

С.О. КАЛАШНИК, М.М. ГАЙДАРЖИ

Ботанічний сад імені акад. О.В. Фоміна ННЦ «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка  
вул. Симона Петлюри, 1, м. Київ, Україна  
kalashniks@ukr.net

## АНАТОМІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА СТЕБЕЛ ОДНОРІЧНИХ ПАГОНІВ СУКУЛЕНТНИХ РОСЛИН РОДУ *EUPHORBIA* L. (*EUPHORBIACEAE*)

*Ключові слова:* анатомія, пристосування, *Euphorbia*, сукулентність, аридні території

Сукуленти — це специфічна група ксерофітів, в основі стратегії яких лежить запасання води в паренхімних тканинах для використання на потреби організму в посушливий період й обмеження її випаровування за рахунок зменшення відносної поверхні (відношення площі до об'єму) тіла (von Willert et al., 1992). Для сукулентно-стеблових рослин часто характерні такі ознаки, як вкрите лише епідермою протягом багатьох сезонів зелене фотосинтезуюче стебло, ребра на стеблах, слаборозвинена провідна система, повна чи часткова редукція листків або трансформація їх у колючки чи волоски (Mauseth, 2004). У деяких рослин також відзначено два типи пагонів, що виконують різні функції: соковите фотосинтезуюче стебло з лускоподібними листками та ареоли з колючками у *Cactaceae* (Rowley, 2003) або зелене соковите стебло та фотосинтезуючі слабосукулентні листкоподібні стебла в деяких молочаїв (Калашник, 2009).

Космополітний рід *Euphorbia* L. охоплює 1836 видів рослин (Govaerts et al., 2000), близько половини з яких є сукулентами, найпоширенішими в Південній, Південно-Східній Африці та на о. Мадагаскар (Гайдаржи та ін., 2007). Трапляються вони також майже по всій території Африки, на Канарських о-вах, о. Сокотра, Аравійському півострові, в Індії, Середземномор'ї та в Центральній Америці (Carter, 2004). Незважаючи на таке широке розповсюдження та неодноразове незалежне виникнення сукулентності серед представників цього роду (Steinmann, Porter, 2002; Steinmann, 2007), сукулентні види молочаїв мають низку спільних ознак, які є результатом пристосування до подібних умов зростання (Калашник, 2008). Майже всі представники цієї групи запасують воду у первинній корі та серцевині стебел вегетативних пагонів, які здебільшого залишаються зеленими протягом багатьох років (Нужина та ін., 2008). Нечисленні відомості

про анатомічну будову стебла (Kumar et al., 1985; Mauseth, 2004; Jafari, 2009; Steinmann, 2000 тощо) та структуру епідерми листків (Kakkar et al., 1974) сукулентних молочаїв наведені в небагатьох джерелах. У попередніх публікаціях ми вивчили епідерму сукулентних стебел 23 видів роду (Калашник, 2009; 2011a; Калашник та ін., 2009), особливості підпродихових камер (Калашник, 2010) і зв'язок між відносною площею ( $S/V$ ), ступенем сукулентності та вмістом води в стеблах (Калашник, 2011b). Однак особливості пристосувань молочаїв до умов зростання на тканинному рівні залишаються недослідженими. Тому метою нашої роботи стало вивчення анатомічної будови стебла однорічних пагонів рослин цієї групи.

### Об'єкти та методи дослідження

Матеріал для дослідження зібраний у Ботанічному саду імені акад. О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Однорічні стебла 23 видів (таблиця) фіксували та зберігали у 70 % етиловому спирті. Поперечні зрізи стебел виготовляли лезом небезпечної бритви від руки, концентрували  $J_2-KJ$ , проводили реакцію на здерев'яніння з флороглюцином та концентрованою  $HCl$  і поміщали в гліцерин. Тимчасові препарати зрізів вивчали за допомогою світлового мікроскопа XSP-146TP. Вимірювання здійснювали окуляр-мікрометром  $K-7^x$ , відкаліброваним за допомогою об'єкт-мікрометра ОМП N652203 (0,01мм, ГОСТ 7513-55). Мікрофотографії забезпечувала цифрова фотокамера Canon PowerShot A630.

Переважаання корової чи серцевинної паренхіми у стеблових сукулентів зазвичай визначають за відношенням товщини корової паренхіми до радіуса серцевини (Mauseth, 2004). Коли відношення більше 0,4, домінує корова паренхіма, і навпаки. Однак ця методика доцільна лише для циліндричних стебел. У стеблах, що мають ребра чи подарії, така залежність не спрацьовує, оскільки товщина корової

паренхіми і радіус серцевини в ребрі та між ребрами коливаються у значних межах. Щоб з'ясувати, в якій частині стебла локалізуються більшість водонесної паренхіми, ми порівнювали площі проєкцій тканин на поперечному перерізі стебла. Для визначення співвідношення тканин поперечні зрізи стебел знімали фотокамерою Fujifilm Finepix S4000 із застосуванням режиму макрозйомки. З роздрукованих фотографій вирізали частини, що відповідають коровій паренхімі, серцевинній паренхімі та

тканинам провідної системи. За стандартної щільності паперу співвідношення ваги вирізаних частин відповідає співвідношенню тканин у дослідному стеблі (Роскин, 1951).

### Результати дослідження та їх обговорення

Для однорічних пагонів досліджених рослин характерні такі форми стебла: циліндрична (*E. bubalina* Boiss., *E. dendroides* L., *E. lamarckii* Sweet, *E. tirucalli* L., *E. milii* Des Moul.), сплюснuto-еліптична

### Анатомічні особливості пагонів

| Види                                       | Перидерма | Палісадна паренхіма, кількість шарів кл. | Тип розвитку ксилеми* | Коленхіма, кількість шарів кл. | Склеренхіма                 |   |
|--|-----------|--|-----------------------|--------------------------------|-----------------------------|---|
|  |           |  |                       |                                | Ковпачки, кількість волокон | Поодинокі волокна, кількість на мм <sup>2</sup> |
| <i>E. abyssinica</i> J.F.Gmel.             | —         | 13                                       | I                     | —                              | —                           | —   |
| <i>E. grandicornis</i> K.I.Goebel          | —         | 3—4                                      | I                     | —                              | —                           | —   |
| <i>E. ingens</i> E.Mey.                    | —         | 5—6                                      | I                     | —                              | —                           | —   |
| <i>E. caeruleascens</i> Haw.               | —         | 11—12                                    | I                     | —                              | —                           | —   |
| <i>E. trigona</i> Mill.                    | —         | 2  | I                     | —                              | —                           | —   |
| <i>E. mammillaris</i> L.                   | —         | 6—7                                      | I                     | —                              | —                           | —   |
| <i>E. meloformis</i> Aiton                 | —         | 5—6                                      | I                     | —                              | —                           | —   |
| <i>E. obesa</i> Hook.f.                    | —         | 9—10                                     | I                     | —                              | —                           | —   |
| <i>E. pseudocactus</i> A.Berger            | —         | 4—5                                      | I                     | —                              | 3,7±1,9                     | —   |
| <i>E. franckiana</i> A. Berger             | —         | —  | I                     | —                              | —                           | —   |
| <i>E. monteiri</i> Hook.f.                 | —         | —  | I                     | —                              | —                           | —   |
| <i>E. grandidens</i> Haw.                  | +         | —  | I                     | 3—5                            | —                           | —   |
| Пагони 1 типу                              | —         | —  | I                     | —                              | —                           | —   |
| Пагони 2 типу                              | —         | —  | I                     | —                              | —                           | —   |
| <i>E. milii</i> Des Moul.                  | +         | —  | II                    | 5—7                            | —                           | —   |
| <i>E. nerifolia</i> L.                     | —         | 7—8                                      | II                    | —                              | —                           | —   |
| <i>E. leuconeura</i> Boiss.                | —         | —  | II                    | —                              | —                           | —   |
| <i>E. alaicornis</i> Baker                 | —         | —  | III                   | —                              | 25,8 ± 3,7                  | —   |
| Пагони 1 типу                              | —         | —  | III                   | —                              | 15,2 ± 2,4                  | —   |
| Пагони 2 типу                              | —         | —  | III                   | —                              | 10,5 ± 4,5                  | —   |
| <i>E. bubalina</i> Boiss.                  | —         | —  | III                   | —                              | 11,9 ± 2,0                  | —   |
| <i>E. pteroneura</i> A. Berger             | —         | —  | III                   | —                              | 14,7 ± 6,0                  | —   |
| <i>E. dendroides</i> L.                    | —         | —  | III                   | —                              | 38,0 ± 2,6                  | 45,0 ± 7,1                                      |
| <i>E. tirucalli</i> L.                     | —         | 18—20                                    | III                   | —                              | 16,6 ± 3,1                  | 89,4 ± 30,0                                     |
| <i>E. stenoclada</i> Baill.                | —         | —  | III                   | —                              | —                           | —   |
| <i>E. greenwayi</i> P.R.O.Bally & S.Carter | —         | —  | III                   | —                              | —                           | —   |
| <i>E. lamarckii</i> Sweet                  | —         | 4—5                                      | III                   | —                              | 27,6 ± 5,7                  | —   |

Примітка: \* — I тип — вторинна ксилема представлена незначною кількістю радіально розміщених трахеальних елементів навпроти первинної деревини; II тип — з'являються вторинні пучки, між якими розташовані широкі серцевинні промені; III тип — суцільне ксилемне кільце без широких паренхімних променів.

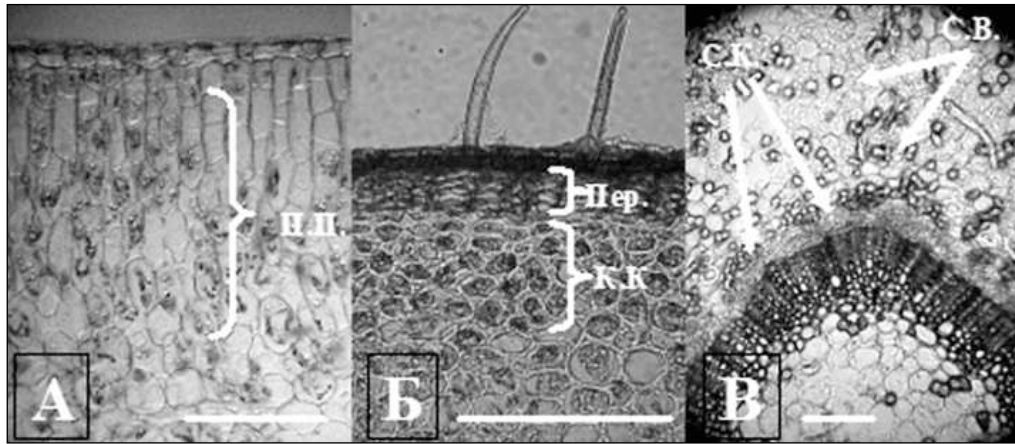


Рис. 1. Особливості будови пагонів: А — *Euphorbia ingens*; Б — *E. milii*; В — *E. stenoclada*. С.В. — поодинокі склеренхімні волокна, С.К. — склеренхімні ковпачки, П.П. — палисадна паренхіма, Пер. — перидерма, К.К. — кутова коленхіма. Довжина штриха — 150 мкм

Fig. 1. Peculiarities of shoots structure: А — *Euphorbia ingens*; Б — *E. milii*; В — *E. stenoclada*; С.В. — single sclerenchyma fibres, С.К. — sclerenchyma caps, П.П. — palisade parenchyma, Пер. — periderm, К.К. — angular collenchyma. Length of scale—line — 150 mkm

(*E. stenoclada* Baill.), сплюснuto-лінзоподібна (пагони другого типу *E. alcornis* Baker), кутаста (тригранна (*E. franckiana* A. Berger, пагони другого типу *E. grandidens* Haw.), п'ятигранна (*E. neriifolia* L., *E. pteroneura* A. Berger), ввігнута (тригранна (*E. trigona* Mill., *E. grandicornis* K.I. Goebel), чотиригранна (*E. greenwayi* P.R.O. Bally & S. Carter), п'ятигранна (*E. caerulescens* Haw., *E. pseudocactus* A. Berger, *E. abyssinica* J.F. Gmel., *E. ingens* E. Mey., *E. leuconeura* Boiss.), ребриста (*E. monteiri* Hook.f., *E. mamillaris* L., *E. meloformis* Aiton, пагони першого типу *E. alcornis* і *E. grandidens*) та куляста (*E. obesa* Hook.f.).

Анатомічна будова характеризується такими особливостями. Покривна анатомо-топографічна зона в стеблах більшості видів представлена одношаровою епідермою, для *E. abyssinica* характерна двошарова епідерма. У *E. obesa*, *E. meloformis*, *E. pteroneura* та *E. lamarckii* під епідермою розташована одношарова гіподерма. В стеблах *E. milii* та пагонів першого типу *E. grandidens* протягом першого року життя розвивається перидерма: фелоген відкладає зовнішні 3—7 шарів коркових клітин, при цьому епідерма ще не зруйнована і виконує свої функції.

Первинна кора в стеблах потужна. Межі між екзо-, мезо- та ендодермою виражені не чітко. Екзодерма первинної кори всіх досліджених видів представлена хлоренхімою, яка в *E. tirucalli*, *E. abyssinica*, *E. caerulescens*, *E. obesa*, *E. neriifolia*, *E. mamillaris*, *E. ingens*, *E. meloformis*, *E. pseudocactus*, *E. lamarckii*, *E. grandicornis* та *E. trigona* частково чи повністю е-

стовпчастою паренхімою (рис. 1, А), а в *E. milii* та стеблах пагонів першого типу *E. grandidens* — кутовою коленхімою (таблиця; рис. 1, Б). Мезодерма складається з великих тонкостінних водоносних клітин. Ендодерма представлена крохмаленосною піхвою з великою кількістю товстостінних молочників. У стеблах *E. pseudocactus*, *E. bubalina*, *E. pteroneura*, *E. dendroides*, *E. stenoclada*, *E. lamarckii*, *E. tirucalli* та *E. alcornis* в ендодермі локалізуються склеренхімні волокна різного ступеня здерев'яніння, зібрані в групи (склеренхімні ковпачки) навпроти первинних провідних пучків, а в *E. stenoclada* та *E. tirucalli* поодинокі волокна знаходимо і в товщі екзо- та мезодерми (рис. 1, В).

Центральний циліндр представлений перициклом, провідними тканинами та серцевиною. Колатеральні відкриті пучки розміщені одним колом. Міжпучковий камбій відкладає всередину вторинну деревину, що на поперечному перерізі стебла одних видів (*E. abyssinica*, *E. grandicornis*, *E. ingens*, *E. caerulescens*, *E. trigona*, *E. mamillaris*, *E. meloformis*, *E. obesa*, *E. pseudocactus*, *E. franckiana*, *E. monteiri* та *E. grandidens*) представлена лише незначною кількістю радіально розмішених трахеальних елементів навпроти первинної деревини (рис. 2, А, Б), в інших (*E. milii*, *E. neriifolia*, *E. leuconeura*) — з'являються вторинні пучки, між якими розташовані широкі серцевинні промені (рис. 2, В, Г), а в третіх (*E. alcornis*, *E. bubalina*, *E. pteroneura*, *E. dendroides*, *E. tirucalli*, *E. stenoclada*, *E. greenwayi* та *E. lamarckii*) —

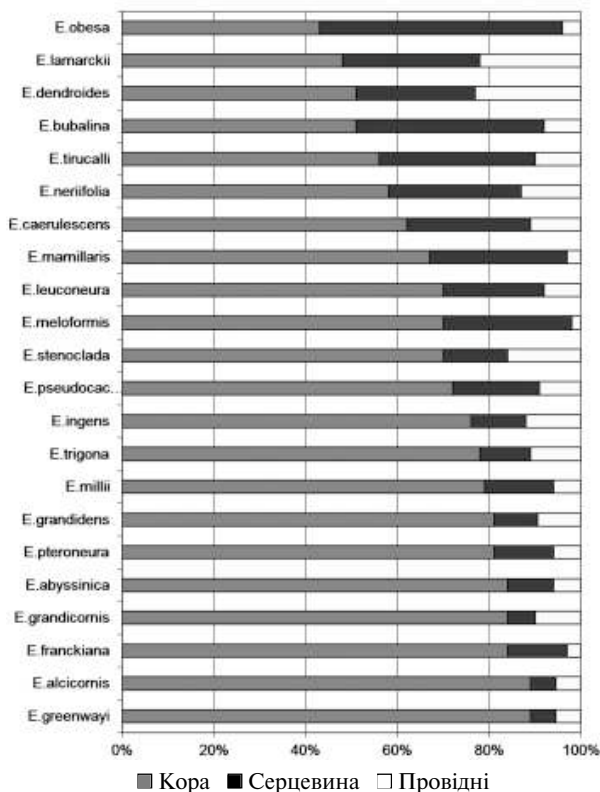


Рис. 2. Розвиток провідних пучків у стеблах: А — *Euphorbia pseudocactus*; Б — *E. monteiri*; В — *E. neriifolia*; Г — *E. leuconeura*; Д — *E. lamarckii*, Е — *E. pteroneura*. П.К. — первинна ксилема; В.К. — вторинна ксилема; С.К.К. — суцільне ксилемне кільце; Ш.С.П. — широкі серцевинні промені; С.К. — склеренхімні ковпачки. Довжина штриха — 150 мкм

Fig. 2. Development of vascular bundles: А — *Euphorbia pseudocactus*; Б — *E. monteiri*; В — *E. neriifolia*, Г — *E. leuconeura*; Д — *E. lamarckii*; Е — *E. pteroneura*; П.К. — primary xylem; В.К.К. — continuous xylem ring; Ш.С.П. — broad medullary rays; С.К. — sclerenchyma caps. Length of scale—line — 150 mkm

утворює суцільне ксилемне кільце без широких паренхімних променів (рис. 2, Д, Е). Серцевина стебел усіх видів вивповнена водоносною паренхімою.

Вивчення закономірностей розвитку та локалізації різних тканин у стеблах сукулентних молочаїв показало, що ці рослини пристосовувалися до умов зростання по-різному. Так, в одних рослин стебла циліндричні, малого діаметра та низького ступеня сукулентності, в інших — розвинуті ребра та вищий ступінь сукулентності. У третіх рослин — при розвинутих ребрах ступінь сукулентності значно збільшився, а відносна площа скоротилася і габітус набув кулястої форми. А в четвертих — навпаки, при розвинутих ребрах ступінь сукулентності знизився, натомість збільшилася відносна площа, завдяки чому

ребра набули крилоподібної форми. Паралельно з цим змінювалася й анатомічна будова стебел. У зв'язку з переходом асиміляційної функції до тканин стебла покривною тканиною більшості досліджуваних рослин є одношарова епідерма. Як вторинні пристосування для зменшення транспірації в стеблах деяких рослин розвинулася двошарова епідерма, з'явилася гіподерма чи протягом першого року життя стебла почала відкладатися перидерма.

Оскільки рослини *E. milii* та *E. grandidens*, окрім основних скелетних стебел, мають також органи, спеціалізовані для функції фотосинтезу (стебла *E. milii* густо вкриті справжніми сезонними листками і стебло забезпечує незначну частину асиміляції, а в рослин *E. grandidens*, що мають сильноредуквані листки, основну асиміляцію виконують пагони II типу, функція яких наближена до функції листків), то появу перидерми в досить ранньому віці стебла варто розглядати як пристосування до умов засухи. Під час надто посушливого періоду ці рослини можуть втрачати значну частину основних асиміляційних органів (листки у *E. milii* та пагони II типу в *E. grandidens*) і залишатися лише зі стеблами, що вкриті перидермою і тому краще захищені від пересихання. Подібна втрата вегетативної маси перед несприятливим періодом характерна, зазвичай, для рослин помірних широт, які восени втрачають листки і взимку перебувають у стані спокою. Перидерма захищає стебла цих рослин від втрати вологи та перемерзання (Васильєв, 1988). Отже, можна вважати, що наявність перидерми в стеблах сукулентно-стеблових рослин аридних місцезростань — це спосіб уникнення надмірної втрати вологи під час засухи, а також, можливо, термоізоляція. Очевидно, що наявність перидерми в молодих стеблах та часткова втрата асиміляційних органів у несприятливий період задля зменшення площі випаровування — явища, пов'язані між собою. Трапляються вони здебільшого в рослин, які мають спеціалізовані асиміляційні органи і впродовж вегетації можуть накопичити значну кількість біомаси, що засвідчує відсутність у них водного дефіциту протягом вказаного періоду. Необхідність зменшення площі випаровування вологи в таких рослин з'являється лише в разі сильної засухи. Наявність цих пристосувань свідчить про адаптаційну стратегію, подібну до рослин помірних широт, модифіковану до зростання на аридних територіях. Завдяки частковій втраті біомаси рослини переживають несприятливі періоди, пов'язані з дефіцитом вологи. Проте водночас із втратою біомаси скорочується фотосинтезуюча



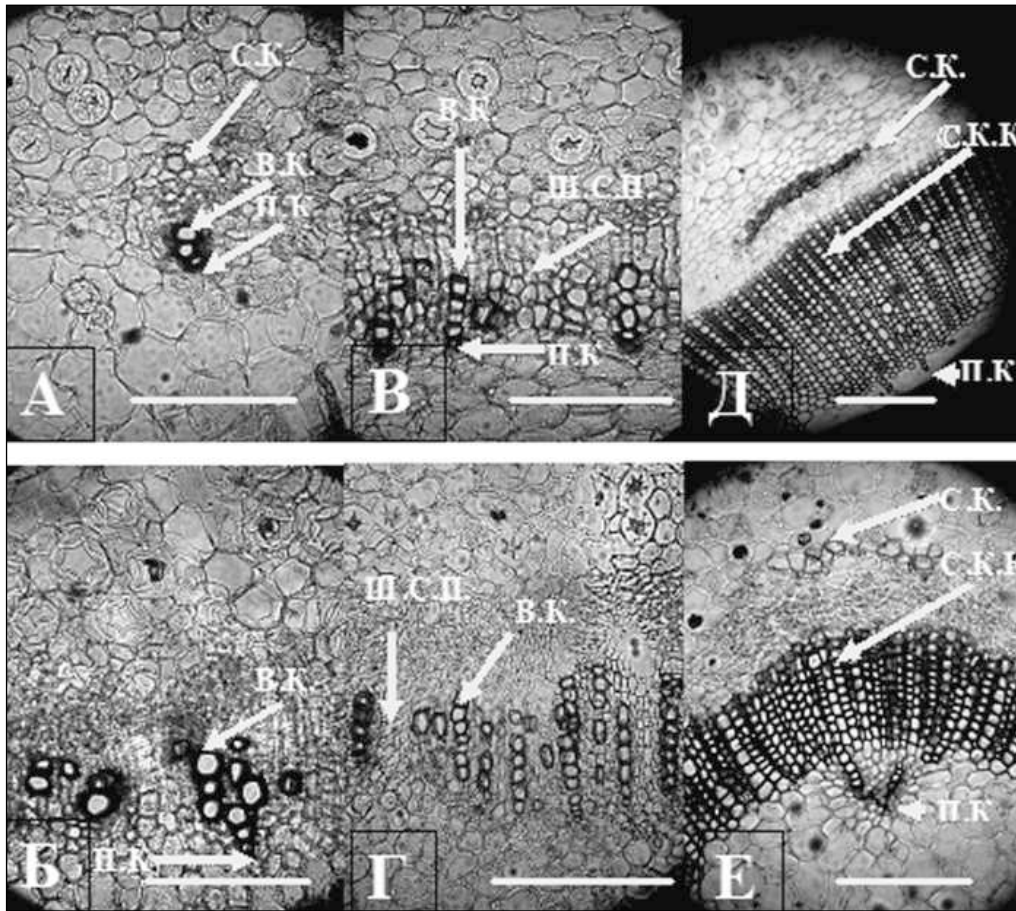


Рис. 3. Відносна площа тканин на поперечних зрізах річних пагонів сукулентних рослин роду *Euphorbia*

Fig. 3. Relative tissue area on cross sections of annual shoots of succulent plants of the genus *Euphorbia*

площа, що започатковує період спокою і не дає змоги існувати в таких умовах тривалий час.

Часткова втрата біомаси під час засухи характерна і для інших досліджуваних нами рослин (наприклад, більшість із них втрачає листки, *E. alaicornis* — листки та пагони другого типу, *E. tirucalli* — листки й однорічні стебла). Однак стратегічне значення це має лише для тих рослин, в яких листки (чи пагони другого типу) є основними асиміляційними і транспіраторними органами, а їхня втрата сигналізує про гостру необхідність зменшення випаровування з поверхні рослини, нехай навіть на шкоду асиміляційній функції. Зазвичай у цей час рослини також перебувають у стані спокою.

Відомо, що в листках кількість шарів палісадної паренхіми прямо залежить від рівня освітленості конкретного листка (Васильев, 1988). Імовірно, що в хлоренхімі стебел функціонує аналогічний механізм, тому кількість шарів клітин палісадної паренхіми не

можна розглядати як важливу ознаку, однак її наявність ми вважаємо істотним доказом високої спеціалізації стебла до реалізації асиміляційної функції. У зв'язку з виконанням пагонами функції фотосинтезу в первинній корі більшості стеблових сукулентів дуже добре розвинена хлоренхіма. Клітини корової паренхіми рослин досліджуваних нами видів містять значну кількість хлоропластів, які концентруються у периферійних шарах клітин. Їхня кількість у напрямку до серцевини поступово зменшується без чітких меж. У стеблах більше половини досліджених рослин периферійні шари хлоренхіми клітин розташовані за стовпчастим принципом (палісадна паренхіма) (рис. 1, А), що уможливило максимальній кількості хлорофілоносних клітин отримувати достатньо сонячного світла, а також збільшує площу міжклітинних контактів, забезпечуючи кращу дифузію  $\text{CO}_2$  тканиною. В інших рослин, попри велику кількість хлоро-

пластів у підепідермальних шарах клітин, хлоренхіма має будову, типову для корової паренхіми з округлими ізодіаметричними клітинами. Це свідчить про нижчий рівень спеціалізації хлоренхіми, ніж у рослин, яким властива палісадна паренхіма.

Більшість рослин, у стеблах яких є стовпчаста паренхіма, мають частково, сильно чи повністю редуковані листки, а площа поверхні стебел суттєво перевищує площу поверхні листків. Ці дані цілком узгоджуються із твердженням про перехід функції фотосинтезу від листків до стебел. Винятком є лише *E. nerifolia*. Рослини цього виду мають справжні сезонні листки, площа поверхні яких значно перевищує площу зелених стебел. Імовірно, стратегія пристосувань рослин виду передбачає можливість зростання на різних територіях із широкою варіабельністю індексу аридності (Блютген, 1973). Коли ж екстремальні умови не уможливають розвиток достатньої площі листової поверхні (через велику випаровуваність), то високоспеціалізована хлоренхіма стебла бере на себе виконання асиміляційної функції в «заощадливому» режимі.

Таким чином, наявність і кількість стовпчастої паренхіми не може свідчити про адаптацію до зростання в умовах певного ступеня аридності, однак її поява в стеблах сукулентно-стеблових рослин однозначно пов'язана з редукцією листків та необхідністю підвищення ефективності функціонування хлоренхіми стебел.

Як видно з діаграми (рис. 3), для більшості досліджуваних нами рослин характерне істотне переважання корової паренхіми над серцевинною. У більш як третини видів корова паренхіма займає понад 80 % тканин стебла, у більше половини — від 50 до 80 %, і лише в пагонах двох видів корової паренхіми менше 50 % від загальної площі поперечного перерізу стебла.

Серцевинна паренхіма здебільшого становить значно меншу частину площі перерізу, ніж корова. Стебла більше половини досліджуваних нами рослин містять її від 6 до 20 %. Практично для всіх інших рослин характерний показник від 20 до 40 % серцевинної паренхіми. І лише в рослин *Euphorbia obesa* серцевинної паренхіми більше половини від загальної площі перерізу однорічного стебла.

Таким чином, у стеблах пагонів більшості сукулентних рослин роду *Euphorbia* корова паренхіма істотно переважає над серцевинною. Винятком є лише *E. obesa* Hooker. Фрагменти однорічного приросту стебел рослин цього виду містять серцевинної паренхіми більше, ніж корової. Однак результати досліджень (Mauseth, 2004) свідчать про суттєве домінування первинної

кори над серцевинною у дорослих рослин зазначеного виду. Імовірно, з віком співвідношення цих тканин змінюється на користь первинної кори.

Із виконанням стеблами функції фотосинтезу пов'язана така особливість сукулентно-стеблових рослин, як слаборозвинені провідні пучки, що пояснюється значним зниженням потреби у транспорті води. Зазвичай судин у кожному пучку небагато, проте флоема, яка здійснює вилучення продуктів асиміляції, розвинута досить непогано (Жизнь растений, 1980). Однак ми з'ясували, що за ступенем розвитку провідних пучків у стеблах однорічних пагонів досліджувані рослини значно різняться (рис. 2).

Тип розвитку ксилеми в однорічних стеблах чітко ілюструє пристосування досліджуваних рослин до зростання у притаманних їм умовах. Так, незначна кількість радіально розміщених трахеальних елементів навпроти первинної деревини характерна для рослин, які зростають на сильно аридних та середньоаридних територіях. Це зазвичай рослини з найбільшими показниками ступеня сукулентності та частково чи цілком редукованими листками (Калашник, 2011б). Вторинні провідні пучки з розташованими між ними широкими серцевинними променями з'являються в рослин, пристосованих до зростання в слабоаридних і субаридних умовах. Їм можуть бути властиві одночасно як середній чи високий ступінь сукулентності, так і добре розвинені багатосезонні справжні листки. Суцільне ксилемне кільце без широких паренхімних променів свідчить про те, що рослини потребують транспортування організмом великої кількості води, а отже, перебіг метаболічних процесів у них відносно швидкий, а дефіцит вологи (в разі його наявності) слабовідчутний. Сюди належать рослини з низьким ступенем сукулентності, що зазвичай зростають на субаридних чи гумідних територіях. Проте рослини деяких видів (*E. tirucalli*, *E. lamarckii*) трапляються також у місцях із сильноаридним кліматом. Очевидно, їм властива пристосованість до зростання в умовах з широким діапазоном індексу аридності.

Оскільки ксилема, крім провідної, виконує і механічно-опорну функцію (Васильев, 1988), можна вважати, що остання прямо залежить від кількості ксилемних елементів. Окрім ксилеми, механічно-опорну функцію забезпечують також спеціалізовані тканини: коленхіма та склеренхіма. Коленхіму ми виявили в пагонах рослин двох видів (таблиця; рис. 1, Б), склеренхіма характерна для восьми, де вона представлена склеренхімними ковпачками (інша назва — «склеренхімні шапочки» — тяжі склеренхімних воло-

кон із зовнішнього боку провідних пучків) (рис. 1, В; рис. 2, А, Д, Е), а в двох видів — ще й поодинокими волокнами, не пов'язаними з провідними пучками.

У результаті аналізу анатомічної будови стебел однорічних пагонів сукулентних видів роду *Euphorbia* ми відокремили шість груп за типом і ступенем розвитку тканин, що виконують механічно-опорну функцію.

1. Незначна кількість радіально розміщених трахеальних елементів навпроти первинної деревини, коленхіма та склеренхімні елементи відсутні (*E. abyssinica*, *E. caerulescens*, *E. franckiana*, *E. grandicornis*, *E. ingens*, *E. mamillaris*, *E. meloformis*, *E. monteiri*, *E. obesa*, *E. trigona*). Механічно-опорну функцію здебільшого виконують ребра (Vuxbaum, 1951—1955).

2. Незначна кількість радіально розміщених трахеальних елементів навпроти первинної деревини, над провідними пучками утворюються лігніфіковані склеренхімні ковпачки (*E. pseudocactus*). Ця група за своїми характеристиками дуже близька до попередньої, однак стебла *E. pseudocactus*, на відміну від представників першої групи, завдяки наявності склеренхімних ковпачків за невеликого діаметра (лише 2,5—3,5 см) можуть бути до двох метрів завдовжки і більше, що, очевидно, пов'язано з наявністю склеренхіми. Механічно-опорну функцію також виконують ребра.

3. Незначна кількість радіально розміщених трахеальних елементів навпроти первинної деревини або розвиваються вторинні провідні пучки з розташованими між ними широкими серцевинними променями. Протягом першого року життя під покривною тканиною розвивається кілька шарів кутової коленхіми, склеренхімні ж елементи відсутні (*E. milii* та *E. grandidens*).

4. Розвиваються вторинні провідні пучки з розташованими між ними широкими серцевинними променями або суцільне ксилемне кільце без широких паренхімних променів, коленхіма та склеренхімні елементи відсутні (*E. neriiifolia*, *E. greenwayi*, *E. leuconeura*). Крім ксилеми, механічно-опорну функцію виконують ребра.

5. Суцільне ксилемне кільце без широких паренхімних променів, над провідними пучками утворюються лігніфіковані склеренхімні ковпачки (*E. alcicornis*, *E. bubalina*, *E. pteroneura*, *E. dendroides*, *E. lamarckii*).

6. Суцільне ксилемне кільце без широких паренхімних променів, над провідними пучками формуються склеренхімні ковпачки, в товщі паренхіми є багато поодиноких склеренхімних волокон (*E. steuoclada* та *E. tirucalli*).

Отже, попри те, що досліджувані рослини належать до одного роду та однієї еколого-морфологічної групи, спостерігається значна різноманітність їх анатомічної будови. Зазвичай ці відмінності полягають у наявності чи відсутності певних тканин, а також в особливостях їхнього розвитку та локалізації в стеблі.

Розподіл досліджуваних рослин на групи за ступенем розвитку та наявністю тих чи інших тканин, що виконують механічну функцію, значною мірою ілюструє розмаїття їхніх пристосувань до умов зростання та узгоджується з розвитком тканин іншого призначення. Наприклад, для рослин першої і другої груп, в яких найменше розвинені механічні елементи, характерні найбільший вміст водоносної паренхіми та палісадна паренхіма (за винятком *E. franckiana* та *E. monteiri*). Також у них найкраще виражені ребра і найвищий (у середньому по групі) ступінь сукулентності (Калашник, 2011б). Ці рослини мають частково чи цілковито редуковані листки, а головними асиміляційними органами в них є стебла. Підпродихові камери в стеблах — від середніх розмірів до дуже великих (Калашник, 2010). Однак, враховуючи ступінь сукулентності стебел усередині групи, відносну площу, а також вміст води в стеблах (Калашник, 2011б), першу групу поділяємо на дві чіткі підгрупи: 1а — рослини з високим значенням відносної площі, низьким ступенем сукулентності та низьким вмістом води (*E. grandicornis* та *E. trigona*); 1б — рослини з середнім чи високим ступенем сукулентності, малою відотною площею та високим вмістом води (*E. abyssinica*, *E. caerulescens*, *E. franckiana*, *E. ingens*, *E. mamillaris*, *E. meloformis*, *E. monteiri*, *E. obesa*). Для рослин третьої групи, яким властиві коленхіма та поява перидерми протягом першого року життя, характерна часткова втрата спеціалізованих асиміляційних органів під час засухи. Для рослин четвертої групи, як і першої, відсутні спеціалізовані механічні тканини, тут функцію механічної опори виконують ребра та суцільне ксилемне кільце. П'ята і шоста групи, крім суцільного ксилемного кільця та склеренхіми в стеблах, характеризуються найнижчим ступенем сукулентності (Калашник, 2011б) та одними з найменших серед досліджених рослин підпродиховими камерами (Калашник, 2010).

## Висновки

Таким чином, у результаті досліджень сукулентно-стеблових рослин 23 видів роду *Euphorbia* виокремлено шість основних груп за наявністю чи відсутністю

різних тканин та ступенем їхнього розвитку, що демонструє різноманітність їхніх пристосувань до умов зростання. Цей розподіл може слугувати одним із головних критеріїв для визначення стратегій структурних пристосувань сукулентних рослин роду *Euphorbia*.

Автори висловлюють щире подяку д-ру біол. наук, проф., завідувачеві кафедри ботаніки Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки С.О. Волгіну за допомогу та слушні поради у процесі підготовки статті.

#### СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Блютген И. География климатов. — М.: Прогресс, 1973. — Т. 2. — 402 с.
2. Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И., Шорина Н.И. Ботаника: Морфология и анатомия растений. — М.: Просвещение, 1988. — 480 с.
3. Гайдаржи М.М., Нікітіна В.В., Калашиник С.О. Колекція сукулентних рослин родини *Euphorbiaceae* A.L. Jussieu в Ботанічному саду ім. акад. О.В.Фоміна // Вісн. Київ. нац. ун-ту ім. Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослин. різноманіття. — 2007. — 11. — С. 11—13.
4. Жизнь растений. Цветковые растения / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. — М.: Просвещение, 1980. — Т. 5, ч. 1. — 430 с.
5. Калашиник С.О., Гайдаржи М.М. Життєві форми сукулентних рослин роду *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) // Наук. зап. Тернопільського нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Серія Біологія. — 2007. — 3, № 33. — С. 38—41.
6. Калашиник С.О. Систематика, морфологія та біохімічні особливості рослин роду *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) // Інтродукція рослин. — 2008. — 4. — С. 66—71.
7. Калашиник С.О. Особливості продихового апарату видів роду *Euphorbia* L. з різними типами пагонів / Збереження біорізноманіття троп. та субтроп. рослин: Мат-ли міжнар. наук. конф. — К., 2009. — С. 115—119.
8. Калашиник С. Особливості підпродихових камер в пагонах сукулентних рослин роду *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) // Вісн. Київ. нац. ун-ту ім. Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослин. різноманіття. — 2010. — 28. — С. 52—53.
9. Калашиник С. Епідерма пагонів сукулентних рослин роду *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) // Вісн. Київ. нац. ун-ту ім. Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослин. різноманіття. — 2011а. — 29. — С. 56—58.
10. Калашиник С.О. Зв'язок між співвідношенням площі до об'єму, ступенем сукулентності та кількістю води в пагонах рослин роду *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) / Відновлення порушених природ. екосистем: Мат-ли IV міжнар. наук. конф. — Донецьк, 2011б. — С. 160—163.
11. Калашиник С., Нужи́на Н., Гайдаржи М. Особливості продихового апарату епідерми сукулентних рослин роду *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) // Вісн. Київ. нац. ун-ту ім. Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослин. різноманіття. — 2009. — 18. — С. 47—50.
12. Нужи́на Н.В., Калашиник С.О. Анатомічні особливості пагонів стеблових сукулентів роду *Euphorbia* L. / Акт. пробл. ботаніки та екології: Мат-ли міжнар. конф. молодих учених. — К., 2008. — С. 237—238.
13. Роскин Г.И. Микроскопическая техника. — М.: Сов. наука, 1951. — 446 с.
14. Buxbaum F. Morphology of cacti. Section I—III. — California: Pasadena, 1951—1955. — 223 p.
15. Carter S. *Euphorbia* // Illustrated handbook of succulent plants: Dicotyledons / Ed. by Urs Eggly. — Berlin: Springer-Verlag, 2004. — P. 102—203.
16. Govaerts R., Frodin D., Radcliffe-Smith A. World checklist and bibliography of *Euphorbiaceae* (with *Pandaceae*). — Kew: Royal Botanic Gardens, 2000. — 2. — P. 417—921.
17. Jafari A., Nasseh Y. An internal structure investigation on *Euphorbia* L. species in North-East of Iran // Asian J. Plant Sciences. — 2009. — 8(1). — P. 86—88.
18. Kakkal L., Palival G.S. Studies on the leaf anatomy of *Euphorbia*. V. Epidermis // Proc. Indian Nat. Sci. Acad. — 1974. — 40(1). — P. 55—67.
19. Kumar S., Sen D.N. Survival adaptation of three *Euphorbia* spp. in arid ecosystem // Folia Geobot. Phytotax. — 1985. — 20. — P. 57—66.
20. Mauseth J.D. The structure of photosynthetic succulent stems in plants other than cacti // Int. J. Plant Sci. — 2004. — 165(1). — P. 1—9.
21. Rowley G. What is an areole? // British Cactus & Succulent J. — 2003. — 1(1). — P. 4—11.
22. Steinmann V.W. Comparative anatomy of the New World succulent *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) // Botany-2000, Portland. Oregon Convention Center. — 2000, <http://www.ou.edu/cas/botany-micro/botany2000/section2>
23. Steinmann V.W. Biogeography and diversity of *Euphorbia* (*Euphorbiaceae*) in the new World. // <http://www.2007.botanyconference.org/engine/search/index.php?func=detail&aid=2581>
24. Steinmann V.W., Porter J.M. Phylogenetic relationships in *Euphorbiae* (*Euphorbiaceae*) based on ITS and *ndhF* sequence data // Ann. Missouri Bot. Garden. — 2002. — 89 (4). — P. 453—490.
25. von Willert D.J., Eller B.M., Werger M.J.A., Brinckmann E., Ihlenfeldt H.-D. Life strategies of succulents in deserts: with special reference to the Namib desert. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1992. — 340 p.

Рекомендує до друку  
М.М. Федорончук

Надійшла 27.01.2012 р.

С.А. Калашиник, М.Н. Гайдаржи

Ботанический сад имени акад. А.В. Фомина НУЦ  
«Институт биологии» Киевского национального  
университета имени Тараса Шевченко

#### АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТЕБЛЕЙ ГОДИЧНЫХ ПОБЕГОВ СУККУЛЕНТНЫХ РАСТЕНИЙ РОДА *EUPHORBIA* L. (*EUPHORBIACEAE*)

Изучены особенности анатомического строения однолетних стеблей суккулентно-стеблевых растений 23 видов рода *Euphorbia* L. Выяснено, что для них характерно значительное разнообразие в анатомическом строении. Выделено шесть основных групп по наличию или отсутствию различных тканей, а также степени их развития, что демонстрирует разнообразность приспособлений растений к условиям произрастания. По степени суккулентности, отношению площади к объему и содержанию воды в побегах одна из групп подразделяется на две подгруппы, что связано с изменениями климата в местах природного произрастания на протяжении эволюционного формирования растений данных видов. Такое распределение по многим характеристикам соответствует большинству морфологических, анатомических и экологических особенностей



растений, а значит, может служить одним из главных критериев для определения стратегий структурных приспособлений суккулентных растений рода *Euphorbia*.

*Ключевые слова:* анатомия, приспособления, *Euphorbia*, суккулентность, аридные территории.

*S.O. Kalashnyk, M. Gaidarzhly*

O.V. Fomin Botanical Garden, Educational and Scientific Centre «Institute of Biology», Taras Shevchenko National University of Kyiv

ANATOMICAL CHARACTERISTICS OF ONE YEAR OLD STEMS OF SUCCULENT PLANTS OF THE GENUS *EUPHORBIA* L. (*EUPHORBACEAE*)

The features of the anatomical structure of stem-succulent plants of 23 species of the genus *Euphorbia* L. are studied. It has been found

that the studied plants are characterized by considerable diversity in their anatomical structure. Based on our results, six principal groups were identified according to the presence or absence as well as the degree of development of various tissues, showing different directions of adaptations to the growth conditions. According to the degree of succulence, ratio of square to volume and water content, one of the groups is divided into two subgroups associated with climate changes in natural habitats during the evolutionary formation of these plant species. This division in many characteristics conforms with most of morphological, anatomical and ecological features of the plants and, therefore, can serve as a major criterion for determination of the strategy in structural adaptations of succulent plants of the genus *Euphorbia*.

*Key words:* anatomy, adaptations, succulence, *Euphorbia*, arid territories.

---

— НОВІ ВИДАННЯ —

---

**Ілюстрований довідник з морфології квіткових рослин. Навчально-методичний посібник. Видання друге, виправлене й доповнене** / Зиман С.М., Мосякін С.Л., Гродзинський Д.М., Булах О.В., Дремлюга Н.Г. / Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України, Інститут клітинної біології та генетичної інженерії НАН України/. — К.: Фітосоціоцентр, 2012. — 176 с. (7,5 ум.-друк. арк.). — Тираж 300 прим. — ISBN 978-966-306-164-5.

Цей довідник є другим, виправленим і доповненим виданням, створеним на основі «Ілюстрованого довідника з морфології квіткових рослин», виданого в 2004 році. Значною відмінністю сучасного видання від попереднього є алфавітне розміщення термінів українською мовою (з посиланням на їхнє тлумачення), доповнене їх гніздовим розташуванням по органах (наприклад, андроцей, гінецей, квітка, квітколоже та ін.). Натомість, як і в попередньому виданні, розроблено «Алфавітний покажчик морфологічних термінів латинською мовою». Значно поновлені й поліпшені ілюстрації, у тому числі схематичні рисунки до основних органів, причому вказана їхня оригінальність чи запозичення з літератури та Інтернету.

Книга є науково-довідниковим виданням, корисним для ботаніків широкого профілю, й одночасно навчально-методичним посібником, розрахованим на фахівців із ботаніки — від студентів та аспірантів до викладачів і співробітників наукових і природоохоронних установ.