



УДК 581.4:615.322

АНАТОМІЯ ПЛАВАЮЧИХ ТА ПІДВОДНИХ ЛИСТКІВ ГЕТЕРОФІЛЬНОЇ РОСЛИНИ *NYMPHAEA CANDIDA* L.

ОЛЕНА М. КЛИМЕНКО

Анотація. Досліджена анатомічна будова плаваючих та підводних листків гетерофільної рослини *Nymphaea candida* L. Показана відмінність анатомічної будови плаваючих та підводних листків, яка проявляється у відсутності продохів, диференційованої паренхіми, астеросклерей, зміні орієнтації хлоропластів, значному зменшенні товщини листка (у 8 разів) та об'єму міжклітинників (у 2 рази). На підставі отриманих даних та попередніх досліджень водних гетерофільних рослин зроблено висновок щодо спільної моделі адаптації водних гетерофільних рослин до існування за умов знаходження частин однієї рослини в різних фізичних середовищах.

Ключові слова: *Nymphaea candida*, листок, анатомічна будова, гетерофілія

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

Вступ

Гетерофілія – це існування двох або більше типів листків на одній рослині (SCULTHORPE 1967). Це явище відоме серед всіх головних груп рослин: мохоподібних, папоротей, водних і наземних покритонасінних рослин (НЕДУХА 2011). Справжні водні вищі рослини є цікавими об'єктами для вивчення гетерофілії через їх здатність утворювати на одній рослині різні типи листків: плаваючі на поверхні води, повністю занурені в воду та, у деяких випадках, повітряні листки (наприклад, при зниженні рівня води) (COOK & JOHNSON 1967; KANE & ALBERT 1982; DESCHAMP & COOKE 1985; WELLS & PIGLIUCCI 2000). Гетерофілія надає водним рослинам перевагу в пристосуванні до умов зовнішнього середовища. Для дослідження була обрана гетерофільна водна рослина *Nymphaea candida* L. (латаття сніжно-біле), яка має плаваючі та підводні листки. Метою дослідження було вивчення анатомічної будови різних типів листків *N. candida*.

Матеріали і методи досліджень

Матеріал для дослідження збирали в липні та серпні 2013 року. Для аналізу анатомічної будови брали зрілі листки, що плавають на поверхні води та листки, що формують розетку на дні водойми на глибині 1 метр. З середньої третини листової пластинки між краєм листка та центральною жилкою вирізали ділянки мезофілу розміром 0,5×1 см. Фіксацію 2,5% глутаровим альдегідом та 1% OsO₄, зневоднення у серії спиртів та заливку зразків у суміш епоксидних смол (епон-аралдит) проводили за загальноприйнятим методом. Для світлової мікроскопії робили напівтонкі зрізи (0,5-1 мкм) на ультрамікротомі RMC MT-XL (США), які забарвлювали 0,12% толуїдновим синім. Зразки вивчали під мікроскопом NF (Carl Zeiss, Germany). На знімках отриманих за допомогою мікроскопу Carl Zeiss з фотонасадкою Contax 160 MT за допомогою програми Image Tool розраховували кількість гідропот, вимірювали товщину листової пластинки, висоту клітин верхнього та нижнього епідермісу, висоту клітин палісадної та губчастої паренхіми, визначали коефіцієнт палісадності та

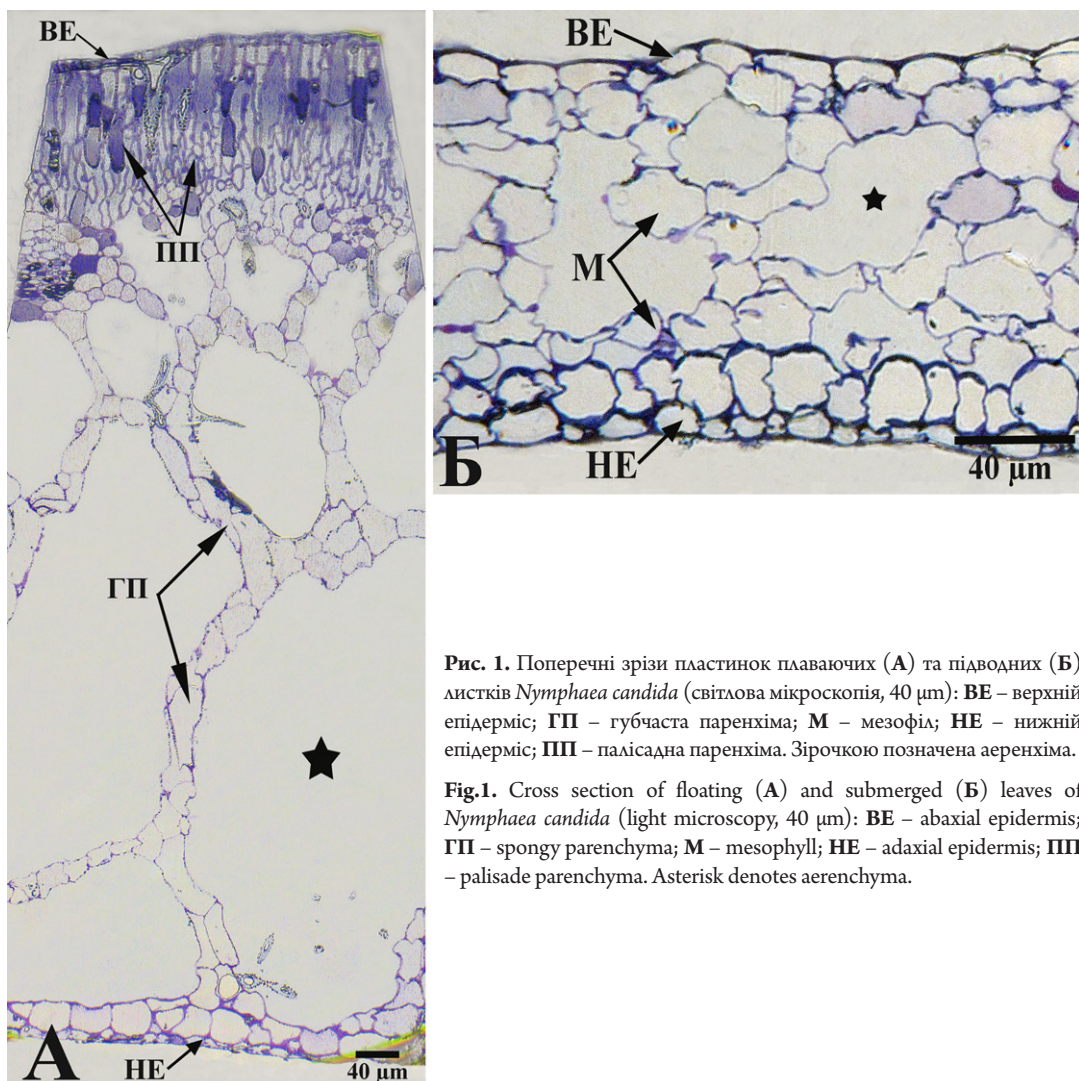


Рис. 1. Поперечні зрізи пластинок плаваючих (А) та підводних (Б) листків *Nymphaea candida* (світлова мікроскопія, 40 µm): ВЕ – верхній епідерміс; ГП – губчаста паренхіма; М – мезофіл; НЕ – нижній епідерміс; ПП – палісадна паренхіма. Зірочкою позначена аеренхіма.

Fig.1. Cross section of floating (A) and submerged (Б) leaves of *Nymphaea candida* (light microscopy, 40 µm): ВЕ – abaxial epidermis; ГП – spongy parenchyma; М – mesophyll; НЕ – adaxial epidermis; ПП – palisade parenchyma. Asterisk denotes aerenchyma.

парціальний об'єм міжклітинників. Одержані дані статистично оброблені за програмою Microsoft Excel.

Результати та їх обговорення

Було встановлено, що плаваючі листки *N. candida* прості, цілокраї, з півчастими прилистками, черешок циліндричний. Листкова пластинка епістоматична: продихи розташовуються лише на верхньому (абаксимальному) боці листка. На нижньому (адаксіальному) боці знаходяться численні гідропоти, які мають дифузне розташування,

їх кількість становить $583,3 \pm 27,3$ на 1 мм^2 . Діаметр гідропот становить $15,68 \pm 0,25$ мкм. Верхній епідерміс плаваючих листків складається з одного шару клітин овальної форми, які вкриті тонкою кутикулою (Рис. 1 А). Нижній епідерміс також одношаровий. Його клітини витягнуті в тангентальному напрямі, проте за розміром не відрізняються від клітин верхнього епідермісу (Табл. 1). Плаваючі листки мають дорзовентральний тип будови мезофілу, диференційований на палісадну та губчасту паренхіму. Палісадна паренхіма має 5-8 шарів циліндричних клітин, які різняться між

Табл. 1. Анатомічні ознаки плаваючих і підводних листків *Nymphaea candida*, n=100, P=0,05.**Table 1.** Anatomical features of *Nymphaea candida* 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
Плаваючі	1557,12±149,28	15,98±0,36	16,53±0,29	69±1,03	583,3±27,3
Підводні	184,26±6,74	14,99±0,56	13,65±0,28	31,88±0,80	365±40,7

собою за висотою (середня висота клітин палисадної паренхіми $42,4 \pm 1,15$ мкм, ширина $13,53 \pm 0,30$ мкм), та невеликі міжклітинники. Хлоропласти розташовуються вздовж антиклінальних стінок клітин. Губчаста паренхіма складається з тонкостінних овальних клітин та великих міжклітинників. В паренхімі зустрічаються астеросклерейди. Пластинка плаваючих листків має товщину $1557,12 \pm 149,28$ мкм, парціальний об'єм міжклітинників становить $69 \pm 1,03\%$.

Підводні листки розташовуються на глибині 1 м. Вони зелені, прості, хвилясті, цілокраї, з півчастими прилистками, з коротким циліндричним черешком, формують розетку на дні водойми. Продихи відсутні, листок викриває тонкий шар кутикули. На нижньому боці листка знаходяться гідропоти ($365 \pm 40,7$ на 1 мм^2), які мають дифузне розташування. Діаметр гідропот становить $15,52 \pm 0,24$ мкм. Підводний листок має гомогенний тип будови мезофілу (Рожнина и Пьянков 2001): складається з верхнього та нижнього епідермісу, 6-8 шарів недиференційованого мезофілу з невеликими міжклітинниками (Рис. 1 Б). Клітини епідермісу овальні, витягнуті у тангентальному напрямку, майже однакові за розміром (висота клітин верхнього епідермісу складає $14,99 \pm 0,56$ мкм, нижнього – $13,65 \pm 0,28$ мкм). Клітини мезофілу неправильної форми, хлоропласти розташовуються вздовж тангентальних стінок. Висота клітин мезофілу коливається від $5,55$ до $53,93$ мкм. Пластинка підводних листків має товщину $184,26 \pm 6,74$ мкм, парціальний об'єм міжклітинників становить $31,88 \pm 0,80\%$.

Таким чином, показано, що підводні листки *N. candida*, які утворюють розетку

на дні водойми, значно відрізняються за анатомічною будовою від плаваючих – у них відсутні продихи, диференційована паренхіма, астеросклерейди; змінюється орієнтація хлоропластів (антиклінальна у плаваючих листків та тангентальна у підводних); значно зменшується товщина листка (у 8 разів) та об'єм міжклітинників (у 2 рази). В попередніх дослідженнях на прикладі справжньої водної гетерофільної рослини *Nuphar lutea* (L.) Smith., були показані подібні зміни в анатомічній будові плаваючих та підводних листків (КЛИМЕНКО 2013). Різниця у товщині пластинок листків, які знаходяться у різних фізичних середовищах (повітряному та водному) притаманна значній кількості видів справжніх водних рослин. Наприклад, плаваючі листки *Potamogeton natans* L., *P. polygonifolius* Pourg. майже у три рази товщі ніж справжні занурені листки *P. gramineus* L., *P. perfoliatus* L., та *P. zizii* Mert. et Koch. (FROST-CHRISTENSEN & SAND-JENSEN 1995).

Пристаювання рослин до існування у водному середовищі пов'язане зі зміною морфології та анатомічної будови листка. За класифікацією Рожніної (Рожнина и Пьянков 2001) виділяються два основні типи будови мезофілу: дорзовентральний, який переважає серед плаваючих листків водних рослин (*Nuphar lutea*, *N. pumila* (Timm) DC, *Polygonum amphibium* L., *Potamogeton natans*, *Sagittaria natans* Pall.), та гомогенний тип, характерною ознакою якого є відсутність диференціації на палисадну та губчасту паренхіми. Останній тип притаманний повністю зануреним у воду листкам. Рожніною (Рожнина и Пьянков 2001) занурені листки були розділені на дві

структурні групи: 1) листки з тришаровою пластинкою, яка складається з двох шарів епідермісу та одного шару мезофілу (*Potamogeton compressus* L., *Callitriche verna* L., *Hippuris vulgaris* L.); 2) циліндричні (*Batrachium dichotomum* (Schrank) Bercht. & J. Presl, *Myriophyllum verticillatum* L.) та пласкі листки з 5-6 шарами мезофілу (*Batrachium eradatum* (Laest) Fries, *Nuphar lutea*, *N. pumila*). Підводні листки *N. candida* можна віднести до останнього типу. Зі збільшенням ступеню контакту рослин з водою (плаваючі – занурені) наявна зміна типів мезофілу листка (дорзовентральний – гомогенний), що супроводжується зміною показників структури фотосинтетичного апарату (товщини листка, кількості клітин та хлоропластів в мезофілі, розмірів та розташування хлоропластів) (SCMIDT & MILLINGTON 1968; ЗАУРАЛОВА 1980; DESCHAMP & COOKE 1985; YOUNG *et al.* 1987; РОЖНИНА И ПЬЯНКОВ 2001).

Висновки

За результатами наших досліджень анатомічної будови листків справжніх водних рослин *Nymphaea candida* та *Nuphar lutea*, а також даних літератури, можна зробити висновок про спільну модель адаптації водних гетерофільних рослин до існування за умов знаходження частин однієї рослини в різних фізичних середовищах.

Використані джерела

ЗАУРАЛОВА Н.О. 1980. Ассимиляционный аппарат некоторых видов пресноводных растений. *Бот. журн.* **65**: 1439–1446.

- НЕДУХА О.М. 2011. Гетерофілія у рослин. Альтерпрес, Київ.
- РОЖНИНА Д.А., ПЬЯНКОВ В.И. 2001. Структура фотосинтетического аппарата листа пресноводных гидрофитов. II. Количественная характеристика мезофила листа и функциональная активность листьев с разной степенью погружения. *Физиология растений* **48**: 836–845.
- COOK S., JOHNSON M. 1967. Adaptation to heterogeneous environments. I. Variation in heterophylly in *Ranunculus flammula* L. *Evolution* **22**: 496–516.
- DESCHAMP P., COOKE T. 1985. Leaf dimorphism in the aquatic angiosperm *Callitriche heterophylla*. *Am. J. Bot.* **72**: 1377–1387.
- FROST-CHRISTENSEN H., SAND-JENSEN K. 1995. Comparative kinetics of photosynthesis in floating and submerged *Potamogeton* leaves. *Aquat. Bot.* **51**: 121–134.
- KANE M., ALBERT L. 1982. Environmental and growth regulator effects on heterophylly and growth of *Proserpinaca intermedia* (Haloragaceae). *Aquat. Bot.* **13**: 73–85.
- KLIMENKO E. 2013. Morphology, anatomy and surface ultrastructure of *Nuphar lutea* (L.) Smith. terrestrial, floating and submerged leaves. In: GRZESIAK M.T., RZEPKA A., HURA T., GRZESIAK S. (eds), Plant functioning under environmental stress. *Cracow-Plant-Stress Conference Series* **9**: 223–232.
- SCMIDT B., MILLINGTON W. 1968. Regulation of leaf shape in *Proserpinaca palustris*. *Bull. Torrey Bot. Club.* **95**: 264–286.
- SCULTHORPE C. 1967. The biology of aquatic vascular plants. London.
- WELLS C., PIGLIUCCI M. 2000. Adaptive phenotypic plasticity: the case of heterophylly in aquatic plants. *Aquat. Bot.* **3**: 1–18.
- YOUNG J., HORTON R. 1987. Heterophylly in *Ranunculus flabellaris*: the effect of abscisic acid on leaf anatomy. *Ann. Bot.* **60**: 117–125.

ANATOMY OF FLOATING AND SUBMERGED LEAVES OF HETEROPHYLLOUS PLANT OF *NYMPHAEA CANDIDA* L.

E.N. KLIMENKO

Abstract. The data on anatomy of floating and submerged leaves of heterophyllous aquatic plant *Nymphaea candida* L. are presented. Anatomy of floating leaves is shown to be different from that of submerged leaves: the absence of stomata, asterosclereids, and differentiated parenchyma, as well as by reduce intercellular volume and leaf width. Common patterns of leaf structure plasticity of aquatic heterophyllous plants in dependence on the environment are discussed.

Key words: *Nymphaea candida*, leaf, anatomy, heterophylly

Institute of Botany, NAS of Ukraine, 2 Tereshchenkivska str., Kyiv 01601, Ukraine; li_grey@mail.ru