

УДК 582.671: 581.45 : 57.012.4 : 581.132

О.М. КЛИМЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного  
вул. Терещенківська, 2, Київ, Україна, 01601

## **АНАТОМІЯ ТА УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛІТИН ЛИСТКІВ НАЗЕМНОЇ ФОРМИ ГЕТЕРОФІЛЬНОЇ ВОДНОЇ РОСЛИНИ *NUPHAR LUTEA* (L.) SMITH.**

Наведені дані щодо анатомічної будови, ультраструктури хлоропластів, параметрів флуоресценції хлорофілу та вмісту пігментів в наземних листках водної гетерофільної рослини *Nuphar lutea* (L.) Smith. Показано високу пластичність фотосинтезуючого апарату цього виду, що обумовлює адаптацію рослин до зростання у повітряному оточенні.

*Ключові слова:* *Nuphar lutea*, листки, анатомія, ультраструктура клітин, пігменти, фотосинтез

Глечики жовті (*Nuphar lutea* (L.) Smith.) з родини *Nymphaeaceae* є водною багаторічною рослиною, яка зростає у водоймах з нерухомою та повільно текучою водою та охоплює ареал від Африки до північних районів Європи та Америки [7]. Рослини цього виду є яскравим прикладом гетерофілії, вони мають два типи листків: плаваючі та занурені, які створюють розетку на дні водойми на глибині від 0,5 до 3 метрів. Підводні листки перші з'являються навесні з насіння або на кореневищах, які перебували у спокої. Плаваючі листки утворюються пізніше та є основною фотосинтезуючою масою протягом літа. При зниженні рівня води *N. lutea* створює наземну форму “*terrestris*” або “*minoriflore*” [1], листки якої мають короткі черешки та зібрані в розетку на поверхні ґрунту (рис. 1).

В літературі наведені дані щодо морфології [1, 6, 15], анатомії листків *N. lutea* [2, 3], ультраструктури фотосинтетичного апарату [4], деякі показники його роботи [9, 16], вмісту пігментів [8] в плаваючих та підводних листках рослини. Проте, такі відомості щодо наземних листків *N. lutea* відсутні. Тому метою роботи було дослідити анатомічну будову, ультраструктуру хлоропластів, вміст пігментів та функціональні характеристики фотосинтезуючого апарату наземних листків *N. lutea*.

### **Матеріал і методи досліджень**

Матеріал для вивчення збирали на р. Псьол поблизу с.м.т. Велика Багачка. Наземні листки брали з рослин, які зростали на відстані 2 метрів від води. Для фіксації вирізали ділянки мезофілу 0,5x1 см з середньої третини листової пластинки між краєм листка та центральною жилкою. Фіксацію 2,5 % глутаровим альдегідом та 1 % OsO<sub>4</sub>, зневоднення в серії спиртів та заливку зразків в суміш епоксидних смол (епон-аралдит) проводили за загальноприйнятим методом [5]. Для світлової мікроскопії робили напівтонкі зрізи (0,5-1 мкм) на ультрамікромомі RMC MT-XL (США), фарбували 1% метиленовим синім та 0,12% толуїдиновим синім та вивчали під мікроскопом NF (Carl Zeiss, Germany). Для трансмісійної електронної мікроскопії зрізи завтовшки 55-70 нм виготовляли на мікромомі RMC MT-XL (США) та досліджували в електронному трансмісійному мікроскопі JEM 1230EX. Негативні зображення сканували і отримані цифрові зображення аналізували за допомогою програмного забезпечення UTHSCSA Image Tool 3.0.

Флуоресценцію хлорофілу вимірювали за допомогою флуорометра XE-PAM («Walz», Німеччина) за дії актинічного світла інтенсивністю від 30 до 1000 мкЕ·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>. Розраховували максимальний квантовий вихід флуоресценції ( $F_v/F_m$ ), ефективний квантовий вихід фотосистеми II ( $\Phi_{PSII}$ ), фотохімічне (qP) та нефотохімічне (NPQ) гасіння флуоресценції [12].

Пігменти (хлорофіл та каротиноїди) екстрагували ацетоном. Кількість пігментів вимірювали на спектрофотометрі Specord M40. Розраховували вміст хлорофілу в 1 г сухої ваги [10].

## Результати досліджень та їх обговорення

Продихи розташовуються на верхньому (абаксиальному) боці наземного листка, на нижньому боці наявні численні триклітинні гідропоти ( $211$  на  $1 \text{ мм}^2$  на поверхні листка), які за будовою подібні до сольових залозок [11]. Клітини верхньої епідерми овальної форми та вкриті товстою кутикулою. Клітини нижньої епідерми більші ( $18,3 \pm 0,22$  мкм) за клітини верхнього ( $11,2 \pm 0,12$  мкм), витягнуті в тангентальному напрямі. Палісадна паренхіма складається з 3-4 шарів циліндричних клітин, які відрізняються між собою за висотою, міжклітинники невеликі. Губчаста паренхіма складається з овальних клітин та великих міжклітинників - аеренхіми. В паренхімі трапляються астеросклереди та членисті молочники (рис. 2, а). За анатомічною будовою наземні листки *N. lutea* в основному подібні до плаваючих листків цієї ж рослини, але відрізняються більшою товщиною пластинки ( $588 \pm 2,8$  мкм та  $545,1 \pm 1,65$  мкм відповідно), більшими розмірами клітин нижньої епідерми ( $18,3 \pm 0,22$  мкм та  $14,2 \pm 0,18$  мкм відповідно), меншим парціальним об'ємом міжклітинників ( $26,13 \pm 0,47$  % та  $42,8 \pm 0,73$  % відповідно) (рис. 2, б) [2]. Такі ж відмінності спостерігаються між наземними та плаваючими листками гетерофільної водної рослини *Batrachium peltatum* (Shrank) Pres., наземні та плаваючі листки якої значно відрізняються за товщиною пластинки – товщина пластинки наземних листків складає  $400 \pm 36$  мкм, плаваючих -  $272 \pm 17$  мкм. Припускається, що збільшення товщини наземних листків викликана їх існуванням в більш посушливих умовах повітряного оточення порівняно з плаваючими листками [13]. Суттєві відмінності були знайдені між наземними та підводними листками *N. lutea*. У підводних листках відсутні продихи, кутикула дуже тонка, мезофіл недиференційований та складається з 2-7 шарів клітин, зменшується товщина листової пластинки та об'єм міжклітинників [2]. Така ж значна відмінність анатомічної будови наземних та придонних листків була показана на прикладі гетерофільної водної рослини *Ranunculus flabellaris* Raf. Такі зміни можуть бути спричинені сукупним впливом факторів зовнішнього середовища, повітряного та водного, які діють на різні типи листків гетерофільних рослин [17].



Рис. 1. Рослина наземної форми *N. lutea*

Ультраструктура клітин мезофілу наземних листків типова для фотосинтезуючих клітин: центральна частина клітини зайнята великою вакуолю, ядро овальної або витягнутої форми, інші органели розташовуються в периферичній цитоплазмі. Наявні асоціації хлоропластів, мітохондрій та пероксисом. Хлоропласти наземних листків розташовуються вздовж антиклінальних стінок клітин палісадної паренхіми, в них переважають невеликі грані з 2-5 тилакоїдами, наявні пластоглобули та поодинокі крохмальні зерна. В цитоплазмі клітин мезофілу присутні численні ліпідні краплі. За ультраструктурою хлоропластів наземні листки *N. lutea* подібні до плаваючих листків цієї рослини, але значно відрізняються від хлоропластів

підводних листків, які розташовуються вздовж периклінальних клітинних стінок та в гранах яких нараховується понад 40 тилакоїдів [4]. Подібні відмінності в ультраструктурі хлоропластів листків, їх розташуванні, кількості тилакоїдів в грані описано у інших водних гетерофільних рослин (*Rumex palustris* Smith. та *Ranunculus flabellaris* Raf.) [14, 17].

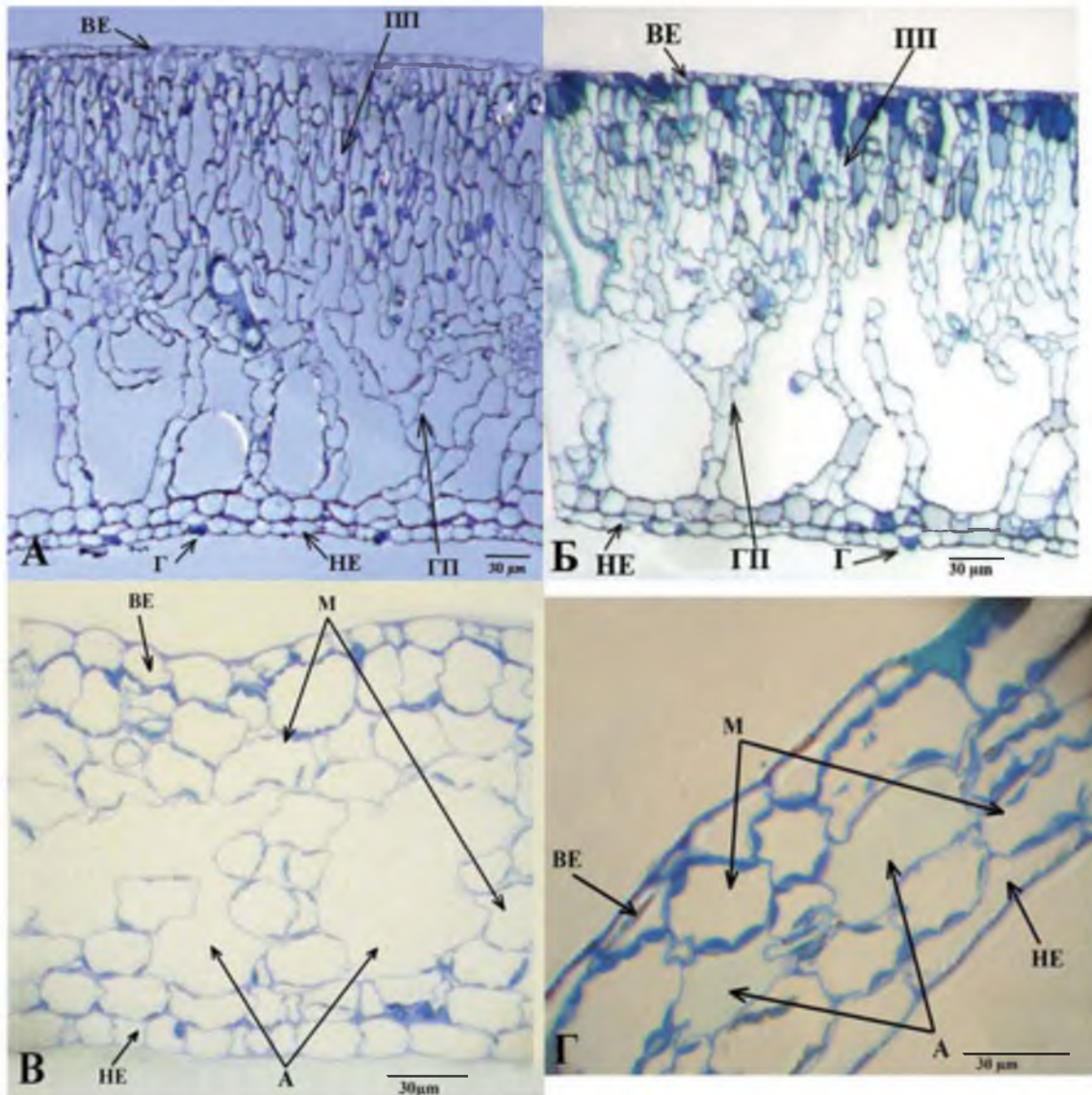


Рис. 2. Поперечні зрізи пластинок наземних (А), плаваючих (Б) і придонних листків (В, Г) *N. lutea* (світлова мікроскопія, 30 μm): ВЕ – верхній епідерміс; А – аеренхіма; ПП – палисадна паренхіма; Г – гідропоти; HE – нижній епідерміс; ГП – губчаста паренхіма, М – мезофіл.

Показник максимального квантового виходу фотохімічних реакцій ФСП ( $F_v/F_m$ ) наземних листків в середньому становив 0,78, що вказує на задовільний стан досліджуваної рослини. Показники ефективного квантового виходу ФСП ( $\Phi_{PSII}$ ) та фотохімічного гасіння ( $qP$ ) були високими у наземних листках за умов будь-якої інтенсивності актинічного світла (30, 60, 100, 200, 500, 1000  $\text{мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ ). Оптимальною для наземних листків є інтенсивність світла 1000  $\text{мкЕ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ . Фотохімічне та нефотохімічне гасіння є конкурентними процесами, їх значення залежать від інтенсивності актинічного світла, тому його збільшення призводить до зменшення фотохімічного гасіння та відповідно збільшення нефотохімічного. Таким чином, наземні листки *N. lutea*, як і плаваючі, характеризуються ефективною роботою електрон-транспортного ланцюга в хлоропластах та адаптовані до високої інтенсивності світла порівняно з підводними

листками цієї ж рослини [4, 16]. Наземні та плаваючі листки *N. lutea* за ультраструктурою та функціональними показниками близькі до листків світлолюбних рослин, а придонні листки — до тіньолюбних.

Вміст хлорофілу *a* у наземних листках становив  $6,35 \pm 0,78$  мг/г сухої речовини, хлорофілу *b* —  $2,35 \pm 0,31$  мг/г сухої речовини, каротиноїдів —  $1,70 \pm 0,12$  мг/г сухої речовини, співвідношення хлорофілу *a/b* —  $2,74 \pm 0,07$ . Вміст фотосинтетичних пігментів в наземних листках *N. lutea* несподівано виявився більшим, ніж у плаваючих листках при зростанні в умовах однакової інтенсивності світла. У плаваючих листках вміст хлорофілу *a* становив  $4,66 \pm 0,32$  мг/г сухої речовини, хлорофілу *b* —  $1,63 \pm 0,48$  мг/г сухої речовини, каротиноїдів —  $1,41 \pm 0,27$  мг/г сухої речовини, співвідношення хлорофілу *a/b* —  $2,88 \pm 0,08$ . Припускається, що високий вміст хлорофілу в наземних листках є проявом пристосувальної реакції рослин до наземних умов існування, як це відомо для ряду інтродукованих в умови високогір'я рослин.

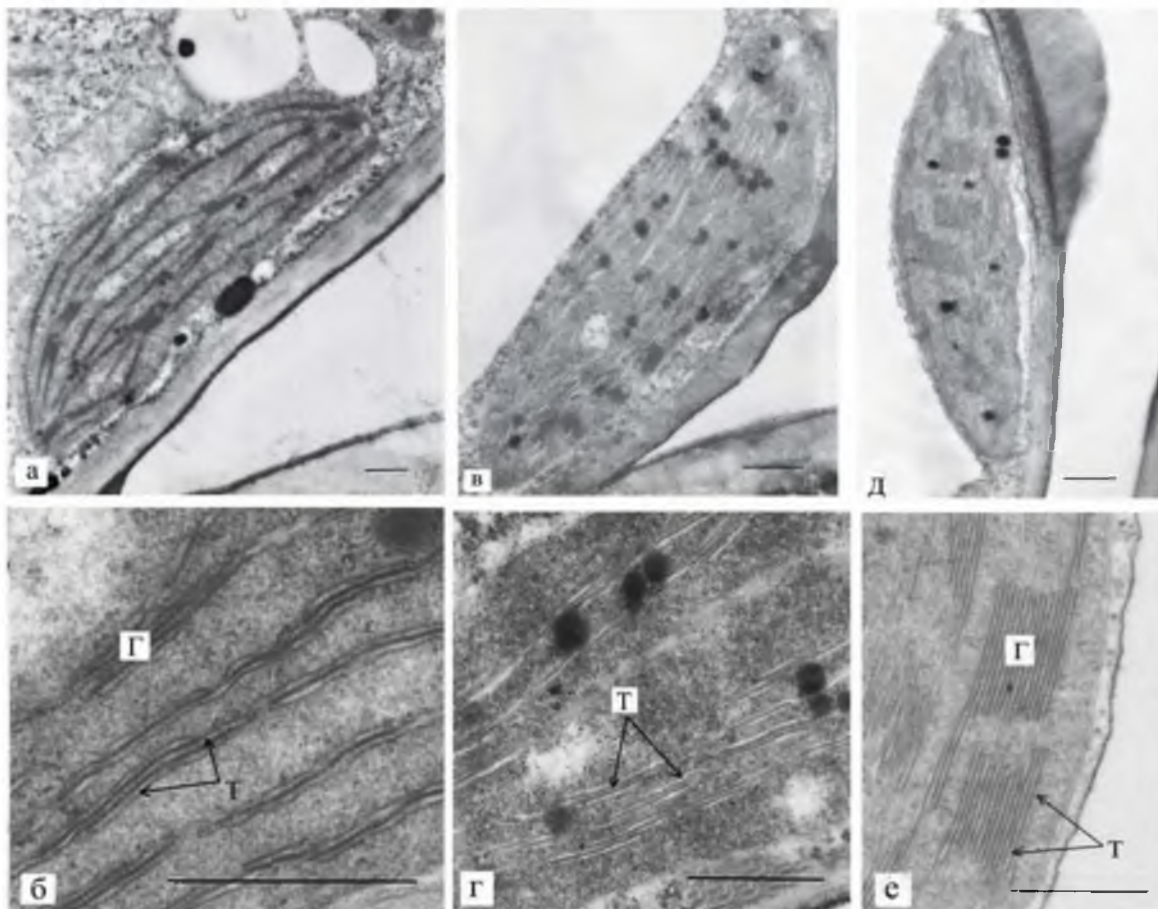


Рис. 3. Фрагменти клітин палисадної паренхіми плаваючих (а, б), наземних листків (в, г) і підводних (д, е) листків *N. lutea*; а, в, д – загальний вигляд хлоропластів; б, г, е – фрагменти гран хлоропластів (500 nm): Г – грана; Т – тилакоїд.

За вмістом пігментів наземні листки займають проміжне положення між плаваючими та підводними листками. Високий вміст хлорофілу не завжди пов'язується з фотосинтезом та може свідчити про реакцію пристосування водної рослини до існування на поверхні ґрунту, де пігментний комплекс в першу чергу реагує на зміни [10].

#### Висновки

На підставі вперше проведених досліджень мікроморфології та структурно-функціональної організації листків наземної форми водної гетерофільної рослини *N. lutea* встановлено, що за своєю анатомічною структурою та показниками флуоресценції хлорофілу вони подібні до листків світлолюбних рослин, як і плаваючі листки цієї рослини. Одержані дані свідчать про

пластичність фотосинтезуючого апарату *N. lutea*, що забезпечує процес фотосинтезу в умовах повітряного оточення і, таким чином, адаптацію рослини до зростання на березі річки.

1. Дубына Д.В. Кувшинковые Украины / Д.В. Дубына. — К.: Наук. думка, 1982. — 230 с.
2. Клименко О.М. Анатомічні особливості листків *Nuphar lutea* (L.) Smith. (*Nymphaeaceae*) / О.М. Клименко // Укр. ботан. журн. — 2011. — 68, № 2. — С. 265—270.
3. Зауралова Н.О. Ассимиляционный аппарат некоторых видов пресноводных растений / Н.О. Зауралова // Ботан. журн. — 1980. — 65, №10. — С.1439—1446.
4. Клименко Е.Н. Структурно-функциональные аспекты гетерофилии *Nuphar lutea* (L.) Smith.: ультраструктура и фотосинтез / Е.Н. Клименко // Цитология и генетика. — 2012. — 46, №5. — С.12—20.
5. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / [Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г. и др.] — М.: Изд-во МГУ, 2004. — 312 с.
6. Arber A. Water Plants / A. Arber. — Cambridge: Cambridge University Press, 1920. — 436 p.
7. Cook C.D.K Aquatic plant book / C.D.K Cook. — Amsterdam: SPB Academic, 1996. — 228 p.
8. Klančnik K. Heterophylly results in a variety of “spectral signatures” in aquatic plant species / K. Klančnik, M. Mlinar, A. Gaberšček // Aquat. Bot. — 2011. — 98. — P. 20—26.
9. Kržič N.S. Photochemical efficiency of amphibious plants in an intermittent lake / N.S. Kržič, A. Gaberšček // Aquat. Bot. — 2005. — 83. — P. 281—288.
10. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV–VIS spectroscopy / H.K. Lichtenthaler, C. Buschmann // Current Protocols in Food Analytical Chemistry. John Wiley & Sons Inc, Canada. / Eds. Wrolstad, R.E. — 2000. — P. 171—179.
11. Lüttge U. Structure and function of plant glands / U. Lüttge // Ann. Rev. Plant Physiol. — 1971. — 22. — P. 23—44.
12. Maxwell K. Chlorophyll fluorescence – a practical guide / K. Maxwell, G.N. Johnson // J. Exp. Bot. — 2000. — 51, №345. — P. 659—668.
13. Nielsen S.L. Photosynthetic implications of heterophylly in *Batrachium peltatum* (Shrank) Pres. / S.L. Nielsen, K. Sand-Jensen // Aquat. bot. — 1992. — 44. — P. 361—371.
14. Mommer L. Submergence-induced morphological, anatomical, and biochemical responses in a terrestrial species affect gas diffusion resistance and photosynthetic performance / L. Mommer, T.L. Pons, E.J.W. Visser // Plant Physiol. — 2005. — 139. — P. 497—508.
15. Padgett D.J. A monograph of *Nuphar* (*Nymphaeaceae*) / D.J. Padgett // Rhodora. — 2007. — 109, № 937. — P. 1—95.
16. Snir A. Alterations in Rubisco activity and in stomatal behavior induce a daily rhythm in photosynthesis of aerial leaves in the amphibious plant *Nuphar lutea* / A. Snir, M. Gurevitz, Y. Marcus // Photosynth Res. — 2006. — 90. — P.233—242.
17. Young J.P. Heterophylly in *Ranunculus flabellaris*: the effect of abscisic acid on leaf anatomy / J.P. Young, R.F. Horton // Ann. Bot. — 1987. — 60. — P. 117—125.

О.М. Клименко

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного,  
ул. Терещенковская, 2, Киев, 01601

#### АНАТОМИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛЕТОК ЛИСТЬЕВ НАЗЕМНОЙ ФОРМЫ ГЕТЕРОФИЛЬНОГО ВОДНОГО РАСТЕНИЯ *NUPHAR LUTEA* (L.) SMITH.

Приведены данные по анатомическому строению, ультраструктуре хлоропластов, параметрам флуоресценции хлорофилла и содержанию пигментов в наземных листьях водного гетерофильного растения *Nuphar lutea* (L.) Smith. Показано, что высокая пластичность фотосинтезирующего аппарата этого вида способствует успешной адаптации растения к произрастанию на суше.

Ключевые слова: *Nuphar lutea*, листья, анатомия, ультраструктура клеток, пигменты, фотосинтез

*E.N. Klimenko*

Institute of Botany of National Academy of Sciences of Ukraine,  
Tereschenkivska St. 2, 01601, Kyiv, Ukraine

**LEAF ANATOMY AND CELL ULTRASTRUCTURE OF THE TERRESTRIAL FORM OF A HETEROPHYLLOUS AQUATIC PLANT *NUPHAR LUTEA* (L.) SMITH.**

The data of firstly performed investigations of anatomy and cell ultrastructure, chlorophyll fluorescence parameters and the pigment content in leaves of the terrestrial form of heterophyllous aquatic plant *Nuphar lutea* (L.) Smith. Unlike submerged near-bottom leaves terrestrial leaves are similar to floating leaves on investigated patterns and they are similar to leaves of sun-plants. High plasticity of the photosynthetic apparatus in heterophyllous aquatic plant was shown, that provides photosynthesis and water plant adaptation to growth in air at the riverside.

*Keywords: Nuphar lutea, leaf, anatomy, heterophylly, cell ultrastructure, pigments, photosynthesis*

Рекомендує до друку

Надійшла 20.06.2013

М.М. Барна

УДК 581.526.33(447.43)

І.А. КУЗЬ

Кам'янець-Подільський національний університет ім. І. Огієнка  
вул. І. Огієнка, 61, м. Кам'янець-Подільський, Хмельницька обл., Україна, 32300

**ФЛОРА СХИЛОВИХ БОЛІТ КАМ'ЯНЕЦЬКОГО ПРИДНІСТРОВ'Я**

Досліджено флору схилових боліт Кам'янецького Придністров'я, виявлено її особливості та відмінності у порівнянні з флорами подібних боліт сусідніх регіонів.

*Ключові слова: флора, схилове болото, Кам'янецьке Придністров'я*

На сучасному етапі розвитку флористики одним із пріоритетних завдань при дослідженні й збереженні фіторізноманіття та формуванні екологічної мережі будь-якого регіону є інвентаризація флори та проведення її порівняльного аналізу з подібними флорами. Кам'янецьке Придністров'я – флористичний підрайон Середнього Придністров'я, що займає південну частину схилу Подільської височини від р.Збруч на заході до р. Калюс на сході. Він вперше був виділений Г.О.Кузнєцовою в 1953 році та названий Б.В. Заверухою в 1985 році [5]. В системі фізико-географічного районування України [11] досліджувана територія належить до Західно-Подільської та Придністровсько-Подільської областей Західно-Української провінції Лісостепової зони. Заболоченість вказаного регіону не перевищує 1% загальної площі. Болота розвиваються переважно в заплавах річок і в балках та належать до заплавної або заплавно-притерасних. В умовах горбистого рельєфу Подільських Товтр трапляються також схилові або, так звані, “вісячі болота”, тобто болота, що займають схили у місцях виходу джерел або ґрунтових вод. Феномен утворення боліт на схилах в місцях виходу джерельних вод відомий в усіх природних зонах України. Але найбільше вони поширені в лісостепових районах та в Карпатах. Вони одержали назву “вісячих боліт” і добре відомі у гірських регіонах в різних місцях Землі [6].

В Україні типові вісячі болота описані в Карпатах Ю.Р. Шеляг-Сосонко [14], Т.Л. Андрієнко, С.Ю. Попович [1], І.І. Чорней та ін. [13]. Трапляються вони також і на рівнинній території в місцях зі складним рельєфом та водотривкою корінною породою. Зокрема, в степовій зоні України в північно-західному Причорномор'ї описані вісячі болота («мочари») та їх рослинний покрив В.С.Ткаченко [9]. На Поліссі подібні болота описані на схилі долини р. Жерев [4] та на схилах долини р. Тетерів [3]. Відомі вони також і на Західному