

## ГЕТЕРОФІЛІЯ У *TRAPA NATANS* L. МОРФОЛОГО–АНАТОМІЧНА БУДОВА ЛИСТКІВ

Олена М. Недуха<sup>1</sup> і Т.Б. Котенко

**Анотація.** Проаналізовано морфолого-анатомічні ознаки плаваючих і підводних листків *Trapa natans* L. (водяного горіха), для якого характерна гетерофілія. Встановлені типи будови листкових пластинок у плаваючих й підводних листках. Виявлено, що морфолого-анатомічні ознаки двох типів підводних листків (лінійних й розсічених) у фазі вегетативного росту відрізняються від плаваючих листків за: формою пластинки, типом мезофілу, розмірами клітин, кількістю шарів фотосинтезуючої паренхіми та відсутністю проридів.

**Ключові слова:** *Trapa natans*, гетерофілія, анатомія, морфологія, листок

<sup>1</sup> Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, 01601, Київ, Україна; o.nedukha@hotmail.com

### Вступ

Відомо, що морфолого-анатомічна будова надземних органів рослин, зокрема, листків, залежить від зміни екологічних факторів (Дьяченко 1978). Дослідження зміни морфології листків й анатомічних ознак у процесі онтогенезу рослин, для яких характерна гетерофілія, потребує особливої уваги, тому що морфолого-анатомічні параметри підводних листків у гетерофільних рослин виявляють ознаки природної адаптації до тривалого затоплення рослин. У більшості вищих водних рослин, для яких характерна гетерофілія, форма підводних листків та їхня анатомічна структура сприяють підводному фотосинтезу, газообміну між зануреними органами й оточуючим водним середовищем, а також протистоять опору і тиску води (SCHMIDT & MILLINGTON 1968; FROST-CHRISTENSEN & SAND-JENSEN 1995; TSUKAYA 2006; VILLANI & ETNIER 2008). Зменшення товщини пластинки у підводних листках у порівнянні з надводними й плаваючими листками, а також наявність хлоропластів у клітинах епідермісу підводних листків ізолатерального типу прискорюють транспорт CO<sub>2</sub> та іонів HCO<sub>3</sub> із водного оточення в хлоропласти епідермісу та паренхіми (SMITH & WALKER 1981; FROST-CHRISTENSENSEN & FLOTO 2007). Морфолого-анатомічні відмінності підводних і надводних листків ретельно описані лише для *Proserpinaca palustris* L. (SCHMIDT & MILLINGTON 1968) й *Veronica anagallis-aquatica* L. (BOEGER & POULSON 2003). Ці автори встановили, що анатомічні ознаки листків і стебел рослин, розміщених у

воді, залежать від глибини зростання рослини та швидкості течії. У даній статті ми наводимо результати порівняльного дослідження морфолого-анатомічних ознак плаваючих і підводних листків водяного горіха *Trapa natans* L. (родина Hydrocharitaceae).

### Матеріали і методи досліджень

Об'єкт дослідження – рослини водяного горіха (*T. natans*), які зростали на глибині 60-80 см на березі Русанівського каналу (лівий берег р. Дніпро, м. Київ). Плаваючі й підводні листки збирали на початку фази вегетативного росту (у травні). Для світлової мікроскопії вирізки серединної частини листкової пластинки плаваючих і підводних листків відбирали із чотирьох рослин однакового розміру. Матеріал фіксували опівдні на березі каналу сумішшю 5% розчину параформальдегіду та 2% розчину глютарового альдегіду (1:1, об) на 0,5 М фосфатному буфері, рН 7,2. Тривалість фіксації становила близько 24 годин. Фіксований матеріал у лабораторних умовах промивали буфером, обезводжували етанолом і ацетоном, заливали в суміш епон/аралдит за загально прийнятою методикою. Напівтонкі зрізи (≈4 мкм), отримані на ультратомі, підфарбовували 1% розчином толуїдинового синього (на 1% водному розчині бури) і вивчали за допомогою світлового мікроскопа Ахіоскоп. З кожної рослини для фіксації брали по два плаваючих листка (на периферії розетки) та два підводних листка, однакових за розмірами. Для визначення лінійних розмірів листків



Рис. 1. Загальний вигляд підводних (А-Г) і плаваючих (Д, Е) листків *Trapa natans*.  
 Fig. 1. General view of submerged (A-G) and floating (D, E) leaves of *Trapa natans*.

використовували всі надводні й підводні листки із шести рослин. Лінійні розміри клітин плаваючих листків визначали у 30–40 клітинах епідермісу, 30 клітинах палисадної й 30 клітинах губчастої паренхіми, розміри клітин у підводних листках визначали у 30 клітинах епідермісу й 30 клітинах фотосинтезуючої паренхіми у кожного фіксованого листка. Отримані дані обробляли статистично, використовуючи програму ВІО-8.

### Результати та їх обговорення

Гетерофілія рослин *T. natans*, відібраних у Русанівському каналі на початку фази вегетативного росту проявлялася в поліморфізмі

листіків – наявності двох типів підводних листків та одного типу плаваючих листків, при цьому розміри підводних і плаваючих листків відрізнялися (Табл. 1). Підводні листки *T. natans* були лінійні й розсічені, а плаваючі – трикутних обрисів і цільнокраї (Рис. 1). Першими на проростаючому плоді (кістянці) на підводному пагоні з'явилися 4-5 сидячих лінійних листків (20-30 мм завдовжки й біля 2-2,5 мм завширшки кожний) з гострою верхівкою і гладкими краями (Рис. 1 А, Б). Через два-три тижні після проростання плоду, коли підводний пагін досягнув водної поверхні, почала розпускатися розетка плаваючих листків, кількість яких у розетці варіювала від 9 до 19. На цей час на нижній частині підводного пагона (на віддалі

**Таблиця 1.** Морфолого-анатомічні параметри листків *Trapa natans* у фазі вегетативного росту.  
**Table 1.** Morphological and anatomical features of *Trapa natans* leaves in vegetative growth phase.

Ознака	Листки		
	Надводні	Підводні	
		Лінійні	Розсічені
Розміри листкової пластинки, мм:			
довжина	51,3 ± 2,6	24,1 ± 3,1	50,1 ± 12,3
ширина	64,1 ± 1,5	1,5 ± 0,4	20,0 ± 2,4
Розміри черешка, мм:			
довжина	112,6 ± 7,4	Відсутній	3,5 ± 0,4
діаметр (біля основи)	3,9 ± 0,12	Відсутній	0,9 ± 0,4
Товщина листкової пластинки в місці проходження жилки, мкм	730 ± 11	320 ± 11	329 ± 9
Тип мезофілу	Дорзовентральний	Ізопалісадний	Центричний
Кількість шарів палісадного мезофілу	2	Відсутній	Відсутній
Кількість шарів губчастого мезофілу (або шарів фотосинтезуючої паренхіми підводних листків)	6–9	15–22 (у центрі пластинки)	5–7
Розміри клітин, мкм:			
верхнього епідермісу:			
висота	15,3 ± 0,6	7,5 ± 0,5	4,2 ± 0,3
ширина	10,9 ± 0,5	14,8 ± 0,54	6,6 ± 0,2
палісадного мезофілу:			
висота	39,3 ± 2,0	-	-
ширина	9,3 ± 0,4	-	-
губчастого мезофілу (або клітин фотосинтезуючої паренхіми підводних листків):			
висота	18,9 ± 0,8	26,8 ± 1,4	∅ 17–47
ширина	20,8 ± 1,6	28,8 ± 1,2	
нижнього епідермісу:			
висота	6,6 ± 0,45	7,9 ± 0,5	-
ширина	11,3 ± 0,8	15,2 ± 0,5	-
Кількість хлоропластів на зрізі клітини:			
верхнього епідермісу	2,0 ± 0,1	-	-
палісадного мезофілу	9,5 ± 0,3	-	-
губчастого мезофілу (або фотосинтезуючої паренхіми підводних листків)	3,9 ± 0,2	3,4 ± 0,18	4,7 ± 0,5
нижнього епідермісу	1,3 ± 0,15	-	-

20–50 мм від плоду) почали формуватися підводні розсічені листки другого типу з вкороченими черешками (Рис. 1 В, Г). Розсічені листки склалися із численних (від 15 до 47) голкоподібних сегментів, довжина яких не перевищує 22 мм.

Плаваючі листки досліджених рослин мають рівносторонню трикутну форму, основа листка – округло-клиновидна (рис. 1 Д, Е), кінчик гострий, краї листків – зубчасті; черешок циліндричний, посередині має розширення («здуття»), діаметр якого у 1,5–1,9 раза перевищує діаметр черешка біля основи.

Порівняння анатомічної будови підводних

і плаваючих листків досліджуваного виду показало їх відмінності (Рис. 2; Табл. 1). Для двох типів (лінійних й розсічених) підводних листків характерна ізолатеральна й центрична структура пластинки, відповідно (Рис. 2 А, Б). Для лінійних листків характерні майже округлі клітини фотосинтезуючої паренхіми, центральне розміщення невеликого за розмірами провідного пучка, відсутність продихів, наявність невеликих повітряних порожнин та мала кількість хлоропластів у клітинах. Округлі частки розсічених листків характеризуються щільно розміщеними клітинами епідермісу та 5–7 шарами округлих чи овальних клітин фотосинтезуючої паренхіми, розмір яких з

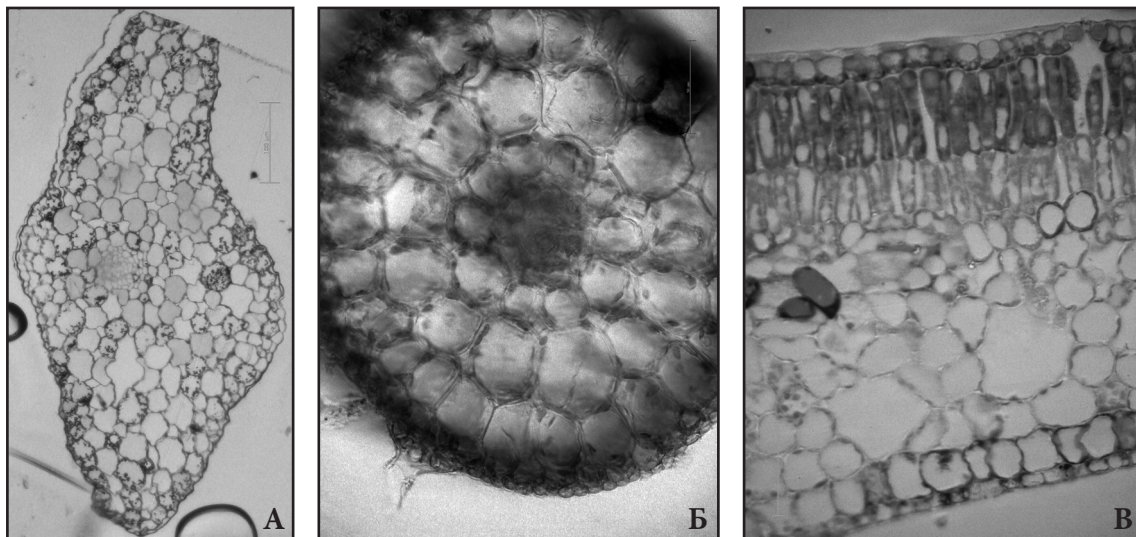


Рис. 2. Поперечні зрізи листків *Trapa natans*: А – підводного лінійного, Б – підводного розсіченого, В – плаваючого.  
 Fig. 2. Cross sections of the leaves of *Trapa natans*: А – submerged linear, Б – submerged dissected, В – floating.

першого по третій шар збільшується від 19 мкм до 47 мкм (по довгій осі), з четвертого шару по п'ятий (чи шостий) – зменшується до 15-17 мкм в діаметрі. Розсічені листки позбавлені продихів, хлоропласти розміщуються як у клітинах епідермісу (2-3), так і у клітинах фотосинтезуючої паренхіми (від 4 до 7 на зріз). Для плаваючих листків характерні мезоморфні ознаки (Рис. 2 В): дорзовентральність (двошаровий палісадний та багатшаровий губчастий мезофіл), наявність продихів на верхній епідермі, відмінності у розмірах клітин. Клітини епідерми видовжені у тангентальному напрямку, їхня ширина (особливо на нижній епідермі) перевищує висоту. Для цих листків характерна наявність великих повітряних порожнин між клітинами губчастого мезофілу та невеликих порожнин між клітинами палісади.

Переважають мезоморфні ознаки і наявність великих повітряних порожнин між клітинами паренхіми у плаваючих листків *T. natans* є типовими ознаками для водних рослин, що ростуть як у стоячій, так і у проточній воді (BOEGER & ROULSON 2003; НЕКРАСОВА *и др.* 2003). Встановлені нами ознаки анатомічної структури підводних листків *T. natans* не носять видовий характер, оскільки характерні для підводних листків інших видів (Ронжина і Пьянков 2001) і, як ми вважаємо, ці ознаки є одним із структурних маркерів підводного функціонування рослин в цілому. Зокрема, ізолатеральний мезофіл підводних листків раніше був описаний у *Typha*

*latifolia* L., *T. angustifolia* L., *Potamogeton pectinatus* (L.) Börner і *P. perfoliatus* L., центричний мезофіл описано у листках *Batrachium eradicatum* (Laest.) Fr., *Myriophyllum spicatum* L. (Ронжина і Пьянков 2001; НЕДУКНА 2008). Тоді як для плаваючих і надводних листків численних видів вищих водних рослин (*Ranunculus gmelinii* DC., *R. sceleratus* L., *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *Sium latifolium* L. та ін.) характерний дорзовентральний тип мезофілу (Ронжина і Пьянков 2001) і велика кількість хлоропластів у фотосинтезуючих клітинах (НЕДУКНА 2006; НЕКРАСОВА *и др.* 2003), що сприяє високій фотосинтетичній активності при порівнянні з підводними листками.

### Використані джерела

- Дьяченко А.П. 1978. Сравнительный анализ структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата различных экологических групп высших растений В: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: 93–102.
- НЕКРАСОВА Г.Ф., РОНЖИНА Д.А., МАЛЕЕВА М.Г., ПЬЯНКОВ В.И. 2003. Фотосинтетический метаболизм и активность карбоксилирующих ферментов у надводных, плавающих и погруженных листьев гидрофитов. *Физиология растений* 50: 65–75.
- Ронжина Д.А. и Пьянков В.И. 2001. Структура фотосинтетического аппарата листа пресноводных гидрофитов. II. Количественная характеристика мезофилла листа и функциональная активность листьев с разной степенью погружения. *Физиология растений* 48: 836–845.

- BOEGER M.R.T. & POULSON M.E. 2003.** Morphological adaptations and photosynthesis rates of amphibious *Veronica anagallis-aquatica* L. (Scrophulariaceae) under different flow regimes. *Aquat. Bot.* **75**: 123–135.
- FROST–CHRISTENSEN H. & SAND–JENSEN K. 1995.** Comparative kinetics of photosynthesis in floating and submerged *Potamogeton* leaves. *Aquat. Bot.* **51**: 121–134.
- FROST–CHRISTENSEN H. & FLOTO F. 2007.** Resistance to CO<sub>2</sub> diffusion in cuticular membranes of amphibious plants and the implication for CO<sub>2</sub> acquisition. *Plant Cell and Environ.* **30**: 12–18.
- NEDUKHA O.M. 2006.** The influence of water deficit on the structural and functional organization of *Sium latifolium* leaf cells. *Zeszyty Problemowe Postepow Nauk Rolniczych (Warszawa)*. **509**: 75–86.
- NEDUKHA O.M. 2008.** Constant water environment and peculiarity of leaf structure of some water plants. *Zeszyty Problemowe Postepow Nauk Rolniczych (Warszawa)*. **524**: 189–203.
- SCHMIDT B.L. & MILLINGTON W.F. 1968.** Regulation of leaf shape in *Proserpinaca palustris*. *Bull. Torrey Bot. Club.* **95**: 264–286.
- SMITH F.F. & WALKER N.A. 1981.** Photosynthesis by aquatic plants: Effects of unstirred layers in relation to assimilation of CO<sub>2</sub> and HCO<sub>3</sub> and isotopic discrimination. *New Phytol.* **6**: 245–259
- TSUKAYA H. 2006.** Mechanism of leaf–shape determination. *Ann. Rev. Plant Biol.* **57**: 477–496.
- VILLANI PH. & ETNIER S.A. 2008.** Natural history of heterophylly in *Nymphaea odorata* ssp. *tuberosa* (Nymphaeaceae). *Northeastern Naturalist* **15**(2):177–188.

#### HETEROPHYLLY OF *TRAPA NATANS* L. MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL STRUCTURE OF LEAVES

OLENA M. NEDUKHA<sup>1</sup> & T.B. KOTENKO

**Abstract.** Morphological and anatomical features of floating and submerged (linear and dissected) leaves have been analyzed for *Trapa natans* L. plants, which characterized by heterophylly. The presence of various types of leaf lamina structure in floating and submerged leaves was confirmed. The morphological and anatomical features of two types of submerged leaves are differed from the features of floating leaves in vegetative phase of growth by the next features: form of leaf lamina, type of mesophyll, cell's size, number of cellular layers of photosynthesizing parenchyma, and an absence of stomata.

**Key words:** *Trapa natans*, heterophylly, anatomy, morphology, leaf

<sup>1</sup> M.G. Kholodny Institute of Botany of NAS Ukraine. Tereshchenkivska str. 2, Kiev, 01601, Ukraine; o.nedukha@hotmail.com