

УДК 582.916.16

М.І. ШУМИК¹, В.М. ОСТАП'ЮК¹, А.П. ІЛЬІНСЬКА², Р.В. ЖУРАВСЬКИЙ³

¹ Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України

Україна, 01014 м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1

² Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України

Україна, 01601 м. Київ, вул. Терещенківська, 2

³ Житомирський інститут культури і мистецтв

Україна, 10014 м. Житомир, вул. Черняхівського, 12

СТРУКТУРНО-АНАТОМІЧНІ АДАПТАЦІЇ ЛИСТКІВ ПОСТІЙНОЗЕЛЕНИХ (НАПІВВІЧНОЗЕЛЕНИХ) ВИДІВ РОДУ *RHODODENDRON* L. (*ERICACEAE* JUSS.)

Вивчено фоліарні структурно-анатомічні адаптації двох постійнозелених видів роду *Rhododendron* L. — *R. dauricum* L. та *R. kaempferi* Planch. У природних умовах ці рододендрони приурочені до різних екотонів і відрізняються за морозостійкістю. Описано анатомічні характеристики листків. Установлено характерні видові ознаки та адаптивні особливості рослин. Виділено діагностичні та адаптивні структурно-фоліарні ознаки кожного виду. Досліджені види мають подібну анатомічну будову листків (виражена мезоморфність, дорзовентральний мезофіл, слабо розвинена палісадна паренхіма, близькі значення коефіцієнта палісадності, виражені міжклітинники, абаксіальне розташування прорихів, дуже слабо розвинена механічна тканина, незначна кількість друз оксалату кальцію). Обидва види пристосовані до існування в гумідних умовах.

R. kaempferi порівняно з *R. dauricum* менш пристосований до функціонування в несприятливих умовах. Комплекс захисних ознак у листках *R. dauricum* є більшим (значна товщина листків, дво- або тришарова палісадна паренхіма, великий коефіцієнт палісадності, потовщені стінки клітин епідерми, велика кількість пельтатних залозистих лусок на абаксіальній поверхні). Анатомічні особливості листків, разом з їх здатністю скручуватися в трубку в зимовий період, сприяють існуванню *R. dauricum* в умовах континентального клімату і збільшенню його природного ареалу порівняно з *R. kaempferi*.

Ключові слова: *Rhododendron*, *R. dauricum* L., *R. kaempferi* Planch., листок, анатомія, структурно-анатомічні адаптації.

Більшість вересових (*Ericaceae* Juss.) в наших умовах — це рослини боліт, вологих заболочених лісів та гірських оселищ. Водночас для більшості вересових характерна ксероморфна будова органів — дрібне листя, товста кутикула, опушення, низькорослість, а також особливості фізіології та екології, які свідчать про пристосування до обмеження витрат вологи. Різкий ксероморфізм листків вічнозелених вересових як засіб максимального зменшення транспірації можна пояснити лише пристосуванням до існування у суворих зимових умовах [2]. Листок є одним з багатофункціональних органів рослини, найбільш чутливим і пластичним адаптивним індикатором. У віч-

нозелених рослин це зручний об'єкт для вивчення морфогенезу, диференціації, росту та старіння. Життєдіяльність і вигляд деревної рослини зумовлені функціонуванням та взаємодією молодих, старих і відмерлих листків, тривалість життя яких фізіологічно визначає його вічнозелений або листопадний спосіб життя. Відносно велика швидкість росту листової пластинки та низькі значення форми росту характерні для найбільш стійких інтродукованих видів роду. Щільність мезофілу (особливо палісадної паренхіми), наявність ізопалісадності та амфістоматії — загальні ознаки ксероморфозу листка листопадних рослин, а жорстка склероморфна структура листка вічнозелених рослин (архітектурний ксероморфізм) є конституційною преадаптацією і однією з умов його стійкості до несприятливих

© М.І. ШУМИК, В.М. ОСТАП'ЮК, А.П. ІЛЬІНСЬКА,
Р.В. ЖУРАВСЬКИЙ, 2015

чинників довкілля [4]. Тому у листопадних видів, які менш пристосовані до умов зими, листки мають тенденцію до стоншення, втрати опушення та воскового нальоту, тоді як у вічнозелених через дію низьких температур, холодних і різких вітрів ксероморфізм листків має посилюватися [10].

Мета дослідження — з'ясувати структурно-фолярні пристосування двох постійнозелених (напіввічнозелених) видів роду *Rhododendron* L., які мають різний природний ареал і приурочені до різних екоотопів.

Матеріал та методи

Досліджено два постійнозелені види роду *Rhododendron* — *R. dauricum* L. і *R. kaempferi* Planch., які зростають у Національному ботанічному саду ім. М.М. Гришка НАН України. В обох видів вивчено анатомічну будову листків цього-річної весняної (листки цього-річні) і минуло-річної (листки минуло-річні) генерацій.

Листки фіксували в суміші 70° спирту, льодяної оцтової кислоти та формаліну (90 : 5 : 5). Поперечні зрізи готували із середньої третини довжини листків за допомогою мікротома «МК-25» [5]. Частину препаратів залишали непофарбованими (контроль), а інші фарбували сафраніном або суданом III, поміщали в гліцерин-желатину і досліджували за допомогою мікроскопа «Amplival». Препарати фотографували за допомогою мікроскопа «Zeiss Primo Star». Вимірювання робили за допомогою лінійного окуляра-мікрометра. Для оцінки кількісно-анатомічних показників використано стандартні позначення [3].

Результати та обговорення

Для з'ясування адаптивних особливостей внутрішньої структури листків досліджених видів роду *Rhododendron* вивчено анатомічні показники листків (таблиця), а також дані про їх загальний ареал та екологічні умови зростання.

Кількісні анатомічні ознаки листків видів роду *Rhododendron*

Quantitative anatomical features of the leaves of the genus *Rhododendron* species

Ознака	<i>R. dauricum</i>		<i>R. kaempferi</i>	
	Листки		Листки	
	цьогорічні	минуло-річні	цьогорічні	минуло-річні
Товщина, мкм*				
листка	180,0—210,0	270,0—330,0	135,0—180,0	165,0—210,0
мезофілу	143,7—156,2	232,5—277,5	96,2—113,7	125,0—127,5
верхньої епідерми	22,5—30,0	20,0—27,5	21,3—37,5	20,0—45,0
зовнішніх стінок клітин	0,6—3,1	5,0—7,5	2,5—5,0	3,1—6,3
верхньої епідерми				
нижньої епідерми	13,8—23,8	17,5—25,0	17,5—28,8	17,5—40,0
зовнішніх стінок клітин	1,3—3,1	3,1—5,0	1,9—3,8	3,1—4,4
нижньої епідерми				
Кількість шарів				
мезофілу	6 (7)	8 (9)	4 (5)	5
палісадної тканини	2	3	1	1
Висота/ширина палісадних клітин	35,0—55,0/ 11,3—17,5	33,8—50,0/ 10,0—17,5	50,0—72,5/ 11,3—15,0	45,0—65,0/ 12,5—15,0
Коефіцієнт				
палісадності, %	47	62	58	44
видовженості палісадних клітин	2,0—3,7	1,9—3,6	3,6—5,4	3,3—4,8

* Наведено мінімальну та максимальну величину анатомічних показників.

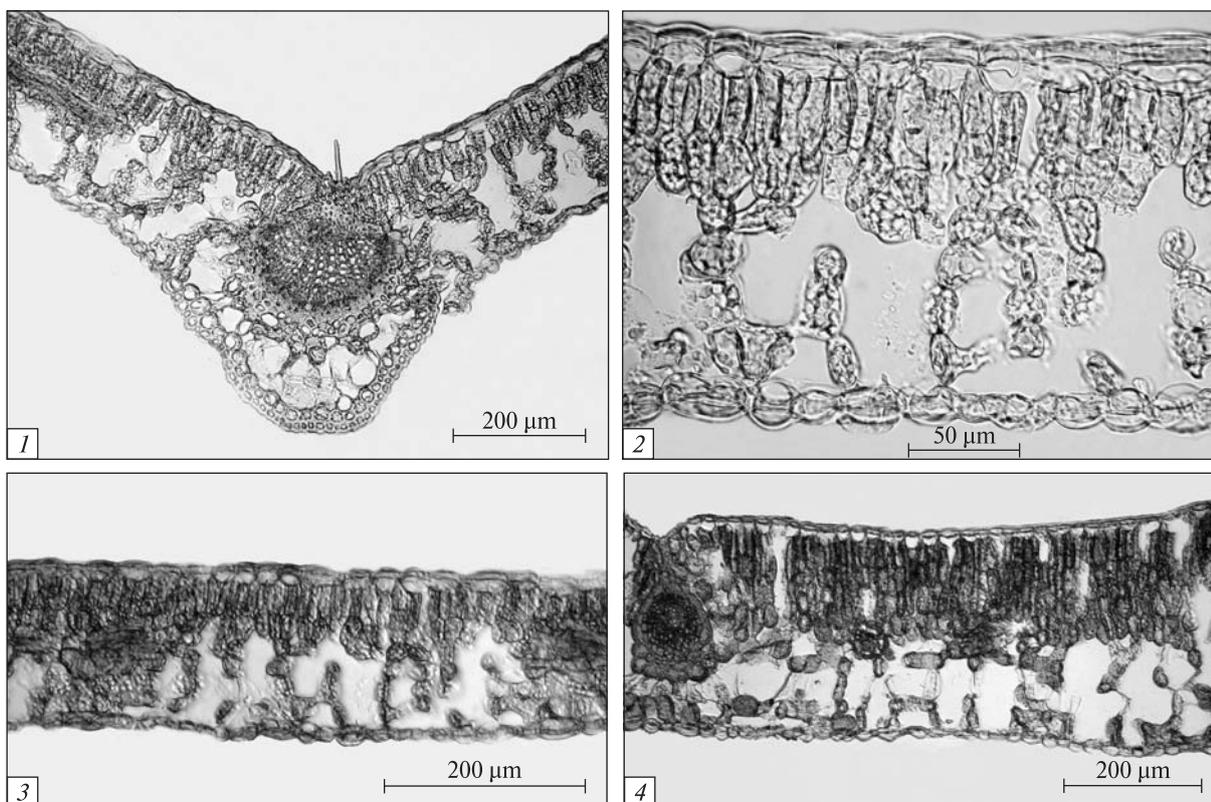


Рис. 1. Анатомічна структура листків *R. dauricum* L.: 1, 2, 3 — цьогорічний; 4 — минулорічний
Fig. 1. Anatomical structure of *R. dauricum* L. leaves: 1, 2, 3 — leaf this year; 4 — leaf last year

R. dauricum

Природний ареал *R. dauricum* розташований у в Східній Азії — на схід від Алтайських гір і охоплює Східний Сибір, Забайкалля, Північну Монголію, Маньчжурію, Північно-Східний Китай, Корею, Примор'я, Сахалін та Японію. Вид поширений в умовах континентального клімату і має широку екологічну амплітуду — зростає на щербенистих ґрунтах у світлохвойних (особливо модринових), змішаних і листяних лісах, на кам'янистих схилах гір, розсіпшах, сопках та скелях. Екологічний оптимум виду — на висоті 410—500 м н. р. м. у світлих соснових лісах і на кам'янистих схилах гір. Для *R. dauricum* характерні як вологі, так і сухі кам'янисто-щербенисті місця зростання, тому його слід вважати мезопетрофітом та ксеропетрофітом. Здатність до модифікаційної мінливості (утворення екобіоморф)

дає йому змогу пристосовуватися до жорсткіших умов середовища. Існування на невеликій території п'яти екобіоморф свідчить про високу адаптацію цього виду до даної мікроекології [7]. Це можливо завдяки особливостям виду — великій тривалості життя особини, здатності уповільнювати темпи розвитку в несприятливих умовах, лабільності життєвої форми, наявності бруньок відновлення, легкої укорінюваності нижніх пагонів, пластичності щодо вологозабезпеченості, наявності вегетативного і насінневого розмноження. Стратегія виду в конкретних мікроекологічних умовах змінюється. *R. dauricum* — типовий пацієнт. Визначальними чинниками є: вологість (особливо в період проростання насіння та укорінення нижніх пагонів) і ступінь родючості субстрату, освітленість, висота снігового покриву. Це надзвичайно пластичний вид, який

реагує на дію чинників середовища зміною життєвої форми. Багато видів роду мають облігатну форму, приурочену до найбільш оптимальних умов, а також кілька факультативних, які перетворюються на облігатну при поліпшенні умов існування [8]. У цьому випадку адаптивні модифікації не спричиняють появу нової спадкової норми, але вони мають важливе значення на перехідному етапі та є індикаторами напряму еволюції. *R. dauricum* відносять до тіньовитривалих і морозостійких видів. Він витримує температуру до -25°C (за даними інших авторів, до -45°C) [1, 7].

Листки еліптичні, видовжено-оберненояйцеподібні або продовгуваті, тупі або заокруглені, з коротким тупим шипиком на верхівці; м'якошкірясті, опушені вздовж середньої жилки простими волосками і вкриті пельтатними лусками — зверху розсіяно, а знизу густо. Восени частина листків опадає, інші — скручуються в трубку і зимують.

Листки першого року вегетації (цьогорічні)

Листкова пластинка тонка — $180,0-210,0$ мкм завтовшки (див. таблцю). На поперечному розрізі широко-V-подібної форми. Обидві її поверхні більш-менш рівні з невеликими борозенками, в яких розташовані дрібні пельтатні залозки (зверху розсіяно, знизу рясно). Виразний округло-трикутний киль супроводжує середню жилку знизу (рис. 1). Прості короткі і тонкі одноклітинні та багатоклітинні волоски розташовані переважно зверху над середньою жилкою листка.

Епідерма одношарова, тонка: адаксіальна — $22,5-30,0$ мкм, абаксіальна — $13,8-23,8$ мкм завтовшки. Епідермальні клітини великі, майже круглі або еліптичні, знизу — витягнуті, дрібніші, ніж зверху, і більше варіюють за розміром. Їх тангентальні стінки помірно потовщені. Кутикула добре розвинена. Продихи характерні для нижньої епідермальної тканини. Їх замикаючі клітини розташовані вище від рівня основних клітин епідерми. Навколопродихові та замикаючі клітини майже вдвічі менші, ніж основні.

Мезофіл дорзовентральний, помірно шаруватості, складається з 6 (7) шарів клітин.

Палісадна паренхіма сформована двома шарами видовжених клітин, розташованих пухко. Коефіцієнт палісадності — $0,5$, коефіцієнт видовженості палісадних клітин $-2,0-3,7$. За порівняльними стандартами ознак Б.Р. Васильєва палісадні клітини належать до довгих [3]. Над провідними пучками може формуватися лише один шар таких клітин. Губчаста тканина чотири- або п'ятишарова (біля середньої жилки листка), складається з дрібних більш-менш округлих або неправильної форми клітин, розташованих дуже пухко. Міжклітинники дуже великі, внаслідок цього структура губчастої тканини подібна до такої аеренхіми. Навколо провідних пучків клітини мезофілу розташовані щільніше, ніж у міжпучкових зонах.

Основна безхлорофільна паренхіма розвивається лише біля провідних пучків. У середній жилці вона двома тяжами супроводжує центральний провідний пучок. Нижній тяж розташований під пучком, великий, складається з великих тонкостінних і дрібних товстостінних клітин. Останні також формують субепідермальний шар у середній жилці. Верхній тяж значно менший, розташований над провідним пучком (між коленхімою та адаксіальною епідермою) і утворений товстостінними клітинами. Подібне розташування безхлорофільної паренхіми в значно меншій кількості клітин спостерігається і біля бічних провідних пучків. Найдрібніші з них не мають безхлорофільної паренхіми.

Коленхіма розташована біля провідних пучків у вигляді невеликих тяжів. Вона слабо розвинена: найбільший її тяж розташований над ксилемою центрального провідного пучка, складається з помірно потовщених клітин, а значно менші тяжі з кількох або лише однієї клітини розташовані біля бічних пучків.

Провідні пучки колатеральні. Середня жилка листка має один великий центральний і два дуже дрібні додаткові пучки, інколи пучки відсутні. Вторинні провідні елементи — дрібноклітинні, їх кількість залежить від розміру пучка: зі збільшенням його розміру кількість ксилеми та флоєми також збільшується. Пер-

винна ксилема розвинена краще, ніж первинна флоема, діаметр найбільших її судин становить 12—15 мкм. Луб'яні волокна великі, більш-менш потовщені. Навколо провідних пучків, особливо бічних, добре помітна паренхімна обкладка з поодинокими хлоропластами в клітинах.

Включення у вигляді великих друз оксалату кальцію трапляються в основній безхлорофільній паренхімі (найчастіше — біля центрального провідного пучка). Поодинокі краплини ефірних олій містяться в клітинах обкладок провідних пучків та мезофілу.

Листки другого року вегетації (минулорічні)

За анатомічною структурою минулорічні листки принципово не відрізняються від цьогогорічних (див. рис. 1). Відмінності полягають у більш потовщених оболонках клітин майже всіх тканин, облітерації частини клітин різних тканин (епідерми, мезофілу, безхлорофільної паренхіми, центрального провідного пучка), кількісних анатомічних показників (таблиця), наявності деградованих пельтатних залоз і простих волосків.

Минулорічним листкам притаманні хвиляста абаксіальна і дрібно-жолобчаста адаксіальна поверхні. Верхня епідермальна тканина характеризується меншою товщиною і потовщенням зовнішніх стінок клітин, а нижня — більшою товщиною і наявністю папілоподібних клітин (див. таблицю). Ці відмінності зумовлені, ймовірно, скручуванням минулорічних листків, унаслідок цього клітини адаксіальної епідерми подовжуються і стають нижчими, а абаксіальної, навпаки, стискаються, що спричиняє збільшення їх висоти.

У мезофілі листків зміни стосуються як палісадної, так і губчастої тканини, але пухкість останньої не зазнає змін завдяки розвитку дуже великих міжклітинників. У палісадній паренхімі формується третій шар клітин з вираженими міжклітинниками. Для губчастої паренхіми характерна більша товщина (на один шар клітин). Шари переважно видовжених та орієнтованих перпендикулярно до поверхні листка клітин цієї тканини чергуються із шарами

клітин неправильної (амебоподібної) форми. Перший тип клітин палісадної тканини характерний переважно для субепідермального її шару. Під провідними пучками видовжені клітини губчастої паренхіми за своїм розміщенням нагадують палісадний мезофіл.

Характер розташування і ступінь розвитку основної безхлорофільної паренхіми не відрізняються від таких у цьогогорічних листках, але в минулорічних листках під провідним пучком середньої жилки часто можна спостерігати великі тонкостінні клітини нижнього шару паренхіми (частково облітеровані або розірвані), розділені на групи радіальними ланцюжками дрібніших потовщених клітин.

У середній жилці листка, так само, як і в цьогогорічних листках, наявні три провідні пучки, але бічні розвинені значно краще, ніж аналогічні у цьогогорічних листках. Ознаки деструкції найбільш характерні для центрального провідного пучка, особливо в нижній частині листової пластинки. У провідних пучках не спостерігаються ознаки камбіальної активності — відсутні молоді з тонкими стінками клітини флоєми та ксилеми. Дуже виражені паренхімні обкладки навколо всіх пучків складаються з безхлорофільних потовщених клітин.

Великі друзи оксалату кальцію розташовані у великих тонкостінних клітинах безхлорофільної паренхіми, частина з яких деформовані, а краплини ефірних олій — у клітинах обкладок провідних пучків та мезофілу.

Звертає увагу ущільнена структура навколо провідних пучків. Над пучком розташовані різної довжини ланцюжки колінохвостих потовщених клітин, дещо потовщені клітини основної безхлорофільної паренхіми (біля великих пучків), які з'єднані з вираженою обкладкою пучків, а знизу під пучком до останньої прилягають щільно розташовані клітини водоносної тканини і витягнуті (палісадоподібні) клітини губчастої паренхіми. Можливо, такі комплекси щільно розташованих клітин запобігають сплюснюванню листків під час їх згортання в трубку, тобто є утримуючими «балками».

Отже, в анатомічній будові листків другого року вегетації (минулорічних) порівняно з

цьогорічними зміни не зазнали дорзовентральний тип мезофілу, пухкість губчастої тканини (завдяки дуже великим міжклітинникам), структура провідних пучків, локалізація друз та ефірних олій, розташування пельтатних залозок і простих волосків. Коефіцієнти палісадності листка та видовженості палісадних клітин, а також розмір верхнього шару останніх мало відрізняються від аналогічних показників цьогорічних листків (див. таблицю).

Характерні видові ознаки: невелика товщина листків, помірна шаруватість або багат шаровість дорзовентрального мезофілу із середнім або високим коефіцієнтом палісадності, широкими або довгими клітинами палісадної тканини, приурочена до провідних пучків основна безхлорофільна паренхіма, слабо розвинена механічна тканина (коленхіма), дуже пухка аеренхімоподібна губчаста тканина, одношарова епідерма з тонкими або помірно потовщеними чи товстими (в минулорічних листках) оболонками, незначний розвиток простих волосків, пельтатні залозки густо розташовані, дрібні на нижній поверхні листка і нечисленні — на верхній.

Адаптивні особливості. В анатомічній структурі листків *R. dauricum* у цілому переважають ознаки мезоморфності (відносно невелика товщина листків, помірна шаруватість дорзовентрального мезофілу, добре розвинені міжклітинники в губчастій тканині, незначний розвиток механічної тканини, водоносна паренхіма, простих волосків), що свідчить про зростання виду в умовах достатнього водозабезпечення. Спостерігаються також ознаки, які відображують пристосованість рослин *R. dauricum* до розвитку в умовах значної інсоляції або нестачі вологи, але їх менше порівняно з мезоморфними і вони не належать до високоспеціалізованих структур листка. Це, зокрема, щільно розташовані видовжені палісадні клітини, виражені кутикула і потовщення тангентальних стінок основних клітин епідерми, велика кількість пельтатних залозистих лусок. Тому, ймовірно, рослини цього виду віддають перевагу напівзатіненим екотопам.

Ще менше ознак, які відображують оліготрофність цього виду, що закономірно, з огляду на зростання виду на шебенистих ґрунтах. До них можна віднести довговічність частини листків, а також велику кількість пельтатних залозок, які майже суцільним шаром вкривають нижню епідерму. Декілька ознак можна розглядати як захисні пристосування, які зменшують інтенсивність транспірації рослин у зимовий період і сприяють високій морозостійкості *R. dauricum*. Це, зокрема, ефірні олії, які продукуються пельтатними залозками і поліпшують умови функціонування листків, щільніше розташування клітин мезофілу навколо провідних пучків, палісадоподібна форма клітин губчастої тканини минулорічних листків, водоутримувальна здатність великих клітин адаксіальної епідерми, здатність листків скручуватися в зимовий період, зменшення транспіраційної поверхні шляхом скидання частини листків. Здатність рослин функціонувати в зимових умовах, тобто при від'ємних температурах і високій інтенсивності освітлення, краще відображена у внутрішній будові минулорічних листків порівняно із цьогорічними, що підтверджується наведеними даними.

Отже, анатомічна структура листків свідчить про адаптацію рослин *R. dauricum* до існування в гумідних напівзатінених умовах континентального клімату. Поєднання у внутрішній будові листків базових мезоморфних структурних особливостей і невеликої кількості ознак посуховитривалості та морозостійкості, разом із здатністю рослин скидати частину листків і спроможністю останніх скручуватися, дають змогу рослинам цього виду освоювати широкий спектр екоотопів і рости не лише в підліску світлих змішаних та листяних лісів, а й на скелях, розсипищах і сопках.

R. kaempferi

Rhododendron kaempferi — природний вид флори Японії, поширений від південного острова Кюсю до північного острова Хоккайдо. Зростає в умовах вологого морського клімату на вулканічних схилах, у чагарникових заростях,

змішаних лісах і на сонячних трав'янистих схилах, від морського узбережжя до 1200—1600 м н. р. м. [9]. Він може рости на сонці і в затінених місцях, але що теплішим є клімат, то більше тіні потребують рослини.

На батьківщині рослини *R. kaempferi* вічнозелені, в холодному кліматі — листопадні. Останні формують дві генерації листків: весняні (опадають) та літні (перезимовують).

Листки першого року вегетації (весняні, цьогорічні)

Пластинка листка тонка, 135,0—180,0 мкм завтовшки, на поперечному розрізі майже рівна, лише в ділянці середньої жилки широко-V-подібна з невеликим нижнім кілем (див. таблицю; рис. 2). На обох її поверхнях спостерігаються розсіяно розташовані дрібні багатоклітинні залозки, а на нижній також поодинокі великі коричневі волоски.

Епідерма одношарова, утворена великими округлими пухироподібними клітинами з помірно потовщеними тангентальними стінками. Майже в усіх клітинах адаксіальної епідерми можна спостерігати кристали оксалату кальцію на різних етапах формування. Абаксіальна епідермальна тканина мало відрізняється від адаксіальної за формою та розміром клітин. Продихи дуже випнуті над поверхнею листка, їх замикаючі клітини майже вдвічі менші, ніж основні епідермальні (див. рис. 2).

Мезофіл дорзовентральний, складається з 4 (5) шарів клітин (див. таблицю). Палісадна паренхіма одношарова, на її частку припадає майже 60 % від загальної товщини мезофілу (коефіцієнт палісадності — 0,6). Її клітини вузькі та довгі (за класифікацією Б.Р. Василюєва належать до класу дуже довгих або надзвичайно довгих). Губчаста тканина 3 (4)-шарова, утворена великими округлими або неправильної форми клітинами. У внутрішньому її шарі, який межує з палісадною паренхімою, багато клітин мають палісадоподібну форму. Невеликі міжклітинники спостерігаються в палісадній паренхімі, а великі — в губчастій. Навколо провідних пучків клітини мезофілу розташовані досить щільно.

Основна безхлорофільна паренхіма майже відсутня. Один невеликий тяж клітин цієї тканини (великих з потовщеними стінками), розташований під провідним пучком середньої жилки (сполучає епідерму з обкладкою пучка), а інший — маленький, сформований усього декількома клітинами, — над провідним пучком. Біля бічних провідних пучків цієї тканини ще менше, найчастіше вона зовсім відсутня. Механічна тканина слабо розвинена. Невеликі тяжі клітин колінами розташовані над провідними пучками (найбільший — біля центрального пучка).

Провідні пучки колатеральні дрібні. В центральному, найбільшому і найкраще розвиненому (але дрібному порівняно з таким інших досліджених видів) переважають первинні ксилема та флоема і спостерігаються поодинокі колінопотовщені луб'яні волокна. Паренхімні обкладки виражені навколо всіх провідних пучків, в їх клітинах майже відсутні хлоропласти. Поодинокі друзи оксалату кальцію приурочені переважно до провідних пучків, інколи трапляються в клітинах внутрішніх шарів губчастої хлоренхіми. Краплини ефірних олій містять практично всі клітини мезофілу і багато клітин епідерми.

Спостерігаються ознаки старіння листків: потовщені всі стінки клітин мезофілу та епідерми, відмерлі (облітеровані або розірвані) окремі клітини основної паренхіми і верхньої епідерми.

Листки другого року вегетації (літні, минулорічні)

Минулорічні листки конструктивно не відрізняються від цьогорічних (див. рис. 2). Відмінності виявлено переважно у кількісних показниках (див. таблицю). Вони зумовлені, ймовірно, більш тривалим існуванням листків, адаптованих до зимівлі. Загальна товщина листка є більшою через формування ще одного шару клітин губчастої тканини та дещо товщу епідерму. Товщина тангентальних стінок клітин обох епідерм і мезофілу також збільшена. Висота палісадних клітин є меншою, а ширина практично не змінилася,

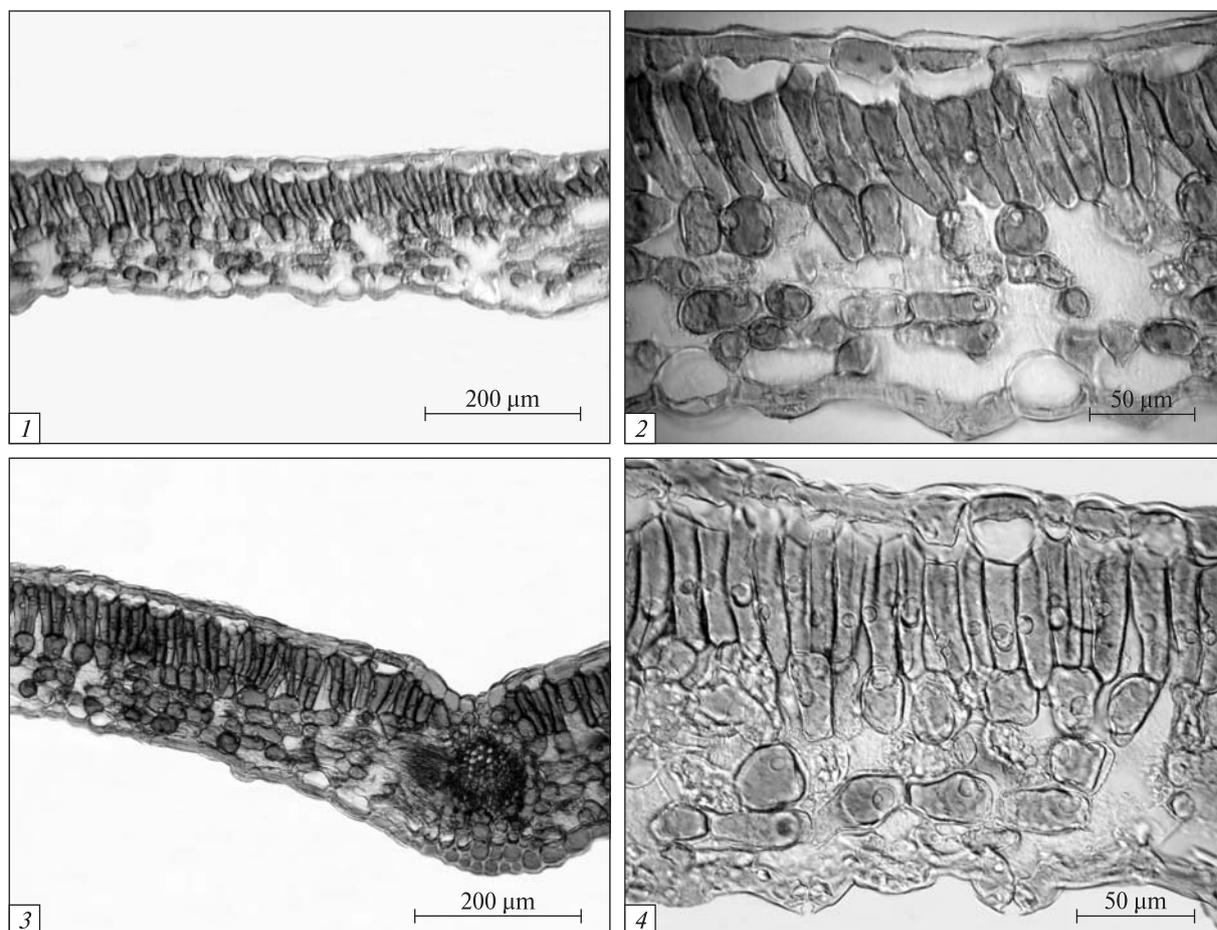


Рис. 2. Анатомічна структура листків *R. kaempferi* Planch.: 1, 2 — цьогорічний; 3, 4 — минулорічний
Fig. 2. Anatomical structure of *R. kaempferi* Planch. leaves: 1, 2 — leaf this year; 3, 4 — leaf last year

внаслідок чого дещо зменшився коефіцієнт видовженості (див. таблицю). Для губчастої паренхіми характерні дещо більші за розміром і щільніше розташовані клітини. Внутрішній шар цієї тканини утворений палісадоподібними клітинами. Основна безхлорофільна паренхіма, яка вповнює більший, ніж у весняних листках, нижній кінь центральної жилки, більш виражена і складається з товстостінних клітин, які чергуються з тонкостінними (частково відмерлими). У літніх листках, які перезимували, спостерігаються більші провідні пучки, особливо центральний, в якому краще порівняно з цьогорічними листками розвинені ксилема та флоема.

Характерні видові ознаки: тонкі або дуже тонкі листки, тонкий або помірної шаруватості дорзовентральний мезофіл з невеликими міжклітинниками і середнім або низьким коефіцієнтом палісадності, довгі або надзвичайно довгі палісадні клітини, майже відсутні механічні тканини, дрібні залозки наявні на обох поверхнях листка, на нижній також є довгі великі волоски, великоклітинна епідерма, яка містить друзи оксалату кальцію, її клітини мають помірно або добре потовщені тангентальні стінки, насиченість клітин мезофілу та епідерми краплинами ефірних олій, дрібні порівняно з такими інших видів провідні пучки.

Адаптивні особливості. Листкам *R. kaempferi* притаманий комплекс ознак мезоморфності: незначна товщина листкової пластинки, одношаровий нещільний дорзовентральний мезофіл, низький коефіцієнт палісадності, великоклітинна (порівняно з іншими видами) губчаста тканина, майже повна відсутність механічних тканин, великоклітинна епідерма, продихи, випнуті над поверхнею листка, слабо розвинена основна безхлорофільна паренхіма, що свідчить про зростання цього виду в умовах вологого морського клімату. З огляду на особливості анатомічної структури листків, можна припустити, що рослини *R. kaempferi* мало адаптовані до економної транспірації, що обмежує можливість їх існування в умовах сухого або мало насиченого вологою повітря, саме тому при підвищенні температури вони краще розвиваються в затінених екотопах. Розвиток тонких листків також не характеризує цей вид як світлолюбну рослину, хоча певний рівень інсоляції він може витримувати, про що свідчать довгі або надзвичайно довгі палісадні клітини мезофілу, потовщені клітини епідерми, наявність опушення (залозок і волосків) на обох поверхнях листка. Екзогенні (багатоклітинні залозки) та ендогенні (велика кількість краплин ефірних олій у клітинах мезофілу, особливо у минулорічних лисках) секреторні структури листків цього виду виконують, імовірно, функцію захисту листків від надмірних випаровування та інсоляції, а ендогенні також відіграють роль запасних поживних речовин [2, 6]. Отже, переважання мезоморфних ознак у структурі листків *R. kaempferi* відповідає його приуроченості до гумідних екоотопів.

Порівняння листків двох постійнозелених (напіввічнозелених) видів — *R. dauricum* і *R. kaempferi* — виявило, що обидва види мають у цілому мезоморфну внутрішню структуру листків з дорзовентральним мезофілом, слабо розвиненою палісадною паренхімою, близькими значеннями коефіцієнта палісадності, вираженими міжклітинниками, слабо розвиненою механічною тканиною (коленхімою), незначною кількістю друз оксалату

кальцію. Отже, обидва види пристосовані до існування в гумідних умовах.

Ознаки мезоморфності особливо виражені в листках *R. kaempferi*, про що свідчить невелика товщина листкової пластинки, одношаровий палісадний мезофіл, великі клітини тканин. Листки цього виду мало пристосовані до функціонування в несприятливих умовах, зокрема при інтенсивній інсоляції або при низьких температурах. До захисних структур можна віднести дуже видовжені клітини палісадної паренхіми, потовщені тангентальні стінки епідерми, розвинені залозки і волоски. Звертає увагу велика насиченість клітин мезофілу ефірними оліями. Останні вважають вторинними продуктами метаболізму, які можуть поглинати тепло і запобігати, таким чином, перегріву листків [2, 6]. Можливо, незначний розвиток захисних структур у листках *R. kaempferi* є причиною того, що рослини цього виду скидають листки в холодному кліматі і мають невеликий ареал.

Порівняно з *R. kaempferi* структури листків *R. dauricum*, які відображують адаптацію виду до підвищеної освітленості екоотопів і низьких температур, виражені краще. До них можна віднести значну товщину листків, дво- або тришарову палісадну паренхіму, потовщені стінки клітин епідерми, велику кількість пельтатних залозистих лусок на абаксіальній поверхні. Ці анатомічні особливості, разом із здатністю листків скручуватися в трубку в зимовий період, краще забезпечують захист рослин від надмірної інсоляції та низьких температур, що пояснює ширший ареал *R. dauricum*.

В обох досліджених видів майже відсутні ознаки оліготрофності, що, ймовірно, зумовлено тим, що їх місцезростання не відзначаються дуже високою кислотністю субстрату. Обидва види продукують значну кількість ефірних олій, але в *R. kaempferi* краплини олії розташовані переважно ендоклітинно, в мезофілі та епідермі листка, а в *R. dauricum* — в пельтатних залозках, які щільним шаром вкривають абаксіальну поверхню листків. Отже, можна припустити, що досліджені види мають дуже інтенсивний метаболізм, який у

них відбувається різними шляхами. З огляду на те, що ендоклітинна секреція продуктів метаболізму є більш давньою порівняно з екзоклітинною, можна припустити, що *R. kaempferi* належить до примітивніших видів роду, а *R. dauricum* — до еволюційно спеціалізованих [2, 6]. Таким чином, на підставі аналізу анатомічної структури листка можна зробити висновки про те, що досліджені види належать до різних напрямів еволюційного розвитку роду *Rhododendron*.

Отримані результати свідчать, що структурно-фоліарні ознаки можна використовувати для визначення умов вирощування рослин при інтродукції на території України. З огляду на особливості анатомічної будови листків *R. kaempferi* є вибагливішим щодо вологозабезпечення, віддає перевагу затіненим місцезростанням і потребує більшого захисту в зимовий період, ніж *R. dauricum*.

Висновки

1. Досліджені постійнозелені види *R. dauricum* і *R. kaempferi* мають подібну анатомічну будову листків, для якої характерні виражена мезоморфність, дорзовентральний мезофіл, слабо розвинена палісадна паренхіма, близькі значення коефіцієнта палісадності, виражені міжклітинники, абаксіальне розташування продихів, дуже слабо розвинена механічна тканина, а також незначна кількість друз оксалату кальцію. Обидва види пристосовані до існування в гумідних умовах. Ознаки мезоморфності більш виражені в листках *R. kaempferi* (невелика товщина листкової пластинки, одношаровий палісадний мезофіл, великі клітини тканин).

2. Структурні показники листків свідчать про різну специфіку і неоднаковий ступінь адаптованості *R. dauricum* та *R. kaempferi* до підвищеної освітленості і низьких температур. Рослини *R. kaempferi* менше пристосовані до функціонування в несприятливих умовах. До захисних структур їх листків можна віднести дуже видовжені клітини палісадної паренхіми, потовщені тангентальні стінки епідерми та незначний розвиток залозок і волос-

ків. Комплекс захисних структур у листках *R. dauricum* відзначається більшою кількістю ознак: значна товщина листків, дво- або тришарова палісадна паренхіма, високий коефіцієнт палісадності, потовщені стінки клітин епідерми, велика кількість пельтатних залозистих лусок на абаксіальній поверхні. Ці анатомічні особливості листків, разом із їх здатністю скручуватися в трубку в зимовий період, сприяють існуванню *R. dauricum* в умовах континентального клімату і на значно більшій території порівняно з *R. kaempferi*.

3. Листки першого року розвитку (цього-річні) в обох видів конструктивно не відрізняються від тих, які перезимували (минулорічних). Відмінності стосуються загальної товщини листка, потовщення оболонки клітин епідерми та мезофілу, розташування клітин обох паренхім, ступеня розвитку провідних пучків. Вони зумовлені як тривалішим існуванням листків, так і кращою їх адаптованістю до зимівлі, тобто необхідністю регулювати водний баланс та газообмін в умовах низьких температур і значної інсоляції.

4. Деякі анатомічні ознаки заслуговують на увагу як діагностичні для визначення видів у вегетативному стані. Досліджені види можна розрізнити, зокрема, за характером залозистих структур на листках (пельтатні луски в *R. dauricum* і багатоклітинні залозки в *R. kaempferi*), наявністю ефірних олій у клітинах мезофілу (лише в *R. kaempferi*), кількістю шарів палісадної паренхіми (один у *R. kaempferi* і два або три у *R. dauricum*) тощо. Дані щодо локалізації ефірних олій заслуговують на увагу при вирішенні проблем, пов'язаних з еволюційним розвитком як *R. dauricum* і *R. kaempferi*, так і роду *Rhododendron* у цілому.

1. Буш Е.А. Род Рододендрон / Е.А. Буш, А.И. Пояркова // Флора СССР : В 30 т. / гл. ред. В.Л. Комаров. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. — Т. 18. — С. 31—61.
2. Васильев А.Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений / А.В. Васильев. — Л. : Наука, 1977. — 208 с.
3. Васильев Б.Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон / Б.Р. Васильев. — Л. : Ленинград. гос. ун-т, 1988. — 206 с.

4. Куликов Г.В. Биоэкологические основы интродукции покрытосеменных вечнозеленых древесных растений на Черноморское побережье СССР (Крым, Кавказ) : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Г.В. Куликов. — М. : Таврида, 1984. — 40 с.
5. Методика виготовлення препаратів вегетативних органів рослин на мікротом-криостаті / А.П. Ільїнська, О.А. Футорна, І.І. Дяченко, Н.С. Федорончук // Укр. ботан. журн. — 2001. — Т. 58, № 2. — С. 256—260.
6. Рощина В.В. Выделительная функция высших растений / В.В. Рощина, В.Д. Рощина. — М.: Наука, 2012. — 476 с.
7. Собчак Р.О. Влияние экологических условий на формирование экобиоморф *Rhododendron dauricum* L. / Р.О. Собчак, Т. П. Астафурова, М.Н. Кумандина // Krylovia. — 2000— Т. 2, № 1. — С. 86—95.
8. Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений / А.П. Хохряков. — М. : Наука, 1981. — 167 с.
9. The genus *Rhododendron*. Its classification and synonymy / D. Chamberlain, R. Hyam, G. Argent et al. — Edinburgh: Royal Botanic Garden, 1996. — 181 p.
10. Wang X. Photoprotective strategies in overwintering *Rhododendrons* / X. Wang. — Ames : Iowa State University, Graduate Theses and Dissertations, 2009. — 174 p.

REFERENCES

1. Bush, E.A. and Poyarkova, A.I. (1952), Rod *Rhododendron* [Genus *Rhododendron*]. Flora SSSR [Flora USSR]. Moscow ; Leningrad, vol. 18, pp. 31—61.
2. Vasil'ev, A.E. (1977), Funktsionalnaya morfologiya sekretornykh kletok rasteniy [Functional morphology of the secretory cells of plants]. Leningrad, Nauka, 208 p.
3. Vasil'ev, B.R. (1988), Stroenie lista drevesnykh rasteniy razlichnykh klimaticheskikh zon [Construction of the leaf of woody plants of different climatic zone]. Leningrad, Leningradskij gosudarstvennyj universitet, 206 p.
4. Kulkov, G.V. (1984), Bioekologicheskie osnovy introdukcii pokrytosemennykh vечнозеленых древесных растений na chernomorskoe poberezh'e SSSR (Krym, Kavkaz) [Bioecological basics introduction angiosperm evergreen woody plants on the Black Sea coast of the USSR (Crimea, the Caucasus)]. Moscow, Tavriada, 40 p.
5. Ільїнська, А.П., Футорна, О.А., Дяченко, І.І. and Федорончук, Н.С. (2001), Metodyka vygotovlennja preparativ vegetatyvnykh organiv roslyn na mikrotom-kriostatі [Method of production specimen of the plant vegetative organs on mikrotom-kriostat]. Ukrai'ns'kyj botanichnyj zhurnal , [Ukrainian botanical journal], vol. 58, N 2, pp. 256—260.
6. Roshhina, V.V. and Roshhina, V.D. (2012), Vydilitel'naya funkciya vysshyh rasteniy [Secretory function of higher plants]. Moscow, Nauka, 476 p.

7. Sobchak, R.O., Astafurova, T.P. and Kumandina M.N. (2000), Vliyanie ekologicheskikh usloviy na formirovaniye ekobiomorf *Rhododendron dauricum* L. [Influence of environmental conditions on the formation ecobiomorphs *Rhododendron dauricum* L.]. Krylovia, vol. 2, N 1, pp. 86—95.
8. Hohryakov, A.P. (1981), Evoluciya biomorf rasteniy [The evolution of plant biomorphs]. Moscow, 167 p.
9. Chamberlain, D., Hyam, R., Argent, G., Fairweather, G. and Walter, K.S. (1996), The genus *Rhododendron*. Its classification and synonymy. Edinburgh, Royal Botanic Garden, 181 p.
10. Wang, X. (2009), Photoprotective strategies in overwintering *Rhododendrons*. Ames, Iowa State University, Graduate Theses and Dissertations, 174 p.

Рекомендував до друку П.А. Мороз
Надійшла до редакції 06.01.2015 р.

Н.И. Шумик¹, В.М. Остапюк¹, А.П. Ильинская²,
Р.В. Журавский³

¹ Национальный ботанический сад
имени Н.Н. Гришко НАН Украины,
Украина, г. Киев

² Институт ботаники имени Н.Г. Холодного
НАН Украины, Украина, г. Киев

³ Житомирский институт культуры и искусств,
Украина, г. Житомир

СТРУКТУРНО-АНАТОМИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ЛИСТЬЕВ ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ (ПОЛУВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ) ВИДОВ РОДА *RHODODENDRON* L. (*ERICACEAE* JUSS.)

Изучены фоллиарные структурно-анатомические адаптации двух вечнозеленых видов рода *Rhododendron* L. (*R. dauricum* L. и *R. kaempferi* Planch.). В природных условиях эти рододендроны приурочены к разным экотипам и отличаются по морозо- и зимоустойчивости. Описаны анатомические характеристики листьев. Установлены характерные видовые признаки и адаптивные особенности растений. Выделены диагностические и адаптивные структурно-фоллиарные признаки каждого вида. Исследованные виды имеют схожее анатомическое строение листьев (выраженная мезоморфность, дорзовентральный мезофилл, слабо развитая палисадная паренхима, близкие значения коэффициента палисадности, выраженные межклеточники, абаксиальное расположение устьиц, очень слабо развитая механическая ткань, незначительное количество друз оксалата кальция). Оба вида приспособлены к существованию в гумидных условиях. *R. kaempferi* по сравнению с *R. dauricum* менее приспособлен к функционированию в неблагоприятных условиях. Комплекс защитных признаков в листьях *R. dauricum* является большим (значительная толщи-

на листьев, дву- или трехслойная палисадная паренхима, высокий коэффициент палисадности, утолщенные стенки клеток эпидермы, большое количество пельтатных железистых чешуек на абаксиальной поверхности). Анатомические особенности листьев наряду с их способностью скручиваться в трубку в зимний период способствуют существованию *R. dauricum* в условиях континентального климата и увеличению его природного ареала по сравнению с *R. kaempferi*.

Ключевые слова: *Rhododendron*, *R. dauricum* L., *R. kaempferi* Planch., листок, анатомия, структурно-анатомические адаптации.

М.І. Шумик¹, В.М. Остап'юк¹, А.П. Ільїнська²,
Р.В. Журавський³

¹ М.М. Gryshko National Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Kyiv

² М.Г. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Kyiv

³ Zhutomyr Institute of Culture and Arts, Ukraine, Zhytomir

STRUCTURAL AND ANATOMICAL ADAPTATIONS OF LEAVES OF EVERGREEN (SEMI-EVERGREEN) SPECIES OF *RHODODENDRON* L. (*ERICACEAE* JUSS.)

The structural and anatomical adaptations of leaves of two evergreen species of the genus *Rhododendron* L. (*R. dauri-*

cum L. and *R. kaempferi* Planch.) studied. Under natural conditions, these rhododendrons are confined to different ecotypes and are distinguished by different frost and winterhardiness. The characteristic features of species and adaptive features of plants determined. Highlighting the most characteristic diagnostic and adaptive structural-fo- liar features of each species. The studied species have similar anatomical structure of leaves: expressive mesomorphic, dorsoventral mesophyll, poorly developed palisade mesophyll, similar values of the coefficient of palisade, abaxial stomata accommodation, very poorly developed mechanical tissue (collenchyma), as well as a small number of druses of calcium oxalate. Both species are adapted to living in humid environments.

R. kaempferi, in comparison with *R. dauricum*, less suited to functioning in unfavorable conditions. Complex tread indicators leaves *R. dauricum* features a large number of features and includes a large sheet thickness, two- or three- layer palisad mesophyll, high coefficient of palisade, thick- ened cell walls of the epidermis. These anatomical features of the leaves, along with the ability to curl up into a tube in the winter, contribute to the existence *R. dauricum* in the continental climate and the spread in the natural range is wider than it is inherent *R. kaempferi*.

Key words: *Rhododendron*, *R. dauricum* L., *R. kaempferi* Planch., leaf, anatomy, structural and anatomical adap- tation.