



І.І. ОВРУЦЬКА

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна
ovrutska@meta.ua

АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНІ ОЗНАКИ ЛИСТКІВ *SIUM LATIFOLIUM* L. У РІЗНИХ УМОВАХ ЗРОСТАННЯ

Ключові слова: анатомічні ознаки, листки, водний режим, *Sium latifolium*

Вивчення біології та анатомії рослин у порівняльному аспекті поглиблює наші знання про основні напрямки і шляхи їхньої адаптації до певних умов довкілля. Одним із критичних екологічних факторів навколишнього середовища, які супроводжують онтогенез рослинних організмів, є водний режим [7]. Показано, що природний помірний водний дефіцит для повітряно-водних рослин спричинює появу ксероморфних ознак та прискорює їхнє старіння [8, 9]. Анатомічні дослідження рослин допомагають з'ясувати структуру окремих вікових перетворень їхніх органів й оцінити залежність цих процесів від екологічних факторів [1, 5, 6, 14]. Фотосинтетичний апарат забезпечує життєдіяльність рослин у різноманітних екологічних умовах і характеризується високими адаптаційними можливостями. Тому метою нашої роботи було вивчення анатомічних ознак листків *Sium latifolium* L., як найбільш пластичного й екологічно чутливого органа рослини, для з'ясування впливу природних змін водного режиму.

Матеріали та методи дослідження

Об'єктом дослідження були листові пластинки *Sium latifolium* L. (родина *Apiaceae*), які є повітряно-водними рослинами. Матеріал збирали під час польових експедицій. Рослини зростали вздовж узбережжя р. Псел, біля с. Велика Багачка Полтавської обл., у воді (прибережна водна смуга) та на суходолі, за 3—25 м від річки.

В оптимальних умовах росту, у прибережній водній смузі, особини *S. latifolium* нормально розвинуті і досягають 1,5—2,0 м заввишки. Рослини, які зростали на березі річки, за помірного водного дефіциту і на певній відстані від водного басейну (альтернативна екологічна ніша), зменшувалися в розмірах до 0,80—1,00 м.

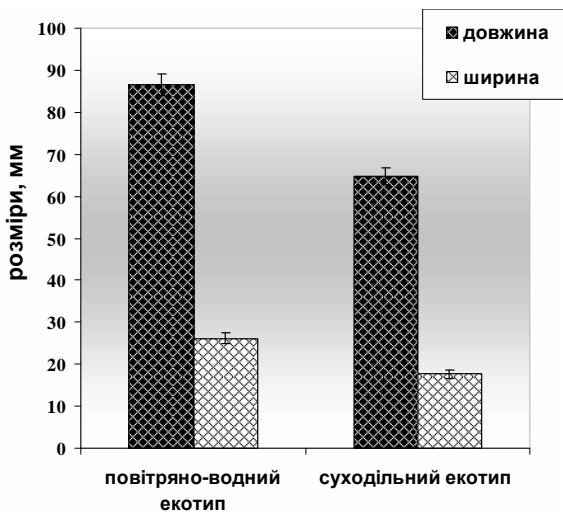
Для вивчення брали вирізки серединної частини з другої пари листочків другого-третього складного листка на стеблі, з трьох рослин, у трьох повторях, по 4—6 листків суходільних та 4—6 листків повітряно-водних рослин, по 30 клітин кожного типу тканин для кожного листка.

Анатомічну структуру листкових пластинок вивчали за допомогою світлової мікроскопії згідно із загальноприйнятими методиками [12, 13, 15]. На постійних препаратах поперечних зрізів листків визначали товщину листкової пластинки, епідермісу, палисадної і губчастої паренхіми та лінійні параметри клітин, що їх утворюють. Розміри клітин вимірювали окуляр-мікрометром МОВ-1-15 (ЛОМО, Росія). Препарати вивчали і фотографували за допомогою мікроскопа Primo Star (Carl Zeiss, Germany), $\times 10$ та $\times 40$. Дані опрацьовували статистично за програмою БІО-8.

Для вивчення ультраструктури поверхні епідермісу вирізки з серединної частини листкових пластинок розміром 1×1 см префіксували сумішшю 2,5 % гютаральдегіду на какодилатному буфері, (рН 7,2) і дофіксували 1 % чотириоксидом осмію. Фіксований матеріал зневоднювали в ацетонах висхідної концентрації, висушували на повітрі, монтували на предметні столики та напилювали золотом. Ультраструктуру поверхні епідермісу листкових пластинок вивчали за допомогою сканувального електронного мікроскопа JSM-6060 LA JEOL. Щільність порохів розраховували за комп'ютерною програмою Image Tool, version 3.00, UTHSCSA (University of Texas Health Science Center at San Antonio).

Результати досліджень та їх обговорення

Рослини *S. latifolium* — багаторічні, стебло пряме, ребристе, з повзучими підземними пагонами, кореневище товсте. Листки двічі-тричі непарно-перисто-



роздільні, характеризуються сильною периферійною розсіченістю, жилкування сітчасте, розміщення листків супротивне, форма продовгувата. Листки мають 2—5 пар довгасто-ланцетних листочків, із яких кінцевий — найбільший, інші нерівнобічні пилчато-зубчасті. Черешки з поперечними перепо-

Рис. 1. Розміри листкових пластинок *Sium latifolium* L.

Fig. 1. Sizes of leaves of *Sium latifolium* L.

родками, трубчасті. У фазі вегетативного росту в рослин *S. latifolium* відзначається гетерофілія, дві форми листків відмирають. Квітки білі, дрібні, зібрані у зонтики; плід подвійний, із товстими помітними ребрами на спинках сім'янок.

Листки рослин, що зростали у воді та на суходолі, характеризуються спільними ознаками будови, а саме: мають ланцетоподібну листову пластинку та дорсовентральний тип мезофілу. За розмірами листки суходільних рослин у півтора раза менші порівняно з повітряно-водними (рис. 1).

Структура мезофілу листка повітряно-водних та суходільних рослин *S. latifolium* має спільні ознаки: одношаровий верхній і нижній епідерміс, двошаровий палісадний мезофіл, однак відрізняється за кількістю шарів губчастого мезофілу та формою клітин другого шару палісадного мезофілу.

Повітряно-водні рослини. Верхній епідерміс одношаровий, клітини округлої форми, великі, вкриті товстим шаром кутикули. Нижній епідерміс одношаровий, клітини округлі, дещо видовжені в горизонтальному напрямку, дрібніші, ніж клітини верхнього епідермісу. Палісадний мезофіл двошаровий, клітини щільно прилягають одна до одної, майже квадратної форми. Губчаста паренхіма складається з чотирьох-п'яти шарів, клітини великі, округлі, дещо видовжені в горизонтальному напрямку. Клітини мезофілу, що прилягають до нижнього епідермісу, дрібніші, видовжені, довга вісь орієнтована горизонтально. Між клітинами містяться великі, вертикально видовжені міжклітинники (рис. 2, А).

Суходільні рослини. Верхній епідерміс одношаровий, клітини дуже великі, овальні та видовжені. Добре розвинений шар кутикули є ознакою ксероморф-

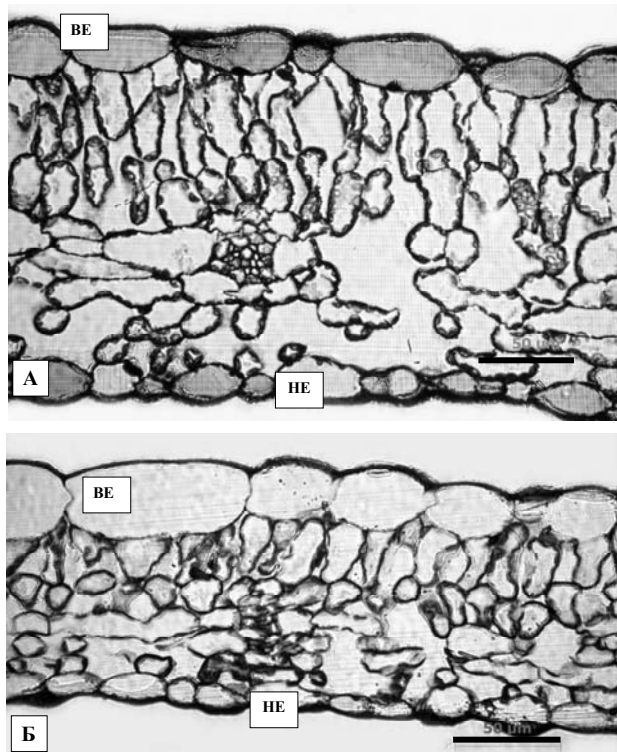


Рис. 2. Поперечний зріз листової пластинки *Sium latifolium*. Умовні позначення: А — повітряно-водні; Б — суходільні рослини; BE — верхній епідерміс; HE — нижній епідерміс

Fig. 2. Transversal section across the leaf of *Sium latifolium*. Symbols indicate: A — air-water plants; Б — terrestrial plants; BE — upper-side epidermis; HE — lower-side epidermis

Кількісні анатомічні ознаки листків *S. latifolium*

Анатомічна ознака, розмір		Повітряно-водний екотип	Суходільний екотип
листяної пластинки	довжина, мм	86,643 ± 1,995	64,828 ± 1,153***
	ширина, мм	26,179 ± 0,883	17,643 ± 0,486***
	товщина, мкм	72,60 ± 1,808	47,362 ± 2,464***
клітин верхнього епідермісу, мкм	довга вісь	9,679 ± 0,323	12,807 ± 0,788***
	коротка	8,982 ± 0,309	9,075 ± 0,360
клітин нижнього епідермісу, мкм	довга вісь	9,537 ± 0,555	8,644 ± 0,385
	коротка	7,715 ± 0,196	6,402 ± 0,340**
клітин палісадного мезофілу, мкм	довга вісь	8,504 ± 0,332	6,537 ± 0,277***
	коротка	5,357 ± 0,174	4,951 ± 0,177
клітин губчастого мезофілу, мкм	довга вісь	11,482 ± 0,724	9,268 ± 0,592*
	коротка	8,212 ± 0,249	7,940 ± 0,343

Примітка: * — $P \leq 0,05$; ** — $P \leq 0,01$; *** — $P \leq 0,001$.

ності. Нижній епідерміс одношаровий, клітини дрібні, овальні, щільно прилягають одна до одної. Палісадний мезофіл двохшаровий, клітини першого шару, що прилягають до верхнього епідермісу, прямокутні та конусоподібні, щільно упаковані. Клітини другого шару грушоподібної форми зі звуженим кінцем у бік губчастої паренхіми, розташовані вільно. Губчаста паренхіма три-чотиришарова, клітини округлі та видовжені, є великі міжклітинники (рис. 2, Б).

У суходільних рослин з'являються ознаки ксероморфності: зменшення лінійних розмірів і товщини листків, збільшення кількості клітин мезофілу на одиницю площі зрізу за рахунок зменшення розмірів клітин (у середньому в 1,3 раза) і їх щільнішого розташування (таблиця).

Порівнюючи анатомічну будову листків повітряно-водних і суходільних рослин, ми спостерігали появу ознак ксероморфності в особин, що зростали на суходолі, хоч анатомічна структура є ідентичною для рослин цього виду незалежно від умов їх зростання. Як відомо, потовщення епідермісу вказує на стійкість до водного дефіциту [19]. Визначене нами зменшення розміру диференційованих клітин у суходільних рослин, очевидно, свідчить про інгібування росту клітин розтягом, що залежить від рівня тургору, синтезу полісахаридів клітинних оболонок й активності ферментів, задіяних у їхньому біогенезі [9].

Ультраструктура поверхні епідермісу листкових пластинок повітряно-водних і суходільних рослин *S. latifolium*.

Епідерміс — поліфункціональна покривна тканина, зміни структури якої відображають перебіг фізіологічних процесів у листках та наслідки впливу умов навколишнього середовища на рослину загалом [2, 11, 17]. Незалежно від рівня водозабезпечення листки *S. latifolium* амфістоматичні, що є ознакою більшості ксерофітів або мезофітів, пристосованих до посушливих умов [3, 11]. Епідермальні клітини в парадермальній площині мають різноманітну форму: вони округлі, прямокутні, багатогранні, видовжені. Контури клітин іноді ледь

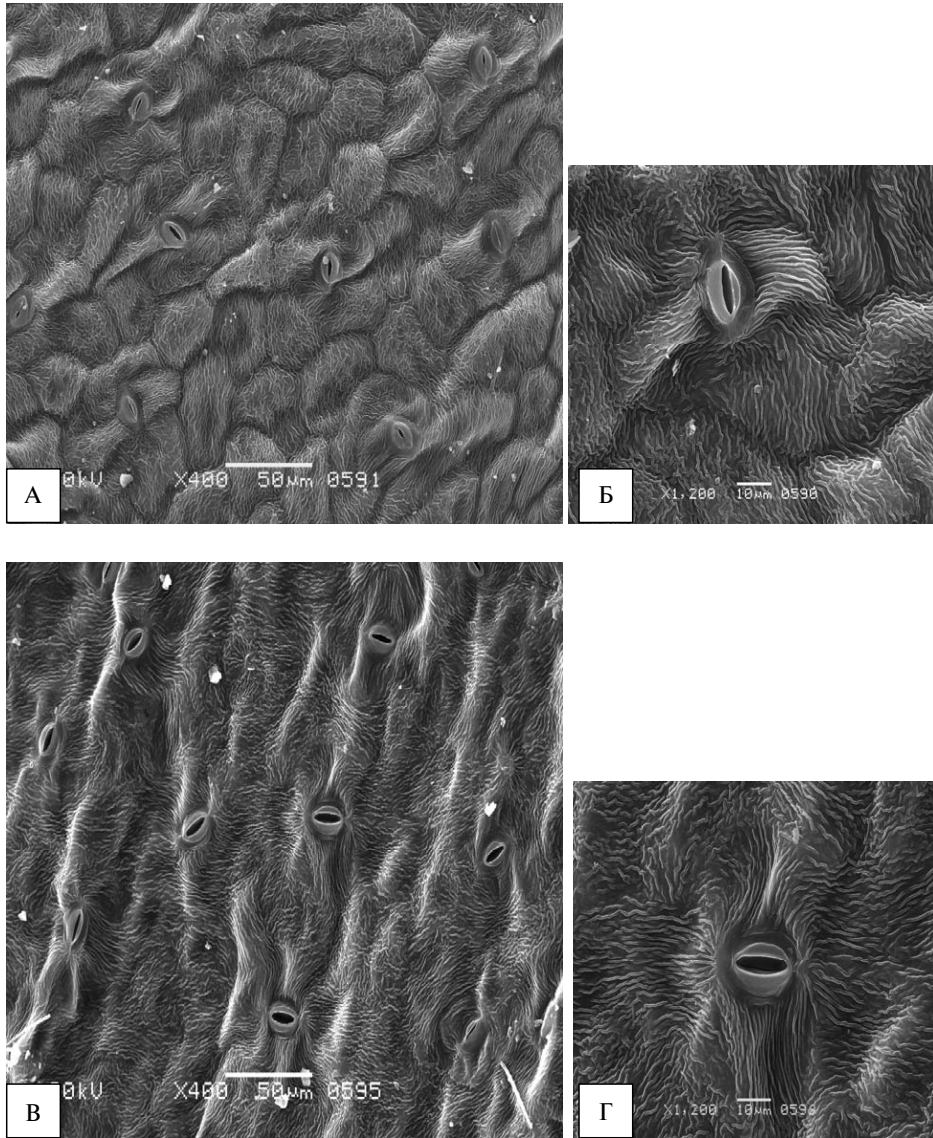


Рис. 3. Ультраструктура поверхні епідермісу листкових пластинок повітряно-водних рослин *S. latifolium*. У м о в н і п о з н а ч е н н я : А — адаксіальна поверхня; Б — продиховий комплекс адаксіальної поверхні; В — абаксіальна поверхня; Г — продиховий комплекс абаксіальної поверхні

Fig. 3. Ultrastructure of the leaf surface of *S. latifolium*, air-water plant. Symbols indicate: A — adaxial surface; Б — stomatal complex on adaxial surface; В — abaxial surface; Г — stomata complex on abaxial surface

видимі крізь товстий шар кутикули, яка утворює звивисті гребені. Гребені перетинають кілька клітин, об'єднуючи їх в одне ціле. В обох екотипів рослини відсутній восковий наліт. Для адаксіального та абаксіального епідермісу характерні продиhi аномоцитного типу.

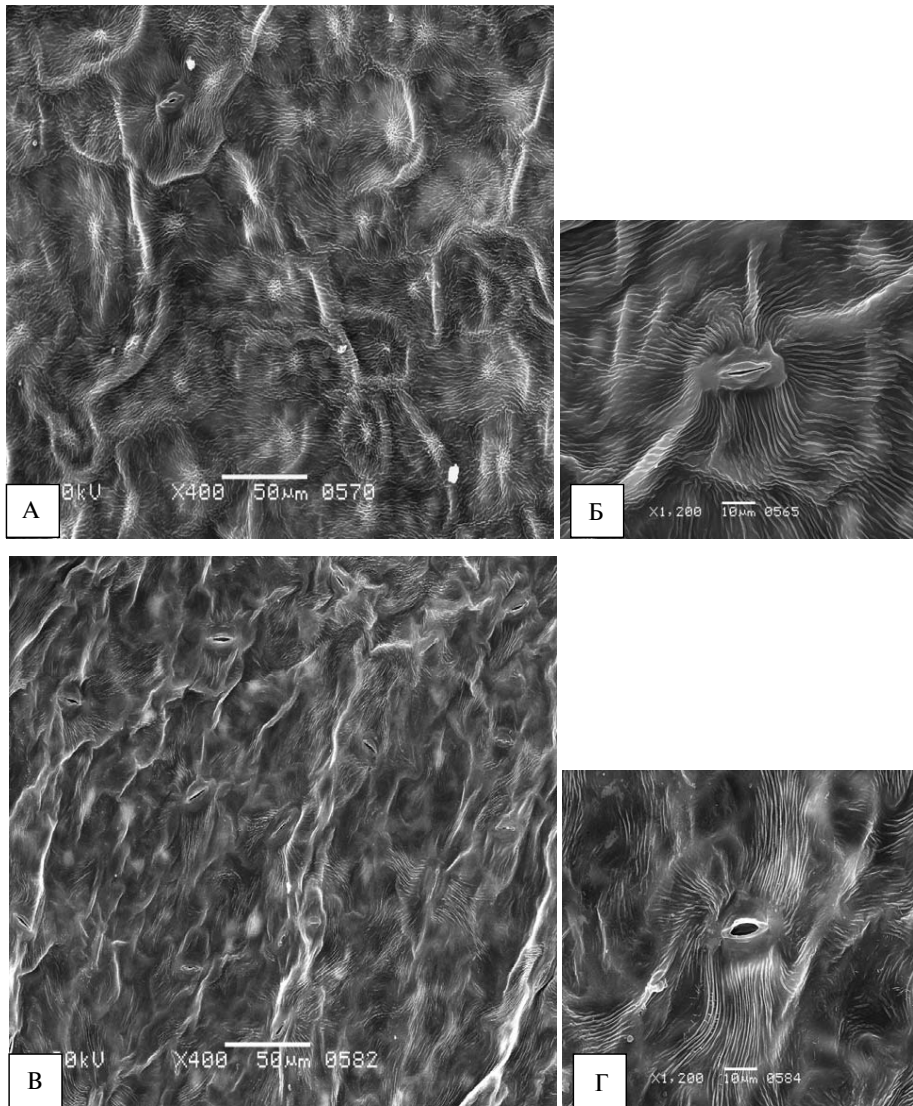


Рис. 4. Ультраструктура поверхні епідермісу листкових пластинок суходільних рослин *S. latifolium*. У м о в н і п о з н а ч е н н я: А — адаксіальна поверхня; Б — продиховий комплекс адаксіальної поверхні; В — абаксіальна поверхня; Г — продиховий комплекс абаксіальної поверхні

Fig. 4. Ultrastructure of the leaf surface of *S. latifolium*, terrestrial plant. Symbols indicate: A — adaxial surface; B — stomatal complex on adaxial surface; В — abaxial surface; Г — stomatal complex on abaxial surface

Ультраструктура епідермісу листків повітряно-водних рослин відрізняється від такої суходільних (рис. 3, А, Б). Адаксіальна поверхня має чіткі контури епідермальних клітин. Клітини округло-втягнуті, вкриті дрібнозморшкуватою кутикулою. Продихи добре помітні, замикаючі клітини продихів позбавлені кутикулярних гребенів (рис. 3, Б). Абаксіальна поверхня утворює видов-

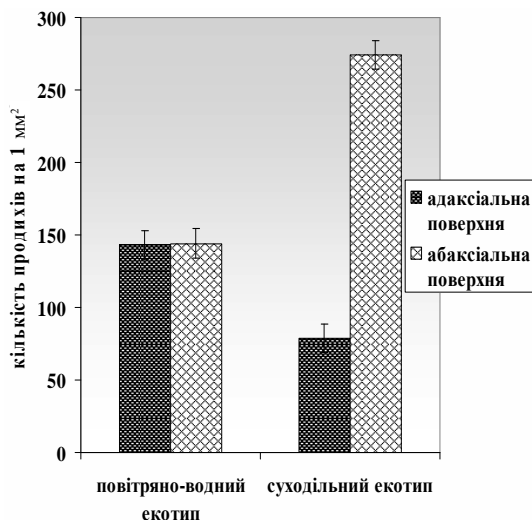


Рис. 5. Щільність продихів листкових пластинок *S. latifolium* (од. / 1 мм²)

Fig. 5. Stomatal density on the epidermis in leaf blades of *S. latifolium*, mm²

жені гребені, епідермальні клітини не мають чітких контурів (рис. 3, В, Г). Кутикула зморшкувата на епідермальних і гладенька на навколопродихових клітинах (рис. 3, Г). Продихи розташовані на одному рівні з поверхнею листка, що свідчить про низьку водоутримувальну здатність [10].

У суходільних рослин адаксіальна поверхня горбкувато-зморшкувата, є опукло-витягнуті підвищення, крізь товстий шар кутикули контури клітин невиразні, продихи поодинокі (рис. 4, А, Б). Гребені, які цілковито або частково розділяють вічка сітки, сформовані опуклими антиклінальними стінками клітин епідермісу, тангентальні стінки цих клітин дещо ввігнуті, або лише злегка і нерівномірно звивисті. Епідермальні клітини покриті дрібнозморшкуватою кутикулою. Навколо продихів кутикула зморшок не утворює. Абаксіальна поверхня має більш виражену гребінчастість, горбкуватість і сітчастість (рис. 4, В, Г). Гребінчастість обумовлена піднятими антиклінальними стінками видовжених епідермальних клітин, які орієнтовані вздовж листка. Кутикулярні гребені вищі, дрібнозморшкуваті. Контури клітин нечіткі, продихи добре проглядаються.

Щільність продихів на адаксіальній поверхні у повітряно-водних рослин удвічі більша, ніж у суходільних, а на абаксіальній — удвічі менша (рис. 5). У повітряно-водних рослин спостерігається майже однакова кількість продихів на обох поверхнях епідермісу, а в суходільних на адаксіальній поверхні продихів у 3,5 раза менше порівняно з абаксіальною.

За даними літератури, у дводольних рослин, до яких належить *S. latifolium*, на нижньому епідермісі листків продихів зазвичай більше, ніж на верхньому. Зростання рослин за дефіциту вологи в ґрунті супроводжується зменшенням площі листової пластинки, збільшенням щільності продихів на обох поверхнях епідермісу і зростанням ступеня ксероморфності зрілих листків [18]. Згідно з даними В.К. Василевської [3] у мезофітів за недостатнього водопостачання збільшується щільність продихів, а клітини епідермісу дрібнішають. У ксерофітних умовах велика кількість продихів необхідна мезофітам для посилення транспірації, що зменшує

перегрівання та сприяє кращому поглинанню води з ґрунту. Тому збільшення їхньої кількості є позитивною ознакою будови епідермісу рослин за умов посухи [16].

Таким чином, у досліджуваних рослин за природного помірного водного дефіциту дещо змінювалися габітус (із збереженням основного типу біоморфи), їхні лінійні розміри, а анатомічна будова виконувала стабілізуючу роль [4, 5]. Щільність продохів й ультраструктура поверхні клітин епідермісу відрізнялися в повітряно-водних та суходільних рослин і залежали як від їхнього розташування на листку, так і від ступеня водозабезпечення. У *S. latifolium* у разі зростання на суходолі сформувався адаптивний тип онтогенезу: з посиленням ксерофілізації на основі зменшення розмірів клітин зменшувалася і фотосинтезуюча поверхня листків, збільшувалася дрібноклітинність. У структурі листків *S. latifolium* відображені, поряд із морфологічними, і певні, екологічно зумовлені анатомічні особливості, які ілюструють широку варіабельність мікроструктури органів залежно від умов їхнього розвитку. Завдяки анатомічним змінам відбувається пристосування досліджуваних рослин до несприятливих екологічних чинників.

Висновки

Встановлено вплив помірного водного дефіциту на морфолого-анатомічні ознаки листків *Sium latifolium* L. Розміри листків особин, що росли на суходолі, в 1,5—1,8 раза зменшувалися порівняно з повітряно-водними. Анатомічна структура листків не змінювалася незалежно від рівня водозабезпечення. Природний водний дефіцит призводив до появи морфолого-анатомічних ознак ксероморфності, зокрема, зменшення розмірів клітин мезофілу в середньому в 1,3 раза.

Такі показники, як щільність продохів і тип ультраструктури поверхні епідермісу листків, в обох екотипів досліджуваних рослин різняться. У повітряно-водних рослин спостерігається майже однакова кількість продохів на обох верхніх епідерми, а в суходільних на адаксіальній поверхні продохів у 3,5 раза менше порівняно з абаксіальною поверхнею.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Борисовская Г.М. Анатомическое строение листьев некоторых видов рода *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) тундры // Ботан. журн. — 1983. — **70**, № 12. — С. 1629—1636.
2. Бутник А.А., Тимченко О.В. Строение эпидермы листьев видов семейства *Chenopodiaceae* // Ботан. журн. — 1987. — **72**, № 8. — С. 1021—1030.
3. Василевская В.К. Формирование листа засухоустойчивых растений. — Ашхабад: Изд-во АН Туркм. ССР, 1954. — 183 с.
4. Гамалей Ю.В. Таксономическая и экологическая специфичность структур и функций растений // Ботан. журн. — 1999. — **84**, № 6. — С. 1—7.
5. Державина Н.М., Силантьева Л.А. Некоторые анатомо-морфологические особенности видов рода *Asplenium* (*Aspleniaceae*) в связи с их экологией // Ботан. журн. — 2003. — **88**, № 12. — С. 46—59.
6. Иванова Л.А., Пьянков В.И. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // Ботан. журн. — 2002. — **87**, № 12. — С. 17—28.
7. Кордюм Е.Л. Современные проблемы клеточной биологии растений // Ботан. и микол. на пути в третье тысячелетие / Под ред. С.П. Вассера. — Киев, 1996. — С. 245—255.

8. Кордюм Є.Л., Білявська Н.О., Веденічева Н.П. та ін. Вплив помірного водного дефіциту на структурно-функціональну організацію рослин *Alisma plantago-aquatica* L. в природних умовах. — К., 1997. — 32 с.
9. Кордюм Є.Л., Сьтнік К.М., Бараненко В.В. и др. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях. — Киев: Наук. думка, 2003. — 273 с.
10. Кочетова Н.И., Кочетов Ю.В. Адаптивные свойства поверхности растений. — М.: Колос, 1982. — 176 с.
11. Мирославов Е.А. Структура и функции эпидермы листа покрытосеменных растений. — Л.: Наука, 1974. — 120 с.
12. Наумов Н.А., Козлов В.Е. Основы ботанической микротехники. — М.: Сов. наука, 1954. — 312 с.
13. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. — М.: Агропромиздат, 1988. — 271 с.
14. 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.
15. Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. — М.: Наука, 1979. — 155 с.
16. Шматько И.Г., Григорюк И.А., Шведова О.Е. Устойчивость растений к водному и температурному стрессам. — Киев: Наук. думка, 1989. — 221 с.
17. Езуу К. Анатомия семенных растений. — М.: Мир, 1980. — Т. 2. — 558 с.
18. Gindel I. Stomata constellation in the leaves of cotton, maize and wheat plants as a function of soil moisture and environment // *Physiol. Plant.* — 1969. — 22, (6). — P. 1143—1151.
19. Levitt J. Responses of plants to environmental stress. — New York: Academic Press, 1972. — 697 p.

Рекомендує до друку

Надійшла 26.05.2011 р.

І.В. Косаківська

И.И. Овруцкая

Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ЛИСТЬЕВ *SIUM LATIFOLIUM* L. В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ

Дана сравнительная анатомическая характеристика листьев воздушно-водных и суходольных растений *Sium latifolium* L., позволившая оценить влияние природных изменений водного режима. Установлено, что вследствие анатомических изменений происходит адаптация растений к неблагоприятным условиям окружающей среды. Природный водный дефицит приводит к уменьшению размеров листьев и клеток мезофилла. Тип ультраструктуры поверхности эпидермиса и количество устьиц отличались у растений, растущих в воде, и в условиях умеренного природного водного дефицита на берегу реки.

К л ю ч е в ы е с л о в а: анатомические признаки, листья, водный режим, *Sium latifolium*.

I.I. Ovrutska

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

ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF LEAVES OF *SIUM LATIFOLIUM* L. UNDER DIFFERENT GROWTH CONDITIONS

A comparative anatomical study was carried out in order to define the effect of water regime on leaves of the air-water and terrestrial plants of *Sium latifolium* L. It was established that the investigated plants adapt to unfavorable environmental conditions by means of anatomical changes. The natural water deficit resulted in reducing the size of leaves and mesophyll cells. Surface ultrastructure of the epidermis and stomata density vary between plants growing in water and under conditions of moderate water deficit on the river bank.

К е у w o r d s: anatomical characters, leaves, water regime, *Sium latifolium*.