

УДК 581.524.12:581.143 : 581.131(581.526.52)

**ВЛИЯНИЕ ВЛАЖНОСТИ, ЗАСОЛЕННОСТИ И КОНКУРЕНТНЫХ
ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ НА АНАТОМИЧЕСКИЕ СТРУКТУРЫ
ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *SALICORNIA EUROPAEA* L. И *SUAEDA
ACUMINATA* (С.А.МЕУ) МОУ.**

Котов С.Ф., Жалдак С.Н.

Взаимоотношения между растениями – одна из центральных проблем фитоценологии, без изучения которой невозможно глубокое познание организации растительного сообщества [1, 2]. Реакция растений на воздействие конкуренции и других ценологических факторов, проявляется в виде варьирования количественных значений их анатомо-морфологических параметров. Имеется достаточное количество работ, в которых изучалось влияние конкуренции на морфологические параметры растений сообщества [3 - 10]. Однако, в этих исследованиях практически не рассматривался вопрос о влиянии конкурентных взаимодействий на степень варьирования количественных характеристик анатомических структур растений. Вместе с тем, изменение морфометрических признаков растений под влиянием условий среды является следствием развития и формирования их анатомических структур.

В естественных условиях обитания растений, конкурентные взаимодействия протекают на фоне абиотических факторов среды. В Крыму имеется ряд земель с неблагоприятным для растений режимом абиотических факторов; в первую очередь к ним относятся солончаки и солонцы. Причем вторичное засоление орошаемых угодий увеличивает их площадь. Вывод из сельскохозяйственного оборота в результате засоления наиболее продуктивных орошаемых земель относится к разряду острейших проблем общемирового значения [11]. Исследование механизмов внутривидовых взаимоотношений и особенностей анатомо-морфологического строения солеустойчивых растений, способствуют пониманию основ структурной организации растительных сообществ на засоленных территориях.

В связи с выше изложенным, целью данного исследования являлось изучение влияния основных абиотических факторов и конкуренции на анатомическое строение двух эугалофитов, произрастающих на наиболее засоленных почвах - *Salicornia europaea* L. и *Suaeda acuminata* (С.А.Меу.) Моу. Исследование структурной организации растений-галофитов, позволяет понять сущность адаптационных механизмов, лежащих в основе солеустойчивости растительного организма. Познание эколого-физиологических основ солеустойчивости, находится в тесной взаимосвязи с вопросом создания толерантных к засолению почвы сортов

культурных растений и разработок технологий хозяйственного использования галофитов, в качестве биомелиорантов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили в галофитных сообществах Крымского полуострова, на побережье соленого озера Сасык (Северо-Западный Крым) и залива Сиваш (Северо-Восточный Крым) в сообществах ассоциаций: *Salicornietum europaee purum*, *Suaedetum acuminatae purum*.

В течение вегетационных сезонов 1998г., 1999г., 2002г. было изучено 12 ценопопуляций *S. europaee* и 4 ценопопуляции *S. acuminata*. Полевую влажность почвы определяли по стандартной методике [12]. Концентрацию хлорид- и сульфат-ионов в почвенном растворе устанавливали методом титрования водной вытяжки. Для оценки влияния внутривидовой конкуренции на основные параметры жизнестойкости особи *S. europaee* и *S. acuminata* был проведен эксперимент, исключающий конкурентное воздействие растений друг на друга. В момент появления первых всходов эугалофитов (начало июня), каждая ценопопуляция условно делилась на две зоны (участка): ненарушенная, принимаемая за контроль, где особи испытывают взаимное конкурентное влияние, и, опытная, где в радиусе фитогенного поля растения ($R > 10-15$ см) [13, 14] удаляли всех ближайших его соседей. Отбор материала производили в течение всего вегетационного сезона *S. europaee* и *S. acuminata* (с июня по ноябрь), с периодичностью раз в 15-20 дней. Конкурирующие пары растений на контрольных участках отбирали, применяя метод ближайшего соседа [15]. Объем разовой выборки составлял 50 пар контрольных и 15-20 опытных экземпляров. Количественные данные были обработаны стандартными методами математической статистики [16].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание легкорастворимых солей в поверхностном почвенном горизонте на участках, занятых ценопопуляциями *S. europaee* и *S. acuminata*, находится в пределах солевой амплитуды обоих видов и достигает 2 % [17, 18]. Четыре ценопопуляции *S. europaee* (5.1. - 5.4.) занимали экотопы, где уровень аккумуляции легкорастворимых солей в почве достигает высоких для вида значений (более 4 %). Тип засоления почвы (по анионам)- хлоридный (содержание $[Cl^-]$ в почвенном растворе примерно в три - четыре раза превышает концентрацию $[SO_4]^{-2}$) Средние значения полевой влажности, варьирует в диапазоне от 11 до 37 % на сухой вес почвы.

S. europaee и *S. acuminata* относятся к семейству Chenopodiaceae Vent. Оба вида, однолетние солеустойчивые суккулентные растения, типичные эугалофиты [19]. Адаптированность *S. europaee* и *S. acuminata* к высокой степени засоленности грунта проявляется в избирательном поглощении и аккумуляции в клеточном соке легкорастворимых ионов солей (преимущественно Cl^- и Na^+). Это позволяет эугалофиту уравновешивать высокое осмотическое давление почвенного раствора и поглощать питательные вещества из почвы даже при сильном засолении [18, 20-22]. Постепенная аккумуляция легкорастворимых солей в органах *S. europaee* и *S.*

acuminata в течение вегетационного периода, уравнивается интенсивным ростом растения и усиленным накоплением в организме почвенной влаги.

В литературе не содержится подробного описания анатомического строения вегетативных органов *S. europaea*. В основном, оно сводилось к общей характеристике структурной организации растения [23]. В отношении анатомического строения побеговой части *S. acuminata* в литературе сведения отсутствуют. Нами [24] было проведено детальное изучение анатомического строения стебля и листьев *S. europaea* и *S. acuminata*.

Стебель *S. europaea* покрыт однорядной эпидермой с тонким слоем ($1,0 \pm 0,6$ мкм) кутикулы. Тип устьичного аппарата - аномоцитный. Исследование устьичного комплекса *S. europaea* выявило варьирование размера замыкающих клеток устьиц. Взяв за основу длину и форму замыкающих клеток, устьица объединили в две группы: I- замыкающие клетки более менее округлой (изодиаметрической) формы, длиной $21,1 \pm 0,5$ мкм.; II- замыкающие клетки крупные, вытянутые вдоль продольной оси устьичной щели, длиной $25,2 \pm 0,7$ мкм. Две группы устьиц достоверно ($P < 0,05$) различаются по средним значениям длины замыкающих клеток. Периферический слой первичной коры представлен хлоренхимой. Собственно первичная кора образована крупными тонкостенными водозапасающими клетками. В первичной коре стебля *S. europaea*, обнаружены крупные спирально утолщенные трахеи, радиально проходящие через всю хлоренхиму. Часть трахей, с одного конца вплотную подходит и открывается в подустьичную полость устьиц II группы; другая часть - клиновидно сужаясь, оканчивается в хлоренхиме. С другого конца все трахеи "погружены" в водоносную паренхиму. Со стороны водоносной паренхимы, хлоренхима ограничена кольцом проводящих пучков, представляющих собой пучки листовых следов. Наличие в стебле *S. europaea* листовых следов, при общей редукции листьев, указывает на то, что мясистые зеленые побеги *S. europaea* образованы двумя сросшимися между собой супротивными листьями. Вокруг центрального цилиндра, в водоносной паренхиме, одиночно встречаются склеренхимные специализированные арматурные элементы - идиобласты. Внутренний, паренхимный слой первичной коры в стебле не дифференцирован. Стебель имеет пучковое строение. Для *S. europaea* характерно "атипичное" вторичное утолщение стебля, осуществляемое деятельностью меристемы, закладывающейся в перицикле. Делясь тангентально, её клетки образуют: к периферии стебля - дополнительные клетки водоносной паренхимы; к центру - дополнительные сосуды ксилемы с "соединительной" тканью между ними. Клетки соединительной ткани склерифицируются и к периферии от "первичных" пучков, образуют сплошное кольцо механической ткани. Перимедуллярная зона сердцевины представлена паренхимными клетками, с равномерно утолщенной оболочкой.

Лист *S. acuminata* покрыт крупноклеточной эпидермой с кутикулой. Тип устьичного комплекса - парацитный. В субэпидермальном слое располагается хорошо развитая водозапасающая паренхима (гиподерма), образованная крупными, не содержащих хлоропластов, клетками. Проводящая система листа представлена 8-9 закрытыми коллатеральными пучками, имеющими однослойную паренхимную

обкладку. Крупный центральный проводящий пучок армирован одним слоем склеренхимных клеток. Радиально вытянутые палисадные клетки мезофилла и округлые тонкостенные хлорофилоносные клетки обкладки, образуют по одному концентрическому слою вокруг проводящих пучков листовой пластинки.

Эпидерма стебля *S. acuminata* состоит из одного слоя клеток с сильно утолщенными наружными и внутренними стенками. Поверхность эпидермы покрыта толстым слоем кутикулы. Наружные слои (2-3 слоя) первичной коры дифференцированы в уголковую колленхиму. Под колленхимой располагаются собственно паренхимные клетки первичной коры (3-слоя). Стебель имеет пучковое строение. Для *S. acuminata*, так же как и для *S. europaea* установлено "атипичное" вторичное утолщение стебля. После образования прокамбием "первичных" закрытых коллатеральных пучков, происходит вторичное утолщение стебля, осуществляемое деятельностью меристематически активной зоны (4-5 слоя), закладывающейся в перицикле. Клетки меристемы, делаясь тангентально к центру стебля *S. acuminata*, образуют «вторичные» закрытые проводящие коллатеральные пучки и соединительную ткань между ними. Соединительная ткань впоследствии дифференцируется в склеренхиму. Клетки сердцевинки расположены продольными рядами.

В экстремальных условиях существования растений, количество ведущих факторов окружающей среды, определяющих существование растительного организма, ограничено. На солончаках, таковыми являются уровень увлажненности и степень засоленности почвы [6,7].

Сходство потребностей автотрофов приводит к возникновению конкурентных взаимоотношений между ними, через преобразованную среду. В ряде работ показано наличие конкурентных взаимодействий в сообществах галофитов [3 – 7, 13, 14, 24 – 26]. Перехват питательных веществ одним растением, и недостаток получения другим при конкурентном взаимодействии за ресурсы среды, непосредственно отражается на их показателях жизненности: высоте, надземной и подземной массе, темпах роста и интенсивности продукционной деятельности и др.. Вместе с тем, варьирование морфометрических параметров под воздействием ценогического фактора, является следствием развития и формирования анатомических структур растения. Между конкурирующими и экспериментальными растениями, установлены достоверные ($P < 0,05$) различия по длине и количеству основных эпидермальных клеток. Исключение конкуренции на опытных участках, благоприятно сказалось на росте эпидермальных клеток в длину и высоту у растений. Закономерное изменение размерных параметров (длины и высоты) основной эпидермальной клетки под влиянием внутривидовой конкуренции, не касаются её формы. Ведущая роль в определении формы основных клеток эпидермы, принадлежит влажности местообитания. С ростом засоленности почвы, эпидерма *S. europaea* становится крупноклеточной. Увеличение размера основных эпидермальных клеток у растений, произрастающих на участках с высоким содержанием солей в почве (ценопопуляции 5.1.-5.4.), указывает на то, что по своим структурно - функциональным признакам крупноклеточная эпидерма *S. europaea*, выполняет не только защитную функцию, но и служит дополнительным

ВЛИЯНИЕ ВЛАЖНОСТИ, ЗАСОЛЕННОСТИ И КОНКУРЕНТНЫХ

водным резервуаром в растительном организме. Возрастающее утолщение наружной стенки оболочки эпидермы у конкурирующих особей, а также в обеих группах (контроль-опыт) растений на участках с высокой засоленностью экотопа, направлено на поддержание водного гомеостаза в организме в условиях напряженного водного режима.

Устьичный комплекс I группы у *S. europaea*, отличается от II группы, формой и меньшими размерами замыкающих клеток. В отличие от устьичного аппарата II группы, практически во всех ценопопуляциях *S. europaea* установлено достоверное ($P < 0,05$) различие между опытными и контрольными растениями по длине замыкающих клеток устьиц I группы. Покровной ткани конкурирующих растений свойственны мелкие, многочисленные устьица I группы.

Ведущая роль в определении размера водоносной паренхимы у *S. europaea* принадлежит уровню засоленности экотопа ($P < 0,01$). Независимо, выросла особь в отсутствии конкурентов (опыт) или подвергалась конкурентному воздействию (контроль), засоление определяет степень развития водозапасающей ткани в органах растения (табл. 1).

Таблица 1.

Корреляционный анализ связи экологических факторов с толщиной водозапасающей паренхимы в стебле растений *S. europaea* L.

Цено-популяция	Вариант	Влажность	Засоленность	Концентрация засоряющих анионов в почвенном растворе	
				[Cl] ⁻	[SO ₄] ²⁻
1.1. - 5.4.	контроль	0,38±0,26 ^{NS}	0,82±0,13	0,78±0,14	0,26±0,27 ^{NS}
	опыт	0,36±0,27 ^{NS}	0,84±0,12	0,82±0,13	0,36±0,25 ^{NS}

Примечание: NS- значение коэффициента корреляции недостоверно ($P > 0,05$).

В стебле контрольных и экспериментальных растений, по отношению к общей площади поперечного среза (100 %), водоносная паренхима занимает в среднем 55 %. Развитие водозапасающей паренхимы в стебле растений обеих групп (контроль - опыт), сопровождается увеличением толщины склеренхимы. Между двумя признаками установлена тесная взаимосвязь ($r = 0,86 \pm 0,08$ ($P < 0,05$)).

В ходе однофакторного дисперсионного анализа в ценопопуляциях *S. europaea* при оптимальном эдафическом режиме, установлено достоверное влияние внутривидовой конкуренции на толщину хлорофиллоносной паренхимы в стебле растений ($P < 0,05$). Опытные растения, потребляя весь спектр необходимых для существования питательных веществ, активно формируют свою ассимиляционную поверхность. Толщина хлоренхимы в стебле экспериментальных особей, в несколько раз превышает таковую в контроле.

Во всех ценопопуляциях *S. acuminata*, между двумя группами растений (контроль - опыт), установлено достоверное ($P < 0,05$) отличие по размеру и количеству эпидермальных клеток (мм^2) (табл. 2).

Таблица 2.
Влияние конкуренции на количественные характеристики анатомических структур
листовой пластинки *S. acuminata*

Параметр	Ценопопуляция			
	1.1	2.1.	3.1.	3.2.
Длина основной эпидермальной клетки, мкм ($M \pm m$)	$63,8 \pm 2,8$ $89,4 \pm 11,5$	$47,8 \pm 1,1$ $74,2 \pm 9,6$	$40,4 \pm 2,3$ $56,2 \pm 7,2$	$33,9 \pm 2,6$ $50,4 \pm 3,5$
Высота основной эпидермальной клетки, мкм ($M \pm m$)	$35,3 \pm 9,5$ $48,1 \pm 3,8$	$15,0 \pm 1,4$ $26,1 \pm 3,5$	$10,6 \pm 0,5$ $18,4 \pm 2,1$	$14,8 \pm 5,7^{NS}$ $19,0 \pm 2,2^{NS}$
Толщина наружной стенки оболочки основной эпидермальной клетки, мкм ($M \pm m$)	$5,3 \pm 0,1$ $3,2 \pm 0,1$	$1,1 \pm 0,1^{NS}$ $1,2 \pm 0,6^{NS}$	$2,2 \pm 0,1$ $1,5 \pm 0,2$	$3,6 \pm 0,4$ $2,1 \pm 0,1$
Отношение толщины наружной стенки клеточной оболочки к высоте клетки, %	$\frac{15,0}{6,6}$	$\frac{7,3}{4,5}$	$\frac{20,7}{8,1}$	$\frac{24,3}{11,5}$
Количество основных эпидермальных клеток, шт/мм ² ($M \pm m$)	$195,1 \pm 5,5$ $116,4 \pm 8,1$	$240,2 \pm 8,5$ $138,2 \pm 26,9$	$298,1 \pm 4,2$ $169,0 \pm 9,8$	$319,4 \pm 7,6$ $167,9 \pm 20,5$
Длина замыкающих клеток устьиц, мкм ($M \pm m$)	$23,6 \pm 0,2$ $25,0 \pm 0,2$	$27,1 \pm 1,1^{NS}$ $27,4 \pm 3,1^{NS}$	$24,0 \pm 1,4$ $27,6 \pm 0,4$	$22,5 \pm 0,3$ $26,4 \pm 0,1$
Количество устьиц, шт./мм ² ($M \pm m$)	$46,6 \pm 1,9$ $27,7 \pm 2,4$	$51,7 \pm 1,7$ $39,6 \pm 4,3$	$57,0 \pm 1,4$ $48,2 \pm 0,6$	$70,6 \pm 5,2$ $56,1 \pm 6,0$
Погруженность устьиц, мкм ($M \pm m$)	$10,3 \pm 0,1$ $7,8 \pm 0,1$	$8,0 \pm 0,6$ $6,1 \pm 0,1$	$6,2 \pm 0,3$ $4,0 \pm 0,1$	$13,5 \pm 0,4$ $4,4 \pm 0,1$
Длина клеток гиподермы, мкм ($M \pm m$)	$67,3 \pm 2,9$ $78,5 \pm 0,2$	$51,0 \pm 5,6$ $69,4 \pm 0,3$	$42,1 \pm 1,5$ $63,8 \pm 1,1$	$47,2 \pm 5,3$ $65,0 \pm 0,7$
Длина палисадной клетки мезофилла, мкм ($M \pm m$)	$14,8 \pm 0,4$ $23,9 \pm 0,1$	$10,4 \pm 0,1$ $19,4 \pm 1,4$	$8,2 \pm 0,3$ $18,0 \pm 0,2$	$11,0 \pm 0,1$ $18,4 \pm 0,1$

Примечание: 1. В числителе указаны средние значения параметров в ненарушенных ценопопуляциях (контроль); в знаменателе - то же, но в эксперименте с удалением соседей (опыт); 2. NS - отмечены средние значения контроля и опыта, различия между которыми недостоверны ($P > 0,05$).

Покровная ткань конкурирующих особей (контроль) мелкоклеточная, с сильно утолщенными наружными стенками клеточной оболочки. Толщина наружной стенки оболочки эпидермальной клетки у наружной стенки клеточной оболочки эпидермы в этой группе растений, направлено в сторону сокращения устьичной транспирации в условиях ограниченного коиккуренцией почвенного водоснабжения. Устьичный комплекс опытных растений образован крупными замыкающими клетками, что является показателем оптимальных условий существования особи [27]. Появление признаков ксероморфизма в листьях коиккурирующих растений *S.*

ВЛИЯНИЕ ВЛАЖНОСТИ, ЗАСОЛЕННОСТИ И КОНКУРЕНТНЫХ

acuminata, указывает на то, что данные особи произрастают в условиях затруднительного почвенного водоснабжения и минерального питания.

В ходе однофакторного дисперсионного анализа установлено достоверное ($P < 0,05$) влияние конкуренции на длину палисадных клеток мезофилла листа *S. acuminata*. Недостаток получения растением необходимых питательных веществ в первую очередь отражается на работе его фотосинтетического аппарата, приводя к торможению роста и развитию тканей в организме. Растения, не испытывающие конкурентного воздействия со стороны соседей за почвенные ресурсы, имеют хорошо развитую фотосинтезирующую ткань.

ВЫВОДЫ

1. Для покровной ткани *S. europaea* характерно два вида устьиц: первый (I группа), образован замыкающими клетками округлой формы, длиной $21,1 \pm 0,5$ мкм; второй (II группа), представлен относительно крупными ($25,2 \pm 0,7$ мкм), замыкающими клетками, вытянутыми вдоль продольной оси устьичной щели. В подустьичную полость каждого устьица II группы, открывается спирально утолщенная трахея, которая своим противоположным концом "погружена" в водоносную паренхиму. Для *S. europaea* и *S. acuminata* отмечено "атипичное" вторичное утолщение стебля, являющееся результатом деятельности меристемы, которая закладывается в перидикле.

2. Мелкоклеточность эпидермы и уменьшение длины замыкающих клеток устьиц I группы у *S. europaea*, являются результатом ограничения конкуренцией почвенного водоснабжения и минерального питания растений. Утолщение наружной стенки клеточной оболочки эпидермы у *S. europaea* и *S. acuminata* в условиях конкуренции, а также у растений, произрастающих на сильно засоленных экотопах (содержание легкорастворимых солей в поверхностном почвенном горизонте около 4 %), направлено на снижение устьичной транспирации и сохранение влаги в растительном организме.

3. Развитие водозапасающей ткани в органах *S. europaea* находится в тесной взаимосвязи с уровнем засоленности экотопа и не зависит от интенсивности конкурентных взаимодействий. Увлажненность местообитания, также не оказывает значимого влияния на толщину водоносной паренхимы в стебле *S. europaea*.

4. В ценопопуляциях *S. europaea* и *S. acuminata* установлено достоверное ($P < 0,05$) влияние внутривидовой конкуренции на метрические параметры хлорофиллоносной ткани в органах растений. Конкурентные взаимодействия между растениями за элементы минерального питания тормозят рост и растяжение клеток палисадной паренхимы, приводя к слабому развитию внутренней ассимиляционной поверхности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность за консультации Э.Г. Бирюлевой (ТНУ, Симферополь) и С.В. Шевченко (НБС-ИИЦ, Ялта).

Список литературы

1. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 248 с.
2. Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: МГУ, 1983. – 296 с.
3. Котов С.Ф. Количественный анализ взаимодействий в ценопопуляциях некоторых растений // Укр. ботан. журн. – 1997. – Т. 54, №1. – С. 57-62.
4. Котов С.Ф. Конкуренция в сообществах галофитов при двух уровнях почвенного плодородия // Укр. ботан. журн. – 1997. – Т. 54, №6. – С. 525-528.
5. Котов С.Ф. Конкуренционные взаимодействия и аллометрия растений в ценопопуляциях *S. europaea* L. // Укр. ботан. журн. – 1999. – Т. 56, № 4. – С. 369-373.
6. Котов С.Ф., Репецкая А.И. Влияние эколого-ценотических факторов на жизненное состояние *S. europaea* L. // Учен. зап. Тавр. нац. ун-вер. – 2002. – Т. 15 (54), №1. – С. 41-45.
7. Ungar I.A. Are biotic factors significant in influencing the distribution of halophytes in saline habitats? // Bot. Rev. – 1998. – Vol. 64, №2. – P. 176-199.
8. Weiner J. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants // Oecol. – 1998. – Vol. 113. – P. 447-455.
9. Weiner J., Thomas S. Size variability and competition in plant monocultures // Oikos. – 1986. – Vol. 47, №2 – P. 211-222.
10. Weiner J., Thomas S. Competition and allometry in three species of annual plants // Ecol. – 1992. – Vol. 73, №2. – P. 648-656.
11. Шамсутдинов Н.З., Шамсутдинов З.Ш. Мировые растительные ресурсы галофитов и проблемы их многоцелевого использования в сельском хозяйстве // Сельскохозяйственная биология. – 1998. – №1. – С. 3 – 17.
12. Александрова А.Н., Найденова О.А. Лабораторно-практические занятия по почвоведению. – Л.: Колос, 1976. – 280 с.
13. Котов С.Ф. Количественный подход к оценке конкурентных взаимодействий на уровне сообщества. I. Моноценозы однолетников // Экология та ноосферология. – 1996. – Т.2, №3-4. – С.134-139.
14. Котов С.Ф. Количественный подход к оценке конкурентных взаимодействий на уровне сообщества. II. Двухвидовые сообщества однолетников // Уч. зап. Таврич. нац. ун-вер. – 2000. – №13 (52), Т2. – С.3 – 8.
15. Cottam G., Curtis J.T. The use of distance measures in phytosociological sampling // Ecology. – 1956. – V.37. – №3 – P. 451 – 460.
16. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
17. Суворов В.И., Мартемьянова Т.М. Изменение изоферментного состава пероксидазы и оксидифенолксидазы солероса европейского при смене уровней хлоридного засоления // Некоторые вопросы экологической физиологии растений. – Пермь: ПУ, 1990. – С. 82-191.
18. Шахов А.А. Солеустойчивость растений. – М.: АН СССР, 1956. – 552 с.
19. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. – М.: Наука, 1982. – 280 с.
20. Куржова Е.В. Особенности организации клеток листьев и корней сем. Маревых (Chenopodiaceae) // Тез. докл. 2 Междуна. конф. по анатомии и морфологии растений. – СПб.: БИН, 2002. – С. 340.
21. Кушниренко М.Д. Физиология солеустойчивости растений // Бюлл. хим. науки. – 1992. – №3. – С. 3-15.
22. Лархер В. Экология растений: Пер. с нем. – М.: Мир, 1978. – 384 с.
23. Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. – М.: Эдиториал УРСС, 2001. – 528 с.
24. Жалдак С.Н. Влияние конкурентных взаимодействий между растениями на анатомо-морфологическое строение, рост и продуктивность некоторых эугалофитов: Автореф. дис... канд. биол. наук: 03.00.05. – Ялта, 2005. – 20 с.
25. Котов С.Ф. Механизмы конкуренции в сообществах однолетних суккулентных галофитов // Укр. ботан. журн. – 2001. – Т. 58, № 4. – С. 465-469.
26. Жалдак С.Н., Котов С.Ф. Анализ влияния конкурентных взаимодействий на продукционную деятельность растений в моноценозах *S. europaea* L. // Укр. фитоцен. збірн. – 1999. – Сер. С., №1 (15). – С. 62-68.
27. Bissing D.R. Evolution of leaf architecture in the chaparral species *Fremontia doreana californicum* ssp. *californicum* (Sterculiaceae) // Amer. J. Bot. – 1982. – Vol. 69, №6. – P. 957-972.

Поступила в редакцию 16.11.2005 г.