль/($\text{m}^2 \cdot \text{c}^{-1}$), тоді як при повному освітленні цей показник досягав $1133,55 \pm 52,53$ мкмоль/($\text{m}^2 \cdot \text{c}^{-1}$). Градієнт освітленості, що визначається як співвідношення щільностей потоку фотонів між верхніми і нижніми листками, у *A. platanoides* досягав 7,45, тоді як у *A. tataricum* він був майже вдвічі більший, а саме 14,85 (Волошина, Білявська, 2012).

Для скануючої електронної мікроскопії висічки довжиною 3-4 мм, які робили між великими жилками з середньої зони лівої частини висушених листків, приклеювали на поверхню алюмінієвих столиків, напилювали тонким шаром золота (10 нм) і вивчали в сканувальному електронному мікроскопі JSM 6060 (JEOL, Японія). Лінійні розміри та площі продихів, а також довжину та щільність жилок визначали на відсканованих зображеннях мікрофотографій, використовуючи програму ImageTool 3.0

(UTHSCSA, США). Наведені середні та їх стандартні похибки. Середні значення порівнювали за допомогою *t*-критерію Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Адаксіальна поверхня листків різних видів клена має видоспецифічні ознаки (рис. 1). У клена гостролистого зовнішня кутикулярна поверхня клітин епідерми сформована чітко окресленими довгими (до 20 мкм) пасмами борозенок і ринв, які мають хвилясту форму і переплетені між собою (рис. 1 а-г); ширина окремих борозенок становить 0,8-1,0 мкм на верхніх листках і 0,6-0,9 мкм на нижніх листках. У татарського клена в порівнянні з кленом гостролистим по усій кроні розрізняються більш тісно упаковані довгі паралельні пасма борозенок (довжиною до 15 мкм та шириною до 1 мкм) та коротші поперечні (відповідно, до 5 мкм та до 1,5 мкм), які у нижніх листках чергуються з плоскими ділянками; також спостерігаються численні округлі або овальні структури, які досягають кількох мікрон (рис. 1 д-ж).

Встановлено ряд подібних та відмінних ознак мікроструктури між листками верхньої і нижньої частин крони одного і того ж виду, а також між різними видами клена. Спільною рисою вивчених нами видів клена є те, що всі вони мають листки гіперстоматозного типу з аномоцистними продихами, розташованими тільки на нижній стороні листка (рис. 2, 3). Для обох видів характерними ознаками є хаотичність розподілу продихів на поверхні листка та орієнтації розташування продихових щілин. На полюсах продихів видно Т-подібні потовщення, аналогічні тим, які були описані для епідермісу листків *Austrobailey scandens* Барановою (1992). Квасолеподібна форма замикаючих клітин продихів властива гостролистому клену (рис. 2 б, г), тоді як у татарського продихи мають більш правильну прямокутну форму (рис. 3 г).

Показано, що у *A. platanoides* замикаючі клітини трохи занурені в епідерму, тоді як їх центральна частина з щілиною продихів злегка виступає над ними (рис. 2), у *A. tataricum* продихи знаходяться на одному рівні з клітинами

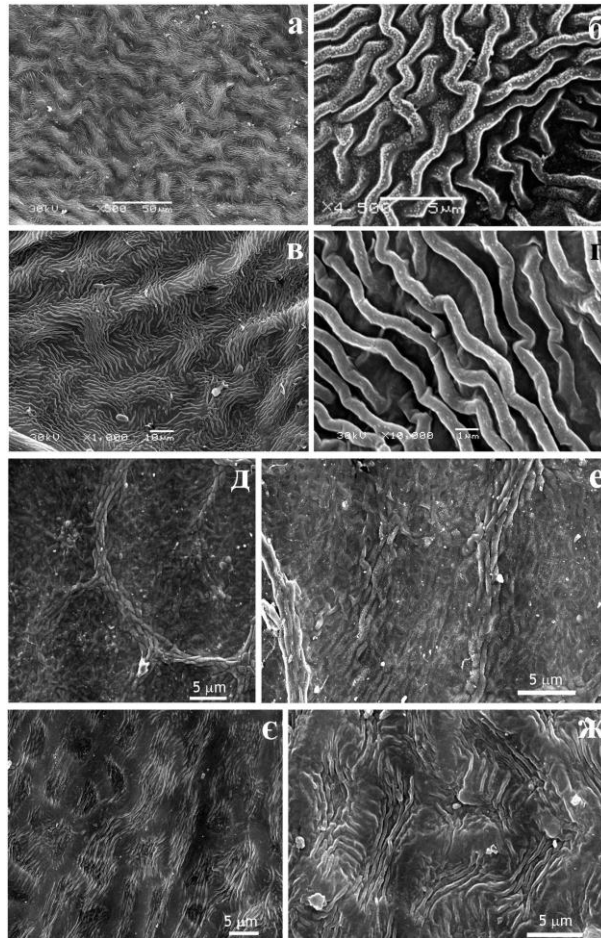


Рис. 1. Адаксіальна поверхня листків *A. platanoides* (а-г) та *A. tataricum* (д-ж) з верхньої (а, б, д, е) і нижньої (в, г, е, ж) частини крони.

МІКРОСТРУКТУРА ПОВЕРХНІ ЛИСТКІВ

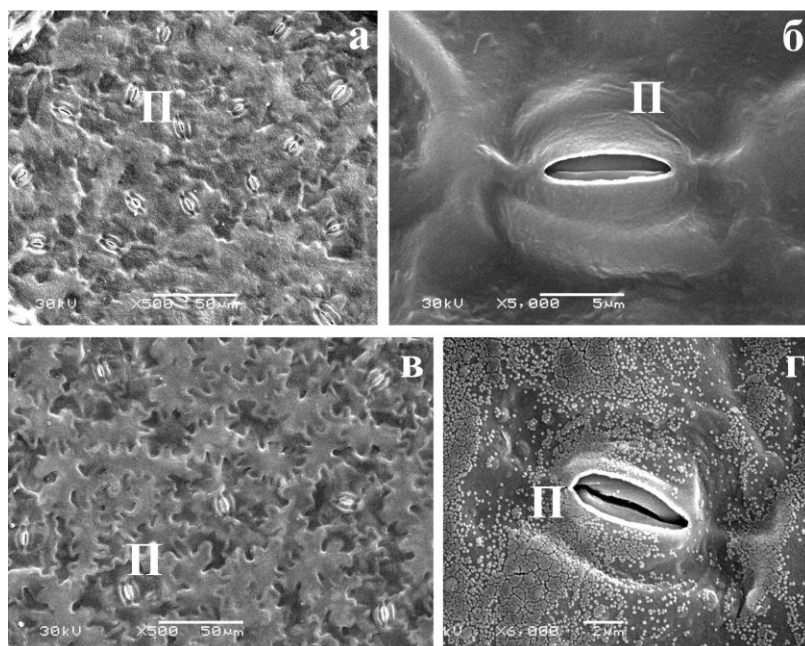


Рис. 2. Абаксіальна поверхня листків *A. platanoides* верхньої (а, б) і нижньої (в, г) частини крони.

Тут і на рис. 3: П – продих.

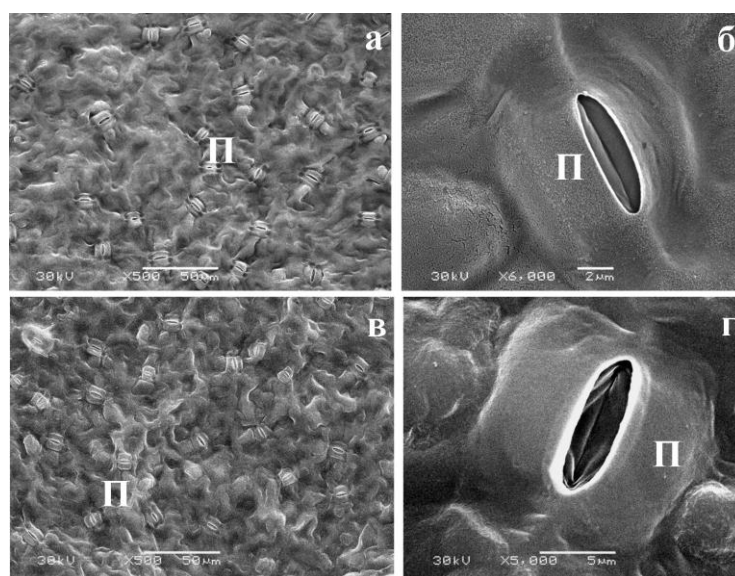


Рис. 3. Абаксіальна поверхня листків *A. tataricum* верхньої (а, б) і нижньої (в, г) частини крони.

епідерми (рис. 3). За великих збільшень на поверхні листків добре розрізняються окремі воскові мікрокульки діаметром 0,13 мкм (рис. 2 г).

Розміри продихів істотно варіюють як між видами, так і між листками верхньої і нижньої частин крони дерев клена (таблиця). Так, коротшими виявилися продихи у клена татарського, ніж у клена гостролистого. Слід зазначити, що у татарського клена довжина продихів на нижніх листках була меншою на 4,3 %, ніж на верхніх, тоді як у клена гостролистого цей показник статистично не відрізнявся; для ширини продихів виявлена загальна закономір-

ність – цей показник у верхніх листків був нижчим, ніж у нижніх на 5,3 % (таблиця). Площа продихів у клена гостролистого була більшою у нижніх листках порівняно з верхніми листками на 4,4 %, тоді як у клена татарського вона була більшою у верхніх листках (на 10,7 %) (таблиця). Вплив градієнта освітленості в кроні на величину площі щілини продихів істотно відрізнявся у різних видів клена: у *A. platanoides* ця величина у верхніх листках перевищувала таку у нижніх на 21 %, тоді як у *A. tataricum* вона статистично не відрізнялася (таблиця). Очевидно, розміри продихів у дослі-

Мікроструктурні показники листків з верхньої (ВЛ) та нижньої (НЛ)
частин крони дерев клена

Показник	<i>A. platanoides</i>		<i>A. tataricum</i>	
	ВЛ	НЛ	ВЛ	НЛ
Щільність продохів на м ² , $n \times 10^{-6}$	426,35 ± 10,43 ^б	268,94 ± 7,67 ^а	683,47 ± 18,40 ^г	610,84 ± 13,71 ^б
Довжина продоху, м, $n \times 10^{-6}$	15,32 ± 0,18 ^б	15,57 ± 0,26 ^б	12,37 ± 0,15 ^б	11,85 ± 0,12 ^а
Ширина продоху, м, $n \times 10^{-6}$	10,28 ± 0,09 ^а	10,85 ± 0,18 ^б	10,15 ± 0,07 ^а	10,72 ± 0,06 ^б
Площа продоху, м ² , $n \times 10^{-12}$	155,19 ± 3,31 ^б	162,35 ± 3,30 ^г	122,98 ± 1,67 ^б	111,09 ± 1,78 ^а
Площа щілини продоху, м ² , $n \times 10^{-12}$	6,47 ± 0,36 ^б	5,34 ± 0,30 ^а	7,74 ± 0,28 ^б	7,57 ± 0,38 ^б
Відношення суми площ продохів до площі листка	0,064 ± 0,003 ^б	0,045 ± 0,002 ^а	0,085 ± 0,004 ^а	0,081 ± 0,002 ^а
Щільність жилкування, мм/м ² , $n \times 10^{-6}$	5,03 ± 0,12 ^б	3,96 ± 0,14 ^б	3,55 ± 0,13 ^а	3,42 ± 0,06 ^а

Примітка. Різними літерами в межах одного рядка позначено різницю значень з рівнем імовірності $p \leq 0,05$.

джених нами видів клена генетично детерміновані, але можуть варіювати залежно від здатності виду адаптуватися до умов освітленості.

Щільності розташування продохів на листках значно відрізнялися між видами клена з суттєвою перевагою *A. tataricum* над *A. platanoides* для верхніх листків в 1,6 раза та для нижніх – у 2,3 раза. Що стосується внутрішньовидових відмінностей, то за цим параметром у обох видів клена виявлена загальна закономірність – перевищення цього показника у верхніх листків у порівнянні з нижніми листками крони (таблиця). Проте слід зазначити, що у *A. platanoides* щільність продохів у листках верхівок була на 58% вищою ніж у нижніх листків, тоді як у *A. tataricum* – лише на 11%.

Підвищення щільності продохів у верхніх листках може відбуватися за рахунок збільшення частки епідермальних клітин, які диференціюються в продохи, а також меншими розмірами клітин епідерми у порівнянні з нижніми листками (James, Bell, 2000). Так, у берези повислої у верхній частині крони листки були дрібніші, але була відсутня відмінність у щільності епідермальних клітин між верхніми і нижніми листками, що навело авторів роботи на думку про відповідальність саме диференціації продохів за відмінності в щільності продохів, а не ступеня розтягування клітин (Eensalu et al., 2008). Раніше такий же висновок був зроблений у дослідженні характеристик продохів світлових і тінєвих листків *Alnus glutinosa* (Poole et al., 1996).

Провідність продохів листків є дуже мінливим показником, який в умовах достатньої освітленості, перш за все, визначається водним статусом рослини. У природних умовах для повного використання структурних і біохімічних особливостей листків у формуванні фотосинтетичних потенціалів максимальна швидкість фотосинтезу на одиницю площі листка (A_{area}) повинна координуватися з максимальною провідністю продохів для водної пари (g_{max}). Показано, що g_{max} прямо залежить від довжини пор продохів та їх щільності і зворотним чином корелює з шириною та довжиною замикаючої клітини продоху (Sack et al., 2003). Таким чином, усі фактори, які змінюють ці анатомічні параметри будуть впливати на максимальну провідність продохів.

Для листків, які функціонують у вузькому діапазоні водного потенціалу, водна провідність на одиницю площі листка (K_{leaf}) повинна відповідати швидкості транспірації ($E = \Delta\psi K_{leaf}$, де $\Delta\psi$ – градієнт водного потенціалу між центрами випаровування листка і точкою прикріплення листка до стебла). Дійсно, порівняно недавно виявлена пряма кореляція між K_{leaf} і максимальною площею пори продоху, а також g_{max} та A_{area} (Aasamaa et al., 2001; Sack et al., 2003; Brodribb, Holbrook, 2004).

Відомо, що дрібніші продохи закриваються швидше, ніж більшого розміру, і тому вони виявляються більш чутливими до водного дефіциту (Nejad, van Meeteren, 2005; Tanaka et al., 2005). Висока чутливість світлових листків верхівок крони до концентрації пари в атмо-

МІКРОСТРУКТУРА ПОВЕРХНІ ЛИСТКІВ

сфері була виявлена у *B. pendula* (Sellin, Kupper, 2005 a, b). Це можна пояснити зменшенням площі комплексів продохів в умовах більш високої освітленості і водного стресу на верхівках крони (James, Bell, 2000; Aasamaa et al., 2001; Bosabalidis, Kofidis, 2002), що спостерігалось і нами у *A. platanoides*. Існує думка, що відмінності в провідності продохів у молодих листків широколистяних дерев більшою мірою зумовлені різницею в розмірі щілини продохів, а не їх щільності (Aasamaa et al., 2001). Однак відсутність відмінностей в площах пори продоху листків, що займають різне положення в кроні у *A. tataricum*, як і у *B. pendula* (Eensalu et al., 2008), може свідчити про те, що варіабельність провідності продохів вздовж градієнту світла в кроні у цих видів, у першу чергу, визначається щільністю продохів.

Ву з співавторами (Wu et al., 1985) дійшли висновку, що механічна взаємодія між замикаючими клітинами і сусідніми епідермальними клітинами під час руху продохів визначається їх геометричним зв'язком. Велика площа контакту між епідермальними і замикаючими клітинами призводить до кращого гідравлічного контакту епідермальних і замикаючих клітин, викликаючи більше відкриття продохів і підвищуючи їх провідність. Навпаки, менша площа контакту спричиняє посилення закриття продохів внаслідок протилежно спрямованого тиску епідермальних клітин за більшої довжини замикаючих клітин (DeMichele and Sharpe 1974; Spence et al., 1986). Згідно із запропонованою моделлю, провідність продохів обернено корелює з довжиною і шириною замикаючих клітин (Aasamaa et al., 2001). Ширші замикаючі клітини створюють велику інерцію руху, яка важлива для запобігання дуже високій провідності продохів (Sharpe et al., 1987; Aasamaa et al., 2001), як це спостерігалось на нижніх листках досліджених нами видів клена. Хоча довжина продохів у кленів була дещо більшою у верхніх листків, а ширина – у нижніх, такі слабкі відмінності в розмірах продохів скоріше повинні знижувати, ніж підвищувати різницю в провідності продохів між верхніми і нижніми листками.

Вважається, що умови освітленості впливають на провідність продохів протягом їх розвитку, а не під час швидкої фізіологічної реакції (Aasamaa et al., 2001). Середньодобова провідність листка не була чутлива до змін водного потенціалу листка всередині і між різними ярусами крони *B. pendula* (Eensalu et al., 2008). Найбільш ймовірно, що зміни водного потен-

ціалу листків були настільки малими, що суттєво не впливали на провідність продохів (Niinemets et al., 1999; Flexas et al., 2006).

Селін і Купер (Sellin, Kupper, 2005b) показали, що листки нижньої частини крони *B. pendula* були гідравлічно більш обмеженими у функціонуванні, і при знятті водних обмежень їх продохи ширше відкривалися при достатньому доступі світла. Більше водне обмеження листків нижньої частини крони може бути пов'язане з розподілом фотосинтетичного апарату в кроні. Достатній доступ світла до верхівкових листків викликає формування потужного фотосинтетичного апарату і системи провідності води. Навпаки, некомфортні умови для фотосинтезу у затінених нижніх листках можуть призводити до зниження обсягу продуктів фотосинтезу, створюючи системи провідності води в період розвитку гілок, які не обмежують водну підтримку листка. Дані про те, що специфічна для листка водна провідність тісно пов'язана з провідністю продохів, були опубліковані в кількох роботах (Meinzer, Grantz, 1990; Rust, Roloff, 2002; Aasamaa et al., 2004).

Не виключено, що неоднаковий ступінь відкриття продохів уздовж градієнту світла в кроні різних видів клена може зумовлюватися тимчасовими відмінностями в пристосуванні морфологічних і фізіологічних параметрів. Відомо, що продохи підтримують співвідношення концентрації CO₂ між клітиною і довкіллям (Mott, 1988; Tricker et al., 2005). У дослідженнях на березі повислій показано, що провідність продохів визначається швидкою регуляцією, яка здійснюється факторами середовища та завдяки особливостям анатомічної будови, що призводить до часткового відкриття продохів і явної невідповідності між фотосинтезом і провідністю продохів (Eensalu et al., 2008). Jones (1998) дійшов висновку, що обмеження провідності продохів швидкістю фотосинтезу не має суттєвого значення в нестресових умовах. Зазвичай фотосинтез зростає зі збільшенням інтенсивності світла вздовж градієнта крони (Kull, Niinemets, 1998; Niinemets et al., 2004a; Oguchi et al., 2005). Швидкість насичення світлом фотосинтезу листка тісно корелює з такими анатомічними показниками, як товщина листка, його маса на одиницю площі і площа поверхні мезофілу листка (Oguchi et al., 2003; Terashima et al., 2006). Очевидно, збільшення маси листка і кількості азоту на площу при зростанні інтенсивності світла, в першу чергу, відповідають за відмінності в швидкості фотосинтезу уздовж градієнту крони (Kull, Niinemets,

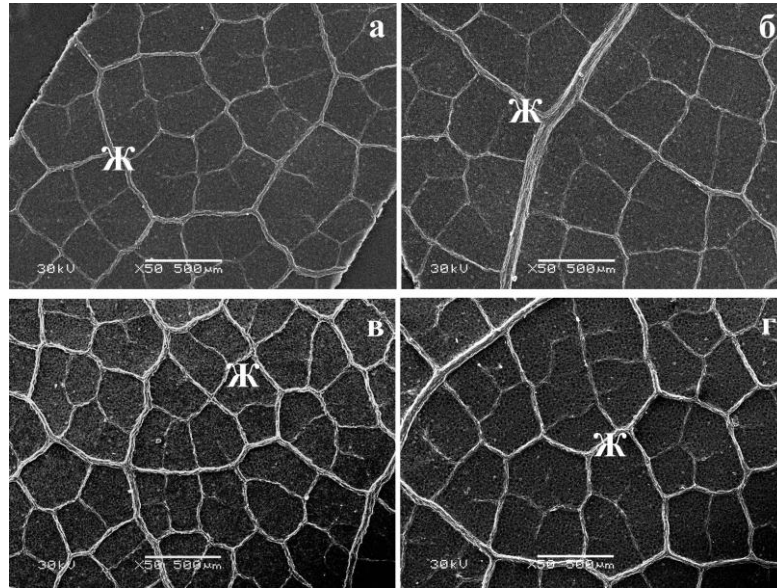


Рис. 4. Жилкування у листках *A. tataricum* (а, б) та *A. platanoides* (в, г) з верхніх (а, в) і нижніх (б, г) частин крон.

Ж – жилка.

1993; 1998). Крім того, знижена щільність про-
дихів, як показано на листках мутантів
Arabidopsis thaliana, чітко обмежує фотосинтез
(Beussis et al., 2006). Наші дані, отримані на *A.*
platanoides, показали, що продихи листків на
більш освітленій верхівці крони дещо ближче
(на 20 %) до їх відкритого стану, ніж продихи в
нижньому затіненому ярусі крони. Це відповідає
припущенню, що для нижніх листків клена
гостролистого є характерним більш консерва-
тивний тип використання води у зв'язку з регу-
ляцією продихів (Sellin, Kopper, 2005a). Це оз-
начає, що анатомічні ознаки обмежень для про-
відності продихів більш ймовірні при контролі
фотосинтезу на верхівках цих дерев, ніж біля
основи крони. Такий висновок підтверджується
й іншими дослідниками, які показали, що спів-
відношення концентрації CO_2 в повітрі до такої
в міжклітинному просторі листка (C_i/C_a) як по-
казник обмеження продихів (Sage, 1994) часто
має менше значення для верхніх, ніж нижніх
листків (Garten, Taylor, 1992; Kull, Niinemets,
1998; Niinemets et al., 2004b). Однак у сонячні
сухі дні світлові листки опівдні закривають свої
продихи та знижують фотохімічну ефектив-
ність, щоб уникнути надлишкових втрат води
та руйнування фотосинтетичного апарата
(González-Rodríguez et al., 2002).

Крім впливу на поглинання світла, енер-
гобаланс та водну провідність листка, відмін-
ності в розмірах і формі листків також суттєво
змінюють співвідношення біомас між опорни-
ми і фотосинтезуючими тканинами. Листки
більшого розміру, на відміну від дрібних лист-

ків, можуть мати судинні тканини і склеренхі-
му з непропорційно більшою біомасою, яка
здатна підтримувати плоску структуру листка і
необхідні кути його нахилу, а також сприяти
ефективному транспорту води в клітини мезо-
філу (Givnish, 1984). Підвищений внесок біома-
си в судинні тканини узгоджується не тільки з
ефективним переносом води (Enquist et al.,
1999; West et al., 1999), а й зі зниженими швид-
костями фотосинтезу (Poorter, Evans, 1998;
Gamier et al., 1999) і росту (Van Arendonk,
Poorter, 1994). Дотепер розподіл біомаси між
головними жилками і іншою частиною листко-
вої пластинки вивчався лише на кількох широ-
колистяних видах. Результати показують, що
частина біомаси листка, яка належить до го-
ловних жилок, підвищується зі збільшенням
розміру листка (Niinemets et al., 2004a), що є
оптимальною стратегією, спрямованою на по-
силення поглинання світла та водопостачання
мезофілу при певній біомасі механічних опор-
них тканин (Niinemets, Fleck, 2002). Однак оче-
видно, що існують також важливі міжвидові
відмінності між біомасою головних жилок. Ви-
ходячи з того, що головні жилки листка можуть
містити більше 20% біомаси листкової пла-
стинки, відповідність біомаси опорної тканини
розмірам листка, ймовірно, виступає важливим
аргументом варіабельності фотосинтетичних
показників листків у існуючих в природі видів,
які мають близькі величини маси листка на
одиницю площі (M_A) і тривалості його життя.

У *A. tataricum* тип жилкування – пери-
стий, такий, що характеризується розвитком

МІКРОСТРУКТУРА ПОВЕРХНІ ЛИСТКІВ

серединної жилки, від якої відходять майже паралельно розташовані жилки другого порядку. Курс первинної жилки у *A. tataricum* зазвичай прямий. Виявлено, що у цього виду кути відхилення вторинних жилок завжди гострі. Відносна товщина вторинних жилок помірна, а їх курс завжди звивистий. Тип жилок третього порядку – хаотично ретикулярний. Вищий порядок жилкування – четвертинний, і у листків цього виду спостерігається петлеподібне кільцеве жилкування. Ареоли повні, тетра- або пентагональні і хаотично розташовані (рис. 4 а, б). У верхівкових листках щільність ареол дещо вища (4 ареоли мм^{-2}), ніж у нижніх (3 ареоли мм^{-2}). Жилочки головним чином розгалужені. Одна або дві жилочки зазвичай входять в кожну ареолу, але також зустрічаються ареоли, що втратили термінальні жилочки (рис. 4 а, б).

Для пальчастого типу жилкування, що притаманний листкам клена гостролистого, характерна присутність п'яти жилок першого порядку, від яких відходять жилки другого порядку, окреслені ними ділянки мають неправильну форму. У клена гостролистого кути нахилу жилок другого порядку, які відходять від жилок першого порядку, завжди гострі ближче до кінчиків лопатей, тоді як вони досягають майже прямого кута в ближній до основи частині листка. Майже завжди жилки другого порядку мають дугоподібну форму. Тип жилок третього порядку – хаотично ретикулярний. Ареоли повні, тетра- або пентагональні до полігональних і розташовані хаотично (рис. 4 в, г). У листків освітлених верхівок рослин клена гостролистого щільність ареол вища, ніж в тих, що були у затіненні (відповідно, 5 та 3 ареоли на мм^{-2}).

Нижні листки клена татарського і особливо гостролистого мали менші значення щільності жилкування (довжина жилок на 1 см^2 площі листка) порівняно з верхніми листками, які отримували достатню кількість світла (таблиця). Підвищена щільність жилкування і щільність ареол у достатньо освітлених листків верхівок, очевидно, вказує на більш посушливий габітус, в якому вони перебувають порівняно з нижніми листками, як це спостерігалось і у верхніх листків *E. angustifolia* (Klich, 2000).

Відомо, що загальна водна провідність листка залежить як від провідності його жилок, так і від провідності апопластного і симпластного шляхів руху води з ксилеми в місця випаровування в мезофілі. Для визначення загальної водної провідності важливі обидва компоненти

водних шляхів (Cochard et al., 2004; Sack et al., 2004; Sack, Tyree, 2005). Загальна водна провідність жилок листка, в свою чергу, значною мірою визначається провідністю головних жилок вищого порядку і мінорних жилок (Sack, Tyree, 2005). Ймовірно, це відображає той факт, що середня жилка і жилки нижчих порядків також виступають як елементи структурної опори. Стратегія рослини спрямована на забезпечення жилки більшою біомасою, ніж необхідно для власної підтримки, щоб витримати динамічні навантаження на листок, які виникають під дією вітру. Таким чином, найбільш вузьким місцем у системі жилкування залишається перехід між жилками різних порядків або на рівні найдрібніших жилок (Sack et al., 2004). Виходячи з уявлення про важливість мінорних жилок, а також апопластного і симпластного шляхів, можна припустити, що загальна водна провідність листка корелює з щільністю жилкування і з загальною кількістю несудинних шляхів, тобто, з площею зовнішньої поверхні клітин мезофілу. Нині існує лише обмежений набір даних про водну провідність при різних типах жилкування, втрати провідності ксилемних судин, мембранної проникності і провідності апопластних шляхів. Тим не менш, комп'ютерне моделювання (Roth et al., 1994; 1995) і дослідження, проведені на видах світової флори з різною щільністю жилкування листків (Uhl, Mosbrugger, 1999), підтверджують наявність контролю K_{leaf} за щільністю жилкування. Крім того, передбачена моделями відповідність K_{leaf} кількості несудинних шляхів підтверджується значною прямою кореляцією K_{leaf} з товщиною листка (Niinemets, Sack, 2006).

Вважається, що щільність жилкування є показником, який обернено пропорційно відображає ріст листкової пластинки. Така залежність між розмірами листка і щільністю жилкування знайдена у багатьох видів рослин (Niinemets et al., 2007), що свідчить про перерозподіл маси листка між фотосинтетичними і структуроутворюючими тканинами. Висока щільність жилкування призводить до збільшення частки нефотосинтезуючих (провідних, механічних) тканин у листках, що відіграє важливу роль при адаптації до стресу. Відносна сталість цього показника в градієнті освітленості у *A. tataricum* (таблиця), очевидно, свідчить про те, що даний вид займає переважно ареали зі сприятливими умовами.

У нашому дослідженні виявилася характерною наявність великої кількості дрібних продихів у листках напівтіньовитривалого виду

A. tataricum, порівняно з тіньовитривалим видом *A. platanoides*, що є ознакою ксероморфності листків (Shields, 1950). Вищий коефіцієнт відношення суми площі продохів до площі листка та більша щільність продохів як у верхніх, так у нижніх листках *A. tataricum* порівняно з *A. platanoides* можуть свідчити про більш ефективну утилізацію CO₂ першим видом.

Отримані нами дані свідчать, що листки тіньовитривалого виду *A. platanoides* в цілому характеризуються більшою варіабельністю морфологічних ознак мікроструктури в межах крони, що можна розглядати як адаптивну стратегію, спрямовану на збереження листків в літній період за високих рівнів сонячної радіації, високої температури та низької вологості, і може свідчити про його вищі адаптаційні можливості, ніж у напівтіньовитривалого виду *A. tataricum*, в той час, як останній, очевидно, характеризується вищою здатністю засвоєння вуглекислого газу. Це може вказувати на різні стратегії адаптації цих двох видів і до майбутніх змін клімату.

Таким чином, досліджені нами види кленів мають певні відмінності у пристосуванні до різних умов освітлення в кроні дерев: *A. platanoides* виявляє вищу мінливість більшості ознак мікроструктури листків, ніж *A. tataricum*, що може пояснювати високий ступінь адаптації будови тіньовитривалого виду та його ширше екологічне розповсюдження в лісах зони помірного клімату.

Оскільки алометричні показники будови листків є індикаторами впливу не тільки освітлення, але і наступних змін клімату (Pritchard et al., 1999), то прогнозування майбутніх перебудов у рослинах може базуватися також на чіткому уявленні про вплив кліматичних умов на мікроструктуру листків.

ЛІТЕРАТУРА

Баранова М.А. Принципы сравнительно-стоматографического изучения цветковых растений. – Л.: Ботан. ин-т им. В.Л. Комарова, 1990. – 67 с.

Волошина Н.Ю., Білявська Н.О. Ультраструктурні характеристики хлоропластів мезофілу листків з різних рівнів крони та їх пластичність у *Acer platanoides* і *A. tataricum* // Вісн. Харків. націон. аграрн. ун-ту. Сер. Біологія. – 2012. – Вип. 3 (27). – С. 31-41.

Волошина Н.Ю., Топчій Н.М., Білявська Н.О., Дідух Я.П. Морфологічні ознаки та стан фотосинтетичного апарату листків *Acer platanoides* і *A.*

tataricum з різних рівнів крони // Доповіді НАН України. – 2008. – № 8. – С. 153-159.

Волошина Н.Ю., Білявська Н.О. Анатомічні ознаки листків з різних рівнів крони та їх пластичність у *Acer platanoides* і *A. tataricum* // Доповіді НАН України. – 2009. – № 6. – С. 173-177.

Горышина Т.К. Экология растений. – М.: Высшая школа, 1979. – 367 с.

Дідух Я.П., Єрмоленко В.М., Крижанівська О.Т. Екологічна стежка (методика, організація, характеристика модельної стежки «Лісники»). – К.: Фітосоціоцентр, 2000. – 88 с.

Aasamaa K., Söber A., Rahi M. Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees // Aust. J. Plant Physiol. – 2001. – V. 28. – P. 765-774.

Aasamaa K., Söber A., Hartung W., Niinemets Ü. Drought acclimation of two deciduous tree species of different layers in a temperate forest canopy // Trees. – 2004. – V. 18. – P. 93-101.

Ainsworth E.A., Rogers A., Leakey A.D.B. Targets for crop biotechnology in a future high-CO₂ and high-O₃ world // Plant Physiol. – 2008. – V. 147. – P. 13-19.

Bauerle W. L., Bowden J. D., Wang G. G., Shahba M. A. Exploring the importance of within-canopy spatial temperature variation on transpiration predictions // J. Exp. Bot. – 2009. – V. 60. – P. 3665-3676.

Bosabalidis A.M., Kofidis G. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars // Plant Sci. – 2002. – V. 163. – P. 375-379.

Brodribb T.J., Holbrook N.M. Stomatal protection against hydraulic failure: a comparison of coexisting ferns and angiosperms // New Phytol. – 2004. – V. 162. – P. 663-670.

Beussis D., von Groll U., Fisahn J., Altmann T. Stomatal aperture can compensate altered stomatal density in *Arabidopsis thaliana* at growth light conditions // Funct. Plant Biol. – 2006. – V. 33. – P. 1037-1043.

Clair St. J. B., Sniezko R. A. Genetic variation in response to shade in coastal Douglas-fir // Can. J. For. Res. – 1999. – V. 29. – P. 1751-1763.

Cochard H., Nardinia A., Coll L. Hydraulic architecture of leaf blades: where is the main resistance? // Plant Cell Environ. – 2004. – V. 27. – P. 1257-1267.

DeMichele D.W., Sharpe P. J.H. A parametric analysis of the anatomy and physiology of the stomata // Agricult. Meteorol. – 1974. – V. 14. – P. 229-241.

МІКРОСТРУКТУРА ПОВЕРХНІ ЛИСТКІВ

- Dickison W.C.* Integrative Plant Anatomy. – New York: Academic Press, 2000. – 531 p.
- Driscoll S., Prins A., Olmos E., Kunert K.J., Foyer C.H.* Specification of adaxial and abaxial stomata, epidermal structure and photosynthesis to CO₂ enrichment in maize leaves // *J. Exp. Bot.* – 2006. – V. 57. – P. 381-390.
- Eensalu E., Kupper P., Sellin A. Rahi M., Söber A., Kull O.* Do stomata operate at the same relative opening range along a canopy profile of *Betula pendula*? // *Func. Plant Biol.* – 2008. – V. 35. – P. 103-110.
- Enquist B.J., West G.B., Charnov E.L., Brown J.H.* Allometric scaling of production and life-history variation in vascular plants // *Nature.* – 1999. – V. 401. – P. 907-911.
- Flexas J., Ribas-Carbro M., Bota J. Galmés J., Hénkle M., Martínez-Cañellas S., Medrano H.* Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration // *New Phytol.* – 2006. – V. 172. – P. 73-82.
- Garten C.T. Jr., Taylor G.E.Jr.* Foliar δ¹³C within a temperate deciduous forest: spatial, temporal, and species resources of variation // *Oecologia.* – 1992. – V. 90. – P. 1-7.
- Givnish T.J.* Leaf and canopy adaptations in tropical forests // *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics. Tasks for Vegetation Science.* – 1984. – V. 12. – P. 51-84.
- González-Rodríguez A. M., Morales D., Jiménez M. S.* Leaf gas exchange characteristics of a Canarian laurel forest tree species [*Persea indica* (L.) K. Spreng.] under natural conditions // *J. Plant Physiol.* – 2002. – V. 159. – P. 695-704.
- James S.A., Bell D.T.* Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* provenances // *Tree Physiol.* – 2000. – V. 20. – P. 1007-1018.
- Jones H.G.* Stomatal control of photosynthesis and transpiration // *J. Exp. Bot.* – 1998. – V. 49. – P. 387-398.
- Klich M. G.* Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity // *Env. Exp. Bot.* – 2000. – V. 44. – P. 171-183.
- Koike T., Kitao M., Maruyama Y., Mori S, Lei T.T.* Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile // *Tree Physiol.* – 2001. – V. 21. – P. 951-958.
- Kull O., Niinemets U.* Distribution of leaf photosynthetic properties in the tree canopies: comparison of species with different shade tolerance // *Funct. Ecol.* – 1998. – V. 12. – P. 472-479.
- Kull O., Niinemets U.* Variations in leaf morphometry and nitrogen concentration in *Betula pendula* Roth., *Corylus avellana* L. and *Lonicera xylosteum* L. // *Tree Physiol.* – 1993. – V. 12. – P. 311-318.
- Meinzer F.C., Grantz D.A.* Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: stomatal adjustment to water transport capacity // *Plant Cell Environ.* – 1990. – V. 13. – P. 383-388.
- Mott K.A.* Do stomata respond to CO₂ concentrations other than intercellular? // *Plant Physiol.* – 1988. – V. 86. – P. 200-203.
- Nejad A.R., van Meeteren U.* Stomatal response characteristics of *Tradescantia virginiana* grown at high relative air humidity // *Physiol. Plant.* – 2005. – V. 125. – P. 324-332.
- Niinemets U., Sober A., Kull O. Hartung W., Tenhunen J.D.* Apparent controls on leaf conductance by soil water availability and via light acclimation of foliage structural and physiological properties in a mixed deciduous, temperate forest // *Int. J. Plant Sci.* – 1999. – V. 160. – P. 707-721.
- Niinemets U., Fleck S.* Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera* // *Oecologia.* – 2002. – V. 132. – P. 21-33.
- Niinemets U., Cescatti A., Christian R.* Constraints on light interception efficiency due to shoot architecture in broadleaved *Nothofagus* species // *Tree Physiol.* – 2004a. – V. 24. – P. 617-630.
- Niinemets U., Sonninen E., Tobias M.* Canopy gradients in leaf intercellular CO₂ mole fractions revisited: interactions between leaf irradiance and water stress need consideration // *Plant Cell Environ.* – 2004b. – V. 27. – P. 569-583.
- Niinemets U., Sack L.* Structural determinants of leaf light-harvesting capacity and photosynthetic potentials // *Progress Bot.* – 2006. – V. 64. – P. 439-471.
- Niinemets U., Portsmouth A., Tobias M.* Leaf shape and venation pattern alter the support investments within leaf lamina in temperate species: A neglected source of leaf physiological differentiation // *Funct. Ecol.* – 2007. – V. 21. – P. 28-40.
- Oguchi R., Hikosaka K., Hirose T.* Does leaf photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? // *Plant Cell Environ.* – 2003. – V. 26. – P. 505-512.
- Oguchi R., Hikosaka K., Hirose T.* Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth

- irradiance among three deciduous trees // *Plant Cell Environ.* – 2005. – V. 28. – P. 916-927.
- Poole I., Weyers J.D.B., Lawson T., Raven J.A. Variations in stomatal density and index: implications for palaeoclimatic reconstructions // *Plant Cell Environ.* – 1996. – V. 19. – P. 705-712.
- Poorter H., Evans J.R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area // *Oecologia.* – 1998. – V. 116. – P. 26-37.
- Pritchard S.G., Rogers H.H., Prior S.A. Peterson C.M. Elevated CO₂ and plant structure: a review // *Global Change Biol.* – 1999. – V. 5. – P. 807-837.
- Roth A., Mosbrugger V., Belz G., Neugebauer H.J. Hydrodynamic modelling study of angiosperm leaf venation types // *Bot. Acta.* – 1995. – V. 108. – P. 121-126.
- Roth A., Mosbrugger V., Neugebauer H.J. Efficiency and evolution of water transport systems in higher plants: a modelling approach. 1. The earliest land plants // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B.* – 1994. – V. 345. – P. 137-152.
- Rubio de Casas R., Vargas P., Pérez-Corona E., Cano E., Manrique E., García-Verdugo C., Balaguer L. Variation in sclerophylly among Iberian populations of *Quercus coccifera* L. is associated with genetic differentiation across contrasting environments // *Plant Biol.* – 2009. – V. 11. – P. 464-472.
- Rust S., Roloff A. Reduced photosynthesis in old oak (*Quercus robur*): the impact of crown and hydraulic architecture // *Tree Physiol.* – 2002. – V. 22. – P. 597-601.
- Sack L., Cowan P.D., Jaikumar N., Holbrook N.M. The 'hydrology' of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species // *Plant Cell Environ.* – 2003. – V. 26. – P. 1343-1356.
- Sack L. Responses of temperate woody seedlings to shade and drought: do trade-offs limit potential niche differentiation? // *Oikos.* – 2004. – V. 107. – P. 107-127.
- Sack L., Tyree M.T. Leaf hydraulics and its implications in plant structure and function // *Vascular Transport in Plants.* – Oxford, 2005. – P. 93-114.
- Sage R.F. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: the gas exchange perspective // *Photosynth. Res.* – 1994. – V. 39. – P. 351-368.
- Sellin A., Kupper P. Variation in leaf conductance of silver birch: effects of irradiance, vapour deficit, leaf water status and position within a crown // *For. Ecol. Manag.* – 2005a. – V. 206. – P. 153-166.
- Sellin A., Kupper P. Effects of light availability versus hydraulic constraints on stomatal responses within a crown of silver birch // *Oecologia.* – 2005 b. – V. 142. – P. 388-397.
- Sharpe P.J.H., Wu H., Spence R.D. Stomatal mechanics // *Stomatal Function.* – Stanford, 1987. – P. 91-114.
- Shields L. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences // *Bot. Rev.* – 1950. – V. 16. – P. 399-447.
- Smith S.D., Naumburg E., Niinemets U., Germino M.J. Environmental constraints. Leaf to landscape // *Ecol. Studies.* – 2004. – V. 178. – P. 262-294.
- Spence R.D., Sharpe P.J.H., Clark K.G. Water stress effects on guard cell anatomy and the mechanical advantage of the epidermal cells // *Plant Cell Environ.* – 1986. – V. 9. – P. 197-202.
- Tanaka Y., Sano T., Tamaoki M., Nakajima N., Kondo N., Hasezawa S. Ethylene inhibits abscisic acid-induced stomatal closure in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* – 2005. – V. 138. – P. 2337-2343.
- Terashima I., Hanba Y.T., Tazoe Y., Vyas P., Yano S. Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion // *J. Exp. Bot.* – 2006. – V. 57. – P. 343-354.
- Tricker P.J., Trewin H., Kull O., Clarkson G.J.J., Eensalu E., Tallis M.J., Colella A., Doncaster C.P., Sabatti M., Taylor G. Stomatal conductance and not stomatal density determines the long-term reduction in leaf transpiration of poplar in elevated CO₂ // *Oecologia.* – 2005. – V. 143. – P. 652-660.
- Uhl D., Mosbrugger V. Leaf venation density as a climate and environmental proxy: a critical review and new data // *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* – 1999. – V. 149. – P. 15-26.
- Van Arendonk J.J.C.M., Poorter H. The chemical composition and anatomical structure of leaves of grass species differing in relative growth rate // *Plant Cell Environ.* – 1994. – V. 17. – P. 963-970.
- West G.B., Brown J.H., Enquist B.J. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms // *Science.* – 1999. – V. 284. – P. 1677-1679.
- Wright I., Reich P., Cornelissen J., Falster D.S., Groom P.K., Hikosaka K., Lee W., Lusk C.H., Niinemets Ü., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Warton D.I., Westoby M. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate // *Global Ecol. Biogeogr.* – 2005. – V. 14. – P. 411-419.
- Wu H., Sharpe P.J.H., Spence R.D. Stomatal mechanics. III. Geometric interpretation of the mechanical advantage // *Plant Cell Environ.* – 1985. – V. 8. – P. 269-274.

**MICROSTRUCTURE OF FOLIAR SURFACE IN TWO FOREST MAPLE SPECIES
DEPENDING ON WITHIN-CROWN LIGHT GRADIENT**

N. Yu. Voloshyna, N. O. Bilyavska

*M. G. Kholodny Institute of Botany
National Academy of Sciences of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)*

The effects of light gradient on foliar microstructure in tree crowns of two maple species (*Acer platanoides*, *A. tataricum*) grown in nature reserve "Lisnyky" at Kyivska obl. were studied. Methods of scanning electron microscopy and quantified morphometry were used. Light enhancement resulted in stomatal area decrease in the upper leaves of *A. platanoides* as compared with lower ones and increase in even of *A. tataricum*, while area of the stomatal pore and proportion of total stomatal area to leaf area increased in *A. platanoides* and were unchanged in *A. tataricum*. Higher light availability in crown tops also led to enlargement of stomatal density in *A. platanoides* by 58 % and in *A. tataricum* by 11 %. At level of tree top, vein density increased by 21 % in *A. platanoides* lower leaves and no significant variation was identified in *A. tataricum*. It was shown that two maple species studied with distinct sensitivity to light had differences in foliar microstructural characteristics of the trees in natural forest environment; it can point out diverse strategies of adaptation in these species.

Key words: *Acer platanoides*, *Acer tataricum*, stomata, veins, leaf, within-crown light gradient

**МИКРОСТРУКТУРА ПОВЕРХНОСТИ ЛИСТЬЕВ
ДВУХ ЛЕСНЫХ ВИДОВ КЛЕНА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ОСВЕЩЕННОСТИ
В КРОНЕ**

Н. Ю. Волошина, Н. А. Белявская

*Институт ботаники им. Н. Г. Холодного
Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)*

Изучали влияние градиента освещенности на микроструктуру листьев в кроне деревьев двух видов клена (*Acer platanoides*, *A. tataricum*), выросших в заказнике «Лесники» Киевской обл. Использовали методы сканирующей электронной микроскопии и морфометрического анализа. Повышенная освещенность приводила к снижению площади устьиц у верхних по сравнению с нижними листьями *A. platanoides* и ее возрастанию у *A. tataricum*, тогда как площадь щели устьиц и доля площади устьиц от общей площади листа увеличивались у *A. platanoides* и не изменялись у *A. tataricum*. Большой доступ света также приводил к возрастанию плотности распределения устьиц у *A. platanoides* на 58 % и у *A. tataricum* на 11 %. Плотность жилкования при большем уровне освещенности возрастала у *A. platanoides* на 21 % и оставалась неизменной у *A. tataricum*. Показано, что разные виды клена, отличающиеся чувствительностью к свету, имеют различия в характеристиках микроструктуры листьев в природных условиях роста в лесу, что может указывать на разные стратегии адаптации этих двух видов.

Ключевые слова: *Acer platanoides*, *Acer tataricum*, устьица, жилки, лист, внутрикрупный градиент освещенности