

И.И. Крохмаль

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ЛИСТА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *CAMPANULA* L.

Campanula L., морфологические особенности, водный обмен, лист, адаптация, климатические условия, места естественного произрастания, пункт интродукции

Введение

Морфолого-физиологические особенности листа растений свидетельствуют о характере его функционирования. При изменении условий обитания растений происходит изменение этих параметров. Исследование функциональной морфологии листа видов растений в условиях пункта интродукции позволяет выяснить уровень их адаптации, обосновать научные основы их выращивания и размножения для включения в ассортимент для зеленого строительства в условиях юго-востока Украины.

Многие виды рода *Campanula* L. (колокольчик) являются редкими и нуждаются в охране. Поэтому сохранение в условиях *ex situ* генофондов этих видов в пунктах интродукции для возможности осуществления последующей реинтродукции растений в природные экотопы довольно актуально. К тому же большинство видов этого рода являются декоративными, некоторые уже давно введены в культуру и используются в цветоводстве [9].

Представители рода *Campanula* распространены исключительно в северном полушарии, преимущественно на Кавказе, в Юго-Западной Азии, горах Западной Европы. Встречаются в самых разнообразных местообитаниях: в лесах, на лугах, в степях, на скалах и осыпях. Произрастают на равнине и во всех горных поясах: от предгорного до альпийского [2]. Представители этого рода на большей части своего ареала представлены небольшим количеством видов и занимают второстепенное положение во флористическом спектре. В горах Средней и Центральной Европы и, особенно, в восточной части Средиземноморья, Юго-Западной Азии и на Кавказе их численность значительно увеличивается [3].

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 не выражена. Принято различать листья, находящиеся на удлиненной части побега и его укороченной части (розеточные). Некоторые виды (*C. latifolia* M. Bieb., *C. alliarifolia* Willd.) имеют черешковые листья, за исключением самых верхних (в соцветии). У других представителей рода (*C. persicifolia*) листья сидячие. Размеры листовых пластинок и длина черешка обычно постепенно уменьшаются к верхушке побега. Листовые пластинки у видов рода *Campanula* разнообразны по размеру, форме, краю, опушению. В условиях интродукции на юго-востоке Украины розеточные листья видов рода *Campanula* формируются весной, стеблевые – в первой половине лета. В конце лета – начале осени происходит осеннее отрастание розеточных листьев новой генерации.

В последние годы изучение морфолого-анатомических особенностей листа видов рода *Campanula* проводят с целью уточнения систематики видов [4, 11] и выяснения механизмов адаптации растений к различным условиям обитания [13, 14].

Цель и задачи исследований

Цель работы – выявление особенностей функциональной морфологии листа видов рода *Campanula*. Задачи исследования: 1) выявление морфологических особенностей листа; 2) сравнение этих особенностей в пункте интродукции и местах естественного произрастания; 3) анализ связи морфологических параметров листа различных видов с агроклиматическими показателями мест их естественного произрастания.

Объекты и методика исследований

Изучали морфологические особенности, водный баланс листьев 19 видов рода *Campanula* при интродукции в Донецком ботаническом саду НАН Украины (ДБС): *Campanula rapunculoides* L., *C. glomerata* L., *C. persicifolia* L., *C. rapunculus* L., *C. rotundifolia* L., *C. cephalotes* Nakai, *C. trachelium* L., *C. punctata* Lam., *C. justiniana* Witasek., *C. grossekii* Heuff., *C. hofmanii* (Pant.) Greuter et Burdet, *C. portenschlagiana* Roem. et Schult., *C. latifolia* M. Bieb., *C. sarmatica* Ker Gawl., *C. longistyla* Fomin, *C. autraniana* Albov, *C. kemulariae* Fomin, *C. alliarifolia* Willd., *C. alata* Desf. В естественных местах произрастания изучали 4 вида: *Campanula rapunculoides* L., *C. alliarifolia* Willd., *C. pyramidalis* L., *C. sibirica* L. Происхождение исследованных образцов видов, интродуцированных в ДБС, представлено в таблице 1. Исходным материалом их мобилизации послужили семена, полученные по делектусному обмену. Эколого-ценотическая приуроченность видов, изученных в пункте интродукции, и агроклиматические показатели географических районов их распространения [1] приведены в таблице 2.

Таблица 1. Происхождение образцов, ареал видов рода *Campanula* L., интродуцированных в Донецком ботаническом саду НАН Украины

Вид	Интродукционный центр, дата получения семенного материала	Общее распространение
<i>C. rapunculoides</i>	Мюнхен, 2006	Средняя Европа, юг Скандинавии, Восточная Европа, кроме крайнего севера, Предкавказье
<i>C. glomerata</i>	Ставрополь, 1979	Европейская часть России, кроме Арктики, Западная и Восточная Сибирь, Средняя Азия, кроме юга; Западная Европа
<i>C. persicifolia</i>	Эссен, 2006	Восточная Европа, кроме севера; Западная Европа, кроме севера и юга; Предкавказье
<i>C. rapunculus</i>	Германия, 2010	Европа, Предкавказье
<i>C. rotundifolia</i>	Варшава, 2007	Европейская часть России, Сибирь, Скандинавия, Средняя и Атлантическая Европа
<i>C. cephalotes</i>	–	Дальний Восток
<i>C. trachelium</i>	Франция, 2006	Восточная Европа, Алтай, Западная Европа, Северная Африка
<i>C. punctata</i>	Якутск, 2007	Даурия, Дальний Восток, кроме крайнего севера и востока; Корея, Япония, северо-восточный Китай
<i>C. justiniana</i>	Йена, Германия 2010	Балканы
<i>C. grossekii</i>	Германия, 2010	Юго-Восточная Европа: Болгария, Румыния, Сербия
<i>C. hofmanii</i>	Берлин, Германия, 2010	Балканы
<i>C. portenschlagiana</i>	Аматоры, 2009	Балканы
<i>C. latifolia</i>	Швейцария, 2006	Европейская часть России, кроме севера, Кавказ, Алтай; Западная Европа, кроме севера, Малая Азия, западные Гималаи
<i>C. sarmatica</i>	Германия, 2006	Главный Кавказский хребет, преимущественно по северному склону
<i>C. longistyla</i>	“Kitano Seeds”, Киев, 2010	Кавказ
<i>C. autraniana</i>	Бельгия, 2010	Западный Кавказ
<i>C. kemulariae</i>	Лейпциг, 2008	Кавказ
<i>C. alliarifolia</i>	Копенгаген, Дания, 2010	Горы Западного и Восточного Предкавказья, Западного, Восточного и Южного Закавказья, Балканы, Малая Азия
<i>C. alata</i>	Падуя, Италия, 2010	Пиренейский полуостров и Северная Африка

Таблица 2. Эколого-ценотическая приуроченность видов рода *Campanula* L. и агроклиматические показатели географических районов их распространения

Эколого-ценотическая приуроченность	Вид	Агроклиматические показатели в географических районах распространения видов *								
		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
Опушки, кустарники (группа I)	<i>Campanula rapunculoides</i>	300	700	0,43	-100	2500	19	120	180	90
Лесные поляны, кустарники, луга (группа II)	<i>C. glomerata</i>	300	600	0,50	-100	2000	20	120	180	105
	<i>C. persicifolia</i>	300	725	0,41	-300	2000	20	120	180	105
	<i>C. rapunculus</i>	625	700	0,89	200	2750	18	165	195	135
	<i>C. rotundifolia</i>	625	600	1,04	300	1750	18	135	165	105
Степи, луга, светлые леса, заросли кустарников (группа III)	<i>C. cephalotes</i>	750	500	1,50	300	2000	15	90	105	75
Равнинные леса (группа IV)	<i>C. trachelium</i>	300	950	0,32	-400	3750	22	180	228	150
	<i>C. punctata</i>	1250	600	2,08	800	3000	18	165	180	150
Горные леса (группа V)	<i>C. justiniana</i>	750	900	0,83	-300	2750	18	165	240	120
	<i>C. grossekii</i>	750	900	0,83	-300	2500	19	180	240	135
	<i>C. hofmanii</i>	750	900	0,83	-300	2500	18	165	240	120
	<i>C. portenschlagiana</i>	750	900	0,83	-300	2500	18	165	240	120
Леса, долины рек, субальпийское высокоотравье (группа VI)	<i>C. latifolia</i>	1250	675	1,85	-100	2500	20	165	243	180
Леса, субальпийские луга (группа VII)	<i>C. sarmatica</i>	1500	550	2,73	950	2500	14	90	90	90
	<i>C. longistyla</i>	1750	550	3,18	1200	2500	14	90	90	90
	<i>C. autraniana</i>	1500	550	2,73	950	2500	14	90	90	90
	<i>C. kemulariae</i>	1500	550	2,73	950	2500	14	90	90	90
	<i>C. alliarifolia</i>	750	1025	0,73	-300	3500	20	150	180	150
Луга (VIII)	<i>C. alata</i>	375	1250	0,30	-500	4500	22	240	318	180
Агроклиматические показатели в пункте интродукции видов – на юго-востоке Украины										
		375	1625	0,23	-300	3500	20	150	210	150

* П р и м е ч а н и я. Приведены средние значения Os – количество годовых осадков, мм; Is – количество годового испарения, мм; Ky – коэффициент увлажнения (Os/Is); (Os – Is) – разница годовых осадков и испарения, мм; $\sum t$ – сумма температур за период выше 10°C; Tmt – температура воздуха самого теплого месяца, °C; Lper > 10°C – длительность периода с температурой выше 10°C, дни; Lper > 5°C – длительность периода выше 5°C, дни; Lper > 15°C – длительность периода выше 15°C, дни

На рисунке 1 представлены климатограммы пункта интродукции и регионов, из которых взяты для исследования растения (естественные места произрастания). Растения *Campanula rapunculoides*, *C. alliarifolia* были собраны в г. Сочи (Россия), лес (каменистые места, река Хоста); *C. pyramidalis* – на скалистых обнажениях в горах на высоте 1400 м над уровнем моря в Дубровнике (Хорватия); *C. sibirica* L. – в окрестностях Бахчисарая (Крым, Украина). *C. pyramidalis* и *C. sibirica* L. не входят в состав коллекции лаборатории цветоводства ДБС. Исследования интродуцированных растений проводили в течение двух лет, из естественных мест произрастаний – одного года. Было исследовано от 20 до 50 растений каждого вида.

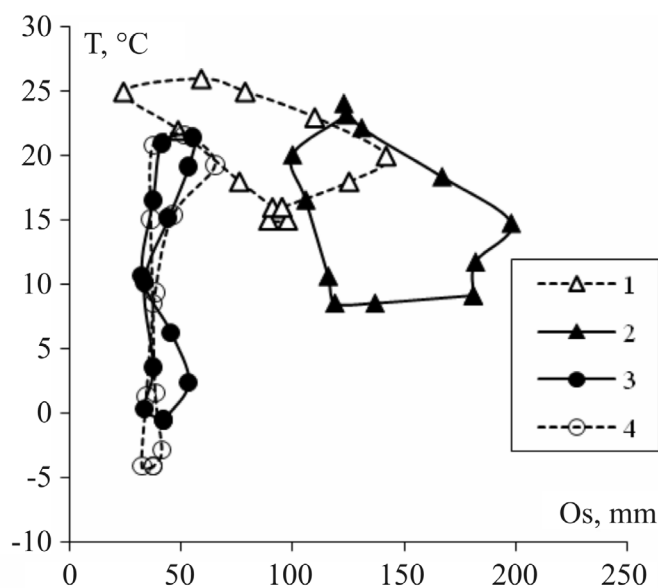


Рис. 1. Климатограммы пунктов отбора растений в местах естественного произрастания и пункта интродукции:
 1 – Дубровник (Хорватия);
 2 – Сочи (Россия);
 3 – Бахчисарай (Крым);
 4 – Донецк (Украина)

Определяли размер, форму, край листовой пластинки, форму верхушки и основания, опушение, длину (L_p) и диаметр (d_p) черешка, площадь листовой пластинки (S), вес свежего (m), сухого листа (m_2) и вес сухой и свежей листовой пластинки (M , M_2 соответственно). Вычислены следующие коэффициенты: индекс листа (I_l); отношение веса свежего листа к его площади (m/S); отношение веса сухого листа к его площади (m_2/S); отношение веса сухого листа к весу свежего (m_2/m); отношение диаметра черешка к его длине (d_p/L_p); отношение веса свежего листа к длине черешка листа (m/L_p); отношение площади листовой пластинки к длине черешка (S/L_p). Описание морфологических признаков листа проведено с использованием общепринятых классификаций [5]. Систематика видов рода *Campanula* приведена согласно T.G. Lammers [15].

Результаты исследований и их обсуждение

I. Морфология и аллометрия.

В результате комплексного интродукционного исследования определено, что видами с высокой степенью адаптации к условиям пункта интродукции являются *Campanula rapunculoides* (группа I), *C. glomerata*, *C. persicifolia* (группа II), *C. trachelium* (группа IV), *C. portenschlagiana* (группа V), *C. sarmatica*, *C. kemulariae*, *C. alliarifolia* (группа VII), из которых четыре первых вида состоят в списке сосудистых растений юго-востока Украины [7].

Морфологические особенности листа разных формаций видов рода *Campanula* в пункте интродукции приведены в таблице 3. Листья некоторых видов – *C. persicifolia*, *C. rapunculus*, *C. rotundifolia* (группа II), *C. portenschlagiana* (V), *C. longistyla* (VII), *C. alata* (VIII) не опушены, остальные исследованные виды имеют жесткое или мягкое, густое или редкое опушение на нижней или обеих сторонах листа. В морфологии растений не существует единого мнения о функциональном значении опушения. 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 [12]. По мнению некоторых исследователей [6, 8], густое опушение, толстая кутикула и восковой налет при открытых устьицах не снижают общей интенсивности транспирации, а удерживают влагу лишь при закрытых устьицах. Проведенные исследования листа с использованием электронной микроскопии I. Gostin [13] показали наличие на поверхности фотосинтезирующего органа у некоторых видов рода *Campanula* гидатод. Они способствуют понижению давления, препятствуя скоплению воды на поверхности листа и возникновению ожогов его тканей в условиях повышенной инсоляции.

Таблица 3. Морфологическая характеристика листьев видов рода *Satrapalia* L., интродуцированных в Донецком ботаническом саду НАН Украины

Вид	Розеточный лист					Стеблевой лист				
	форма листовой пластинки	край листовой пластинки	основание листовой пластинки	верхушка листовой пластинки	опушение	форма листовой пластинки	край листовой пластинки	основание листовой пластинки	верхушка листовой пластинки	опушение
<i>Satrapalia rapunculoides</i>	яйцевидная	пильчатый	сердцевидное	тупая	жесткое с нижней стороны	яйцевидная / узкойцевидная	пильчатый	клиновидное	острая	жесткое с обеих сторон
<i>S. glomerata</i>	эллиптическая	пильчатый / городчатый	неравнобокое	острая	жесткое с обеих сторон	ланцетная / продолговатая	городчатый	клиновидное	заостренная	жесткое с обеих сторон
<i>S. persicifolia</i>	лопастчатая	слегка городчатый	клиновидное	острая / округлая	отсутст- вует	линейная / узкойцевидная	цельный	срезанное / округлое	острая	отсут- ствует
<i>S. rapuncululus</i>	узкойцевид- ная	пильчатый	клиновидное	заостренная	отсутст- вует	линейная	цельный	срезанное	острая	отсут- ствует
<i>S. rotundifolia</i>	округлая	цельный	сердцевидное	тупая	отсутст- вует	линейная / ланцетная	цельный	клиновидное	острая	отсут- ствует
<i>S. cephalotes</i>	яйцевидная / узкойцевид- ная	зубчатый	сердцевидное	острая	мелкое с нижней стороны	узкойцевидная	пильчатый	клиновидное	острая	мелкое с нижней стороны
<i>S. trachelium</i>	яйцевидная	двояко- пильчатый	сердцевидное	острая	жесткое с обеих сторон	яйцевидная / узкойцевидная	зубчатый	сердцевидное	острая	с обеих сторон
<i>S. punctata</i>	эллиптическая	городчатый	сердцевидное	округлая	жесткое с обеих сторон	узкойцевидная / ланцетная	пильчатый	клиновидное	острая	жесткое с нижней стороны
<i>S. justiniana</i>	яйцевидно- сердцевидная / сердцевидная	городчатый / пильчатый	сердцевидное	тупая / остроконеч- ная	мягкое с нижней стороны	широкойце- видная	зубчатый	клиновидное / усеченное	заостренная	мягкое с нижней стороны
<i>S. grossekii</i>	яйцевидная / яйцевидно- сердцевидная	двояко- пильчатый	усеченное	заостренная	жесткое с обеих сторон	узкойцевидная	пильчатый	клиновидное	острая	жесткое с обеих сторон

Вид	Розеточный лист						Стеблевой лист					
	форма листовой пластинки	край листовой пластинки	основание листовой пластинки	верхушка листовой пластинки	опушение	форма листовой пластинки	край листовой пластинки	основание листовой пластинки	верхушка листовой пластинки	опушение		
<i>C. hoffmanii</i>	лопастчатая	зубчатый	клиновидное	заостренная	жесткое с обеих сторон	лопастчатая	пильчатый	клиновидное	заостренная	жесткое с обеих сторон		
<i>C. portenschlagiana</i>	округлая	цельный	сердцевидное	тупая	отсут- ствует	линейная / шиловидная	цельный	срезанное	острая	отсут- ствует		
<i>C. latifolia</i>	яйцевидная / округлая	городчатый	сердцевидное	заостренная	отсут- ствует	яйцевидная	пильчатый	клиновидное	острая	отсут- ствует		
<i>C. sarmatica</i>	узкояйцевид- ная	пильчатый	клиновидное	острая	мягкое с обеих сторон	эллиптическая / узкояйцевидная	пильчатый	усеченное / клиновидное	заостренная	мягкое с нижней стороны		
<i>C. longispala</i>	округлая / ланцетная / обратнолан- цетная	цельный	клиновидное	тупая	отсут- ствует	эллиптическая / яйцевидная / узкояйцевид- ная	цельный	срезанное	заостренная	отсут- ствует		
<i>C. autraniana</i>	узкояйцевид- ная / продолговато- яйцевидная	пильчатый	клиновидное	острая	отсут- ствует	продолговато- яйцевидная	пильчатый	клиновидное	острая	отсут- ствует		
<i>C. ketulariae</i>	яйцевидная	двоякогород- чатый	усеченное	заостренная	жесткое с обеих сторон	узкояйцевидная	пильчатый	клиновидное	острая	жесткое с обеих сторон		
<i>C. alliarifolia</i>	яйцевидная / широкояйце- видная	городчатый	сердцевидное	заостренная	мягкое с обеих сторон	яйцевидная	городчатый	сердцевидное	заостренная	мягкое с обеих сторон		
<i>C. alata</i>	яйцевидная	пильчатый	клиновидное	заостренная	—	—	—	—	—	—		

Примечание. Знаком (—) отмечено отсутствие данных

Наибольший индекс (I_1) розеточного листа отмечен у *C. persicifolia*, наименьший – у *C. portenschlagiana*. Площадь розеточного листа (S) колебалась от 15,5 (*C. alliarifolia*) до 0,5 см² (*C. portenschlagiana*). Наибольшие значения веса свежего и сухого листа характерны для *C. alliarifolia*, наименьшие – для *C. portenschlagiana*, *C. rotundifolia*. Наибольший I_1 стеблевого листа характерен для *C. portenschlagiana*, наименьший – для *C. justiniana*. Площадь стеблевого листа (S) варьирует от 12,3 (*C. grossekii*) до 0,3 см² (*C. portenschlagiana*). Наибольший вес свежего листа отмечен у *C. kemulariae*, сухого – у *C. glomerata*, наименьшие значения этих показателей – у *C. portenschlagiana* и *C. rotundifolia*.

Необходимым условием нормальной жизнедеятельности растений является оптимальная насыщенность тканей листа водой. Содержание воды влияет на структуру протоплазмы, направленность ферментативного действия, интенсивность фотосинтеза, дыхания, роста и других процессов, поддержание оптимальной температуры растения. В период интенсивного протекания жизненных процессов на долю воды в листьях приходится 70–90 % их общей массы [8]. В процессе эволюции выработались оптимальные значения толщины (150–200 мкм) и массы (130–180 мг/см²) листовой пластинки, содержания воды (80–84 %) в ней, характерные для большинства видов и позволяющие максимально поглощать лучистую энергию [10]. В солнечный день температура листа может быть на 10 °C выше, чем окружающего воздуха. Из-за этой разности температур усиливается транспирация, так как воздух внутри листа насыщен влагой, а давление насыщенного пара с повышением температуры возрастает [12].

У большинства исследованных видов накопление веса на единицу площади свежего и сухого листа (m/S , m_2/S соответственно) различно у листьев разных формаций. Розеточные и стеблевые листья *C. trachelium*, *C. glomerata* отличаются по m_2/S ; *C. rapunculoides*, *C. punctata* – по m/S , причем накопление веса на единицу площади сухого листа (m_2/S) у этих двух видов одинаково. По нашему мнению, отличие m/S и m_2/S листьев разных формаций связано с особенностями их функционирования: формирование розеточных листьев происходит весной, отмирание – в первой половине лета, образование новой генерации – осенью; формирование и функционирование стеблевых листьев происходит в начале – середине лета, отмирание – в конце лета – начале осени. Таким образом, условия функционирования листьев разных формаций имеют определенные отличия, что находит отражение в их водном балансе. У видов лесов и субальпийских лугов Кавказа (*C. kemulariae*, *C. alliarifolia*), горных лесов Балкан (*C. justiniana*, *C. hofmanii*), видов лесных полян, кустарников, лугов (*C. persicifolia*, *C. rapunculus*, *C. rotundifolia*) отношение веса сухого листа к свежему (m_2/m) одинаково у листьев разных формаций.

В пункте интродукции отношение диаметра черешка розеточного листа к его длине (dp/Lp) выше у *C. rapunculoides* (группа I), а также у видов лесных полян, кустарников, лугов (II) и горных лесных балканских видов (V). Отношение m/S выше у *C. rapunculoides* (группа I), видов лесов и субальпийских лугов Кавказа (VII) и *C. alata* (VIII); m_2/S – равнинных лесных видов (IV), горных лесных балканских видов (V) и *C. alata* (VIII). Соотношение веса сухого и свежего розеточного листа (m_2/m) выше у горных лесных балканских видов (V). Отношение веса свежей листовой пластинки к диаметру черешка розеточного листа (M/dp) в условиях пункта интродукции выше у видов лесов и субальпийских лугов Кавказа (VII); отношение веса свежей листовой пластинки к длине черешка (M/Lp) и площади листа к длине черешка (S/Lp) выше у двух видов: *C. rapunculoides* (группа I) и *C. alata* (VIII).

У некоторых видов рода *Campanula* стеблевые листья – черешковые. Среди этих видов отношение dp/Lp выше у *C. glomerata* (группа II). Отношение m/S больше у *C. cephalotes* (группа III), петрофитов лесного и субальпийского поясов Кавказа (VII), а также *C. alata* (VIII). Отношение m_2/S одинаково для всех эколого-ценотических групп; m_2/m выше у лесных равнинных видов (группа IV).

Следовательно, в регионе интродукции петрофиты лесного и субальпийского поясов Кавказа, а также *C. alata* характеризуются высоким накоплением веса на единицу площади свежего листа разных формаций (m/S) и отношением M/dp . Функционирование растений этой группы в засушливых условиях обеспечивается большим накоплением воды на единицу площади листа. Лесные равнинные виды отличаются высоким значением отношения веса сухого розеточного

листа к его площади (m_2/S) и соотношением веса сухого и свежего стеблевого листа (m_2/m). Горные лесные балканские виды – высокими значениями отношений dp/Lp , m_2/S и m_2/m . Адаптацией лесных видов рода *Campanula* равнин и гор умеренного пояса к условиям пункта интродукции является высокое накопление пластических веществ. Адаптивный признак – отношение dp/Lp – имеет высокие значения у устойчивых к условиям пункта интродукции видов: *C. rapunculoides* (группа I), видов лесных полей, кустарников, лугов (II) и горных лесных балканских видов (V). Отношение m_2/m уменьшается при увеличении длины черешка (рис. 2).

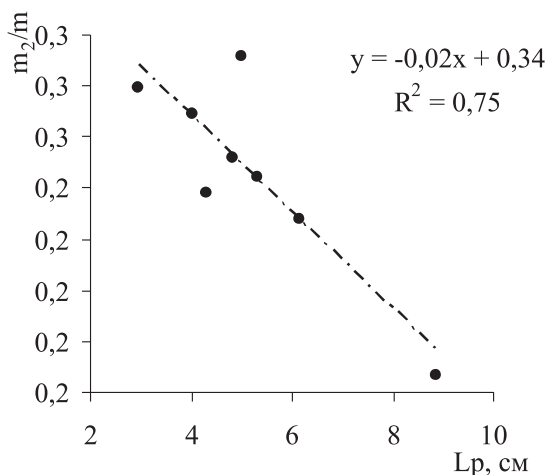


Рис. 2. Зависимость значений m_2/m от длины черешка листа (Lp) розеточного листа видов рода *Campanula* L. разных эколого-ценотических групп в пункте интродукции

II. Морфологические особенности листа видов рода *Campanula* в различных условиях произрастания.

В условиях пункта интродукции m/S розеточного листа выше у опушечно-кустарникового вида *C. rapunculoides*, вида низменных увлажненных лугов *C. alata* и видов лесов и субальпийских лугов Кавказа (рис. 3, а), меньшие значения m/S характерны для вида субальпийского высокотравья, а также видов лесных полей, кустарников, лугов. Отношение m_2/S выше у *C. alata* и лесных равнинных видов.

В местах естественного произрастания у *C. pyramidalis* (Балканы) отмечены высокие значения m/S и m_2/S листьев разных формаций. В условиях пункта интродукции виды горных лесов Балкан, лесных полей, кустарников, лугов, а также вид *C. sibirica* в условиях места естественного произрастания (Крым) характеризуются высокими значениями m_2/m розеточного листа. В условиях интродукции отношение m/S стеблевого листа больше у вида низменных увлажненных лугов *C. alata*, видов лесов и субальпийских лугов Кавказа и вида степей, лугов, лесов и кустарников *C. cephalotes* (рис. 3, b).

Среди растений, собранных в местах естественного произрастания, наибольшее значение m_2/S характерно для листьев разных формаций *C. pyramidalis* (Балканы), наименьшее – для розеточных листьев *C. alliarifolia* (Кавказ), стеблевых листьев *C. rapunculoides* (Кавказ) и *C. sibirica* (Крым). Наибольшее значение отношения m/S у *C. pyramidalis* (Балканы), меньшее – *C. alliarifolia* (Кавказ) и *C. sibirica* (Крым). Отношение m/S выше у *C. sibirica* (Крым) и *C. pyramidalis* (Балканы), ниже – *C. alliarifolia* (Кавказ).

Выявлено, что отношение веса к площади свежего листа (m/S) больше у *C. rapunculoides* в условиях юго-востока Украины. В условиях пункта интродукции виды лесов и субальпийских лугов Кавказа характеризуются большими m/S и m_2/m по сравнению с этими показателями в месте естественного произрастания (Кавказ). Балканские горные лесные виды в пункте интродукции отличаются меньшим значением m/S и большим m_2/m розеточного листа по сравнению с местом естественного произрастания (Балканы), а данные показатели стеблевого листа этой группы видов почти одинаковы.

В условиях юго-востока Украины зависимость m от S у *C. rapunculoides* имеет отличающийся от других исследованных видов характер (рис. 4, а). У *C. alliarifolia* на Кавказе накапливается меньше воды на единицу площади листа по сравнению с остальными видами. В регионе интродукции виды лесов и субальпийских лугов Кавказа (VII) и горные лесные балканские виды (V)

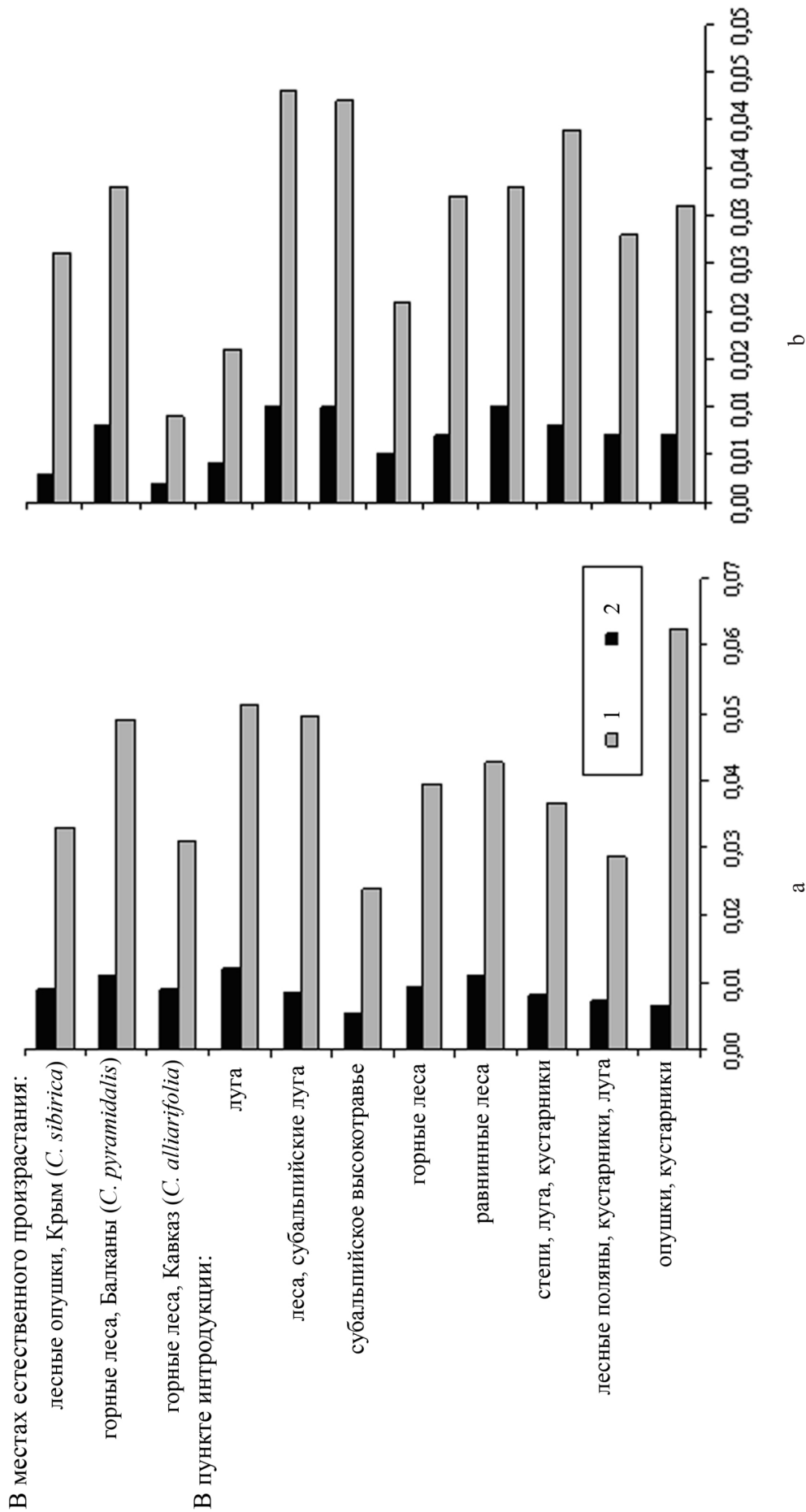


Рис. 3. Значение отношений веса свежего (m₁/S) и сухого листа (m₂/S) к его площади в разных эколого-ценотических группах видов рода *Samolita* L. в пункте интродукции (юго-восток Украины) и естественных местах обитания:
 а – розеточного, b – стеблевого; 1 – m₁/S, 2 – m₂/S

отличаются одинаковой зависимостью накопления воды на площадь листа. Зависимость веса от площади сухого розеточного листа имеет одинаковый характер у следующих видов: 1) лесов и субальпийских лугов Кавказа (VII), горных балканских (V) в пункте интродукции и на Балканах; 2) лесных видов равнинной части (IV) и видов лесных полян, кустарников, лугов (II) в пункте интродукции; 3) опушечно-кустарникового *C. rapunculoides* (I) и субальпийского *C. latifolia* (VI) в условиях интродукции (рис. 4, b). В пункте интродукции у *C. alata* при увеличении площади листа (S) накапливается большее количество m_2 , у *C. latifolia* – меньшее.

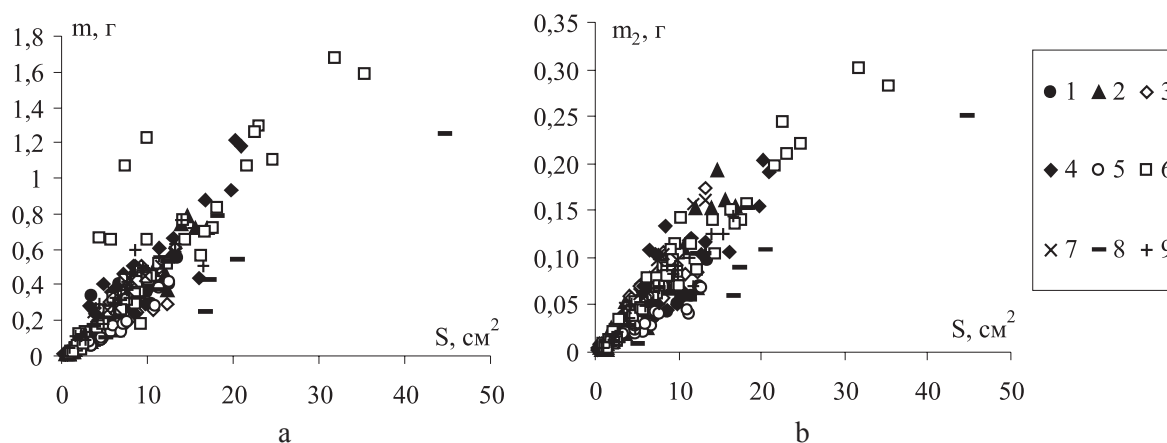


Рис. 4. Зависимость накопления веса розеточного листа от его площади (S) видов рода *Campanula* L. в пункте интродукции и в местах естественного произрастания: а – свежего (m), б – сухого (m_2): 1 – опушки, кустарники; 2 – лесные поляны, кустарники, луга; 3 – равнинные леса; 4 – горные леса; 5 – субальпийское высокоотравье; 6 – леса, субальпийские луга; 7 – луга; 8 – *C. alliarifolia* Willd. (Кавказ); 9 – *C. pyramidalis* L. (Балканы)

Для стеблевых листьев характер зависимости m/S одинаков у следующих видов: 1) горных видов Балкан (V) в пункте интродукции, *C. pyramidalis* на Балканах и видов лесных полян, кустарников, лугов (II); 2) лесных видов равнинной части (IV) и вида группы VIII; 3) опушечно-кустарникового *C. rapunculoides* (I) и субальпийского *C. latifolia* (VI) (рис. 5, а). Зависимость m_2 стеблевого листа от его площади (S) у *C. alliarifolia* и *C. rapunculoides* на Кавказе имеет отличающийся от других исследованных видов характер: при увеличении S листа у первого вида наблюдается большее, у второго – меньшее значение m_2 (рис. 5, б). Одинаковой зависимостью этих параметров отличаются 1) виды лесных полян, кустарников, лугов (II), лесов равнин (IV) в пункте интродукции и *C. alliarifolia* на Кавказе; 2) горных видов Балкан (V) в условиях юго-востока Украины и *C. pyramidalis* на Балканах, опушечно-кустарникового *C. rapunculoides* (I) и субальпийского *C. latifolia* (VI).

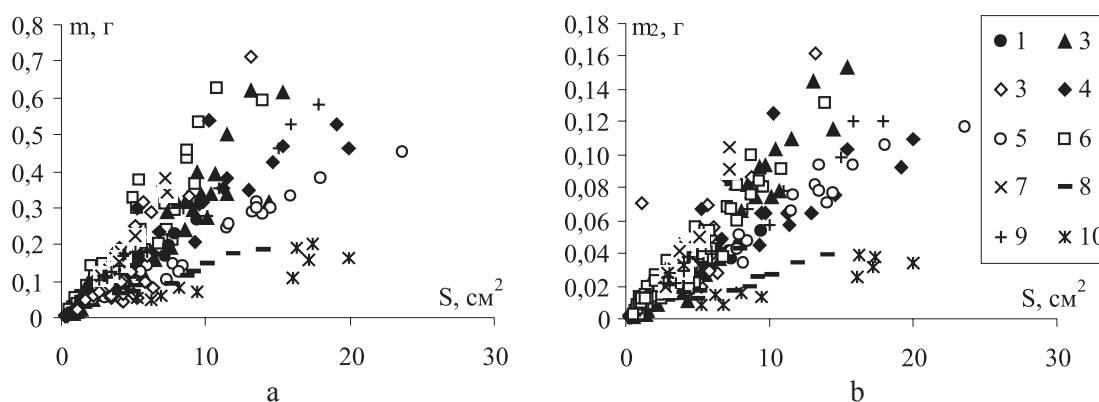


Рис. 5. Зависимость накопления веса от площади (S) стеблевого листа видов рода *Campanula* L. в пункте интродукции и в местах естественного произрастания: а – свежего (m), б – сухого (m_2): 1 – опушки, кустарники; 2 – лесные поляны, кустарники, луга; 3 – равнинные леса; 4 – горные леса; 5 – субальпийское высокоотравье; 6 – леса, субальпийские луга; 7 – луга; 8 – *C. alliarifolia* Willd. (Кавказ); 9 – *C. pyramidalis* L. (Балканы); 10 – *C. rapunculoides* L. (Кавказ)

Таким образом, в регионе интродукции m_2/m листа разных формаций видов лесов и субальпийских лугов Кавказа и видов горных лесов Балкан увеличивается по сравнению с местами естественного произрастания. Листья разных формаций видов Кавказа накапливают большее количество воды на единицу площади листа (m/S), стеблевые листья – сухой вес на единицу площади (m_2/S) по сравнению с местами естественного произрастания, розеточные листья видов горных лесов Балкан – меньшее m/S и m_2/S , стеблевые листья – одинаковое.

III. Связь морфологических параметров листа растений в пункте интродукции с агро-климатическими показателями в местах естественного произрастания.

Вес сухого розеточного листа видов рода *Campanula* разных эколого-ценотических групп в пункте интродукции увеличивается при возрастании количества годового испарения осадков (I_s) (рис. 6, а) и суммы температур выше 10°C (Σt выше 10°C) в местах естественного произрастания (рис. 6, б).

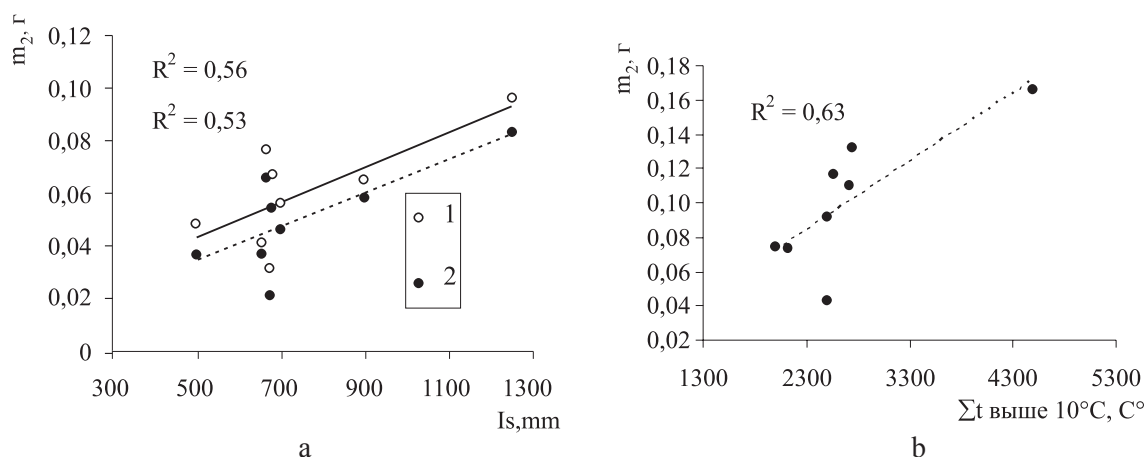


Рис. 6. Зависимость m_2 розеточного листа видов рода *Campanula* L. разных эколого-ценотических групп в пункте интродукции от годового количества испарения (I_s) (а) и суммы температур выше 10°C (Σt выше 10°C) (б) в местах естественного произрастания:

1 – лист, 2 – листовая пластинка

Вес сухой листовой пластинки стеблевого листа видов рода *Campanula* в пункте интродукции увеличивается при возрастании длительности периода с температурой выше 15°C ($L_{\text{per}} > 15^\circ\text{C}$) (рис. 7, а), отношение M_2/S возрастает при увеличении годового испарения осадков (I_s) (рис. 7, б).

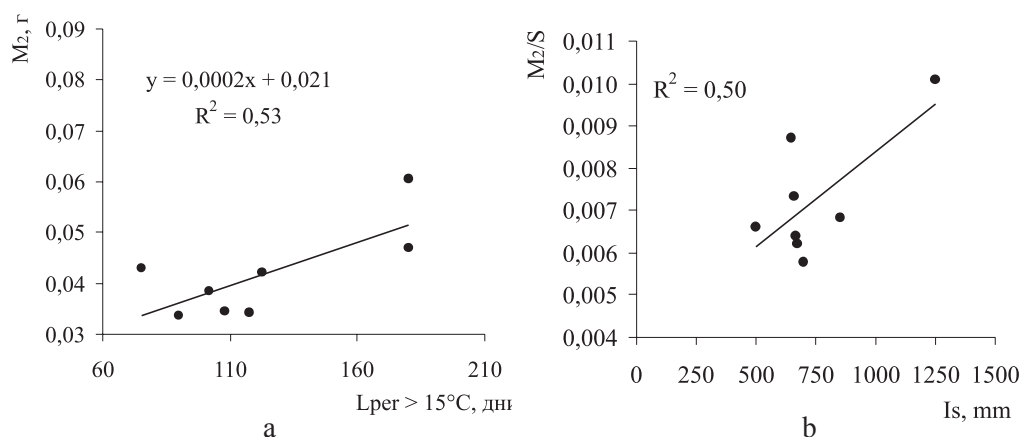


Рис. 7. Зависимость некоторых параметров стеблевого листа видов рода *Campanula* L. разных эколого-ценотических групп в пункте интродукции от климатических показателей в местах их естественного произрастания:

а – веса сухой листовой пластинки (M_2) от длительности периода с температурой выше 15°C ($L_{\text{per}} > 15^\circ\text{C}$);
б – отношения M_2/S от годового испарения осадков (I_s)

В регионе интродукции соотношение веса свежей и сухой листовой пластинки стеблевого листа уменьшается при увеличении длительности периода с температурой выше 15°C ($L_{per} > 15^\circ\text{C}$) (рис. 8, а). Отношение диаметра черешка к его длине (dp/Lp) выше у видов из регионов с более длительным периодом с температурой выше 5°C ($L_{per} > 5^\circ\text{C}$) (рис. 8, б).

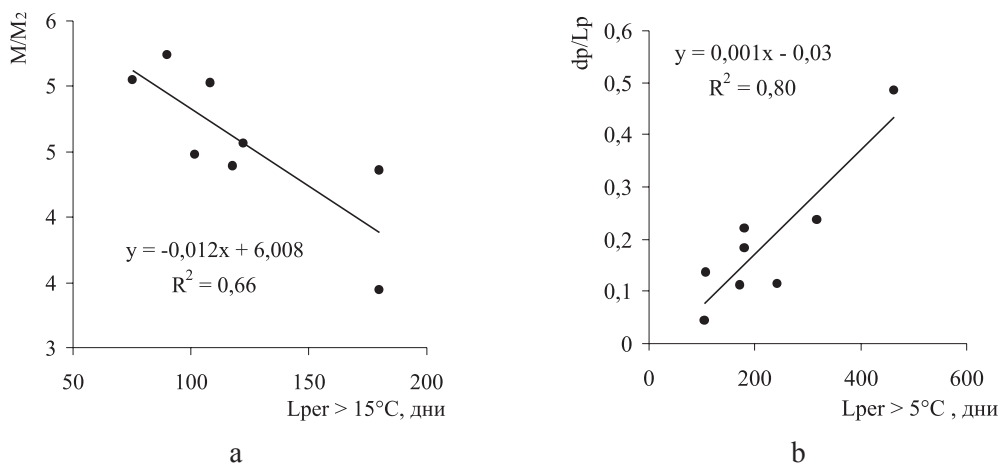


Рис. 8. Зависимость некоторых параметров стеблевого листа видов рода *Campanula* L. разных эколого-ценотических групп в пункте интродукции от климатических показателей в местах их естественного произрастания:

а – отношения веса свежей листовой пластинки к весу сухой (M/M_2) от длительности периода с температурой выше 15°C ($L_{per} > 15^\circ\text{C}$); б – отношения диаметра черешка к его длине (dp/Lp) от длительности периода с температурой выше 5°C ($L_{per} > 5^\circ\text{C}$)

В пункте интродукции у стеблевых листьев видов рода *Campanula* образование сухого веса на единицу площади листовой пластинки увеличивается при возрастании колебания температуры самого теплого месяца в местах их естественного произрастания (рис. 9, а). Индекс листа бесчерешковых стеблевых листьев уменьшается при увеличении разницы годовых осадков и испарения в местах естественного произрастания видов (рис. 9, б). Известно, что при возрастании температуры у некоторых видов растений формируются листья менее изрезанные или более короткие и широкие с менее развитым черешком [8]. При возрастании индекса листа (I_l) уменьшается накопление веса на единицу площади сухого листа (-0,8). Следовательно, у бесчерешковых стеблевых листьев видов рода *Campanula* из регионов с высоким коэффициентом увлажнения накапливается больше сухого вещества на единицу площади по сравнению с видами из более засушливых мест произрастания. Отношение m_2/m бесчерешкового листа возрастает при увеличении вариации суммы температур за период выше 10°C, вариации длительности периода выше 5°C (табл. 4).

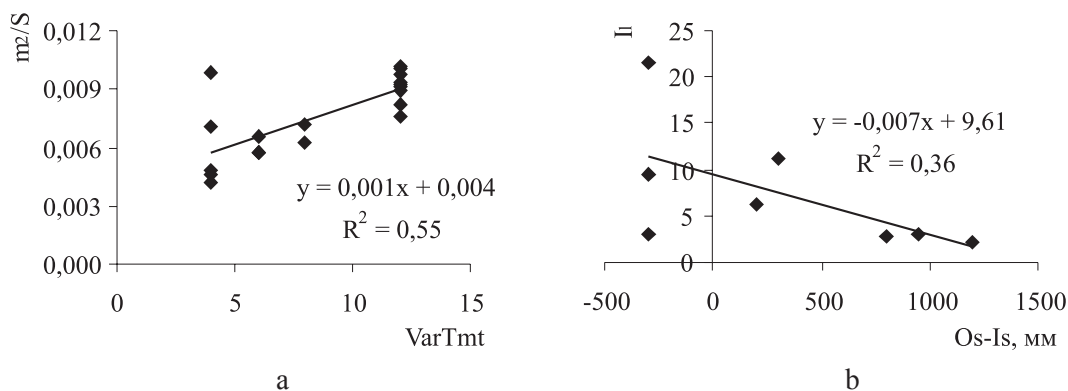


Рис. 9. Зависимость морфометрических параметров стеблевого листа видов рода *Campanula* L. в условиях юго-востока Украины от климатических показателей в местах их естественного произрастания:

а – отношения веса сухого листа к площади (m_2/S) от вариации температуры самого теплого месяца $Var(Tmt)$; б – индекса листа (I_l) от разницы годовых осадков и испарения ($Os-Is$)

Таблица 4. Результаты регрессионного анализа зависимости параметров стеблевого листа видов рода *Campanula* L. от агроклиматических показателей в местах их естественного произрастания

Выборка	Зависимость	Параметры уравнения		Коэффициент детерминации, R ²
		угловой коэффициент, a	свободный член, b	
общая	m_2/S (VarTmt)	0,0004	0,004	0,55
	I_1 (Os-Is)	-0,006	9,6	0,36
бесчерешковых листьев	m_2/m (Var $\sum t > 10^\circ\text{C}$)	6×10^{-5}	0,15	0,52
	m_2/m (VarLper $> 5^\circ\text{C}$)	0,001	0,19	0,43
	m/S (Var Os)	-1×10^{-5}	0,04	0,50
черешковых листьев	L_p (Os-Is)	0,002	1,6	0,36
	L_p (Tmt)	-0,37	8,5	0,44
	m/S ($\sum t > 10^\circ\text{C}$)	6×10^{-6}	0,016	0,53
	m_2/S (VarTmt)	0,0005	0,003	0,80
	I_1 (VarTmt)	0,23	0,18	0,61

П р и м е ч а н и я. m_2/S – отношение веса сухого листа к его площади; VarTmt – вариация температуры самого теплого месяца; I_1 – индекс листа; Os-Is – разница годовых осадков и испарения, мм; m_2/m – отношение веса сухого листа к свежему; Var $\sum t > 10^\circ\text{C}$ – вариация суммы температур за период выше 10°C ; VarLper $> 5^\circ\text{C}$ – вариация длительности периода выше 5°C ; m/S – отношение веса свежего листа к его площади; VarOs – вариация количества годовых осадков; L_p – длина черешка листа, см; Tmt – температура самого теплого месяца, $^\circ\text{C}$.

В пункте интродукции у видов рода *Campanula* накопление веса на единицу площади свежего черешкового стеблевого листа (m/S) уменьшается при увеличении вариации годовых осадков в местах естественного произрастания видов (см. табл 4).

Длина черешка стеблевых листьев видов рода *Campanula* выше у видов из увлажненных мест произрастания и уменьшается у видов, произрастающих в районах с высокой температурой самого теплого месяца.

У черешковых стеблевых листьев в пункте интродукции накопление веса сырого листа на единицу площади (m/S) возрастает при повышении суммы температур воздуха выше 10°C , накопление веса сухого листа на площадь (m_2/S) и индекс листа (I_1) – при увеличении температуры самого теплого месяца в местах их естественного произрастания (см. табл. 4).

Выводы

Петрофиты лесного и субальпийского поясов Кавказа при интродукции на юго-востоке Украины отличаются большей относительной массой воды в листьях по сравнению с видами-интродуцентами других эколого-ценотических групп. Горные лесные балканские виды, напротив, отличаются высоким накоплением сухой массы и низким содержанием воды на единицу площади. Большая ксероморфность листьев балканских видов связана с низким коэффициентом увлажнения в местах их естественного произрастания. Выявлена связь аллометрических параметров листа видов рода *Campanula* в пункте интродукции с агроклиматическими показателями мест их естественного произрастания: 1) вес сухого листа (m_2) и отношение веса сухой листовой пластинки к площади листа разных формаций (M_2/S) выше у видов из более теплых, с высоким годовым испарением осадков мест произрастания; 2) отношение веса свежего стеблевого листа к сухому (M/M_2) меньше, отношение диаметра черешка к его длине (dp/L_p) больше у видов из более теплых мест произрастания; 3) длина черешка стеблевых листьев выше у видов из более увлажненных и теплых мест произрастания; 4) накопление веса свежего и сухого листа на единицу площади (m/S и m_2/S соответственно) выше у видов из более увлажненных мест произрастания.

Виды флоры юго-востока Украины в условиях культуры характеризуются высоким значением аллометрического признака – отношением диаметра к длине черешка листа. Этой особенностью также отличаются интродуценты с признаками ксероморфности.

1. **Агроклиматический** атлас мира. – М.; Л.: Гидрометеиздат, 1972. – 115 с.
Agroklimaticheskii atlas mira (Agroclimatical World Atlas), Moscow, Leningrad: Gidrometeoizdat, 1972.
2. **Амирханов А.М.** Список видов сосудистых растений высокогорий бассейна р. Ардон (Северо-Осетинский заповедник) / А.М. Амирханов, А.П. Колина, Н.Д. Филонов, В.В. Щербаков // Экосистемы экстремальных условий среды в заповедниках РСФСР. – М., 1986. – С. 107–128.
Amirkhanov, A.M., Kolina, A.P., Filonov, N.D., and Shcherbakov, V.V., The Species List of Vascular Plants of Highlands of the Ardon River Basin (North Ossetia Reserve), *Ekosistemy ekstremalnykh uslovii sredy v zapovednikakh RSFSR* (Ecosystems with Extreme Environmental Conditions in the RSFSR Reserves), Moscow, 1986, pp. 107–128.
3. **Викторов В.П.** Колокольчики (род *Campanula* L.) России и сопредельных стран / В.П. Викторов. – М., 2005. – 320 с.
Viktorov, V.P., *Kolokolchiki (rod Campanula L.) Rossii i sopredelnykh stran* (Bellflowers (The Genus *Campanula* L.) of Russia and the Adjacent Countries), Moscow, 2005.
4. **Дремлюга Н.Г.** Структура поверхні листків видів секції *Rapunculus* L. (Fourr.) Boiss. роду *Campanula* L. флори України / Н.Г. Дремлюга, О.А. Футорна // Modern phytomorphology. – № 1, 2012. – С. 103–106.
Dremlyuga, N.G., and Futorna, O.A., Leaf Surface Structure of the Species of *Rapunculus* L. (Fourr.) Boiss. Section in the Genus *Campanula* L. (Ukrainian Flora), *Modern Phytomorphology*, no. 1, 2012, pp. 103–106.
5. **Екофлора** України / [відпов. ред. Я.П. Дідух]. – К.: Фітосоціоцентр, 2000. – Т. 1. – 480 с.
Ekoflora Ukrainy (The Ecoflora of Ukraine), Didukh, Ya.P., Ed., Kiev: Fitosotsiotsentr, 2000, vol. 1.
6. **Николаевская Е.В.** Изменчивость морфолого-анатомических признаков строения листа разных экотипов *Trifolium repens* L. в связи с вертикальной зональностью / Е.В. Николаевская // Вестник ЛГУ. – 1990. – Сер. 3., вып. 4, № 24. – С. 33–44.
Nikolaevskaya, Ye.V., Variability of Morphological and Anatomical Traits of the Leaf Structure in Different Ecotypes of *Trifolium repens* L. Due to Vertical Zoning, *Vestnik LGU* (Bulletin of the Lugansk State University), 1990, Ser. 3, vol. 4, no. 24, pp. 33–44.
7. **Остапко В.М.** Сосудистые растения флоры юго-востока Украины / В.М. Остапко, А.В. Бойко, С.Л. Мосякин. – Донецк: ООО «Лебедь», 2010. – 250 с.
Ostapko, V.M., Boiko, G.V., and Mosyakin, S.L., Vascular Plants of the Southeast of Ukraine, Donetsk: ООО “Lebed”, 2010.
8. **Сытник К.М.** Физиология листа / К.М. Сытник, Л.И. Мусатенко, Т.Л. Богданова. – Киев: Наук. думка, 1978. – 392 с.
Sytnik, K.M., Musatenko, L.I., and Bogdanova, T.L., *Fiziologiya lista* (Physiology of the Leaf), Kiev: Naukova Dumka, 1978.
9. **Халипова Г.И.** Колокольчиковые / Г.И. Халипова. – М.: Кладезь-Букс, 2006. – 99 с.
Halipova, G.I., *Kolokolchikovye* (The Bellflowers), Moscow: Kladez Books, 2006.
10. **Шульгин И.А.** О корреляции между оптическими свойствами и структурными признаками листьев растений / И.А. Шульгин, А.Ф. Клешнин, М.И. Верболова // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. – 1960. – № 1. – С. 132–135.
Shulgin, I.A., Kleshnin, A.F., and Verbolova, M.I., On Correlation between Optical Properties and Structural Features of Plant Leaves, *Nauch. dokl. vysshei shkoly. Biologicheskie nauki* (Sci. Rep. of Higher Education. Biology), 1960, no. 1, pp. 132–135.
11. **Alcitepe, Em.,** and Yildiz, K., Taxonomy of *Campanula tomentosa* Lam. and *C. vardariana* Bocquet From Turkey, *Turk J. Bot.*, 2010, vol. 34, pp. 191–200.
12. **Galston, A.W.,** Davis, P.J., and Satter, R.L., *The Life of the Green Plant*, 3rd ed., Prentice-Hall, Englewood Cliffs, 1980.
13. **Gostin, I.N.,** Analele Stiintifice ale Universitatii Al. I. Cuza Iasi S., *Biologii vegetala*, 2012, vol. 58, no. 2, pp. 47–50.
14. **Gyorgy, E.,** Anatomic Adaptive Strategies of Some Cormophytes with Individuals Growing in Light and Shaden Conditions, *Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj-Napoca*, 2009, vol. 37 (2), pp. 33–39.
15. **Lammers, T.G.,** World Checklist and Bibliography of Campanulaceae, The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew, 2007.

УДК:581.45:581.522.4:635.932

ФУНКЦІОНАЛЬНА МОРФОЛОГІЯ ЛИСТКА ДЕЯКИХ ВИДІВ РОДУ *CAMPANULA* L.

I.I. Крохмаль

Донецький ботанічний сад НАН України

Виявлено особливості функціональної морфології листка видів роду *Campanula* L. різної еколого-ценотичної приуроченості в умовах південного сходу України і в природних місцях зростання. Функціонування листка видів лісів і субальпійських лук Кавказу в пункті інтродукції забезпечується великим накопиченням води на одиницю площі. Лісові види рівнин і гір помірного поясу накопичують багато пластичних речовин. Виявлено зв'язок аллометричних параметрів листка видів роду *Campanula* в пункті інтродукції з агрокліматичними показниками місць їх природного зростання: 1) вага сухого листка (m_2) і відношення ваги сухого листка різних формацій до його площі (M_2/S) вище у видів з більш теплих, з високим річним випаровуванням опадів місць зростання, 2) відношення ваги свіжого стеблового листка до сухого (M/M_2) менше, відношення діаметра черешка до його довжини (dp/Lp) більше у видів з більш теплих місць зростання, 3) довжина черешка стеблового листка вище у видів з більш зволжених і теплих місць зростання, 4) накопичення ваги свіжого і сухого листка на одиницю площі (m/S та m_2/S відповідно) вище у видів з більш зволжених місць зростання.

UDC 581.45:581.522.4:635.932

FUNCTIONAL LEAF MORPHOLOGY IN *CAMPANULA* L. SPECIES

I.I. Krokhmal

Donetsk Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine

The specific features of functional leaf morphology were studied in *Campanula* L. species with different ecological and cenotic confinement in conditions of the south-east of Ukraine and in their natural habitats. The functioning of leaves in Caucasian forest and subalpine meadow species in the course of introduction is assisted by higher water accumulation per unit of area. The temperate lowland and highland forest species accumulate more plastic substances. There is a correlation between allometric leaf parameters in the genus *Campanula* in the area of introduction and agro-climatic parameters of their natural habitats: 1) dry leaf weight (m_2) and correlation of dry leaf blade weight to leaf area of different formations (M_2/S) is higher in the species from warmer habitats with high annual evaporation; 2) the correlation of fresh stem leaf weight to dry one (M/M_2) is lower and the correlation of petiole diameter to petiole length (dp/Lp) is higher in the species from warmer habitats; 3) petiole length of stem leaves is higher in the species from wet and warmer habitats; 4) fresh and dry leaf weight increment per unit of area (m/S and m_2/S respectively) is higher in the species from wet habitats.