

УДК 582.671 + 581.45 + 632.071 + 631.525.580.006 (477.20)

**М. Я. Дідух, А. Я. Дідух, Т. П. Мазур, Н. В. Нужина**

**БИОМОРФОЛОГІЧНІ ТА АНАТОМІЧНІ  
ДОСЛІДЖЕННЯ *NYMPHAEA ALBA*, *NUPHAR LUTEA*  
ТА *NUPHAR PUMILA* У ВІДКРИТОМУ І  
ЗАХИЩЕНОМУ ҐРУНТІ БОТАНІЧНОГО САДУ ІМ.  
АКАД. О. В. ФОМІНА**

В умовах відкритого і захищеного ґрунту Ботанічного саду ім. акад. О. В. Фоміна встановлені біоморфологічні особливості рослин *Nymphaea alba* L., *Nuphar lutea* (L.) Sm. та *N. pumila* (Timm) DC. Виявленні відмінності у будові плаваючого та надводного листя та зміни в анатомії листків рослин з відкритого і захищеного ґрунту.

**Ключові слова:** *Nymphaea*, *Nuphar*, інтродукція, біоморфа, анатомічні особливості.

Водні і прибережно-водні рослини є невід'ємним компонентом водних екосистем. Під дією антропогенних чинників популяції цих рослин у природі за останні два десятиріччя зменшуються [2], зокрема це стосується багатьох рідкісних і зникаючих видів [5, 6, 12, 20]. Колекція водних і прибережно-водних рослин в умовах захищеного і відкритого ґрунту демонструє перспективи їх збереження, вивчення та використання.

Метою роботи було встановити біоморфологічні особливості *Nymphaea alba* L., *Nuphar lutea* (L.) Sm. та *N. pumila* (Timm) DC в умовах відкритого і захищеного ґрунту.

**Матеріал і методика досліджень.** Об'єктами досліджень були рослини двох родів — *Nymphaea* L. (*Nymphaea alba* L.) і *Nuphar* Smith. (*Nuphar lutea* (L.) Sm. і *N. pumila* (Timm) DC) родини Nymphaeaceae Salisb. Це водні трав'янисті рослини, життєвий цикл яких перебігає у лімнофазі і прибережній екофазі, деякий час вони вегетують у лімнозній (болотяній) екофазі. Види визначали за [11, 14, 19, 22], біоморфологічні особливості описували за [10, 18]. Дослідження проводили на інтродукованих рослинах, які зростають в умовах захищеного і відкритого ґрунту і за особливостями кореневої системи відносяться до однієї екобіоморфологічної групи [7].

Для виявлення відмінностей у будові проводили порівняльно-анатомічний аналіз плаваючого та надводного листя, брали листки рослин, які

© М. Я. Дідух, А. Я. Дідух, Т. П. Мазур, Н. В. Нужина, 2017

вирощуються в захищеному ґрунті (відстояна вода та майже однакові умови в літньо-зимовий період), де підтримується середня максимальна температура повітря +28°C, (максимум +30,5), середня мінімальна +17 (мінімум +11°C). Середня максимальна температура води у басейнах +22°C (максимум +25), середня мінімальна +15 (мінімум +10°C). Максимальна відносна вологість повітря 95%, мінімальна 75%. Максимальне освітлення 50 000 лк (червень), мінімальне — 500 лк (грудень, січень). Для оптимізації газового режиму здійснювали додаткове постачання повітря компресорним способом [1]. Рослини, які утримуються в умовах штучних басейнів відкритого ґрунту (протічна водопровідна вода і повне спускання води на зиму) залишаються у засіках і утеплюються листям.

У кожних умовах брали зразки плаваючих та надводних (таких, що підіймаються на 10—15 см над водою і не торкаються нижньою листковою поверхнею води) листків з п'яти екземплярів з центральної частини розетки у фазі сформованої і неушкодженої листкової пластинки. Зразки фіксували за Чемберленом [9], заливали у желатин за стандартною методикою [21] і за допомогою заморожуючого мікротома виготовляли поперечні зрізи товщиною 15—20 мкм, які забарвлювали сафраніном. Також вдень проводили мацерацію з метою вивчення структур епідермісу з адаксіальної та абаксіальної поверхонь. При опису епідермісу листкової пластинки використовували методики [3, 23].

Мікроскопічні виміри (по 50 для кожного виду в різних умовах) проводили за допомогою окуляр-мікрометра на мікроскопі XSP-146TR. Статистичну обробку даних проводили за допомогою програми Statistica 6, достовірність результатів визначали за *t*-критерієм Стьюдента. Фотографії зроблені за допомогою цифрової камери Canon Power Shot A630. Результати стосовно підводних листків співпадають з даними літератури [4, 13, 17], дані про надводні листки висвітлюються вперше, також вперше порівнюються рослини при зростанні у відкритому та захищеному ґрунті, що є важливою інформацією для інтродукції.

### **Результати досліджень та їх обговорення**

Сучасний ареал *Nymphaea alba* — температурно-меридіональний європейський, *Nuphar lutea* — борео-меридіональний, циркумполярний, *N. pumila* — борео-температний, досліджені види належать до євроазійських, євроокеанічних [11]. В Україні вони поширені у лісових і лісостепових районах, в озерах, ставках, руслах і рукавах річок, лиманах, у старих меліоративних каналах, водосховищах на глибині від 20 до 300 см, у степових районах зростають також у плавнях та старицях [2, 18]. У болотяній і наземній екофазах у цих трьох видів виникають адаптації, які визначають їх екобіоморфу. При зниженні рівня води або пересиханні водойми під час межени рослини утворюють наземну форму з щільним шкірястим листям [2]. У гідрофазі при значному рівні води у цих видів формуються лише підводні гідроморфні листки і рослини не квітують. Здатність до зростання у кількох екофазах, зокрема болотяній і береговій, використовують у практиці інтродукції водних і прибережно-водних рослин [16]. В умовах інтродукції

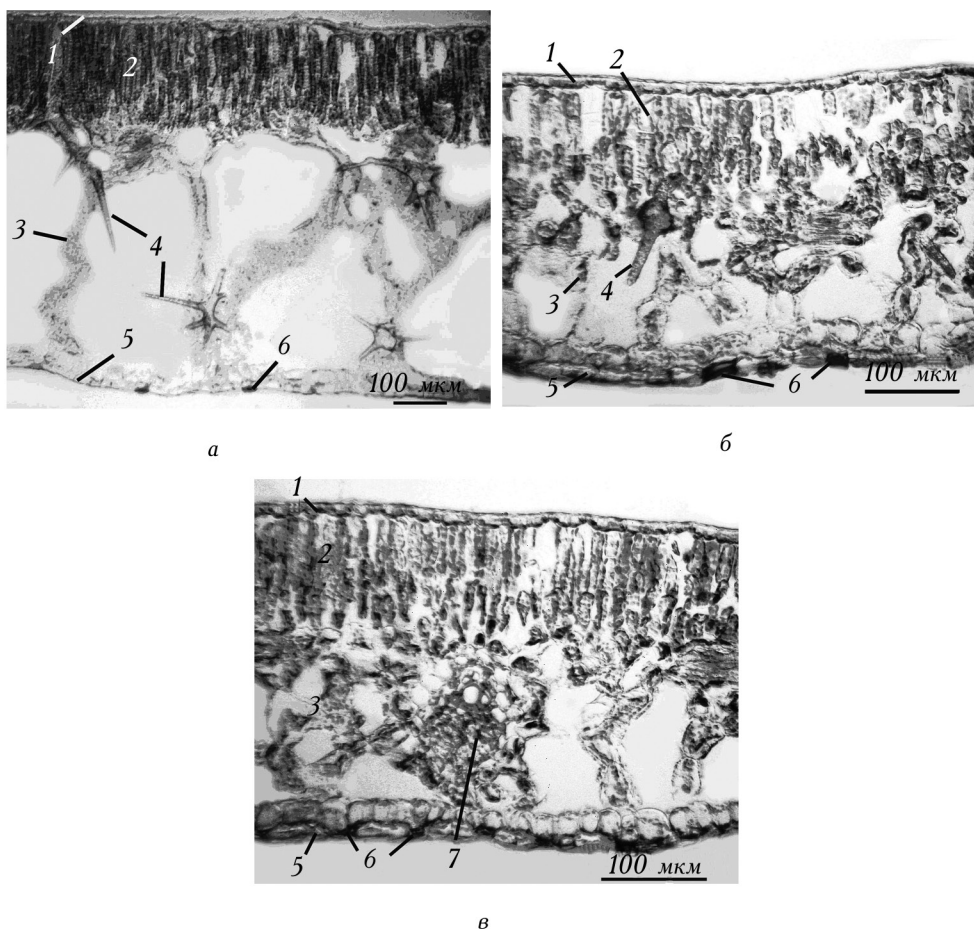
досліджувані види за особливостями кореневої системи віднесені до кореневищної групи [7].

За класифікацією життєвих форм водних рослин [18] *Nymphaea alba*, *Nuphar lutea* і *N. pumila* належать до групи аерогідрофітів (гідатоаерофітів). За біоморфою це багаторічні, полікарпічні, розеточні, кореневищні, мезо-евтрофні, вегетативно-рухомі, термофіли, ацидофіти, гелофіти, ентомофіли, гідрохори, зоохори, ендозоохори [1].

Особливу увагу заслуговує дослідження розвитку листкових пластинок представників родини Nymphaeaceae. Наявність гетерофілії пояснює пластичність до екстремальних умов зовнішнього середовища, зокрема водного режиму. У захищеному ґрунті плаваючі листки *Nymphaea alba* і *Nuphar pumila* значно дрібніші, ніж надводні, тоді як у *N. lutea* плаваючі листки більші. У *N. pumila* абаксіальна поверхня листка вкрита короткими (до 80 мкм) ниткоподібними трихомами, що розміщені під гострим кутом до неї, біля черешка їх кількість значно більша. Також зустрічаються поодинокі 5—6-клітинні трихоми довжиною до 400 мкм. У рослин цього виду, вирощених у відкритому ґрунті, щільність розташування трихомів більша, що характерно і для рослин, які зростають у природі. Для всіх досліджених видів характерні одношарові верхній і нижній епідерміси, вкриті кутикулою з восковим шаром (при цьому верхній епідерміс має нижчі епідермоцити і товщий шар кутикули, на нижньому епідермісі кутикула і віск практично відсутні), 4—5-шаровий стовбчастий мезофіл і губчастий мезофіл, представлений аеренхімою. Провідна і механічна тканини розвинуті дуже слабо.

У *Nymphaea alba* аеренхіма плаваючих листків розвинута значно краще, ніж у видів р. *Nuphar*, має більші повітряні порожнини, в ній присутні багаточисельні астроклереїди, що виконують опірну функцію (рисунк, а). У видів р. *Nuphar* виявлені лише поодинокі астроклереїди (див. рисунок, б, в). Виділяють два типи клітин з опірною функцією: трихосклерейди, розміщені у палисадній паренхімі, і астроклереїди у губчастій паренхімі [13]. На абаксіальній стороні листків знаходяться гідропоти (водяні продири), представлені великими, завжди відкритими замикаючими клітинами з потовщеними стінками. Гідропоти у досліджених видів рослин розташовані по всій абаксіальній поверхні листкової пластинки, для них характерна видовжено-овальна форма і аномоцитний тип продиривого апарата. Епідермоцити мають звивисті обриси, проекція площі епідермальних клітин помірно витягнута.

Продирини у вивчених рослин були виявлені лише на абаксіальній стороні і у плаваючих, і у надводних листків. У *Nymphaea alba* як у захищеному, так і відкритому ґрунті кількість продирих менша на плаваючих листках порівняно з надводними (табл. 1). У видів р. *Nuphar*, що вирощувались у відкритому ґрунті, кількість продирих у плаваючих листків також була меншою, ніж у надводних, а у захищеному ґрунті — навпаки. У плаваючих листків *N. alba*, як у захищеному, так і відкритому ґрунті, кількість гідропотів більше, ніж у видів р. *Nuphar* (табл. 2).



1. Поперечний зріз плаваючих листків рослин, вирощених у відкритому ґрунті: *Nymphaea alba* (а), *Nuphar lutea* (б), *Nuphar pumila* (в): 1 — верхній епідерміс; 2 — стовбчастий мезофіл; 3 — аеренхіма; 4 — астроклерейда; 5 — нижній епідерміс; 6 — гідропота; 7 — провідний пучок.

В умовах захищеного ґрунту збільшення кількості водяних прорихів компенсує значне потовщення епідермісу з абаксальної сторони листка. Разом з цим, товщина листової пластинки у плаваючих листків збільшується переважно за рахунок збільшення товщини губчастого мезофілу (аеренхіми) (в умовах захищеного — у вісім, і відкритого ґрунту — удвічі), а в умовах захищеного ґрунту — стовбчастого мезофілу (у чотири рази) та верхнього і нижнього епідермісу (удвічі) (табл. 3). Активізація газообміну і водно-сольового обміну плаваючих листків *N. alba* забезпечена посиленням процесів гутації з абаксальної сторони та більш інтенсивним використанням аеренхіми.

У плаваючих листків видів р. *Nuphar* в умовах захищеного ґрунту щільність гідропот перевищувала таку у рослин відкритого ґрунту. Чіткої залежності довжини і ширини прорихів і гідропот від розміщення листової пластинки встановити не можна (див. табл. 1).

1. Кількість і розміри продохів у *Nymphaea alba*, *Nuphar lutea* і *N. pumila*

Рослини, умови вирощування	Кількість продохів на 1 мм <sup>2</sup>	Довжина продохів, мкм	Ширина продохів, мкм
Надводні листки			
<i>N. alba</i> зах. гр.	560 ± 30,24	18,24 ± 0,79	16,1 ± 0
<i>N. lutea</i> зах. гр.	428 ± 70,68	23,88 ± 2,04	17,98 ± 1,51
<i>N. pumila</i> зах. гр.	315,56 ± 37,12	28,98 ± 1,37	22 ± 1,86
<i>N. alba</i> від. гр.	364 ± 47,89 #	23,61 ± 1,25 #	18,78 ± 1,25 #
<i>N. lutea</i> від. гр.	390 ± 41,40	22,8 ± 1,15	19,32 ± 0 #
<i>N. pumila</i> від. гр.	412 ± 37,95 #	23,61 ± 0,79 #	22,8 ± 0,66
Плаваючі листки			
<i>N. alba</i> зах. гр.	448 ± 16,87*	19,05 ± 1,79	18,25 ± 1,86*
<i>N. lutea</i> зах. гр.	448,4 ± 63,06	24,15 ± 0,97	18,51 ± 0,84
<i>N. pumila</i> зах. гр.	712 ± 49,17*	22 ± 0,79*	20,39 ± 0,79*
<i>N. alba</i> від. гр.	240 ± 34,64* #	23,34 ± 1,61 #	18,25 ± 0,79
<i>N. lutea</i> від. гр.	368,89 ± 38,87 #	24,42 ± 2,04*	19,03 ± 1,15
<i>N. pumila</i> від. гр.	370 ± 28,28* #	23,83 ± 1,02 #	19,52 ± 1,34*

П р и м і т к а. Тут і в табл. 2—3: \*  $P < 0,05$  (порівняно з листками, що розміщені над водою), #  $p < 0,05$  (порівняно з тими ж параметрами у рослин захищеного ґрунту); від. гр — відкритий ґрунт; зах. гр. — захищений ґрунт.

2. Кількість і розміри гідропот у *Nymphaea alba*, *Nuphar lutea* і *N. pumila*

Рослини, умови вирощування	Кількість гідропот на 1 мм <sup>2</sup>	Довжина гідропот, мкм	Ширина гідропот, мкм
Надводні листки			
<i>N. alba</i> зах. гр.	84,44 ± 24,04	31,13 ± 2,51	27,37 ± 2,57
<i>N. lutea</i> зах. гр.	160 ± 59,33	28,98 ± 0,97	21,74 ± 1,88
<i>N. pumila</i> зах. гр.	152 ± 31,55	25,49 ± 2,64	19,86 ± 0,79
<i>N. alba</i> від. гр.	88 ± 41,31	22,54 ± 1,94 #	19,05 ± 1,79 #
<i>N. lutea</i> від. гр.	172 ± 27	27,1 ± 0,63 #	22 ± 1,59
<i>N. pumila</i> від. гр.	192 ± 25,3 #	30,86 ± 1,51 #	23,61 ± 0,79 #
Плаваючі листки			
<i>N. alba</i> зах. гр.	125,71 ± 27,6*	22 ± 1,59*	20,66 ± 1,59*
<i>N. lutea</i> зах. гр.	204 ± 22,71*	28,44 ± 3,59	24,69 ± 2,1*
<i>N. pumila</i> зах. гр.	176 ± 27,97	26,03 ± 1,16	17,98 ± 0,63*
<i>N. alba</i> від. гр.	116 ± 35,02	23,08 ± 2,69	20,93 ± 2,91
<i>N. lutea</i> від. гр.	156 ± 22,71 #	26,83 ± 2,69	19,86 ± 1,86* #

3. Морфометричні параметри листків у *Nymphaea alba*, *Nuphar lutea* і *N. pumila*

Рослини, умови вирощування	Товщина листка, мкм	Товщина епідермісу, мкм		Товщина мезофілу, мкм	
		верхнього	нижнього	стовбчастого	губчастого
Надводні листки					
<i>N. alba</i> зах. гр.	111,62 ± 20,1	4,17 ± 0,2	8,33 ± 0,3	61,09 ± 17,21	41,65 ± 8,3
<i>N. lutea</i> зах. гр.	672,76 ± 25,5	12,51 ± 0,3	24,19 ± 1,86	255,45 ± 33,67	402,62 ± 24,1
<i>N. pumila</i> зах. гр.	339,16 ± 17,4	15,12 ± 2	9,04 ± 1,2	214,5 ± 14,23	166,6 ± 31,2
<i>N. alba</i> від. гр.	549,8 ± 16,7 #	8,33 ± 0,3	19,44 ± 4,8 #	226,99 ± 4,2 #	224,91 ± 4
<i>N. lutea</i> від. гр.	346,5 ± 15,1 #	14,58 ± 2,4	24,99 ± 0,5	208,25 ± 6,8 #	135,4 ± 12,3 #
<i>N. pumila</i> від. гр.	468,56 ± 17,9 #	15,62 ± 2,08	7,29 ± 2,08	239,49 ± 12,5 #	237,4 ± 14,4 #
Плаваючі листки					
<i>N. alba</i> зах. гр.	595,6 ± 72,8	15,62 ± 2,08	26,66 ± 3,7*	260,31 ± 18,5	335,3 ± 97,5*
<i>N. lutea</i> зах. гр.	510,8 ± 14,7*	15,64 ± 2,1*	20,85 ± 0,5*	194,37 ± 24,1*	277,7 ± 24,1
<i>N. pumila</i> зах. гр.	291,9 ± 12*	11,47 ± 2,1*	11,47 ± 3,9	124,95 ± 11,8*	187,4 ± 15,9*
<i>N. alba</i> від. гр.	730,9 ± 53* #	8,33 ± 0,2	11,66 ± 4,6 #	222,83 ± 18,5 #	516,5 ± 44* #
<i>N. lutea</i> від. гр.	291,5 ± 14* #	8,33 ± 0,2* #	18,74 ± 4,2*	174,93 ± 9,6*	114,5 ± 10* #
<i>N. pumila</i> від. гр.	229,1 ± 25* #	6,25 ± 2,4* #	10,83 ± 3,7	143,69 ± 22,9*	83,3 ± 6,8* #

У *Nuphar lutea* і *N. pumila* в умовах відкритого ґрунту плаваюча листкова пластинка потоншується за рахунок відносно рівномірного зменшення товщини стовбчастого і губчастого мезофілу та меншої товщини верхнього епідермісу. Такі зміни викликані зменшенням освітленості у плаваючого листа порівняно з надводним (що підтверджується і літературними даними [8]), і сприяють прискоренню водного транспорту з листків у зовнішнє середовище. Товщина нижнього епідермісу у *N. lutea* теж достовірно менша в обох умовах зростання, тоді як у *N. pumila* достовірної різниці значень цього параметра не виявлено (див. табл. 3). Таким чином у рослин р. *Nuphar* зареєстровані відмінні від *N. alba* механізми пристосування до умов навколишнього середовища при гетерофільї.



## Висновки

Встановлено, що в умовах тривалої інтродукції досліджувані види родів *Nuphar* та *Nymphaea* належать до аерогідрофітів (гідатоаерофітів) та за біоморфологічними особливостями відносяться до кореневищної групи. Шляхи пристосування до умов середовища у досліджених видів родини *Nymphaeaceae* мають свої відмінності: при вирощуванні в умовах відкритого ґрунту у надводних листків *Nymphaea alba* зменшується кількість продихів та розмірів гідропот, а у плаваючих листків *Nuphar lutea* та *N. pumila* — щільність продихів та гідропот, що обумовлено значно нижчою вологістю порівняно з умовами захищеного ґрунту. У відкритому ґрунті, порівняно з захищеним, потовщення листкової пластинки у обох типів листків *N. alba* та надводних листків *N. pumila* компенсовано значним розвитком аеренхіми, тоді як у плаваючих листків р. *Nuphar* прискоренню водного транспорту та газообміну сприяють переважно зменшення товщини листка і епідермісу. У рослин захищеного ґрунту у прискоренні вищезазначених фізіологічних функцій набувають значення кількість продихів та гідропот. Відмінності анатомічної будови плаваючих і надводних листків при порівнянні рослин тих же видів відкритого та захищеного ґрунту пов'язані з меншою освітленістю плаваючих.

\*\*

*Установлено, что в условиях открытого и защищенного грунта Ботанического сада им. акад. А. В. Фомина биоморфологические особенности растений относительно корневой системы не изменяются. При проведении сравнительно-анатомического анализа плавающих и надводных листьев в условиях открытого и защищенного грунта установлено, что приспособления к условиям среды обитания у разных видов имеют свои отличия.*

\*\*

*It has been determined that under conditions of open and protected ponds of the A. V. Fomin Botanical garden biomorphological peculiarities of the root system of the introduced plants *Nymphaea alba* L., *Nuphar lutea* (L.) Sm. and *N. pumila* (Timm) DC did not change. The comparative-anatomic analysis of floating and emersed leaves under conditions of open and protected ponds showed differences of adaptation to environment conditions of different species.*

\*\*

1. Дігуч М. Я., Мазур Т. П. Представники роду *Nuphar* Smith у природних умовах України та культурі (біологічні, екологічні, морфологічні особливості): монографія. — К., 2013. — 271 с.
2. Дубына Д. В., Гейны С., Гроудова З. и др. Макрофиты — индикаторы изменений природной среды. — Киев: Наук. думка, 1993. — 433 с.
3. Захаревич С. Ф. К методике описания листа // Вестн. Ленинград. ун-та. — 1954. — № 4. — С. 65—75.
4. Клименко О. Анатомічні особливості листків *Nuphar lutea* (L.) Smith (*Nymphaeaceae*) // Укр. ботан. журн. — 2011. — Т. 68, № 2. — С. 265—270.
5. Конвенція про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі (Берн, 1979 р.). — К., 1998. — 76 с.
6. Красная книга России: Правовые акты. — М., 2000. — 134 с.

7. Мазур Т. П., Дігуч М. Я. Особливості екобіоморфи інтродукованих представників родини Nymphaeae Salisb. // Вісн. Київ. ун-ту. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. — 2012. — Вип. 30. — С. — 20—24.
8. Негуха О. М. Гетерофілія у *Sagittaria sagittifolia* L. II. Ультраструктура поверхні надводних і підводних листків // Укр. ботан. журн. — 2012. — Т. 69, № 4. — С. 596—603.
9. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. — М.: Агропромиздат, 1988. — 271 с.
10. Таршис Л. Г. Анатомия подземных органов высших сосудистых растений. — Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2007. — 207 с.
11. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. — Л.: Наука, 1987. — 439 с.
12. Червона книга України. Рослинний світ / Під ред. Я. П. Дідуха. — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — 900 с.
13. Bercu R., Fagaras M. Contributions to the anatomy of *Nuphar luteum* (L.) Sibth. and Sm. (Nymphaeaceae) // J. Environ. Protection and Ecology. — 2008. — Vol. 9, N 4. — P. 816—822.
14. Brummitt R. K. Vascular plant families and genera. — London: R. B. G. Kew, 1992. — 732 p.
15. Carpenter K. J. Specialized structures in the leaf epidermis of basal angiosperms: morphology, distribution, and homology // Amer. J. Botany. — 2006. — Vol. 93, N 5. — P. 665—681.
16. Diduh N. Ya., Mazur T. P. Areagenetic and ecogenetic connections of family Nymphaeaceae Salisb. // Вісн. Київ. ун-ту. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. — 2007. — Вип. 15—17. — С. 45—48.
17. Klimentko E. N. Structural and functional aspects of the *Nuphar lutea* (L.) Smith heterophylly ultrastructure and photosynthesis // Cytology and genetics. — 2012. — Vol. 46, N 5. — P. 27—279.
18. Hejný S. Okologické charakteristik der Wasser und Sumpfpflanzen in den slowakischen Tiefebeneben. — Bratislava: SAV, 1960. — 487 S.
19. Henkel F., Rehnelt F., Dittman L. Das Buch der Seerosen. — Darmstadt: Gartenarchitekt, 1907. — 158 S.
20. Raimondo D., Staden L. von W., Victor Foden J. E. et al. Red List of South African plants 2009. — Pretoria, 2009. — 668 p.
21. Romeis B. Mikroskopische Technik. — München: Leibniz Verlag, 1948. — 695 S.
22. Slocum P. D. Waterlilies and Lotuses. Species, cultivars and new hybrids. — Portland; Cambridge, 2005. — 260 p.
23. Zarinkamar F. Stomatal observations in Dicotyledons // Pakistan J. Biol. Sci. — 2007. — Vol. 10, N 2. — P. 199—219.