

УДК 581.1:582.711.11(477-25)

АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ БУДОВИ ОДНОРІЧНИХ ПАГОНІВ КУЛЬТИВАРІВ РОДУ *Philadelphus* L. В УМОВАХ КИЄВА

А.Ф. Ліханов, кандидат біологічних наук

С.Б. Ковалевський, доктор сільськогосподарських наук

С. М. Костенко, аспірантка*

Національний університет біоресурсів і природокористування України

З'ясовано, що в будові однорічних пагонів рослин роду *Philadelphus* L. виділяються консервативні та пластичні морфо-анатомічні ознаки, які виявляють високу поліваріантність пристосувальних реакцій культиварів до умов зовнішнього середовища. Анатомічна пластичність визначається морфометричними показниками, складом і топологією тканин та відбиває тенденції представників роду до появи нових структурно-функціональних ознак, які виявляють їх еволюційні резерви. За комплексом морфо-анатомічних ознак і особливостями локалізації флавоноїдів у тканинах пагонів запропоновано структурно-функціональну модель утворення карликових форм чубушників.

Вступ. Важливим критерієм успішності створення насаджень у садово-парковому будівництві є впровадження в культуру нових деревно-кущових видів, які відзначаються високими декоративними якостями і стійкістю до умов зовнішнього середовища. Адже урізноманітнення озеленення житлових та рекреаційних територій міста дозволяє значно підвищити якість життя людей. При цьому, окрім високої декоративності, інтродуковані рослини мають відповідати ще й таким вимогам, як нешкідливість для здоров'я людини, безпечність щодо природної флори, довговічність, стійкість до хвороб і шкідників, газо-, димо-, посухо- та зимостійкість [1, 6]. Оскільки збагачення видового складу зеле-

них насаджень на основі прискореного розмноження інтродукованих деревно-кущових рослин без врахування їх еколого-біологічних і, зокрема, адаптаційних особливостей може звести нанівець усі зусилля фахівців з озеленення, оцінкою рівня адаптації можуть слугувати різні показники, які можна досліджувати за багатьма критеріями у т. ч. за анатомічною будовою рослин.

Анатомічна будова вегетативних органів рослин за звичайних умов є стабільною, що значною мірою відображає її функціональність. При цьому стійкість інтродукованих деревно-кущових рослин значною мірою залежить від структури епідермісу рослин, параметрів провідних тканин

*Науковий керівник — професор С.Б. Ковалевський.



та ін. Особливо чутливими до негативних факторів зовнішнього середовища є молоді тканини однорічних пагонів [2, 5, 8]. Таким чином, дослідження анатомічної будови однорічних пагонів є важливим критерієм оцінки життєздатності й стійкості рослин до умов росту та перспективності вирощування їх на певних територіях [3].

Значний науковий та практичний інтерес серед інтродукованих рослин представляють культивари роду *Philadelphus* L. які окрім своєї високої декоративності, володіють також значною стійкістю до негативних чинників довкілля, що, очевидно, зумовлено також анатомічними особливостями їх тканин [2, 6]. Метою нашої роботи було дослідити та порівняти анатомічну будову однорічних пагонів різних представників роду *Philadelphus* L.

Матеріали і методи досліджень. Для досліджень анатомічної будови відбирали однорічні здерев'янілі пагони чубушників з середньої частини крони кущів. Поперечні та радіальні зрізи робили в другому верхньому міжвузлі пагонів, які найсильніше ушкоджуються в зимовий період.

Дослідження проводили у Проблемній науково-дослідній лабораторії фітовірусології та біотехнології НУБіП України в 2012–2013 рр. Отримані нативні мікропрепарати вивчали за допомогою мікроскопу Nikon Eclipse E-200. Локалізацію у пагонах крохмалю, фенольних речовин та компонентів лігніну визначали стандартними гістохімічними методами [4, 7]. Здерев'янілі тканини забарвлювали сафраніном. Фотодокументацію даних здійснювали за допомогою програмного забезпечення Camera Control Pro 2. Аналіз метричних показників анатомічної будови пагонів проводили з використанням спеціалізованого програмного забезпечення Image-Pro Premier 9.0. Статистичну обробку даних виконували пакетом аналізу Microsoft Office Excel 2007.

Результати досліджень та їх обговорення. Комплексні морфо-анатомічні та гістохімічні дослідження представників роду *Philadelphus* L. показали, що у однорічних пагонів культиварів виділяються як консервативні, так і достатньо варіабельні ознаки. Виявлена нами висока анатомічна пластичність рослин, з одного боку, визначає поліваріантність їх пристосувальних реакцій, з другого, — вказує на морфо-фізіологічну лабільність, яка не завжди є показником стійкості рослин до негативної дії внутрішніх і зовнішніх чинників. Така специфіка анатомічної організації чубушників підтверджує важливість проведення даних досліджень.

Важливою характеристикою представників роду *Philadelphus* є досить повільне формування корку (рис. 1). У однорічних пагонів він іноді взагалі відсутній, а покривна тканина представлена епідермою. Фелодерма утворена одним або двома рядами облітерованих клітин, просочених суберином. Очевидно, що покривна тканина з такою будовою не здатна забезпечити рослині надійний захист, тому для підтримання цілісності і функціональності рослинний організм має використовувати інші механізми, серед яких одним з основних може бути накопичення в елементах кори значної кількості продуктів вторинного метаболізму.

Суттєво відрізняються пагони чубушників і за будовою паренхіми первинної кори (табл.). В однорічних пагонів первинна кора зазвичай відділяється від флоєми великими клітинами перициклу зі здерев'янілими видовженими, часто облітерованими антиклінальними клітинними стінками. Коленхіми у однорічних пагонів чубушників нами не виявлено, що є специфічною і високо консервативною ознакою даного виду, а також багатьох інших представників родини *Hydrangeaceae* Dum.

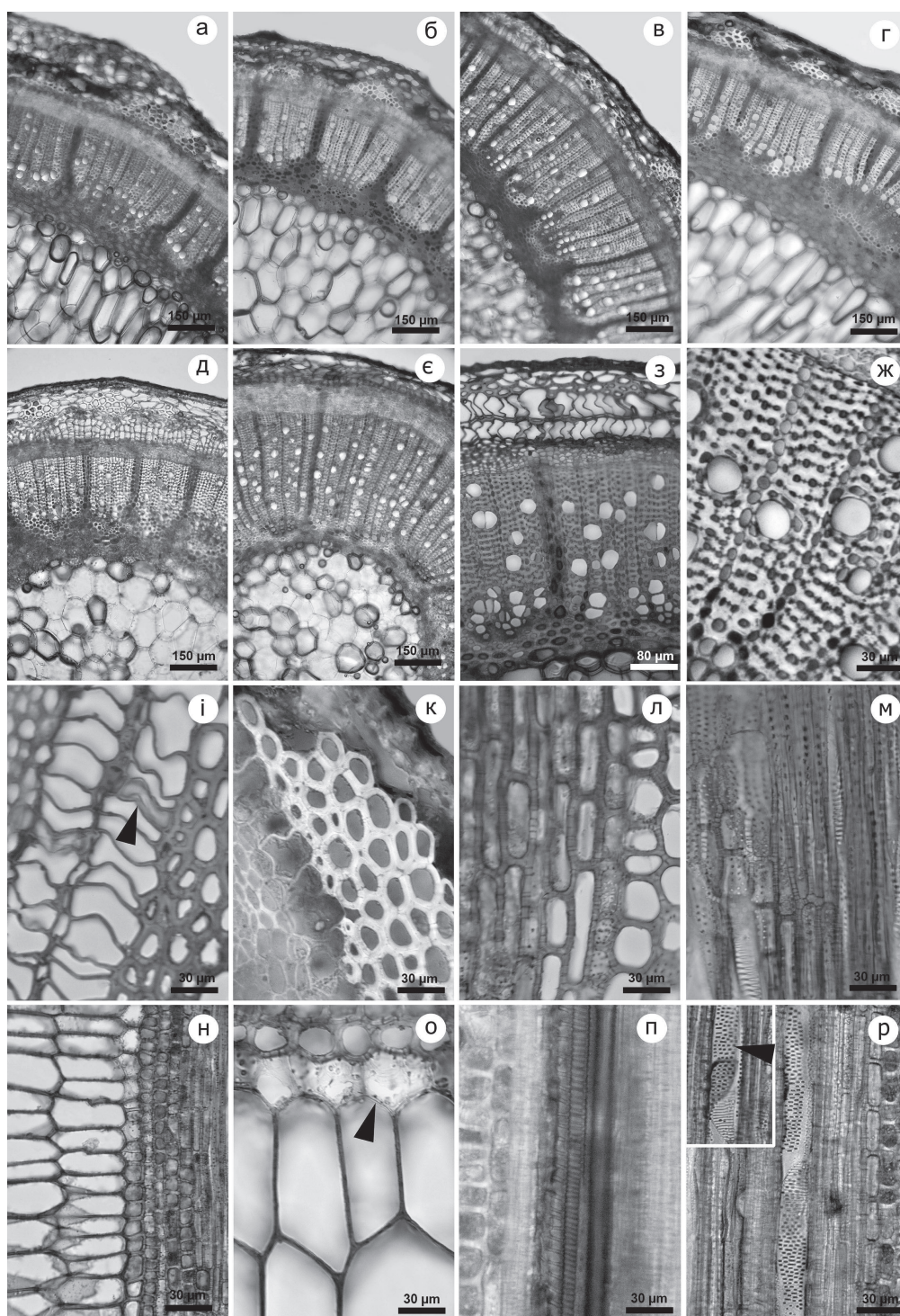


Рис. 1. Поперечні (а-к) та радіальні (л-р) зрізи однорічних пагонів представників роду *Philadelphus* L.: а - *Ph. coronarius* L.; б - *Ph. l. 'Albatre'*; в - *Ph. l. 'Innocence'*; г - *Ph. microphyllus*; д - *Ph. l. 'Avalanche'*; е - *Ph. coronarius 'Nana'*; ж - перфоровані пори в трахеальних елементах (*Ph. coronarius*); з - *Ph. l. 'Manteau d'Hermine'*; і - клітини кори з витягнутими антиклінальними стінками (*Ph. l. 'Manteau d'Hermine'*); к - волокна склеренхіми (*Ph. microphyllus*); л - клітини пери медулярної зони; м - трахеїдні волокна (*Ph. coronarius*); н - повздовжній розріз перимедулярної зони пагона (*Ph. coronarius 'Nana'*); о - нерівномірне здерев'яніння клітинних стінок серцевинної паренхіми (*Ph. coronarius 'Nana'*, стрілкою показано нездерев'янілу периклінальну стінку); п - трахеальні елементи з кільчастими і спіральними потовщеннями; р - судини з черговим розташуванням пор (стрілкою показано порушення регулярності розташування пор у судинах *Ph. coronarius 'Nana'*)



Таблиця. Морфометричні характеристики анатомічної будови однорічних пагонів представників роду *Philadelphus* L.

Види і культивари		Анатомічний елемент на поперечному зрізі, мкм					
		Ширина корку	Ширина кори	Ширина флоєми	Ширина ксилеми	Діаметр судин	Індекс відношення ксилеми до флоєми
<i>Philadelphus l.</i> 'Avalanche'	M ± m	58,96 ±2,03	339,37±5,99	127,54±3,74	724,84 ±14,95	44,70 ±1,24	5,73 ±0,20
	CV, %	10,8	5,16	8,92	7,14	8,37	13,26
<i>Philadelphus l.</i> 'Albatre'	M ± m	70,29 ±3,86	115,93±5,05	149,26±4,42	598,28 ±5,76	40,22 ±1,97	4,04 ±0,11
	CV, %	17,0	15,2	9,6	2,7	14,7	9,4
<i>Philadelphus l.</i> 'Innocence'	M ± m	41,80 ±2,09	94,02 ±4,85	76,54 ±1,83	414,38 ±5,09	26,77 ±0,90	5,44 ±0,18
	CV, %	13,9	17,4	6,8	4,1	13,9	9,2
<i>Philadelphus l.</i> 'Manteau d'Hermine'	M ± m	79,85±5,95	212,84±10,68	142,74±6,21	533,77 ±12,51	36,83 ±2,84	3,81 ±0,20
	CV, %	23,6	15,8	13,8	7,1	24,2	16,0
<i>Philadelphus coronarius</i> 'Nana'	M ± m	35,70 ±1,69	157,80±9,67	174,67±2,63	853,12 ±13,31	23,90 ±1,36	4,90 ±0,15
	CV, %	13,2	18,6	5,0	4,4	9,1	8,4
<i>Philadelphus coronarius</i> L.	M ± m	58,26±2,93	345,38±12,60	216,84±6,17	830,41 ±18,27	41,62±1,68	3,86 ±0,17
	CV, %	16,0	12,5	8,8	7,4	12,5	13,7

У *Ph. l.* 'Innocence' паренхіма первинної кори складається з 2–3 рядів клітин, розташованих між пучками склеренхіми, волокна яких згруповані по 40–50 клітин (рис. 1, в). Найкраще паренхіма первинної кори розвинена у *Ph. l.* 'Albatre' де її представлено крупними (30–40 мкм) клітинами з достатньо товстими стінками, які розташовані одним, іноді двома рядами (рис. 1, б). Між флоємою та паренхімою кори даного культивару виділяється один ряд товстостінних клітин перициклу із значно витягнутими антиклінальними стінками.

На відміну від культиварів *Ph. l.* 'Albatre' та *Ph. l.* 'Innocence', перицикл пагонів *Ph. l.* 'Avalanche' складається з 2–3 рядів антиклінально витягнутих клітин з лігніфікованими клітинними стінками (рис. 1, д). Склеренхіму в пучках представлено групами во-

локон по 15–20 клітин з досить тонкими клітинними стінками, що є нетиповим для опорних тканин. Слід зазначити, що будова екстраксиллярних волокон більшості досліджуваних нами пагонів – це варіабельна анатомічна ознака, яка є важливою особливістю чубушників. Культивари значно відрізняються за просторовим розташуванням, загальною кількістю та розвинутістю тяжів склеренхіми.

Флоєма у пагонах культиварів роду *Philadelphus* утворюється з клітин суцільного камбіального кільця. Склерифікованих клітин, секреторних каналів, ідіобластів, а також відкладень оксалату кальцію у вигляді кристалів або друз у флоємі та вторинній корі нами не виявлено.

Важливу інформацію про загальний стан рослин, їх адаптацію до дефіциту вологи та інших несприятливих умов дов-

кілля несе будова ксилеми. Нами встановлено, що у більшості чубушників характерним є не чітко виражений перехід від ранньої до пізньої ксилеми (рис. 1, а-з). На поперечних зрізах ксилеми визначається чітка рядність трахеальних елементів з товстими вторинними оболонками і облямованими парами пор (рис. 1, з).

За довжиною клітин, товщиною їх вторинних оболонок, наявністю чітких облямівок у лінзоподібних порах, трахеальні елементи ксилеми чубушників класифікуються як трахеїдні волокна, хоча у межах даного виду можливі й перехідні варіанти від трахеїд до волокон лібриформу. При цьому, високою консервативністю для представників роду *Philadelphus* визначається форма поперечного січення судин, їх розташування у товщі річного приросту. Судини на поперечному зрізі зазвичай округлі, іноді полігональні, без ознак утворення тіл. У відносно стабільних екологічних умовах діаметр судин майже не змінюється протягом усього періоду вегетації. Для *Ph. coronarius* і більшості культиварів (*Ph. l. 'Avalanche'*, *Ph. l. 'Innocence'*, *Ph. l. 'Manteau d'Hermine'*, *Ph. coronarius 'Nana'*) характерна вторинна ксилема розсіяно-судинного типу. Проте у *Ph. microphyllus* було виявлено ксилему напівкільцесудинного типу, яка еволюційно вважається більш досконалою ознакою. Відмінності в анатомічній будові ксилеми у даного виду виявлено також і в особливостях формування осьової паренхіми. Для більшості досліджених нами культиварів характерною є апотрахеальна паренхіма дифузного типу. Вона представлена поодинокими клітинами з товстими вторинними оболонками, які нерегулярно розташовані між трахеальними елементами деревини. Проте у *Ph. microphyllus* визначено тенденцію до формування вазіцентричної паренхіми паратрахеального типу.

Для ксилеми чубушників характерною

комбінація різних за будовою серцевинних променів — вузьких однорядних і широких багаторядних (зазвичай трирядних). Клітини серцевинних променів з товстими вторинними оболонками, містять крохмаль, білки та багато оптично активних продуктів вторинного метаболізму. Контактні клітини багаторядних променів мають чисельні порові зв'язки з трахеальними елементами пагона.

Пагони *Ph. l. 'Albatre'* відрізняються від *Ph. l. 'Innocence'* наявністю, окрім одно- і дворядних, широких багаторядних серцевинних променів з високим вмістом крохмалю та вторинних метаболітів фенольної природи. Серцевинні промені у *Ph. l. 'Avalanche'* одно- або багаторядні. Осьова паренхіма деревини більш розвинена ніж у попередніх двох культиварів і виявляє тенденції до формування тканини перехідного типу від апотрахеальної дифузного типу до паратрахеальної, що споріднює його з видом *Ph. microphyllus* і в еволюційному аспекті є більш досконалою.

Таким чином, особливості будови осьової паренхіми деревини пагонів у межах досліджуваних нами культиварів виявляє їх анатомічну пластичність, яка визначається не тільки морфометричними показниками, а й складом тканин і їх топологією, що відбиває тенденції представників роду *Philadelphus* до появи нових структурно-функціональних ознак, які можуть розглядатись як потенційні еволюційні резерви.

Найпластичнішою в анатомічній будові однорічних пагонів виявилась перимедулярна зона, яка просторово розташована між серцевинною паренхімою і протоксилемою. У досліджуваних нами чубушників її розміри та топологія сильно варіюють. У *Ph. l. 'Avalanche'*, *Ph. microphyllus* і *Ph. l. 'Innocence'* ця зона достатньо розвинена і сформована великою кількістю паренхімних клітин із здерев'янілими товстими стінками, які містять багато крохмалю. Серцевинна



паренхіма виповнена крупними клітинами з тонкими нездерев'янілими целюлозними стінками, що властиво для всіх культиварів без виключення. Вплив гормонів, вуглеводнів та інших органічних речовин, продуктів вторинного метаболізму на мікроморфологію клітин перимедулярної зони легко виявляється через чітку тенденцію до відцентрового посилення тангентального розтягнення клітин.

На особливу увагу заслуговують карликові форми чубушників, зокрема досліджуваний нами *Ph. coronarius 'Nana'*. Для його пагонів характерна потужна ксилема, яка в 1,5 разів більша ніж у культиварів селекції Віктора Лемуана. Така деревина значно посилює механічну міцність пагонів, що особливо важливо для рослин у зимовий період під час налипання мокрого снігу.

Слід зауважити, що у *Ph. coronarius 'Nana'*, на відміну від більшості досліджуваних нами культиварів, перимедулярну зону представлено лише 3–4 рядами клітин з незначним вмістом крохмалю, але з достатньо високою концентрацією продуктів вторинного метаболізму, у т. ч. флавоноїдів.

Для *Ph. coronarius* властива кластеризація клітин за мікроморфологічними показниками, які у відцентровому напрямку виявляють тенденцію до розтягнення (рис. 2).

Процеси тангентального розтягнення трахеальних елементів і паренхіми перимедулярної зони серцевини у карликової форми значно пригнічуються (рис. 3). Одним із основних ендогенних факторів регуляції диференціації, тангентального видовження та прозенхімного росту клітин рослин є ауксини [5]. Тенденція до уповільнювання росту через гальмування розтягнення клітинних стінок може бути зумовлено порушенням гормональних стимулів. Таким чином, морфологічні особливості однорічних пагонів карликової форми, а саме характерні вкорочені міжвузля, можна пояснити пригніченням процесів розтягування клітин. Вивчення особливостей будови ксилеми і флоєми дало змогу встановити, що в процесі вегетації активність камбію не зменшується, а у деяких рослин навіть зростає. У *Ph. coronarius* видовження міжвузлів активізується з самого початку вегетації і повільно гальмується (рис. 4). За умов однакової кіль-

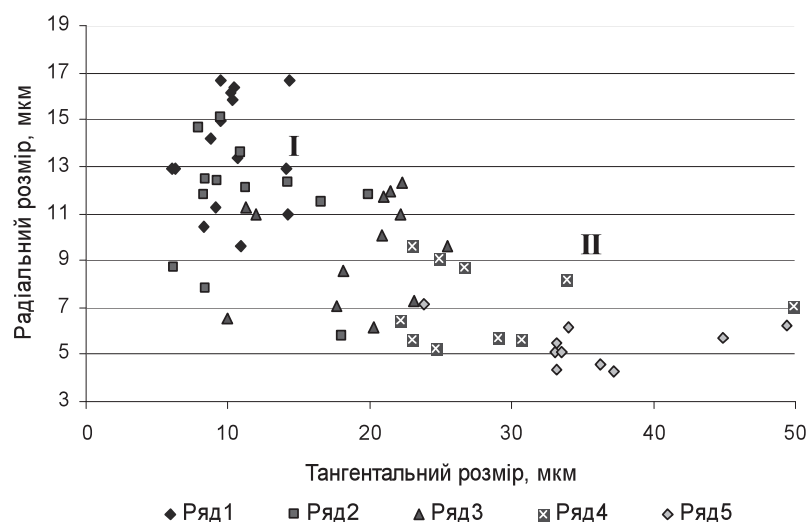


Рис. 2. Залежність мікроморфології клітин перимедулярної зони пагонів *Ph. coronarius* від їх просторового розташування

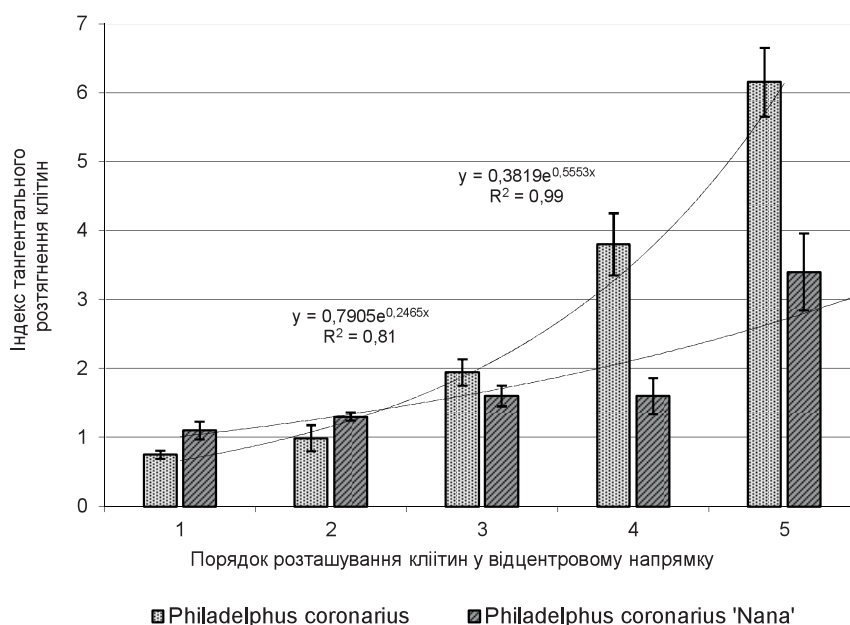


Рис. 3. Характер розтягнення клітин паренхіми перимедулярної зони однорічних пагонів представників роду *Philadelphus*

кості міжвузлів довжина однорічних пагонів карликової форми у 4,5–5 разів менша ніж у звичайних чубушників. Найдовші міжвузля формуються в середині вегетаційного періоду. При цьому, у *Ph. coronarius* 'Nana' інтенсивність пагоноутворення плавно зростає і уповільнюється. Отже, фактори гальмування росту однорічних пагонів у карликових форм чубушників

доцільно вивчати в середині вегетації (у період формування четвертого міжвузля).

Іншою відмінною ознакою *Ph. coronarius* 'Nana' є повна відсутність у його корі склеренхімних волокон, що є нетиповим не тільки для чубушників, але й для більшості деревних рослин і чагарників. Суттєва анатомічна перебудова в пагонах

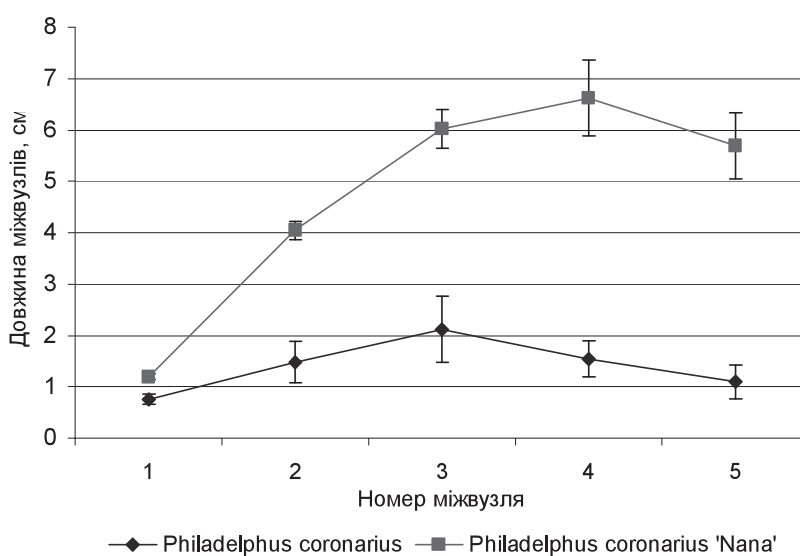


Рис. 4. Особливості формування міжвузлів однорічних пагонів у представників роду *Philadelphus*



карликової форми пов'язана зі значною трансформацією регуляторних процесів і диференціації клітин. При цьому, рослини карликової форми чубушника, за рідким виключенням, майже ніколи не вступають у генеративну стадію.

Отже, за комплексом морфо-анатомічних ознак і локалізацією продуктів вторинного метаболізму, утворення карликових форм чагарника можна описати за допомогою моделі (рис. 5), яка враховує виявлені нами наступні особливості: відсутність у корі пагону волокон склеренхіми, вертикальний і латеральний транспорт продуктів метаболізму, центри накопичення фенольних сполук, базіпетальний і латеральний рух ауксину – гормону, що регулює процеси диференціації і розтягнення клітин, а також формування генеративних бруньок.

Зони гальмування розтягнення клітин, позначені на схемі, збігаються з центрами накопичення флавоноїдів та інших фенольних речовин [9, 10, 11, 12], які суттєво впливають на транспорт ауксинів, стимулюють активність оксидаз, знижують загальний пул гормонів у тканинах рослин і через це регулюють гістогенез і морфогенез рослини.

Встановлені морфо-анатомічні особливості *Ph. coronarius 'Nana'* виявляють регуляторні механізми формування карликових форм, а також відкривають перспективи для оптимального підбору рослин-донорів для отримання нових високодекоративних культиварів.

Висновки

1. У будові однорічних пагонів рослин роду *Philadelphus* виділяються достатньо консервативні (структура ксилеми, флоєми і епідерми) і пластичні (перимедулярна зона, склеренхіма та осьова паренхіма) морфо-анатомічні ознаки, які зумовлені сорто-специфічними особливостями декоративних кущів і виявляють поліваріантність їх пристосувальних реакцій до

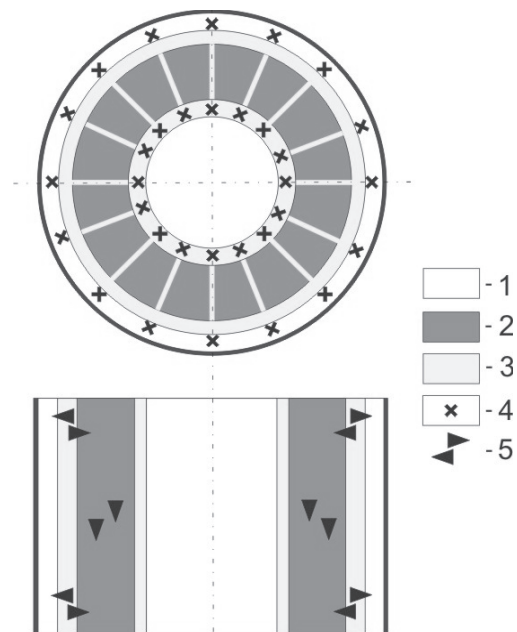


Рис. 5. Просторовий зв'язок локалізації флавоноїдів у тканинах пагонів *Ph. coronarius 'Nana'* та зон гальмування процесів тангентального розтягнення клітин:

1 - паренхіма; 2 - ксилема; 3 - зони синтезу і накопичення фенольних сполук; 4 - зони гальмування розтягнення клітин; 5 - напрямки руху ауксинів у тканинах пагона

умов зовнішнього середовища.

2. За комплексом морфо-анатомічних ознак однорічних пагонів культивари роду *Philadelphus* виявляють значну анатомічну пластичність. Вона визначається морфометричними показниками, складом і топологією тканин та відбиває тенденції представників роду до появи нових структурно-функціональних ознак, які можуть розглядатись в аспекті їх потенційних еволюційних резервів.

3. За морфо-анатомічними ознаками і особливостями локалізації флавоноїдів нами запропоновано структурно-функціональну модель утворення карликових форм чубушників. Модель враховує особливості базіпетального і латерального транспорту ауксину, центри синтезу і накопичення фенольних сполук, зокрема флавоноїдів, специфіку формування механічних тканин та відсутність у рослин генеративної стадії розвитку.

Література

1. Вехов Н.К. Жасмин. — М.: Московский рабочий, 1952. — 56 с.
2. Запрометов М.Н. Фенольные соединения. Распространение, метаболизм и функция в растениях. — М.: Наука, 1993. — 272 с.
3. Кохно Н.А., Курдюк А.М. Теоретические основы и опыт интродукции древесных растений в Украине. — К.: Наукова думка, 1994. — 185 с.
4. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. — 4-е изд. перераб. и доп. — М.: Агропромиздат, 1988. — 271 с.
5. Полевой В. В. Физиология растений: Учебник. — М.: Высшая школа, 1989. — 464 с.
6. Счепіцька Т.С. Біологічні особливості видів родини Hydrangeaceae Dum. у зв'язку з інтродукцією у Правобережному Лісостепу України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.05. — К., 2000. — 23 с.
7. Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. — М.: Наука, 1979. — С. 40–65.
8. Эсау К. Анатомия растений. — М.: Мир, 1969. — 564 с.
9. Cytotoxicity of water extracts from leaves and branches of *Philadelphus coronarius* L. / V. Valko, M. Fickova, E. Pravdova et al. // Biomedical papers of the Medical Faculty of the University Palacky, Olomouc, Czech Repub. — 2006. — **150**, №1. — P. 71–73.
10. Grancai D., Mucaji P, Nagy M. Stanovenie vybraných sekundárných metabolitov a extraktívnych látok vo *Philadelphus coronarius* L. // ceska a Slovenska farmacie. — 1999. — 48, №6. — P. 265–267.
11. Val'ko V., Cernochof S., Grancai D. The determination of coumarins in extracts from plants of the genus *Philadelphus* L. and their antioxidative activity // 14th Professional Workshop: "The Actual challenges in the medicinal and aromatic plants cultivation". Book of abstracts. Mendel university in Brno, 2008. — P. 119–123.
12. Val'ko V., Cernochova S., Grancai D. The determination of coumarins in extracts from plants of the genus *Philadelphus* L. // Acta Facultatis Pharmaceuticae Universitatis Comenianaе. — 2011. — LVIII, Is. 1. — P. 87–92.

АННОТАЦІЯ

Ліханов А.Ф., Ковалевський С.Б., Костенко С.Н. Анатомо-морфологічні особливості строєння однолітніх побегов культурових роду *Philadelphus* L. в умовах Києва // Біоресурси і природопользування. — 2014. — 6, № 1–2. — С. 106–114.

Вияснено, що в строєнні однолітніх побегов рослин роду *Philadelphus* L. виділяються консервативні і пластичні морфо-анатомічні ознаки, які проявляють високу поліваріантність адаптивних реакцій культурових форм до умов оточуючої середовища. Анатомічна пластичність визначається морфометричними показателями, складом і топологією тканин і відображає тенденції представників роду до появи нових структурно-функціональних ознак, які виявляють еволюційні резерви виду. По комплексі морфо-анатомічних ознак і особливостям локалізації флавоноїдів в тканинах побегов запропоновано морфо-фізіологічну структурно-функціональну модель утворення карликових форм чубушника.

SUMMARY

Likhanov A. Kovalevskiy S., Kostenko S. *Anatomico-morphological features of the structure of the annual shoots of cultivars of *Philadelphus* L. in Kiev // Biological Resources and Nature Management. — 2014. — 6, № 1–2. — P. 106–114.*

It is proved that conservative and plastic morpho-anatomical features developing high polyvariance of adaptive reactions of cultivars to the conditions of the environment in the structure of annual shoots the species of *Philadelphus* L. have been distinguished. The anatomical plasticity is determined by morphometric parameters, composition and topology of tissues and reflects the trends of the species to new structural and functional features revealing evolutionary reserves of the species. The morpho-physiological and structural and functional model of the formation of the dwarf forms of *Philadelphus* has been proposed according to the complex of morpho-anatomical characteristics and peculiarities of localization of flavonoids in tissues of shoots.