

УДК 581.4:581.45:632.11:634.53

АНАТОМО-МОРФОЛОГІЧНА БУДОВА ЛИСТКІВ *CASTANEA SATIVA* MILL. ЯК ФАКТОР СТАБІЛІЗАЦІЇ ВОДНОГО РЕЖИМУ РОСЛИН В УМОВАХ ПОСУХИ

О. В. КОЛЕСНІЧЕНКО, доктор біологічних наук

Національний університет біоресурсів і природокористування України

E-mail: sgrysyuk@rambler.ru

Наведено результати впливу різних екологічних умов зростання рослин каштана їстівного на формування спеціалізованих пристосувальних анатомічних ознак. Встановлено, що опушення поверхні листків та прикриття продихів трихомами впливає на зниження температури їх поверхні і зменшує випаровування вологи в умовах посухи. Максимальні значення цих показників зафіксовані у рослин, що зростали в умовах посухи.

***Ключові слова:** водний режим, *Castanea sativa* Mill., посуха, листки, продихи, трихоми*

Ріст та розвиток деревних рослин, незалежно від природно-кліматичних зон, значною мірою залежить від запасів води. Нестача водних ресурсів і прогресуюча аридизація клімату призводять до загибелі значної кількості рослин. Дефіцит вологи в ґрунті викликає зміни у процесах водообміну рослин, порушення фізіолого-біохімічних процесів, зокрема, пригнічення інтенсивності росту, скорочення вегетаційного періоду та зниження стійкості рослин до дії зовнішніх чинників [6, 9]. Каштан їстівний, як і інші деревні рослини, піддається комплексній дії температури і вологи, які визначають межі його вирощування та географічний ареал розповсюдження. З огляду на це, основними лімітуючими факторами, які ускладнюють інтродукцію і натуралізацію каштана їстівного в умовах Лісостепу і Полісся України, є відносно холодні зими та водний дефіцит [6]. Опосередкована дія високих температур пов'язана зі зниженням інтенсивності фотосинтезу, непродуктивним збільшенням дихання, порушенням водного режиму, посиленою транспірацією, що викликає суттєве витрачання вуглеводів і пригнічення росту деревних порід

[3]. Стрессова дія посухи і недостатня аерація ґрунту індукують зниження вмісту води в тканинах рослин, що призводить до уповільнення або припинення їх росту, побуріння, засихання та опадання листків. Водночас відбувається масове відмирання дрібних коренів і гальмування річних приростів як за дії посухи, так і після неї [7]. Тривала і сильна посуха зумовлює в рослинах деградаційні зміни й спрямованість обміну речовин у бік розпаданя та окиснення [8]. Суттєві зміни спостерігаються в інтенсивності фотосинтезу та дихання [5].

Для з'ясування фізіологічних механізмів стійкості рослин актуальним є вивчення пристосувальних процесів у рослин в процесі розвитку водного дефіциту та перегріву.

У першу чергу це стосується вивчення анатомо-морфологічної будови листків, яка впливає на перебіг таких процесів, як транспірація, дихання й фотосинтез, зміни інтенсивності та спрямованості синтетичних процесів. Вирішення цих питань сприятиме розширенню ареалу вирощування рослин каштана їстівного в різних ґрунтово-кліматичних зонах України.

Мета досліджень – визначити зміни анатомо-морфологічної будови листків каштана їстівного за різних умов водозабезпечення.

Об'єктом досліджень були рослини каштана їстівного (*Castanea sativa* Mill.) різного віку колекції Ботанічного саду Національного університету біоресурсів і природокористування України (НУБіП України).

Матеріали і методика досліджень. Структурно-функціональні особливості листків саджанців каштана їстівного досліджували за різних умов вирощування на дослідних ділянках Ботанічного саду НУБіП України. Для експерименту відбирали три групи по 10 одновікових саджанців рослин. Перша група (мезоморфна) зростала в умовах відкритого простору з оптимальним водозабезпеченням (60 % ПВ) і мінеральним підживленням ґрунту ($N_1P_2K_1$). Друга група (ксероморфна) зростала у природних умовах за дії прямих сонячних променів, високих температур, низької вологості повітря і ґрунту. Третя група (контрольна) зростала в умовах відносного затінення (рівень

освітленості в сонячний день становив 2500–4000 Лк) без додаткового поливу. Повторність дослідів чотириразова.

Для дослідження морфологічної структури листків використовували фрагменти листкових пластинок між другою і третьою бічними жилками першого порядку. Анатомічні дослідження проводили на постійних препаратах поперечних зрізів завтовшки 8–10 мкм. Тканини листка фарбували ацетофуксином [10]. Вивчення стану продихів виконували на репліках абаксіальної поверхні листка за Полаччі [11].

Вимірювання площі асиміляційної поверхні, структурних елементів тканин і клітин листка каштана їстівного здійснювали у програмі AxioVision Carl Zeiss.

Структуру будови поверхні листка, продихів і зміни їх функціонального стану за дії ґрунтової посухи визначали за допомогою сканувального електронного мікроскопа JSM–35 фірми «Jeol» (Японія). Дослідження включали визначення будови і функціонального стану продихів та особливостей розвитку трихом листків за умов оптимального водозабезпечення (60 % ПВ) та ґрунтової посухи (25 % ПВ).

Морфометричну обробку матеріалів мікрофотографування структурних елементів тканин і клітин листка проводили на електронно-мікроскопічних негативах $\times 4000$ у програмі Axio Vision Carl Zeiss.

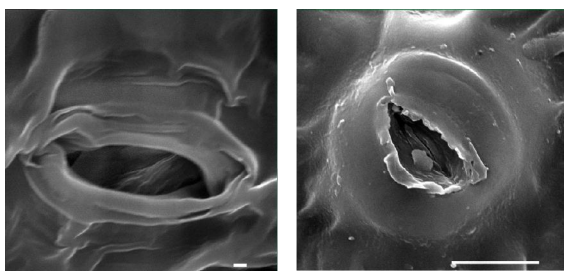
Результати досліджень. До функціональних чинників, які сприяють зниженню впливу посухи, відносять роботу продихів, що здатні стабілізувати водний режим рослин [13]. Діяльність продихів має видову і сортову специфічність. Стійкі до посухи види і сорти деревних рослин відзначаються підвищеною чутливістю та різною швидкістю закривання продихів. За умов сильної посухи у листках багатьох видів рослин відкривання продихів вранці гальмується і вони здатні витримувати глибокий водний дефіцит без летальних пошкоджень [15].

Рослини каштана їстівного вимогливі до вологості повітря, ґрунту і найоптимальніше розвиваються в ґрунтово-кліматичних зонах, де випадає не

менше 1000–1500 мм опадів, а відносна вологість повітря досягає 60–70 %. Надмірна кількість опадів не завдає рослинам каштана шкоди, а в сухій місцевості, наприклад, у Криму, вони набувають пригніченого вигляду [4].

Відносно вимогливості до ґрунтової вологи, то рослини каштана їстівного належать до мезофільних порід. Недостатня кількість опадів є несприятливим чинником, який обмежує проростання, а надлишок опадів за умов щільного дренажу не перешкоджає їх успішному росту [12].

Головним із чинників, що сприяють регуляції рівня транспірації та стабілізації водного режиму рослин в умовах посухи і високих температур повітря, є стан і функціонування продихів [14]. Саме ступінь розкриття продихів зумовлює зниження тургору в замикальних і навколопродихових клітинах [2]. Коливання інтенсивності транспірації спричинює структурно-функціональні зміни їх будови на адаксіальній і абаксіальній поверхні листків. Нами встановлено, що продихи на верхній і нижній сторонах листка каштана їстівного суттєво вирізняються між собою за розмірами, формою та розташуванням. Продихи на адаксіальній поверхні заглиблені в листок (рис. 1, а), на відміну від продихів абаксіальної, які розташовані без заглиблення (рис. 1, б).



а

б

Рис. 1. Розташування продихів на адаксіальній (а) ($\times 3000$) та абаксіальній (б) ($\times 3700$) поверхнях листка каштана їстівного.

Кількість продихів на нижній частині листків рослин каштана їстівного, які зростали у ксероморфних умовах, порівняно з мезоморфними, у 1,5 раза більша на одиницю площі, проте, розміри замикальних клітин менші (табл. 1).

1. Морфолого-анатомічні особливості листків рослин каштана їстівного в мезо- і ксероморфних екологічних умовах зростання

Показники	Досліджувані групи		
	мезоморфні	ксероморфні	контроль
	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$
Кількість продихів, од/мм ²	214 ± 8,1	323 ± 4,6	295 ± 4,5
Довжина замикальних клітин продихів, мкм	31,1 ± 0,52	20,6 ± 0,46	23,5 ± 0,37
Ширина замикальних клітин продихів, мкм	10,3 ± 0,3	7,3 ± 0,11	10,3 ± 0,21

Необхідно зазначити, що під дією посухи значна частка продихів на верхній стороні листка каштана їстівного закривається, що є одним із елементів зниження надмірного випаровування води в умовах дефіциту вологи. Кількість продихів на одиницю площі на різних сторонах листків суттєво відрізняється. На нижній поверхні листкової пластинки їх у 4,1 раза більше, ніж на верхній (табл. 2).

2. Стан продихів листків каштана їстівного за умов ґрунтової посухи (25 % ПВ, 15 діб)

Поверхня листка	Продихи				Всього	
	відкриті		закриті			
	шт.	%	шт.	%	шт.	%
Адаксіальна	35 ± 1,4	44,3	44 ± 1,7	55,7	79 ± 3,2	100
Абаксіальна	199 ± 6,3	61,5	124 ± 4,5	38,5	323 ± 4,6	100

Водночас співвідношення відкритих продихів на нижній поверхні листка було більшим у 5,7 раза, ніж на верхній. Таким чином, можна стверджувати про гальмування відкривання продихів на верхній стороні листка, що є однією із захисних реакцій рослин каштана їстівного проти посухи.

Детальне дослідження поверхні листка дало нам змогу встановити, що в поглибленнях листкової пластинки утворюються продихові трихоми, які,

розвиваючись, прикривають прориди, що є одним зі способів зниження температури поверхні листка та інтенсивності випаровування вологи [1].

Прориди каштана їстівного вистелені або прикриті волосками на обох сторонах листової пластинки, однак на нижній поверхні листка їхня щільність значно більша, ніж на верхній (рис. 2, а, б).

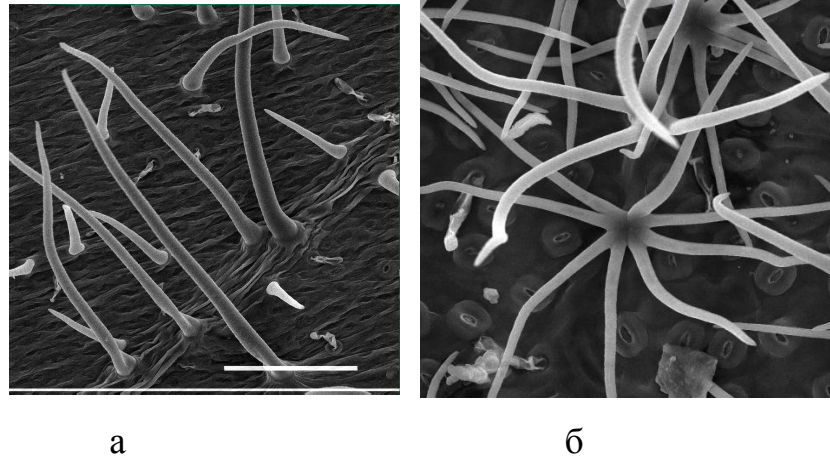
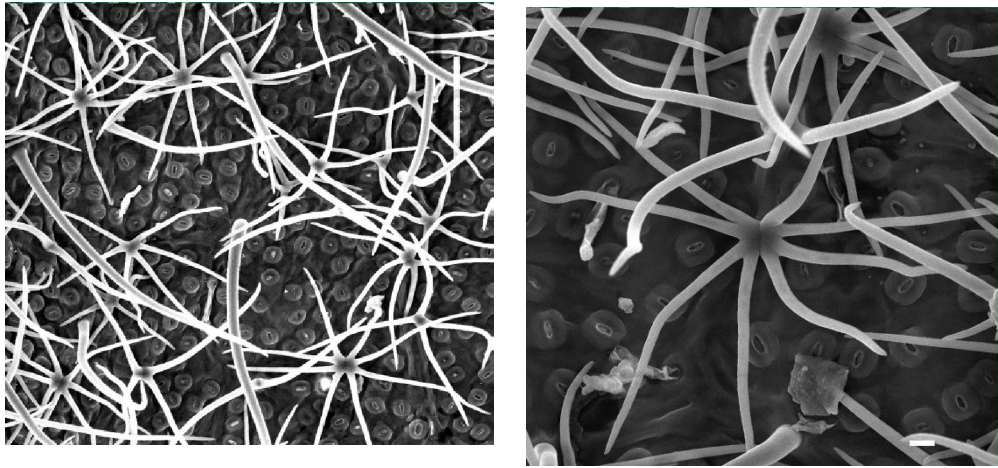


Рис. 2. Ступінь опушення адаксіальної (а) ($\times 500$) та абаксіальної (б) ($\times 1000$) поверхонь листка рослин каштана їстівного.

На адаксіальній поверхні листової пластинки присутні тільки прості волоски (рис. 2, а). Абаксіальна поверхня листової пластинки вкрита, в основному, зірчастими волосками (рис. 2, б). Аналіз електронних мікрофотографій абаксіальної поверхні листової пластинки свідчить, що екологічні умови зростання рослин впливають на інтенсивність її опушення. Так, нижня поверхня ксероморфних листків (рис. 3, а), на відміну від контрольних, густіше опушена (рис. 3, б), що забезпечує не тільки притінення поверхні від сонячного випромінювання, а й більш інтенсивний захист від надмірної транспірації.



а

б

Рис. 3. Щільність опушення абаксіальної поверхні листків каштана їстівного, що зростав у ксероморфних (а) і оптимальних (б) умовах водозабезпечення ($\times 1000$).

Висновки

Екологічні умови зростання рослин каштана їстівного зумовлюють формування спеціалізованих пристосувальних анатомічних ознак у листків, які сприяють зниженню температури їх поверхні та інтенсивності випаровування вологи. За ксероморфних умов зафіксовано зростання у 1,5 раза кількості продихів на нижній частині листків рослин каштана їстівного, порівняно з мезоморфними, зменшення розмірів їх замикальних клітин. Листки у рослин, які зростали у ксероморфних умовах мають більш густе опушення за рахунок значного збільшення зірчастих за формою волосків на абаксіальній поверхні листової пластинки, що здатне зменшити надмірну транспірацію в умовах посухи. Такі пристосувальні зміни анатомо-морфологічної будови листків каштана їстівного дозволяють стабілізувати водний режим рослин в умовах посухи.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Вернигора Е. Г. Особенности формирования трихом у четырех видов *Betulaceae* и *Araliaceae* в дендрарии Горнотаежной станции / Е. Г. Вернигора // II Биологические исследования на Горнотаежной станции. – 2006. – Вып. 10. – С. 109 – 124.

2. Водный обмен растений / [В. Н. Жолкевич, Н. А. Гусев, А. В. Капля и др.] – М.: Наука, 1989. – 256 с.
3. Григорюк І. П. Водний і високотемпературний стреси. Молекулярні та фізіологічні механізми стійкості рослин / І. П. Григорюк, М. М. Мусієнко // Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. – К., 2001б. – Т. 2. – С. 118 – 129.
4. Гроссгейм А. А. Растительные богатства Кавказа: [научн. пособ.] / А. А. Гроссгейм. – М.: Изд. Московского общ-ва испытателей природы, 1952. – 134 с.
5. Гусев Н. А. Водообмен и физиологические процессы растений / Н. А. Гусев. – Казань: Изд-во КГУ, 1981. – 112 с.
6. Жизнь растений: в 6 т. Т. 5. Ч. 1. Цветковые растения / [гл. ред. А. А. Федоров; ред. А. Л. Тахтаджян]. – М.: Просвещение, 1980. – 430 с.
7. Жолкевич В. Н. Водный обмен растений / В. Н. Жолкевич, Н. А. Гусев, А. В. Капля. – М.: Наука, 1989. – 256 с.
8. Журбицкий З. И. Потребность растений в питании как основа применения удобрений: [научн. пособ.] / З. И. Журбицкий. – М.: Изд-во АН СССР, 1958. – 60 с.
9. Ляшок А. К. Автоколивальні процеси водообміну рослин: Моногр. / А. К. Ляшок, І. П. Григорюк, П. О. Феоктістов. – К.: Логос, 2006. – 148 с.
10. Паушева З. П. Практикум по цитологии растений / З. П. Паушева. – [4–е изд., перераб. и доп.]. – М.: Агропромиздат, 1988. – 271 с.
11. Практикум по физиологии растений / [Н. Н. Третьяков, Т. В. Карнаухова, Л. А. Паничкин и др.]. – [3 - е изд., перераб. и доп.]. – М.: Агропромиздат, 1990. – 271 с.
12. Соколов В. Б. Каштан: [научн. пособ.] / В. Б. Соколов. – М.: Лесн. пром-ть, 1984. – 80 с.
13. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных / А. Л. Тахтаджян. – М.–Л.: Наука, 1964. – 235 с.

14. Франко О. Л. Осмопротекторы: Ответ растений на осмотический стресс / О. Л. Франко, Ф. Р. Мело // Физиология растений. – 2000. – Т. 47, № 1. – С. 152 – 159.

15. Шматько И. Г. Устойчивость растений к водному и температурному стрессам: [научн. пособ.] / И. Г. Шматько, И. П. Григорюк, О. Е. Шведова. – К. : Наук. думка, 1989. – 224 с.

**АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ
ЛИСТЬЕВ *CASTANEA SATIVA* MILL. КАК ФАКТОР
СТАБИЛИЗАЦИИ ВОДНОГО РЕЖИМА РАСТЕНИЙ
В УСЛОВИЯХ ЗАСУХИ**

Е. В. Колесниченко

Приведены результаты оценки влияния различных условий обеспечения влагой растений каштана съедобного на формирование специализированных приспособительных анатомических признаков. Установлено, что опушение поверхности листьев и прикрытие устьиц трихомами влияет на снижение температуры их поверхности и уменьшает интенсивность испарения влаги в период засухи. Максимальные значения данных показателей зафиксированы у растений, которые произрастали в условиях засухи.

Ключевые слова: водный режим, *Castanea sativa* Mill., засуха, листья, устьица, трихомы

**ANATOMICAL AND MORPHOLOGICAL STRUCTURE OF LEAVES
CASTANEA SATIVA MILL. AS A FACTOR IN THE STABILIZATION OF
THE WATER REGIME OF PLANTS UNDER DROUGHT CONDITIONS**

O. V. Kolesnichenko

The results of the evaluation of the effect of various conditions to ensure the plants moisture chestnuts on the formation of specialized adaptive anatomical features. It was found that the surface of pubescence and leaf stomata trichomes cover influences the lowering of the temperature of the surface and reduces the rate

of evaporation of moisture during a drought. The maximum values of these parameters are fixed in plants that grow in drought conditions.

Key words: *the water regime, Castanea sativa Mill., drought, leaves, stomata, trichomes*