

УДК 581.8

УЛЬТРАСТРУКТУРНІ ОСОБЛИВОСТІ ПОВЕРХНІ МІЖВУЗЛІВ ХВОЩА ПОЛЬОВОГО (*EQUISETUM ARVENSE* L.)

МИРОСЛАВА СТАХІВ *, МИКОЛА ЩЕРБАТЮК, ЛЕСЯ ВОЙТЕНКО, ЛЮДМИЛА МУСАТЕНКО

Анотація. Досліджували ультраструктурні особливості зовнішньої поверхні стебла хвоща польового. Завдяки електронно-мікроскопічному аналізу встановлено, що пластинки кремнезему на поверхні епідермісу міжвузлів стебла *Equisetum arvense* L. розподілені рівномірно, не щільно, досить тонким шаром. Таким чином, завдяки компактному розташуванню його частинок на стеблі забезпечується висока механічна міцність і жорсткість стебла та бокових пагонів *E. arvense*.

Ключові слова: *Equisetum arvense*, кремнезем, ультраструктура, міжвузля

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна; * stahiv@ukr.net

Вступ

Хвощі (Equisetaceae) є однією з найдревніших груп рослин на Землі і характеризуються високим рівнем поглинання кремнію із ґрунту, у порівнянні з іншими наземними рослинними організмами. Відповідно, хвощі інтенсивно накопичують кремній у вигляді двоокису кремнію (кремнезему) та володіють найвищими показниками накопичення його серед вищих рослин (SARCI *et al.* 2007).

Відомо, що кремній найбільш поширений елемент у природі, після кисню. У чотирьохвалентному стані (Si^{4+}) він входить до складу двоокису кремнію, який, у свою чергу, часто зустрічається у вигляді опалового кремнезему ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$), олігота полікремнієвих кислот. У рослинних і тваринних тканинах кремній знаходиться у вигляді водорозчинних сполук, наприклад, ортокремнієвої кислоти, ортокремнієвих ефірів, а також у формі нерозчинних мінеральних полімерів (полікремнієві кислоти і аморфний кремнезем) (КОЛЕСНИКОВ 2001). Кремнезем, у свою чергу, виявлений у вищих рослин, а також у різноманітних організмів як, наприклад,

діатомові водорості, молюски, губки та ін. (HEATHNER *et al.* 2009; KROGER *et al.* 2001).

Зазвичай, кремнезем локалізується на клітинних стінках надземних та підземних частин органів рослин. Із ґрунтового розчину він поглинається кореневою системою у вигляді кремнієвої кислоти та транспортується по ксилемі до наземних органів. Із втратою води через транспірацію, кремнієва кислота концентрується і полімеризується, перетворюючись у діоксид кремнію (SiO_2), який у кінцевому етапі осідає на клітинних стінках епідерми рослин. Слід зазначити, що близько 90% кремнезему, що накопичується, локалізується у пагонах рослин (MA & TAKAHASHI 2002). Основну роль при поглинанні кремнезему відіграють бічні корені, однак, кореневі волоски в цьому процесі участі не беруть (MA & YAMAJI 2006).

Здатність рослин накопичувати кремнезем дуже варіює. Деякі рослинні організми накопичують від 0,1% до 10% і більше оксиду кремнію відносно маси сухої речовини, в той же час, як інші акумулюють дуже низькі його концентрації (HODSON *et al.* 2005). Однак, молекулярні механізми цих відмінностей досі невідомі. Високим рівнем поглинання кремнезему характеризуються такі рослини,

як кукурудза, пшениця, рис та ін., які в свою чергу, є основною сировиною для виробництва біопалива. Проте, надлишковий його вміст у цих рослинах може бути шкідливим для такого виробництва, оскільки кремнезем надає матеріалу жорсткості (MA *et al.* 2007).

Як відомо, хвощі знайшли широке застосування у медицині і деякі дослідники (SANDERSON & ADLER 2008) пов'язують лікарські властивості хвоща саме із високою концентрацією кремнезему, оскільки його вміст складає 25% маси сухої речовини (HOLZNÜTTER *et al.* 2003). Хвощі мають високі антибактеріальні, антисептичні та в'язучі характеристики.

Досить широко вивчений та описаний розподіл кремнезему у різних трав, а також у злаків (PERRY *et al.* 1987). Кремнезем відіграє важливу роль у життєдіяльності рослин, оскільки виступає в якості мінерального бар'єру проти проникнення патогенних мікроорганізмів, важких металів і є елементом механічної міцності, а також важливим фактором природного захисту рослин від посухи, шкідників і хвороб (RAVEN 2003). Однак, на сьогоднішній день, процес транспортування кремнезему, завдяки механізму активного перенесення, досліджений досить фрагментарно і лише для окремих культур, таких як рис, огірки, помідори, кукурудза (MITANI & MA 2005; MA *et al.* 2007). Остаточна роль кремнезему у фізіологічних процесах для рослин до цього часу залишається не до кінця встановленою. У свою чергу, дослідження щодо розподілу кремнезему у хвоща польового є досить фрагментарними та поодинокими. Тому, метою нашої роботи було вивчити ультраструктурні особливості та розподіл кремнезему на поверхні епідермісу міжвузлів хвоща польового.

Матеріали і методи дослідження

Для дослідження ультраструктурних особливостей поверхні хвоща польового (*Equisetum arvense* L.) під скануючим мікроскопом (JEOL JSM-6060LA)

використовували поздовжні та поперечні зрізи міжвузлів хвоща польового. Заморожені за допомогою рідкого азоту зразки висушували за температури -40°C у вакуумі, потім покривали шаром золота у іонному напилювачі для надання їм кондуктивності. Розміри на мікрофотографіях визначали за допомогою програми UTHSCSA Image Tool 3.0, використовуючи задану приладом на зображенні лінійку-шкалу.

Результати та їх обговорення

У хвоців, як і в інших наземних рослин, зовнішня поверхня стебла, бічних пагонів, а також листків вкрита епідермою, яка виконує функцію гомеостазу, оскільки захищає внутрішні тканини рослин від висихання та відіграє важливе значення у процесах газообміну та транспірації. Такі властивості епідерми пов'язані з морфолого-фізіологічною диференціацією її клітин (ЛОТОВА 2001). Клітинні стінки епідерми вкриті кутикулою, яка в свою чергу, покрита восковим шаром, що надає поверхні органів рослин сизуватого відтінку.

Проведені нами електронно-мікроскопічні дослідження показали, що кремнезем покриває всю зовнішню поверхню епідермісу міжвузлів стебла хвоща польового у вигляді тонкого шару під кутикулою, надаючи механічної міцності стеблу рослини. Аналіз Аналіз мікрофотографій також показав (Рис. 1, 2), що кремнезем на поверхні стебла *E. arvense* розподілений рівномірно, однак не щільно, тонким шаром, завдяки компактному розташуванню його частинок. Товщина поверхневого шару змінюється і становить від 1 до 7 μm . Слід відмітити, що форма макроскопічних зерен кремнезему на різних ділянках міжвузля різна – в заглибинах між ребрами зрілих міжвузлів і на молодих тканинах міжвузлів, де немає добре сформованої ребристої структури, це, головним чином, пластинки, а на бічних поверхнях ребер під кутикулою розташовуються пластинки і зерна неправильної форми. Завдяки наявності компактного та доволі однорідного шару

кремнезему на стеблі і навіть на молодих його тканинах, забезпечується висока міцність і жорсткість стебла та інших органів хвоща польового.

На зовнішній поверхні епідерми стебла *E. arvense* присутня велика кількість продихів (Рис. 3), які, головним чином, локалізуються на бокових площинах ребер міжвузлів, оскільки, саме тут, під епідермою залягає фотосинтезуюча тканина – хлоренхіма. Кожен продих має щілину між двома клітинами, які розташовуються над поверхнею епідермісу. Зовнішня і внутрішня поверхня замикаючих клітин вкрита кутикулою під якою, у свою чергу, розташовуються пластинки і зерна оксиду кремнію. Продихи також розташовані на поверхні листків та стебел рослин поодинокі (Рис. 4), інколи доволі витягнутими групами, більш менш рівномірно. На відміну від решти вищих рослин, у яких замикаючі клітини розташовуються приблизно в одній площині із клітинами супутниками, у хвощів продиховий апарат складається із чотирьох клітин, які розміщені у два яруси. Відомо, що перша пара зовнішніх клітин за будовою подібна до основних клітин епідерми. Вони мають клітинні стінки також насичені кремнеземом. У якості замикаючих – функціонують клітини верхнього ярусу (ЛОТОВА 2001).

Висновки

Таким чином, отримані нами результати показали, що пластинки кремнезему на поверхні стебла рослин *E. arvense* розподілені рівномірно, не щільно, досить тонким шаром. У цілому, можна стверджувати про компактне розташування його частинок. Завдяки наявності компактного і доволі однорідного шару кремнеземових пластинок і зерен на стеблі забезпечується висока міцність і жорсткість стебла та бічних пагонів хвоща польового. Що, в свою чергу, забезпечує цьому виду доволі широке поширення, а в деяких ценозах домінуючу роль.

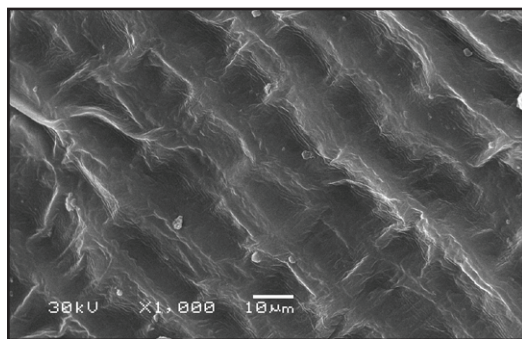


Рис. 1. Ультроструктура поверхні між ребрами молодого міжвузля стебла хвоща польового.

Fig. 1. The surface ultrastructure between ribs of *Equisetum arvense* (young internode).

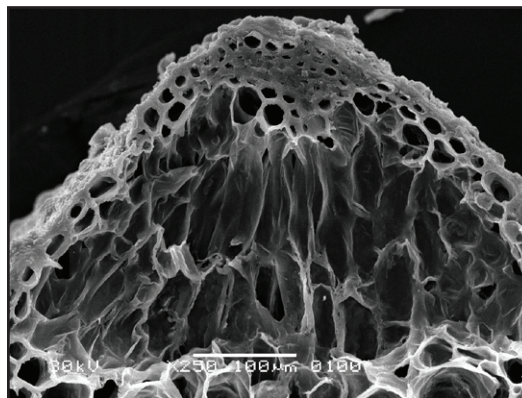


Рис. 2. Поперечний переріз стебла хвоща польового у ділянці ребра.

Fig. 2. The cross-section through the rib of stem in *Equisetum arvense*.

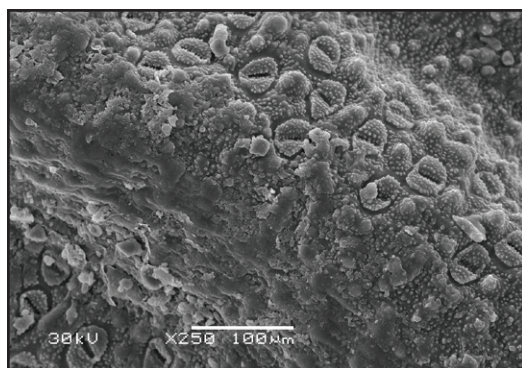


Рис. 3. Продихи на бічній поверхні ребра зрілого міжвузля хвоща польового.

Fig. 3. The stomata in the grooves between the ribs of *Equisetum arvense* mature internode.

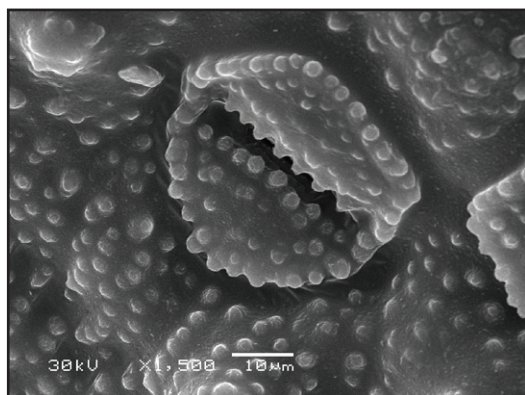


Рис. 4. Продих на поверхні міжвузля хвоща польового.

Fig. 4. Stoma on *Equisetum arvense* internode.

Використані джерела

- КОЛЕСНИКОВ М.П. 2001. Формы кремния в растениях. *Успехи биологической химии* 41: 301–322.
- ЛОТОВА Л.И. 2001. Морфология и анатомия высших растений. Эдитореал УРСС, Москва.
- HEATHER A., CURRIE, CAROLE C. PERRY. 2009. Chemical evidence for intrinsic 'Si' within *Equisetum* cell walls. *Phytochemistry* 70: 2089–2095.

- HODSON M.J., WHITE P.J., MEAD A., BROADLEY M.R. 2005. Phylogenetic variation in the silicon composition of plants. *Ann. Bot.* 96: 1027–1046.
- HOLZHÜTER G., NARAYANAN K., GERBER T. 2003. Structure of silica in *Equisetum arvense*. *Anal. Bioanal. Chem.* 376: 512–517.
- KROGER N., DEUTZMANN R., SUMPER M. 2001. Silica-precipitating peptides from diatoms – The chemical structure of silaffin-1A from *Cylindrotheca fusiformis*. *Biol. Chem.* 276: 26066–26070.
- MA J.F., TAKAHASHI E. 2002. Soil, fertilizer and plant silicon research in Japan. Elsevier Science, Amsterdam.
- MA J.F., YAMAJI N. 2006. Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends Plant Sci.* 11: 392–397.
- MA J.F., YAMAJI N., MITANI N., TAMAI K., KONISHI S., FUJIWARA T., KATSUHARA M., YANO M. 2007. An efflux transporter of silicon in rice. *Nature* 448: 209–212.
- MITANI N., MA J.F. 2005. Uptake system of silicon in different plant species. *J. Exp. Biol.* 56: 1255–1261.
- PERRY C.C., WILLIAMS R.J.P., FRY S.C. J. 1987. Cell-wall biosynthesis during silicification of grass hairs. *Plant. Physiol.* 126: 437–448.
- RAVEN J.A. 2003. Cycling silicon the role of accumulation in plants – Commentary. *New. Phytol.* 158: 419–421.
- SANDERSON M.A., ADLER P.R. 2008. Perennial forages as second generation bioenergy crops. *Intl. J. Molec. Sci.* 9: 768–788.
- SAPEI L., GIERLINGER N., HARTMANN J., NÖSKE R., STRAUCH P., PARIS O. 2007. Structural and analytical studies of silica accumulations in *Equisetum hyemale*. *Anal. Bioanal. Chem.* 389: 1249–1257.

ULTRASTRUCTURAL FEATURES OF THE INTERNODES' SURFACE IN HORSETAIL (*EQUISETUM ARVENSE* L.)

MYROSLAVA STAKHIV *, MYKOLA SHCHERBATUIK, LESYA VOYTENKO, LUDMYLA MUSATENKO

Abstract. The ultrastructure of the outer surface of the common horsetail stem was studied. Through electron microscopic analysis we showed that silica plates on the surface of *Equisetum arvense* L. stem are distributed evenly, not tight, in thin layer. Thus, compact arrangement of particles on the internodes causes high mechanical strength and stiffness of the *E. arvense* stem and lateral branches.

Key words: *Equisetum arvense*, silica, ultrastructure, internode

M.G. Kholodny Institute of Botany of the NAS of Ukraine, 2 Tereshchenkivska str, Kyiv, 01601, Ukraine; * stahiv@ukr.net