
BIOGEOCENOLOGY, GEOBOTANY AND PHYTOCENOLOGY



I. I. Krokhmal 

Cand. Sci. (Biol.), Sen. Res.

UDK 581.45:581.522.4

*Institute for Evolutionary Ecology of the National
Academy of Sciences of Ukraine,
Lebedeva str., 37, Kyiv, Ukraine, 03143*

FUNCTIONAL ANATOMY AND MORPHOLOGY OF LEAF *CAMPANULA SIBIRICA* L.


Abstract. The functional anatomy and morphology of leaf *Campanula sibirica* L. in different habitat conditions are investigated: in the Donetsk Botanical Garden of NAS of Ukraine (Donetsk, south-east of Ukraine, steppe zone) and in the Crimea: 1) Range Echki-Dag (south-east coast of the Crimea), Kara-Oba; 2) Bakhchisarai, Calais. Comparison leaf parameters different versions of the experiment was carried out using a statistical test ANOVA.

Comparison of anatomical and morphological parameters of rosette leaves of *C. sibirica* in two localities in the Crimea showed that in arid conditions of the Crimea (Calais) increases the thickness of leaf, mesophyll, abaxial epidermis. The number of cells on the abaxial side of leaf is not changed, the number of stomata, epidermal-stomatal (SEI) and pore-stomatal (SPI) indices are decreased, while the stomatal size is increased.

It was found that in more arid growing conditions (Crimea, Calais) leaves of different formations *C. sibirica* are large values of specific leaf area (SLA), the stomatal size, lower values of leaf area (S), weight of dried leaf (M_1) compared with Donetsk.

Revealed that the responses to changing environment conditions are 1) to increase the number of links the functional leaf parameters and their closeness, 2) quantitative changes in stomatal-epidermal complex and the internal leaf anatomy. The most significant are the changes in stomatal complex, since it is linked with important adaptive traits of plants. In more severe conditions habitat of *C. sibirica*: 1) decreases palisade coefficient and stomatal density, increases their size with increases index (I) of rosette leaf; 2) significant changes occur in stomatal density on the abaxial side (increases) and stomatal length (decrease) with increases weight of cauline leaf, ratios M_1/M , M_1/S , leaf thickness, mesophyll thickness. The length of petiole of rosette leaf (L_p) is linked with leaf weight, M/S , tcm/tl . By increasing the length of the stomata (L_s) increases the specific leaf area (SLA). The length of the stomata (L_s) is positively correlated with leaf index, tcm/tl and tle/tl , negatively with tcm/tl , palisade coefficient (k). Stomatal pore-index (SPI), which is associated with a complex adaptive traits of plants, defining the strategy of their function, positively linked with tcm/tl .

The adaptive traits of plants *C. sibirica* at: 1) rosette leaves – increases mesophyll thickness, in particular columnar mesophyll, abaxial epidermis, specific leaf area (SLA), a decreases area and weight of leaf, length of the petiole, the number of stomata, stomatal pore-

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

DOI: 10.15421/031506

index (SPI) with a simultaneous increases stomatal length; 2) cauline leaves – increases mesophyll thickness, specific leaf area (SLA), a decreases area and weight of dried leaf, increases the stomatal width. The fact that the cauline leaves function and provide vital activity of plant in the most extreme temperature and humidity period causes a greater number relations of their functional parameters and closeness of links compared with rosette. In more arid habitat conditions leaves of different formations *C. sibirica* are characterized by high photosynthetic energy use efficiency (PEUE), and low water use efficiency (WUE).

Key words: functional anatomy, stomatal-epidermal complex, functional morphology, leaf, adaptive trait.

УДК 581.45:581.522.4

І. І. Крохмаль

канд. біол. наук, стар. наук. співр.

*Інститут еволюційної екології НАН України,
вул. Лебедєва, 37, м. Київ, Україна, 03143,
тел.: +38095-401-99-78, e-mail: dies_irae78@mail.ru*

ФУНКЦИОНАЛЬНА АНАТОМІЯ И МОРФОЛОГІЯ ЛИСТКА *CAMPANULA SIBIRICA* L.

Анотація. Досліджено функціональну анатомію і морфологію листка *Campanula sibirica* L. в різних умовах існування. Порівняння параметрів листка в різних варіантах досліду проводили з використанням статистичного тесту ANOVA. Виявлено, що відповідними реакціями на умови середовища, що змінюється є: 1) підвищення кількості зв'язків функціональних параметрів листка і їх тісноти, 2) кількісні зміни в продихово-епідермальному комплексі та внутрішньої анатомії листка. Найбільш значущими є зміни в продиховому комплексі, так як він пов'язаний з важливими адаптивними ознаками рослин. Виявлено, що в найбільш жорстких умовах існування розмір, площа і вага сухого листка різних формацій *C. sibirica* зменшуються. Адаптивні ознаки рослин *C. sibirica* на рівні: 1) розеткового листка – збільшення товщини мезофілу, зокрема стовбчатого, абаксіального епідермісу, питомої площі листа (SLA), зменшення площі і ваги листка, довжини черешка, кількості продихів, продихово-порового індексу (SPI) з одночасним збільшенням довжини продихів; 2) стеблового листка – збільшення товщини мезофілу, питомої площі листка (SLA), зменшення площі і ваги сухого листка, збільшення ширини продихів. Той факт, що стеблове листя функціонує і забезпечує життєдіяльність рослини в найбільш екстремальний за температурою і вологою період, обумовлює більшу кількість зв'язків його функціональних ознак та їх тісноту в порівнянні з розетковим. У більш посухостійких умовах існування листя різних формацій *C. sibirica* відрізняється високою ефективністю використання енергії фотосинтезу (PEUE) та низькою ефективністю використання води (WUE).

Ключові слова: функціональна анатомія, продихово-епідермальний комплекс, функціональна морфологія, лист, адаптивна ознака.

УДК 581.45:581.522.4

І. І. Крохмаль

канд. биол. наук, стар. науч. сотр.

*Інститут еволюційної екології НАН України,
вул. Лебедєва, 37, г. Киев, Украина, 03143,
тел.: +38095-401-99-78, e-mail: dies_irae78@mail.ru*

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ ЛИСТА *CAMPANULA SIBIRICA* L.

Аннотация. Исследована функциональная анатомия и морфология листа *Campanula sibirica* L. в разных условиях обитания. Сравнение параметров листа в разных вариантах опыта проводили с использованием статистического теста ANOVA. Выведено, что ответными реакциями на условия изменяющейся среды являются: 1) повышение количества связей функциональных параметров листа и их тесноты, 2) количественные изменения в устьично-эпидермальном комплексе и внутренней анатомии листа. Наиболее значимыми являются изменения в устьичном комплексе, так как он связан с важными адаптивными признаками растений. Выведено, что в наиболее жестких условиях существования размер, площадь и вес

высушенных листьев разных формаций *C. sibirica* уменьшаются. Адаптивные признаки растений *C. sibirica* на уровне: 1) розеточного листа – увеличение толщины мезофилла, в частности столбчатого мезофилла, абаксиального эпидермиса, удельной площади листа (SLA), уменьшение площади и веса листа, длины черешка, количества устьиц, устьично-порового индекса (SPI) с одновременным увеличением длины устьица; 2) стеблевого листа – увеличение толщины мезофилла, удельной площади листа (SLA), уменьшение площади и веса высушенного листа, увеличение ширины устьица. Тот факт, что стеблевые листья функционируют и обеспечивают жизнедеятельность растения в наиболее экстремальный по температуре и влаге период, обуславливает большее количество связей их функциональных параметров и их тесноту в сравнении с розеточными. В засушливых условиях обитания листья разных формаций *C. sibirica* отличаются высокой эффективностью использования энергии фотосинтеза (PEUE), низкой эффективностью использования воды (WUE).

Ключевые слова: функциональная анатомия, устьично-эпидермальный комплекс, функциональная морфология, лист, адаптивный признак.

ВВЕДЕНИЕ

Аллометрические модели масштабирования, описывающие биологические процессы, важны для понимания адаптивных реакций растений к изменениям условий произрастания (Niklas, 1994; Hui et al., 2012). 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, Dan, 2009; Scheepens et al., 2010). Фотосинтетический аппарат растений обладает высокой пластичностью, что выражается в значительной вариабельности размеров листа и его анатомических характеристик.

В последние годы вопросы анатомии и физиологии листа, эпидермально-устьичного комплекса освещены в работах многих авторов (Poorter, Remkes, 1990; Tsialtas et al., 2002; Shipley, 2002; Wright et al., 2004; Shipley et al., 2005; Shipley, 2006; Franks et al., 2009; Brodribb et al., 2013). Изучение морфолого-анатомических особенностей листа видов рода *Campanula* L. проводится с целью уточнения систематики видов (Alcitere, Yildiz, 2010; Dremlyuga, 2012) или выяснения механизмов адаптации растений к различным условиям обитания (Gyorgy, 2009; Gostin, 2012; Krokmal, 2013).

Изучение морфолого-анатомических особенностей листа, установление связей его функциональных параметров и их скоординированное изменение в ответ на различные условия среды представляет собой большой интерес и делает цель наших исследований актуальной. Процесс адаптации затрагивает весь организм растения в целом, связанные с ним морфолого-анатомические перестройки изменяют его физиологический статус, в результате чего растение получает возможность наиболее эффективно использовать ресурсы среды в новых для него экстремальных условиях существования (Menshakova et al., 2008).

Цель работы – выявление особенностей функциональной анатомии и морфологии листа *Campanula sibirica* L. в разных условиях обитания для определения адаптивных признаков растений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сравнивали морфолого-анатомические признаки листьев *C. sibirica* в условиях Донецкого ботанического сада НАН Украины (Донецк, юго-восток Украины, степная зона) и в Крыму: 1) хребет Эчки-Даг (юго-восточное побережье Крыма), г. Кара-Оба; 2) Бахчисарай, Чуфут-Кале (предгорье, склон Внутренней гряды Крымских гор, лесостепь, долина притока Каси – реки Чурук-Су). Климатограмма мест произрастания *C. sibirica* представлена на рисунке 1. Климат Эчки-Дага умеренно-континентальный. К вершинам хребта Эчки-Даг средняя температура уменьшается с

12 до 8 °С, количество осадков увеличивается от 350 до 700 мм в год, средняя температура июля 23–24 °С. Климат Бахчисарая предгорный, полузасушливый, теплый, с мягкой зимой, количество годовых осадков составляет 50 мм, средняя температура в январе 0,8 °С, в июле 21,7 °С (Klimat i ..., 1982). Город Донецк расположен на юго-востоке Украины на р. Кальмиус. Климат города умеренно-континентальный с прохладной зимой и теплым (иногда знойным) летом. Среднегодовая температура воздуха составляет 8,0 °С, наиболее низкая она в январе (-6,1 °С), наиболее высокая – в июле (20,9 °С). В среднем за год в Донецке выпадает 514 мм атмосферных осадков, меньше всего их в октябре, больше всего – в июне (Preobrazhenskii, 1959).

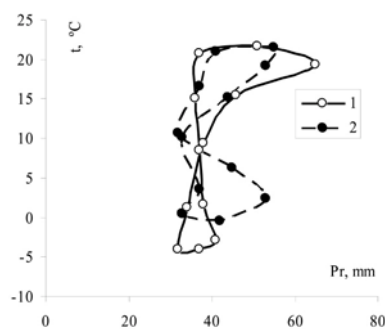


Рис. 1. Климатограмма местобитаний *Campanula sibirica* L.:
1 – Донецк, 2 – Крым (Чуфут-Кале);
t, °С – средняя температура, °С; Pr, mm – количество осадков, mm

Листья собирали с 5–10 растений в каждом варианте опыта, взвешивали, сканировали, с использованием программы AxioVision измеряли их площадь (S) и периметр (P), диаметр (d_p) и длину черешка (L_p) листа, рассчитывали индекс черешка – отношение диаметра черешка к его длине (d_p/L_p). Для анатомических исследований использовали временные препараты поперечного среза листа и эпидермиса. Измеряли толщину листа, мезофилла, эпидермиса, количество клеток и устьиц на 1 мм² поверхности листа, их размер. В работе использовали микроскоп Zeiss Primo Star. Отношения толщины тканей листа к общей толщине листа и коэффициент палисадности (k), т.е. отношение толщины столбчатого мезофилла к толщине губчатого (t_{cm}/t_{sm}), были вычислены согласно общепринятым методикам (Boyne, 2011; Boyne et al., 2013). Рассчитывали устьично-эпидермальный индекс (SEI, %) по формуле $ns \cdot 100 / (ec + ns)$, где ns – количество устьиц на 1 мм² поверхности листа, ec – количество эпидермальных клеток (Gupta, 1961). Длина замыкающих клеток устьиц (L_s) была использована для расчета устьично-порового индекса (SPI) по формуле $ns / (L_s)^2$ (Sack et al., 2003). Затем сканированные листья высушивали при температуре 60 °С до постоянной массы и взвешивали, рассчитывали следующие показатели: m/S (отношение веса свежего листа к его площади), m₁/S (отношение веса высушенного листа к его площади), M/S (отношение веса свежей листовой пластинки к ее площади), M₁/S (отношение веса высушенной листовой пластинки к ее площади). Вычисляли удельную площадь листа (SLA, cm²/g) как отношение площади листа к его высушенной массе (SLA=S/m₁) (Sack et al., 2003). Известно, что один из адаптивных признаков растений к новым условиям среды – более высокая относительная скорость их роста (RGR), связана с высокой интенсивностью фотосинтеза и/или высокой удельной площадью листа (SLA) (Shiple, 2002). Для мировых сравнительных баз данных по экологическим свойствам растений удельная площадь листа является одним из лучших сравнительных показателей (Vendramini et al., 2002). Сравнение параметров листа в разных вариантах опыта проводили с использованием статистического теста ANOVA.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

C. sibirica распространен в Западной Сибири, на Алтае, в Средней Азии и Европе (Viktorov, 2005). Розеточные листья *C. sibirica* продолговатые, тупые, сужаются в черешок, стеблевые – ланцетные, заостренные, сидячие.

I. Отличия морфолого-анатомических параметров листа растений в разных местах обитания. Сравнение анатомо-морфологических параметров розеточных листьев *C. sibirica* в двух местообитаниях в Крыму, где он встречается как заносной натурализовавшийся вид, показало, что в засушливых условиях Крыма (Чуфут-Кале) увеличиваются толщина розеточного листа ($p < 0,002$), мезофилла ($p < 0,01$), как губчатого ($p < 0,001$), так и столбчатого ($p < 0,02$) в 2,0 раза, абаксиального эпидермиса – в 1,4 раза ($p < 0,001$), отношение толщины мезофилла к толщине листа (tm/tl) в 1,2 раза; уменьшаются отношение толщины эпидермиса к толщине листа (te/tl), верхнего эпидермиса к толщине листа (tue/tl) в 0,6 раза ($p < 0,002$), нижнего эпидермиса к толщине листа (tle/tl) в 0,7 раза ($p < 0,03$).

Увеличение слоев столбчатого мезофилла, возрастание их высоты – ксероморфные признаки растений в аридных условиях произрастания. Известно, что при произрастании в засушливых условиях и большой инсоляции происходит увеличение толщины пластинки листа и ассимиляционной ткани (Ivanova, 2014). Увеличение слойности и толщины палисадного мезофилла имеет адаптивный характер, поскольку основная фотосинтетическая деятельность листа связана именно с палисадной тканью. Обусловлено это тем, что новообразование хлоропластов в палисадной ткани происходит значительно дольше (Menshakova et al., 2008).

Количество клеток на абаксиальной стороне листа не изменяется, количество устьиц (ns) ($p < 0,05$), эпидермально-устьичный (SEI) ($p < 0,02$) и устьично-поровый (SPI) индексы ($p < 0,001$) уменьшаются в 0,7; 0,6 и 0,3 раза соответственно, тогда как размер устьиц увеличивается в 1,4 раза ($p < 0,002$). Количество клеток, устьиц и их размер на адаксиальной и абаксиальной поверхностях листа у растений *C. sibirica* на Чуфут-Кале одинаков, тогда как на верхнем эпидермисе растений на Кара-Обе располагаются единичные крупные устьица в сравнении с нижним эпидермисом.

В эволюционной экологии растений известна обратная довольно тесная корреляция между плотностью устьиц и их размером. Многие ученые (Franks, 2009; Brodribb et al., 2013; Zhang et al., 2012; Doherty-Adams et al., 2012) предполагают, что независимо от размера, формы, количества эпидермальных клеток, размер и плотность устьиц – это именно те эпидермальные признаки, которые определяют скорость газообмена, а более высокий темп проводимости более детерминирован высокой плотностью устьиц, а не увеличением их длины. В научной литературе известно, что SPI имеет тесную связь с известными адаптивными признаками: удельной площадью листа (SLA), биомассой, относительной скоростью роста (RGR) (Osunkoya et al., 2014); а также с физиологическими функциональными параметрами: максимальным фотосинтезом листа (A_{max}), затратами на строительство (CC), эффективностью использования воды (WUE) и энергии фотосинтеза (PEUE), которые в свою очередь связаны с экономией углерода (Osunkoya et al., 2010). Кроме того, в работах некоторых авторов встречаются доказательства того, что ключевые адаптивные признаки, такие как относительная скорость роста (RGR), накопление биомассы и удельная площадь листа (SLA) связаны с репродуктивным выходом растений (Wright et al., 2004). Следовательно, в засушливых условиях Крыма (Чуфут-Кале) для розеточных листьев *C. sibirica* в весенний период характерна высокая эффективность использования энергии фотосинтеза (PEUE) и максимальный фотосинтез (A_{max}) в сравнении с более влажным местообитанием в Крыму (хребет Эчки-Даг, г. Кара-Оба).

Сравнение растений *C. sibirica* в условиях Крыма (Чуфут-Кале) и Донецка показало, что в более аридных условиях (Чуфут-Кале) розеточные листья отличаются

меньшими значениями площади листа (S) ($p < 0,003$), его длины (L) в 0,6 раза, веса (m) в 0,1 ($p < 0,001$), длины черешка (L_p) и отношения веса листовой пластинки к ее площади (M/S ; M_1/S) в 0,3 раза ($p < 0,002$), веса высушенной листовой пластинки (M_1) в 0,2 ($p < 0,001$), количества устьиц на нижней поверхности листа (ns) в 0,5 ($p < 0,04$), устьично-порового индекса (SPI) в 0,4 ($p < 0,003$), te/tl ($p < 0,001$) и tle/tl ($p < 0,01$) в 0,8 раза; большими значениями длины устьица (L_s) в 1,2 ($p < 0,003$), индекса листа (I) в 2,4 ($p < 0,0005$), удельной площади листа (SLA) в 3,3 раза ($p < 0,0002$).

Некоторыми ботаниками (Osunko et al., 2014) доказано, что с изменением условий произрастания происходит значительное увеличение плотности устьиц, а не их размера. Однако возрастание плотности устьиц листа приводит к увеличению потребления углерода, но и увеличивает транспирацию. По мнению других ученых (Brodribb et al., 2013; Holland, Richardson, 2009) большое количество именно маленьких устьиц максимизирует диффузию CO_2 в листья для фотосинтеза без больших потерь воды. Несмотря на принятое некоторыми учеными положение о наличии большого количества мелких устьиц у мезофитов в засушливых условиях обитания (Ezau, 1980; Vuinova, 1988), у *C. sibirica* на уровне розеточных листьев приспособление к жестким условиям произрастания достигается за счет уменьшения количества устьиц и увеличения их размеров. Последнее согласуется с мнением других авторов (Ceulemans et al., 1978; Bissing, 1982) о том, что низкая частота устьиц в сочетании с крупными их размерами способствует более эффективному контролю водообмена.

У стеблевых листьев *C. sibirica* в Крыму (Чуфут-Кале) в сравнении с Донецком достоверно больше отношение m/S в 2,0 раза ($p < 0,004$), ширина устьиц в 1,1 раза ($p < 0,02$), отношение толщины мезофилла к общей толщине листа (tm/tl) в 1,1 раза ($p < 0,001$), SLA в 3,8 раза ($p < 0,0001$); меньше размер листа ($p < 0,002$) – длина в 0,4, ширина – в 0,2 раза, индекс листа в 0,6, площадь и вес высушенного листа в 0,1 раза ($p < 0,001$).

Следовательно, в более аридных условиях произрастания (Крым, Чуфут-Кале) листья разных формаций *C. sibirica* отличаются большими значениями удельной площади листа (SLA), размера устьиц, меньшими значениями площади листа (S), веса высушенного листа (M_1) в сравнении с Донецком. К таким же выводам пришли Р.-É. Lauri et al. (2014), которые установили, что недостаток влаги приводит к уменьшению площади листовой пластинки и ее массы в абсолютных значениях. В Крыму (Чуфут-Кале) листья разных формаций *C. sibirica* характеризуются высокой эффективностью использования энергии фотосинтеза (PEUE) и максимальным фотосинтезом (Аmax) в сравнении с Донецком.

II. Взаимоотношения функциональных морфолого-анатомических параметров листа, поиск адаптивных признаков растений. В более засушливых условиях произрастания (Чуфут-Кале) у растений возрастает количество связей анатомо-морфологических параметров листа разных формаций и их теснота, что является одной из адаптивных реакций растений на экстремальные условия (Krokhmal, 2013). О.О. Osunko et al. (2010) выявили более высокий уровень корреляции признаков у инвазивных видов в сравнении с аборигенными.

Толщина верхнего эпидермиса (tue) розеточного листа прямо коррелирует с толщиной столбчатого мезофилла (tcm) (0,90) и весом высушенной листовой пластинки (M_1) (0,94), толщина нижнего эпидермиса (tle) – с толщиной губчатого мезофилла (tsm) (0,79) и весом свежей листовой пластинки (M) (0,91). Известно, что клетки эпидермиса видов рода *Campanula* выполняют функцию запаса воды (Gyorgy, 2009).

Толщина столбчатого мезофилла (tcm) розеточного листа *C. sibirica* отрицательно связана с длиной устьица (-0,85) и его площадью (S_s) (-0,93). Отношение массы высушенной листовой пластинки к ее площади (M_1/S) увеличивается при возрастании толщины столбчатого мезофилла (0,92) и нижнего эпидермиса (0,99).

Площадь (-0,85) и вес (-0,91) листовой пластинки, толщина губчатого мезофилла (-0,85) и нижнего эпидермиса (tle) (-0,92) уменьшаются при увеличении эпидермально-устычного индекса (SEI). Устьично-поровый индекс (SPI) тесно связан с шириной листа (-0,93), индексом листа (-0,89), коэффициентом палисадности (0,78), отношениями M_1/M (-0,75). Следовательно, можно выявить смену стратегии функционирования листа по изменению его индекса в новых условиях произрастания. Соотношение веса высушенной листовой пластинки и сырой (M_1/M) увеличивается при возрастании длины устьица (0,92). При увеличении индекса розеточного листа (I) уменьшается коэффициент палисадности (-0,93), количество устьиц нижнего эпидермиса (-0,82), увеличивается их размер (рис. 2, a). Длина устьица (рис. 2, b), его площадь (-0,88) уменьшаются при увеличении коэффициента палисадности (k). Длина устьица обратно связана с отношением толщины столчатого мезофилла к толщине листа (tcm/tl) (рис. 2, c), прямо – с отношением толщины губчатого мезофилла к толщине листа (tsm/tl) (рис. 2, d) и отношением толщины нижнего эпидермиса к толщине листа (tle/tl) (0,99) (рис. 2, e).

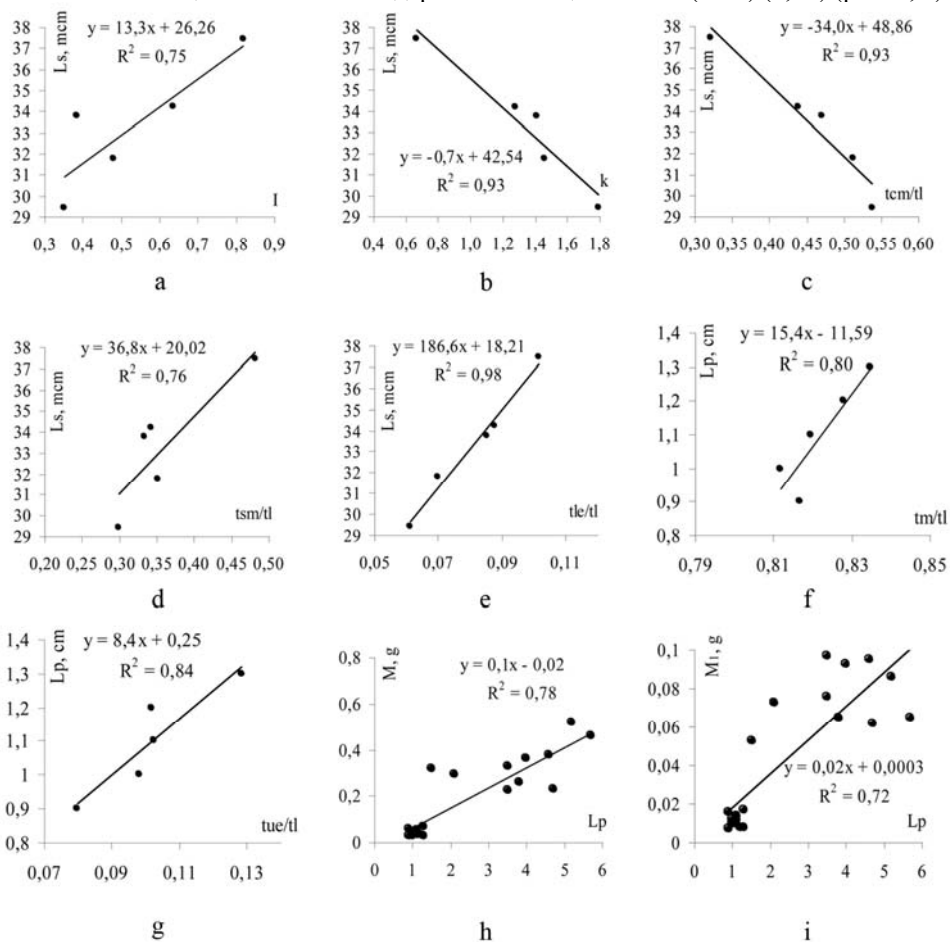


Рис. 2. Зависимость длины устьица нижнего эпидермиса розеточного листа *C. sibirica* от индекса листа (I) (a), коэффициента палисадности (k) (b), отношения толщины столчатого мезофилла к толщине листа (tcm/tl) (c), отношения губчатого мезофилла к толщине листа (tsm/tl) (d), отношения нижнего эпидермиса к толщине листа (tle/tl) (e); длины черешка розеточного листа (Lp) от отношений толщины мезофилла к толщине листа (tm/tl) (f), верхнего эпидермиса к толщине листа (tue/tl) (g); веса розеточного листа (свежего (M)) (h) и (высушенного (M_1)) (i);

a–g – в Крыму (Чуфут-Кале); h–i – в разных условиях произрастания

Удельная площадь розеточного листа растений (SLA) *C. sibirica* на Чуфут-Кале отрицательно коррелирует с толщиной столбчатого мезофилла (-0,93), верхнего эпидермиса (-0,98), отношением M/S (-0,90), M_1/S (-0,99), коэффициентом палисадности (-0,70); положительно – с длиной устьица (0,76). Длина черешка розеточного листа (L_p) *C. sibirica* возрастает при увеличении значения отношения толщины мезофилла к толщине листа (tm/tl) (рис. 2, *f*), отношения верхнего эпидермиса к толщине листа (tue/tl) (рис. 2, *g*).

Отношение толщины мезофилла к толщине листа (tm/tl) и толщины столбчатого мезофилла к толщине листа (tcm/tl), кроме того, что связано с длиной черешка и устьица, о чем приведено выше, положительно коррелирует с толщиной верхнего эпидермиса (0,95; 0,70 соответственно), отношениями M/S (0,95; 0,96), M_1/S (0,98; 0,79), M/M_1 (0,80; 0,91), коэффициентом палисадности (k) (0,75; 0,98); отрицательно – с удельной площадью листа (SLA) (-0,99; -0,83), индексом листа (-0,68; -0,92). Кроме того, отношение толщины столбчатого мезофилла к толщине листа (tcm/tl) положительно связано с устьично-поровым индексом (SPI) (0,70).

У розеточных листьев *C. sibirica* в условиях Донецка при увеличении толщины столбчатого мезофилла (tcm) возрастает толщина нижнего эпидермиса (tle). Большая жизнедеятельность столбчатого мезофилла требует большего количества притока воды с растворенными в ней минеральными веществами. Вода накапливается не только в межклетниках губчатой ткани, но и в нижнем эпидермисе. При увеличении диаметра черешка листа (dp) и, как следствие, возрастании его гидравлической проводимости, увеличивается накопление воды на единицу площади листа (M/S). Отношение толщины столбчатого мезофилла к толщине листа (tcm/tl) возрастает при увеличении длины черешка (L_p) (0,69).

Для общего массива данных розеточных листьев установлено, что при увеличении длины черешка листа (L_p) возрастает вес свежей (M) и высушенной листовой пластинки (M_1) (рис. 2, *h-i*), M/S (0,85). Удельная площадь листа (SLA) положительно связана с длиной устьица (0,84). Отношение толщины нижнего эпидермиса к толщине листа (tle/tl) увеличивается при возрастании длины черешка (L_p) (0,75).

У *C. sibirica* в Крыму (Чуфут-Кале) толщина стеблевого листа и мезофилла листа положительно связана с плотностью устьиц (0,90 и 0,86 соответственно) и отрицательно с их длиной (рис. 3, *a*). Увеличение веса листа также сопровождается значительными изменениями в плотности устьиц на абаксиальной стороне (возрастает) и их длине (уменьшается) (рис. 3, *b-c*). Отношения M_1/M и M_1/S положительно коррелируют с толщиной листа (0,87; 0,91 соответственно), с количеством устьиц нижнего эпидермиса (0,97; 0,92 соответственно) и отрицательно – с их длиной (-0,94). Удельная площадь стеблевого листа (SLA) уменьшается при увеличении толщины губчатого мезофилла (-0,86), веса листа (-0,81) и высушенной листовой пластинки (-0,82), M_1/S (-0,83), уменьшении длины устьица (L_s) (0,88), коэффициента палисадности (k) (0,88), tcm/tl (0,83), M/M_1 (0,98).

В качестве основного канала между растением и воздушной внешней средой выступает устьичный комплекс, который регулирует транспирацию воды с одновременным поглощением CO_2 для фотосинтеза, и, следовательно, играет значительную роль в физиологической эффективности и жизнедеятельности растения. Наблюдаемое увеличение в размере или плотности устьиц – известная стратегия для увеличения скорости диффузии CO_2 в листья, и, следовательно, к получению углерода, но это происходит, как правило, за счет увеличения транспирации (Franks, 2009; Russo et al., 2010; Zhang et al., 2012). Изменения в размере или плотности устьиц также связаны со скоростью расширения эпидермальных клеток, так как аллометрия двух этих признаков развивается скоррелированно (Sack et al., 2003).

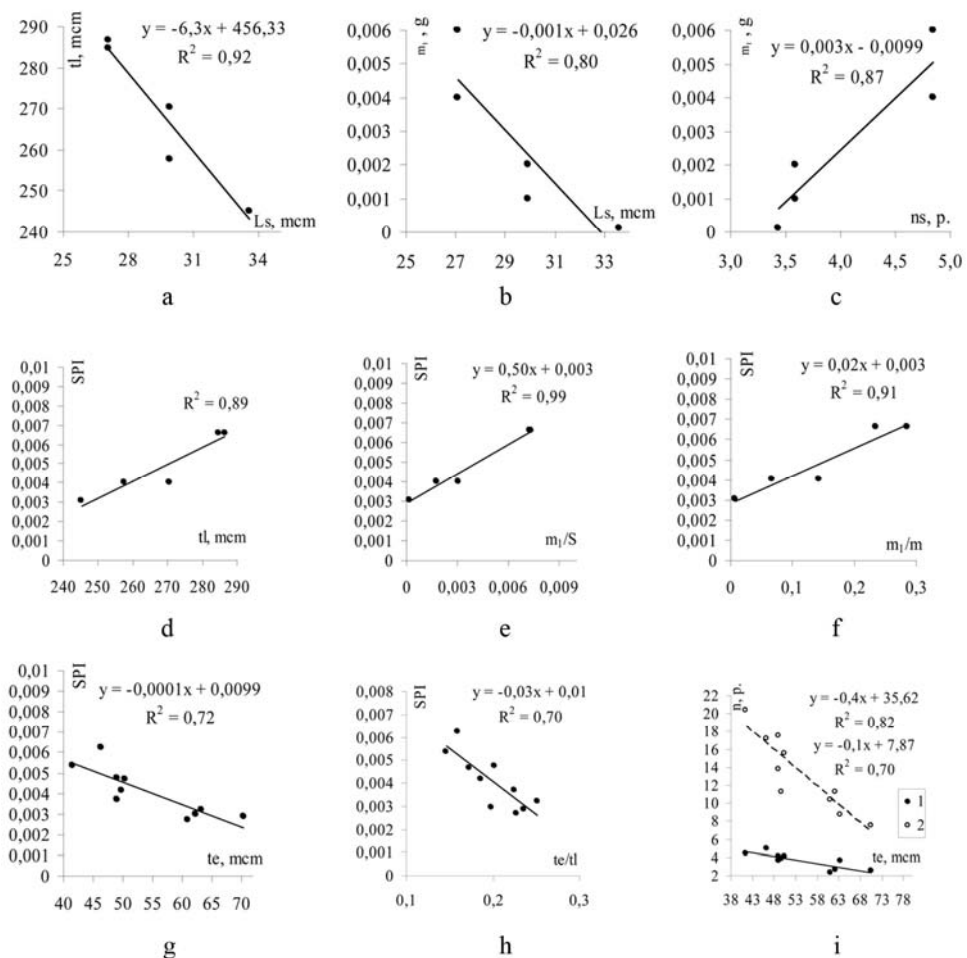


Рис. 3. Зависимость морфолого-анатомических параметров стеблевого листа *C. sibirica* от параметров устьичного комплекса и внутренней анатомии: толщины листа стеблевого листа (a) и веса высушенного листа (m_1) (b) от длины устьица (Ls); веса высушенного листа (m_1) от количества устьиц на 1 мм^2 абаксиальной стороны листа (ns) (c); устьично-порового индекса (SPI) от толщины листа (tl) (d); отношения веса высушенного листа к его площади (m_1/S) (e); отношения веса высушенного листа к свежему (m_1/m) (f); толщины эпидермиса (te) (g); отношения толщины эпидермиса к толщине листа (te/tl) (h); количества устьиц и эпидермальных клеток на 1 мм^2 абаксиальной поверхности листа от толщины эпидермиса (te) (i): 1 – количество устьиц, 2 – количество клеток; a-f – для *C. sibirica* в Крыму (Чуфут-Кале); g-i – для *C. sibirica* в Донецке

Устьично-поровый индекс (SPI) имеет большое количество связей со многими параметрами: толщиной листа (tl) (0,94) (рис. 3, d), мезофилла (tm) (0,90), весом свежего (m) (0,86) и высушенного листа (m_1) (0,94), значениями отношений m_1/S (0,99) (рис. 3, e) и m_1/m (0,95) (рис. 3, f).

Соотношение толщины столбчатого мезофилла и листа (tcm/tl) уменьшается, а губчатого мезофилла и листа (tsm/tl) увеличивается при возрастании индекса листа (I) (-0,85 и 0,71 соответственно), его ширины (nl) (-0,92 и 0,92), площади (S) (-0,74 и 0,77), устьично-эпидермального индекса (SEI) (-0,78 и 0,70).

Для стеблевого листа *C. sibirica* в Донецке характерно меньшее количество связей функциональных признаков. Количество устьиц (-0,84) и эпидермальных

клеток (-0,90), устьично-поровый индекс (SPI) отрицательно связан с толщиной эпидермиса (-0,95) (рис. 3, g). Длина устьица обратно связана с толщиной столбчатого мезофилла (-0,70), также как и для листьев растений из Чуфут-Кале. Соотношение толщины столбчатого мезофилла и листа (t_{cm}/t_l) увеличивается при уменьшении длины устьица (L_s) (-0,73). Устьично-поровый индекс (SPI) увеличивается при убывании te/t_l (рис. 3, h) и возрастании tm/t_l (0,90). Количество эпидермальных клеток и устьиц на 1 мм^2 абаксиальной поверхности стеблевого листа увеличивается при уменьшении толщины эпидермиса листа (te) (рис. 3, i).

В общем массиве данных стеблевого листа *C. sibirica* удельная площадь листьев (SLA) имеет положительную связь с коэффициентом палисадности (0,71), отрицательную с толщиной столбчатого мезофилла (-0,67) и M_1/M (-0,91). Устьично-поровый индекс (SPI) связан с m_1/S (-0,59), отношениями tm/t_l (0,59) и te/t_l (-0,67). Отношение t_{cm}/t_l положительно связано с m/S (0,59) и SLA (0,83).

Стеблевые листья *C. sibirica* обеспечивают жизнедеятельность растений в неблагоприятный период. Они формируются в середине лета – наиболее экстремальный период по температуре и влагообеспечению, по нашему мнению, именно это обуславливает повышение количества связей их функциональных параметров в сравнении с розеточными.

ВЫВОДЫ

Выявлено, что ответными реакциями на условия изменяющейся среды являются: 1) изменение количества и тесноты связей функциональных параметров листа; 2) количественные изменения в устьично-эпидермальном комплексе и внутренней анатомии листа. В разных условиях существования изменения в устьично-эпидермальном комплексе листа разных формаций *Campanula sibirica* происходят в корреляции с важными функциональными признаками листа.

В более жестких условиях обитания у *C. sibirica* 1) при увеличении индекса (I) розеточного листа уменьшается коэффициент палисадности и плотность устьиц, увеличивается их размер; 2) при увеличении веса стеблевого листа, отношений M_1/M , M_1/S , толщины листа и мезофилла происходят значительные изменения в плотности устьиц на абаксиальной стороне (возрастает) и их длине (уменьшается).

Длина черешка розеточного листа (L_p) связана с весом листа, M/S , t_{cm}/t_l . При увеличении длины устьица (L_s) возрастает удельная площадь розеточного листа (SLA). Длина устьица (L_s) положительно коррелирует с индексом листа, t_{sm}/t_l и t_{le}/t_l , отрицательно с t_{cm}/t_l , коэффициентом палисадности (k). Устьично-поровый индекс (SPI), который связан с комплексом адаптивных признаков растений, определяющих стратегию их функционирования, положительно связан с t_{cm}/t_l . Таким образом, при приспособлении к изменяющимся условиям обитания происходят функциональные перестройки розеточного листа, выражающиеся в изменении длины черешка листа (L_p) и устьица (L_s), устьично-порового индекса (SPI).

Адаптивные признаки растений *C. sibirica* на уровне: 1) розеточного листа – увеличение толщины мезофилла, в частности столбчатого мезофилла, абаксиального эпидермиса, удельной площади листа (SLA), уменьшение площади и веса листа, длины черешка, количества устьиц, устьично-порового индекса (SPI) с одновременным увеличением длины устьица; 2) стеблевого листа – увеличение толщины мезофилла, удельной площади листа (SLA), уменьшение площади и веса высушенного листа, увеличение ширины устьица.

Листья стеблевой формации функционируют и обеспечивают жизнедеятельность растения в наиболее экстремальный по температуре и влаге период, что обуславливает большее количество связей их функциональных признаков в более экстремальных условиях произрастания по сравнению с розеточными. В более жестких условиях обитания листья обеих формаций *C. sibirica* отличаются высокой эффективностью использования энергии фотосинтеза (PEUE) и низкой эффективностью использования воды (WUE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Alcetepe, Em., Yildiz, K., 2010.** Taxonomy of *Campanula tomentosa* Lam. and *C. vardariana* Bocquet from Turkey. *Turk J. Bot.*, 34, 191–200.
- Bissing, D. R., 1982.** Evolution of leaf architecture in the chaparral species *Fremontodendron californicum* ssp. *californicum* (Sterculiaceae). *Amer. J. Bot.*, 69, 6, 957–972.
- Boyne, R. L., 2011.** Comparative leaf anatomy of invasive and noninvasive climbers under different light levels. Implications for ecophysiological performance and phenotypic plasticity. B. Sc. thesis, Queensland University of Technology, Brisbane, Australia.
- Boyne, R. L., Osunkoya, O. O., Scharaschkin, T., 2013.** Variation in leaf structure of the invasive Madeira vine (*Anredera cordifolia*, Basellaceae) at different light levels. *Australian Journal of Botany*, 61, 412–417.
- Brodribb, T. J., Jordan, G. J., Carpenter, R. J., 2013.** Unified changes in cell size permit coordinated leaf evolution. *New Phytologist*, 199, 559–570.
- Buinova, M.G., 1988.** Anatomiya i pigmenty lista rasteniy Zabaykalya [Anatomy and pigments of leaves of the plants of Zabaikalye]. Nauka, Novosibirsk (in Russia).
- Ceulemans, R., Jmpens, J., Lemeur, R. et al., 1978.** Water movements in the soil-poplar-atmosphere system. *Oecol. Plant.*, 13, 1, 1–12.
- Doheny-Adams, T., Hunt, L., Franks, P. J. et al., 2012.** Genetic manipulation of stomatal density influences stomatal size, plant growth and tolerance to restricted water supply across a growth carbon dioxide gradient. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B, Biological Sciences*, 367, 547–555.
- Dremlyuga, N. G., Futorna, O. A., 2012.** Struktura poverkhni lystkiv vydiv sektsii *Rapunculus* L. (Fourr.) Boiss. rodu *Campanula* L. flory Ukrainy [The structure of the leaf surface of species of section *Rapunculus* L. (Fourr.) Boiss. genus of *Campanula* L. flora of Ukraine], *Sovremennaya fitomorfologiya* [Modern phytomorphology], 1, 103–106 (in Ukraine).
- Ezau, K., 1980.** Anatomiya semennykh rastenii [Anatomy of Seed Plants], Mir, Moscow (in Russia).
- Franks, P. J., 2009.** Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, Beerling*, 106, 10343–10347.
- Gostin, I. N., 2012.** Analele Stiintifice ale Universitatii Al. I. Cuza Iasi S. Biologil 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.
- Holland, N., Richardson, A. D., 2009.** Stomatal length correlates with elevation of growth in four temperate species. *Journal of Sustainable Forestry*, 28, 63–73.
- Hui, F., Guixiang, Y., Te, C. et al., 2012.** An alternative mechanism for shade adaptation: implication of allometric responses of three submersed macrophytes to water depth. *Ecol. Res.*, 27, 1087–1094.
- Ivanova, L. A., 2014.** Adaptive features of leaf structure in plants of different ecological groups. *Russian Journal of Ecology*, 45, 2, 107–115.
- Klimat i opasnye gidrometeorologicheskie yavleniya Kryma, 1982** [Climate and hydrometeorological hazards of Crimea], Gidrometeoizdat, Leningrad (in Russia).
- Krokhmal, I., 2013.** Functional anatomy of leaf *Campanula alliariifolia* Willd. *Not. Bot. Horti Agrobot.*, 41., 2, 388–395.
- Lauri, P.-É., Marceron, A., Normand, F. et al., 2014.** Soil water deficit decreases xylem conductance efficiency relative to leaf area and mass in the apple. *The Journal of Plant Hydraulics*.
- Menshakova, M. Yu., Zhirov, V. K., Khaibbaev, A. Kh., Gainanova, R. I., 2008.** Izmenchivost fotosinteticheskogo apparata rastenii: borealnye i subarcticheskii ekosistemy [The variability of the photosynthetic apparatus of plants: boreal and subarctic ecosystems]. Nauka, Moscow (in Russia).
- Niklas, K. I., 1994.** Plant allometry: the scaling of form and process. University of Chicago Press, Chicago.
- Osunkoya, O. O., Bayliss, D., Panetta, F. D. et al., 2010.** Leaf trait co-ordination in relation to construction cost, carbon gain and resource-use efficiency in exotic invasive and native woody vine species. *Annals of Botany*, 106, 371–380.
- 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.

Preobrazhenskii, V. S., 1959. Ocherki prirody Donetskogo kraia [Essays of the nature of the Donetsk region]. Izd-vo AN SSSR, Moskva (in Russia).

Russo, S. E., Cannon, W. L., Elowsky, C. et al., 2010. Variation in leaf stomatal traits of 28 species in relation to gas exchange and edaphic gradient in a Bornean rainforest. *American Journal of Botany*, 97, 1109–1120.

Sack, L., Cowan, P.D., Jaikumar, N. et al., 2003. The ‘hydrology’ of leaves: coordination 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.

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, 35, 682–689.

Shipley, B., Vile, D., Gamier, E. et al., 2005. Functional linkages between leaf traits and net photosynthetic rate: reconciling empirical and mechanistic models. *Functional Ecology*, 19, 4, 602–615.

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.

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. et al. 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 154, 1, 147–157.

Viktorov, V. P., 2005. Kolokolchiki (rod *Campanula* L.) Rossii i sopredelnykh stran [Bells (genus *Campanula* L.) of Russia and adjacent countries]. Moscow (in Russia).

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M. et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.

Zhang, S. B., Guan, Z. J., Sun, M. et al., 2012. Evolutionary association at stomatal traits with leaf vein density in *Paphiopedilum*, *Orchidaceae*, 7, 1–10.

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.

Стаття надійшла в редакцію: 08.04.2015

Рекомендує до друку: д-р біол. наук, проф. І. О. Зайцева