

О. М. Недуха

## Особливості структури клітин епідермісу підводних листків деяких гідрофітів

(Представлено академіком НАН України К. М. Ситником)

Метами сканувальної та трансмісійної електронної мікроскопії досліджена ультраструктура клітин епідермісу підводних листків *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton pectinatus* та *Potamogeton perfoliatus*, які зростали на р. Псел. Вперше описані кутикулярні пори в клітинах епідермісу підводних листків досліджуваних гідрофітів. Показана відсутність продихів у підводних листках цих рослин. Встановлені особливості структури кутикули на поверхні листків та особливості ультраструктури фотосинтезуючих клітин епідермісу залежно від виду.

Зовнішні клітинні оболонки епідерми та продихи замикальних клітин листків є першим бар'єром, першим транспортним шляхом CO<sub>2</sub> та води, а також місцем контакту надземних органів рослини з оточуючим середовищем. Кутикула оболонки епідерми листків мезофітів містить пори, через які відбувається як кутикулярна транспірація, так і поглинання води. Функціонування кутикулярних пор залежить від температури та вологості оточуючого повітря [1, 2]. Пори діаметром від 0,45 до 1,18 нм виявлені в кутикулярних виступах оболонки, в основі трихом та над антиклінальними оболонками. При підвищенні температури повітря пори можуть утримувати воду в апопласті шляхом тимчасового закриття чи зникнення для припинення транспорту води через клітинні оболонки надземних органів [2–4]. При наявності туману чи дощу кутикула розбухає, і пори відкриваються знову для поглинання води [5, 6].

У більшості підводних листків повітряно-водних та водних рослин продихи відсутні. Транспортні функції в основному виконують оболонки епідермісу листків. Питання про наявність кутикулярних пор в клітинних оболонках епідермісу підводних листків та функціонування оболонки епідермальних клітин затоплених листків гідрофітів у транспортних процесах практично лишається відкритим.

Автором даного повідомлення вперше описані кутикулярні пори в клітинах епідермісу підводних листків гідрофітів.

**Методи дослідження.** Досліджували підводні листки водопериці колосистої (*Myriophyllum spicatum* L.), рдесника гребінчастого (*Potamogeton pectinatus* L.) та рдесника пронизанолистого (*Potamogeton perfoliatus* L.), які зростали на р. Псел (Велика Багачка Полтавської обл.), на стадії вегетативного росту. Для сканувальної електронної мікроскопії зразки верхніх листків гідрофітів, префіксовані у 2,5% розчині глютарового альдегіду в 0,05 М калодилатному буфері, зневоднювали, напиляли вуглецем та золотом і вивчали в сканувальному електронному мікроскопі JSM-6060 LA. Вимірювання розмірів кутикулярних гребнів проводили на чотирьох рослинах кожного виду, з кожної рослини брали по три верх-

ніх листка, з кожного листка — по 30 клітин епідермісу. Параметри клітинних оболонок і хлоропластів обробляли статистично згідно з програмою БІО-8. Для трансмісійної електронної мікроскопії листки трьох видів гідрофітів фіксували, зневоднювали та просочували епоксидними смолами згідно зі стандартним методом [7]. Ультратонкі зрізи листків досліджували у трансмісійному електронному мікроскопі JSM-1230.

**Результати дослідження та їх обговорення.** Вивчення структури поверхні епідермісу підводних листків *M. spicatum*, *P. pectinatus* та *P. perfoliatus* (рис. 1, а, з, е) методом сканувальної електронної мікроскопії показало відсутність у них продихів. Ультраструктура поверхні листків була специфічна для кожного виду. Поверхня епідермісу листків *M. spicatum* вкрита суцільним, нерівномірним за висотою шаром кутикули, окремі епідермальні клітини не розрізнялись (див. рис. 1, а). В епідермісі спостерігали наявність конусоподібних пор (див. рис. 1, а та а', позначені стрілками), зовнішній діаметр яких коливався від 3 до 5 мкм. Пори розміщувались нерівномірно на відстані від 15 до 25 мкм одна від одної.

Епідерміс листків *P. pectinatus* був вкритий майже паралельними гребенями кутикули (див. рис. 1, з), висота яких коливалась від 1,5 до 5 мкм, довжина — від 12 до 45 мкм. Клітини епідермісу листків *P. perfoliatus* (див. рис. 1, е) мали чіткі межі. Клітини прямокутної форми, по краях клітин розміщувались кутикулярні гребені заввишки та завширшки до 4 мкм.

Таким чином, ультраструктура поверхні підводних листків вказаних трьох видів гідрофітів характеризувалась стабільними та пластичними ознаками. Наявність кутикули на поверхні епідермісу та відсутність продихів були стабільними ознаками, локалізація та розміри кутикулярних гребенів — мінливими ознаками.

Методом трансмісійної електронної мікроскопії встановлено, що ультраструктура зовнішніх клітинних оболонок та структура хлоропластів епідермальних клітин досліджених гідрофітів характеризується певними ознаками (табл. 1, рис. 1).

Спільними ознаками для клітин епідермісу листків *M. spicatum*, *P. pectinatus* та *P. perfoliatus* були наявність гранальних хлоропластів з великою кількістю гран (від 20 до 52

Таблиця 1. Параметри клітинних оболонок та хлоропластів епідермісу підводних листків *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton pectinatus* та *Potamogeton perfoliatus*

| Ознака  | <i>M. spicatum</i> | <i>P. pectinatus</i> | <i>P. perfoliatus</i> |
|---|--------------------|----------------------|-----------------------|
| Зовнішні клітинні оболонки ( $n = 45 \div 60$ ) |                    |                      |                       |
| ширина оболонок, мкм                            | $1,5 \pm 0,4$      | $4,6 \pm 0,4^{***}$  | $2,7 \pm 0,5^*$       |
| ширина кутикули, нм                             | $250 \pm 30$       | $100 \pm 10^{***}$   | $50 \pm 4^{***}$      |
| ширина кутикулярних пор, нм                     | $20 \pm 4$         | $17 \pm 3$           | $4,5 \pm 0,5^{***}$   |
| Хлоропласти ( $n = 55 \div 60$ )                |                    |                      |                       |
| довга вісь, мкм                                 | $5,9 \pm 0,5$      | $6,5 \pm 0,7$        | $5,1 \pm 0,7$         |
| коротка вісь, мкм                               | $2,6 \pm 0,3$      | $3,0 \pm 0,6$        | $3,8 \pm 0,3^{**}$    |
| середній діаметр грани, нм                      | $500 \pm 45$       | $400 \pm 35$         | $350 \pm 40^*$        |
| Зерна крохмалю                                  |                    |                      |                       |
|   |                    | Не спостерігали      |                       |
| довга вісь, мкм                                 | $2,2 \pm 0,4$      |                      | $0,45 \pm 0,1^{***}$  |
| коротка вісь, мкм                               | $0,5 \pm 0,2$      |                      | $0,12 \pm 0,05^*$     |
| Пластоглобули                                   |                    |                      |                       |
| кількість на зріз хлоропласта                   | $27 \pm 6$         | $26 \pm 5$           | $35 \pm 5$            |
| середній діаметр, нм                            | $60 \pm 9$         | $100 \pm 12^{***}$   | $110 \pm 10^{***}$    |

Примітка. Параметри епідермальних клітин листків *P. perfoliatus* та *P. pectinatus* достовірно відрізнялись (\* $P \leq 0,05$ ; \*\* $P \leq 0,01$ ; \*\*\* $P \leq 0,001$ ) від параметрів клітин *M. spicatum*.

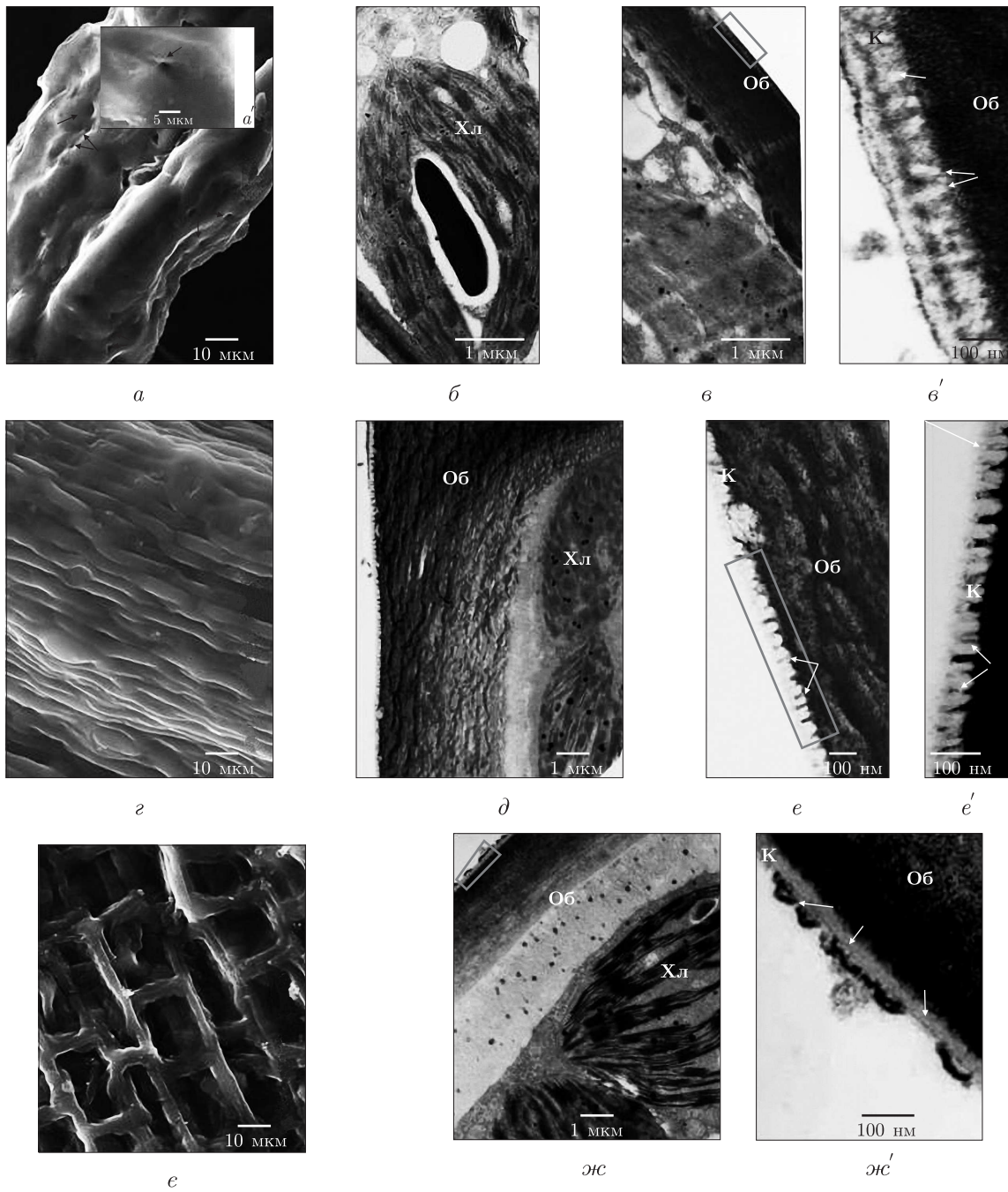


Рис. 1. Клітини епідермісу підводних листків *Myriophyllum spicatum* (а-в'), *Potamogeton pectinatus* (z-е') та *Potamogeton perfoliatus* (е-ж'). Гребені кутикули вкривають поверхню листків (а, z, е), на рис. а та а' стрілками вказані конусоподібні пори; сканувальна електронна мікроскопія. На рис. в', е', ж' зображені збільшені фрагменти кутикули, обведені прямокутником в оболонці на рис. в, е, ж відповідно; білими стрілками вказані кутикулярні пори; трансмісійна електронна мікроскопія. К — кутикула, Об — клітинна оболонка, Хл — хлоропласти

на зріз) та тилакоїдів у гранах (до 53) (див. рис. 1, б, в, д, ж), гранулярний каналікулярний ендоплазматичний ретикулум, численні рибосоми, тришаровість клітинних оболонок,

в яких розрізнявся зовнішній шар кутикули, основний пектоцелюлозний та периплазматичний шари (див. рис. 1, *в*, *д*, *ж*). Відмінними ознаками клітинних оболонок були структура та товщина зовнішніх оболонок та їх шарів (див. табл. 1). Хлоропласти досліджуваних видів відрізнялись за кількістю тилакоїдів у грані, кількістю гран на зріз хлоропласту, наявністю чи відсутністю крохмалю, розміром крохмальних зерен та пластоглобул; мітохондрії різнились за щільністю матриксу та кількістю крист на зрізах. Конденсований тип мітохондрій спостерігали в клітинах *P. pectinatus* та *P. perfoliatus*. На поперечних зрізах клітин епідермісу виявлені кутикулярні пори (див. рис. 1, *в'*, *е*, *е'*, *ж'*). Середня довжина кутикулярних пор у клітинах епідермісу *M. spicatum* становила близько 130 нм; щільність пор  $\sim 12\text{--}15$  на 1 мкм довжини кутикули; у клітинах *P. pectinatus* довжина пор залежно від площини зрізу коливалась від 80 до 100 нм, середня щільність пор  $\sim 20$  на 1 мкм довжини кутикули; у *P. perfoliatus* кутикулярні пори мали слабку контрастність і були ледь помітними у вигляді округлих електроннопрозорих структур діаметром  $\sim 4\text{--}5$  нм.

Таким чином, автором даного повідомлення вперше виявлені кутикулярні пори в зовнішніх оболонках клітин епідермісу підводних листків *M. spicatum*, *P. pectinatus* та *P. perfoliatus*, які зростали на р. Псел. Одержані дані щодо наявності та структури хлоропластів у клітинах епідермісу досліджуваних гідрофітів добре узгоджуються з даними по фотосинтезу підводних листків [8]. Відомо, що через епідерміс підводних листків відбувається транспорт  $\text{CO}_2$  та іонів  $\text{HCO}_3^-$  з водного середовища всередину апопласта, а потім — у протопласт клітин епідермісу для фотосинтезу [9]. На думку автора, наявність кутикулярних пор у клітинних оболонках епідермісу підводних листків досліджуваних гідрофітів є важливою структурною ознакою пристосування цих видів до підводного існування.

1. Schönherr J. Resistance of plant surfaces to water loss: transport properties of cutin, suberin and associated lipids // *Physiol. Plant Ecology. II. Encyclopedia of Plant Physiol* / Eds. O. Lange, P. Nobel, C. Osmond et al. – Heidelberg: Springer, 1982. – Vol. 2B. – P. 153–179.
2. Schönherr J. Characterization of aqueous pores in plant cuticles and permeation of ionic solutes // *J. Exp. Bot.* – 2006. – **57**, No 11. – P. 2471–2491.
3. Schreber L., Riederer M. Ecophysiology and cuticular transpiration: comparative investigation of cuticular water permeability of plant species from different habitats // *Oecologia.* – 1996. – **107**. – P. 426–432.
4. Kerstein G. Cuticular water permeability and its physiological significance // *J. Exp. Bot.* – 1996. – **47**. – P. 1813–1832.
5. Grammatikopoulos G., Maneta Y. Direct absorption of water by hairy leaves of *Phlomis fruticosa* and its contribution to drought avoidance // *Can. J. Bot.* – 1994. – **72**. – P. 1805–1811.
6. Yates D., Hutley L. B. Polar uptake of water by wet leaves of *Sloanea woollsi*, an Australian subtropical rainforest tree // *Austral. J. Bot.* – 1995. – **43**. – P. 157–167.
7. Гольдин С. Техника электронной микроскопии. – Москва: Медицина, 1983. – 165 с.
8. Некрасова Г. Ф., Ронжисина Д. А., Малеева М. Г. и др. Фотосинтетический метаболизм и активность карбоксилирующих ферментов у надводных, плавающих и погруженных листьев гидрофитов // *Физиология растений.* – 2003. – **50**, № 1. – С. 65–75.
9. Mommer L., Visser E. J. W. Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: a matter of leaf plasticity // *Ann. Bot.* – 2005. – **96**, No 4. – P. 581–589.

O. M. Nedukha

## **Peculiarities of the structure of epidermis cells of submerged leaves of some hydrophytes**

*The ultrastructure of epidermis cells in *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton pectinatus* and *Potamogeton perfoliatus* submerged leaves of hydrophytes grew in the Psyel river is studied by the methods of scanning and transmission electron microscopy. The cuticular pores in epidermis cells of submerged leaves of the investigated plants are described for the first time. Stomata were absent in submerged leaves of *M. spicatum*, *P. pectinatus*, and *P. perfoliatus*. The peculiarities of both the cuticle structure on surface leaves and the ultrastructure of outer cell walls and chloroplasts in epidermis photosynthetic cells have been established depending on species.*