



УЛЬТРАСТРУКТУРА ПОВЕРХНІ ЕПІДЕРМИ ПЛАВАЮЧИХ І ПІДВОДНИХ ЛИСТКІВ *TRAPA NATANS* L.

ОЛЕНА М. НЕДУХА

Анотація. Методом скануючої електронної мікроскопії досліджена ультраструктура поверхні епідерми плаваючих і підводних листків *Trapa natans* L., для якого характерна гетерофілія. Встановлено відмінності в ультраструктурі епідерми плаваючих й підводних листків у фазі вегетативного росту. Плаваючі листки характеризуються наявністю продихів на верхній поверхні та високих кутикулярних гребенів по периферії клітин нижньої епідерми. Підводні листки позбавлені продихів, на епідермі виявляються повздовжні кутикулярні борозни і пороподібні структури, а контури клітин нечіткі.

Ключові слова: гетерофілія, епідерма, ультраструктура, листок, *Trapa natans*

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, 01601, Київ, Україна; o.nedukha@hotmail.com

Вступ

Відомо, що затоплення сільськогосподарських рослин викликає зміни на клітинному та метаболічному рівнях у надземних органах і кореневій системі (VARTARETIAN & JACKSON 1997). Зокрема гіпоксію, зміну структури клітин листків і коренів, а також зниження фотосинтетичної активності. Тоді як вищі водні рослини виробили механізми, які допомагають зануреним у воду листкам й пагонам адаптуватися до зниженого поглинання CO₂, меншої освітленості та зміни спектральних характеристик світла (ЛАНСБЕРГ 2003; SMITH & WALKER 1981; MADSEN & MABERTY 1991). Головні ознаки адаптації до затоплення – це збільшення площі листка, зменшення товщини епідермальної кутикули, редукція продихів або повна їхня відсутність тощо (Моммер *et al.* 1985). Незважаючи на численні дані стосовно вивчення впливу затоплення на ріст і функціонування органів вищих рослин, для розуміння клітинних механізмів адаптації рослини до цього фактору, на найбільшу увагу заслуговують дослідження структурної організації листків, які у природних умовах нормально функціонують як над водою, так і при їхньому зануренні. Присутність таких листків характеризуються вищі водні рослини, для яких властива гетерофілія. У даній роботі ми наводимо результати дослідження ультраструктури поверхні епідермісу плаваючих і підводних листків *Trapa natans* L.

Матеріали і методи досліджень

Об'єктом дослідження були листки рослин *T. natans*, що зростали на глибині 60–80 см на березі Русанівського каналу (р. Дніпро, м.

Київ). Плаваючі й підводні листки збирали на початку фази вегетативного росту. Для скануючої електронної мікроскопії вирізки серединної частини листової пластинки з двох плаваючих і двох однакових за розмірами підводних листків відбирали із чотирьох рослин однакового розміру. Матеріал фіксували на місці опідні 5%-им розчином параформальдегіду на 0,5 М фосфатному буфері, промивали буфером, зневоднювали етанолом і кріпили на столики за загально прийнятою методикою в електронній мікроскопії. Структуру поверхні епідерми вивчали за допомогою скануючого електронного мікроскопа JSM–6060 LA після попереднього напилення золота. Середні розміри клітин епідермісу підводних і надводних листків, а також розміри продихів визначали на електронограмах. Матеріал обробляли статистично, використовуючи програму BIO–8.

Результати та їх обговорення

Загальна характеристика листків. Для рослини *T. natans* у фазі вегетативного росту характерна виражена гетерофілія (Рис. 1 А-В). Плаваючі листки формують розетку, їх листової пластинка має рівносторонню трикутну форму, гострий кінчик і округло-клиновидну основу (Рис. 1 А), а черешок циліндричний, посередині має «здуття» із аеренхімою. Підводні листки лінійні (Рис. 1 Б) або розсічені (Рис. 1 В).

Ультраструктура поверхні плаваючих листків. Листки епістоматичного типу (Рис. 2 А-Г). Продихи видовжені, випуклі, замикаючі клітини продихів вкриті шаром кутикули (Рис. 2 А, Б). Продиховий індекс неможливо було підрахувати із-за відсутності чітких

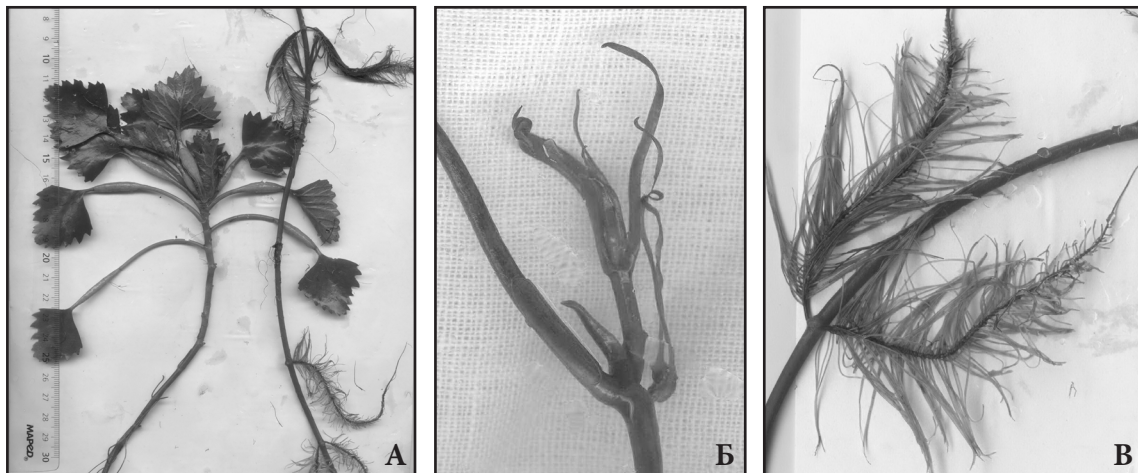


Рис. 1. Загальний вигляд плаваючих (А) і підводних (Б і В) листків *Trapa natans*.
 Fig. 1. General view of floating (A) and submerged (B and B') leaves of *Trapa natans*.

розділень окремих клітин епідермісу. Тому ми підраховували кількість продихів на одиницю поверхні, середня щільність яких становила 650 ± 43 на 1 мм^2 площі. Продихи припідняті над верхньою епідермою і зв'язані між собою кутикулярними гребенями шириною близько $2,5 \text{ мкм}$. Тип продихів не визначено із-за відсутності чітких меж оточуючих клітин, які вкриті товстим шаром складчастої кутикули. Усі продихи були відкриті. Середній розмір замикаючих клітин становив: по довгій осі – $18 \pm 2,4 \text{ мкм}$, по короткій – $4,5 \pm 0,5 \text{ мкм}$; середній розмір продихової щілини – $8,5 \times 1,5 \text{ мкм}$. Основні епідермальні клітини дрібні ($10 \times 5 \text{ мкм}$), їх периметр також вкритий досить широким кутикулярним бороздчатим шаром. На нижній епідермі плаваючих листків водяного горіха продихи відсутні (Рис. 2 В-Г). Поверхня кожної епідермальної клітини заглиблена із-за наявності по її периметру кутикули, що формує високий валик (від $2,5$ до $4,5 \text{ мкм}$ завширшки) на антиклинальних оболонках у вигляді «тину». На кутикулярному виступі воску не виявлено, тоді як на поверхні заглибленої частини деяких клітин (лише у від 8 до 10 % клітин) спостерігали воскові горбки діаметром до $0,5 \text{ мкм}$.

Ультраструктура поверхні підводних листків. На поверхні лінійних підводних листків продихів не виявило, крім того, окремі клітини епідерми не розрізняються (Рис. 3 А, Б). Епідерма вкрита кутикулою, що утворює по довгій осі листка майже суцільні гребені шириною $1,5\text{-}2 \text{ мкм}$, які простягаються вздовж листка майже суцільним шаром завширшки від 5 до 40 мкм .

Між повздовжніми гребенями кутикули видно невеликі поперечні кутикулярні тяжі. Необхідно відмітити наявність заглибин між повздовжніми кутикулярними гребенями. Ультраструктура поверхні розсічених підводних листків у фазі вегетативного росту подібна до структури поверхні лінійних підводних листків – продихи відсутні, а контури основних епідермальних клітин не розрізняються (Рис. 3 В, Г). Уздовж голкоподібних часточок листка спостерігаються кутикулярні гребенеподібні формування, поверхня кутикули майже гладка. Відмінною ознакою структури розсічених підводних листків є наявність на поверхні кутикули в невеликих заглибинах скупчень (від 15 до 27) пороподібних структур, зовнішній діаметр яких коливається від $0,5$ до 1 мкм (Рис. 3 Г, Д). Структура поверхні підводних листків у різних рослин була подібна, відмінності полягали лише в присутності на їхній поверхні водоростей.

Таким чином, порівняльне дослідження ультраструктури поверхні епідерми листків водяного горіха виявило відмінні ознаки між різними їх типами. Наявність продихів на верхній поверхні плаваючих листків притаманна не лише листкам *T. natans*, але й іншим видам вищих водних рослин, зокрема, численим видам із родини Nymphaeaceae і Potamogetonaceae (CARPENTER 2006; ARBER 2008). При формуванні високих гребенів кутикули по периметру основних епідермальних клітин (на антиклинальних оболонках) на абаксальній поверхні плаваючих листків *T. natans*, листкова пластинка контактує з водою лише в місцях

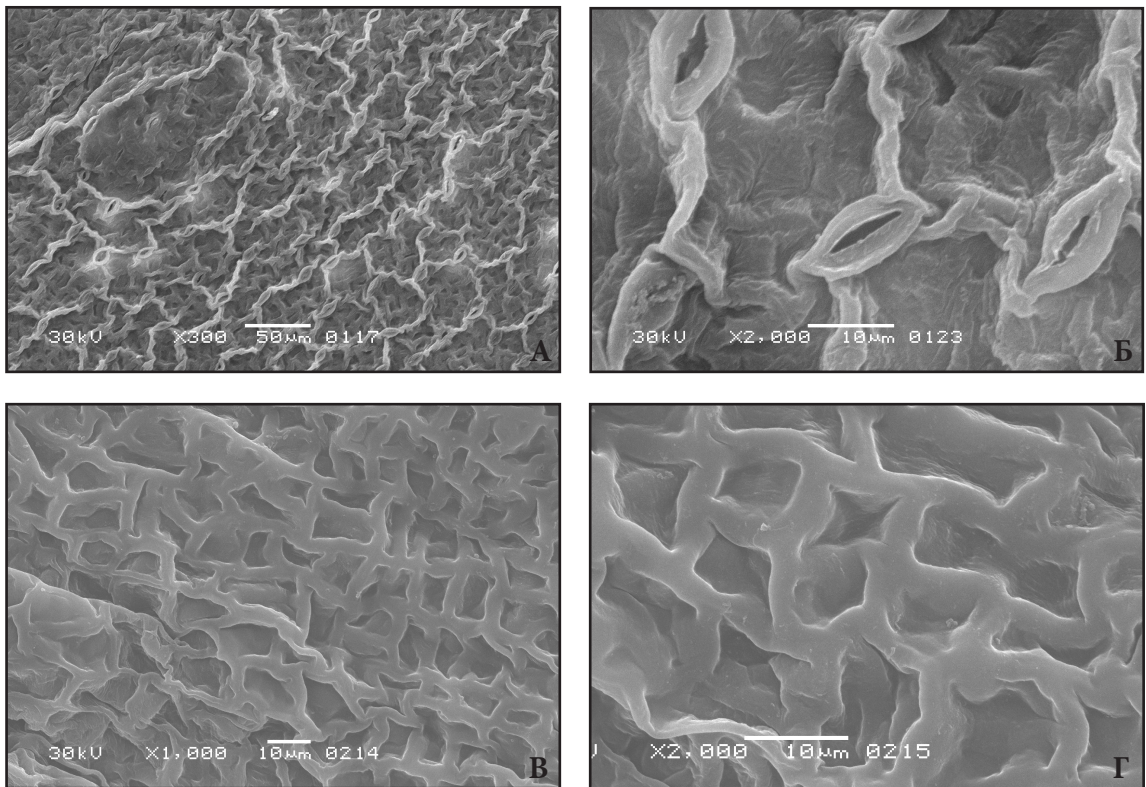


Рис. 2. Ультраструктура верхньої (А, Б) та нижньої (В, Г) поверхні епідерми плаваючих листків *Trapa natans*.
Fig. 2. Ultrastructure of upper (A, B) and lower (B, Г) epidermal surface of *Trapa natans* floating leaves.

кутикулярних гребенів, між якими знаходиться товстий повітряний шар. Можна припустити, що формування цих кутикулярних гребенів по периметру клітин необхідне для утримання повітряного шару між листком і водною поверхнею, що, очевидно, є допоміжним засобом збільшення плавучості листків, навіть при наявності розвиненої аеренхіми в їхніх черешках (ВЕРСУ 2004).

Дослідження структури поверхні підводних листків водяного горіха у фазі вегетативного росту показало, що незалежно від форми листової пластинки для них характерною є відсутність продихів і наявність кутикулярних гребенів по периферії епідермальних клітин. Такі особливості епідерми властиві підводним листкам більшості гідрофітів, зокрема, продихи виявлені у підводних листків *Sium latifolium* L. (ARBER 2008; НЕДУГА 2011). Наявність пороподібних структур на поверхні розсічених підводних листків *T. natans* заслуговує на увагу, так як через їх епідерміс транспортуються не тільки водні розчини, але також відбувається транспорт газів та окремих іонів (O_2 , CO_2 , HCO_3^-)

(SMITH & WALKER 1981). Проте питання про функціональну роль пороподібних структур у підводних листках водяного горіха та у інших гідрофітів поки лишається відкритим. Виявлені пороподібні структури за формою схожі на порові структури, описані для підводних розсічених листків *Myriophyllum spicatum* L. Тоді як виявлені кутикулярні борозенки схожі на кутикулярні структури на поверхні підводних листків *Potamogeton pectinatus* L. (НЕДУГА 2008).

Щоб визначити мінливість епідермальних структур, ми досліджували препарати середньої частини листових пластинок як плаваючих, так і підводних листків із кількох рослин. Суттєвих відмінностей в ультраструктурі поверхні в межах одного типу листка не було виявлено. Це дозволяє зробити висновок, що стоматографічні ознаки відносно постійні в межах виду *T. natans* і типу листків на фазі вегетативного росту.

Використані джерела

- НЕДУГА О.М. 2011. Гетерофілія у рослин. Альтерпрес, Київ.
 ARBER A.R. 2008. Water plants: A study of aquatic angiosperms.

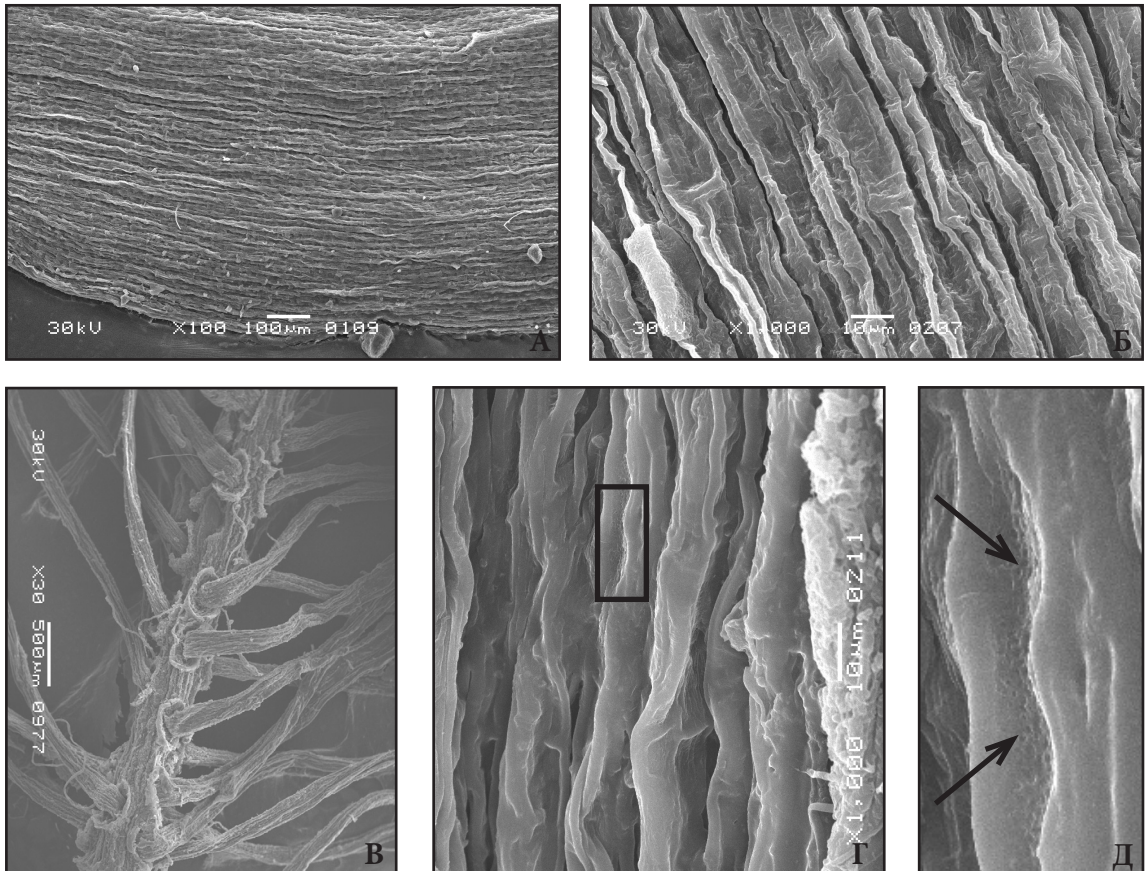


Fig. 3. Epidermal ultrastructure of submerged linear (A, B) and submerged dissected leaves (B-D) of *Trapa natans*.

- Cambr. Univ. Press, Cambridge.
- BERCU R. 2004.** Histoanatomy of the leaves of *Trapa natans* (Trapaceae). *Phytol. Balcan.* **10**: 51-55.
- CARPENTER K.J. 2006.** Specialized structures in the leaf epidermis of basal angiosperms: morphology, distribution, and homology. *Amer. J. Bot.* **93**: 665-681.
- MADSEN T.V. & MABERTY S.C. 1991.** Diurnal variation in light and carbon limitation of photosynthesis by two species of submerged freshwater macrophytes with a differential ability to use bicarbonate. *Freshwater Biol.* **26**: 175-187.
- MOMMER L., PONS T.L., WOLTERS-ARTS M. et al. 2005.** Submergence-induced morphological, anatomical, and biochemical responses in a terrestrial species affects gas diffusion resistance and photosynthetic performance. *Plant Physiol.* **139**: 497-508.
- NEDUKHA O.M. 2008.** Constant water environment and peculiarity of leaf structure of some water plants. *Zeszyty Problemowe Postepow Nauk Rolniczych (Warszawa)*. **524**: 189-203.
- SMITH F.F. & WALKER N.A. 1981.** Photosynthesis by aquatic plants: effects of unstirred layers in relation to assimilation of CO₂ and HCO₃ and isotopic discrimination. *New Phytol.* **6**: 245-259.
- VARTAPETIAN B. & JACKSON M.B. 1997.** Plant adaptation to anaerobic stress. *Ann. Bot.* **79** (Suppl. A): 3-20.

ULTRASTRUCTURE OF EPIDERMAL SURFACE IN FLOATING AND SUBMERGED LEAVES OF *TRAPA NATANS* L.

OLENA M. NEDUKHA

Abstract. Ultrastructure of epidermal surface of floating and submerged leaves of *Trapa natans* at vegetative phase was investigated. Heterophylly is character for this plant. The determine differences were established. The presence of stomata on upper epidermis and the presence of high cuticular combs along perimeter at each cell on lower epidermis were typical for floating leaves. Submerged leaves have not stomata, but cuticular combs and pore-like structures were revealed in abaxial surface. The contours of epidermal cells are indistinct because outer cell walls of epidermis are coated by solid cuticle layer.

Key words: Heterophylly, epiderm, ultrastructure, leaf, *Trapa natans*

M.G. Kholodny Institute of Botany of NAS Ukraine. Tereschenkivska str. 2, Kiev, 01601, Ukraine; o.nedukha@hotmail.com