
BIOGEOCENOLOGY, PHYTOCENOLOGY AND GEOBOTANY



I. I. Krokmal 

Cand. Sci. (Biol.),
Senior Staff Scientist

UDK 581.45:581.522.4
(477.60)

*Donetsk botanical garden
of the National Academy of Sciences of Ukraine,
Illicha ave, 83059, Donetsk, Ukraine*


ECOLOGICAL AND FUNCTIONAL LEAF MORPHOLOGY OF SPECIES OF THE GENUS *AQUILEGIA* L.

Abstract. The functional leaf morphology of 13 species and one subspecies of the genus *Aquilegia* L. was studied in the steppe zone of Ukraine: *A. oxysepala* Trautv. & C. A. Mey. var. *kansuensis* Brune, *A. buergeriana* Sieb. et Zucc., *A. flabellata* Sieb. et Zucc., *A. aurea* Janka, *A. nigricans* Baumg., *A. pyrenaica* DC., *A. canadensis* L., *A. skinneri* Hook., *A. chaplinii* Standley ex Paysch., *A. alpina* L., *A. einseleana* F.W. Schultz, *A. sibirica* Lam., *A. olympica* Boiss.

There are some common features in all investigated species of this genus introduced in the steppe of Ukraine: 1) a higher leaf indentation (Iz) and correlation of fresh weight to leaf area (m/S) related to increase in the total solar radiation in June, annual precipitation (I_s), the sum of temperatures above $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ and the duration of period with temperature above $5\text{ }^{\circ}\text{C}$; 2) higher correlation of fresh and dry weight (m_2/m) in the species from dry habitats; 3) higher correlation of fresh leaf weight to petiole length (m/Lp) in the species from warmer habitats; 4) higher correlation of leaf area to petiole length (S/Lp) related to decrease in the total solar radiation in June; 5) higher correlation of leaf petiole length to its diameter (Lp/dp) related to the increase of annual precipitation variation and duration of the period with temperature above $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ in their natural habitats. The correlation of dry leaf weight to its area (m_2/S) is characterized by the same correspondences as m/S , except for solar radiation.

There are significant differences in some parameters in North-American alpine forest species as the steppe climate of Ukraine is much more dry and cold than that of their natural habitats. This causes the adaptive morphologic modification of the leaf. We observe a higher leaf indentation, correlation of fresh weight (m/S) and dry weight (m_2/S) to leaf area, correlation of fresh leaf weight to petiole length (m/Lp) in North-American alpine forest species in comparison to highland sub-alpine and lowland forest species of Eurasian origin.

The correlation of the leaf area to petiole length (S/Lp) and correlation of fresh and dry weight (m_2/m) is higher in the group of subalpine species. The correlation of leaf area to petiole length (S/Lp) is higher in alpine forest species. Highland and lowland forest species are characterized by increase of leaf blade indentation (Iz), a smaller leaf area (S) related to increase in the total solar radiation in June in their natural habitats. They are also characterized by increase in a length of petiole (Lp) and a lower m_2/m , related to increase of the difference in annual precipitation and evaporation. Sub-alpine and alpine forest species are characterized in a region of introduction by increase of leaf blade indentation (Iz) and the correlation of fresh weight to leaf area (m/S) related to increased annual precipitation evaporation. Such parameters as Iz , m/S and m_2/S are higher in subalpine and alpine forest species from warmer habitats.

 Tel.: +38095-401-99-78. E-mail: dies_ira78@mail.ru

DOI: 10.15421/031405

We have identified the following morphological leaf features which provide its normal functioning in the changing growth conditions: indented edge of the leaf blade, a sufficient accumulation of plastic substances (m_2/S) – it is higher in the species from warmer regions with high evaporation. Leaves of the species from warmer regions accumulate more water. The species from warmer regions and warm regions with high evaporation are the most adapted to steppe conditions of Ukraine.

Key words: functional leaf morphology, *Aquilegia L. species*, introduction, the steppe zone of Ukraine, climatic factors of natural habitats.

УДК 581.45:581.522.4
(477.60)

І. І. Крохмаль

канд. біол. наук,
стар. наук. спів.

*Донецький ботанічний сад НАН України,
просп. Ілліча, 110, 83059, м. Донецьк, Україна,
тел.: +38095-401-99-78, e-mail: dies_irae78@mail.ru*

ЕКОЛОГО-ФУНКЦІОНАЛЬНА МОРФОЛОГІЯ ЛИСТКА ВИДІВ РОДА *AQUILEGIA L.*

Вивчена функціональна морфологія листка 13 видів 1 різновиду роду *Aquilegia L.* в степовій зоні України. Горні і рівнинні лісні види характеризуються збільшенням розсіченості листка (Iz), зменшенням площі листка (S) при збільшенні сумарної сонячної радіації червня в природних місцезростаннях; збільшенням довжини черешка листка (Lp) і зменшенням m_2/m – при зростанні різниці річних опадів і випаровування. В регіоні інтродукції у субальпійських та високогірних лісних видів при зростанні річного випаровування опадів збільшуються розсіченість листка (Iz) та відношення свіжої ваги до площі листка (m/S). У субальпійських і високогірних лісних видів з більш теплих місць зростання зростають Iz , m/S і m_2/S . Виділені наступні морфологічні ознаки листка, які забезпечують ефективне його функціонування в змінених умовах: розсіченість краю листкової пластинки, достатнє накопичення пластичних речовин (m_2/S) – більше у видів з більш теплих регіонів з високим випаровуванням. Листки видів з більш теплих регіонів накопичують більшу кількість води.

Ключові слова: функціональна морфологія листка, види роду *Aquilegia L.*, інтродукція, степова зона України, кліматичні фактори природних місцезростань.

УДК 581.45:581.522.4
(477.60)

І. І. Крохмаль

канд. биол. наук,
стар. науч. сотр.

*Донецкий ботанический сад НАН Украины,
просп. Ильича, 110, 83000, г. Донецк, Украина,
тел.: +38095-401-99-78, e-mail: dies_irae78@mail.ru*

ЕКОЛОГО-ФУНКЦІОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ЛИСТА ВИДОВ РОДА *AQUILEGIA L.*

Изучена функциональная морфология листа 13 видов 1 разновидности рода *Aquilegia L.* в степной зоне Украины. Горные и равнинные лесные виды характеризуются увеличением изрезанности листа (Iz), уменьшением площади листа (S) при возрастании суммарной солнечной радиации июня в природных местообитаниях; увеличением длины черешка листа (Lp) и уменьшением m_2/m – при возрастании разницы годовых осадков и испарения. В регионе интродукции у субальпийских и высокогорных лесных видов при возрастании годового испарения осадков увеличиваются изрезанность листа (Iz) и отношение свежего веса к площади листа (m/S). У субальпийских и высокогорных лесных видов из более теплых мест произрастания возрастают Iz , m/S и m_2/S . Выделены следующие морфологические признаки листа, которые обеспечивают эффективность его функционирования в изменившихся условиях произрастания: изрезанность края листовой пластинки, достаточное накопление пластических веществ (m_2/S) – больше у видов из более теплых регионов с высокой испаряемостью. Листья видов из более теплых регионов накапливают большее количество воды.

Ключевые слова: функциональная морфология листа, виды рода *Aquilegia L.*, интродукция, степная зона Украины, климатические факторы природных местообитаний.

ВВЕДЕНИЕ

Род *Aquilegia* L. возник 6,18–6,57 миллионов лет назад. Известно 60–70 видов рода, произрастающих в Северном полушарии, из них 35 введено в культуру. Видовое разнообразие рода – результат двух независимых путей эволюции: первый включает в себя азиатские и североамериканские виды, второй – азиатские и европейские виды (Bastida, Alcantara, Rey, Vargas, Herrera, 2010). Предполагают, что предок двух линий произрастал в горах юга Центральной Сибири. Эволюция евразийской линии видов рода *Aquilegia* была связана с изменением среды обитания, в то время как азиатско-североамериканской – с разнообразием опылителей. Аллопатрическое видообразование рода преобладает в Европе, симпатрическое – в Северной Америке. Лист видов рода дважды-тройчато-сложный. В различных условиях обитания листочки листа характеризуются различной рассеченностью: имеют лопасти, доли или сегменты. Морфологические особенности листа свидетельствуют о характере его функциональной деятельности, что позволяет выяснить уровень адаптации видов, обосновать научные основы выращивания и размножения их для включения в ассортимент растений для зеленого строительства в степной зоне Украины.

Цель работы – выявление особенностей функциональной морфологии листа видов рода *Aquilegia* в степной зоне Украины для определения степени их адаптации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В настоящее время в коллекции Донецкого ботанического сада насчитывается 20 видов, 3 разновидности, 2 сорта рода *Aquilegia*. Изучены морфологические особенности, водный баланс розеточных листьев 13 видов 1 разновидности рода *Aquilegia* в степной зоне Украины: *A. oxysepala* Trautv. & C. A. Mey. var. *kansuensis* Brune, *A. buergeriana* Sieb. et Zucc., *A. flabellata* Sieb. et Zucc., *A. aurea* Janka, *A. nigricans* Baumg., *A. pyrenaica* DC., *A. canadensis* L., *A. skinneri* Hook., *A. chaplinii* Standley ex Paysch., *A. alpina* L., *A. einseleana* F.W. Schultz, *A. sibirica* Lam., *A. olympica* Boiss. Ценотическая приуроченность и климатические факторы в местообитаниях видов приведены в таблице 1. Определены размер листа, длина черешка, размер верхнего и бокового листочков, периметр, площадь, свежий и сухой

Таблица 1

Ценотическая приуроченность видов рода *Aquilegia* L. и климатические факторы в природных местообитаниях

Климатический фактор	Лесные равнинные (группа 1)	Высокогорные лесные (группа 2)	Субальпийские, альпийские (группа 3)	В регионе интродукции
	<i>A. oxysepala</i> var. <i>kansuensis</i> , <i>A. buergeriana</i> , <i>A. flabellata</i>	<i>A. canadensis</i> , <i>A. skinneri</i> , <i>A. chaplinii</i>	<i>A. alpina</i> , <i>A. einseleana</i> , <i>A. sibirica</i> , <i>A. olympica</i> , <i>A. aurea</i> , <i>A. nigricans</i> , <i>A. pyrenaica</i>	
в естественных местообитаниях				
1	2	3	4	5
солнечная радиация июня (Rs), ккал / см ²	11,3	10,7	3,8	17,0
количество годовых осадков (Os), мм	1000	1166	1062	375
количество годового испарения (Is), мм	800	1233	867	1625
коэффициент увлажнения	1,25	0,93	1,39	0,23

1	2	3	4	5
разница годовых осадков и испарения ($O_s - I_s$), мм	433	667	33	- 300
сумма температур ($\sum t$) за период выше 10 °С	2750	5833	2916	3500
температура воздуха самого теплого месяца (T_{mt}), °С	20,3	23,0	16,7	20,0
длительность периода с температурой выше 10 °С ($L_{per} > 10$ °С), дни	160	287,5	162,5	150
длительность периода выше 5 °С ($L_{per} > 5$ °С), дни	190	298	155	210
длительность периода выше 15 °С ($L_{per} > 15$ °С), дни	110	263	128	150

вес листовой пластинки. Вычислены следующие параметры: изрезанность листа (I_z) – отношение периметра листа к его площади; отношение веса свежей листовой пластинки к ее площади (m/S); отношение веса свежей листовой пластинки к длине черешка листа (m/L_p); отношение площади листовой пластинки к длине черешка (S/L_p); отношение веса сухой листовой пластинки к ее площади (m_2/S); отношение веса сухой листовой пластинки к весу свежей (m_2/m). Климатические факторы мест естественного произрастания видов определены по Агроклиматическому атласу мира (Agroklimaticheskij atlas mira, 1972).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

I. Морфология и аллометрия. Среди лесных равнинных видов (1) у *A. buergeriana* изрезанность листа больше в 1,1–2,0 раза, m/S – 3,6–5,5, m/L_p – 1,5–6,0, m_2/S – в 1,7–2,3 раза, m_2/m – меньше в 2,4–2,6 раза по сравнению с другими лесными видами. *A. oxysepala* var. *kansuensis* характеризуется большими значениями S/L_p и m_2/L_p (рис. 1 с, d).

В группе (2) высокогорных лесных видов накопление свежего веса на единицу площади листа имеет разный характер, сухого вещества – похожий (рис. 2): большой свежий вес у *A. chaplinii*, сухой – *A. skinneri*.

Среди субальпийских видов (3) у *A. olympica* изрезанность листа больше в 1,5–2,0 раза, m/S – в 2,6–4,0 раза, m_2/S – в 1,4–3,5 раза по сравнению с другими субальпийскими видами (рис. 1 а, b). У *A. aurea* образование сухого веса к свежему (m_2/m) больше в 1,3–2,1 раза, S/L_p – в 1,5–2,0 раза, m_2/L_p в 1,5–3,0 раза по сравнению с другими видами. Большие значения S/L_p и m_2/L_p характерны также для *A. alpina*. Отношение свежего веса листа к длине черешка листа (m/L_p) больше у *A. alpina* в 1,4–1,9 раза по сравнению с другими видами. Большие значения m/L_p характерны для *A. olympica* и *A. aurea*.

Изрезанность листа (I_z), отношение свежего (m/S) и сухого веса (m_2/S) к площади листа, отношение свежего веса листа к длине черешка (m/L_p) у североамериканских высокогорных лесных видов (2) выше по сравнению с горными субальпийскими (3) и равнинными лесными (1) видами европейско-азиатского происхождения. Отношение площади листа к длине черешка (S/L_p) меньше в группе (2). Отношение площади листа к длине черешка S/L_p и отношение сухого веса к свежему (m_2/m) выше в группе (3) субальпийских и альпийских видов.

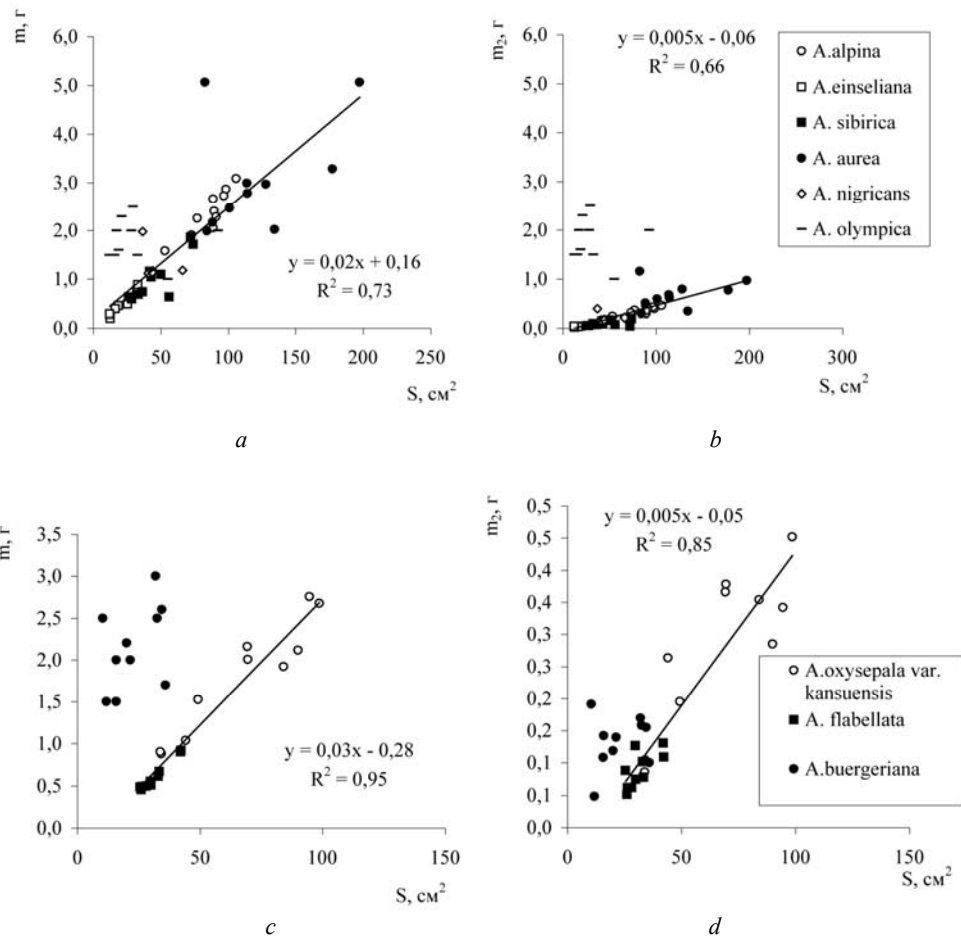


Рис. 1. Зависимость веса от площади листовой пластинки видов рода *Aquilegia* L.:
a, c – свежей, *b, d* – сухой; *a, b* – субальпийские, альпийские виды;
c, d – равнинные лесные виды

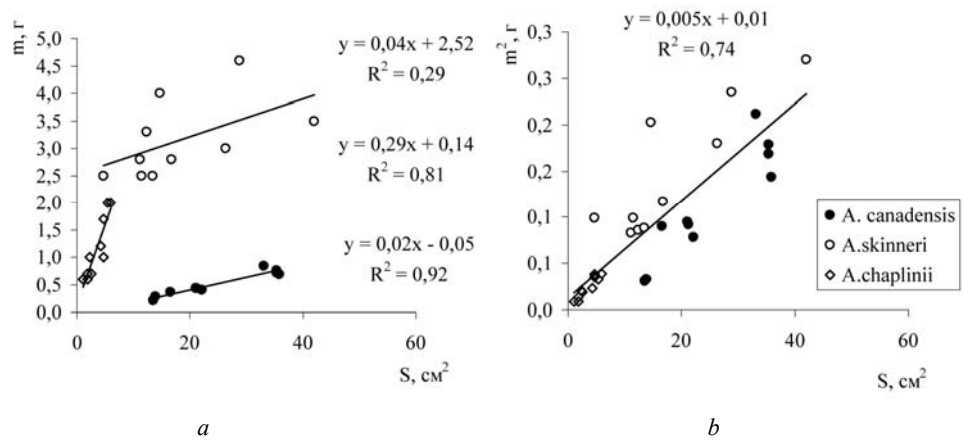


Рис. 2. Зависимость веса от площади листовой пластинки
высокогорных лесных видов рода *Aquilegia* L.:
a – свежей; *b* – сухой

II. Связь морфологических показателей листа растений в регионе интродукции с климатическими факторами в местах естественного произрастания.

При анализе общего пула данных выявлено, что в степной зоне Украины изрезанность листа (I_z) и отношение свежего веса к площади листа (m/S) увеличивается при возрастании суммарной солнечной радиации июня, годового испарения осадков (I_s), суммы температур выше $10\text{ }^\circ\text{C}$, длительности периода с температурой выше $5\text{ }^\circ\text{C}$ (рис. 3). Накопление сухого веса листа на единицу его площади (m_2/S) характеризуется такими же зависимостями, как и m/S , за исключением солнечной радиации (рис. 4, *b-d*). Отношение сухого веса листа к свежему увеличивается у видов из более сухих мест произрастания (рис. 4, *a*). Отношение свежего веса листа к длине черешка (m/L_p) выше у видов из более теплых мест произрастания (рис. 4, *g-h*). Отношение площади листа к длине черешка листа (S/L_p) увеличивается со снижением суммарной солнечной радиации июня (рис. 4, *e*), а отношение длины черешка к его диаметру (L_p/d_p) – с возрастанием вариации количества годовых осадков и длительности периода с температурой выше $15\text{ }^\circ\text{C}$ в местах естественного произрастания (рис. 4, *f*).

В группе (1) видов лесов равнин выявляются следующие закономерности. У видов из более влажных местообитаний меньше значения линейных характеристик, периметра (P), площади (S) листовой пластинки, отношения ее сухого веса к свежему (m_2/m); больше – изрезанности края листа (I_z), отношения свежего веса к площади листа (m/S) (табл. 2). Свежий вес листовой пластинки (m) снижается при уменьшении испарения осадков в местах естественного произрастания видов. Длина черешка листа (L_p) больше у видов из холодных и влажных мест обитания. Отношение свежего веса к площади листовой пластинки (m/S) увеличивается при возрастании суммы температур выше $10\text{ }^\circ\text{C}$, температуры самого теплого месяца и длительности периода выше $5\text{ }^\circ\text{C}$. Накопление сухого веса листа на единицу площади (m_2/S) выше у видов из регионов с более длительными периодами с температурой выше $10\text{ }^\circ\text{C}$ и $15\text{ }^\circ\text{C}$. Отношение сухого веса к свежему m_2/m уменьшается у видов из более теплых мест произрастания. При увеличении июньской суммарной солнечной радиации уменьшаются площадь листа (S), отношение площади листа к длине черешка (S/L_p), сухой вес листовой пластинки (m_2), отношение сухого веса листовой пластинки к длине черешка (m_2/L_p) и увеличивается изрезанность листа (I_z).

У высокогорных североамериканских видов (группа 2) размер листа и верхней доли листа, площадь листа (S), отношение площади листа к длине черешка (S/L_p), сухого веса листа к длине черешка (m_2/L_p), сухого веса листа к свежему (m_2/m) уменьшаются, изрезанность листа (I_z), отношение свежего веса к площади листа (m/S), отношение свежего веса листа к длине черешка (m/L_p) увеличиваются при возрастании суммарной солнечной радиации июня в местах природного произрастания видов (табл. 3). В регионе интродукции площадь листа (S) уменьшается при увеличении температуры воздуха самого теплого месяца в природных местообитаниях видов. Свежий вес листа больше у видов из более влажных и теплых мест. Изрезанность листа (I_z) и отношение m/S увеличивается у видов из мест с большим годовым испарением осадков, более высокой температурой самого теплого месяца. Длина черешка листа больше у видов из мест с большим количеством годовых осадков. Отношение свежего веса листа к длине черешка листа (m/L_p) увеличивается у видов из более влажных и теплых мест происхождения. Отношение площади листа к длине черешка (S/L_p) уменьшается у видов из мест с большим годовым испарением осадков, с большей суммой температур выше $10\text{ }^\circ\text{C}$ и температуры самого теплого месяца, с более длительным периодом с температурой больше $5\text{ }^\circ\text{C}$. Накопление сухого веса на единицу площади листа (m_2/S) увеличивается у растений из более влажных и теплых мест. Отношение сухого веса листа к свежему (m_2/m) увеличивается у видов из более холодных мест произрастания, с меньшей разницей осадков и испарения. Отношение сухого веса листа к длине черешка листа (m_2/L_p) увеличивается при уменьшении количества годового испарения осадков и температуры самого теплого месяца.

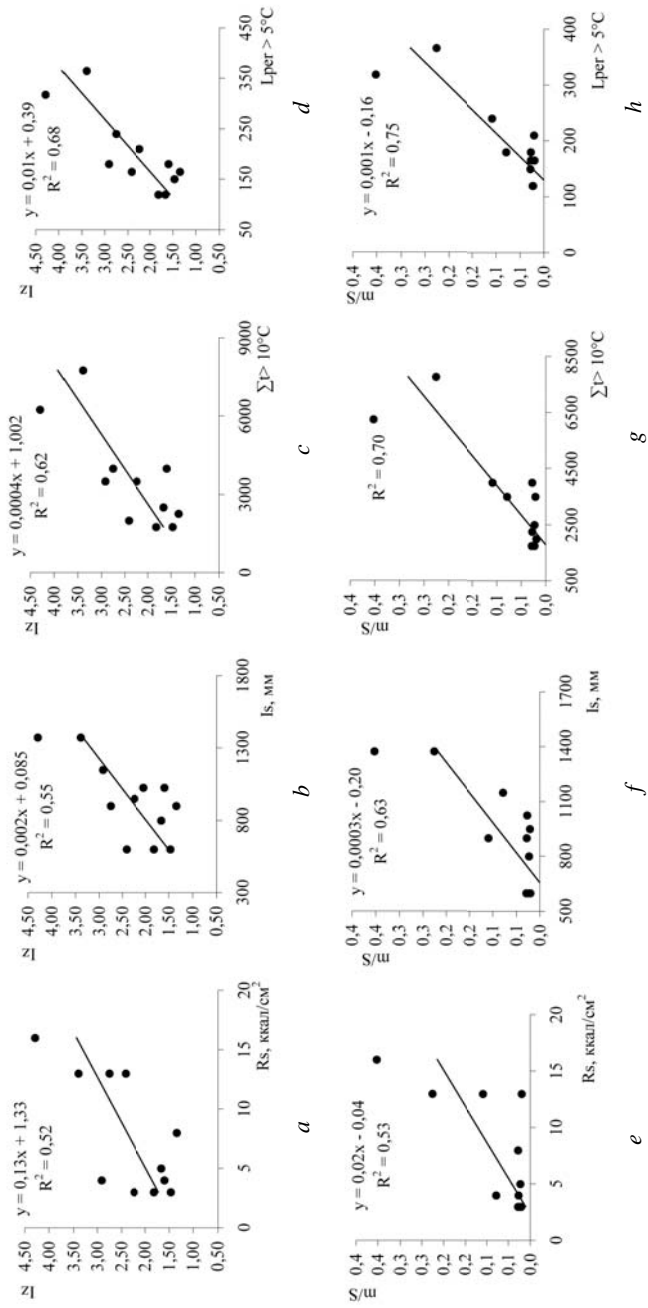


Рис. 3. Зависимость изрезанности листа (*a-d*) и отношения свежего веса листа к площади листа (*e-h*) видов рода *Aquilegia* L. от климатических факторов в природных местообитаниях:

Iz – изрезанность листовых пластинок; *m/S* – свежий вес / площадь листа; *Rs* – суммарная солнечная радиация июня, ккал/см²; $L_{\text{лет}} > 5^\circ\text{C}$ – длительность периода выше 5°C ; *Is* – количество годового испарения, мм; $\sum t$ – сумма температур выше 10°C

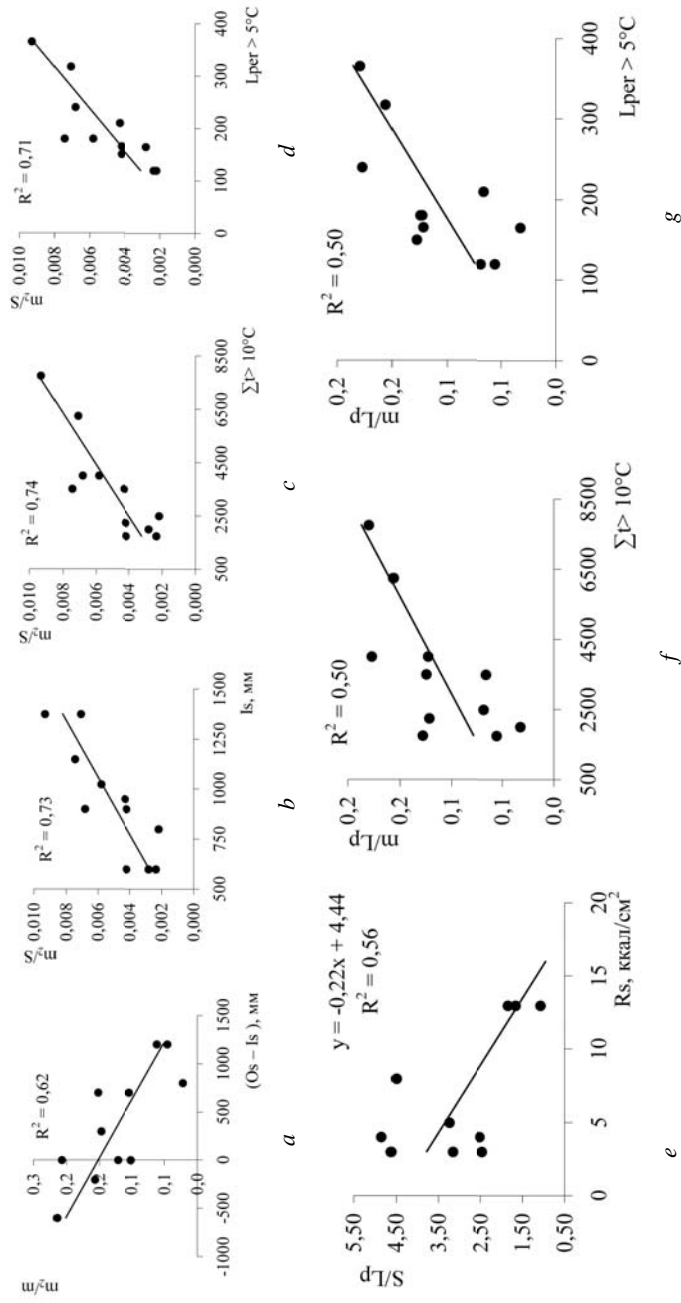


Рис. 4. Зависимость отношения веса сухого листа к его площади (a-d), площади листа к длине черешка листа (e), веса свежего листа к длине черешка листа (f-g) видов рода *Aquilegia L.* от климатических факторов в природных местообитаниях:

Rs – суммарная солнечная радиация июня, $kcal/cm^2$; Is – годовая испаряемость, mm ; $\sum_{t>10^{\circ}C}$ – сумма температур выше $10^{\circ}C$; $L_{per > 5^{\circ}C}$ – длительность периода выше $5^{\circ}C$; $Os - Is$ – разница годовых осадков и испарения, mm ; m_2/S – сухой вес / площадь листа; S/Lp – площадь листа / длина черешка листа; m/Lp – свежий вес листа / длина черешка листа

**Результаты регрессионного анализа зависимости параметров листа
равнинных лесных видов рода *Aquilegia* L. от климатических факторов
в их природных местообитаниях**

Зависимость	Параметры уравнения		Коэффициент детерминации, R ²
	угловой коэффициент, a	свободный член, b	
m (Is)	0,005	-2,1	0,95
Lp (Is)	-0,02	32,1	0,96
L (Os- Is)	-0,002	8,96	0,99
M (Os- Is)	-0,002	10,6	0,77
P (Os- Is)	-0,02	81,7	0,99
S (Os- Is)	-0,03	52,9	0,77
S (Rs)	-7,9	129,8	0,97
S/Lp (Rs)	-0,55	8,9	0,99
m ₂ (Rs)	-0,03	0,56	0,95
m ₂ /Lp (Rs)	-0,002	0,04	0,79
Iz (Rs)	0,24	-0,65	0,95
Iz (Os- Is)	0,001	1,8	0,81
Lp (Lper >15 °C)	-0,13	30,9	0,76
m/S (Os)	0,0001	-0,06	0,99
m/S (Os- Is)	6x10 ⁻⁵	0,02	0,81
m/S (Σt)	5x10 ⁻⁵	-0,07	0,99
m/S (Tmt)	0,015	-0,25	0,95
m/S (Lper >5 °C)	0,001	-0,16	0,99
m ₂ /S (Os)	4x10 ⁻⁶	0,0002	0,88
m ₂ /S (Lper >10 °C)	4x10 ⁻⁵	-0,03	0,99
m ₂ /S (Lper >15 °C)	9x10 ⁻⁵	-0,05	0,99
m ₂ /m (Os- Is)	-7x10 ⁻⁵	0,15	0,93
m ₂ /m (Σt)	-5x10 ⁻⁵	0,25	0,96
m ₂ /m (Tmt)	-0,02	0,45	0,99
m ₂ /m (Lper >5 °C)	-0,001	0,29	0,83
m ₂ /m (Lper >10 °C)	-0,001	0,35	0,99
m ₂ /m (Lper >15 °C)	-0,002	0,35	0,83

Примечания: m – вес свежего листа, г; L – длина листовой пластинки, мм; M – ширина листовой пластинки, мм; P – периметр листовой пластинки, см; S – площадь листовой пластинки, см²; Lp – длина черешка листа, см; S/Lp – площадь листовой пластинки / длина черешка листа; m₂/Lp – вес сухой листовой пластинки / длина черешка; m/S – свежий вес / площадь листовой пластинки; Iz – изрезанность листовой пластинки (P/S); m₂/S – вес сухой листовой пластинки / площадь листовой пластинки; m₂/m – сухой вес / свежий вес листовой пластинки; Is – количество испарения, мм; Rs – суммарная солнечная радиация в июне, ккал/см²; Lper > 15 °C – длительность периода выше 15 °C; Os – Is – разница осадков и испарения, мм; Σt – сумма температур выше 10 °C; Tmt – температура самого теплого месяца, °C; Lper > 5 °C – длительность периода выше 5 °C; Os – количество годовых осадков, мм; Lper > 10 °C – длительность периода выше 10 °C.

У субальпийских и альпийских видов рода *Aquilegia* (группа 3) изрезанность листа (Iz) и отношение свежего веса к площади листа (m/S) возрастает при увеличении испарения, длительности периода выше 5 °C в местах их природного произрастания (табл. 4). Накопление сухого веса на единицу площади листа (m₂/S) увеличивается при возрастании длительности периода с температурой выше 5 °C. Отношение сухого веса к свежему (m₂/m) увеличивается при возрастании длительности периода выше 15 °C. При более длительном периоде с оптимальными температурами в вегетационный период происходит большее накопление пластических веществ (сухой массы).

Таблица 3

**Результаты регрессионного анализа зависимости параметров листа
североамериканских высокогорных лесных видов рода *Aquilegia L.*
от климатических факторов в их природных местообитаниях**

Зависимость	Параметры уравнения		Коэффициент детерминации, R ²
	угловой коэффициент, a	свободный член, b	
L (Rs)	-0,32	8,9	0,78
M (Rs)	-0,36	10,5	0,71
S (Rs)	-1,39	30,3	0,76
S/Lp (Rs)	-0,21	3,8	0,99
m ₂ /Lp (Rs)	-0,001	0,02	0,94
m ₂ /m (Rs)	-0,015	0,25	0,98
Iz (Rs)	0,15	1,7	0,95
m/S (Rs)	0,02	-0,06	0,97
m/Lp (Rs)	0,008	0,05	0,84
Lp (Os)	0,008	1,79	0,99
m (Os)	0,002	-0,56	0,95
m (Os - Is)	0,002	0,27	0,79
m (Σt)	0,001	-1,74	0,80
m (Lper >10 °C)	0,014	-2,55	0,81
m (Lper >5 °C)	0,015	-2,89	0,76
m (Lper >15 °C)	0,012	-1,54	0,87
S (Tmt)	-10,66	260,6	0,95
Iz (Is)	0,004	-1,36	0,81
Iz (Tmt)	1,03	-20,3	0,99
m/S (Is)	0,001	-0,58	0,86
m/S (Tmt)	0,17	-3,61	0,98
m/Lp (Os - Is)	1x10 ⁻⁴	0,07	0,98
m/Lp (Σt)	3x10 ⁻³	-0,03	0,97
m/Lp (Lper >5 °C)	0,001	-0,09	0,99
S/Lp (Is)	-0,006	8,5	0,96
S/Lp (Σt)	-0,001	4,79	0,72
S/Lp (Tmt)	-1,34	32,42	0,90
S/Lp (Lper >5 °C)	-0,016	6,17	0,77
m ₂ /S (Os - Is)	4x10 ⁻⁶	0,004	0,98
m ₂ /S (Σt)	1x10 ⁻⁶	0,0001	0,99
m ₂ /S (Lper >10 °C)	3x10 ⁻⁵	-0,002	0,99
m ₂ /m (Os - Is)	-0,0001	0,19	0,81
m ₂ /m (Σt)	-4x10 ⁻³	0,33	0,79
m ₂ /m (Tmt)	-0,09	2,23	0,84
m ₂ /m (Lper >5 °C)	-0,0012	0,43	0,83
m ₂ /Lp (Is)	-2x10 ⁻⁵	0,03	0,79
m ₂ /Lp (Tmt)	-0,006	0,14	0,99

Примечания: L – длина листовой пластинки, мм; M – ширина листовой пластинки, мм; Lp – длина черешка листа, см; S – площадь листовой пластинки, см²; m – вес свежего листа, г; m/S – свежий вес / площадь листовой пластинки; m₂/S – вес сухой листовой пластинки / площадь листовой пластинки; S/Lp – площадь листовой пластинки / длина черешка листа; m/Lp – вес свежей листовой пластинки / длина черешка листа; m₂/Lp – вес сухой листовой пластинки / длина черешка; m₂/m – сухой вес / свежий вес листовой пластинки; Iz – изрезанность листовой пластинки (P/S); Rs – суммарная солнечная радиация июня, ккал/см²; Os – количество годовых осадков, мм; (Os - Is) – разница годовых осадков и испарения, мм; Lper > 5 °C – длительность периода выше 5 °C; Lper > 10 °C – длительность периода выше 10 °C; Lper > 15 °C – длительность периода выше 15 °C; Tmt – температура самого теплого месяца, °C; Is – количество годового испарения, мм; Σt – сумма температур выше 10 °C.

Таблица 4

Результаты регрессионного анализа зависимости параметров листа субальпийских и альпийских видов рода *Aquilegia* L. от климатических факторов в пунктах их природного произрастания

Зависимость	Параметры уравнения		Коэффициент детерминации, R ²
	угловой коэффициент, a	свободный член, b	
Iz (Is)	0,002	0,16	0,84
Iz ($\sum t$)	0,001	0,31	0,79
m/S (Is)	9×10^{-5}	-0,04	0,82
m/S ($\sum t$)	3×10^{-5}	-0,03	0,77
m/S (Lper > 5 °C)	0,001	-0,08	0,83
m ₂ /S (Is)	7×10^{-6}	-0,002	0,65
m ₂ /S (Lper > 5 °C)	6×10^{-5}	-0,005	0,84
m/Lp (Lper > 15 °C)	0,002	-0,08	0,89
m ₂ /m (Lper > 15 °C)	0,001	0,008	0,69

Примечания: Iz – изрезанность листовой пластинки (P/S); m/S – вес свежей листовой пластинки / площадь листовой пластинки; m₂/S – вес сухой листовой пластинки / площадь листовой пластинки; m/Lp – вес свежей листовой пластинки / длина черешка листа; m₂/m – сухой вес / свежий вес листовой пластинки; Is – количество годового испарения, мм; $\sum t$ – сумма температур выше 10 °C; Lper > 5 °C – длительность периода выше 5 °C; Lper > 15 °C – длительность периода с температурой выше 15 °C.

При сравнении видов разных экологических групп выявлено, что в регионе интродукции свежий (m) и сухой (m₂) вес листа увеличивается при уменьшении суммарной солнечной радиации июня и не зависит от других климатических параметров (табл. 5). Площадь листа (S) и сухой вес листа (m₂) уменьшаются при возрастании разницы годовых осадков и испарения, суммы температур, температуры самого теплого месяца и длительности периода выше 5 °C в местах естественного произрастания видов. Изрезанность листа (Iz) больше у видов из более теплых и влажных мест, характеризующихся высоким годовым испарением осадков. Накопление свежего (m/S) и сухого веса (m₂/S) на единицу площади листа выше у видов из более теплых мест, с высоким испарением осадков, кроме того m/S увеличивается при возрастании разницы годовых осадков и испарения. Образование сухого веса к свежему (m₂/m), S/Lp и m₂/Lp увеличиваются, а m/Lp уменьшается у видов из более засушливых и холодных мест обитаний. В степной зоне Украины у видов из регионов с меньшим значением коэффициента увлажнения увеличиваются изрезанность листа (Iz), накопление свежего и сухого веса на единицу площади листа (m/S, m₂/S) и m/Lp, уменьшаются линейные размеры, периметр, площадь, длина черешка, сухой вес листа, S/Lp, m₂/m и m₂/Lp.

Таблица 5

Результаты регрессионного анализа зависимости параметров листа видов рода *Aquilegia* L. по экологическим группам от климатических факторов в природных местообитаниях

Зависимость	Параметры уравнения		Коэффициент детерминации, R ²
	угловой коэффициент, a	свободный член, b	
1	2	3	4
m (Rs)	-0,02	1,8	0,79
m ₂ (Rs)	-0,02	0,33	0,74
m ₂ (Os-Is)	-0,0003	0,28	0,99
m ₂ ($\sum t$)	-1×10^{-5}	0,33	0,64
m ₂ (Tmt)	-0,03	0,71	0,99
m ₂ (Lper > 5 °C)	-0,001	0,40	0,88

1	2	3	4
S (Os-Is)	-0,07	63,4	0,95
S (Σt)	-0,01	81,1	0,78
S (Tmt)	-6,8	173,8	0,97
S (Lper > 5 °C)	-0,29	100,14	0,96
Iz (Is)	0,003	-0,48	0,90
Iz (Os-Is)	0,002	1,69	0,77
Iz (Σt)	0,0004	0,86	0,95
Iz (Tmt)	0,21	-1,76	0,82
Iz (Lper > 5 °C)	0,01	0,32	0,99
m/S (Is)	0,0004	-0,27	0,94
m/S (Os-Is)	0,0002	0,006	0,70
m/S (Σt)	5×10^{-5}	-0,10	0,98
m/S (Tmt)	0,02	-0,40	0,75
m/S (Lper > 5 °C)	0,001	-0,16	0,98
m ₂ /S (Is)	6×10^{-6}	-0,0002	0,97
m ₂ /S (Σt)	8×10^{-7}	0,002	0,99
m ₂ /S (Tmt)	0,0004	-0,002	0,71
m ₂ /S (Lper > 10 °C)	2×10^{-5}	0,002	0,99
m ₂ /m (Os-Is)	-8×10^{-5}	0,15	0,93
m ₂ /m (Σt)	-1×10^{-5}	0,17	0,81
m ₂ /m (Tmt)	-0,008	0,27	0,95
m ₂ /m (Lper > 5 °C)	-0,0003	0,19	0,97
S/Lp (Os-Is)	-0,03	3,66	0,95
S/Lp (Σt)	-0,0005	4,43	0,78
S/Lp (Tmt)	-0,30	8,48	0,97
S/Lp (Lper > 5 °C)	-0,013	5,26	0,96
m ₂ /Lp (Os-Is)	-9×10^{-6}	0,01	0,97
m ₂ /Lp (Σt)	-1×10^{-6}	0,02	0,72
m ₂ /Lp (Tmt)	-0,0009	0,03	0,99
m ₂ /Lp (Lper > 5 °C)	-4×10^{-5}	0,02	0,93
m/Lp (Os-Is)	5×10^{-5}	0,09	0,90
m/Lp (Σt)	-1×10^{-5}	0,08	0,85
m/Lp (Tmt)	0,006	0,003	0,93
m/Lp (Lper > 5 °C)	0,0002	0,06	0,99
Lp (Ky)	11,79	0,58	0,94
P (Ky)	109,89	-56,76	0,95
S (Ky)	91,87	-70,99	0,98
m ₂ (Ky)	0,34	-0,23	0,92
m ₂ /m (Ky)	0,11	-0,009	0,99
S/Lp (Ky)	4,01	-2,2	0,98
m ₂ /Lp (Ky)	0,11	-0,003	0,96
Iz (Ky)	-3,12	6,17	0,98
m/S (Ky)	-0,38	0,54	0,96
m ₂ /S (Ky)	-0,006	0,01	0,93
m/Lp (Ky)	-0,08	0,21	0,99

Примечания: m – вес свежего листа, г; m₂ – вес сухого листа, г; P – периметр листовой пластинки, см; S – площадь листовой пластинки, см²; m/S – свежий вес / площадь листовой пластинки; m₂/S – сухой вес / площадь листовой пластинки; m₂/m – сухой вес / свежий вес листовой пластинки; S/Lp – площадь листовой пластинки / длина черешка листа; m₂/Lp – вес сухой листовой пластинки / длина черешка; m/Lp – вес свежей листовой пластинки / длина черешка листа; (Os – Is) – разница годовых осадков и испарения, мм; Σt – сумма температур выше 10 °C; Tmt – температура самого теплого месяца, °C; Lper > 5 °C – длительность периода выше 5 °C; Ky – коэффициент увлажнения (годовое количество осадков / годовая испаряемость).

Можно выделить следующие морфологические признаки листа, которые обеспечивают нормальное его функционирование в изменившихся условиях произрастания: изрезанность края листовой пластинки – больше у видов из регионов с высокими значениями годовой испаряемости, суммарной солнечной радиации июня, суммы температур более 10 °С; достаточное накопление пластических веществ (m_2/S) – больше у видов из регионов с высокими испарением, суммой температур выше 10 °С и длительностью периода больше 10 °С. Накопление свежего веса на единицу площади листа (m/S) больше у видов из регионов с высокими значениями суммы температур выше 10 °С, температурой самого теплого месяца и длительностью периода более 5 °С. Следовательно, в условиях степной зоны Украины листья видов рода *Aquilegia* из более теплых регионов с высокой испаряемостью функционально более эффективны. Листья видов из более теплых регионов накапливают большее количество воды.

В степной зоне Украины свежий и сухой вес листа видов рода *Aquilegia* выше у растений из регионов с меньшей суммарной солнечной радиацией июня, так как в новых условиях произрастания происходит значительное возрастание солнечной радиации (см. табл. 1). Необходимым условием нормальной жизнедеятельности листа является оптимальная насыщенность тканей водой. Содержание воды влияет на структуру протоплазмы, интенсивность фотосинтеза, дыхания, роста и других процессов, поддержание оптимальной температуры растения и прежде всего листа, что особенно важно при изменении условий произрастания. Развитие механических тканей листа обеспечивает оптимальное его положение для улавливания солнечной радиации и повышения интенсивности фотосинтеза. Жилкование листа также имеет важное физиологическое значение, так как густота сети жилок обуславливает степень снабжения листа водой и минеральными веществами, его способность обеспечивать отток ассимилянтов. Для оптимального фотосинтеза растение должно иметь максимальную листовую поверхность в конце июня (Galstone et al., 1983). Количество света, поглощаемое листом, различно в зависимости от содержания в нем хлорофилла, но обычно составляет около 90 % от падающего излучения. 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 (Shulgin et al., 1960).

В засушливых условиях виды рода *Aquilegia* из более теплых и влажных местообитаний проявляют следующие типичные для мезофитов адаптационные изменения в морфологии листа: уменьшение линейных размеров и площади, увеличение накопления воды на единицу площади листа, увеличение изрезанности края, обеспечивающие функциональность фотосинтезирующего органа в изменившихся условиях обитания. Большая изрезанность листа обеспечивает его охлаждение в засушливых условиях произрастания (Vogel, 2009). Интенсивное испарение горячего влажного воздуха может сильно повредить цельный лист. В случае изрезанной листовой пластинки конвекционные потоки проходят между лопастями, долями или сегментами листа, в результате он быстрее и равномернее остывает.

Для листьев двудольных растений характерен равномерный рост по всей поверхности листа с близкой для его частей скоростью. В почке листок приобретает характерную форму и является миниатюрной копией взрослого листа. В процессе роста увеличивается его размер и происходит дифференцировка анатомического строения. Общая продолжительность роста листа составляет 15–20 дней, она неодинакова у разных видов растений. Поэтому размеры листьев, которые формируются за короткий промежуток времени, обусловлены количеством ассимилянтов и корневых метаболитов, которые поступают в листья в течение их роста (Terek, 2007). Для растущей листовой пластинки характерно наличие не одной,

а нескольких точек роста, благодаря деятельности которых возникают разные зубцы, лопасти и другие образования. Формирование долей листа начинается очень рано в онтогенезе листа благодаря появлению зон активного роста на боковых поверхностях. Форму листа определяют три показателя: форма примордиальных листьев, число и ориентация делений клеток, сумма и распределение клеточного растяжения (Sytnik et al., 1978).

Определяющими факторами в формировании геометрической структуры листьев являются солнечная радиация, термический режим приземного слоя воздуха, соотношение между транспирацией и запасами влаги в почве. Для растений открытой местности в южных широтах характерна сильная изрезанность листовой пластинки, в основном это свойственно видам степных предгорных районов с высокой инсоляцией. Доказано, что при возрастании температуры у некоторых видов растений формируются листья менее изрезанные, или более короткие и широкие с менее развитым черешком (Sytnik et al., 1978).

У североамериканских высокогорных лесных видов изрезанность листа, m/S и m_2/S , m/Lp больше, S/Lp меньше по сравнению с другими исследованными видами, так как климат степной зоны Украины суше и холоднее, чем климат их природных местообитаний, солнечная радиация в июне выше. Большие отличия в климатических условиях приводят к адаптивной функциональной морфологической перестройке листа, которая выражается в большем накоплении воды и развитии механических тканей.

Высокогорья характеризуются максимальными из всех известных на Земле биомов показателями интенсивности солнечной радиации, скорости ветра, минимальным атмосферным давлением (Revyakina, 1996; Golubchikov, 1996; Modina, 1997; Kötner, 1999 и др.). Основным экологическим фактором, лимитирующим жизнь растений в высокогорьях, является температурный режим их местообитаний, который вызывает различные функциональные нарушения органов растений, физиологическую сухость. На жизнедеятельности растений негативно сказываются особенности радиационного режима высокогорий, обуславливающие снижение интенсивности фотосинтеза, разреженная атмосфера, создающая предпосылки для повышенного испарения с поверхности растений и субстрата, что наряду с физиологической сухостью определяет периодический недостаток влаги даже в гумидных горных системах (Volkov, 2002, 2007). Так как субальпийские и альпийские виды произрастают в одинаково экстремальных условиях, количество связей параметров листа в регионе интродукции с условиями природной среды обитания минимальное.

У субальпийских и альпийских видов рода *Aquilegia* изрезанность листа, отношение m/S возрастает при увеличении испарения, длительности периода выше $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ в местах их природного произрастания. У видов этой группы в регионе интродукции при более длительном периоде с оптимальными температурами в вегетационный период происходит большее накопление пластических веществ, так как климат степной зоны Украины теплее, чем климат их природных местообитаний, годовое испарение и суммарная солнечная радиация в июне выше.

ВЫВОДЫ

Таким образом, в степной зоне Украины изрезанность листа, отношение свежего веса (m/S) и сухого веса к площади листа (m_2/S), отношение свежего веса листа к длине черешка листа (m/Lp) выше у североамериканских высокогорных лесных видов по сравнению с горными субальпийскими и равнинными лесными видами европейско-азиатского происхождения. Отношение площади листа к длине черешка (S/Lp) и отношение сухого веса к свежему (m_2/m) выше в группе субальпийских видов.

В регионе интродукции горные и равнинные лесные виды характеризуются увеличением изрезанности листа (Iz), уменьшением площади листа (S), отношения

площади листа к длине черешка (S/L_p) и сухого веса листовой пластинки к длине черешка (m_2/L_p) при возрастании суммарной солнечной радиации июня в природных местообитаниях; увеличением длины черешка листа (L_p) и уменьшением m_2/m – при возрастании разницы годовых осадков и испарения. У субальпийских и высокогорных лесных видов увеличиваются изрезанность листа (I_z) и отношение свежего веса к площади листа (m/S) при увеличении годового испарения осадков. У субальпийских и высокогорных лесных видов из более теплых мест произрастания выше I_z , m/S и m_2/S .

Эффективность функционирования листа *Aquilegia* в степной зоне связана со следующими морфологическими характеристиками: изрезанность края листовой пластинки, достаточное накопление пластических веществ. Наиболее адаптированными к условиям степной зоны Украины являются виды из более теплых регионов и теплых регионов с высокой испаряемостью.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Agroklimaticeskij atlas mira [Agroclimatic Atlas of the World], 1972. Moscow, Leningrad (in Russian).
- Bastida, J. M., Alcantara, J. M., Rey, P. J., Vargas, P., Herrera, C. M., 2010.** Extended phylogeny of *Aquilegia*: the biogeographical and ecological patterns of two simultaneous but contrasting radiations. *Plant Systematics and Evolution*. 284, 171–185.
- Galstone, A., Davis, P., Setter, R., 1983.** Zhizn zelenoho rasteniia [Green plant life]. Mir, Moscow (in Russian).
- Golubchikov, Yu. N., 1996.** Geografiia hornyh i poliarnyh stran [Geography of mountain and polar states]. Moscow State University Publ., Moscow (in Russian).
- Körner, C., 2003.** Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer–Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Modina, T. D., 1997.** Klimaty Respubliki Altaj [Climates of Altay Republic]. Novosibirsk Teachers Training University Publ., Novosibirsk (in Russian).
- Revyakina, N. V., 1996.** Sovremennaia prilednikovaia flora Altae-Saianskoj hornoj oblasti (proiskhozhdenie, stanovlenie, adaptatsii [A contemporary periglacial flora of Altay-Sayany Mountains (origin, development, adaptation)]. Barnaul (in Russian).
- Shulgin, I. A., Kleshnin, A. F., Verbolova, M. I., 1960.** O korreliatsii mezhdru opticheskimi svojstvami i strukturnimi priznakami listiev rastenij [Correlation of optical properties and structural features in plant leaves]. Proceedings of the High School. Biology. 1, 132–135 (in Russian).
- Sytnik, K. M., Musatenko, L. I., Bogdanova, T. L., 1978.** Fiziologhiia lista [Leaf physiology]. Naukova dumka, Kiev (in Russian).
- Terek, O. I., 2007.** Rist roslyn [Plant growth]. Ivan Franko Lviv National University Publ., Lviv (in Ukrainian).
- Vogel, S., 2009.** Leaves in the lowest and highest winds: temperature, force and shape. *New Phytologist*. 183, 13–26.
- Volkov, I. V., 2002.** Vvedenie v ekolohiiu vysokohornyh rastenij [An introduction to highland plants' ecology]. TGPU Publ., Tomsk (in Russian).
- Volkov, I. V., 2007.** Biomorfologicheskie adaptatsii vysokohornyh rastenij [Biomorphologic adaptations of highland plants]. TGPU Publ., Tomsk (in Russian).

Стаття надійшла в редакцію: 28.05.2013

Рекомендує до друку: д-р біол. наук, проф. В. І. Парпан