



І.Д. ГУМЕНЮК, Л.І. МУСАТЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
Вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна
physioplants@mail.ru

**АНАТОМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ
ВЕГЕТАТИВНИХ ОРГАНІВ *PERSICARIA*
AMPHIBIA (L.) DELARBRE ЗА УМОВ
ПОМІРНОГО ВОДНОГО ДЕФІЦИТУ**

Ключові слова: водний дефіцит, листок, міжвузля, черешок, Persicaria amphibia

Зміна інтенсивності факторів середовища чи тривалості їх впливу, що виходить за рамки природних меж, до яких пристосований організм, спричинює зміну багатьох життєво важливих процесів. У зв'язку з глобальними змінами кліматичних умов та посиленням антропогенного пресу актуальним є вивчення адаптації рослин до несприятливих умов навколишнього середовища. Серед органів рослин найбільшу пластичність до дії екологічних факторів виявляють листки [11, 18, 24]. Водний дефіцит спричинює зменшення товщини листових пластинок [6, 21, 27] та розмірів клітин мезофілу, підвищення продихового індексу. Однак, за іншими даними, ксерофільні види відрізняються від мезофільних більшими розмірами клітин тієї чи іншої тканини і товщиною листової пластинки [4, 17, 20, 24, 26]. Анатомічні особливості черешка та стебла за дії водного дефіциту мало вивчені. Так, Е. Синнот вказує, що за цих умов зменшується розмір серцевини і кори, стимулюється розвиток ксилеми і склеренхіми стебла [14]. Дані [3, 6, 8, 10, 16]

© І.Д. ГУМЕНЮК, Л.І.
МУСАТЕНКО, 2006

стосовно впливу водного дефіциту на ріст та структуру листкових пластинок засвідчують, що для розуміння адаптаційних пристосувань організму необхідно дослідити морфо-анатомічні особливості вегетативних органів рослин природної флори, які характеризуються широкою екологічною амплітудою. Значний інтерес становить адаптація організму до факторів навколишнього середовища у процесі його індивідуального розвитку. Тому нашою метою було дослідження анатомо-морфологічних особливостей вегетативних органів *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre у процесі онтогенезу, який зростає як за оптимальних умов зволоження (водна форма), так і за несприятливих (наземна форма).

Матеріал та методи дослідження

Об'єктом досліджень були рослини *Persicaria amphibia* водної — var. *natans* Leys. — та наземної — var. *terrestre* Leys. — форм (*Polygonaceae*), які характеризуються широкою екологічною амплітудою, пристосовані до існування в гідрофазі, прибережній, болотній та наземній екофазах, утворюючи екобіоморфи, в яких і виявляється високий ступінь адаптації виду до коливання рівня води протягом вегетації [25]. Рослинний матеріал збирали на початку вегетації (умовно — I етап онтогенезу) та у фазу цвітіння (умовно — II етап онтогенезу) в один і той самий час доби на ставках у с. Гоголів Київської обл. під час польових експедицій у травні—серпні 2005 р. Досліджували листки третього ярусу, їхні черешки і четверте міжвузля основного пагона. Для світлової мікроскопії брали основу і середню частину та верхівку листкової пластинки. Досліджувані органи фіксували, заливали у парафін і готували анатомічні препарати за Дженсеном. Розміри клітин на препаратах визначали окуляр-мікрометром під світловим мікроскопом Carl Zeiss NU-2. Структуру поверхні листкових пластинок вивчали за допомогою скануючого електронного мікроскопа JSM-

35. Для цього листки просушували, брали вирізки серединної частини і напиляли вуглецем та золотом. Кількість порохів та їхні розміри підраховували з використанням програми UTHSCSA Image Tool.

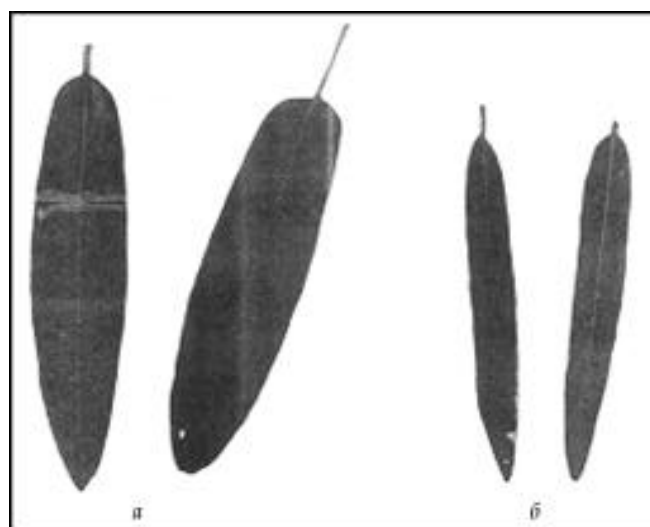


Рис.1. Зовнішній вигляд листків водної (а) і наземної (б) форм *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre

Fig. 1. Appearance of leaves of water (a) and land (б) forms of *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre

Таблиця 1. Анатомічні особливості листків *Persicaria amphibia* (L.) Delarbre

Показник	Водна форма						Суходільна форма					
	Основа листка		Середня частина листка		Верхівка листка		Основа листка		Середня частина листка		Верхівка листка	
	І етап	ІІ етап	І етап	ІІ етап	І етап	ІІ етап	І етап	ІІ етап	І етап	ІІ етап	І етап	ІІ етап
Товщина листкової пластинки, мкм	201,6 ±12,3	204,4 ±11,3	207,8 ±7,4	214,6 ±6,2	201,7 ±14,3	205,1 ±9,4	237,7 ±12,4	180,9 ±9,7	235,5 ±11,4	182,9 ±7,6	240,7 ±17,4	180,1 ±10,5
Кількість шарів палісади	3±0,2	3±0,1	3±0,1	3±0,1	3±0,1	3±0,09	2±0,1	2±0,09	2±0,08	2±0,07	2±0,1	2±0,1
Товщина палісади, мкм	101,8 ±6,3	102,7 ±4,4	104,3 ±3,3	108,6 ±4,7	102,1 ±2,5	103,1 ±3,7	104,6 ±2,9	78,1 ±2,3	107,2 ±6,2	79,8 ±3,2	109,6 ±5,4	78,9 ±1,9
Товщина губчастої тканини, мкм	70,8 ±2,5	71,5 ±3,7	75,3 ±6,5	76,4 ±4,5	70,1 ±1,9	71,1 ±3,7	89,3 ±6,5	68,0 ±4,3	92,5 ±7,6	69,3 ±3,3	91,9 ±2,3	65,6 ±3,1
Висота клітин верхньої епідерми, мкм	14,2 ±0,7	15,7 ±0,9	14,5 ±0,6	15,0 ±1,1	14,9 ±0,8	16,1 ±1,2	28,0 ±1,6	21,3 ±1,1	24,0 ±1,6	20,5 ±1,5	24,5 ±1,9	21,7 ±1,7
Ширина клітин верхньої епідерми, мкм	21,1 ±1,6	22,4 ±1,1	21,8 ±1,6	23 ±1,8	22,3 ±1,7	23,4 ±2,0	31,7 ±2,6	33,4 ±2,4	30,2 ±1,7	32,1 ±1,1	31,0 ±2,4	32,9 ±2,1
Висота клітин нижньої епідерми, мкм	14,8 ±0,5	14,5 ±0,9	13,7 ±1,1	14,6 ±0,9	14,6 ±1,1	14,8 ±1,2	15,8 ±1,3	13,5 ±0,8	11,8 ±0,6	13,3 ±0,9	14,7 ±1,1	13,9 ±0,4
Ширина клітин нижньої епідерми, мкм	1,8 ±0,8	25,8 ±1,3	21,9 ±1,4	29,8 ±2,3	19,6 ±1,4	28,8 ±2,3	24,6 ±1,7	24,6 ±1,9	25,3 ±1,1	23,1 ±1,7	21,0 ±1,3	21,4 ±0,9
Висота клітин палісади, мкм	44,1 ±3,1	50,1 ±2,1	44,3 ±1,9	53,3 ±3,7	44,8 ±2,6	54,6 ±3,9	60,2 ±5,3	52,5 ±1,5	63,1 ±4,3	54,7 ±4,1	59,7 ±3,9	55,9 ±2,9
Ширина клітин палісади, мкм	13,3 ±0,4	11,6 ±0,2	13,5 ±0,7	13 ±0,3	12,8 ±0,6	11,4 ±0,4	14,7 ±1,1	11,1 ±0,6	13,6 ±0,2	10,4 ±0,4	15,0 ±0,7	10,4 ±0,4
Діаметр губчастих клітин, мкм	20 ±1,3	20,9 ±1,6	21,9 ±1,1	22,1 ±1,6	20,6 ±1,2	21,5 ±1,7	23,6 ±1,9	18,8 ±0,9	24,7 ±2,1	17,1 ±1,3	24,1 ±1,8	17,1 ±0,7
Діаметр міжклітинників, мкм	40,4 ±2,5	46,7 ±1,8	42,9 ±3,1	47,8 ±1,1	39,8 ±1,9	47,3 ±3,6	55,6 ±3,9	53,4 ±1,1	48,2 ±2,4	50 ±2,2	58,3 ±1,6	43,2 ±1,6

Показник	Водна форма						Суходільна форма					
	Основа листка		Середня частина листка		Верхівка листка		Основа листка		Середня частина листка		Верхівка листка	
	І етап	ІІ етап	І етап	ІІ етап	І етап	ІІ етап	І етап	ІІ етап	І етап	ІІ етап	І етап	ІІ етап
	23,7 ±1,5	20,6 ±1,1	21,9 ±0,9	21,8 ±0,6	22,4 ±1,4	21,9 ±0,6	22,7 ±1,2	20,8 ±1,6	18,7 ±0,7	17,9 ±0,1	21,1 ±1,4	18,6 ±1,2
Діаметр клітин обкладки, мкм	51,2 ±3,6	49,2 ±2,9	49,2 ±3,1	48,8 ±2,7	50 ±2,5	49,5 ±2,6	34,5 ±1,5	30,8 ±1,1	37,7 ±2,1	29,6 ±1,1	35,1 ±1,9	28,8 ±1,7
Кількість клітин верхньої епідерми, 1 мм попер. зрізу	50,5 ±3,7	44,4 ±2,9	46,8 ±2,6	40,8 ±1,9	53,5 ±3,1	42 ±3,1	47 ±2,3	46 ±1,9	44,3 ±1,1	48,8 ±3,5	51,1 ±3,7	49,4 ±2,7
Кількість клітин нижньої епідерми, 1 мм попер. зрізу	167,7 ±7,9	171,2 ±11,3	170,4 ±9,9	173,2 ±13,1	165,5 ±9,9	168 ±7,8	130 ±8,4	127 ±9,3	137,6 ±6,7	131,3 ±5,9	138,4 ±9,6	143,3 ±10,2
Кількість губчастих клітин, 1 мм попер. зрізу	114,5 ±7,1	120,3 ±5,3	112 ±4,9	124,4 ±7,3	110,3 ±6,3	121,3 ±8,1	111 ±6,3	151,5 ±9,8	107 ±7,5	154 ±10,2	108 ±4,4	152 ±7,1
Кількість повітряних ходів, 1 мм попер. зрізу	3±0,1	3±0,1	2±0,09	2±0,08	3±0,09	2±0,1	3±0,1	3±0,07	5±0,1	4±0,2	5±0,2	3±0,1
Кількість провідних пучків, 1 мм попер. зрізу	4±0,2	4±0,1	4±0,2	5±0,3	4±0,2	5±0,1	5±0,1	6±0,3	5±0,2	6±0,2	5±0,1	6±0,2

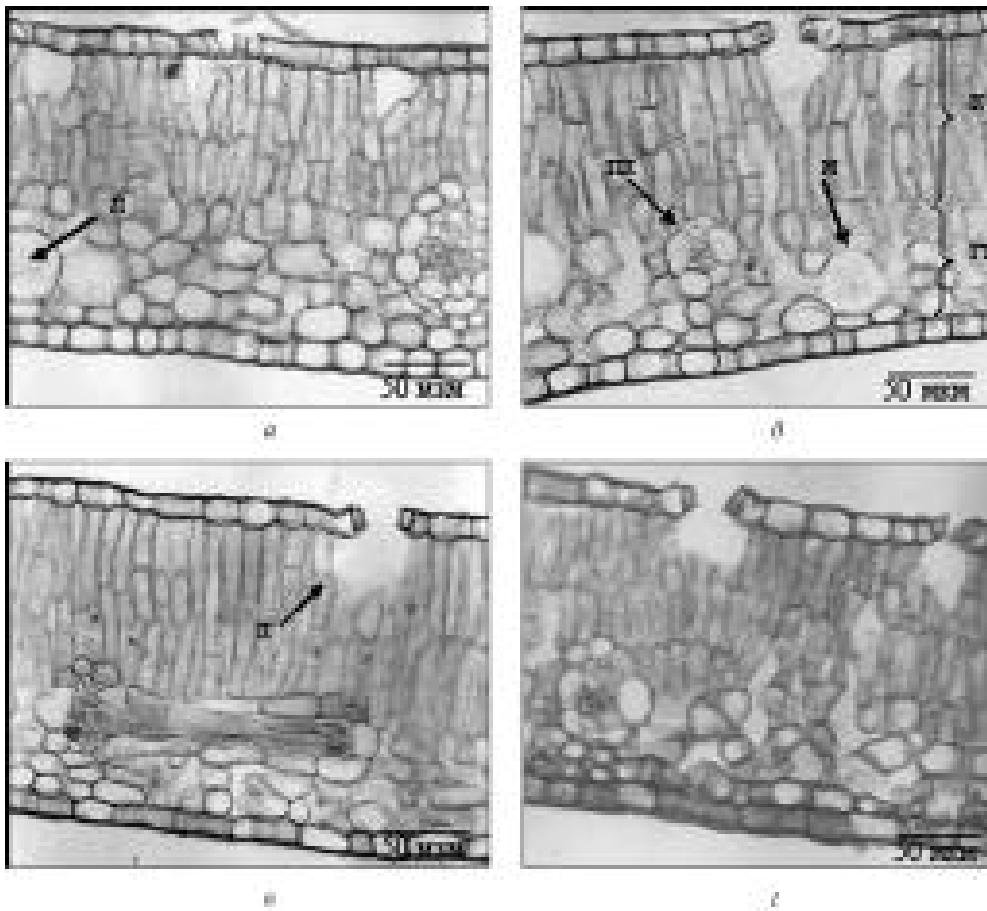


Рис. 2. Поперечні зрізи основи (б, г) і середньої частини (а, в) листових пластинок водної форми *P. amphibia* на I (а, б) та II (в, г) етапах онтогенезу: д — друзи оксалату кальцію, пт — палисадна тканина, гт — губчаста тканина, пп — провідний пучок, п — продих, м — міжклітинник

Fig. 2. Transverse section of the basis (б, г) and average part (а, в) of leaves of the water form *P. amphibia* on I (а, б) and II (в, г) a stage ontogenesis: д — drusen of calcium oxalate, пт — palisade tissue, гт — fungous tissue, пп — conductive beams, п — stoma, м — blind pit

Площу листків визначали ваговим методом, рівень водного дефіциту — методом насичення за Штокером—Литвином. Для досліджень брали 5 листків з 5 різних рослин, виміри проводили у 60-кратній повторності.

Результати досліджень та їх обговорення

Листки водної форми *Persicaria amphibia* — плаваючі овальноланцетоподібні із заокругленою основою і гострою чи тупою верхівкою (рис. 1, а). Площа листової пластинки на I етапі онтогенезу становила 17,5 см², на II — 18,5 см². Мезофіл дорзовентрального типу: складався з одношарового верхнього і нижнього епідермісу, 2—3 шарів палисадної і 4—5 — губчастої паренхіми. Клітини адаксіального й абаксіального епідермісу овальновидовжені

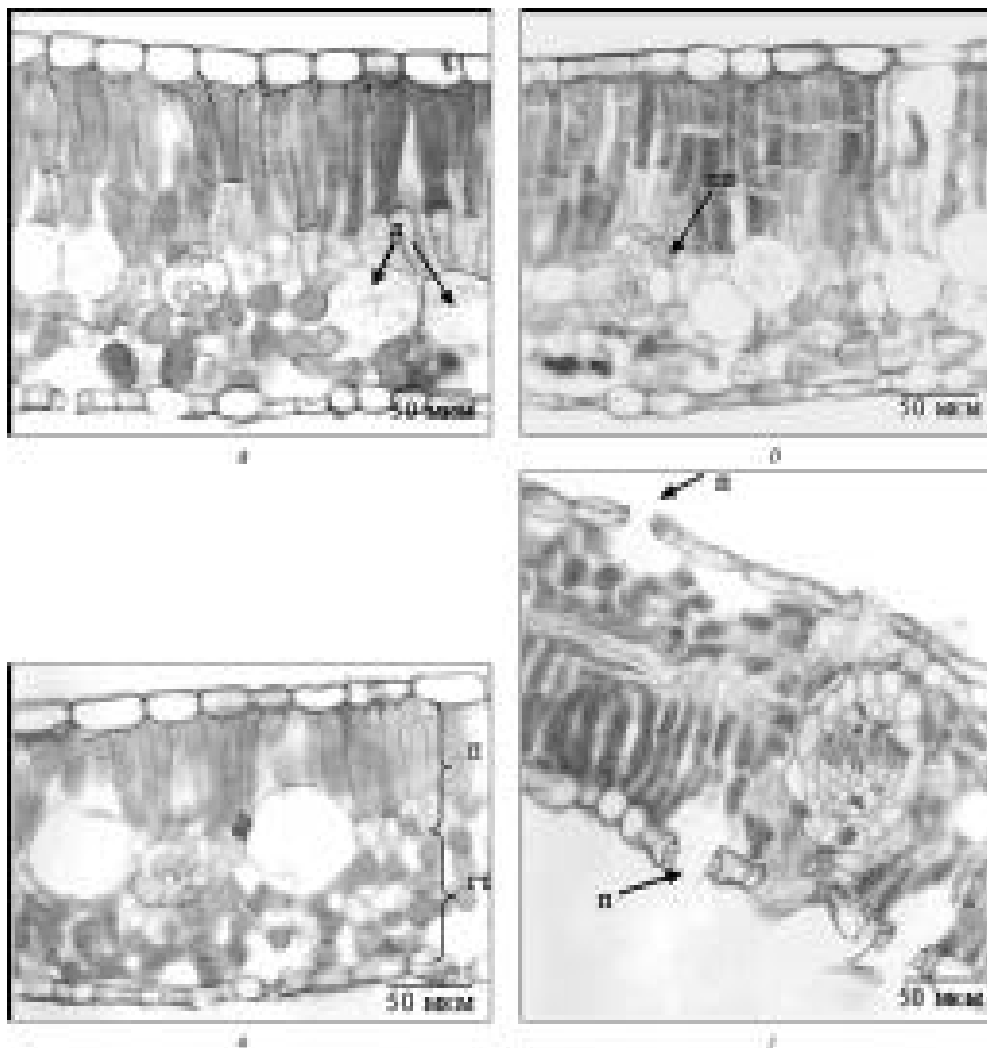


Рис. 3. Поперечні зрізи основи (а, в) і верхівки (б, г) листових пластинок суходільної форми *P. amphibia* на I (а, б) та II (в, г) етапах онтогенезу: д — друзи оксалату кальцію, пт — палисадна тканина, гт — губчаста тканина, пп — провідний пучок, п — продих
 Fig. 3. Transverse section of the basis (a, в) and apex (б, г) of leaves of the land form *P. amphibia* on I (a, б) and II (в, г) a stage ontogenesis: д — drusen of calciums oxalate, пт — palisade tissue, гт — fungous tissue, пп — conductive beams, п — stoma

ної форми, практично не відрізняються за розмірами (табл. 1), займають у середньому по 7 % від товщини листка. Клітини палисади циліндричні, щільно прилягають одна до одної. Палисадна паренхіма становила близько 50 % від усієї товщини листка як на I, так і на II етапах онтогенезу. Клітини губчастої паренхіми переважно овальні, однакових розмірів незалежно від їх розташування, становлять у середньому 35 % від товщини листової пластинки.

Клітини обкладки провідних пучків однакових розмірів та форми з клітинами губчастої паренхіми. Зразки, взяті з різних частин листка, суттєво не відрізнялися за анатомічною структурою, тому ми не розглядатимемо їх окремо (рис. 2).

Листки суходільної форми *P. amphibia* повітряні, видовженоланцетоподібні (рис. 1, б). На I етапі онтогенезу площа листової пластинки становила 9,1 см², на II — 17,8 см². Структура мезофілу була такою самою, як у листків водних форм, відрізнялися лише розміри тих чи інших клітин чи тканин. Так, клітини верхнього епідермісу були більшими порівняно з клітинами нижньої епідерми. Адаксіальна епідерма становила в середньому 11 % від товщини листка незалежно від етапу індивідуального розвитку, тоді як абаксіальна — близько 6 %; палісадна і губчаста паренхіми — відповідно, 45 і 37 % (рис. 3).

Показано, що дефіцит водного насичення листків у суходільних форм був більшим, ніж у водних. Так, у рослин водної форми дефіцит водного насичення на I та II етапах онтогенезу становив у середньому 8 і 6 %, відповідно, тоді як у суходільної — 18 та 15 %. Порівнюючи анатомічну структуру листків різних форм *P. amphibia*, ми зауважили, що на початку вегетації листові пластинки суходільних форм є товстішими порівняно з водними внаслідок зростання товщини губчастої тканини та верхньої епідерми, що пов'язано зі збільшенням розмірів їхніх клітин. Як відомо, потовщення епідермісу вказує на стійкість до водного дефіциту [23]. Великі розміри клітин за водного дефіциту пояснюються їх водозапасаючою функцією [2]. Товщина ж палісадної паренхіми у відсотковому відношенні зменшується — у суходільних форм вона складається в основному з двох шарів, тоді як у водних — здебільшого з трьох, хоча клітини у суходільних рослин при цьому є вищими, ніж у водних. Видовження клітин стовпчастої тканини зменшує контакт зі світлом високої інтенсивності для захисту фотосинтетичного апарату від фоторуйнування [1]. У період цвітіння товщина листових пластинок суходільних форм зменшується порівняно з I етапом та водними формами. У відсотковому відношенні перерозподіл палісадної та губчастої тканин на цьому етапі практично такий самий, як на I, дещо збільшується частка верхньої і нижньої епідерми. Про зменшення товщини листової пластинки за

Таблиця 2. Структура поверхні епідермісу *P. amphibia*

Показник	Водна форма (контроль)		Суходільна форма (дослід)			
	Адаксіальна поверхня		Адаксіальна поверхня		Абаксіальна поверхня	
	I етап	II етап	I етап	II етап	I етап	II етап
Довжина продиху, мкм	21,19±1,2	22,21±1,4	22,07±0,6	21,7±0,7	19,33±1,1	19,03±0,5
Площа продиху, мкм ²	213,97±8,3	236,13±6,5	174,02±5,4	189,94±4,3	180,49±5,5	166,39±3,7
Кількість продихів на 1 мм ²	220,46±7,2	230,11±7,4	93,03±3,7	56,50±1,5	85,21±4,9	305,24±7,8

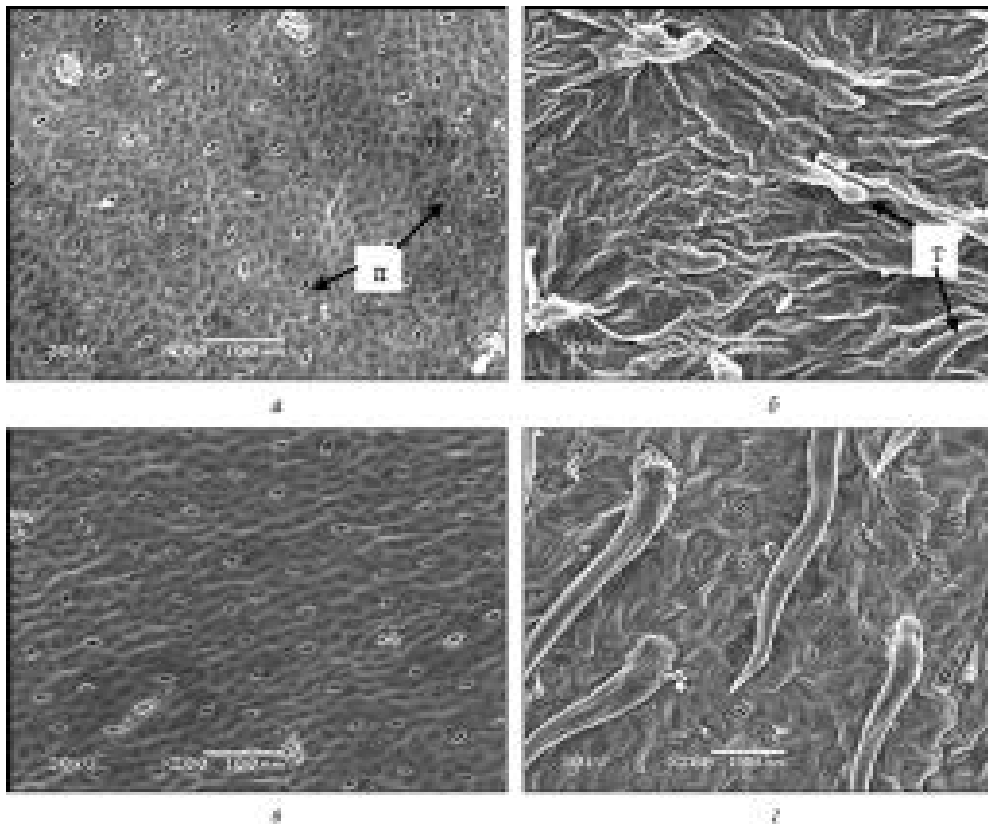


Рис. 4. Адаксіальна поверхня листків водних (а, в) та суходільних (б, г) рослин *P. amphibia* на I (а, б) та II (в, г) етапах онтогенезу: п — продиhi, т — трихоми

Fig. 4. Upper surface of leaves of water (a, в) and land (б, г) forms *P. amphibia* on I (а, б) and II (в, г) a stage ontogenesis: п — stoma, т — trichoms

умов водного дефіциту неодноразово йшлося у літературі і це вважається однією з ознак ксероморфності [2, 5, 6, 15, 16].

Великі розміри клітин верхньої епідерми у суходільних рослин є причиною їх меншої кількості на 1 мм поперечного зрізу на обох етапах онтогенезу порівняно з водними, що, мабуть, вказує на порушення процесів поділу клітин за умов водного дефіциту. Гран'єр і Тард'є показали, що в листках *Helianthus annuus* L. водний дефіцит інгібував розтяг клітин на 36 %, а поділ — на 39 % [22]. У ході індивідуального розвитку зменшується кількість клітин адаксіальної епідерми у var. *terrestre*. Взагалі відомо, що найшвидше у листках з дорсовентральною симетрією поділ закінчується у верхній епідермі, порушення ж процесів поділу клітин за умов водного дефіциту є причиною їх меншої кількості [15]. Кількість клітин нижньої епідерми у суходільних форм порівняно з водними на I етапі онтогенезу дещо зменшується, тоді як на II етапі цей показник зростає. Кількість клітин палисадної паренхіми у суходільних форм знижується на одиницю виміру

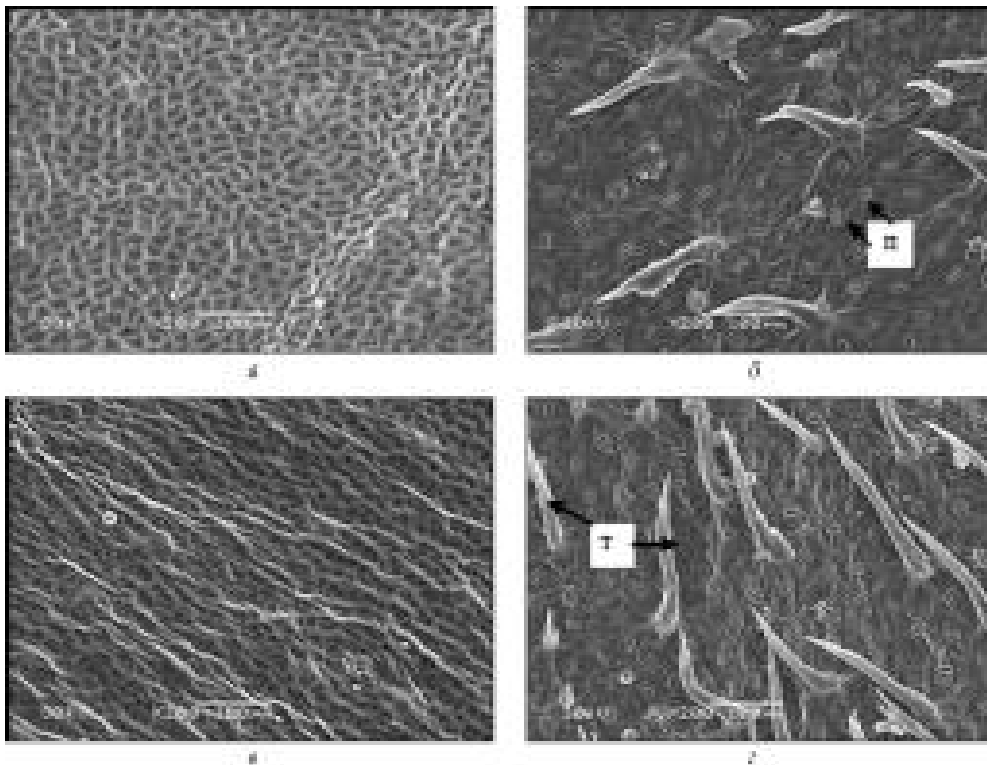


Рис. 5. Абаксіальна поверхня листків водних (а, в) та суходільних (б, г) рослин *P. amphibia* на I (а, б) та II (в, г) етапах онтогенезу: п — продиhi, т — трихоми
 Fig. 5. Lower surface of leaves of water (a, в) and land (б, г) forms *P. amphibia* on I (a, б) and II (в, г) a stage ontogenesis: п — stoma, т — trichoms

на обох етапах індивідуального розвитку. Це можна пояснити тим, що у суходільних форм у середньому два шари палісади, тоді як у водних — три. Крім того, клітини стовпчастої паренхіми у даної форми є більшого розміру порівняно з водною. Кількість губчастих клітин на 1 мм поперечного зрізу у суходільних рослин на I етапі онтогенезу така сама, як у водних, а на II етапі їхня кількість зростає порівняно з I етапом та водною формою. Це засвідчує, що тканина за водного дефіциту стала щільнішою. Крім того, у суходільних форм збільшується кількість провідних пучків та міжклітинників на одиницю поперечного зрізу. Підвищення кількості провідних пучків є ознакою ксероморфності. За літературними даними, за умов водного дефіциту кількість міжклітинників зменшується [16], хоча водночас зростає обсяг водоносної та запасуючої тканин. Дослідження показали, що міжклітинники в обох форм *P. amphibia* накопичують кристали оксалату кальцію, причому візуально їх було більше у рослин суходільної форми. Утворення кристалів є одним з багатьох шляхів накопичення кальцію у рослинних тканинах. Відомо, що кальцій — це один із вторинних посередників проведення сигналів, що надходять із зовнішнього чи внутрішнього

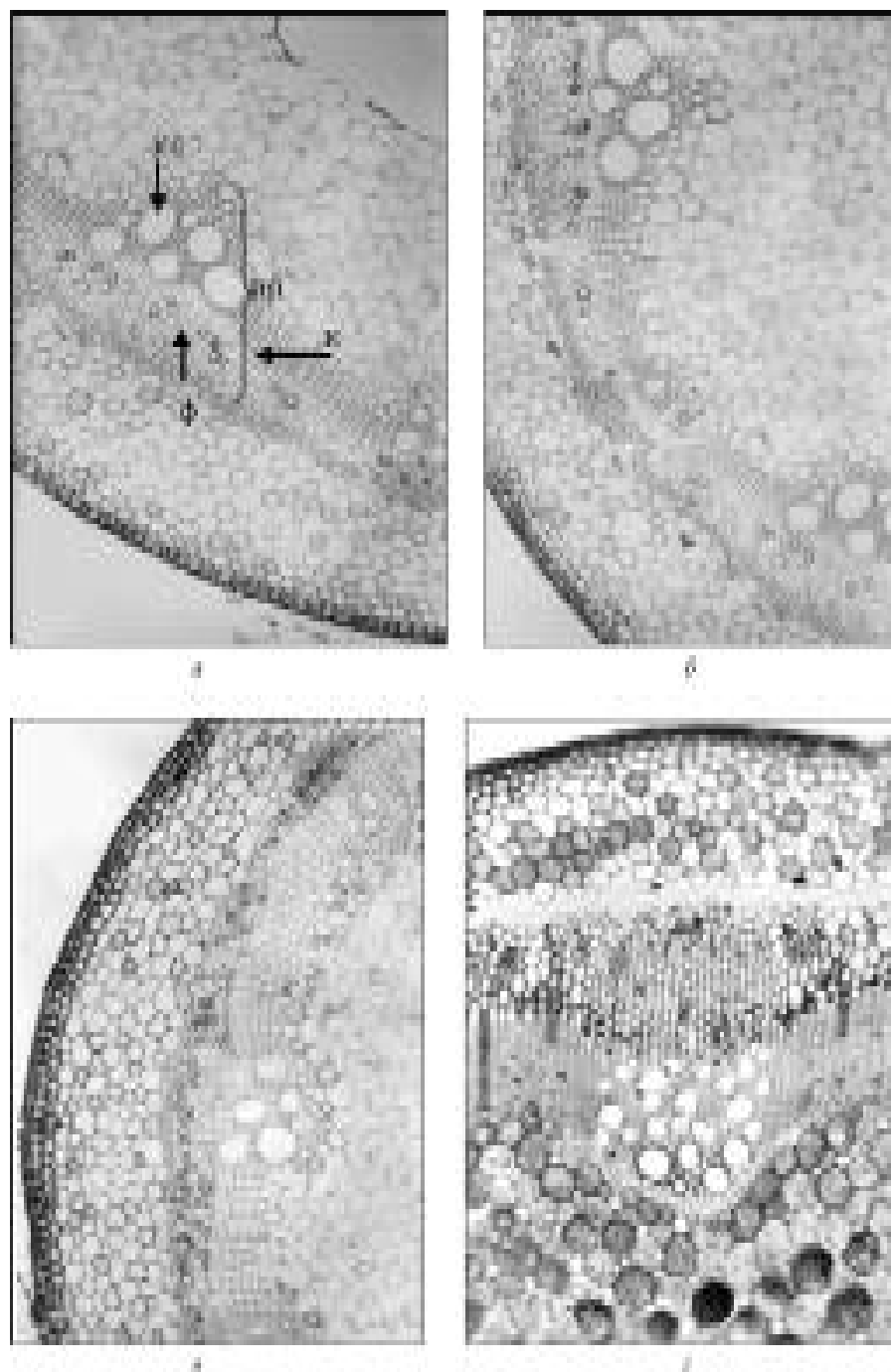


Рис. 6. Анатомічна будова стебла водних (а, б) та суходільних (в, г) рослин *P. amphibia* на I (а, в) та II (б, г) етапах онтогенезу: пп — провідний пучок, кс — ксилема, ф — флоема, к — камбій

Fig. 6. Anatomic structure of a stem of water (a, b) and land (v, g) forms *P. amphibia* on I (a, v) and II (b, g) a stage ontogenesis: пп — conductive beams, кс — xylem, ф — phloem, к — cambium

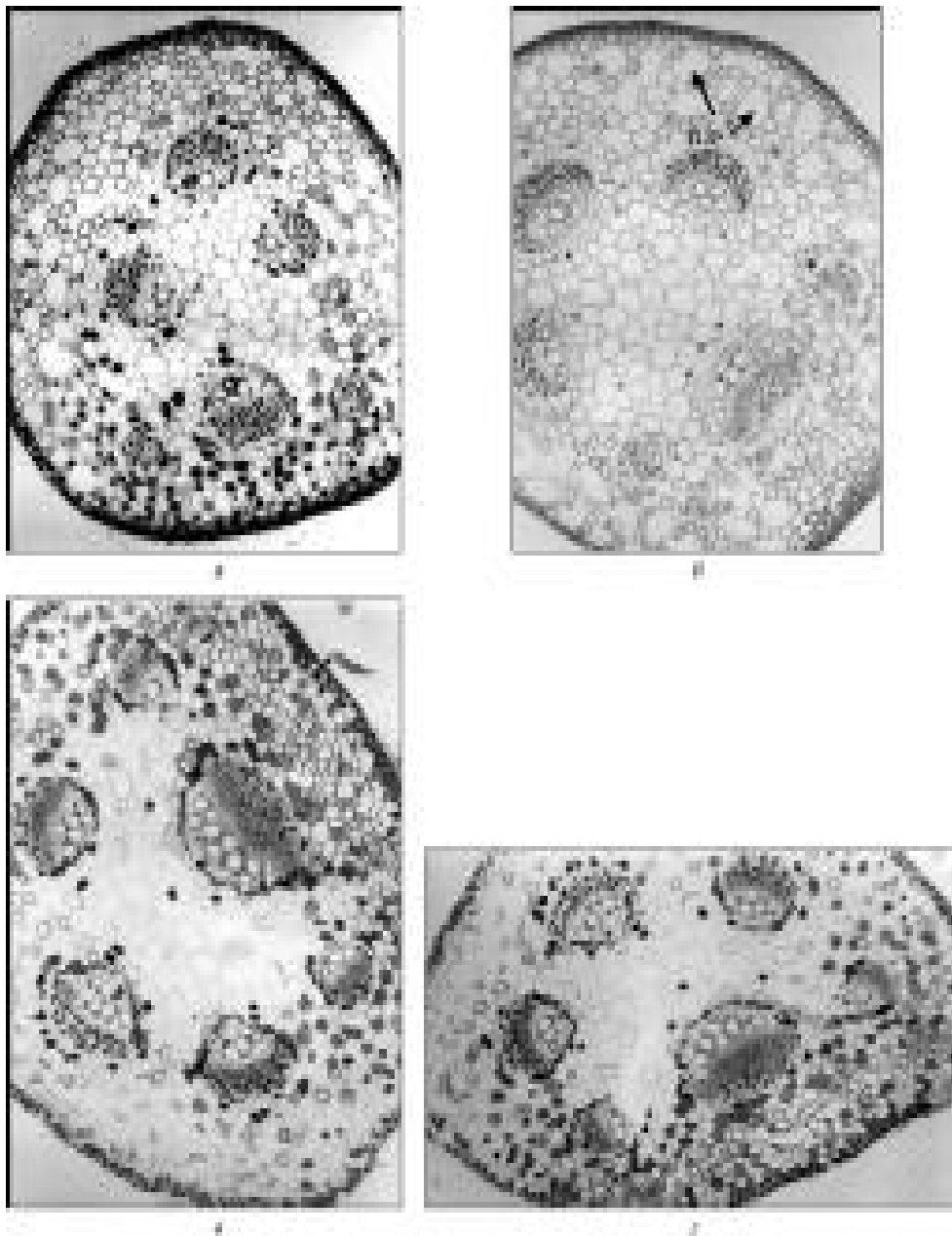


Рис. 7. Анатомічна будова черешка водних (а, б) та суходільних (в, з) рослин *P. amphibia* на I (а, в) та II (б, з) етапах онтогенезу: пх — повітряні ходи

Fig. 7. Anatomic structure of a leafstalk of water (a, b) and land (v, z) forms *P. amphibia* on I (a, b) and II (v, z) a stage ontogenesis: пх — air entrance

середовища організму [7]. Мабуть, за умов водного дефіциту суходільна форма *P. amphibia* нейтралізує надлишок кальцію у цих клітинах або повторно вилучає його у разі потреби.

Дослідження за допомогою скануючої електронної мікроскопії показали, що рослини водної форми характеризуються епістоматичними листками, тоді як наземної — амфістоматичними (рисунки 4, 5). З літературних даних відомо, що перші характерні для плаваючих листків водних рослин, тоді як останні — для ксеро- чи мезофітів [5, 10]. Довжина продихів *P. amphibia* не зазнає істотних змін під впливом водного дефіциту, що, мабуть, вказує на фенотипічну стійкість цієї ознаки, тимчасом як деяке зменшення їх площі, на нашу думку, пов'язане з рівнем відкритості продихової щілини (табл. 2). Встановлено, що кількість продихів наземної форми порівняно з водною є меншою на адаксіальному боці, тоді як на абаксіальному у період цвітіння вона збільшується. За законом Заленського [5] тривалий водний дефіцит призводить до появи ознак ксероморфності: зменшення розмірів листків, їхніх клітин, збільшення кількості продихів, розвитку трихом тощо. Однак пізніше Заленський дійшов висновку, що внаслідок наявності однієї різко вираженої пристосувальної ознаки можуть бути послаблені чи зовсім не виражені інші. Так, види із сильно опушеними листками мають меншу кількість продихів на одиницю поверхні, ніж види з неопушеними [2]. Наземній формі *P. amphibia*, на відміну від водної, притаманні опушені листки, чим, можливо, і пояснюється менша кількість продихів. Окрім того, це відзначається на I етапі онтогенезу, коли, ймовірно, рослина ще не відреагувала належним чином на дію стресового фактора. У період цвітіння сумарна кількість продихів на обох поверхнях листової пластинки суходільних форм *Persicaria* є більшою, ніж у водних, що підтверджує закон Заленського. Зростання кількості продихів на одиницю поверхні за умов водного дефіциту пов'язують зі зменшенням площі листової пластинки, а також вважають, що це пояснюється не власне зміною їх кількості, а скороченням фази розтягу клітин епідермісу [2].

Дослідження стебла *P. amphibia* обох типів показали незначні відмінності в їх будові (рис. 6). Так, загальна будова залишилася незмінною. Зовні стебло вкрите одношаровою епідермою, під нею — шар клітин коленхіми, а далі — клітини паренхіми. Осьовий циліндр починається перициклом і представлений колатеральними відкритими провідними пучками. Камбій виражений не чітко. Центральна частина стебла представлена серцевиною, центральні клітини якої зруйновані. Відмінності між різними формами *P. amphibia* полягають у ступені розвитку тієї чи іншої тканини, що пов'язано із дефіцитом вологи. Так, на I етапі онтогенезу у суходільних форм спостерігається дещо більший розвиток флоемних елементів. На II етапі наземна форма порівняно з I її етапом і водними рослинами характеризується значним розвитком провідних пучків за рахунок збільшення елементів як ксилеми, так і флоєми. Відомо, що анатомічна будова черешка листків є досить стійкою діагностичною ознакою для багатьох таксономічних груп рослин. Зовні черешок *P. amphibia* вкритий епідермісом, під яким знаходяться 2—3 шари коленхіми, котрі утворюють гіподерму. Провідні пучки розміщуються півколом: 5 менших по периферії і один великий центральний (рис. 7). Основні

відмінності у будові черешка водної та наземної форм *P. amphibia* полягають у більшому розвитку ксилеми і флоєми та меншій кількості повітряних ходів у суходільних рослин. У ході індивідуального розвитку відмінності у будові черешка не простежуються.

Висновки

Помірний водний дефіцит у рослин *P. amphibia* призводить до зміни товщини листових пластинок, кількості клітин мезофілу та епідерми, їхніх розмірів, зумовлює утворення листків амфістоматичного типу, зменшення площі продихів, зміну їх кількості залежно від поверхні листка та етапу онтогенезу. За водного дефіциту анатомічні особливості будови стебла та черешка полягають у зменшенні кількості повітряних ходів та кращому розвитку провідних пучків за рахунок збільшення елементів як ксилеми, так і флоєми порівняно з формою, що зростає в оптимальних умовах водопостачання. Завдяки анатомічним змінам відбувається пристосування *P. amphibia* до несприятливих умов середовища.

1. Буинова М.Г. Анатомия и пигменты листа растений Забайкалья. — Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1988. — 96 с.
2. Василевская В.К. Формирование листа засухоустойчивых растений. — Ашхабад, 1954. — 184 с.
3. Васильев В.Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1988. — 208 с.
4. Воронин П.Ю., Иванова Л.А., Ронжина Д.А. и др. Структурно-функциональные изменения листьев растений степных сообществ при аридизации климата Евразии // Физиол. раст. — 2003. — 50, № 5. — С. 680—687.
5. Заленский В.Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. — Киев, 1904. — 211 с.
6. Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В. и др. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях. — Киев: Наук. думка, 2003. — 283 с.
7. Медведев С.С. Кальциевая сигнальная система растений. — 2005. — 52, № 2. — С. 288—305.
8. Мирославов Е.А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. — Л.: Наука, 1974. — 120 с.
9. Недуха О.М. Вплив водного дефіциту на листки рослин // Укр. ботан. журн. — 2001. — 58, № 1. — С. 99—106.
10. Некрасова Г.Ф., Ронжина Д.А., Коробицына Е.Б. Формирование фотосинтетического аппарата в период роста погруженного, плавающего и надводного листа гидрофитов // Физиол. раст. — 1998. — 45, № 4. — С. 539—548.
11. Овруцька І.І. Дія природного водного дефіциту на структуру поверхні епідермісу листових пластинок *Sium latifolium* L. // Укр. ботан. журн. — 2003. — 60, № 4. — С. 463—467.
12. Раскатов П.Б. Экологическая анатомия вегетативных органов деревьев и кустарников. — Воронеж: Изд-во ВГУ, 1979. — 180 с.
13. Ронжина Д.А., Пьянков В.И. Структура фотосинтетического аппарата листа пресноводных гидрофитов. II. Общая характеристика мезофита листа и сравнение с наземными растениями // Физиол. раст. — 2001. — 48, № 5. — С. 661—669.
14. Синнот Э. Морфогенез растений. — М.: Иностран. л-ра, 1963. — 604 с.
15. Сытник К.М., Мусатенко Л.И., Богданова Т.Л. Физиология листа. — Киев: Наук. думка, 1978. — 392 с.
16. Талалуева Л.В., Косиченко Н.Е. Адаптивные изменения анатомического строения листьев различных видов рода *Betula* (*Betulaceae*) в условиях сухой степи Нижнего Поволжья // Ботан. журн. — 1983. — 68, № 10. — С. 1374—1379.

17. Хвостов Д.С. Морфоанатомические и физиологические механизмы приспособления растений земляники к сезонным изменениям условий внешней среды // С.-х. биол. — 2004. — №5. — С. 89—93.
18. Шматько И.Г., Григорюк И.А., Шведова О.Е. Устойчивость растений к водному и температурному стрессам. — Киев: Наук. думка, 1989. — 224 с.
19. Эзау К. Анатомия семенных растений. — М.: Мир, 1980. — 558 с.
20. Bussotti F., Bottacci A., Bartolesi A. et al. Morpho-anatomical alterations in leaves collected from beech trees (*Fagus sylvatica* L.) in conditions of natural water stress // Environmental and Experimental Botany. — 1995. — 35, N 4. — P. 201—213.
21. Dami I., Hughes H. Leaf anatomy and water loss of in vitro PEG-treated «Valiant» grape // Plant Cell, Tissue and Organ Culture. — 1995. — 42, N 2. — P. 179—184.
22. Granier C., Tardieu F. Water deficit and spatial pattern of leaf development. Variability in responses can be simulated using a simple model of leaf development // Plant Physiol. — 1999. — 119. — P. 609—620.
23. Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. — New York: Academic Press, 1972.
24. Nevo E., Bolshakova M.A., Martyn G.I., Musatenko L.I., Sytnik K.M. Drought and light anatomical adaptive leaf strategies in three woody species caused by microclimatic selection at «Evolution Canyon», Israel // Israel Journ. of Plant Sciences. — 2000. — 48. — P. 33—46.
25. Partridge James W. *Persicaria amphibia* (L.) Gray (*Polygonum amphibium* L.) // Journ. of Ecol. — 2001. — 89, N 3. — P. 487.
26. Sam O., Jerez E., Varela M. Características anatómicas de hojas de papa (*Solanum tuberosum* L.) y tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) can diferentes grados de tolerancia a estres de humedad y temperature // Cultivos Tropicales. — 1996. — 17, N 2. — P. 32—38.
27. Zagdanska B., Kozdoj J. Water stress-induced changes in morphology and anatomy of flag leaf of spring wheat // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. — 1994. — 63, N 1. — P. 61—66.

Рекомендує до друку
І.В. Косаківська

Надішла 10.07.2006

И.Д. Гуменюк, Л.И. Мусатенко

Институт ботаники им. М.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЕГЕТАТИВНЫХ
ОРГАНОВ *PERSICARIA AMPHIBIA* (L.) DELARBRE
ПРИ УМЕРЕННОМ ВОДНОМ ДЕФИЦИТЕ

Изучены анатомические особенности строения вегетативных органов *Persicaria amphibia* при умеренном водном дефиците. Показано, что водный дефицит изменяет толщину листьев, количество клеток мезофила и эпидермы, их размеры, уменьшает количество устьиц и их площадь, стимулирует развитие проводящих пучков стебля и черешка.

Ключевые слова: водный дефицит, лист, междоузлие, черешок, *Persicaria amphibia*

I.D. Gumenyuk, L.I. Musatenko

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

THE ANATOMIC FEATURES OF VEGETATIVE ORGANS
OF *PERSICARIA AMPHIBIA* (L). DELARBRE
AT MODERATE WATER DEFICIENCY

The anatomic features of a structure of vegetative organs of *Persicaria amphibia* are investigated at moderate water deficiency. Is shown, that the water deficiency causes changes thickness of leaves, quantity of cells of mesophile and epidermis, their sizes, reduction of quantity of stoma and their area, greater development of conductive beams of a stem and leafstalk.

Key words: water deficiency, leaf, interstice, leafstalk, *Persicaria amphibia*