

Эколого-морфологические особенности листа видов рода *Campanula* L.

ИРИНА ИГОРЕВНА КРОХМАЛЬ

KROKHMAL I.I. (2015). **Eco-morphological traits of leaf of the *Campanula* L. species.** *Chornomors'k. bot. z.*, **11** (1): 21-36. doi:10.14255/2308-9628/15.111/3.

The functional features of leaf ecophysiology and ecomorphology of native and introduced of *Campanula* species in culture in the Ukraine steppe for the detection of their adaptive traits were studied. The study was performed with the use of modern methods, comparison parameters of leaf species groups conducted using test ANOVA. The influence of climatic factors of natural habitat of species on the functional ecomorphology of leaf and successful their introduction was revealed. Species of *Campanula* from warmer habitats are characterized greater the leaf width of both formations and the petiole length of rosette leaf. Species differ more in weight of rosette leaves from more humid regions, cauline leaf – from warmer regions with high evaporation. It was found that species from drier warmer regions with high evaporation of rainfall have low specific leaf area (SLA) and high values of m_1/m of cauline leaf. The successful introduction of *Campanula* species in the Ukraine steppe increased in plants from arid habitats with high variation of evaporation, difference of precipitation and evaporation, duration of the period with temperatures above 10°C. Thus confirming the importance of eco-biological features of species in their adaptation to new environmental conditions.

Compared with resistant species (group V) petrophytes of midland and subalpine zones (II), species of forests and meadows (III) and forests species (IV) have a smaller petiole diameter rosette leaves (dp), hence smaller hydraulic conductivity of leaf petiole, but in the conditions of introduction petrophytes accumulate despite this, more water through transpiration regulation, forest species – less. Petrophytes of midland and subalpine zones and species of forests and meadows are more specific leaf area (SLA) of cauline leaf, forests species – higher SLA of different formations. Species of these groups are adapted to arid conditions due to the high photosynthetic energy use efficiency (PEUE), water use efficiency (WUE) as their low. Species of forests and meadows compared with alpine and forest species accumulate large amounts of water in the rosette leaves, however, compared with the first to have lower efficiency of its use, as compared to the second more. Alpine species compared with petrophytes of midland and subalpine zones and species of forests and meadows characterized by high the maximum photosynthesis (A_{max}) and photosynthetic energy use efficiency (PEUE) cauline leaves; compared with the first have a greater hydraulic conductivity of leaf petiole and adapted to the new conditions of changes in epidermal-stomatal complex of rosette leaves, which increases water use efficiency (WUE) in the spring.

Key words: adaptive traits, leaf, eco-morphological features, species of Campanula, climatic factors

КРОХМАЛЬ І.І. (2015). **Еколого-морфологічні особливості листка видів роду *Campanula* L.** *Чорноморськ. бот. ж.*, **11** (1): 21-36. doi:10.14255/2308-9628/15.111/3.

Вивчено особливості функціональної екофізіології і екоморфології листка аборигенних та інтродукованих видів роду *Campanula* L. у культурі в умовах степової зони України для виявлення їх адаптивних ознак. Дослідження виконано з використанням сучасних методів, порівняння параметрів листка груп видів проведено з використанням тесту ANOVA. Виявлено вплив кліматичних факторів місць природного зростання видів на функціональну екоморфологію листка і успішність їх інтродукції. Види роду *Campanula* з більш теплих місць зростання характеризуються широкими листками обох формацій, довгими черешками розеткового листка. Види з більш зволжених регіонів відрізняються великою вагою розеткового листка, з теплих регіонів, з високою випаровуваністю опадів – стеблового листка. Виявлено, що види з більш посушливих теплих регіонів, з високою випаровуваністю опадів, відрізняються

низьким значенням питомої площі листка (SLA) і високими значеннями m_1/m стеблового листка. Успішність інтродукції видів роду *Campanula* в степовій зоні України збільшується у рослин з посушливих місць зростання, з високою варіацією випаровування, різниці опадів і випаровування, тривалості періоду з температурою вище 10°C. Таким чином, підтверджена важлива роль еколого-біологічних особливостей видів у їх адаптації до нових умов середовища.

У порівнянні зі стійкими видами (група V) петрофіти середньогірського і субальпійського поясів (II), сільвопратанти (III) і сільванти (IV) відрізняються меншим діаметром черешка розеткового листка (dp), отже, меншою гідравлічною провідністю його, але петрофіти в умовах інтродукції накопичують, незважаючи на це, більшу кількість води за рахунок регуляції транспірації, сільванти – меншу. Петрофіти середньогірського і субальпійського поясів і сільвопратанти відрізняються більшою питомою площею (SLA) стеблового листка, сільванти – більшою SLA листків різних формацій. Види цих груп адаптувалися до аридних умов за рахунок високої ефективності використання енергії фотосинтезу (PEUE), ефективність же використання води (WUE) у них низька. Сільвопратанти в порівнянні з альпійцями і сільвантами накопичують більшу кількість води у розеткових листках, однак у порівнянні з першими ефективність її використання у них нижче, з другими – вище. Альпійці в порівнянні з петрофітами середньогірського і субальпійського поясів і сільвопратантами характеризуються високим максимальним фотосинтезом (A_{max}) і ефективністю використання енергії фотосинтезу (PEUE) стеблових листків; у порівнянні з першими володіють більшою гідравлічною провідністю черешка і адаптуються до нових умов існування змінами в епідермально-продиховому комплексі розеткового листка, що підвищує ефективність використання води (WUE) у весняний період.

Ключові слова: адаптивні ознаки, лист, еколого-морфологічні особливості, види роду Campanula, кліматичні фактори

КРОХМАЛЬ И.И. (2015). Эколого-морфологические особенности листа видов рода *Campanula* L. *Черноморск. бот. ж.*, 11 (1): 21-36. doi:10.14255/2308-9628/15.111/3.

Изучены особенности функциональной экофизиологии и экоморфологии листа аборигенных и интродуцированных видов рода *Campanula* L. в культуре в условиях степной зоны Украины для выявления их адаптивных признаков. Исследование выполнено с использованием современных методов, сравнение параметров листа групп видов проведено с использованием теста ANOVA. Выявлено влияние климатических факторов мест естественного произрастания видов на функциональную экоморфологию листа и успешность их интродукции. Виды рода *Campanula* из более теплых мест обитания характеризуются широкими листьями обеих формацій, длинными черешками розеточного листа. Виды из более увлажненных регионов отличаются большим весом розеточного листа, из теплых регионов, с высокой испаряемостью осадков – стеблевого листа. Выявлено, что виды из более засушливых теплых регионов, с высокой испаряемостью осадков, отличаются низкими значениями удельной площади листа (SLA) и высокими значениями m_1/m стеблевого листа. Успешность интродукции видов рода *Campanula* в степной зоне Украины увеличивается у растений из засушливых мест обитания, с высокой вариацией испарения, разницы осадков и испарения, длительности периода с температурой выше 10°C. Таким образом, подтверждена важная роль эколого-биологических особенностей видов в их адаптации к новым условиям среды.

В сравнении с устойчивыми видами (группа V) петрофиты среднегорного и субальпийского поясов (II), сильвопратанты (III) и сильванты (IV) отличаются меньшим диаметром черешка розеточного листа (dp), следовательно, меньшей гидравлической проводимостью его, но петрофиты в условиях интродукции накапливают, несмотря на это, большее количество воды за счет регуляции транспирации, сильванты – меньше. Петрофиты среднегорного и субальпийского поясов и сильвопратанты отличаются большей удельной площадью (SLA) стеблевого листа, сильванты – большей SLA листьев разных формацій. Виды этих групп адаптировались к аридным условиям за счет высокой эффективности использования энергии фотосинтеза (PEUE), эффективность же использования воды (WUE) у них низкая. Сильвопратанты по сравнению с альпийцами и сильвантами накапливают большее количество воды в розеточном листе, однако в сравнении с первыми

эффективность ее использования у них ниже, со вторыми – выше. Альпийцы в сравнении с петрофитами среднегорного и субальпийского поясов и сильвопратантами характеризуются высоким максимальным фотосинтезом (Аmax) и эффективностью использования энергии фотосинтеза (PEUE) стеблевых листьев; в сравнении с первыми обладают большей гидравлической проводимостью черешка и адаптируются к новым условиям существования изменениями в эпидермально-устыичном комплексе розеточного листа, что повышает эффективность использования воды (WUE) в весенний период.

Ключевые слова: адаптивные признаки, лист, эколого-морфологические особенности, виды рода *Campanula*, климатические факторы

Вследствие того, что экосистемы подвергаются заметному влиянию вслед за реакцией отдельных видов растений на изменение климата, сохранение *ex situ* играет важнейшую роль в стратегиях сохранения. В Донецком ботаническом саду НАН Украины создана уникальная коллекция видов рода *Campanula* L., которая может послужить основой изучения возможности существования их разнообразия в степной зоне. Многие виды рода *Campanula* редкие и нуждаются в охране, численность их в последнее время резко сокращается [VIKTOROV, 2005]. Поэтому сохранение генофонда видов и всестороннее их изучение в ботанических садах для возможности осуществления последующей реинтродукции растений в природные биотопы становится актуальным.

Изучение механизмов адаптации растений к новым условиям обитания может затрагивать процессы, происходящие на уровне организмов, органов и тканей, клеток и макромолекул. Листья, как наиболее пластичные и метаболически активные структуры, представляют собой интерес для изучения эколого-морфологических особенностей травянистых многолетних видов – как аборигенных, так и интродуцированных. Адаптации растений к экстремальным условиям существования связаны со значительными перестройками их ассимилирующего аппарата, высокочувствительного к внешним воздействиям. Морфологические изменения листа являются функциональным ответом на факторы окружающей среды [ZHONGQIANG et al., 2009; SCHEEPENS et al., 2010]. Морфофизиология и водный баланс листа свидетельствуют о характере его функциональной деятельности. При изменении условий обитания растений эти показатели претерпевают некоторые изменения, которые носят адаптивный характер.

Аллометрические модели масштабирования, описывающие биологические процессы, важны для понимания адаптивных реакций растений к изменениям условий произрастания [NIKLAS, 1994; HUI et al., 2012]. В последние годы результаты исследований эпидермально-устыичного комплекса, анатомии и физиологии листа освещены в работах многих авторов [POORTER, 1990; TSIALTAS et al., 2002; WRIGHT et al., 2004; SHIPLEY et al., 2005; SHIPLEY, 2006; FRANKS, BEERLING, 2009; GYORGY, 2009; SCHEEPENS et al., 2010; ALCITEPE, 2010; GOSTIN, 2012; BRODRIBB et al., 2013; KROKHMAL, 2013]. Известно, что один из адаптивных признаков растений к новым условиям среды – более высокая относительная скорость их роста, связана с высокой интенсивностью фотосинтеза и/или высокой удельной листовой поверхностью [SHIPLEY, 2002]. Для мировых сравнительных баз данных по экологическим свойствам растений удельная листовая поверхность является одним из лучших сравнительных показателей [VENDRAMINI et al., 2002]. Цель работы – выявление особенностей функциональной экофизиологии и экоморфологии листа видов рода *Campanula* для поиска их адаптивных признаков в новых условиях произрастания.

Материалы и методы исследований

Изучены эколого-морфологические особенности листа видов рода *Campanula*, интродуцированных в Донецкий ботанический сад в 2012 году из разных регионов

делекусными семенами. Виды объединены нами в группы по эколого-ценотическому происхождению: *C. thyrsoides* L., *C. rhomboidalis* Schur (группа I – альпийцы); *C. dolomitica* E.A. Busch, *C. bayerniana* Rupr., *C. baumgartenii* Becker, *C. komarovii* Maleev, *C. alliariifolia* Willd., *C. pyramidalis* L. (группа II – петрофиты среднегорного и субальпийского поясов), *C. grossheimii* Kharadze, *C. rotundifolia* L. (группа III – сильвопратанты), *C. takesimana* Nakai, *C. grossekii* Neuff. (группа IV – сильванты), *C. sibirica* L. (группа V – пратостепанты) (табл. 1).

Определены форма, край, характер верхушки и основания листа согласно морфологической классификации [ЕСОФЛОРА..., 2000]. Листья собирали с 10 растений в каждом варианте опыта, взвешивали, сканировали, измеряли размер, площадь (S) и периметр (P) с использованием программы AxioVision, диаметр в средней части (dp) и длину черешка (Lp) листа, рассчитывали индексы листа (I_l) и черешка (I_p) – отношение диаметра черешка к его длине (dp/Lp). Затем сканированные листья высушивали при температуре 60°C до постоянной массы и взвешивали, рассчитывали следующие показатели: m/S (отношение веса сырого листа к его площади), m₁/S (отношение веса высушенного листа к его площади), M/S (отношение веса сырой листовой пластинки к ее площади), M₁/S (отношение веса высушенной листовой пластинки к ее площади), соотношение веса высушенного листа к сырому (m₁/m), высушенной листовой пластинки к сырой (M₁/M). Вычисляли удельную площадь листа (SLA, cm²/g) как отношение площади листа к его массе (SLA=S/m) [SACK et al., 2003]. Сравнение параметров листа разных групп видов проводили с использованием статистического теста ANOVA.

Климатические факторы мест естественного произрастания видов определены по АГРОКЛИМАТИЧЕСКОМУ АТЛАСУ МИРА [1972]. Систематика видов рода *Campanula* приведена согласно T.G. LAMMERS [2007]. Климатические факторы мест естественного произрастания видов, а также регионов, из которых были получены их семена для интродукции, представлены в таблице 1.

Результаты исследования и их обсуждение

I. Морфология и аллометрия.

У всех видов рода *Campanula* листья простые, цельные, без прилистников. У большинства видов можно выделить листья разных формаций, но граница между листьями срединной и верховой формации обычно практически не выражена. Принято различать листья, находящиеся на удлинённой части побега (стеблевые) и его укороченной части (розеточные). Размеры листовых пластинок и длина черешка обычно постепенно уменьшаются к верхушке побега. Розеточные листья исследованных видов рода *Campanula* самые разнообразные по форме: округлые, треугольные, яйцевидные, почковидные, овальные, ланцетные. По характеру края – цельные, городчатые, пильчатые, зубчатые; основания – сердцевидные, плоские. В условиях интродукции в период цветения у *C. thyrsoides*, *C. baumgartenii*, *C. komarovii*, *C. sibirica* розеточные листья отмирают. В августе усыхает генеративный побег со стеблевыми листьями, в сентябре отрастает новая генерация розеточных листьев. По нашему мнению, отмирание листьев одной из формаций экономит ресурсы организма в засушливый период, и пластические вещества расходуются на цветение, завязывание и созревание плодов. Осенняя генерация листьев необходима растению для обеспечения его пластическими веществами для закладки и дифференцировки почек возобновления. У большинства видов рода *Campanula* имеются открытые терминальные почки, которые при наступлении благоприятных условий трогаются в рост. В пазухах розеточных листьев закладываются боковые почки. Некоторые виды зимуют с зеленой розеткой, которая предохраняет почки возобновления от неблагоприятных условий. Стеблевые листья исследованных видов рода *Campanula* по форме ланцетные,

Таблица 1
Эколого-ценотические особенности видов рода *Catranida* L. и климатические факторы в местах их естественного произрастания и регионов, из которых были получены семена по делектусному обмену

Table 1
Eco-cenosis features of *Catranida* L. species and climatic factors in their natural habitat and the regions from which the seeds were obtained by delectus exchange

| Эколого-ценотические особенности | Вид | Климатический фактор | | | | | | | | | | | | |
|---|-----------------------------------|--------------------------------|--------|------|---------------|---------------|---------|------------------|-----------------|------------------|-------------------|-----------------------|----------------|-------|
| | | Os, мм | Is, мм | Ky | (Os - Is), мм | $\sum t$, C° | Tmt, C° | Lper > 10°C, дни | Lper > 5°C, дни | Lper > 15°C, дни | Средний max t, °C | Средняя годовая t, °C | Средний Os, мм | |
| Альпийцы (группа I) Петрофиты среднего и субальпийского поясов (группа II) | <i>C. thyrsoides</i> | 1750 | 1150 | 1,52 | -300 | 2650 | 16 | 150 | 212,5 | 120 | 15 | 9,8 | 4,6 | 864 |
| | <i>C. rhomboidalis</i> | 1750 | 1625 | 1,08 | 0 | 2000 | 12 | 135 | 180 | 60 | 13,4 | 9,4 | 5,8 | 664 |
| | <i>C. dolomitica</i> | 1250 | 1625 | 0,77 | 0 | 2500 | 16 | 120 | 180 | 90 | 10,2 | 6,6 | 3,2 | 435,4 |
| | <i>C. pyramidalis</i> (образец 1) | 1500 | 1625 | 0,92 | 100 | 3000 | 16 | 150 | 180 | 120 | 13,8 | 9,9 | 6,2 | 577 |
| | <i>C. pyramidalis</i> (образец 2) | 1500 | 1625 | 0,92 | 100 | 3000 | 16 | 150 | 180 | 120 | 19,7 | 16,1 | 13,5 | 1037 |
| | <i>C. romboldalis</i> | 1250 | 1625 | 0,77 | 0 | 2500 | 16 | 120 | 180 | 90 | 13 | 8,4 | 4,3 | 509 |
| | <i>C. allariifolia</i> | 1000 | 1750 | 0,57 | -1600 | 5000 | 21 | 242,5 | 242,5 | 212,5 | 13 | 8,4 | 4,3 | 509 |
| | <i>C. bayreana</i> | 1125 | 1300 | 0,87 | -500 | 3150 | 16 | 182,5 | 212,5 | 150 | 15,1 | 11,7 | 8,3 | 642 |
| | <i>C. baumgartenii</i> | 1250 | 1625 | 0,77 | 0 | 2500 | 16 | 120 | 180 | 90 | 10,4 | 7,7 | 5,2 | 2250 |
| | Луга, леса (группа III) | <i>C. grossheimii</i> | 625 | 300 | 2,08 | 100 | 1650 | 10 | 90 | 120 | 60 | 12,6 | 8,5 | 4,6 |
| Леса (группа IV) | <i>C. rotundifolia</i> | 1750 | 800 | 2,19 | 900 | 5150 | 20 | 182,5 | 182,5 | 182,5 | 15 | 9,8 | 4,6 | 864 |
| | <i>C. takesimana</i> | 750 | 1750 | 0,43 | -300 | 4000 | 22 | 240 | 210 | 165 | 13,8 | 9,9 | 6,2 | 577 |
| Сухие склоны, степь, луга (группа V) | <i>C. grossekii</i> | 1025 | 925 | 1,11 | -800 | 2650 | 18 | 182,5 | 182,5 | 120 | 14,3 | 9,4 | 5,5 | 719 |
| | <i>C. sibirica</i> | 1750 | 1150 | 1,52 | -300 | 2650 | 16 | 150 | 212,5 | 120 | 15 | 9,8 | 4,6 | 864 |
| | | в регионе интродукции – Донецк | | | | | | | | | | | | |
| | | 375 | 1625 | 0,23 | -300 | 3500 | 20 | 150 | 210 | 150 | 13,3 | 8,8 | 4,3 | 492 |

Примечание: * – Os – количество годовых осадков, мм; Is – количество годового испарения, мм; Ky – коэффициент увлажнения; Os – Is – разница годовых осадков и испарения, мм; $\sum t$ – сумма температур за период выше 10 °C; Tmt – температура самого теплого месяца; Lper >10°C – длительность периода больше 10°C; Lper >5°C – больше 5°C; Lper >15°C – больше 15°C

Note: * – Os – annual precipitation, mm; Is – annual evaporation, mm; Ky – moisturizing coefficient; Os – Is – a difference of annual precipitation and evaporation, mm; $\sum t$ – the sum of temperatures over a period more 10°C; Tmt – temperature of the warmest month; Lper > 10°C – duration period more 10°C; Lper > 5°C – more 5°C; Lper > 15°C – more 15°C.

линейные, узкояйцевидные, яйцевидные, по характеру основания – плоские, клиновидные. У *C. dolomitica*, *C. komarovii*, *C. grossheimii*, *C. takesimana*, *C. grossekii* стеблевые листья короткочерешковые, у остальных исследованных видов сидячие. Листья большинства изученных видов опушены, что способствует их приспособлению к условиям степной зоны, исключение составляют *C. baumgartenii*, *C. rotundifolia*. Наличие большего количества эпидермальных волосков наряду с хорошо развитым столбчатым мезофиллом, малыми затратами на строительство листовых тканей (СС) способствует смягчению влияния пониженной плотности устьиц на эффективность фотосинтеза [OSUNKOYA et al., 2014]. Высокая плотность трихом повышает физиологическую эффективность листа, так как обеспечивает снижение транспирации и защиту от чрезмерного излучения [ROY et al., 1999].

Однако в процессе онтогенеза роль кроющих волосков в регуляции водного режима листа изменяется: функцию снижения интенсивности транспирации волоски выполняют лишь на поздних стадиях развития, когда клетки их мертвые; жизнедеятельные кроющие волоски, наоборот, значительно повышают интенсивность транспирации [GALSTON, 1980]. По мнению некоторых исследователей [НИКОЛАЕВСКАЯ, 1990], густое опушение, толстая кутикула и восковой налет при открытых устьицах не снижают общей интенсивности транспирации, а удерживают влагу лишь при закрытых устьицах. Трихомы также защищают растение от биотических стрессов, таких как повреждение травоядными животными, и снижают смачиваемость листа, что обуславливает уменьшение размножения возбудителей (грибов) [ROY et al., 1999; ROSADO, HOLDER, 2013] и их распространение [SCHMIDT, 2014].

II. Сравнение эколого-морфологических параметров листа разных групп видов.

Все исследованные параметры листа разных формаций групп видов *Campanula* отличаются друг от друга, за исключением веса розеточного и длины стеблевого.

Петрофиты среднегорного и субальпийского поясов (группа II) отличаются от сильвопратантов равнин (группа III): 1) меньшим накоплением воды на единицу площади розеточного листа (M/S) в 0,6 раза и большим его индексом (I_1) ($p < 0.02$) в 1,6 раза; 2) большим весом стеблевого листа в 1,2-1,5 раза ($p < 0.006$; $p < 0.036$ для сырого и высушенного соответственно), его ширины (n) ($p < 0.0003$) и площади (S) ($p < 0.043$). Петрофиты среднегорного и субальпийского поясов (группа II) отличаются от сильвантов равнин (группа IV) только параметрами розеточного листа: меньшей длиной черешка (L_p) ($p < 0.04$) в 0,8 раза. Группа II отличается от группы V (виды сухих склонов, степей и лугов): 1) большим весом розеточного листа (M) ($p < 0.0002$) в 1,1 раза и меньшим диаметром его черешка (d_p) ($p < 0.0005$) в 0,4 раза; 2) большими значениями площади стеблевого листа (S) ($p < 0.0001$) в 2,1 раза, его индекса (I_1) в 1,7 раза, m_1/S ($p < 0.0001$) в 1,3 раза, удельной площади листа (SLA) в 1,3 раза ($p < 0.00002$), меньшими значениями отношения m_1/m ($p < 0.0001$) в 0,9 раза.

Несмотря на то что петрофиты среднегорного и субальпийского поясов (группа II) отличаются от группы V меньшим диаметром черешка, т.е. меньшей площадью сосудов, следовательно, и гидравлической проводимостью черешка [NETSVETOV, 2012], воды в розеточном листе накапливается больше, что может быть обусловлено эффективностью регуляции транспирации.

Сильвопратанты равнин (группа III) отличаются 1) от альпийцев (группа I) весом розеточного листа (M и M_1) ($p < 0.0004$ и $p < 0.0002$ соответственно) – меньше в 0,7 раза, M/S ($p < 0.004$) – больше в 1,2 раза, SLA розеточного листа ($p < 0.002$) – больше в 1,2 раза, SLA стеблевого листа – меньше в 0,7 раза ($p < 0.0004$); 2) от сильвантов равнин (группа IV) шириной розеточного листа ($p < 0.002$) и длиной черешка листа (L_p) – меньше в 0,6 раза, SLA ($p < 0.03$) – меньше в 0,8 раза, M/S ($p < 0.03$) – больше в 1,7 раза.

Сильвопратанты равнин (группа III) отличаются от видов сухих склонов, степей и лугов (группа V) меньшими значениями диаметра черешка розеточного листа ($p < 0.00002$) в 0,3 раза, m_1/m ($p < 0.0002$) в 0,9 раза, большими значениями индекса стеблевого листа (I_1) ($p < 0.004$) в 1,1 раза, m_1/S ($p < 0.04$) в 1,2 раза, удельной площади стеблевого листа (SLA) ($p < 0.00001$) в 1,3 раза. На основании того, что удельная площадь листа (SLA) связана с рядом важных адаптивных признаков [OSUNKOYA et al., 2014], предполагаем, что в условиях интродукции у сильвопратантов накапливается воды на единицу площади розеточного листа больше по сравнению с альпийцами и сильвантами, но по сравнению с первыми эффективность ее использования (WUE) в весенний период ниже, по сравнению со вторыми выше.

Сильванты равнин (группа IV) отличаются от альпийцев (группа I) 1) меньшими значениями веса сырого розеточного листа (M) ($p < 0.0005$) в 0,5 и высушенного (M_1) ($p < 0.0003$) в 0,8 раза, диаметра черешка (dp) ($p < 0.0001$) в 0,3 раза, большими значениями сухого веса листа (m_1) ($p < 0.0001$) в 1,1 раза, его ширины ($p < 0.00001$) в 1,6 раза, длины черешка (Lp) ($p < 0.000001$) в 3,1 раза; 2) меньшими значениями ширины стеблевого листа ($p < 0.0004$) в 0,9 раза. Сильванты равнин (группа IV) от сильвопратантов равнин (группа III) достоверно отличаются только параметрами стеблевого листа: большими значениями веса сырого листа ($p < 0.002$) в 1,7 раза, его ширины ($p < 0.00001$) в 2,0 раза, площади (S) ($p < 0.0015$) в 1,9 раза.

Группа IV (сильванты равнин) отличается от группы V (виды сухих склонов, степей и лугов): 1) меньшими значениями диаметра черешка ($p < 0.03$) в 0,4, M/S ($p < 0.005$) в 0,2 раза, большими значениями площади розеточного листа (S) ($p < 0.001$) в 3,7 раза и его удельной площади (SLA) ($p < 0.003$) в 3,5 раза; 2) большими значениями площади стеблевого листа (S) в 2,5 раза ($p < 0.02$) и его удельной площади (SLA) ($p < 0.0001$) в 1,5 раза.

Известно, что для *Corylus colurna* повышение гидравлической проводимости черешка связано с большими абсолютными значениями площади проводящей ткани [NETSVETOV, 2012]. Поэтому меньший диаметр черешка розеточного листа сильвантов в сравнении с группами I и V свидетельствует о меньшей его гидравлической проводимости. В условиях повышенной инсоляции в розеточных листьях сильвантов накапливается по сравнению с этими группами также меньшее количество воды на единицу площади.

На основании того, что сильванты отличаются от группы V также большей удельной площадью листа (SLA) разных формаций, которая отрицательно связана с устьично-поровым индексом (SPI) [OSUNKOYA et al., 2014], предполагаем, что лесные виды адаптировались к аридным условиям интродукции благодаря высокой эффективности использования энергии фотосинтеза (PEUE). Длинный черешок розеточного листа и большая площадь листа разных формаций лесных видов рода *Campanula* обеспечивают оптимальное улавливание света под пологом в естественных местах их произрастания.

Обобщая данные, приведенные выше, можно сделать вывод о том, что петрофиты среднегорного и субальпийского поясов, сильвопратанты (III) и сильванты (IV) отличаются от группы V меньшим диаметром черешка розеточного листа (dp), следовательно, меньшей гидравлической проводимостью его, но если петрофиты в условиях интродукции, как приведено выше, накапливают, несмотря на это, большее количество воды в листе за счет эффективной регуляции транспирации, сильванты – меньшее. Петрофиты среднегорного и субальпийского поясов, сильвопратанты (III) и сильванты (IV) отличаются от группы V меньшим значением адаптивного признака m_1/m стеблевого листа и большими значениями его индекса (I_1), накопления сухого веса на единицу площади листа (m_1/S), его удельной площади (SLA), что говорит о меньшей эффективности использования ими воды (WUE) и о высокой эффективности

использования энергии фотосинтеза (PEUE) в летний период. У сивльвантов в сравнении с группой V площадь листьев разных формаций и их удельная площадь SLA больше, т.е. они адаптировались к аридным условиям интродукции увеличением эффективности использования энергии фотосинтеза (PEUE) в течение всего вегетационного периода, а эффективность использования воды у них низкая.

Альпийцы (группа I) отличаются от петрофитов среднегорного и субальпийского поясов (группа II) 1) меньшими значениями веса высушенного розеточного листа (m_1) ($p < 0.0002$) в 0,6 и листовой пластинки (M_1) ($p < 0.0003$) в 0,7 раза, длины черешка (L_p) в 0,4 раза, ширины розеточного листа ($p < 0.000001$) в 0,7 раза, m/S ($p < 0.007$) и m_1/S ($p < 0.0004$) в 0,9 и 0,6 раза соответственно, SLA ($p < 0.03$) в 0,6 раза, большими значениями веса сырой листовой пластинки (M) ($p < 0.0001$) в 1,6 раза, диаметра черешка (dp) ($p < 0.0002$) в 3,7 раза; 2) меньшими значениями ширины стеблевого листа ($p < 0.001$) в 0,5 раза, большими значениями его SLA ($p < 0.0004$) в 1,4 раза.

Группа I отличается от группы V (виды сухих склонов, степей и лугов) 1) большими значениями веса розеточного листа (M) ($p < 0.000001$) в 1,8 раза, индекса листа (I_l) ($p < 0.04$) в 3,8 раза, SLA ($p < 0.0001$) в 2,1 раза, меньшими значениями M/S в 0,3 раза ($p < 0.001$); 2) большими значениями площади стеблевого листа (S) ($p < 0.0007$) в 1,6 раза, меньшими значениями его индекса (I_l) ($p < 0.00001$) в 0,6 и m_1/m ($p < 0.001$) в 0,9 раза.

Следовательно, альпийцы по сравнению с петрофитами среднегорного и субальпийского поясов отличаются большей гидравлической проводимостью черешка, но меньшим накоплением веса на единицу площади розеточного листа. В условиях интродукции в весенний период они адаптируются к новым условиям посредством высокой эффективности использования воды (WUE), в летний период – высокой эффективности использования энергии фотосинтеза (PEUE).

Виды сухих склонов, степей и лугов (группа V) достоверно отличаются от других исследованных групп большими значениями длины листа в 1,6-2,7 раза ($p < 0.04$), m/S в 3,0-4,5 ($p < 0.01$), m_1/S ($p < 0.001$) и M_1/S ($p < 0.0001$) в 3,0, m_1/m в 1,3-2,0 раза ($p < 0.02$), меньшими значениями SLA ($p < 0.05$) в 2,1-3,5 раза.

III. Связь эколого-морфологических параметров листа между собой и с успешностью интродукции видов.

Связь веса сырого розеточного листа с его площадью в общем массиве данных отличается большей теснотой по сравнению со связью веса высушенной листовой пластинки с ее площадью (рис. 1).

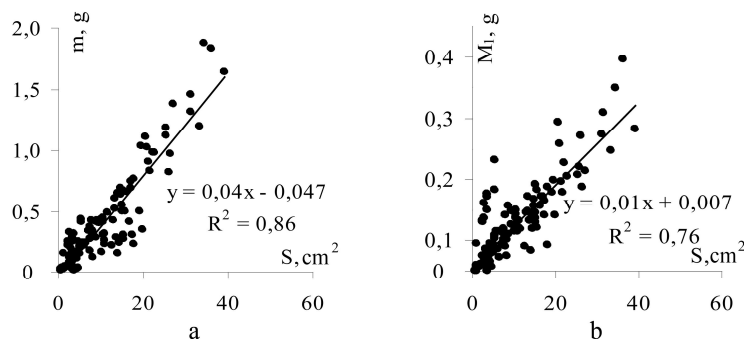


Рис. 1. Зависимость веса розеточного листа видов рода *Campanula* L. от его площади (S): сырого листа (m) (a) и высушенной листовой пластинки (M_1) (b).

Fig. 1. Dependence of the weight of rosette leaf of *Campanula* L. species on its area (S): wet leaf (m) (a) and dried leaf plate (M_1) (b).

Вес высушенного розеточного листа (m_1) возрастает при увеличении диаметра черешка (dp) (рис. 2 а) и длины листа (L) (рис. 2 б). При увеличении диаметра черешка возрастает его гидравлическая проводимость, следовательно, эффективность фотосинтеза и образования пластических веществ.

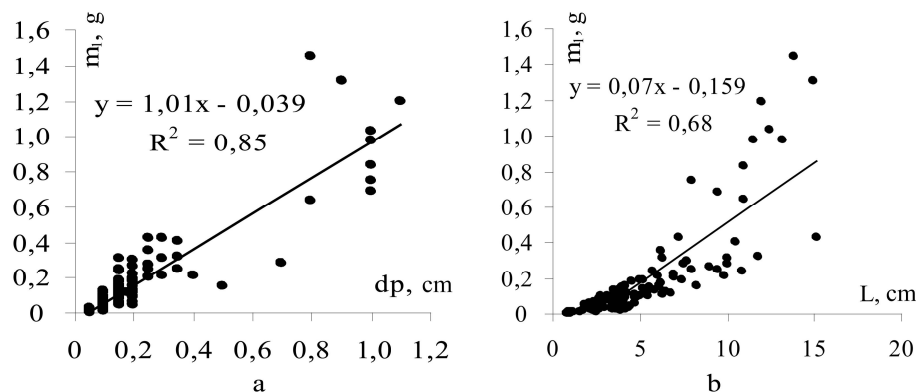


Рис. 2. Зависимость веса высушенного розеточного листа (m_1) видов рода *Campanula* L. от диаметра черешка (dp) (а) и длины листа (L) (б).

Fig. 2. Dependence of the weight of dried rosette leaf (m_1) *Campanula* L. species on the petiole diameter (dp) (a) and the leaf length (L) (b).

Ширина розеточного листа (n) прямо связана с длиной черешка (Lp) (рис. 3 а), отношение веса сырой листовой пластинки к ее площади (M/S) обратно с индексом листа (I_l) (рис. 3 б).

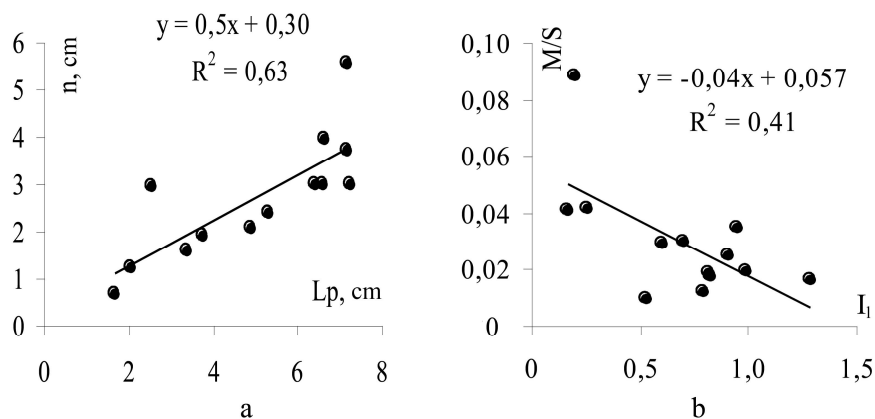


Рис. 3. Зависимость ширины розеточного листа (n) видов рода *Campanula* L. от длины черешка (Lp) (а); отношения веса сырой листовой пластинки к ее площади (M/S) от индекса листа (I_l) (б). Каждая точка – среднее значение параметров листа видов.

Fig. 3. Dependence of the width of rosette leaf (n) of *Campanula* L. species on the petiole length (Lp) (a); the ratio of the weight of wet leaf to its area (M/S) on the leaf index (I_l) (b). Each point – the average value of the leaf parameters of species.

Успешность интродукции видов разных групп в степной зоне Украины возрастает при уменьшении площади и массы сырого розеточного листа, увеличении его m_1/S , M_1/S и m_1/m (рис. 4).

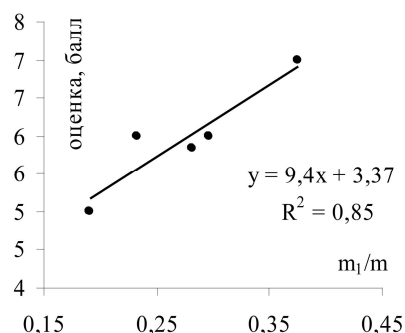


Рис. 4. Зависимость успешности интродукции видов рода *Campanula* L. в степной зоне Украины от отношения веса высушенного розеточного листа к сырому (m_1/m). Каждая точка – среднее значение параметров листа групп видов.

Fig. 4. Dependence of the success of the introduction of *Campanula* L. species in the Ukraine steppe on the ratio of the weight of the dried rosette leaf to wet (m_1/m). Each point – the average value of the leaf parameters of the groups of species.

Теснота связи веса сырого стеблевого листа с его площадью выше по сравнению с высушенным (рис. 5 а-б). Вес стеблевого листа возрастает при увеличении его ширины (рис. 5 с-д).

Удельная площадь розеточного листа (SLA) разных групп видов отрицательно связана с весом высушенного листа (-0,93), диаметром черешка (dp) (-0,71), длиной листа (L) (-0,93), отношениями M/S (-0,89) и M_1/S (-0,81), положительно с индексом листа (I_l) (0,71).

Удельная площадь стеблевого листа (SLA) отрицательно связана с отношением веса высушенного листа к его площади (m_1/S) (рис. 6 а), с оценкой успешности интродукции видов (рис. 6 б), положительно с весом высушенного листа (m_1) (0,72) и его длиной (L) (0,81). Отношение веса свежего стеблевого листа к его площади (m/S) обратно связано с длиной листа (L) (-0,95).

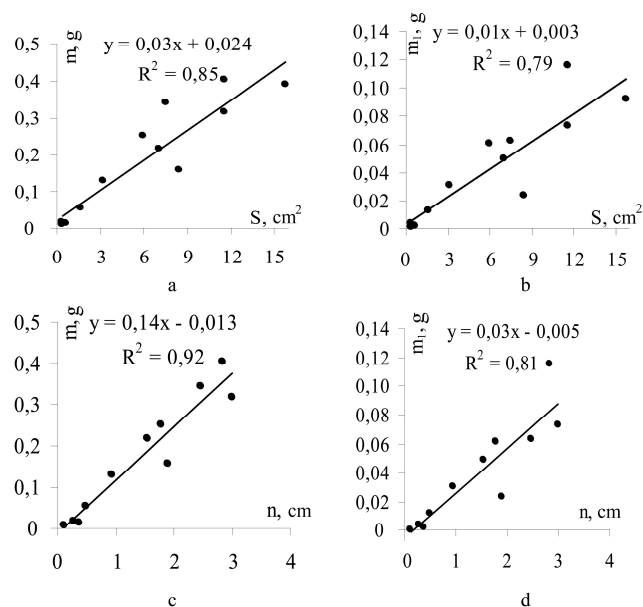


Рис. 5. Зависимость веса стеблевого листа видов рода *Campanula* L. от его площади (S) (а – б) и ширины (n) (с – д): m – вес сырого листа, m_1 – вес высушенного листа. Каждая точка – среднее значение параметров листа видов.

Fig. 5. Dependence of the weight of cauline leaf *Campanula* L. species on the its area (S) (a - b) and width (n) (c - d): m – weight of wet leaf, m_1 - weight of dried leaf. Each point - the average value of the leaf parameters of species.

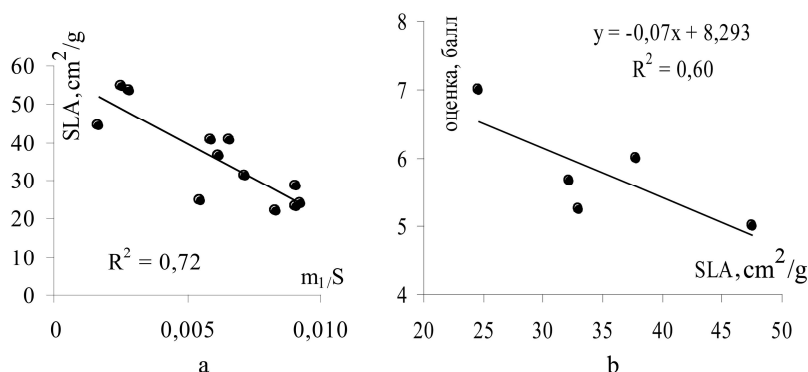


Рис. 6. Зависимость удельной площади стеблевого листа (SLA) видов рода *Campanula* L. от отношения веса высушенного листа к его площади (m_1/S) (а) (каждая точка – среднее значение параметров листа видов); успешности интродукции видов в степной зоне Украины от удельной площади листа (SLA) (б) (каждая точка – среднее значение параметров листа групп видов).

Fig. 6. Dependence of specific area of cauline leaf (SLA) *Campanula* L. species on the ratio of the weight of dried leaf to its area (m_1/S) (a) (each point – the average value of the leaf parameters of species); the success of the introduction of species in the Ukraine steppe on the specific leaf area (SLA) (b) (each point – the average value of the leaf parameters of the groups of species).

IV. СВЯЗЬ ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ЛИСТА ВИДОВ С КЛИМАТИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ МЕСТ ИХ ЕСТЕСТВЕННОГО ПРОИЗРАСТАНИЯ.

Длина черешка (L_p) (рис. 7) и ширина (n) розеточного листа видов рода *Campanula* возрастает при увеличении длительности безморозного периода и температуры самого теплого месяца в местах естественного произрастания видов.

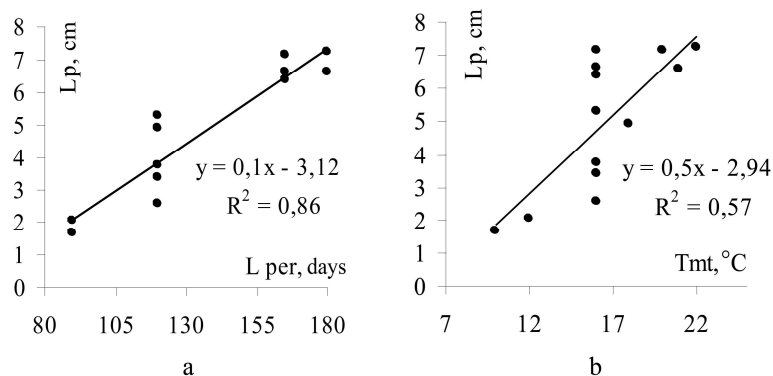


Рис. 7. Зависимость длины черешка листа (L_p) видов рода *Campanula* L. от климатических факторов в местах их естественного произрастания: длительности безморозного периода ($L\ per$) (а) и температуры самого теплого месяца (Tmt) (б). Каждая точка – среднее значение параметров листа видов.

Fig. 7. Dependence of the petiole length (L_p) of *Campanula* L. species on climatic factors in their natural habitat: the frost-free period length ($L\ per$) (a) and the temperature of the warmest month (Tmt) (b). Each point represents the average value of the leaf parameters of species.

Индекс розеточного листа (I_1) видов прямо связан с годовым испарением (I_s) (0,61) в местах их естественного произрастания. Удельная площадь розеточного листа (SLA) отрицательно связана с испарением (I_s) (-0,74), длительностью сухого периода ($Lper$) (-0,70), периода с температурой выше 5°C ($Lper > 5^\circ C$) (-0,72), положительно с коэффициентом увлажнения (Ky) (0,69).

Ширина (рис. 8 а) и индекс стеблевого листа увеличивается у видов при возрастании температуры самого теплого месяца (Tmt , $^\circ C$). Вес стеблевого листа возрастает у видов из регионов с более высокой длительностью безморозного периода

(рис. 8 б-с). Длительность безморозного периода, в свою очередь, прямо связана со средней температурой самого теплого месяца.

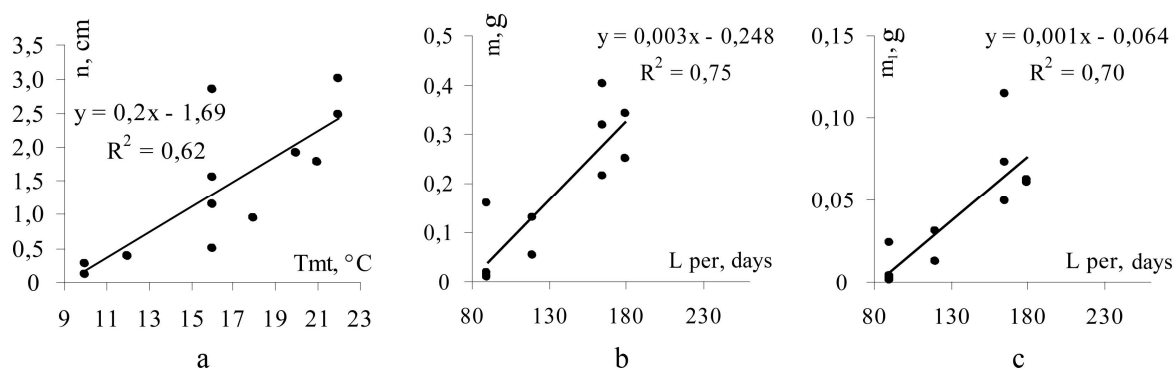


Рис. 8. Зависимость некоторых параметров стеблевого листа от климатических факторов в местах естественного произрастания видов рода *Campanula* L.: ширины листа (n) от средней температуры самого теплого месяца (T_{mt}) (а); веса сырого (m) (б) и высушенного (m_1) (с) листа от длительности безморозного периода (L_{per}). Каждая точка – среднее значение параметров листа видов.

Fig. 8. Dependence of some parameters of cauline leaf on climatic factors in the natural habitat of the *Campanula* L. species: leaf width (n) on the average temperature of the warmest month (T_{mt}) (а); weight of wet leaf (m) (б), and dried leaf (m_1) (с) on the length of the frost-free period (L_{per}). Each point - the average value of the leaf parameters of species.

Удельная площадь стеблевого листа (SLA) положительно связана с количеством годовых осадков в местах естественного произрастания видов (O_s) (0,61) и разницей осадков и испарения ($O_s - I_s$) (0,62), отрицательно с успешностью интродукции видов (-0,66), о чем говорилось выше. На основании этого можно сделать вывод о том, что низкие значения SLA наблюдаются у видов из более засушливых теплых регионов, с высоким испарением осадков. Этим подтверждается важная роль эколого-биологических предпосылок успешной адаптации видов к новым условиям среды.

V. Связь эколого-морфологических параметров листа групп видов с климатическими факторами мест их естественного произрастания.

Анализ связи параметров розеточного листа групп видов рода *Campanula* с климатическими факторами мест естественного произрастания видов показал, что вес сырого листа увеличивается при возрастании осадков (табл. 2). Диаметр черешка (dp) и отношение dp/L_p больше у видов из регионов с большей вариацией осадков. Ширина розеточного листа возрастает у видов из более теплых регионов. Отношения m/S , m_1/S и M_1/S больше у видов из регионов с большей вариацией годового испарения, m_1/S и M_1/S у видов из регионов с большей длительностью периодов с температурой выше 5 и 10°C в местах естественного произрастания видов. Удельная площадь розеточного листа (SLA) меньше у групп видов из регионов с большей длительностью сухого периода (-0,60), с меньшей длительностью безморозного периода (0,70) и разницей осадков и испарения (0,79). Отношение m_1/m розеточных листьев выше у видов из регионов с высокой вариацией испарения (0,87) и разности годовых осадков и испарения (0,85).

Вес стеблевого листа возрастает у групп видов из регионов с высокой испаряемостью. Вес сырого листа выше у видов из регионов с большей суммой температур выше 10°C, высушенного – из регионов с большей испаряемостью (табл. 3). Ширина стеблевого листа возрастает у видов из более теплых регионов. Длина и площадь стеблевого листа больше у видов из регионов с большим количеством годовых осадков и испарения. Индекс стеблевого листа (I_l) выше у групп видов из более теплых регионов. Удельная площадь листа (SLA) групп видов уменьшается у видов из регионов с меньшим количеством осадков (0,85).

Таблица 2

Результаты регрессионного анализа зависимости параметров розеточного листа групп видов рода *Campanula* L. от климатических факторов в местах их естественного обитания

Table 2

Results of regression analysis of dependence parameters of rosette leaf groups of *Campanula* L. species on climatic factors in their natural habitat

| Зависимость | Параметры уравнения | | Коэффициент детерминации, R ² |
|---------------------------------|------------------------|-------------------|--|
| | угловой коэффициент, a | свободный член, b | |
| dp (Var Os) | 0,0003 | -0,31 | 0,98 |
| dp/Lp (Var Os) | 0,0002 | -0,18 | 0,86 |
| n ($\sum t$) | 0,001 | 0,66 | 0,85 |
| n (Lper > 15°C) | 0,016 | 0,65 | 0,81 |
| m (Os) | 0,0003 | -0,06 | 0,93 |
| m/S (Var Is) | 7*10 ⁻⁵ | -0,023 | 0,93 |
| m ₁ /S (Var Is) | 3*10 ⁻⁵ | -0,016 | 0,96 |
| M ₁ /S (Var Is) | 3*10 ⁻⁵ | -0,016 | 0,88 |
| m ₁ /S (Lper > 5°C) | 0,0002 | -0,036 | 0,82 |
| m ₁ /S (Lper > 10°C) | 0,0002 | -0,034 | 0,90 |
| M ₁ /S (Lper > 5°C) | 0,0002 | -0,038 | 0,84 |
| M ₁ /S (Lper > 10°C) | 0,0002 | -0,033 | 0,80 |

Примечание: * – dp – диаметр черешка листа, см, n – ширина листа, см, m – вес сырого листа, г, m/S – отношение веса сырого листа к его площади, m₁/S – отношение веса высушенного листа к площади, M₁/S – отношение высушенной листовой пластинки к площади; Os – количество годовых осадков, мм, Var Os – вариация годовых осадков, $\sum t$ – сумма температур за период больше 10°C, Lper > 5°C – длительность периода больше 5°C, дни, Lper > 10°C – больше 10°C, дни, Lper > 15°C – больше 15°C, дни.

Note: * – dp – petiole diameter, cm, n – leaf width, cm, m – weight of wet leaf, g, m/S – ratio weight of wet leaf to its area, m₁/S – ratio weight of dried leaf leaf to its area, M₁/S – ratio weight of dried plate to its area; Os – annual precipitation, mm, Var Os – variation of annual precipitation, $\sum t$ – the sum of temperatures over a period more 10°C, °C, Lper > 5°C – duration period more 5°C, days, Lper > 10°C – more 10°C, days, Lper>15°C – more 15°C, days.

Таблица 3

Результаты регрессионного анализа зависимости параметров стеблевого листа групп видов рода *Campanula* L. от климатических факторов в их естественных местообитаниях

Table 3

Results of regression analysis of dependence parameters of cauline leaf groups of *Campanula* L. species on climatic factors in their natural habitat

| Зависимость | Параметры уравнения | | Коэффициент детерминации, R ² |
|---------------------|------------------------|-------------------|--|
| | угловой коэффициент, a | свободный член, b | |
| m (Is) | 0,0001 | 0,031 | 0,62 |
| m ($\sum t$) | 4*10 ⁻⁵ | 0,073 | 0,64 |
| m (Lper > 15°C) | 0,001 | 0,090 | 0,48 |
| m ₁ (Is) | 2*10 ⁻⁵ | 0,020 | 0,57 |
| n ($\sum t$) | 0,0005 | -0,23 | 0,86 |
| n (Tmt) | 0,12 | -0,74 | 0,59 |
| n (Lper > 15°C) | 0,012 | -0,12 | 0,75 |
| L (Os) | 0,002 | 2,81 | 0,85 |
| L (Is) | 0,002 | 2,98 | 0,53 |
| S (Os) | 0,005 | 0,58 | 0,53 |
| S (Is) | 0,006 | -1,62 | 0,75 |

Примечание: * – m – вес сырого листа, г, m₁ – вес высушенного листа, г, n – ширина листа, см, L – длина листа, см, S – площадь листа, см²; Os – количество годовых осадков, мм, Is – количество годового испарения, мм, $\sum t$ – сумма температур за период больше 10°C, °C, Lper > 15°C – длительность периода больше 15°C, дни.

Note: * – m – weight of wet leaf, g, m₁ – weight of dried leaf, g, n – leaf width, cm, L – leaf length, cm, S – leaf area, cm²; Os – annual precipitation, mm, Is – annual evaporation, mm, $\sum t$ – the sum of temperatures over a period more 10°C, °C, Lper> 15°C – duration period more 15°C, days.

Успешность интродукции видов рода *Campanula* в степной зоне Украины увеличивается при уменьшении количества годовых осадков (0,89) в местах их естественного произрастания. Средние значения степени адаптации выше у видов из регионов с большей вариацией испаряемости (0,80), разницы годовых осадков и испаряемости (рис. 9 а), длительности периода выше 10 °С (0,90). Показатель m_1/m стеблевого листа возрастает при уменьшении разницы годовых осадков и испарения (Os-Is) (рис. 9 б) и увеличении длительности засушливого периода в местах естественного произрастания видов (0,85).

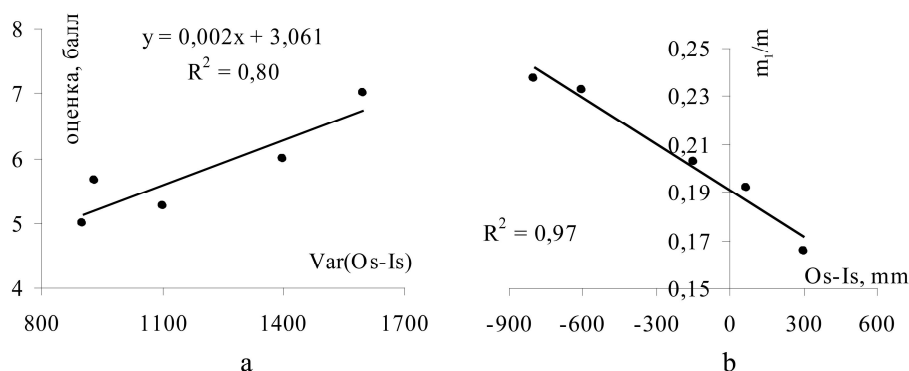


Рис. 9. Зависимость успешности интродукции видов рода *Campanula* L. разных эколого-ценотических групп в степной зоне Украины от вариации разницы годовых осадков и испарения в местах естественного произрастания видов (Var (Os-Is)) (а); отношения веса высушенного стеблевого листа к сырому (m_1/m) от разницы годовых осадков и испарения (Os-Is) (б). Каждая точка – среднее значение параметров листа групп видов

Fig. 9. Dependence of the success of the introduction of *Campanula* L. species of the different eco-cenosis groups in Ukraine steppe on the variation of the difference of annual precipitation and evaporation in the natural habitat (Var (Os-Is)) (a); ratio weight of dried cauline leaf to wet (m_1/m) on the difference of annual precipitation and evaporation (Os-Is) (b). Each point - the average value of the leaf parameters of the groups of species

Заключение

В сравнении с устойчивыми к условиям степной зоны видами (группа V) петрофиты среднегорного и субальпийского поясов (II), сильвопратанты (III) и сильванты (IV) отличаются меньшим диаметром черешка розеточного листа (dp), следовательно, меньшей его гидравлической проводимостью, но если петрофиты в условиях интродукции в весенний период накапливают, несмотря на это, большее количество воды в листе благодаря эффективной регуляции транспирации, сильванты – меньше. Петрофиты среднегорного и субальпийского поясов и сильвопратанты отличаются большей удельной площадью (SLA) стеблевого листа, сильванты – большей удельной площадью листьев разных формаций. Виды двух первых групп адаптированы к условиям интродукции благодаря высокой эффективности использования энергии фотосинтеза (PEUE) и высокому максимальному фотосинтезу (A_{max}) в летний период, сильванты в течение всего вегетационного периода. В условиях интродукции сильвопратанты по сравнению с альпийцами и сильвантами накапливают воды в розеточном листе больше, однако по сравнению с первыми эффективность ее использования (WUE) в весенний период ниже, со вторыми выше.

Устойчивые к условиям степной зоны виды (группа V) отличаются от видов других эколого-ценотических групп большим накоплением воды и сухого веса на единицу площади розеточного листа, высоким значением отношения m_1/m , меньшей удельной площадью листа разных формаций (SLA), следовательно, эти виды

отличаются высокой эффективностью использования воды (WUE) и большими затратами на строительство тканей листа (CC).

В условиях интродукции в летний период альпийцы в сравнении с петрофитами и сильвопратантами отличаются высокой эффективностью использования энергии фотосинтеза (PEUE); в весенний период в сравнении с первыми адаптируются к новым условиям существования путем изменений в эпидермально-устьичном комплексе, которые приводят к повышению эффективности использования воды (WUE), накапливаемой в листе.

Выявлено, что на функциональную морфологию листа видов рода *Campanula*, успешность их интродукции оказывают влияние климатические факторы мест их естественного произрастания, а не регионов интродукции, из которых были получены делектусные семена. Виды из более теплых мест обитания характеризуются более широкими листьями обеих формаций, длинными черешками розеточного листа, из регионов с большим количеством годовых осадков и испарения – большей длиной и площадью стеблевого листа. Большие значения диаметра черешка (d_p) и отношения d_p/L_p характерны для видов из регионов с высокой вариацией осадков. Виды рода *Campanula* из более увлажненных регионов отличаются большим весом розеточного листа, из теплых регионов с высокой испаряемостью – стеблевого.

Выявлено, что высокие показатели адаптации растений к засушливым условиям произрастания наблюдаются у видов из более засушливых теплых регионов с высоким испарением осадков. Успешность интродукции видов рода *Campanula* в степной зоне возрастает у растений из засушливых мест обитания, с высокой вариацией испарения, разницы осадков и испарения, длительности периода с температурой выше 10°C. Этим подтверждается важная роль эколого-биологических предпосылок успешности интродукции видов к новым условиям среды.

References

- AHROKLIMATICHESKII ATLAS MIRA (1972). M., L.: Hidrometeoizdat. 115 p. [АГРОКЛИМАТИЧЕСКИЙ АТЛАС МИРА (1972). М., Л.: Гидрометеоиздат. 115 с.]
- ALCITERE E.M., YILDIZ K. (2010). Taxonomy of *Campanula tomentosa* Lam. and *C. vardariana* Bocquet from Turkey. *Turk J. Bot.*, (34): 191-200.
- BRODRIBB T.J., JORDAN G.J., CARPENTER R.J. (2013). Unified changes in cell size permit coordinated leaf evolution. *New Phytologist*, (199): 559-570.
- ЕКОФЛОРА України (2000). Київ: Фітосоціоцентр. 1: 284 p. [ЕКОФЛОРА України. (2000). Київ: Фітосоціоцентр. 1: 284 с.]
- FRANKS P.J. BEERLING (2009). Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*. (106): 10343-10347.
- GALSTON A.W., DAVIS P.J., SATTER R.L. (1980). *The Life of the Green Plant*. 3rd ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.: 552 p.
- GOSTIN I.N. (2012). Analele Stiintifice ale Universitatii Al. I. Cuza Iasi S. *Biologii vegetala*, **58**: (2): 47-50.
- GUPTA B. (1961). Correlation of tissues in leaves II. Absolute stomatal numbers. *Annals of Botany*, (25): 71-77.
- GYORGY E. (2009). Anatomic adaptive strategies of some Cormophytes with individuals growing in light and shaden conditions. *Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj-Napoca*, **37**: (2): 33-39.
- HUI F., GUIXIANG Y., TE C., LEYI N., MENG ZH., SHENGRUI W. (2012). An alternative mechanism for shade adaptation: implication of allometric responses of three submersed macrophytes to water depth. *Ecol. Res.*, (27): 1087-1094.
- KROKHMAL I. (2013). Functional anatomy of leaf *Campanula alliariifolia* Willd. *Not. Bot. Horti Agrobot.*, **41**: (2): 388-395.
- KROKHMAL I.I. (2014). *Chernomors'k. bot. z.*, **10** (2): 167-178. [КРОХМАЛЬ И.И. (2014). Анатомо-физиологические особенности листа *Campanula glomerata* L. *Черноморск. бот. ж.*, **10** (2): 167-178]
- LAMMERS T.G. (2007). World checklist and bibliography of Campanulaceae. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens. Kew: 675 p.
- NETSVETOV M.V. (2012). Influence of wind onto the structure and biomechanics of leaves *Corylus colurna* (Betulaceae). *Bot. magazine*, **97**: (2): 160-173.
- NIKLAS K.I. (1994). *Plant allometry: the scaling of form and process*. University of Chicago Press, Chicago.

- NIKOLAJEVSKAJA E.V. (1990). *Vest. LGU*, **3, 4** (24): 33-34. [НИКОЛАЕВСКАЯ Е.В. (1990). Изменчивость морфолого-анатомических признаков строения листа разных экотипов *Trifolium repens* L. в связи с вертикальной зональностью. *Вест. ЛГУ*, **3, 4** (24): 33-34]
- OSUNKOYA O.O., BOYNE R., SCHARASCHKIN T. (2014). Coordination and plasticity in leaf anatomical traits of invasive and native vine species. *Am. J. Bot.*, **101** (9): 1423-1436.
- POORTER H., REMKES C. (1990). Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*, (83): 553-559.
- ROSADO B.H.P., HOLDER C.D. (2013). The significance of leaf water repellency in ecohydrological research: A review. *Ecohydrology*, (6): 150-161.
- ROY B.A., STANTON M.L., EPPLEY S.M. (1999). Effects of environmental stress on leaf hair density and consequences for selection. *Journal of Evolutionary Biology*, (12): 1089-103.
- SACK L., COWAN P.D., JAİKUMAR N., HOLBROOK N.M. (2003). The 'hydrology' of leaves: Co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell & Environment*, (26): 1343-1356.
- SCHEEPENS J.F., FREY E.S., STOCKLIN J. (2010). Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread Alpine plant after transplantation to different altitudes. *Oecologia*, (164): 141-150.
- SCHMIDT R. (2014). Leaf structures affect predatory mites (Acari: Phytoseiidae) and biological control: A review. *Experimental & Applied Acarology*, (62): 1-17.
- SHIPLEY B. (2002). Trade-offs between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: relationship with daily irradiance. *Functional Ecology*, **16**: (5): 682-689.
- SHIPLEY B. (2006). Net assimilation rate, specific leaf area and leaf mass ratio: which is most closely correlated with relative growth rate? A meta-analysis. *Functional Ecology*, **20**: (4): 565-574.
- SHIPLEY B., VILE D., GAMIER E., WRIGHT I.J., POORTER H. (2005). Functional linkages between leaf traits and net photosynthetic rate: reconciling empirical and mechanistic models. *Functional Ecology*, **19**: (4): 602-615.
- TSIALTAS J.T., KASSIOUMI M., VERESOGLOU D.S. (2002). Leaf Construction Cost of the Most Abundant Species in an Upland Grassland Area of Northern Greece. *Russian Journal of Plant Physiology*, **49**: (3): 360-363.
- VENDRAMINI F., DIAZ S., GURVICH D.E., WILSON P.J., THOMPSON K., HODGSON J.G. (2002). Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, **154**: (1): 147-157.
- ВИКТОРОВ В.П. (2005). Колокольчики (род *Campanula* L.) России и сопредельных стран. М. 320 с. [ВИКТОРОВ В.П. (2005). Колокольчики (род *Campanula* L.) России и сопредельных стран. М.: 320 с.]
- WRIGHT I.J., REICH P.B., WESTOBY M., ACKERLY D.D., BARUSH Z., BONGERS F., CAVENDER-BARES J. et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, (428): 821-827.
- ZHONGQIANG L., DAN Y. (2009). Factors affecting leaf morphology: a case study of *Ranunculus natans* C.A. Mey. (Ranunculaceae) in the arid zone of northwest China. *Ecol. Res.*, (24): 1323-1333.

Рекомендує до друку
Р.П. Мельник

Отримано 12.02.2015

Адрес автора:
И.И. Крохмаль
Институт эволюционной экологии
НАН Украины
ул. акад. Лебедева, 37
Киев 03143
Украина
e-mail: dies_iraе78@mail.ru

Author's address:
I.I. Krokhmal
Institute of Evolutionary Ecology
of the Nat. Acad. of Scien. of Ukraine
37, acad. Lebedev st.
Kiev 03143
Ukraine
e-mail: dies_iraе78@mail.ru