

О.М. КЛИМЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна
li_grey@mail.ru

АНАТОМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ЛИСТКІВ *NUPHAR LUTEA* (L.) SMITH (*NYMPHAEACEAE*)

Ключові слова: *Nuphar lutea*, листок, анатомічна будова, гетерофілія, скануюча електронна мікроскопія

Вступ

Явище гетерофілії — наявність двох або більше типів листків на одній рослині — розглядають як пластичну відповідь повітряно-водних (геліофітів) і водних (гідрофітів) рослин на умови навколишнього середовища [12]. Листки водних рослин, які перебувають у різних фізичних середовищах, значно відрізняються за морфологічними й анатомічними ознаками, показниками фотосинтезу та дихання. Зручним об'єктом для вивчення гетерофілії є *Nuphar lutea* (L.) Smith, що має плаваючі листки з довгими та придонні листки з короткими черешками. Морфологічні й анатомічні особливості плаваючих листків досить повно висвітлені в літературі [1, 2, 3, 5, 9, 12]. Тим часом такі відомості щодо придонних листків майже відсутні. Тому мета нашої роботи — порівняльні дослідження анатомічної будови та ультраструктури поверхні плаваючих і придонних листків.

Методика досліджень

Матеріал для вивчення збирали у серпні 2010 р. на р. Псьол поблизу смт Велика Багачка Полтавської обл. та в жовтні 2009 р. і травні 2010 р. на р. Дніпрі біля Трипільської ГРЕС Київської обл. Для дослідження відбирали зрілі плаваючі листки з довгими черешками та придонні листки — з короткими, що формують розетку на дні водойми на глибині 0,5 та 1,5 м. Для фіксації вирізали частинки мезофілу розміром 0,5 × 1,0 см із середини листкової пластинки між краєм листка та центральною жилкою. Фіксацію 2,5 %-вим глутаровим альдегідом і 1 %-вим OsO₄, зневоднення у серії спиртів і заливання зразків сумішшю епоксидних смол (епон—аралдит) здійснювали за загальноприйнятим методом. Для світлової мікроскопії робили напівтонкі зрізи (0,5—1,0 мкм) на ультрамікротомі RMC MT-XL (США), фарбували 1 %-вим метиленовим синім і 0,12 %-вим толуїдиновим синім, потім вивчали під мікроскопом NF (Carl Zeiss, Germany). Для скануючої електронної мікроскопії шматочки тканини фіксували 1 %-вим розчином параформальдегіду, зневоднювали у серії спиртів, концентрація яких зростала, напиляли золотом і досліджували під електронним мікроскопом JSM-35 (Японія).

Виміряли товщину листкової пластинки, висоту та ширину клітин верхнього і нижнього епідермісу, палісадної та губчастої паренхіми, визначали коефіцієнт палісадності. Парціальний об'єм міжклітинників вираховували за про-

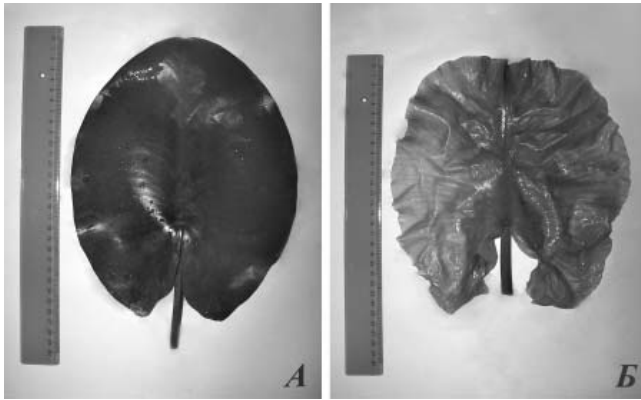


Рис.1. Загальний вигляд плаваючих (А) і придонних листків (Б) *Nuphar lutea* (L.) Smith.
Fig. 1. The general view of floating leaf (A) and bottom leaf (B) of *Nuphar lutea* (L.) Smith.

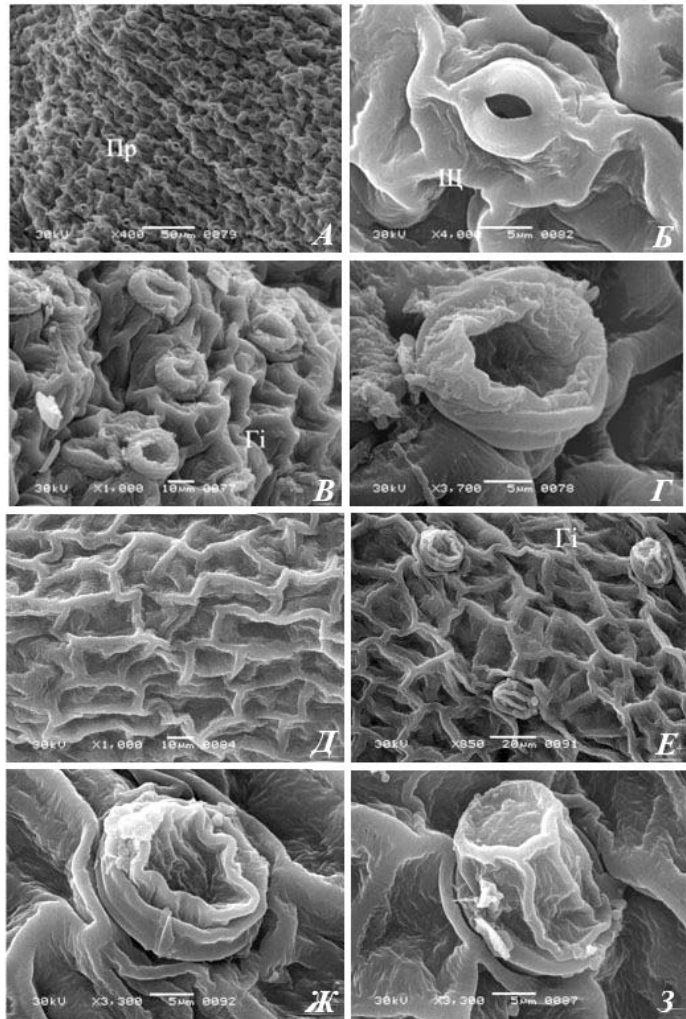


Рис.2. Структура поверхні верхнього (А, Б, Д) та нижнього (В, Г, Е, Ж, З) епідермісу плаваючого листка (А, Б, В, Г) і придонного листка (Д, Е, Ж, З) *N. lutea* (СЕМ): Пр — продиhi; Щ — щілина продиhi; Гі — гідропоти; А, В, Д, Е — загальний вигляд поверхні ділянки мезофілу; Б, Г, Ж, З — фрагмент поверхні мезофілу

Fig. 2. Structure of surface of *N. lutea* abaxial (A, B, D) and adaxial (B, Г, Е, Ж, З) floating leaf and bottom leaf epidermis (SEM): Щ — split of stomata; Гі — hydrotops; А, В, Д, Е — general view of the surface site of epidermis; Б, Г, Ж, З — surface fragment of mesophyll

грамою Image Tool for Windows. Одержані дані статистично обробляли з використанням програми Windows Excel.

Результати досліджень та їх обговорення

Як показали проведені дослідження, плаваючі листки *N. lutea* прості, цілокраї, без прилистків, черешок тригранний (рис. 1). Листкова пластинка епістома-тична, породи паразитного типу, розташовуються рядами на верхньому (абаксіальному) боці листка. На нижньому (адаксіальному) боці породи відсутні, але є численні гідропоти, розташовані дифузно, та шар кутикули (рис. 2).

Клітини верхнього епідермісу овальної форми вкриті тонкою кутикулою. Клітини нижнього епідермісу більші за клітини верхнього, витягнуті в тангентальному напрямі. Паліадна паренхіма містить 4—5 шарів циліндричних клітин, які різняться між собою за висотою, та невеликі міжклітинники. Губчаста паренхіма складається з тонкостінних овальних клітин і великих міжклітинників — аеренхіми (табл.). У паренхімі бувають астеросклерейди та членисті молочники (рис. 3).

Придонні листки, незалежно від глибини зростання, зелені, прості, хвилясті, цілокраї, без прилистків, із коротким тригранним черешком (рис. 1). Породи та кутикула відсутні (рис. 2). В анатомічній будові придонних листків, які зростають на різній глибині, виявлені відмінності.

Клітини верхнього та нижнього епідермісу придонних листків, що зростають на глибині 1,5 м, неправильної форми, сильно витягнуті в тангентальному напрямі, хлоропласти в них відсутні. Наявні 2—3 шари недиференційованого мезофілу з невеликими міжклітинниками. Висота клітин мезофілу становить 7,7—27,4 мкм, вони овальні, з великою центральною вакуолею, хлоропласти розташовуються уздовж тангентальних стінок (рис. 3). Парціальний об'єм міжклітинників — $12,5 \pm 0,65$ %. Товщина пластинки листків — $70,8 \pm 0,32$ мкм (табл.).

Клітини верхнього та нижнього епідермісу придонних листків, зібрані на глибині 0,5 м, овальні, витягнуті в тангентальному напрямі. На нижньому боці листків наявні гідропоти (рис. 2). Кількість шарів мезофілу збільшується до 7 порівняно з листками розетки, які зростають на глибині 1,5 м (рис. 3). Висота клітин мезофілу 8,3—33,2 мкм. Парціальний об'єм міжклітинників зростає до

Анатомічні ознаки плаваючих і придонних листків *Nuphar lutea*, n=100, P=0,05

Листки	Глибина зростання рослини, м	Товщина листка, мкм, $M \pm m$	Висота клітин верхнього епідермісу, мкм, $M \pm m$	Висота клітин нижнього епідермісу, мкм, $M \pm m$	Парціальний об'єм міжклітинників, %, $M \pm m$
плаваючі	0	$549,8 \pm 0,7$	$12,9 \pm 0,31$	$15,3 \pm 0,28$	$43,6 \pm 0,82$
придонні	0,5	$162,2 \pm 4,4$	$12,3 \pm 0,51$	$13,6 \pm 0,38$	$39,1 \pm 0,81$
	1,5	$70,8 \pm 0,32$	$8,7 \pm 0,89$	$11,6 \pm 0,86$	$12,5 \pm 0,65$

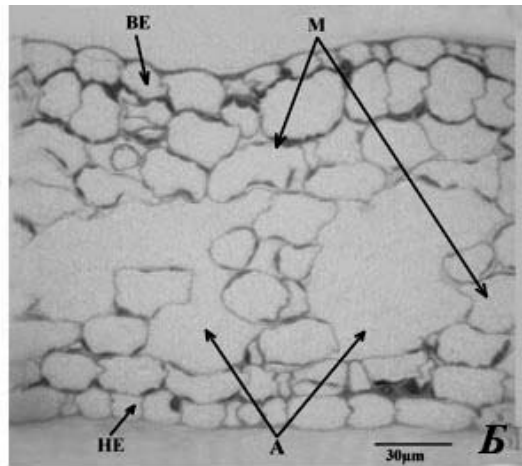
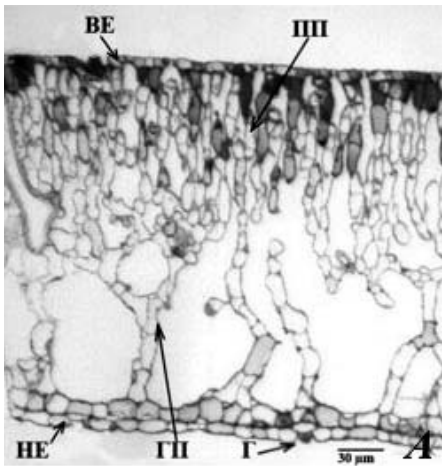
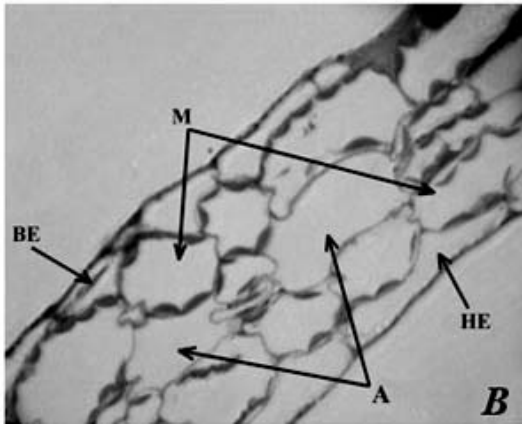


Рис.3. Поперечні зрізи пластинок плаваючих (А) і придонних листків (Б, В) *N. lutea* (світлова мікроскопія, ок. х10, об. х20): ВЕ — верхній епідерміс; А — аеренхіма; ПП — палисадна паренхіма; Г — гідропоти; НЕ — нижній епідерміс; ГП — губчаста паренхіма, М — мезофіл

Fig. 3. Cross section of floating leaf (A) and bottom leaf (B, B) *N. lutea* (light microscopy, ок. х10, об. х20): ВЕ — abaxial epidermis; А — aerenchyma; ПП — palisade parenchyma; Г — hydrotome; НЕ — adaxial epidermis; ГП — spongy parenchyma, М — mesophyll; А — cross section of floating leaf; Б — cross section of rosette leaf collected on depth 0.5 metre; В — cross section of rosette leaf collected on depth 1.5 m



39,1 ± 0,81 % (табл.). Товщина придонних листків, зібраних на глибині 0,5 м, дещо більша за товщину листків, які зростають на глибині 1,5 м, унаслідок збільшення кількості шарів мезофілу, і становить 162,2 ± 4,4 мкм.

Отримані нами результати стосовно анатомічної будови плаваючих листків узгоджуються з даними літератури [1, 2, 3, 5, 9]. Однак наведені в літературі відомості [5] щодо анатомічної будови занурених листків стосуються не придонних листків, а тих, які плавають, але ще не досягли поверхні води. Тому матеріали про анатомічну будову придонних листків ми одержали вперше. Також уперше отримані дані щодо ультраструктури поверхні плаваючих і придонних листків.

У літературі є інформація, яка стосується утворення в епідермісі водних рослин спеціальних клітин — гідропот [2, 4]. На думку дослідників, ці структури з'являються як залози, що виділяють слиз [8]. Їхні стінки целюлозні, звивисті, клітини багаті на цитоплазму із дрібними хлоропластами. Водночас вка-

У літературі є інформація, яка стосується утворення в епідермісі водних рослин спеціальних клітин — гідропот [2, 4]. На думку дослідників, ці структури з'являються як залози, що виділяють слиз [8]. Їхні стінки целюлозні, звивисті, клітини багаті на цитоплазму із дрібними хлоропластами. Водночас вка-

зується, що гідропоти наявні лише на нижньому епідермісі плаваючих листків [2]. Згідно з даними, які ми отримали, на нижньому боці пластинки придонних листків *N. lutea* є гідропоти. Наявність гідропот у придонних листків показана вперше в наших дослідженнях.

Як ми вже зазначали, у придонних листків, що зростають на різній глибині, спостерігаються відмінності в товщині, об'ємі міжклітинників, кількості шарів та розмірі клітин мезофілу і формі клітин епідермісу. Ці зміни можуть бути пов'язані із впливом абіотичних факторів (температурою, швидкістю течії, глибиною зростання, освітленістю). Відомо, що в рослин *Veronica anagallis-aquatica* L. з посиленням швидкості течії зменшуються розміри клітин і підвищується їхня щільність [7]. Але, на нашу думку, на анатомічні показники придонних листків *N. lutea* найбільше впливає глибина зростання рослини. Придонні листки на глибині 1,5 м мають лише 2—3 шари мезофілу та невеликі міжклітинники ($12,5 \pm 0,65$), а листки, зібрані на глибині 0,5 м, — 7 шарів мезофілу та більший об'єм міжклітинників ($39,1 \pm 0,81$). Зі збільшенням глибини зменшується інтенсивність падаючого світла. Зменшення кількості шарів паренхіми можна розглядати як пристосування, потрібне для достатнього поглинання світла в усіх шарах листка [6]. Залежність товщини листової пластинки та біомаси від інтенсивності освітлення описана також у *Rumex crispus* L.: коли рослина зростала в умовах затемнення, зменшувалися кількість зелених листків та її суха маса [10].

Висновки

На основі вперше проведених досліджень ультраструктури поверхні плаваючих листків із довгими і придонних листків із короткими черешками та анатомічної будови останніх виявлено значні відмінності між цими типами листків. Характерними рисами придонних листків, на відміну від плаваючих, є відсутність кутикули, продихів, диференційованої паренхіми, зменшення об'єму міжклітинників, відсутність астеросклерейдів і молочників, зниження товщини листової пластинки.

Показано достовірне зменшення товщини листової пластинки зі збільшенням глибини водойми за рахунок скорочення кількості шарів мезофілу. Вважається, що виявлені особливості структури поверхні та анатомічної будови плаваючих і придонних листків зумовлені існуванням цих типів листків у різних за фізико-хімічними умовами середовищах. Доведено, що описані особливості структури поверхні та анатомічної будови придонних листків спричинені існуванням цього типу листків за різного рівня освітлення.

1. Дубына Д.В. Кувшинковые Украины. — Киев: Наук. думка, 1982. — 230 с.
2. Красильникова Л.О., Садовниченко Ю.О. Анатомія рослин. Рослинна клітина, тканини, вегетативні органи. — Харків: Колорит, 2004. — 237 с.
3. Лукина Л.Ф., Смиронова Н.Н. Физиология высших водных растений. — Киев: Наук. думка, 1988. — 188 с.

4. *Мирославов Е.Л.* Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. — Л.: Наука, 1974. — 120 с.
5. *Нагалецкий В.Я., Николаевский В.Г.* Экологическая анатомия растений. — Краснодар: Изд-во Кубан. гос. ун-та, 1981. — 88 с.
6. *Потапов А.А.* Вопросы физиологии и экологии погруженных гидрофитов // Успехи современ. биол. — 1950. — **29**, №3. — С. 429—441.
7. *Boeger M.R.T., Poulson M.E.* Morphological adaptations and photosynthetic rates of amphibious *Veronica anagallis-aquatica* L. (*Scrophulariaceae*) under different flow regimes // Aquatic Botany. — 2003. — **75**. — P. 123—135.
8. *Juniper B.E., Jeffree C.E.* Plant surfaces. — London: Arnold, 1983. — 938 p.
9. *Padgett D.J.* A monograph of *Nuphar* (*Nymphaeaceae*) // Rhodora. — 2007. — **109**(937). — P. 1—95.
10. *Laan P., Blom P.M.* Growth and survival responses of *Rumex* species to flooded and submerged conditions: the importance of shoot elongation, underwater photosynthesis and reserve carbohydrates // Journal of Exper. Bot. — 1990. — **41**(228). — P. 775—783.
11. *Mommer L., Visser E.* Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: a matter of leaf plasticity // Ann. of Bot. — 2005. — **96**(4). — P. 581—589.
12. *Titus J., Sullivan P.G.* Heterophylly in the yellow waterlily, *Nuphar variegata* (*Nymphaeaceae*): effects of [CO₂], natural sediment type, and water depth // Amer. J. Bot. — 2001. — **88**. — P. 1469—1478.

Рекомендує до друку
Д.В. Дубина

Надійшла 21.10.2010 р.

Е.М. Клименко

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТЬЕВ *NUPHAR LUTEA* (L.) SMITH (*NYMPHAEACEAE*)

Исследованы анатомическое строение и ультраструктура поверхности плавающих и придонных листьев гетерофильного растения *Nuphar lutea* (L.) Smith. Показано значительное отличие анатомического строения плавающих листьев от придонных: отсутствие устьиц, кутикулы, дифференцированной паренхимы, астеросклерид, уменьшение объема межклетников и толщины листа. Доказано, что описанные особенности структуры поверхности и анатомическое строение придонных листьев обусловлены существованием этого типа листьев в условиях, различающихся по уровню освещенности.

К л ю ч е в ы е с л о в а: *Nuphar lutea*, листок, анатомическое строение, гетерофилия, сканирующая электронная микроскопия.

Е.Н. Klimenko

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

LEAF ANATOMY OF *NUPHAR LUTEA* L. SMITH (*NYMPHAEACEAE*)

Anatomy and surface ultrastructure of floating leaves and growing at the riverbed rosette leaves of the heterophyllous plant *Nuphar lutea* (L.) Smith have been studied. Anatomy of floating leaves is shown to be different from and rosette leaves in the following: absence of stomata, cuticula, asterosclereids, differentiated parenchyma, reduced intercellular volume and leaf width. It is proven that described features of anatomy and surface ultrastructure of the bottom leaves are caused by the environment with different light level.

К e y w o r d s: *Nuphar lutea*, leaf, anatomy, heterophylly, scanning electron microscopy.