



МОРФОЛОГО-АНАТОМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ НАЗЕМНИХ, ПЛАВАЮЧИХ ТА ПРИДОННИХ ЛИСТКІВ *NUPHAR LUTEA* (L.) SMITH.

ОЛЕНА М. КЛИМЕНКО

Анотація. Досліджена анатомічна будова плаваючих, придонних та наземних листків гетерофільної рослини *Nuphar lutea*. Показана відмінність анатомічної будови плаваючих та придонних листків: відсутність продихів, кутикули, диференційованої паренхіми, астеросклерейд, зменшення об'єму міжклітинників та товщини листка. Доведено, що виявлені особливості структури поверхні та анатомічної будови плаваючих, наземних та придонних листків, що знаходяться на різній глибині, зумовлені існуванням цих типів листків у різних за фізико-хімічними властивостями середовищах.

Ключові слова: *Nuphar lutea*, листок, анатомія, гетерофілія

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

Вступ

Варіації в розмірі, формі, товщині та кольорі листків на одній рослині широко розповсюджені. Гетерофілія – існування двох або більше типів листків на одній рослині (SCULTHORPE 1967) – є одним з прикладів адаптації рослин до умов зовнішнього середовища. Гетерофілія надає водним рослинам перевагу в пристосуванні до умов зовнішнього середовища. Знаходячись під контролем програми розвитку або дії факторів зовнішнього середовища рослини продукують різні типи листків відповідно до зміни рівня води або пори року (BAI-LING *et al.* 2005). Зручним об'єктом для вивчення гетерофілії є рослина *Nuphar lutea* (L.) Smith., яка має плаваючі листки, а також придонні листки, що формують розетку на дні водойми. При зниженні рівня води вона формує суходільну форму «*terrestris*» або «*minoriflore*» (Дубына 1982). Метою нашого дослідження було дослідити анатомічну будову плаваючих і придонних листків, а також листків з рослин, що ростуть на поверхні ґрунту.

Матеріали і методи досліджень

Матеріал для дослідження збирали у серпні-жовтні 2009 року і травні 2010 року. Для дослідження брали зрілі листки, що плавають на поверхні, листки що формують розетку на дні водойми на глибині 0,5 та 1,5 метри та листки рослин, що ростуть на поверхні ґрунту на відстані 2 метрів від води. Для фіксації вирізали ділянки мезофілу 0,5×1 см з середньої третини листової пластинки між краєм листка та центральною жилкою. Фіксували 2,5%

глутаровим альдегідом та 1% OsO₄, зневоднювали у серії спиртів, а заливку зразків в суміш епоксидних смол (епон-аралдит) проводили за загальноприйнятим методом (Барькіна *и др.* 2004). Для світлової мікроскопії виготовляли напівтонкі зрізи (0,5-1 мкм) на ультрамікротомі RMC MT-XL (США), які фарбували 1% метиленовим синім та 0,12% толуїдиновим синім та вивчали під мікроскопом Carl Zeiss NF (Germany). Кількість гідропот розраховували на знімках одержаних за допомогою мікроскопу Carl Zeiss з фотонасадкою Contax 160 MT. Вимірювали товщину листової пластинки, висоту та ширину клітин верхнього та нижнього епідермісу, палісадної та губчастої паренхіми, визначали коефіцієнт палісадності. Парціальний об'єм міжклітинників рахували за допомогою програми Image Tool for Windows. Одержані дані статистично оброблені за програмою Windows Excel.

Результати та їх обговорення

У досліджених рослин *N. lutea* плаваючі та наземні листки прості, цілокраї, без прилистків, черешок тригранний. Наземні листки утворюють розетку на поверхні ґрунту. Листкова пластинка епістоматична, продихи паразитного типу розташовуються у рядах (строчний тип) на верхньому (абаксіальному) боці листка (Рис. 1). На нижньому (адаксіальному) боці продихи відсутні, але знаходяться численні гідропоти (211 на 1 мм² поверхні листка, що зростає на поверхні ґрунту; 118 на 1 мм² поверхні плаваючого листка), які дифузно розташовані та шар кутикули. Плаваючі листки водних рослин

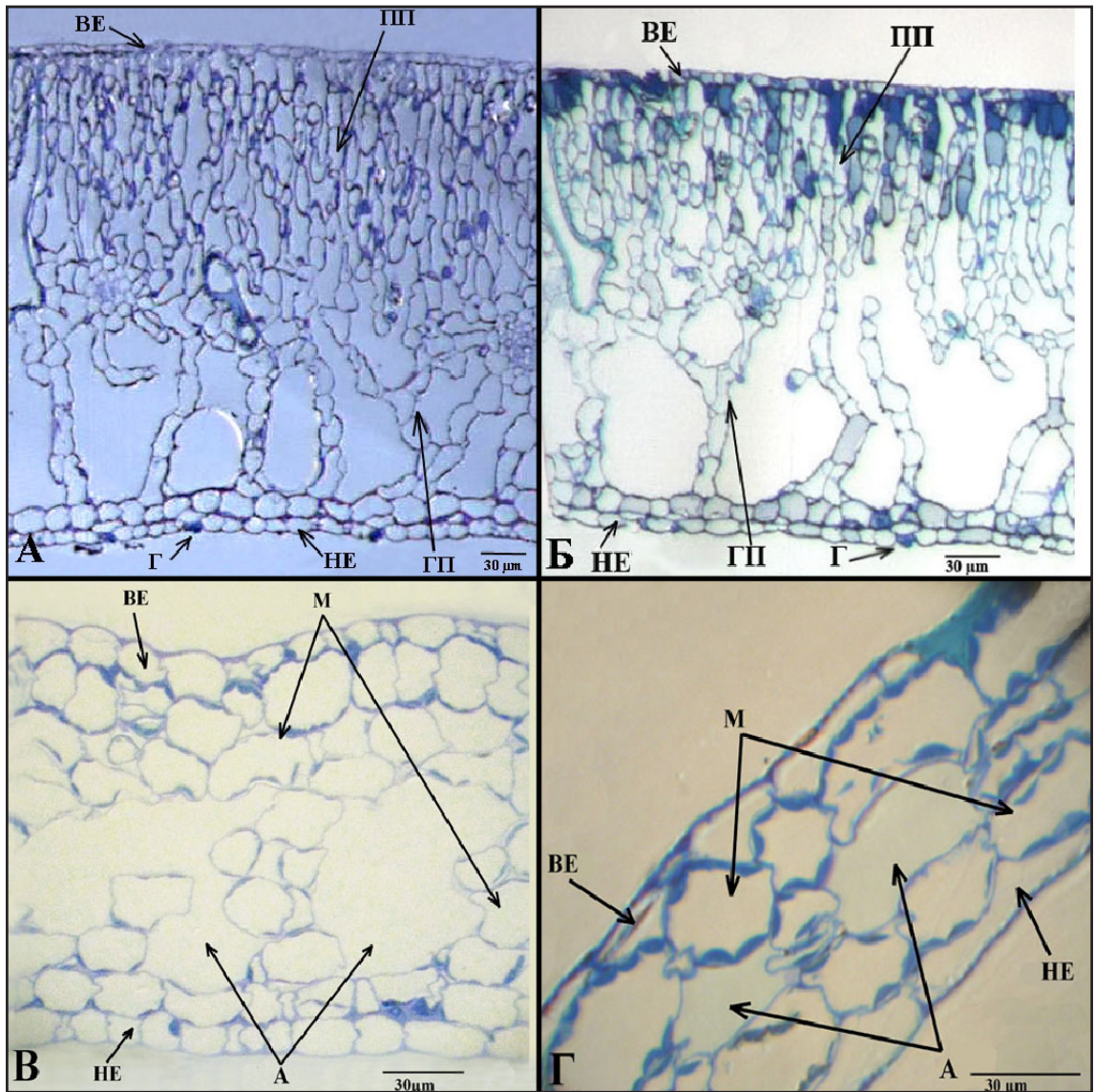


Рис. 1. Поперечні зрізи пластинок наземних (А), плаваючих (Б) і придонних (Б, Г) листків *Nuphar lutea* (світлова мікроскопія, 30 μm): BE – верхній епідерміс; А – аеренхіма; ПП – палисадна паренхіма; Г – гідропоти; HE – нижній епідерміс; ГП – губчаста паренхіма, М – мезофіл.

Fig. 1. Cross sections of terrestrial (A), floating (B) and bottom (B, Г) leaves of *Nuphar lutea* (light microscopy, 30 μm): BE – abaxial epidermis; А – aerenchyma; ПП – palisade parenchyma; Г – ghydropots; HE – adaxial epidermis; ГП – spongy parenchyma, М – mesophyll.

та листки рослин, що зростають на поверхні ґрунту характеризуються подібною анатомічною будовою. Верхній епідерміс має один шар клітин овальної форми, які вкриті тонкою кутикулою. Клітини нижнього епідермісу крупніші за клітини верхнього (Табл. 1), витягнуті в тангентальному напрямі. Палисадна паренхіма має 3-5 шарів циліндричних клітин, які відрізняються між собою за висотою, та невеликі міжклітинники. Губчаста паренхіма складається

з тонкостінних овальних клітин та великих міжклітинників – аеренхіми. В паренхімі зустрічаються астеросклерейди та членисті молочники (Рис. 1). Проте у цих типів листків спостерігаються відмінності в товщині листової пластинки (пластинка плаваючих листків має товщину $545,1 \pm 1,65$ мкм, пластинка листків з поверхні ґрунту – $588 \pm 2,8$ мкм), в розмірах клітин нижньої епідерми ($14,2 \pm 0,18$ мкм та $18,3 \pm 0,22$ мкм відповідно). У листків що

Табл. 1. Анатомічні ознаки наземних, плаваючих і придонних листків *Nuphar lutea*, n=100, P=0,05.Table 1. Anatomy features of *Nuphar lutea* terrestrial, floating and submerged leaves, n=100, P=0,05.

Листки	Товщина листка, мкм, M ± m	Висота клітин верхнього епідермісу, мкм, M ± m	Висота клітин нижнього епідермісу, мкм, M ± m	Парціальний об'єм міжклітинників, %, M ± m	Кількість гідропот на 1 мм ²
Наземні	588 ± 2,8	11,2 ± 0,12	18,3 ± 0,22	26,13 ± 0,63	211
Плаваючі	549,8 ± 0,7	12,9 ± 0,31	15,3 ± 0,28	43,6 ± 0,82	118
Придонні (0,5 метри)	162,2 ± 4,4	12,3 ± 0,51	13,6 ± 0,38	39,1 ± 0,81	21
Придонні (1,5 метри)	70,8 ± 0,32	8,7 ± 0,89	11,6 ± 0,86	12,5 ± 0,65	8,5

зростають на ґрунті зменшуються розміри (висота) клітин палисадної паренхіми, кількість шарів клітин з 4-5 до 3-4, парціальний об'єм міжклітинників з 42,8±0,73% до 26,13±0,47%, та коефіцієнт палисадності з 43,48±0,41% до 27,05±0,14% (Табл. 1). У іншій гетерофільній водної рослини *Batrachium peltatum* (Shrank) Pres. наземні та плаваючі листки значно відрізняються за товщиною листкової пластинки – товщина пластинки наземних листків складає 400±36 мкм, плаваючих – 272±17 мкм. Припускається, що збільшення товщини листків, що зростають на поверхні ґрунту, викликана їх існуванням у більш посушливих умовах порівняно з плаваючими листками (NIELSEN & SAND-JENSEN 1992).

Придонні листки *N. lutea*, незалежно від глибини на якій вони знаходяться, зелені, прості, хвилясті, цілокраї, без прилистків, з коротким тригранним черешком, формують розетку на дні водойми. Продихи та кутикула відсутні. Гідропоти спостерігаються на нижньому боці листків. На поверхні листків, які знаходяться на глибині 0,5 метрів, спостерігається більша кількість гідропот (21 на 1 мм²), ніж у листків з глибини 1,5 метри (8,5 на 1 мм²) (Табл. 1). Придонні листки значно відрізняються за анатомічною будовою від листків, що зростають на поверхні ґрунту, та плаваючих листків: відсутність продихів, кутикули, диференційованої паренхіми, астеросклерейд, зменшення об'єму міжклітинників та товщини листка (Рис. 1). Значна відмінність анатомічної будови наземних та придонних листків була показана також на прикладі гетерофільної водної рослини *Ranunculus flabellaris* Raf. У придонних листків *R. flabellaris* відсутня кутикула, продихи, диференційований мезофіл, зменшується товщина листкової пластинки та розміри клітин, об'єм міжклітинників. На думку авторів, ці зміни

спричинені сукупною дією факторів зовнішнього середовища (YOUNG *et al.* 1986).

В анатомічній будові придонних листків *N. lutea*, які знаходяться на різній глибині, також виявлені відмінності. Клітини верхнього та нижнього епідермісу придонних листків, що знаходяться на глибині 1,5 метри, неправильної форми, сильно витягнуті в тангентальному напрямку, хлоропласти в них відсутні. Наявні 2-3 шари недиференційованого мезофілу з невеликими міжклітинниками (Рис. 1). Висота клітин мезофілу становить від 7,7 до 27,4 мкм, вони овальні, з великою центральною вакуолею, хлоропласти розташовуються вздовж тангентальних стінок. Парціальний об'єм міжклітинників 12,5±0,65%. Товщина пластинки листків становить 70,8±0,32 мкм. Клітини верхнього та нижнього епідермісу придонних листків, з глибини 0,5 метри, овальні, витягнуті в тангентальному напрямку. Кількість шарів мезофілу збільшується до 7 у порівнянні із листками розетки, які зростають на глибині 1,5 метри. Висота клітин мезофілу становить від 8,3 до 33,2 мкм. Парціальний об'єм міжклітинників збільшується до 39,1±0,81%. Відповідно до збільшення шарів мезофілу, збільшується товщина придонних листків з глибини 0,5 метри до 162,2±4,4 мкм (Табл. 1). Ці зміни можуть бути пов'язані з впливом абіотичних факторів (температурою, швидкістю течії, глибиною зростання, кількістю світла). Відомо, що у рослин *Veronica anagallis-aquatica* L. при збільшенні швидкості течії зменшуються розміри клітин та підвищується їх щільність (BOEGER & ROULSON 2003). Але на нашу думку, найбільше на анатомічні показники придонних листків *N. lutea* впливає глибина зростання рослини. Зі збільшенням глибини зменшується інтенсивність падаючого світла. Зменшення

кількості шарів паренхіми можна розглядати, як пристосування необхідне для достатнього поглинання світла в усіх шарах листка (Потапов 1950). Залежність товщини листової пластинки та біомаси від інтенсивності світла описана також у *Rutex crispus* L. – при зростанні в умовах затемнення зменшується кількість зелених листків і суха маса цієї рослини (LAAN & BLOM 1990).

Висновки

Таким чином, отримані дані свідчать про значну відміну анатомічної будови плаваючих листків та придонних листків, що утворюють розетку на дні водойми. Плаваючі та наземні листки *N. lutea* не мають суттєвих морфологічних та анатомічних відмінностей. Характерними рисами придонних листків, на відміну від плаваючих та тих, що зростають на поверхні ґрунту, є відсутність кутикули, продихів, диференційованої паренхіми, зменшення об'єму міжклітинників, відсутність астеросклерейдів і молочників, зменшення товщини листової пластинки, зменшення кількості гідропот. Показано достовірне зменшення товщини листової пластинки зі збільшенням глибини водойми за рахунок зменшення кількості шарів мезофілу. Це можна розглядати, як пристосування, необхідне для достатнього поглинання світла в усіх шарах листка. Наявність

різних типів листків забезпечує адаптацію та успішне виживання цілої рослини, частини котрої знаходяться в різноякісних фізичних середовищах.

Використані джерела

- БАРЫКИНА Р.П. *и др.* 2004. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. Изд.-во МГУ, Москва.
- ДУБЫНА Д.В. 1982. Кувшинковые Украины. Наукова думка, Киев.
- ПОТАПОВ А.А. 1950. Вопросы физиологии и экологии погруженных гидрофитов. *Успехи современной биологии* 29 (3): 429–441.
- BOEGER M.R.T. & POULSON M.E. 2003. Morphological adaptations and photosynthetic rates of amphibious *Veronica anagallis-aquatica* L. (Scrophulariaceae) under different flow regimes. *Aquatic Botany* 75: 123–135.
- LAAN P. & BLOM P.M. 1990. Growth and survival responses of *Rumex* species to flooded and submerged conditions: the importance of shoot elongation, underwater photosynthesis and reserve carbohydrates. *Journal of Experimental Botany* 41 (228): 775–783.
- LIN B.-L., WANG H.-J., WANG J.-S., ZAHARIA I.L., ABRAMS S.R. 2005. Abscisic acid regulation of heterophylly in *Marsilea quadrifolia* L.: effects of R(-) and S(+) isomers. *Journal of experimental botany* 56 (421): 2935–2948.
- NIELSEN S.L. & SAND-JENSEN K. 1992. Photosynthetic implications of heterophylly in *Batrachium peltatum* (Shrank) Pres. *Aquatic botany* 44: 361–371.
- SCULTHORPE C.D. 1967. The biology of aquatic vascular plants. Edward Arnold Ltd., London.
- YOUNG J.P., DENGLER N.G., HORTON R.F. 1986. Heterophylly in *Ranunculus flabellaris*: the effect of abscisic acid on leaf anatomy. *Annals of botany* 60: 117–125.

MORPHOLOGY AND ANATOMY OF *NUPHAR LUTEA* (L.) SMITH. TERRESTRIAL, FLOATING AND SUBMERSED LEAVES

OLENA N. KLIMENKO

Abstract. The anatomy of the heterophyllous aquatic plant *Nuphar lutea* terrestrial, floating and submersed leaves was investigated. The anatomy of floating leaves is shown to be different from rosette leaves in the following: absence of stomata, cuticula, asterosclereids, differentiated parenchyma, reduce intercellular volume and leaf width. It is supposed that described features of anatomy and surface ultrastructure of the terrestrial, floating and submersed leaves from different depth are caused by existence of them in different physicochemical environments.

Key words: *Nuphar lutea*, leaves, anatomy, heterophylly

M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, Tereshchenkivska Str., 2, Kiev, 01601, Ukraine; li_grey@mail.ru