

## УЛЬТРАСТРУКТУРА ТА СКЛАД ПІГМЕНТІВ ЛИСТКІВ *SAGITTARIA SAGITTIFOLIA* L.

Наведено результати порівняльного дослідження ультраструктури фотосинтезуючих клітин, складу та вмісту пігментів у підводних й надводних листках стрілолиста звичайного *Sagittaria sagittifolia* L. методом трансмісійної електронної мікроскопії та спектрофотометричним аналізом. Відмінності ультраструктури фотосинтезуючих клітин підводних листків при порівнянні із структурою надводних листків розглядаються як адаптаційні реакції рослини на затоплення.

**Ключові слова:** ультраструктура, фотосинтезуючі пігменти, підводні й надводні листки, *Sagittaria sagittifolia*.

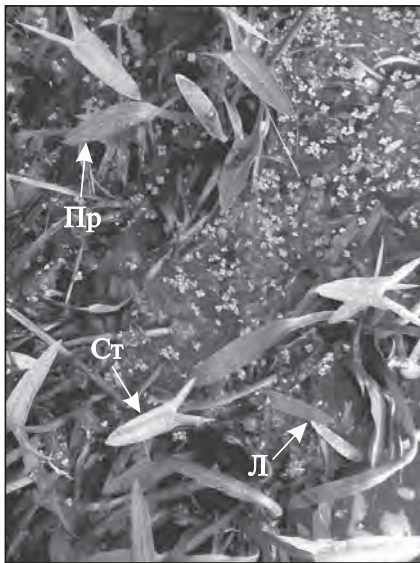
**Вступ.** Дослідження ультраструктури клітин й функціонування фотосинтезуючих органів вищих водних рослин в природних умовах важливе для розуміння механізмів адаптації рослин до змін навколишнього середовища (повітря – вода). Відомо, що тривале затоплення сільськогосподарських рослин викликає зміни на структурному та функціональному рівнях як у надземних органах, так і у кореневій системі [1], зокрема гіпоксію. Більшість таких робіт зосереджена на вивченні ультраструктурних особливостей затоплених коренів або ж на дослідженні біохімічних ознак фотосинтезуючого апарату [2–4]. Вищі водні рослини при зростанні у воді виробили механізми, які допомагають зануреним у воду листкам й пагонам адаптуватися до зниженої дифузії газів ( $\text{CO}_2$  та  $\text{O}_2$ ), меншої освітленості та зміни її спектральної характеристики [5–8]. Незважаючи на численні дані стосовно вивчення впливу затоплення на ріст і функціонування вищих рослин, для розуміння клітинних механізмів адаптації рослини до цього фактора, на більшу увагу заслуговують дослідження ультраструктурної організації листків рослин, які у природних умовах нормально функціонують як над водою, так і при їхньому зануренні. У даній роботі ми наводимо результати

порівняльного вивчення ультраструктурних і біохімічних ознак підводних і надводних листків стрілолиста звичайного *Sagittaria sagittifolia* L.

**Матеріал і методи.** Надводні та підводні листки *Sagittaria sagittifolia* (родина Alismataceae) (рис. 1) у фазі вегетативного росту були зібрані на березі річки Псьол (м. Велика Багачка Полтавської обл.) в середині червня 2010 р. Для цитологічних досліджень використовували рослини, які зростали на глибині до 50 см і мали листки, однакові за розмірами та забарвленням. Матеріал відбирали із трьох рослин стрілолиста: з кожної рослини брали два надводних листки (один – стрілоподібної форми, другий – видовженої) та підводний листок (лінійної форми). Освітленість на рівні верхньої частини надводних стріловодних листків становила 1800–1870 мкмоль квантів·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup>, на рівні верхньої частини надводних видовжених листків – 1650–1750, на поверхні серединної частини підводних листків (на глибині до 5–7 см) – 15–20 мкмоль квантів·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup> відповідно.

У польових умовах, опівдні, вирізки серединної частини пластинки фіксували для трансмісійної електронної мікроскопії 2,5%-ним глютаровим альдегідом на 0,5 М какодилатному буфері (рН 7,2) протягом 10–12 год при +4 °С, потім промивали відповідним буфером, дофіксували 1%-ним  $\text{OsO}_4$  на ідентичному буфері протягом 12 год при +4 °С, зневоднювали етанолом та ацетоном, заливали в суміш епоксидних смол (епон/аралдит) за загальноприйнятою в електронній мікроскопії методикою. Ультратонкі зрізи, отримані на ультратомі МТ-XL (США), контрастували цитратом свинцю за Рейнольдсом [9]. Ультраструктуру клітин досліджували під електронним мікроскопом JEM-1200EX.

Для визначення вмісту фотосинтезуючих пігментів у шести рослин брали по 4–6 підводних і 4–6 надводних листків (без централь-



**Рис. 1.** Загальний вигляд стрілолиста звичайного *Sagittaria sagittifolia*: Ст – стрілоподібний надводний листок; Пр – продовгуватий надводний листок; Л – лінійний підводний листок

ної жилки) із серединної частини листкової пластинки. Половину матеріалу залишали для визначення сухої маси, із другої – виділяли пігменти за методом Гавриленка та ін. [10]. Пігменти екстрагували 85%-ним ацетоном в польових умовах, у подальшому їхній вміст визначали на спектрофотометрі СФ-2000 (РФ) за формулами Робелена та Ветштейна [10].

Кількісну характеристику тилакоїдів хлоропластів ( $n = 80-90$ ) мезофілу визначали у 30 клітинах мезофілу для кожного типу листків; використовували по три листки для кожного типу. Для цього брали лише хлоропласти з медіальним зрізом гран. Матеріал обробляли статистично, використовуючи програму ВІО-8.

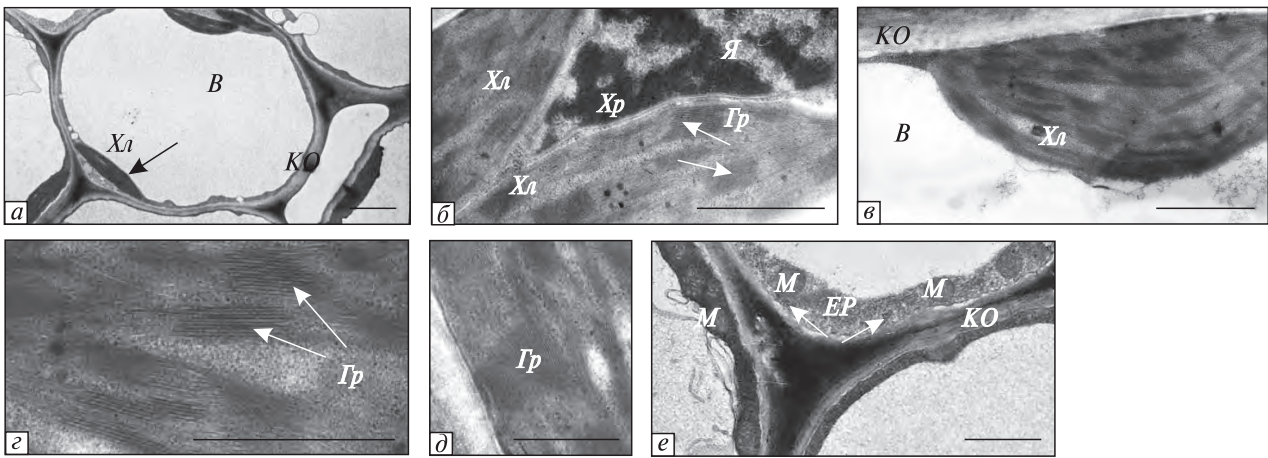
**Результати досліджень та їх обговорення.**

Листкові пластинки підводних і надводних листків гетерофільної рослини стрілолиста звичайного у фазі вегетативного росту різнилися за формою: надводні листки мали стрілоподібну й видовжену, підводні листки – лінійну (рис. 1). Для підводних листків характерна ізолатеральна будова пластинки, тоді як для надводних незалежно від форми листкової пластинки характерна дорзовентральна будова [11]. Тому ми порівнювали форму, ультраструктуру фотосинтезуючих паренхімних клітин підводних листків з ультраструктурою клітин палисадної паренхіми надводних листків.

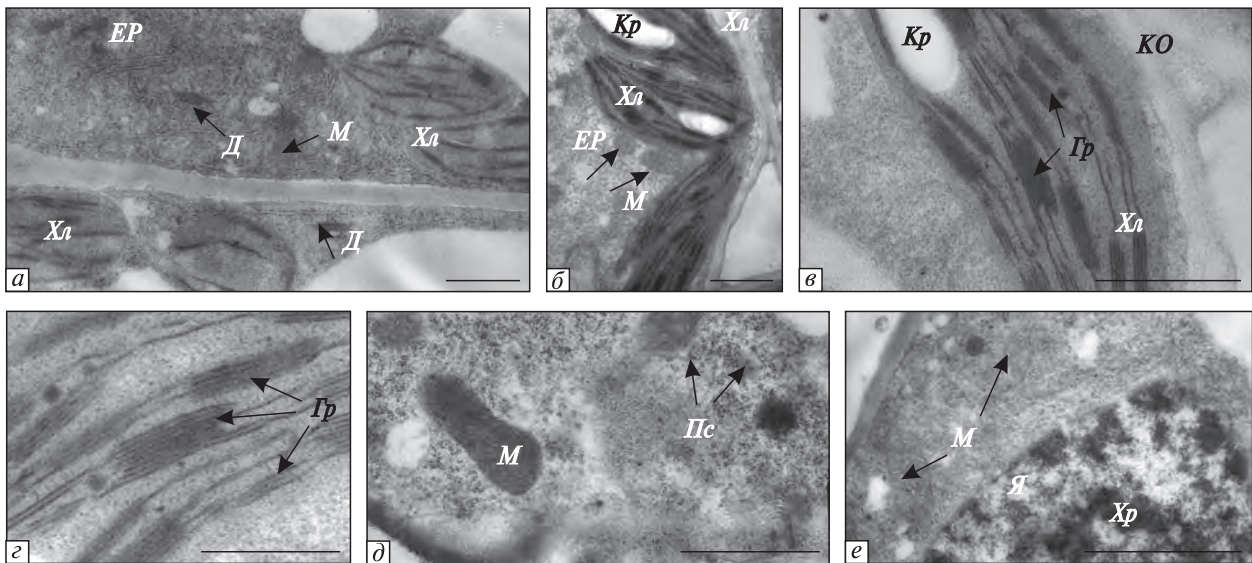
*Підводні листки.* Аналіз ультраструктури клітин фотосинтезуючої паренхіми на стадії зрілого листка показав, що клітини мали велику центральну вакуоль; цитоплазма з органелами розміщувалася уздовж клітинних оболонок (рис. 2, а). Хлоропласти лінзоподібної або видовженої форми (залежно від площини зрізу) мали подібну структуру незалежно від шару паренхіми. Середній розмір хлоропластів становив  $4,9 \times 1,5$  мкм, мембранна система гранального типу (рис. 2, б, в), добре розвинута, в стромі видно поодинокі пластоглобули діаметром 40–50 нм; крохмальні зерна не виявлялися. Характерною особливістю пластид була наявність великої кількості тилакоїдів у грані (табл. 1 та рис. 2, г, д); діаметр тилакоїдів коливався від 0,4 до 0,7 мкм. Більше половини гран містили від 7 до 15 тилакоїдів. Мітохондрії конденсованого типу, округлі, діаметром 0,4–0,5 мкм, кристи розвинені, матрикс щільний (рис. 2, е). Ширина клітинних оболонок варіювала від 0,3 до 0,5 мкм, структура оболонок мала середню електронну щільність, тоді як серединна пластинка характеризувалася підвищеною електронною щільністю (рис. 2, е). В

**Таблиця 1.** Кількісна характеристика хлоропластів мезофілу *S. sagittifolia*

| Листок             | Розподіл гран за кількістю тилакоїдів, % |      |      |       |       |          |
|--------------------|--|------|------|-------|-------|----------|
|                    | 2–3                                      | 4–6  | 7–10 | 11–15 | 16–20 | Понад 20 |
| Підводний лінійний | 7,4                                      | 19,1 | 32,4 | 22,2  | 13,5  | 5,4      |
| Надводний          |  |      |      |       |       |          |
| стрілоподібний     | 52,8                                     | 42,0 | 5,2  | 0     | 0     | 0        |
| видовжений         | 51,7                                     | 47,9 | 0,3  | 0,1   | 0     | 0        |



**Рис. 2.** Фрагменти клітин фотосинтезуючої паренхіми підводних листків *S. sagittifolia*: а – загальний вигляд клітини; б, в – гранальні хлоропласти; г, д – збільшені фрагменти хлоропластів; е – пристінна цитоплазма трьох клітин із мітохондріями та ендоплазматичним ретикулулом; В – вакуоль; Гр – грана хлоропласту; ЕР – ендоплазматичний ретикулум; КО – клітинна оболонка; М – мітохондрія; Хл – хлоропласт; Хр – хроматин; Я – ядро. Масштаб: а–г, е – 1 мкм, д – 0,5 мкм



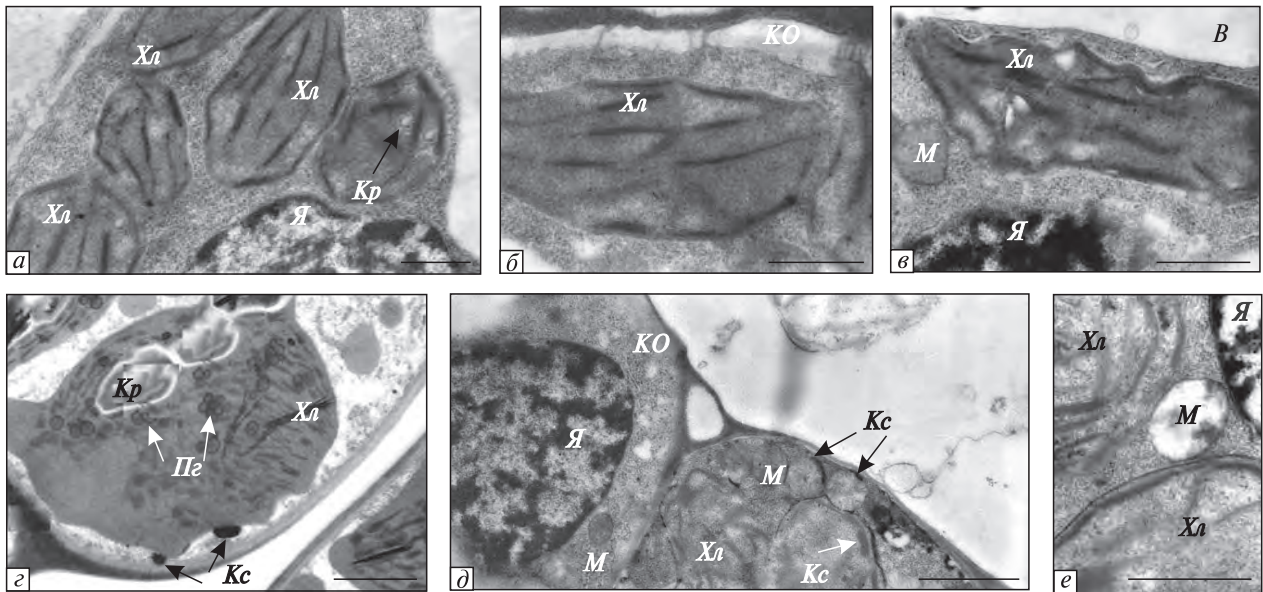
**Рис. 3.** Фрагменти клітин палисадної паренхіми надводних стрілоподібних листків *S. sagittifolia*: а, б – пристінні шари цитоплазми із хлоропластами; в, г – фрагменти хлоропласта та його гран; д, е – фрагменти ділянок цитоплазми із конденсованими мітохондріями та полісомами; Гр – грана; Д – диктіосоми апарата Гольджі; ЕР – ендоплазматичний ретикулум; КО – клітинна оболонка; Кр – крохмаль; М – мітохондрія; Пс – полісома; Хл – хлоропласт; Хр – хроматин; Я – ядро. Масштаб: а – 2 мкм; б, в, д, е – 1 мкм, г – 0,5 мкм

цитоплазмі безліч вільних рибосом, гранулярний ендоплазматичний ретикулум (ЕР) у вигляді коротких каналів. Ядра містили досить компактний хроматин (рис. 2, б).

*Надводні стрілоподібні листки.* Аналіз ультраструктури клітин палисадної паренхіми лист-

кових пластинок показав, що органили розміщувалися вздовж клітинних оболонок (рис. 3, а). Форма хлоропластів овальна або ж злегка видовжена (рис. 3, а, б). Хлоропласти по довгій осі менші, ніж пластиди у підводних листках, середній розмір хлоропластів становив 2,5–





**Рис. 4.** Фрагменти клітин палисадної паренхіми надводних видовжених листків *S. sagittifolia*: *a–в* – фрагменти клітин із інтактною структурою хлоропластів, мітохондрій та ЕР; *z–e* – фрагменти клітин із деструкційними ознаками – наявністю на мембранах оболонок хлоропластів і мітохондрій електроннощільних кальцій-зв'язуючих формувань-сайтів, вказаних стрілками (*z, d*); руйнацією тилакоїдів у хлоропластах та крист в мітохондріях (*d, e*); *В* – вакуоль; *Кс* – кальцій-зв'язуючі сайти ендомембран; *КО* – клітинна оболонка; *Кр* – крохмаль; *М* – мітохондрія; *Хл* – хлоропласт; *Пг* – пластоглобули; *Я* – ядро. Масштаб: *a–e* – 1 мкм

4,0 × 1,5–2,0 мкм. Мембранна система мала гранальний тип, в стромі виявлялися електроннощільні (4–6 на зріз хлоропласта) пластоглобули діаметром біля 50 нм. Майже половина хлоропластів містили крохмальні зерна, одне-два на зрізі, середній розмір яких становив 0,2–1,0 × 0,1–0,4 мкм. Численні грани склалися з невеликої кількості тилакоїдів діаметром 0,25–0,6 мкм. Більша частина гран містили від двох до шести тилакоїдів (табл. 1 та рис. 3, *в, z*). У щільній стромі пластид видно рибосоми. Мітохондрії конденсованого типу (рис. 3, *а, б, d, e*), округлі або видовжені на зрізі, їхній розмір по довгій осі досягав 1,3 мкм, по короткій – 0,5 мкм. У цитоплазмі багато рибосом і полісом, короткі канали гранулярного ЕР розміщувалися уздовж оболонок (рис. 3, *а*). Апарат Гольджі представлений групами диктiosом із 4–5 цистерн і кількох невеликих пухирців. Ядро овальне, з нуклеоплазмою середньої електронної щільності (рис. 3, *е*). Ширина клітинних оболонок становила 0,2–0,3 мкм. Серединна пластинка на відміну від клітинних оболонок паренхіми підводних листків була

електроннопрозора, в ній розрізнялися гранулярні й фібрилярні структури (рис. 3, *в*).

**Надводні видовжені листки.** Клітини мезофілу відрізнялися за ультраструктурними ознаками. Умовно ми поділили їх на два типи: в одних ультраструктура органел й ендомембран характеризувалась інтактністю (рис. 4, *а–в*), в інших спостерігали часткову деструкцію органел, ендомембран та клітинних оболонок (рис. 4, *z–e*).

У клітинах першого типу хлоропласти овальні або ж злегка видовжені, середній розмір хлоропластів у довжину варіював від 2 до 4,5 мкм, в ширину – від 1,5 до 2,5 мкм; мембранна система гранального типу (рис. 4, *а–в*), розвинена слабо, дрібні зерна крохмалю (0,1 × 0,1 мкм) та поодинокі пластоглобули, від однієї до шести на зріз (до 20 нм у діаметрі), видно в стромі. Характерна особливість пластид – наявність невеликої кількості тилакоїдів (від двох до шести) в грані (табл. 1), діаметр яких коливався від 0,5 до 1 мкм. Тилакоїди гран і стромі розміщувалися вздовж хлоропласта, утворюючи майже паралельні ряди. Мі-

тохондрії конденсованого типу, округлої форми, система крист добре розвинута (рис. 4, в), матрикс електроннощільний. У цитоплазмі багато рибосом, канали ЕР гранулярні. Ширина клітинних оболонок становила біля 0,2 мкм, структура оболонок ледь помітна (рис. 4, а, б). Ядра округлі й овальні за формою, нуклеоплазма щільна, хроматин компактний (рис. 4, а, в).

У клітинах другого типу (рис. 4, г–е) виявлено ознаки деструкції, характерні для клітин, що старіють: поява численних пластоглобул у хлоропластах (рис. 4, г), порушення інтактності мембран оболонки хлоропластів, цитоплазматичної мембрани, локальне зниження (чи повна відсутність) рибосом (рис. 4, г), лізис крист і матрикса у частини мітохондрій, лізис нуклеоплазми ядер та клітинних оболонок (рис. 4, е). Клітини із ознаками деструкції (рис. 4, д, фрагмент клітини справа) часто граничили із клітинами з інтактною структурою (рис. 4, д, фрагмент клітини зліва). Хлоропласти у старіючих клітинах мали звивистий контур із вип'ячуваннями, для них характерна наявність крохмальних зерен та численних пластоглобул (від 10 до 16 на зріз пластиди) діаметром до 200 нм із електроннощільною центральною частиною та електроннощільною крайкою. Грани хлоропластів містили кілька тилакоїдів, як і пластиди у клітин першого типу (табл. 1). Необхідно зазначити, що у частини хлоропластів тилакоїди розбухали або ж зникали. У клітинах

другого типу також спостерігали округлі чи овальні електроннощільні утворення (сайти) (вказано стрілками на рис. 4, г) розміром 10–70 нм, що контактували із мембранами оболонок органел, цитоплазматичною мембраною та мембранами ендоплазматичного ретикулуму.

Вміст фотосинтезуючих пігментів, в тому числі хлорофілів *a* і *b*, а також каротиноїдів, відрізнявся у підводних і надводних листках (табл. 2). Якщо порівнювати їх вміст на сиру і суху масу, то вміст хлорофілу *a* у підводних листках був меншим, ніж у надводних стрілоподібних та видовжених: в 2,9–3,7 та 1,8–2,2 раза відповідно. Вміст хлорофілу *b* був також меншим у підводних листках порівняно з двома типами надводних листків в 2,8–3,4 та 1,5–1,8 раза відповідно на сиру й суху масу.

Відношення хлорофілу *a* до хлорофілу *b* також відрізнялось у досліджуваних листках стрілолиста звичайного. Воно було значно більшим у надводних листках порівняно із підводними і становило 2,9 у стрілоподібних, 3,3 – у надводних видовжених та 2,6 – у підводних листках. Відношення суми хлорофілів до вмісту каротиноїдів у надводних стрілоподібних листках було найбільшим і становило 2,7, у надводних видовжених – 2,1, у підводних – 1,84.

Таким чином, дослідження ультраструктури фотосинтезуючих клітин підводних і надводних листків стрілолиста звичайного показало, що структурні ознаки є типовими для клітин мезо-

Таблиця 2. Вміст пігментів у листкових пластинках *S. sagittifolia*, мг/г маси

| Пігменти                                | Листок             |                          |                      |
|---|--------------------|--------------------------|----------------------|
|   | підводний лінійний | надводний стрілоподібний | надводний видовжений |
| Хлорофіл <i>a</i>                       |                    |                          |                      |
| сира маса                               | 5,15 ± 0,32        | 19,08 ± 1,81             | 11,61 ± 1,15         |
| суха маса                               | 0,77 ± 0,47        | 2,29 ± 0,17              | 1,39 ± 0,17          |
| Хлорофіл <i>b</i>                       |                    |                          |                      |
| сира маса                               | 1,91 ± 0,20        | 6,59 ± 0,5               | 3,51 ± 0,29          |
| суха маса                               | 0,29 ± 0,03        | 0,79 ± 0,39              | 0,42 ± 0,33          |
| Сума хлорофілів ( <i>a</i> + <i>b</i> ) |                    |                          |                      |
| сира маса                               | 7,06 ± 0,56        | 25,62 ± 1,97             | 15,11 ± 1,35         |
| суха маса                               | 1,07 ± 0,18        | 3,08 ± 0,29              | 1,81 ± 0,09          |
| Каротиноїди                             |                    |                          |                      |
| сира маса                               | 3,84 ± 0,40        | 9,31 ± 0,67              | 7,25 ± 0,39          |
| суха маса                               | 0,58 ± 0,47        | 1,12 ± 0,19              | 0,87 ± 0,68          |

фітних рослин, які описані в багатьох роботах з вивчення хлоропластів [12–18], проте ми виявили специфічні риси структури, характерні лише для підводних листків. Перша особливість – це наявність гран із великою кількістю тилакоїдів. Відомо, ця ознака є типовою для хлоропластів листкових пластинок тінювотривалих рослин і зумовлена як зниженою інтенсивністю освітленості, так і посиленням синтезом хлорофілу *b* [16, 19, 20]. З урахуванням того, що освітленість у воді, де зростає стрілолист звичайний (на глибині 5–10 см), на два порядки менша, ніж над надводними листками, можна зробити висновок, що структура клітин підводних листків стрілолиста звичайного обумовлена зниженою освітленістю. Разом з тим відомо, що в тилакоїдах гран в основному зосереджується хлорофіл *b* і ФС II [21, 22]. Це дає змогу припустити про кореляцію структури хлоропластів підводних листків стрілолиста і наявність в них фотосинтезуючих пігментів. Відомо, що відношення хлорофілу *a* до хлорофілу *b* вказує на відносний розмір світлозбираючого комплексу, тоді як відношення вмісту хлорофілу *a* до каротиноїдів характеризує збереження хлорофілів від фотодеструкції [22, 23]. Каротиноїди дуже швидко гасять супероксидні радикали кисню ( $O_2^-$ ), які утворюються під час окисно-відновних реакцій і є джерелом утворення інших токсичних форм кисню, та викликають пошкодження тилакоїдних мембран. Крім цього, каротиноїди також можуть адсорбувати надлишок енергії із молекул хлорофілу, які знаходяться у збудженому стані, і таким чином запобігають утворенню  $O_2^-$  [24, 25]. Враховуючи ці дані та отримані нами експериментальні результати, можна зробити припущення, що водне оточення істотно впливає як на відносний розмір світлозбираючого комплексу в тилакоїдах гран хлоропластів стрілолиста, так і на стан захисних механізмів від деструкційних процесів в тилакоїдах хлоропластів підводних листків стрілолиста у порівнянні із надводними листками.

Другою особливістю структури хлоропластів підводних листків стрілолиста, яка відрізняє їх від хлоропластів надводних листків, є майже повна відсутність крохмалю. Як відомо, підводні листки численних гідрофітів знижу-

ють синтез цукрози та крохмалю, що було доведено російськими вченими під час дослідження продуктів фотосинтезу в підводних листках з використанням радіоізотопного вуглецю ( $^{14}C$ ) [4]. Одним із механізмів зниження синтезу крохмалю, на думку Каспербауера та ін. [26], є вплив на занурені у воду листки далекого червоного світла, при дії якого вуглецевий синтез значно знижений у порівнянні з листками, які функціонують при червоному освітленні.

Ще одна особливість підводних листків стрілолиста звичайного – знижене відношення хлорофілу *a* до хлорофілу *b* та зменшений вміст суми хлорофілів (*a* + *b*) порівняно з показниками надводних листків. Як відомо, ці ознаки характерні для рослин, що зростають в умовах низької освітленості [13, 19, 20]. Вони свідчать про значний вклад хлорофілу *b* у посилення функціонування ФС II при низькому освітленні [14] і є індикатором адаптації при затіненні, що, очевидно, допомагає збалансувати поглинання світла між двома фотосистемами.

Описані нами часткова деструкція мембран (оболонок органел і плазмалем), зниження рибосом у цитоплазмі певної частини клітин, деградація мембранної системи тилакоїдів, збільшення кількості і розмірів пластоглобул в хлоропластах мезофілу надводних видовжених листків є типовими для листків, що старіють як в процесі онтогенезу [18], так і за умов впливу на рослину несприятливих факторів [27, 28]. Виявлені нами у таких клітинах електроннощільні утворення за розміром і локалізацією подібні глобулярним утворенням, відомим в літературі як кальцій-зв'язувальні сайти ендомембран рослинних клітин. Останні утворюються при порушенні роботи кальцієвих каналів мембран, що призводить до підвищення рівня цитоплазматичного кальцію і порушення кальцієвого балансу [29, 30].

**Висновки.** На основі порівняльного дослідження ультраструктури фотосинтезуючих клітин підводних і надводних листків стрілолиста звичайного виявлено адаптаційні ознаки ультраструктури хлоропластів до умов природного затоплення. Встановлено, що для підводних листків характерне зниження вмісту фотосинтезуючих пігментів – хлорофілу *a*, хлорофілу

*b* та відношення хлорофілів *a/b*, а також вмісту каротиноїдів порівняно із пігментами у надводних листків стрілолиста звичайного.

*O.M. Nedukha*

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv  
E-mail: o.nedukha@hotmail.com

ULTRASTRUCTURE AND PIGMENT COMPOSITION OF *SAGITTARIA SAGITTIFOLIA* L. LEAVES

Comparative analysis of the cellular ultrastructure and pigment content of both submerged and above-water *Sagittaria sagittifolia* leaves with transmission electron microscopic and biochemical methods were realized. Essential distinctions of *S. sagittifolia* ultrastructure of photosynthesizing cells in submerged leaves were revealed during the comparison with those in mesophyll cells of above-water leaves. The changes of chloroplast ultrastructure in submerged leaves are examined as the adaptative signs of photosynthesizing cells under influence of altered environment.

*O.M. Недуха*

УЛЬТРАСТРУКТУРА И СОСТАВ ПИГМЕНТОВ ЛИСТЬЕВ *SAGITTARIA SAGITTIFOLIA* L.

Представлены результаты сравнительного анализа ультраструктуры клеток и содержания пигментов у подводных и надводных листьев *Sagittaria sagittifolia* методом трансмиссионной электронной микроскопии и биохимическими методами. Выявлены существенные отличия ультраструктуры фотосинтезирующих клеток подводных листьев при сравнении с ультраструктурой клеток мезофилла надводных листьев стрелолиста обыкновенного. Изменения ультраструктуры хлоропластов подводных листьев рассматриваются как адаптационные признаки фотосинтезирующих клеток при изменении окружающей среды.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Vartapetian B., Jackson M.B.* Plant adaptation to anaerobic stress // *Ann. Bot.* – 1997. – **79**, Sp. A. – P. 3–20.
2. *Yang J.P., Dengler N.G., Donnelly P.M., Dickinson T.A.* Heterophyly in *Ranunculus flabellaris*: The effect of abscisic acid on leaf ultrastructure // *Ann. Bot.* – 1990. – **65**. – P. 603–615.
3. *Bray E.A., Bailey-Serres J., Veretynk E.* Responses to abiotic stresses // *Biochemistry and Molecular Biology of Plant* / Eds B. Buchanan et al. – Rockville, 2001. – P. 1158–1203.
4. *Некрасова Г.Ф., Ронжина Д.А., Малева М.Г., Пьян-*

*ков В.И.* Фотосинтетический метаболизм и активность карбоксилирующих ферментов у надводных, плавающих и погруженных листьев гидрофитов // *Физиология растений.* – 2003. – **50**. – С. 65–75.

5. *Smith F.F., Walker N.A.* 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.* – 1981. – **6**. – P. 245–259.
6. *Madsen T.V., Maberty S.C.* Diurnal variation in light and carbon limitation of photosynthesis by two species of submerged freshwater macrophytes with a differential ability to use bicarbonate // *Freshwater Biol.* – 1991. – **26**. – P. 175–187.
7. *Mommer L., Pons T.L., Wolters-Arts M. et al.* Submergence-induced morphological, anatomical, and biochemical responses in a terrestrial species affects gas diffusion resistance and photosynthetic performance // *Plant Physiol.* – 2005. – **139**. – P. 497–508.
8. *Ландсберг Г.С.* Оптика. – М.: Физматлит, 2003. – 848 с.
9. *Reynolds E.S.* The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain for electron microscopy // *J. Cell Biol.* – 1963. – **17**. – P. 208–218.
10. *Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М.* Большой практикум по физиологии растений. – М.: Высш. шк., 1975. – 390 с.
11. *Недуха О.М.* Гетерофілія у рослин. – Київ: Альтерпрес, 2011. – 191 с.
12. *Гамалей Ю.В., Куликов Г.В.* Развитие хлоренхимы листа. – Л.: Наука, 1978. – 192 с.
13. *Силаева А.М.* Структура хлоропластов и факторы среды. – Киев: Наук. думка, 1978. – 201 с.
14. *Anderson J.M.* Photoregulation of composition, function and structure of thylakoids membranes // *Ann. Rev. Plant Physiol.* – 1986. – **37**. – P. 93–136.
15. *Boardman N.K.* Comparative photosynthesis of sun and shade plants // *Ann. Rev. Plant Physiol.* – 1997. – **28**. – P. 355–377.
16. *Yano S., Terashoma I.* Separate localization of light signal perception for sun and shade type chloroplast and palisade tissue differentiation in *Chenopodium album* L. // *Plant Cell Physiol.* – 2001. – **42**. – P. 1303–1310.
17. *Мокронос А., Гавриленко В., Жигалова Т.* Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. – М.: Изд. центр «Академия», 2006. – 448 с.
18. *Przybyl K., Idzikowska K.* Ultrastructural changes in chloroplasts of mesophyll cell of chlorotic and prematurely yellowed leaves of *Betula pendula* Roth. // *Acta Soc. Bot. Pol.* – 2003. – **72**. – P. 289–293.
19. *Горышина Т.К.* Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1989. – 202 с.



20. Николаева М.К., Власова М.П. Анатомические особенности, пигментный состав и фотосинтетическая активность листьев бобов, выращенных при разной освещенности // Физиология растений. – 1990. – 37. – С. 66–68.
21. Гудвин Г., Мерсер Е. Введение в биохимию растений. – М.: Мир, 1986. – Том 1. – 322 с.
22. Belsky A., Amudson R., Duxbury J. et al. The effects of trees on their physical, chemical and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya // J. Appl. Ecol. – 1989. – 26. – P. 1005–1024.
23. Медведев С.С. Физиология растений. – СПб, 2004. – 336 с.
24. Мерзляк М.Н. Активированный кислород и окислительные процессы в мембранах растительной клетки. – М.: ВИНТИ, 1989. – 167 с. (Итоги науки и техники. Сер. Физиология растений. Т. 6).
25. Foyer C.H., Noctor G. Redox sensing and signaling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria // *Physiol. Plant.* – 2003. – 119. – P. 355–364.
26. Kasperbauer M.J., Hamilton J.L. Chloroplast structure and starch grain accumulation in leaves that received different red and far-red levels during development // *Plant Physiol.* – 1984. – 74. – P. 967–970.
27. Weei-Pirng Hurng, Tai-Lang Lin, Shau-Shi Ren et al. Senescence of rice leaves. Ultrastructural changes of chloroplast // *Bot. Bull Acad. Sin.* – 1988. – 20. – P. 75–79.
28. Pääkkönen E., Vahala J., Pohjolai M. et al. Physiological, stomatal and ultrastructural ozone responses in birch (*Betula pendula* Roth) are modified by water stress // *Plant, Cell and Environ.* – 1998. – 21. – P. 671–684.
29. Белявская Н.А. Роль ионов кальция в механизмах гравирецепции и эффектах микрогравитации на клеточном уровне // Проблемы космической биологии. – М.: Наука, 1994. – С. 82–144.
30. Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В., Белявская Р.А., Климчик Д.А., Недуха О.М. Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях. – Киев : Наук. думка, 2003. – 277 с.

Надійшла 07.03.12