

УДК 582.916.16

М.І. ШУМИК¹, Н.В. ЗАІМЕНКО¹, А.П. ІЛЬІНСЬКА²

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

СТРУКТУРНО-АНАТОМІЧНІ АДАПТАЦІЇ ЛИСТКІВ ЛІТНЬОЗЕЛЕНИХ (ЛИСТОПАДНИХ) ВИДІВ РОДУ *RHODODENDRON* L. (*ERICACEAE* JUSS.)

Вивчено фоліарні структурно-анатомічні адаптації трьох листопадних видів роду *Rhododendron* L. (*R. schlippenbachii* Maxim., *R. luteum* Sweet і *R. molle* (Blume) G. Don), які природно ростуть у різних екотонах, а культивуються в однакових екологічних умовах. Установлено характерні видові ознаки та адаптивні особливості рослин. Усі види добре адаптовані до зростання в умовах інтенсивної інсоляції, про що свідчать структурні ознаки палісадного мезофілу листків. Листки *R. schlippenbachii* найменше пристосовані до активного регулювання газообміну (наявність дуже великих міжклітинників у губчастій тканині й тонкостінні клітини епідерми). У листках *R. luteum* і *R. molle* оптимізовано водний баланс шляхом розвитку структур, які утримують воду (щільне розташування клітин губчастої тканини, товсті тангенціальні стінки епідермальних клітин, товстий шару кутикули, продукування ефірних олій).

Ключові слова: *Rhododendron*, листок, анатомія, структурно-анатомічні адаптації.

Рід *Rhododendron* L. налічує понад 1000 видів, які належать до восьми підродів [13]. Існує декілька центрів походження рододендронів. До найбільших з них (майже 300 видів) належать Китайсько-Гімалайський (від Непалу до південно-східної частини Китаю) і Південно-Східноазійський (Таїланд, В'єтнам, Малайзія, Індонезія, Нова Гвінея). Понад 50 видів природно зростають в Японії, майже 30 — у Північній Америці та 7 в Європі [13]. До складу флори України входять лише два природних види цього роду, але в умовах культури їх значно більше [6]. Рододендрони цінують за декоративні якості й тому широко використовують для озеленення в багатьох країнах.

До роду *Rhododendron* належать як третинні релікти, так і ендемічні види, значно молодші за походженням. Рододендрони розрізняють за ритмом вегетації. Серед них є листопадні види, листки яких існують лише один сезон, напіввічнозелені — з листками, котрі функціонують протягом року й відмирають тоді, коли починають розвиватися нові, а також вічно-

зелені, листки яких активно фотосинтезують щонайменше два роки. За сучасною класифікацією з урахуванням характеру вегетації (або екологічної спеціалізації) рододендрони належать до літньозелених, постійнозелених і вічнозелених рослин [10].

Рододендрони трапляються майже в усіх природних зонах — від Арктики до тропіків, від рівнин до альпійського гірського пояса. Провідними екологічними факторами є кислий субстрат, інтенсивна інсоляція та достатнє зволоження. Види цього роду витримують широкий діапазон температур, серед них є такі, які виявляють толерантність до крайніх мінусових температур –29 до –32 °С). За комплексом екологічних умов зростання рододендрони відносять зазвичай до ксероморфних оліготрофів (як й інші види родини *Ericaceae* Juss.). Специфічні адаптивні структурні комплекси, які забезпечують існування рослин у різноманітних умовах досліджено недостатньо. Зокрема, мало досліджено анатомічну будову листка — найбільш пластичного органа, структура якого відображує не лише закономірності морфогенезу рослин, систе-

© М.І. ШУМИК, Н.В. ЗАІМЕНКО, А.П. ІЛЬІНСЬКА, 2015

матичне та філогенетичне положення виду, а й особливості екологічної належності рослин і характер їх пристосування до певних умов існування. Завдяки цьому анатомічні ознаки листків можна використовувати для моніторингу стану рододендронів не лише в природних екотопах, а й в умовах культури. У деяких рододендронів описано будову простих і залозистих трихом [8]. У двох вічнозелених видів — *R. ponticum* L. і *R. catawbiense* Michx. — досліджено анатомічні ознаки листків для визначення фотопротекторної стратегії і структурних реакцій рослин у відповідь на зміну температурного чинника [12, 14]. Для листків *R. simsii* Planchon і *R. concinnum* Hemsley визначено стійкі гісто-анатомічні ознаки, які можна використовувати для діагностики видів у неkwітучому стані, а також адаптивні особливості, які відображують екологію видів [7]. Внутрішню будову листків *R. catawbiense* і *R. maximum* L. вивчено з метою розробки практичних рекомендацій щодо культивування рододендронів і використання їх у ландшафтному озелененні [1, 2]. Анатомічні ознаки листків ще декількох видів досліджено для використання з метою визначення лікарської сировини і локалізації ефірних олій [4, 9, 11].

Мета дослідження — встановити фоліарні структурно-анатомічні адаптації трьох листопадних видів роду *Rhododendron*, які природно ростуть у різних екотопах, а культивуються в однакових екологічних умовах.

Матеріал та методи

Досліджено три листопадні види роду *Rhododendron* (*R. schlippenbachii* Maxim., *R. luteum* Sweet, *R. molle* (Blume) G. Don.), які інтродуковано в Національному ботанічному саду імені М.М. Гришка НАН України.

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 допомо-

гою мікроскопа «Amplival». Препарати фотографували за допомогою мікроскопа «Zeiss Primo Star». Вимірювання робили за допомогою лінійного окуляра-мікрометра. Для оцінки кількісно-анатомічних показників та коефіцієнтів, наведених у таблиці, використано стандартні позначення [3].

Результати та обговорення

Наводимо загальний ареал, умови зростання, морфологічні особливості та анатомічні характеристики листків (таблиця) досліджених листопадних видів роду *Rhododendron*.

Rhododendron schlippenbachii

Природний ареал виду охоплює Корейський півострів, суміжні з ним райони Маньчжурії, Японію і російський Далекий Схід. *R. schlippenbachii* зростає в умовах помірно мусонного та субтропічного клімату на кам'янистих схилах гір і у світлих лісах, формуючи невеликі зарості; трапляється на висоті до 1500 м н. р. м.; росте як на відкритих місцях з інтенсивною інсоляцією, особливо в північних областях, так і в затінених місцях під пологом дерев.

Листки зібрані по п'ять на верхівці пагонів, клиноподібно-оберненойцеподібні із заокругленою або тупою верхівкою і суцільним дещо хвилястим краєм з війчастими волосками в нижній частині.

На поперечному розрізі листкова пластинка — тонка або помірної товщини (див. таблицю, рис. 1), видовжена, з рівною поверхнею. Середню і великі бічні жилки супроводжують добре розвинені напівкруглі кілі знизу та значно менші — зверху. На верхній поверхні і по краю листка (утворюють його війчастість) розсіяно розташовані великі залозисті емергенці, по жилках — дрібні прості та більші залозисті волоски; зрідка прості волоски спостерігаються також знизу на жилках і на поверхні.

Епідерма одношарова, тонка, великоклітинна, складається з овальних, майже округлих або видовжених у горизонтальній площині, відносно тонкостінних різних за розміром клітин. Клітини абаксальної епідермальної тканини дрібніші, ніж такі адаксальної, ва-

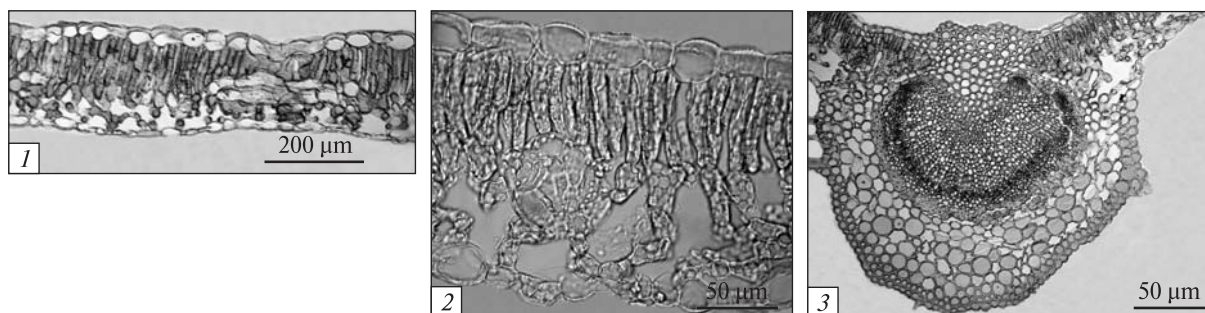


Рис. 1. Анатомічна будова листка *R. schlippenbachii* Maxim.: 1, 2 — поперечний розріз пластинки; 3 — середня жилка
Figure 1. Anatomical structure of *R. schlippenbachii* Maxim. leaf: 1, 2 — cross-section of the leaf; 3 — midrib

ріюють за розміром і формою: великі пухиро-подібні чергуються з дрібними видовженими. Продихи характерні лише для абаксіальної епідерми; вони численні, розташовані групами, навколопродихові клітини майже вдвічі менші, ніж основні клітини епідерми. Кутикулярна плівка є тонкою.

Мезофіл дорзовентральний, помірної шаруватості, складається з 5 (6) шарів клітин.

Значну його частину (коефіцієнт палісадності — 68 %) займає палісадна тканина. Остання дво- або тришарова. Її внутрішній шар складається із збиральних клітин, розділених великими міжклітинниками. Типові палісадні клітини досить вузькі та довгі, їх коефіцієнт видовженості варіює від 3,8 до 4,3. Губчаста паренхіма — тришарова, дуже пухка (аеренхімоподібна), складається з клітин неправильної

Таблиця. Кількісні анатомічні ознаки досліджених видів роду *Rhododendron* L.

Table. Quantitative anatomical features of studied species of genus *Rhododendron* L.

| Ознаки | Вид | | |
|----------------------------------|---------------------------|-------------------------|-------------------------|
| | <i>R. schlippenbachii</i> | <i>R. luteum</i> | <i>R. molle</i> |
| Товщина, мкм * | | | |
| листка | 150,0—210,0 | 150,0—180,0 | 120,0—150,0 |
| мезофілу | 115,0—177,5 | 108,7—115,0 | 87,5—92,5 |
| палісадної паренхіми | 85,0—115,0 | 50,0—90,0 | 50,0—70,0 |
| верхньої епідерми | 22,5—35,0 | 27,5—42,5 | 17,5—27,5 |
| зовнішніх стінок клітин | 1,3—2,5 | 3,7—6,3 | 2,5—5,0 |
| верхнього епідермісу | | | |
| нижньої епідерми | 12,5—27,5 | 13,8—22,5 | 15,0—30,0 |
| зовнішніх стінок клітин нижнього | 1,3—1,9 | 1,9—2,5 | 1,3—2,5 |
| епідермісу | | | |
| Кількість шарів | | | |
| мезофілу | 5 (6) | 4 (5) | 4 (5) |
| палісадної тканини | 2 (3) | 1 (2) | 1 (2) |
| Висота/ширина палісадної клітини | 52,5—65,0/ 12,5—17,5 | 55,0—92,5/ 12,5—22,5 | 47,5—62,5/ 12,5—17,5 |
| Коефіцієнт | | | |
| палісадності, % | 68 | 62 | 67 |
| видовженості палісадної клітини | 3,8—4,3 (4,1) | 3,2—4,6 (3,9) | 2,8—4,0 (3,4) |

* Наведено мінімальну та максимальну величину анатомічних показників.

форми, між якими розвинені дуже великі міжклітинники.

Основна безхлорофільна паренхіма приурочена переважно до провідних пучків. У середній жилці вона розташована над та під провідним пучком (виповнює киль) і складається здебільшого з великих клітин, частина з яких має склеренхімно потовщені стінки. Лише субепідермальний шар основної паренхіми сформований дрібнішими клітинами з потовщеними стінками. В бічних провідних пучках водоносна паренхіма розвинена різною мірою — від виражених тяжів (біля великих пучків), які з'єднують провідні тканини з верхньою і нижньою епідермою, до декількох клітин, котрі сполучають дрібні провідні пучки з абаксіальною епідермою.

Склеренхіма розвинена незначною мірою. Кількома шарами дрібних клітин вона оточує центральний провідний пучок, невеликими субепідермальними тяжами супроводжує найбільші бічні пучки, а також виповнює верхній і нижній кілі.

Середня жилка листка має один великий колатеральний провідний пучок. У ньому добре розвинені ксилема та флоема і спостерігається виражений вторинний ріст провідних тканин. Волокна флоєми мають незначні коленхімні потовщення кутового типу.

Бічні провідні пучки варіюють за розміром, у них добре помітна великоклітинна паренхімна обкладка. Разом із склеренхімою та основною безхлорофільною паренхімою більші з них утворюють своєрідні «балки», які орієнтовані перпендикулярно до поверхні листка і розділяють мезофіл на окремі ділянки.

Друзи оксалату кальцію трапляються переважно в клітинах епідерми, основної безхлорофільної паренхіми центральної жилки і мезофілу (зрідка). Для мезофілу характерні краплини ефірних олій.

Характерні видові анатомічні ознаки: невелика товщина листків, помірної шаруватості дорзовентральний мезофіл, дуже високий коефіцієнт палісадності, дуже витягнуті клітини палісадної тканини, дуже пухка губчаста тканина; тонка одношарова великоклітинна епідерма з ідіобласта-

ми і мало потовщеними тангенціальними стінками її клітин, незначно розвинені безхлорофільна паренхіма та склеренхіма.

Адаптивні особливості. Невелика товщина листків, дорзовентральність помірно шаруватого мезофілу, слабкий розвиток механічної тканини і вонодосної паренхіми, великоклітинність адаксіальної епідерми, а також відсутність виражених спеціальних ознак, які забезпечували б економну транспірацію або утримання води в листках, свідчать про існування рослин цього виду в умовах з достатнім водопостачанням (як субстрату, так і повітря), як це характерно для мезофітів. Така структура листків відповідає екологічним умовам зростання виду. Високий коефіцієнт палісадності (68 %) і видовжені клітини палісадної тканини свідчать про пристосованість рослин до інтенсивної інсоляції. Пухкий мезофіл і дуже великі міжклітинники в губчастій тканині листків є характерними особливостями оліготрофів. Такі елементи внутрішньої структури листків забезпечують оптимальну аерацію між внутрішніми тканинами і зовнішнім середовищем, що є необхідною умовою при існуванні рослин в умовах насиченого вологою повітря. Ці ознаки відрізняють оліготрофів від типових ксерофітів. З іншого боку, велика насиченість водою субстрату і повітря є для цього виду лімітуючим фактором, що необхідно враховувати при інтродукції рослин в інші регіони. Ймовірно, саме сухе повітря за відсутності виражених спеціалізованих структур для утримання вологи спричиняє підсихання краю листків, що часто спостерігається при вирощуванні *R. schlippenbachii* в умовах культури.

Отже, структурно-анатомічні адаптації листків рослини *R. schlippenbachii* свідчать про належність цього виду до мезоморфних оліготрофів, які добре пристосовані до існування в інсольованих екоотопах.

Rhododendron luteum

Природний ареал виду охоплює Східну та південно-східну Європу і Південно-Західну Азію (Мала Азія, Закавказзя, Північний Кавказ). *R. luteum* поширений від рівнин до субальпій-

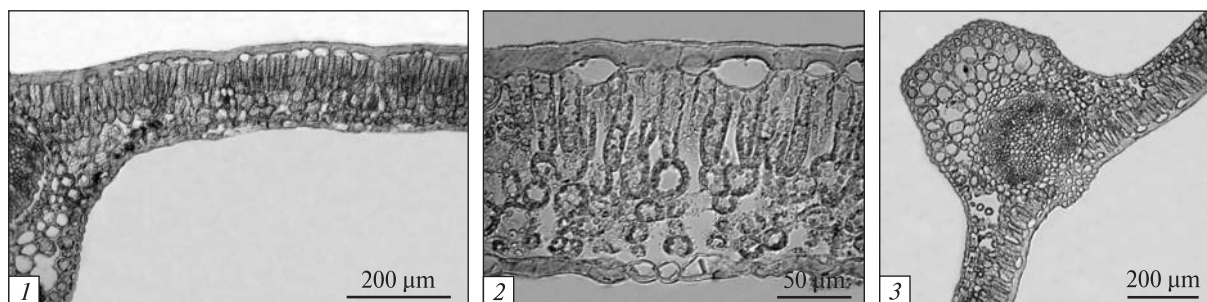


Рис. 2. Анатомічна будова листка *R. luteum* Sweet: 1, 2 — поперечний розріз пластинки; 3 — середня жилка
Figure 2. Anatomical structure of *R. luteum* Sweet leaf: 1, 2 — cross-section of the leaf; 3 — midrib

ського поясу. Зростає на лісових галявинах, у букових і світлих хвойних лісах, у складі підліска, на вирубках, гірських луках; трапляється на висоті до 2200 м н. р. м. Зростає в умовах помірно континентального клімату (виражена різниця літніх і зимових температур, зменшена сумарна кількість опадів, переважання останніх улітку).

Листки видовжені, оберненояйцеподібні, ланцетні або еліптичні, завдовжки 4,0—12,0 см, завширшки 1,5—8,0 см; верхівка загострена, основа звужена, край дрібнопилчастий і війчастий; черешки завдовжки 5—7 мм.

На поперечному розрізі листкова пластинка — тонка (див. таблицю, рис. 2), видовжена, майже лінійна. Великий округлий кіл розвинений під середньою і великими бічними жилками, над ними він незначний або відсутній, особливо над дрібними жилками. На обох поверхнях листка розташовані розсіяно багатоклітинні волоски. Залозисті емергенції утворюють війчатість краю листка.

Епідерма одношарова, великоклітинна; адаксіальна сформована великими більш-менш округлими, пухироподібними клітинами з потовщеними тангенціальними стінками. Основні клітини абаксіальної епідерми з тонкими стінками, дрібніші за такі адаксіальної епідерми. В епідермальних клітинах часто містяться друзи оксалату кальцію. Продихи притаманні лише абаксіальній епідермі, вони численні, розташовані групами, замикаючи та навколопродихові клітини майже вдвічі менші, ніж основні. Кутикула виражено дрібноскладчаста.

Мезофіл дорзовентральний, складається з 4 (5) шарів клітин. Палісадна тканина добре розвинена, займає більшу частину мезофілу (коефіцієнт палісадності — 62 %), одно- або двошарова (переважно біля середньої жилки листка). Коефіцієнт видовженості палісадних клітин варіює від 3,2 до 5,5. Губчастий мезофіл тришаровий, його клітини більш-менш округлі або неправильної форми, досить великі та щільно розташовані; міжклітинники невеликі.

Основна паренхіма, яка виповнює кілі, особливо нижні, складається з різних за розміром клітин з потовщеними стінками і незначною кількістю хлоропластів. У великих бічних жилках її нечисленні, але великі і тонкостінні клітини з'єднують провідні пучки з верхньою та нижньою (або лише з верхньою) епідермою, формуючи своєрідні «балки».

Коленхіма розвинена незначною мірою. Біля центрального провідного пучка вона розташована трьома тяжами: над пучком (найчастіше) і з обох боків (два дрібні тяжі). Також може формуватися біля бічних провідних пучків.

Середня жилка листка має три колатеральні провідні пучки: один великий і два дуже дрібні, розташовані над ним. У великому пучку добре розвинені ксилема та флоема і спостерігається вторинний ріст провідних тканин. Волокна флоєми мають дуже незначні коленхімні потовщення кутового типу. Бічні провідні пучки варіюють за розміром, у них добре помітна, особливо в найдрібніших, ве-

ликотквітінна паренхімна обкладка, клітини якої містять майже таку саму кількість хлоропластів, як і клітини мезофілу.

Друзи оксалату кальцію трапляються зрідка, переважно в клітинах основної паренхіми центральної жилки листка.

Характерні видові анатомічні ознаки: тонка листкова пластинка, тонкошаровий дорзовентральний мезофіл, високий коефіцієнт палісадності, дуже довгі або надзвичайно довгі палісадні клітини, великотквітінна епідерма з кристалами і товстими (зверху) та тонкими (знизу) тангенціальними клітинними стінками, залозисті трихоми та емергенці, трипучкова середня жилка, «балки», утворені основною водоносною паренхімою і провідними пучками.

Адаптивні особливості. На відміну від попереднього виду, в листках *R. luteum* до числа мезоморфних ознак можна віднести невелику товщину листкової пластинки, тонкошаровий дорзовентральний мезофіл, великотквітінність епідерми і слабкий розвиток механічних тканин. Високий коефіцієнт палісадності та виражена видовженість клітин палісадної паренхіми разом із значно товстими тангенціальними стінками основних клітин епідерми і вираженою кутикулою вказують на адаптованість до інтенсивної інсоляції. Ці ж особливості, а також щільніше, ніж у попереднього виду, розташовані клітини мезофілу, особливо губчастого, визначають більшу ксероморфність *R. luteum*, тобто кращу його пристосованість до існування в посушливіших умовах помірно континентального клімату порівняно з *R. schlippenbachii*. Дрібноклітинність, характерна для ксероморфних оліготрофів, у листках *R. luteum* не спостерігається.

Отже, у внутрішній будові листків *R. luteum* порівняно із попереднім видом наявна більша кількість спеціалізованих структур, які вказують на адаптованість виду до екологічних умов помірно континентального клімату.

Rhododendron molle

Вид природно поширений у регіоні різко континентального клімату Східного і Централь-

ного Китаю. Зростає в горах у розріджених хвойних лісах, на відкритих схилах гір або в чагарникових заростях; трапляється на висоті до 2500 м н. р. м.

Листки видовжено-ланцетні, 5,0—13,5 см завдовжки і 1,7—4,0 см завширшки, гоструваті, клиноподібно звужені до основи, війчасті по краю, зверху темно-зелені та майже голі, знизу сизуваті, густо опушені сіруватими волосками.

На поперечному розрізі листкова пластинка — досить тонка (див. таблицю, рис. 3), видовжена, лінійна. Під середньою і найбільшими бічними жилками розвинені великі майже круглі кілі; над ними листок плоско-жолобчастий або невиразно жолобчастий. Знизу по середній жилці листка розсіяно розташовані дрібні волоски і великі залозисті емергенці, по краю — війки, утворені такими ж трихомами.

Епідерма одношарова, великотквітінна, секреторна, містить кристали; адаксіальна — сформована більшими за розміром клітинами, ніж абаксіальна. Тангенціальні стінки основних клітин верхньої та нижньої епідерми потовщені. Продихи розташовані лише на абаксіальній епідермі.

Мезофіл дорзовентральний, 4 (5)-шаровий. Палісадна паренхіма сформована одним-двома шарами клітин, її частка становить 67%. Її клітини дещо ширші порівняно з такими інших видів і різні за висотою (довжиною) — коефіцієнт видовженості варіює від 2,8 до 4,0.

Губчастий мезофіл тришаровий, щільний, сформований більш-менш округлими досить великими клітинами з невеликими міжклітинниками.

Основна безхлорофільна паренхіма приурочена переважно до середньої жилки листка (оточує провідні пучки), сформована різними за розміром клітинами. Останні мають менший розмір і потовщені стінки в субепідермальних шарах. Біля бічних пучків паренхіма розвинена менше або відсутня.

Коленхіма розташована над центральним провідним пучком, складається з великих клітин з помірно потовщеними стінками. Тяжі коленхіми супроводжують також бічні провід-

ні пучки, біля найдрібніших з них вони можуть складатися з кількох клітин або бути відсутніми.

Середня жилка листка має три провідні пучки: один великий і два дуже дрібних, розташованих над ним. У великому пучку, окрім добре розвинених ксилеми і флоєми, спостерігається вторинний ріст провідних тканин. Великоклітинні луб'яні волокна мають дуже незначні коленхімні потовщення кутового типу.

Бічні провідні пучки варіюють за розміром, у них добре помітна великоклітинна паренхімна обкладка, клітини якої майже не відрізняються за вмістом хлоропластів від таких мезофілу.

Друзи оксалату кальцію трапляються переважно в клітинах основної паренхіми центральної і бічних жилок листка. Дуже зрідка, лише в безхлорофільній паренхімі, яка виповнює киль, спостерігаються ромбічні кристали. Краплини ефірних олій наявні майже в усіх клітинах мезофілу, багатьох клітинах епідермальної тканини (особливо адаксіальної), а також на адаксіальній поверхні листка (переважно).

Характерні видові анатомічні ознаки: дуже мала товщина листової пластинки, тонкошаровий дорзовентральний мезофіл, дуже високий коефіцієнт палісадності, дуже довгі (за класифікацією Б. Васильєва) [3] палісадні клітини, щільна губчаста паренхіма, одношарова, великоклітинна, вакуолізована, з кристалами епідерма, наявна невелика кількість основної безхлорофільної паренхіми, трьохпучкова середня жилка, велика кількість краплин ефірних олій в клітинах мезофілу, коленхіма. Окрім друз, наявні ромбічні кристали оксалату кальцію.

Адаптивні особливості. Так само, як і *R. luteum*, *R. molle* має невелику кількість ознак мезоморфності — тонкі листки, тонкошаровий дорзовентральний мезофіл, великоклітинна епідерма, слабкий розвиток механічних тканин. Листки цього виду також адаптовані до надмірної інсоляції. Захисну функцію виконують, як і в попереднього виду, добре розвинена палісадна паренхіма з видовженими

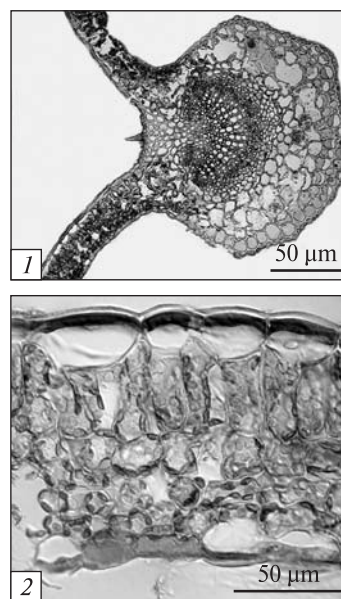


Рис. 3. Анатомічна будова листка *R. molle* (Blume) G. Don.: 1 — середня жилка; 2 — поперечний розріз пластинки

Figure 3. Anatomical structure of *R. molle* (Blume) G. Don. leaf: 1 — midrib; 2 — cross-section of the leaf

(але меншою мірою, ніж в інших видів) клітинами, секреторна епідерма і виражена кутикула. Щільно розташовані клітини губчастого мезофілу сприяють раціональному газообміну листків і свідчать про існування рослин у посушливіших порівняно з іншими видами умовах. Деяку здатність утримувати воду має також секреторна епідерма.

Отже, із трьох досліджених видів за комплексом структурно-анатомічних особливостей листків *R. molle* має найбільш виражені ознаки ксероморфності, що узгоджується з його поширенням у регіоні різко континентального клімату з великими температурними перепадами і пануванням цілий рік континентальних сухих повітряних мас.

Порівняльний аналіз виявив, що листки всіх досліджених листопадних рододендронів мають спільні конструктивно-анатомічні особливості: переважно невелику товщину листової пластинки, диференційований дорзовентральний мезофіл, високий або дуже високий коефіцієнт палісадності останнього, одношарова

рову і великоклітинну з невеликою кількістю продохів епідерму, порівняно слабо розвинені основну водоносну паренхіму і механічну тканину, своєрідні анастомози, або «балки», які об'єднують в єдиний комплекс декілька великих клітин однієї або обох епідерм, провідні пучки і навколопучкову водоносну та (інколи) склеренхіматизовану тканини. Така подібність внутрішньої будови листків літньо-зелених видів і незначна кількість у них спеціальних адаптивних фоліарних структур може бути зумовлена багатьма чинниками, найважливішими з яких є, ймовірно, листопадність рослин. Можна припустити, що основною стратегічною лінією розвитку зазначених видів було зменшення тривалості існування та функціонування листків і, відповідно, спрощення їх внутрішньої будови.

У листках усіх досліджених видів найвираженішим є пристосування до інтенсивної освітленості екотопів, що чітко відображено в будові палісадного мезофілу. Водночас за результатами анатомічного дослідження листків можна дійти висновку, що різні види неоднаково адаптовані до регулювання водного балансу й газообміну. Дуже великі міжклітинники в губчастій тканині і тонкостінні клітини епідерми свідчать про те, що листки *R. schlippenbachii* пристосовані до функціонування в умовах достатнього забезпечення вологою, а адаптивні процеси були спрямовані на регулювання газообміну в умовах дуже вологого повітря. Щільне розташування клітин губчастої тканини, розвиток товстих тангенціальних стінок епідермальних клітин, формування товстого шару кутикули, продукування ефірних олій та утворення інших структур, які запобігають надмірному випаровуванню, характерні для конструкції листків *R. luteum* і *R. molle*, які ростуть в умовах континентального клімату. Отже, основною адаптивною лінією розвитку цих видів було пристосування до умов навколишнього середовища через оптимізацію водного балансу в листках шляхом розвитку структур, які утримують воду.

У досліджених літньозелених рододендронів найчіткіше виявляються структурно-фоліарні

адаптації до інтенсивної інсоляції (у всіх видів), регуляції газообміну (у *R. schlippenbachii*) та водного балансу (у *R. luteum* і *R. molle*).

Особливості анатомічної структури можна використовувати як додаткові ознаки для визначення видів у вегетативному стані. Так, для *R. schlippenbachii* діагностичними ознаками можуть бути дво- або трьохшаровий палісадний мезофіл, дуже пухка з великими міжклітинниками губчаста паренхіма та майже непомітна кутикула. Для *R. molle* характерна велика насиченість ефірними оліями не лише клітин мезофілу, а й епідерми. У цілому *R. luteum* і *R. molle* подібні між собою за анатомічними показниками, що можна пояснити схожістю умов їх зростання.

Висновки

1. Листки досліджених літньозелених видів *R. schlippenbachii*, *R. luteum* і *R. molle* подібні за комплексом структурно-анатомічних особливостей. До числа спільних ознак належать: невелика товщина листків, диференційований дорзовентральний мезофіл, переважно високий або дуже високий коефіцієнт палісадності останнього, одношарова великоклітинна гіпостоматична епідерма, слабо розвинені основна водоносна паренхіма і механічна тканина, своєрідні анастомози, або «балки», які об'єднують в єдиний комплекс декілька великих клітин однієї, або обох епідерм, провідні пучки і навколопучкову водоносну та інколи склеренхіматизовану тканини. Можна припустити, що структурно-фоліарна подібність цих видів зумовлена листопадністю.

2. Усі три види добре адаптовані до зростання в умовах інтенсивної інсоляції екотопів, про що свідчить будова палісадного мезофілу листків.

3. Структурні пристосування до регулювання водного балансу та газообміну в листках різних видів розвинені різною мірою. Листки *R. schlippenbachii* найменше пристосовані до активного регулювання газообміну, про що свідчить розвиток дуже великих міжклітинників у губчастій тканині і тонкостінні клітини епідерми. Листки інших видів пристосовані до оптимізації водного балансу шляхом

розвитку структур, які утримують воду (щільне розташування клітин губчастої тканини, товсті тангенціальні стіни епідермальних клітин, товстий шар кутикули), продукування ефірних олій і формування інших структур, які запобігають надмірному випаровуванню.

4. Виявлені анатомічні ознаки, зокрема кількісні (кількість шарів палісадної паренхіми, характер розташування клітин губчастої тканини, товщина зовнішніх стінок (разом із кутикулою) основних клітин епідерми, ступінь насиченості ефірними оліями клітин мезофілу та епідерми тощо) можна використовувати як додаткові для визначення видів у вегетативному стані, а також для контролю за станом рослин, які вирощують в умовах культури.

Автори висловлюють подяку Мирославі Маринюк (Національний ботанічний сад імені М.М. Гришка НАН України) за надану допомогу при фотографуванні препаратів.

1. Бондарь Ю.В. Сравнительный анализ анатомического строения листа видов *Rhododendron catawbiense* Michx. и *Rh. maximum* L., применяемых в зеленом строительстве Бугско-полесского региона /Ю.В. Бондарь // Modern Phytomorphology. — 2012. — N 2. — P. 67–69.
2. Бондарь Ю.В. Сравнительный анализ эпидермы листа двух видов рода *Rhododendron* L. в условиях бугско-полесского региона /Ю.В. Бондарь, С.В. Зеркаль // Modern Phytomorphology. — 2013. — N 4. — P. 213–215.
3. Васильев Б.Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон / Б.Р. Васильев. — Л: ЛГУ, 1988. — 206 с.
4. Эфирные масла некоторых видов рода *Rhododendron* L. /М.В. Белоусов, Е.В. Басова, М.С. Юсубов и др. // Химия раст. сырья. — 2000. — № 3. — С. 45–64.
5. Методика виготовлення препаратів вегетативних органів рослин на мікротом-криостаті /А.П. Ільїнська, О.А. Фугорна, І.І. Дяченко, Н.С. Федорончук // Укр. ботан. журн. — 2001. — № 2. — С. 256–260.
6. *Определитель* высших растений Украины /Д.Н. Доброчаева, М.Н. Котов, Ю.Н. Прокудин и др. — К.: Наук. думка, 1987. — 548 с.
7. *Histo-anatomical* aspects of some *Azalea* species / L. Andrici, C. Toma, I. Toma, R. Ruginã // An şt. Univ. "Al. I.Cuza" Iaşi. — 2005. — Vol. 51, s. II a. (Biol.). — P. 5–14.

8. Metcalf C.R. Anatomy of the Dicotyledons /C.R. Metcalf, L. Chalk. — Oxford: Clarendon Press, 1950. — 271 p.
9. Mircea T. Contribution to the study of the anatomical structure of ericaceous leaves species /T. Mircea // Not. Bot. Hort. Agrobot. — 2005. — Vol. 33. — P. 15–19.
10. Rothmaler W. Exkursionsflora von Deutschland / W. Rothmaler. — Berlin: Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, 2002. — Bd. 4. — 948 S.
11. *Studies* on the anatomical, phytochemical and antimicrobial Properties of endemic *Rhododendron smirnovii* Trautv. /N.T. Çakir, A. Güvenç, G. Kökdil et al. // J. Fac. Pharm. (Ankara). — 2005. — Vol. 34 (3). — P. 165–182.
12. *Structural* adaptations in overwintering leaves of thermonastic and onthermonastic *Rhododendron* species / X. Wang, R. Arora, H.T. Horner, S.L. Krebs // J. Amer. Soc. Hort. Sci. — 2008. — Vol. 133(6). — P. 768–776.
13. *The genus Rhododendron*. Its classification and synonymy /D. Chamberlain, R. Hyam, G. Argent et al. — Edinburgh: Royal Botanic Garden, 1996. — 181 p.
14. Wang X. Photoprotective strategies in overwintering *Rhododendrons*. — Ames: Iowa State University, Graduate Theses and Dissertations, 2009. — 174 p.

REFERENCES

1. Bondar', Yu.V. (2012), Sravnitel'nyj analiz anatomicheskogo stroenija lista vidov *Rhododendron catawbiense* Michx. i *Rh. maximum* L., primenjaemyh v zelenom stroitel'stve bugsko-poleskogo regiona [Comparative analysis of anatomical structure of the leaf of *Rhododendron catawbiense* Michx. and *Rh. maximum* L. applied in green building of bugsko-palesky region]. Modern Phytomorphology, N 2, pp. 67–69.
2. Bondar', Yu.V. and Zerkal', S.V. (2013), Sravnitel'nyj analiz jepidermy lista dvuh vidov roda *Rhododendron* L. v usloviyah bugsko-poleskogo regiona [Comparative analysis of the leaf epidermis of two rhododendron species in the conditions of bugsko-polesky region] Modern Phytomorphology, N 4, pp. 213–215.
3. Vasil'ev, B.R. (1988), Stroenie lista drevesnyh rastenij razlichnyh klimaticeskikh zon [Construction of the leaf of woody plants of different climatic zone]. Leningrad, Leningradskij gosudarstvennyj universitet, 206 p.
4. Belousov, M.V., Basova, E.B., Yusubov, M.S., Berezovskaya, T.P., Pokrovskiy, L.M. and Tkachev, A.V. (2000), Jefirnnye masla nekotoryh vidov roda *Rhododendron* L. [Essential oils of some species of the genus *Rhododendron* L.]. Himiya rast. syr'ya [chemistry of plant raw], N 3, pp. 45–64.
5. Il'yins'ka, A.P., Futorna, O.A., Dyachenko, I.I. and Fedoronchuk, N.S. (2001), Metodyka vygotovlennja preparativ vegetatyvnyh organiv roslin na mikrotom-

- kriostatі [Method of production specimen of the plant vegetative organs on mikrotom-kriostat]. *Ukraїns'kyj botanichnyj zhurnal*, [Ukrainian botanical journal], N 2, pp. 256–260.
6. Dobrochaeva, D. N., Kotov, M. I., Prokudin, Ju. N. i dr. (1987), *Opredelitel' vysshih rastenij Ukrainy* [Field guide of higher plants of Ukraine] Kyiv., Nauk. dumka, 548 p.
 7. Andrichi, L., Toma, C., Toma, I. and Rugină, R. (2005), Histo-anatomical aspects of some *Azalea* species, *An șt. Univ. "Al. I.Cuza"*, vol. 51, s. II a. (Biol.), pp. 5–14.
 8. Metcalf, C.R. and Chalk, L. (1950), *Anatomy of the Dicotyledons*. Oxford, Clarendon Press, 1271 p.
 9. Mircea, T. (2005), Contribution to the study of the anatomical structure of ericaceous leaves species. *Not. Bot. Hort. Agrobot.*, vol. 33, pp.15–19.
 10. Rothmaler, W. (2002), *Exkursionsflora von Deutschland* [Field flora of Germany]. Berlin, Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg, Bd. 4, 948 S.
 11. Çakir, N.T., Güvenç, A., Kökdil, G., Duran, N. and Arslan, G. (2005), Studies on the anatomical, phytochemical and antimicrobial Properties of endemic *Rhododendron smirnovii* Trautv. *J. Fac. Pharm.*, vol. 34 (3), pp. 165–182.
 12. Wang, X., Arora, R., Horner, H.T. and Krebs, S.L. (2008), Structural adaptations in overwintering leaves of thermonastic and onthermonastic *Rhododendron* species. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, vol. 133(6), pp. 768–776.
 13. Chamberlain, D., Hyatt, R., Argent, G., Fairweather, G. and Walter, K.S. (1996), *The genus Rhododendron*. Its classification and synonymy. Edinburgh, Royal Botanic Garden, 181 p.
 14. 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 28.11.2014 р.

Н.І. Шумик¹, Н.В. Заіменко¹, А.П. Ільїнська²

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

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

СТРУКТУРНО-АНАТОМИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ЛИСТКОВ ЛЕТНЕЗЕЛЕННЫХ (ЛИСТОПАДНЫХ) ВИДОВ РОДА *RHODODENDRON* L. (*ERICACEAE* JUSS.)

Изучены фоллиарные структурно-анатомические адаптации трех листопадных видов рода *Rhododendron* L.

(*R. schlippenbachii* Maxim., *R. luteum* Sweet u *R. molle* (Blume) G. Don), которые естественно растут в разных экоотопах, а культивируются в одинаковых экологических условиях. Установлены характерные видовые признаки и адаптивные особенности растений. Все виды хорошо адаптированы к росту в условиях интенсивной инсоляции, о чем свидетельствуют структурные признаки палисадного мезофилла листьев. Листья *R. schlippenbachii* меньше всего приспособлены к активному регулированию газообмена (наличие очень крупных межклеточников в губчатой ткани и тонкостенные клетки эпидермиса). В листьях *R. luteum* и *R. molle* оптимизирован водный баланс путем развития структур, которые удерживают воду (плотное расположение клеток губчатой ткани, толстые тангенциальные стенки эпидермальных клеток, толстый слой кутикулы, продуцирование эфирных масел).

Ключевые слова: *Rhododendron*, лист, анатомия, структурно-анатомические адаптации.

М.І. Шумик¹, Н.В. Заіменко¹, А.П. Ільїнська²

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

² M.G. Kholodny Institute of Botany, National
Academy of Sciences of Ukraine, Ukraine, Kyiv

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

Foliar structural and anatomical adaptations of three deciduous species of the genus *Rhododendron* L. (*R. schlippenbachii* Maxim., *R. luteum* Sweet and *R. molle* (Blume) G. Don), which naturally grow in different ecotopes, and cultivate under identical environmental conditions, were studied. The typical features and adaptive characteristics of species were identified. The structural features of the palisade mesophyll of leaves indicate that a mentioned species are well adapted to grow in conditions of intense insolation of ecotopes. Leaves of *R. schlippenbachii* are the least adapted to active regulation of gas exchange, because of the development of very large intercellulars in the spongy tissue and cells of the epidermis with thin membrane. In the structure of leaves of *R. luteum* and *R. molle* the leading role are played by the optimization of the water balance through the development of structures that hold water. They are the densely located cells of spongy tissue, the development of thick tangential membranes of epidermal cells, the formation of thick cuticle layer, the produce of essential oils and formation of other structures, which prevent excessive evaporation.

Key words: *Rhododendron*, leaf anatomy, structural and anatomical adaptations.