

УДК 582.916.16

М.І. ШУМИК<sup>1</sup>, А.П. ІЛЬІНСЬКА<sup>2</sup>, В.М. ОСТАП'ЮК<sup>1</sup>, Р.В. ЖУРАВСЬКИЙ<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Національний ботанічний сад ім. М.М. Гришка НАН України  
Україна, 01014 м. Київ, вул. Тімірязєвська, 1

<sup>2</sup> Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
Україна, 01601 м. Київ, вул. Терещенківська, 2

<sup>3</sup> Житомирський інститут культури і мистецтв  
Україна, 10014 м. Житомир, вул. Черняхівського, 12а

## СТРУКТУРНО-АНАТОМІЧНІ АДАПТАЦІЇ ЛИСТКІВ ВІЧНОЗЕЛЕНИХ ВИДІВ РОДУ *RHODODENDRON* L. (*ERICACEAE* JUSS.)

Вивчено фоліарні структурно-анатомічні адаптації двох вічнозелених видів роду *Rhododendron* L. — *R. ponticum* L. та *R. searsiae* Rehder & E.H. Wilson. Ці рододендрони зростають у різних природних ареалах, приурочені до гірських екотопів різної висотності, але характеризуються однаковою морозо- і зимостійкістю. Визначено найхарактерніші адаптивні структурно-фоліарні та діагностичні ознаки видів. Товстий листок, багатощаровий мезофіл, розвинена палісадна паренхіма, двошарова адаксіальна епідерма, виражена кутикула, потовщені зовнішні стінки епідерми належать до комплексу ксероморфних ознак і свідчать про здатність *R. ponticum* витримувати інтенсивну інсоляцію. Пухка, з великими міжклітинниками губчаста тканина, невеликий коефіцієнт палісадності, різні за розміром (широкі або вузькі) клітини палісадної тканини, слабо розвинена коленхіма, відсутність трихом та дорзовентральний мезофіл указують на гігоморфність, що разом з великими розмірами листків пояснює неспроможність *R. ponticum* зростати в посушливих умовах. Подібна анатомічна будова листків притаманна також *R. searsiae*. Листки добре адаптовані до інтенсивної інсоляції, а їх анатомічна будова є виявом гігоморфозу, що свідчить про зростання виду в умовах з добре зволженими субстратом та повітрям. Захисні структури від надмірної транспірації виявлено в обох видах: двошарова епідермальна тканина, пельтатні залозисті лусочки, розвинена кутикула і товстостінна епідермальна тканина. Ці структури зумовлюють стійкість видів до від'ємних температур. Ознаки анатомічної будови листків можна використовувати для визначення видів у вегетативному стані.

**Ключові слова:** *Rhododendron* L., *R. searsiae* Rehder et E.H. Wilson, *R. ponticum* L., листок, анатомія, структурно-анатомічні адаптації.

Якщо в листопадних рослин віковій зміні структурних, біохімічних та функціональних показників листка збігаються із сезонними ритмами, то у вічнозелених листок першого року життя не зазнає суттєвих вікових змін, тому вплив екстремальних чинників довкілля на них може виявлятися чіткіше та специфічніше. Ця обставина має методологічне значення при вивченні шляхів адаптації рослин і може бути використана для непрямой діагностики резистентності вічнозелених інтродуцентів. Відмінності в будові листка між вічнозеленими та листопадними видами відобра-

жують їх систематичне положення, філогенетичні зв'язки і напрямок ксероморфозу. Ксероморфна структура листка рододендронів мало збігається з ксерофітністю виду, але має велике преадаптаційне значення для стійкості інтродукованих видів до високої інсоляції та несприятливих чинників (мороз, зимова посуха, відсутність снігового покриву).

Різноманітність структурно-фоліарних адаптацій рододендронів нами досліджено на прикладі трьох інтродукованих листопадних (*Rhododendron schlippenbachii* Maxim., *R. luteum* Sweet, *R. molle* (Blume) G. Don.) та двох постійнозелених (*R. dauricum* L., *R. kaempferi* Planch.) видів [5, 7]. З'ясовано, що листопадні види пристосовані до існування в умовах інтенсивної ін-

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

соляції екоотопів, про що свідчить добре розвинений з високим або дуже високим коефіцієнтом палісадності стовпчастий мезофіл листків. Структурні адаптації до регулювання водного балансу та газообміну в листках цих видів виявляються неоднаково, але для *R. luteum* і *R. molle* характерна оптимізація водного балансу шляхом розвитку структур, які утримують воду, зокрема доволі щільне розташування клітин губчастої паренхіми, потовщені тангентальні стінки епідермальних клітин, виражений шар кутикули, продукування ефірних олій та формування інших структур, які запобігають надмірному випаровуванню [7]. У постійнозелених видів *R. dauricum* і *R. kaempferi* структурні зміни зумовлені тривалішим існуванням листків та потребою адаптуватися до зимових умов, тобто необхідністю регулювати водний баланс та газообмін в умовах низьких температур і високої інсоляції. Комплекс захисних ознак у листках *R. dauricum* чисельніший і включає значну товщину листків, дво- або тришарову палісадну паренхіму, високий коефіцієнт палісадності, потовщені стінки клітин епідерми, рясні пельтатні залозисті луски на абаксіальній частині листка. Ці анатомічні особливості листків разом з 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* [5].

Мета роботи — виявити значення морфолого-анатомічних, деяких біохімічних і фізіологічних ознак листка для прогнозованої та фактичної діагностики екологічної стійкості вічнозелених рододендронів на прикладі *R. ponticum* L. та *R. searsiae* Rehder et E.H. Wilson.

### Матеріал та методи

Досліджено два інтродуковані вічнозелені види роду *Rhododendron* L., які культивують у Національному ботанічному саду імені М.М. Гришка НАН України, — *R. searsiae* та *R. ponticum*. В обох видів вивчали анатомічну будову листків цьогорічної, весняної (листки цьогорічні) і минулорічної (листки минулорічні) генерації.

Підготовку матеріалу (фіксація листків, виготовлення поперечних зрізів, фарбування), опис і фотографування препаратів, вимірювання та оцінку кількісних показників виконано за загальноприйнятими методиками [6].

Оцінку кількісно-анатомічних показників та коефіцієнтів, наведених у таблиці, проводили за Б.Р. Васильєвим [3]. Абаксіальну епідерму *R. searsiae* додатково досліджували за допомогою сканувального мікроскопа JSM-35. Для цього фіксовані шматочки листка промивали у воді, висушували у фільтрувальному папері, приклеювали до столиків і напилювали золотом.

Для аналізу адаптивних особливостей анатомічної структури листків використано дані про загальний ареал та екологічні оптимуми досліджуваних видів.

### Результати та обговорення

*R. ponticum* (рододендрон понтійський) має широкий диз'юнктивний природний ареал. У Туреччині в Понтійських горах вид зростає на висоті до 2000 м н.р.м. у змішаних широколистяних і вічнозелених лісах з бука, ялиці, ялини, граба і вільхи з іншими представниками родини *Ericaceae* Juss. (виду роду *Vaccinium* L.); в Лівані — на висоті від 2300 до 3500 м н.р.м. у соснових лісах з піщаним ґрунтом; в Іспанії поширений неподалік від Кадісу та Альхесирасу; в південній Португалії росте на гранітних схилах, у лісистих долинах і біля річок. Природний ареал *R. ponticum* охоплює західну і східну частини Середземномор'я, Малу Азію (Північну Анатолію) та Кавказ [2]. Ще в другій половині XVIII ст. цей вид було завезено до Великої Британії [9]. Пізніше він поширився значно ширше, ніж «утікач» із саду або як декоративна рослина, і навіть натуралізувався у Великій Британії, Ірландії, Бельгії, Франції, Нідерландах. У деяких регіонах його відносять до інвазійних рослин, які пригнічують розвиток природних видів [8—12, 14].

*Rhododendron ponticum* росте в природних і штучних лісах, на незаліснених територіях, серед чагарників, а також на селітебних територіях; піднімається в гори до 1800—2200 м н. р. м.; віддає перевагу торфовим, піщаним і кислим

грунтам, може розвиватися також на вапняках та доломітах із поверхневим кислим шаром субстрату; стійкий до широкого діапазону температур, у тому числі до  $-23^{\circ}\text{C}$ , але не витримує посушливих умов існування [12].

Листки *R. ponticum* шкірясті, великі, від 6 до майже 28 см завдовжки, короткочерешкові, продовгувато-ланцетні, видовжено-овальні або оберненоланцетні, загострені на верхівці та звужені до основи, цілокраї, зверху синьо-темнозелені, знизу дещо блідіші.

*Листки першого року вегетації (весняні, цьогорічні)*

Листкова пластинка товста або дуже товста, 450—550 мкм завтовшки (таблиця, рис. 1), на поперечному розрізі видовжена, рівна, гладенька. Кіль під середньою жилкою потужний, напівкруглий, зверху — відсутній. Трихоми не виявлено.

Адаксіальна епідерма фрагментарно-двошарова, тонка. Зовнішній її шар 20,0—23,8 мкм завтовшки. Клітини зовнішнього шару дуже дрібні з дуже товстими зовнішніми стінками (до 6,3—10,0 мкм завтовшки), внутрішнього — майже вдвічі більші, видовжено-прямокутні. Внутрішня епідерма розвинена фрагментами (смужками), найкраще — над бічними провідними пучками, в проміжках між ними переривається (ближче до краю листка) палісадною паренхімою. Абаксіальна епідермальна тканина одношарова під пластинкою листка і двошарова під центральним провідним пучком, 15,0—18,8 мкм завтовшки, складається з майже вдвічі дрібніших, ніж на адаксіальному боці, переважно округлих і дещо випуклих клітин із зовнішніми стінками завтовшки 5,0—7,5 мкм.

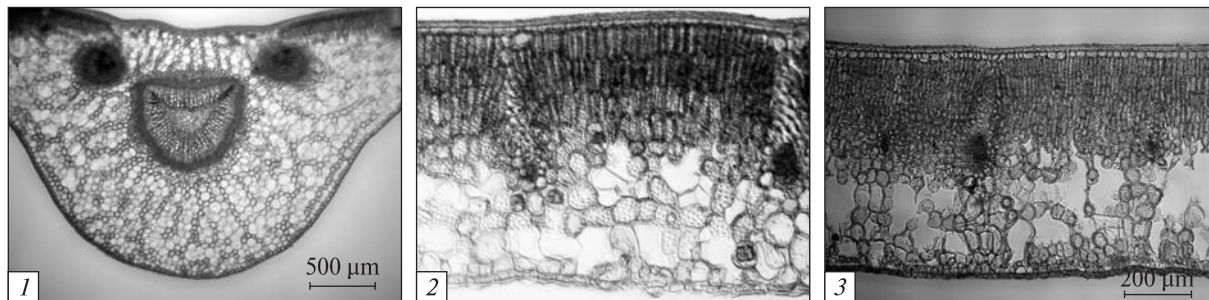
Продихи характерні для нижньої епідерми. Їх замикаючі клітини розташовані зазвичай на рівні основних клітин епідерми.

**Кількісні анатомічні ознаки листків вічнозелених видів роду *Rhododendron* L.**

**Quantitative anatomical features of overwintering leaves of evergreen species of the genus *Rhododendron* L.**

Ознака	Вид			
	<i>R. ponticum</i>		<i>R. searsiae</i>	
	листки		листки	
	цьогорічні	минулорічні	цьогорічні	минулорічні
Товщина *, мкм				
листка	450,0—550,0	480,0—555,0	270,0—330,0	330,0—390,0
мезофілу	415,0—507,4	426,2—478,0	230,0—280,0	287,5—335,0
верхньої епідерми	20,0—23,8	41,3—57,5	20,0—27,5	25,0—30,0
зовнішніх стінок клітин верхньої епідерми	6,3—10,0	7,5—10,0	6,3—7,5	8,3—10,0
нижньої епідерми	15,0—18,8	12,5—19,5	20,0—22,5	17,5—25,0
зовнішніх стінок клітин нижньої епідерми	5,0—7,5	3,8—6,25	4,5—5,5	3,8—6,3
Кількість шарів				
мезофілу	8—9	9—10(11)	7 (8)	8(7)
палісадної тканини	3(4)	4(3)	3+1	4(3)+1
Висота/ширина палісадних клітин, мкм	35,0—52,5/ 11,3—17,5	37,5—55,0/ 15,0—20,0	47,5—65,0/ 12,5—17,5	47,5—60,0/ 15,0—20,0
Коефіцієнт				
палісадності, %	0,4	0,5	0,8	0,9
видовженості палісадних клітин	2,3—3,6	2,6—3,7	2,7—4,3	2,3—3,6

\* Наведено мінімальний та максимальний показники.



**Рис. 1.** Анатомічна структура листка *Rhododendron ponticum* L.: 1 – середня жилка; 2 – мезофіл цьогорічного листка; 3 – мезофіл минулорічного листка

**Fig. 1.** Anatomical structure of the leaf of *Rhododendron ponticum* L.: 1 – midrib; 2 – mesophyll of the leaf of this year; 3 – mesophyll of the leaf of last year

Мезофіл дорзовентральний, складається з 8-9 шарів клітин. Палісадна тканина три-чотиришарова. Два зовнішні шари утворені дуже щільно розташованими широкими (зрідка), довгими або дуже довгими клітинами, коефіцієнт видовженості яких становить 2,3–3,6, інші шари сформовані пухко розташованими, дещо більшими і ширшими клітинами.

Губчаста паренхіма типова, чотири-п'ятишарова, інколи складається із 6 шарів великих клітин неправильної форми. Вона пухка внаслідок дуже великих міжклітинників. Більшість її клітин мають неправильну форму.

Основна безхлорофільна (водоносна) паренхіма розташована в середній жилці, де виповнює киль, оточуючи повністю центральний провідний пучок. Утворена групами великих тонкостінних клітин, які розділені радіальними (переважно) ланцюжками дрібніших виражено потовщених клітин. По краю листової пластинки спостерігаються невеликі групи клітин безхлорофільної паренхіми, приурочені до бічних провідних пучків та розташовані між клітинами внутрішнього шару адаксіальної епідерми та коленхімою. Остання супроводжує лише бічні провідні пучки, невеликі тяжі її клітин, розташовані над ксилемою, досягають внутрішнього шару адаксіальної епідерми.

Провідні пучки кільцевого типу, амфікрибральні. У середній жилці листка розташовані три пучки — дуже великий центральний і два

дрібних додаткових (інколи відсутні). В центральному пучку добре розвинені ксилема та флоема і спостерігається незначний вторинний ріст. Волокна флоєми мають невеликі коленхімні потовщення кутового типу. Бічні провідні пучки розвинені різною мірою, їх паренхімна обкладка добре помітна.

Великі друзи оксалату кальцію розсіяні в клітинах губчастої мезофілу та основної безхлорофільної паренхіми навколо центрального провідного пучка.

#### *Листки другого року вегетації (літні, минулорічні)*

Принципових відмінностей в анатомічній будові листків першого і другого року розвитку не виявлено (див. таблицю, рис. 1). Відрізняються лише кількісні анатомічні показники. В минулорічних листках краще розвинена двошаровість епідерми: адаксіальний її шар практично суцільний. У клітинах зовнішнього шару епідерми спостерігаються ознаки відмирання. Палісадна паренхіма мезофілу дуже щільна, її клітини дещо ширші, ніж такі в листках першого року розвитку. Клітини губчастої тканини мають виражено потовщені стінки, особливо під провідними пучками. В центральному провідному пучку добре розвинені вторинні ксилемні та флоємні елементи. Флоємні волокна відзначаються чітким коленхімним потовщенням. У найдрібніших бічних пучках переважає флоємна тканина. Потужніше розвинена коленхіма.

Кристали оксалату кальцію великі, розсіяні по всьому мезофілу; їх кількість дещо більша порівняно з минулорічними листками. Зрідка спостерігаються також краплини ефірних олій.

**Характерні видові ознаки:** дуже товсті або надзвичайно товсті листки, амфікрибральні провідні пучки, багаточаровий товстий дорзовентральний мезофіл, середній коефіцієнт палісадності, різні за розміром (від широких до дуже вузьких) палісадні клітини, помірно розвинена основна безхлорофільна паренхіма, слабо розвинена механічна тканина (коленхіма), фрагментарно-двошарова або повністю двошарова адаксіальна епідерма, дуже потовщені зовнішні стінки обох епідерм, відсутність трихом, по всьому мезофілу розсіяні великі друзи оксалату кальцію.

**Адаптивні особливості.** Дуже велика товщина листка, багаточаровий мезофіл, добре розвинена палісадна паренхіма, двошарова адаксіальна епідерма, виражена кутикула, дуже потовщені зовнішні стінки обох епідерм належать до комплексу ксероморфних ознак і свідчать про здатність *R. ponticum* витримувати інтенсивну інсоляцію. Мабуть, саме тому рослини цього виду можуть освоювати як затінені, так і відкриті екотопи. Анатомічних ознак, які б свідчили про активне регулювання водного балансу рослин і протидію висиханню внутрішніх тканин листка, в листках цього виду мало. Окрім продихів, до них можна віднести наявність другого шару клітин епідермальної тканини, які зазвичай виконують функцію водозапасання, та основну безхлорофілну паренхіму, яка оточує центральний провідний пучок. Дуже пухка, з великими міжклітинниками губчаста тканина, невисокий коефіцієнт палісадності, різні за розміром (від широких до вузьких) клітини палісадної тканини, слабо розвинена коленхіма, відсутність трихом та дорзовентральний мезофіл можна вважати виявом певного гігоморфозу. Саме таким розвитком ознак гігоморфності разом з великим розміром листків можна пояснити неспроможність виду зростати в посушливих умовах.

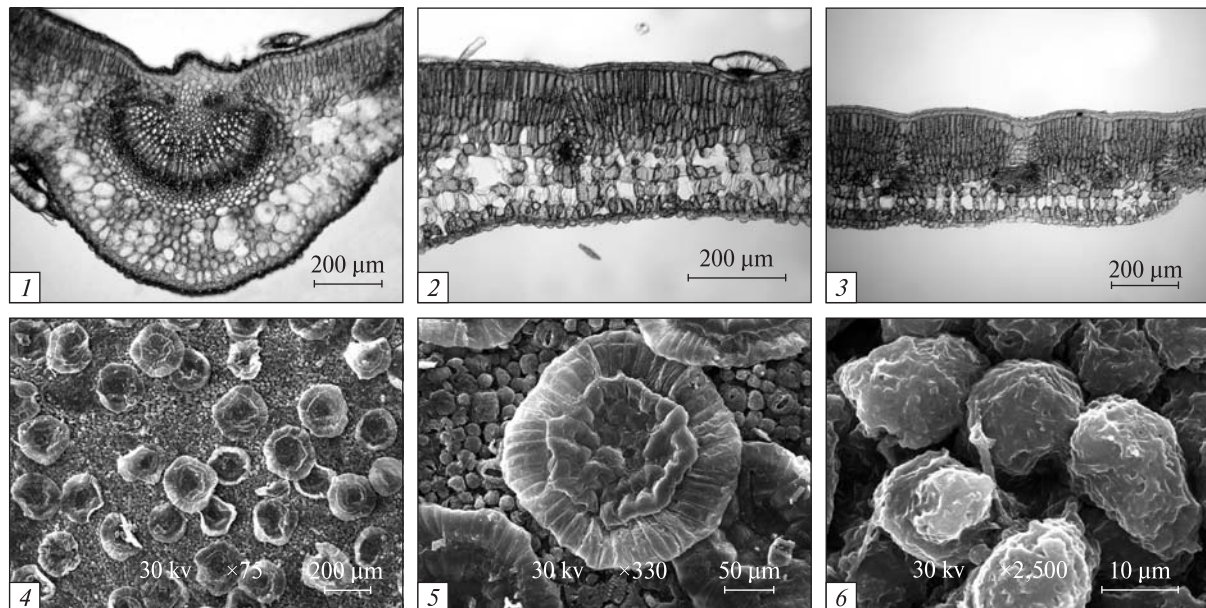
Отримані нами результати дослідження анатомічної структури листків *R. ponticum* у цілому збігаються з даними, відомими з літератури. Так, М.С. Александрова та В.Т. Зорикова також зазначали, що в листках цього виду поєднуються ознаки ксерофільності та гігомезофільності [1], а внутрішня структура листка *R. ponticum* змінюється залежно від умов існування рослин. Останнє пояснює, наприклад, відмінності у ступені розвитку палісадної паренхіми між листками досліджених нами рослин, а також у даних, отриманих М.С. Александровою, В.Т. Зориковою та американськими авторами, які аналізували листки рослин *R. ponticum*, вирощених в умовах культури в ботанічному саду університету штату Айова в США [13]. Останні мали спочатку два, а після акліматизації — два або три шари клітин палісадної паренхіми, тоді як у досліджених нами рослин цього виду палісадна тканина була розвинена краще (див. таблицю).

***R. searsiae.*** Природний ареал *R. searsiae* досить локальний — захід провінції Сичуань у Китаї, де він росте в горах на висоті 2500—3000 м н. р. м. у лісах та серед чагарників. Вид пристосований до субтропічного клімату з жарким дошовим літом і прохолодною зимою, толерантний до низьких температур, витримує  $-18^{\circ}\text{C}$ .

*R. searsiae* має шкірясті ланцетні продовговато-ланцетні або обернено-ланцетні, звужені або тупі до основи, коротко-звужені чи коротко загострені до верхівки листки з вираженими черешками.

#### Листки першого року вегетації (весняні, цьогорічні).

Пластинка листка товста, 270—330 мкм завтовшки (див. таблицю, рис. 2), на поперечному розрізі видовжена, рівні ділянки її поверхні чергуються з невеликими западинами, в яких розташовані пельтатні залозисті луски. Середню жилку супроводжують два кілі: верхній — невиражений і невеликий та нижній — добре розвинений, напівкруглий. Пельтатні залозки густо розташовані на нижній поверхні листка і спорадично — на верхній, складаються з багатоклітинної ніжки і дископодібної багато-



**Рис. 2.** Анатомічна структура листка *Rhododendron searsiae* Rehder et E.H.Wilson: 1—середня жилка; 2 — мезофіл цьогорічного листка; 3 — мезофіл минулорічного листка; 4 — нижня поверхня; 5 — пельтатна луска; 6 — клітини абаксальної епідерми

**Fig. 2.** Anatomical structure of the leaf of *Rhododendron searsiae* Rehder et E.H. Wilson: 1—midrib; 2 — mesophyll of this year's leaf; 3 — mesophyll of last year's leaf; 4 — lower surface; 5 — peltatna glandular scales; 6 — cells of abaxial epidermis

клітинної голівки. На обох поверхнях листка спостерігаються також розсіяні нечисленні (на верхньому кінці — найбільше) прості волоски.

Епідерма тонка дрібноклітинна. Адаксіальна складається з видовжених чи майже прямокутних клітин з дуже товстими (завтовшки 6,3—7,5 мкм) зовнішніми стінками, абаксіальна — з більш-менш округлих, папілоподібних клітин, з виражено випуклими і потовщеними (завтовшки 4,5—5,5 мкм) зовнішніми тангентальними стінками (див. таблицю).

Продихи розташовані на нижній епідермальній тканині (листок гіпостоматичний), їхні замикаючі клітини — трохи вище або на рівні основних клітин епідерми.

Мезофіл ізолатеральний, складається із 7 (8) шарів клітин. Верхня палісадна тканина 3-шарова. Два зовнішні її шари утворені дуже щільно розташованими вузькими і довгими або надзвичайно довгими клітинами, коефіцієнт видовженості яких становить 2,7—3,7. Внутрішній шар сформований коротшими та

ширшими клітинами, між якими добре розвинені міжклітинники. Нижня палісадна паренхіма одношарова пухка. Її широкі короткі клітини чергуються з вираженими міжклітинниками. Коефіцієнт палісадності — дуже високий (0,8).

Губчаста паренхіма 3-шарова, дуже пухка, завдяки великим і добре розвиненим міжклітинникам. Вона має своєрідну будову: її внутрішній шар складається з низьких горизонтально орієнтованих (як це можна бачити на поперечному зрізі листка) клітин неправильної форми, клітини двох суміжних шарів орієнтовані переважно вертикально, за формою вони часто нагадують клітини палісадної тканини.

Основна безхлорофільна паренхіма приурочена до провідних пучків. У середній жилці листка вона виповнює нижній киль і сформована групами великих тонкостінних клітин, які відокремлюються одна від одної ланцюжками значно дрібніших клітин з дещо потов-

щеними стінками. Адаксіальний тяж основної тканини, який сполучає центральний провідний пучок з верхньою епідермою, набагато менший, його клітини мало відрізняються за розміром. В набагато меншій кількості (інколи — 2-3 клітини) безхлорофільна паренхіма супроводжує бічні провідні пучки, з'єднуючи їх з верхньою епідермальною тканиною, і може утворювати невеликі субепідермально розташовані смужки.

Коленхіма спостерігається зазвичай біля бічних провідних пучків. Тяжі її клітин розташовані над ксилемою і межують з клітинами основної безхлорофільної паренхіми.

Провідні пучки колатерального типу. Середня жилка має три пучки — потужний центральний і два дуже дрібних, додаткових (інколи відсутні), розташовані над центральними. В центральному пучку добре розвинені ксилема і флоема, як первинні, так і вторинні. Волокна флоеми мають незначні коленхімні потовщення кутового типу. Бічні пучки варіюють за розміром, їх паренхімні обкладки добре помітні. Вони разом з коленхімою, основною безхлорофільною паренхімою і внутрішнім шаром клітин епідерми утворюють своєрідні «балки», орієнтовані перпендикулярно до поверхні листка, які розділяють мезофіл на окремі ділянки.

Великі друзи оксалату кальцію у невеликій кількості спостерігаються в клітинах губчастого мезофілу та основної безхлорофільної паренхіми, розташованої навколо центрального провідного пучка. Поодинокі краплини ефірних олій характерні для клітин губчастої паренхіми, обкладок провідних пучків та епідерми.

*Листки другого року вегетації (літні, минулорічні)*

Анатомічна будова минулорічних листків принципово не відрізняється від такої цьогорічних (див. таблицю, рис. 2). Відмінності стосуються переважно кількісних анатомічних показників, ступеня розвитку окремих тканин та щільності розташування їх клітин. Так, минулорічним листкам мають, зазвичай притаманна більша товщина листкової пластинки і мезо-

філу внаслідок формування додаткового шару (інколи — двох) палісадної паренхіми, дещо товща верхня епідерма і стінки її клітин, більша щільність розташування клітин мезофілу особливо абаксіального шару палісадної тканини. В основній безхлорофільній паренхімі, яка виповнює киль, спостерігається облітерація клітин, що свідчить про початкові етапи відмирання листка. Для абаксіальної поверхні листкової пластинки характерні численні відмерлі пельтатні залозки, а для адаксіальної — численні відмерлі прості волоски. Коленхіма розвинена краще, ніж у листках першого року розвитку, і розташована зверху та знизу над центральним і бічними провідними пучками. Також краще розвинені провідні пучки, зокрема в центральному спостерігається чітке коленхімне потовщення волокон флоеми, а також більша кількість сформованих камбієм вторинних провідних елементів.

Великі кристали оксалату кальцію і краплини ефірних олій у великій кількості розташовані в губчастому мезофілі та обкладках провідних пучків.

*Характерні видові ознаки:* товсті або дуже товсті листки, багатошаровий товстий ізолатеральний мезофіл з високим коефіцієнтом палісадності і дуже довгими або надзвичайно довгими клітинами палісадної паренхіми, наявність камбію в провідних пучках, слабкий розвиток механічних тканин, пельтатні залозисті луски та папілозна абаксіальна епідерма. Ці ознаки можна використовувати для визначення видової належності рослин у вегетативному стані.

*Адаптивні анатомічні особливості листків.* В анатомічній будові листків *R. searsiae* виражені ознаки ксероморфності. Листки добре адаптовані до інтенсивної інсоляції, про що свідчать велика їх товщина, високий коефіцієнт палісадності мезофілу, розвиток одного абаксіального шару стовпчастої паренхіми, надзвичайно довгі вузькі щільно розташовані клітини палісадної тканини, виражена кутикула та значно потовщені тангентальні стінки епідермальних клітин, а також ясні пельтатні залозки на абаксіальній поверхні листка.

Окремі ознаки, наприклад, добре розвинені міжклітинники в губчастій тканині та слабкий розвиток механічних тканин, зокрема відсутність склеренхіми, є виявом певного гіроморфозу, що свідчить про зростання виду в умовах з добре зволженими субстратом і повітрям. Можна припустити, що ефірні олії, які продукуються пельтатними залозками, влітку захищають листок від зайвого змочування, що неминуче в умовах жаркого дощового літа, а взимку — від низьких температур, характерних для регіону природного поширення *R. searsiae*.

Порівняльний аналіз виявив, що в анатомічній структурі листків обох досліджених вічнозелених рододендронів найвираженішими є ознаки, які вказують на їх адаптованість до інтенсивної інсоляції та вимогливості до водозабезпеченості. Також спостерігаються деякі ознаки, які можна віднести до захисних від надмірної витрати води на транспірацію. Про пристосованість обох видів до існування в умовах інтенсивної інсоляції свідчать такі конструктивно-анатомічні показники листків, як велика їх товщина, багат шаровий мезофіл, зокрема добре розвинена палісадна паренхіма, потужний розвиток кутикули, потовщені зовнішні тангентальні стінки клітин адаксіальної епідерми, а також двошарова або фрагментарно-двошарова адаксіальна епідерма (*R. ponticum*). Комплекс світлозахисних ознак у *R. searsiae* вираженіший порівняно з таким *R. ponticum* і включає також ізопалісадний мезофіл та рясні пельтатні залозки на абаксіальній поверхні листка. Краща пристосованість листків *R. searsiae* до надмірної інсоляції цілком зрозуміла, з огляду на поширення його в субальпійському та альпійському гірських поясах. До ознак гіроморфності у цього виду належать великий розмір листків, дуже пухка губчаста паренхіма з численними міжклітинниками, а також незначний розвиток механічної тканини. Саме такі структурно-фоліарні особливості обох видів зумовлюють їх нездатність існувати за відсутності достатньої вологості повітря і субстрату. Певні захисні структури від надмірної транспірації спосте-

рігаються в обох видів: у *R. ponticum* — формування двошарової епідермальної тканини, у *R. searsiae* — розвиток пельтатних залозистих лусок та невеликих тяжів клітин основної паренхіми над провідними пучками, в обох видів — добре розвинена кутикула і товстостінна епідермальна тканина. Можна припустити, що саме ці структури зумовлюють певною мірою стійкість видів до від'ємних температур.

Ознаки анатомічної будови листків можна використовувати для визначення видів у вегетативному стані. Досліджені рододендрони відрізняються переважно за типом провідних пучків (амфікрибальний у *R. ponticum* і колатеральний у *R. searsiae*), типом мезофілу листка (дорзовентральний у першого виду та ізопалісадний у другого), наявністю пельтатних лусок та іншими анатомічними ознаками.

## Висновки

1. Досліджені види вічнозелених рододендронів — *R. ponticum* і *R. searsiae* — відрізняються за анатомічною будовою листків, зокрема за типом мезофілу (дорзовентральний у першого виду та ізопалісадний у другого), типом центральної жилки (колатеральний і амфікрибальний відповідно), наявністю пельтатних лусок, а також структурою губчастої паренхіми (*R. searsiae*), чітким розвитком двошарової адаксіальної епідерми (*R. ponticum*), кількісно-анатомічними показниками тощо. Ці ознаки заслуговують на увагу як діагностичні для визначення видів у вегетативному стані.

2. В обох видів не спостерігається принципових відмінностей в анатомічній будові листків першого і другого року розвитку. Види відрізняються за кількісно-анатомічними показниками, зокрема за ступенем розвитку окремих тканин, щільністю розташування їх клітин, товщиною стінок останніх.

3. У структурно-фоліарному комплексі ознак обох видів найвираженішими є ознаки, які вказують на адаптованість рослин до інтенсивної інсоляції (добре розвинена кутикула, виражено потовщені тангентальні стінки дрібних епідермальних клітин, велика товщина листків, добре розвинена палісадна ткани-



на, двошарова або фрагментарно-двошарова адаксіальна епідерма у *R. ponticum*, а також ізопалісадний мезофіл і рясні пельтатні луски у *R. searsiae*) та їх гігморфність (в обох видів дуже пухка з великими міжклітинниками губчаста тканина і слабо розвинена механічна тканина), а в *R. ponticum*, окрім того, дорзовентральний мезофіл, невеликий коефіцієнт палісадності та різні за розміром (від широких до вузьких) клітини палісадної тканини. Останні зумовлюють нездатність обох видів існувати за відсутності достатньої вологості повітря й субстрату. Світлопротекторні ознаки одночасно сприяють стійкості видів до від'ємних температур.

1. *Александрова М.С.* Анатомические особенности листа рододендрона в связи с экологией / М.С. Александрова, В.Т. Зорикова // Бюл. ГБС. — 1980. — Вып. 118. — С. 75—82.
2. *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.
3. *Васильев Б.Р.* Строение листа древесных растений различных климатических зон. / Б.Р. Васильев. — Л. : Изд-во ЛГУ, 1988. — 206 с.
4. *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. — № 2. — С. 256—260.
5. *Структурно-анатомічні* адаптації листків постійнозелених (напіввічнозелених) видів роду *Rhododendron* L. (*Ericaceae* Juss.) / М.І. Шумик, В.М. Остапюк, А.П. Ільїнська, Р.В. Журавський // Інтродукція рослин. — 2015. — № 2. — С. 33—44.
6. *Фурст Г.Г.* Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей / Г.Г. Фурст. — М. : Наука, 1979. — 155 с.
7. *Шумик М.І.* Структурно-анатомічні адаптації листків літньозелених (листопадних) видів роду *Rhododendron* L. (*Ericaceae* Juss.) / М.І. Шумик, Н.В. Заіменко, А.П. Ільїнська // Інтродукція рослин. — 2015. — № 1. — С. 45—54.
8. *Dehnen-Schmutz K.* Controlling *Rhododendron ponticum* in the British Isles: an economic analysis / K. Dehnen-Schmutz, C. Perrings, M. Williamson // J. Environmental Management. — 2004. — Vol. 70 (4). — P. 323—332.
9. *Hulme P.E.* Beyond control: wider implications for the management of biological invasions / P.E. Hulme // J. Appl. Ecology. — 2006. — Vol. 43 (5) — P. 835—847.
10. *Invasive species control: incorporating demographic data and seed dispersal into a management model for *Rhododendron ponticum** / C.M. Harris, K.J. Park, R. Atkinson, et al. // Ecological Informatics. — 2009. — N 4 (4) — P. 226—233.
11. *Milne R.I.* Origin and evolution of invasive naturalized material of *Rhododendron ponticum* L. in the British Isles / R.I. Milne, R.J. Abbott // Molecular Ecology. — 2000. — N 9 (5). — P. 541—556.
12. *Rotherham I.D.* The ecology of *Rhododendron ponticum* L. with special reference to its competitive and invasive capabilities: Thesis for the Degree of Doctor of Philosophy Department of Botany / I.D. Rotherham. — University of Sheffield, 1983. — 432 p.
13. *Structural adaptations in overwintering leaves of thermonastic and on thermonastic *Rhododendron* species* / W. Xiang, R. Arora, H.T. Horner, S.L. Krebs // J. Am. Soc. Hort. Sci. — 2008. — Vol. 133(6). — P. 768—776.
14. *Will threat of biological invasions unite the European Union* / P. E. Hulme, P. Pyšek, W. Nentwig, M. Vilà // Science. — 2009. — Vol. 324 (5923). — P. 40—41.

#### REFERENCES

1. *Aleksandrova, M.S. and Zorikova, V.T.* (1980), Anatomichiskie osobennosti lista rododendrona v svyazi s ekologiy [Anatomical features leaves of rhododendron in connection with the ecology]. Bulletin' Glavnogo botanicheskogo sada, [Bulletin of Main Botanical Garden], N 118, pp. 75—82.
2. *Bush, E.A. and Poyarkova, A.I.* (1952), Rod Rododendron [Genus *Rhododendron*]. Flora SSSR [Flora USSR], Moscow, Leningrad, N 18, pp. 31—61.
3. *Vasil'ev, B.R.* (1988), Stroenie lista drevesnykh rastenij razlichnykh klimaticheskikh zon [Construction of the leaf of woody plants of different climatic zone]. Leningrad, Leningradskij gosudarstvennyj universitet, 206 p.
4. *Il'yins'ka, A.P., Futorna, O.A., Dyachenko, I.I. and Fedoronchuk, N.S.* (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], N 2, pp. 256—260.
5. *Shumyk, M.I., Ostapyuk, V.M., Il'ins'ka, A.P. and Zhuravs'kiy, R.V.* (2015), Strukturno-anatomichni adaptacii lyskiv postynozelenykh (napivvichnozelenykh) vydiv rodu *Rhododendron* L. (*Ericaceae* Juss.) [Structural-anatomic adaptation leaves of evergreen (semievergreen) species of the genus *Rhododendron* L. (*Ericaceae* Juss.)]. Introdukcia roslyn [Introduction of plants], N 2, pp. 33—44.
6. *Furst, G.G.* (1979), Metody anatomo-gistohimicheskogo issledovaniya rastitel'nykh tkaney [Methods of anatomical and histochemical study of plant tissues]. Moscow, Nauka, 155 p.

7. Shumyk, M.I., Zaimenko, N.V. and Il'ins'ka, A.P. (2015), Strukturno-anatomichni adaptacii lyskiv litn'ozelenyh (lystopadnyh) vydiv rodu *Rhododendron* L. (*Ericaceae* Juss.) [Structural-anatomic adaptation leaves of summergreen (deciduous) species of the genus *Rhododendron* L. (*Ericaceae* Juss.)]. Introdukcija roslyn [Introduction of plants], N 1, pp.45–54.
8. Dehnen-Schmutz, K., Perrings, C. and Williamson, M. (2004), Controlling *Rhododendron ponticum* in the British Isles: an economic analysis. *Environmental Management*, N 70(4), pp. 323–332.
9. Hulme, P.E. (2006), Beyond control: wider implications for the management of biological invasions. *J Applied Ecology*, N 43(5), pp. 835–847.
10. Harris, C.M., Park, K.J., Atkinson, R., Edwards, C. and Travis, J.M.J. (2009), Invasive species control: incorporating demographic data and seed dispersal into a management model for *Rhododendron ponticum*. *Ecological Informatics*, N 4(4), pp. 226–233.
11. Milne, R.I. and Abbott, R.J. (2000), Origin and evolution of invasive naturalized material of *Rhododendron ponticum* L. in the British Isles. *Molecular Ecology*, N 9(5), pp. 541–556.
12. Rotherham, I.D. (1983), The ecology of *Rhododendron ponticum* L. with special reference to its competitive and invasive capabilities: Thesis for the Degree of Doctor of Philosophy Department of Botany. University of Sheffield, 432 p.
13. Xiang, W., Arora, R., Horner, H.T. and Krebs, S.L. (2008), Structural adaptations in overwintering leaves of thermonastic and on thermonastic *Rhododendron* species. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, N 133(6), pp. 768–776.
14. Hulme, P.E., Pyšek, P., Nentwig, W. and Vilà, M. (2009), Will threat of biological invasions unite the European Union. *Science*, N 324(5923), pp. 40–41.

Рекомендував до друку П.А. Мороз  
Надійшла до редакції 27.03.2015 р.

Н.І. Шумик<sup>1</sup>, А.П. Ільїнська<sup>2</sup>,  
В.М. Остап'юк<sup>1</sup>, Р.В. Журавський<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко  
НАН Украины, Украина, г. Киев

<sup>2</sup> Институт ботаники им. Н.Г. Холодного  
НАН Украины, Украина, г. Киев

<sup>3</sup> Житомирский институт культуры и искусств,  
Украина, г. Житомир

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

Изучены фоллиарные структурно-анатомические адаптации двух вечнозеленых видов рода *Rhododendron* L. — *R. ponticum* L. и *R. searsiae* Rehder & E.H. Wilson. Эти

рододендроны произрастают в разных естественных ареалах, приурочены к горным экотопам разной высоты, но характеризуются одинаковой морозо- и зимостойкостью. Определены наиболее характерные адаптационные структурно-фоллиарные и диагностические признаки видов. Толстый лист, многослойный мезофилл, развитая палисадная паренхима, двухслойная адаксиальная эпидерма, выраженная кутикула, утолщенные внешние стенки эпидермы принадлежат к комплексу ксероморфных признаков и свидетельствуют о способности *R. ponticum* выдерживать интенсивную инсоляцию. Рыхлая, с большими межклеточниками губчатая ткань, небольшой коэффициент палисадности, разные по размеру (широкие или узкие) клетки палисадной ткани, слабо развитая колленхима, отсутствие трихом и дорзовентральный мезофилл указывают на гигроморфность, что вместе с большими размерами листьев объясняет неспособность *R. ponticum* произрастать в засушливых условиях. Сходное анатомическое строение листьев присуще *R. searsiae*. Листья хорошо адаптированы к интенсивной инсоляции, а их анатомическое строение является проявлением гигроморфоза, что указывает на произрастание вида в условиях с хорошо увлажненным субстратом и воздухом. Защитные структуры от чрезмерной транспирации обнаружены у обоих видов: двухслойная эпидермальная ткань, пельтатные железистые чешуйки, развитая кутикула и толстостенная эпидермальная ткань. Эти структуры обуславливают устойчивость видов к отрицательным температурам. Признаки анатомического строения листьев можно использовать для определения видов в вегетативном состоянии.

**Ключевые слова:** *Rhododendron* L., *R. searsiae* Rehder et E.H. Wilson, *R. ponticum* L., лист, анатомия, структурно-анатомические адаптации.

М.І. Шумик<sup>1</sup>, А.П. Ільїнська<sup>2</sup>, В.М. Остап'юк<sup>1</sup>,  
Р.В. Журавський<sup>3</sup>

<sup>1</sup> М.М. Gryshko National Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Kyiv

<sup>2</sup> М.Г. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Kyiv

<sup>3</sup> Zhytomyr Institute of Culture and Arts,  
Ukraine, Zhytomyr

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

The structural and anatomical adaptations of leaves of two evergreen species of the genus *Rhododendron* L. (*R. ponticum* L. and *R. searsiae* Rehder & E.H. Wilson.) are studied. These rhododendrons grow in different natural areas, belong to celestial ecotops of various altitudes, but are characterized identical frost- and winter hardiness. The most characteristic structural-foliar and diagnostic evi-

dences are defined of each species. A thick leaf, multilayered mesophyll, the developed palisade parenchyma, a two-layer adaxial epiderma, the expressed cuticle, reinforced external walls of an epiderma indicate ability of *R. ponticum* to maintain intensive insolation. The similar anatomic structure of leaves is peculiar to *R. searsiae*. Leaves are well adapted for intensive insolation, their anatomic structure indicates growth of a look in the conditions of well humidified substratum and air. Protective structures

from an excessive transpiration are observed at both types: two-layer epidermal tissue, peltate ferruginous scales, the developed cuticle and thick-walled epidermal tissue. These structures define resistance of types to negative temperatures. An anatomic structure of leaves can be used for definition of types in a vegetative state.

**Key words:** *Rhododendron* L., *R. searsiae* Rehder et E.H. Wilson, *R. ponticum* L., leaf, anatomy, structural and anatomical adaptations.