

О.М. НЕДУХА

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ, 01601, Україна

СТРУКТУРНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТА АНАЛІЗ ПІГМЕНТІВ ЛИСТКІВ ВОДНОЇ ФОРМИ *SIUM LATIFOLIUM* L.

Ключові слова: мезофіл, ультраструктура, фотосинтезуючі пігменти, листки, *Sium latifolium*.

Водний дефіцит спричинює зміни у рослинах на різних рівнях організації залежно від тривалості дії чинника та величини водного потенціалу рослин. Тривалий водний дефіцит призводить як до зменшення товщини листових пластинок, довжини та ширини листків, а також розміру клітин, так і до деструктивних змін у структурі клітин [13–17]. Е. Новак та Дж. Мартін [19] вивчали вплив водного дефіциту на тканини листків *Tillandsia ionantha* і виявили такі зміни: вміст фотосинтезуючої паренхіми знижувався на 15 %, а водозапасливої паренхіми — майже до нуля, тоді як у нормально зволоженої рослини остання займала майже третину паренхіми листової пластинки. За даними Х. Гранієра та Ф. Тард'є [16], а також Дж. Леоера із співавторами [17], в листках *Pisum sativum* L. і *Helianthus annuus* L. водний дефіцит на 39 % інгібував розтягнення клітин та їх поділ у фазах G_0 і G_1 . Незважаючи на численні дані стосовно впливу нестачі води на ріст листових пластинок, для розуміння адаптаційних пристосувань рослин до дії зовнішнього водного оточення на більшу увагу заслуговує дослідження структурно-функціональної організації листових пластинок водних макрофітів, які характеризуються природною гетерофілією [4, 5]. У цій статті ми наводимо результати дослідження структурних та ультраструктурних ознак фотосинтезуючих клітин, а також пігментного складу листових пластинок *Sium latifolium* L.

Матеріал і методи досліджень

Листки водного екотипу *Sium latifolium* збирали у травні у прибережній екофазі озер Конча-Заспи (під Києвом). Для світлової та електронної мікроскопії брали другі листові частки (листочки) другого порядку підводних і «плаваючих» листків, які вийшли на поверхню води, а також серединну частину другої частки другого надводного листка. Листки фіксували в польових умовах, опівдні. Матеріал фіксували 2,5%-м глютаровим альдегідом на 0,5 М какодилатному буфері (рН 7,2) протягом 10–12 год при +20 °С, потім дофіксували 2%-м OsO_4 на ідентичному буфері протягом 12 год при +4 °С, зневоднювали етанолом та ацетоном і заливали у суміш епоксидних смол (епон/аралдит) за загальноприйнятою в електронній мікроскопії методикою. Для фіксації матеріал брали з трьох рослин. Ультраструктуру клітин дослід-

© О.М. НЕДУХА, 2004

жували під електронним мікроскопом JEM-1200EX, структуру тканин листків — під світловим мікроскопом «Axioscope». Для світлової мікроскопії напівтонкі зрізи підфарбовували 0,1%-м водним розчином толуїдинового синього. Лінійні розміри хлоропластів вимірювали на 30 клітинах палісадного та 30 клітинах губчастого мезофілу. Одержані дані обробляли статистично згідно з програмою БІО-8.

Для визначення вмісту фотосинтезуючих пігментів у чотирьох рослин брали відповідні другі частки (без центральної жилки) із чотирьох підводних і надводних листків, а також тих, що вийшли з води. Половину матеріалу залишали для визначення сухої маси, із другої — виділяли пігменти. Останні екстрагували 85%-м ацетоном у польових умовах, у подальшому їх вміст визначали на спектрофотометрі «Specord M40» у лабораторних умовах, використовували формули Робелена та Ветштейна [2].

Результати досліджень та їх обговорення

Листкові пластинки водного еко типу *S. latifolium* характеризуються гетерофілією, яка проявляється у різній формі листків, розташованих на одному стеблі. Підводні листки двічі перисті, розсічені, з тонкими розсіченими листочками (частками) першого, другого і третього порядків. Листочки ниткоподібні або шилоподібні, за формою нагадують листки кропу. Розсіченість досягала центральної жилки.

«Плаваючі» листки за розсіченістю були подібні до підводних і за формою нагадували листки моркви. Розмір їх був більший, ніж у підводних. Довжина листкових пластинок була у 1,4 рази більшою, ніж у підводних листків; довжина листкових часток першого та другого порядків у «плаваючих» листків — утричі більшою від такої підводних листків (табл. 1).

Надводні листки складні, пірчаторозсічені, мали вісім—дев'ять пар яйцеподібно-ланцетоподібних гострих часток, розташованих попарно. Краї листків дрібнопилчастоподібні. У надводних листків нижні п'ять пар часток (листочків) мали розсічену форму, верхні три пари — ланцетоподібну. Довжина листкових часток першого та другого порядків у надводних листків була удвічі більшою, ніж така у підводних листків.

Світлова мікроскопія. 1. Підводні листки. Листкові пластинки, занурені у воду, мали структуру доросентральномезофільного типу: містили одношаровий верхній та нижній епідерміс, одношарову палісадну паренхіму та 4—5 шарів губчастої паренхіми (рис. 1, а). Товщина листків становила близько 140 мкм.

Овальновитягнуті клітини адаксіального епідермісу без трихом шільно прилягали одна до одної, мали потовщену зовнішню оболонку. Висота клітин була майже удвічі меншою за ширину (табл. 1).

Клітини одношарової палісадної паренхіми циліндричної форми, висота їх майже удвічі більша за ширину (табл. 1). Відмічена гетерогенність у щільності цих клітин: 4—5 щільно розмішених клітин палісади чергувались з аеренхімою, яка могла простягатись від адаксіального до абаксіального

Таблиця 1. Морфо-анатомічні параметри листків *Sium latifolium* L.

Параметр	Листки		
	підводні	«плаваючі»	надводні
Розмір листкової пластинки, мм			
довжина	81,2 ± 1,1	114,4 ± 4,1	118,4 ± 3,4
ширина	38,6 ± 1,3	51,3 ± 0,8	74,8 ± 2,4
Розмір листкової частки (другого порядку), мм			
довжина	16,1 ± 0,6	51,2 ± 0,8	31,6 ± 1,3
ширина	13,2 ± 0,2	4,7 ± 2,3	17,9 ± 0,6
Товщина листкової частки, мкм	140,7 ± 2,5	157,5 ± 16,9	158,5 ± 4,5
Розмір клітин верхнього епідермісу, мкм			
висота	17,2 ± 0,6	20,2 ± 0,6	25,4 ± 0,7
ширина	30,1 ± 1,6	40,5 ± 1,4	41,3 ± 1,6
Розмір клітин палісадної паренхіми, мкм			
висота	34,6 ± 1,1	34,0 ± 0,5	35,9 ± 1,0
ширина	19,1 ± 0,9	26,3 ± 5,5	17,1 ± 0,3
Розмір клітин губчастої паренхіми, мкм			
висота	16,1 ± 0,8	20,4 ± 1,2	15,2 ± 1,0
ширина	24,9 ± 1,6	24,0 ± 2,3	31,2 ± 2,4
Розмір клітин нижнього епідермісу, мкм			
висота	14,2 ± 0,4	18,2 ± 0,8	23,0 ± 0,8
ширина	24,5 ± 1,1	30,7 ± 2,1	37,7 ± 1,7

епідермісу. Ширина тяжо аеренхіми коливалась від 10 до 40 мкм. Хлоропласти розміщувались уздовж оболонок по периметру клітин палісади. Середня кількість хлоропластів на зріз клітини становила $9,0 \pm 2,4$.

Клітини губчастої паренхіми мали різну форму: округлу, овальну чи неправильну. Ті, що знаходились біля палісадної паренхіми, були більшими, ніж клітини, розташовані біля абаксіального епідермісу. Середня висота клітин була менша за їх ширину у 1,5 раза (табл. 1). Хлоропласти розташовувались уздовж клітинної оболонки, їх кількість на зрізі клітини була у 1,5 раза меншою, ніж у клітинах палісади (табл. 2).

За формою клітини нижнього епідермісу були подібні клітинам верхнього, а їх висота і ширина є меншою (табл. 1).

2. «Плаваючі» листки. Структура їх мезофілу ідентична такій підводних листків (рис. 1, б). Ширина повітряних порожнин коливалась від 20 до 50 мкм; порожнини тягнулись від верхнього до нижнього епідермісу. Кількість хлоропластів на зріз клітин палісади становила $10,1 \pm 0,1$, губчастого мезофілу — $6,5 \pm 0,3$ (табл. 2).

3. Надводні листки. Структура мезофілу надводних листків також була ідентичною структурі підводних листків (рис. 1, в). Відмінності полягали у

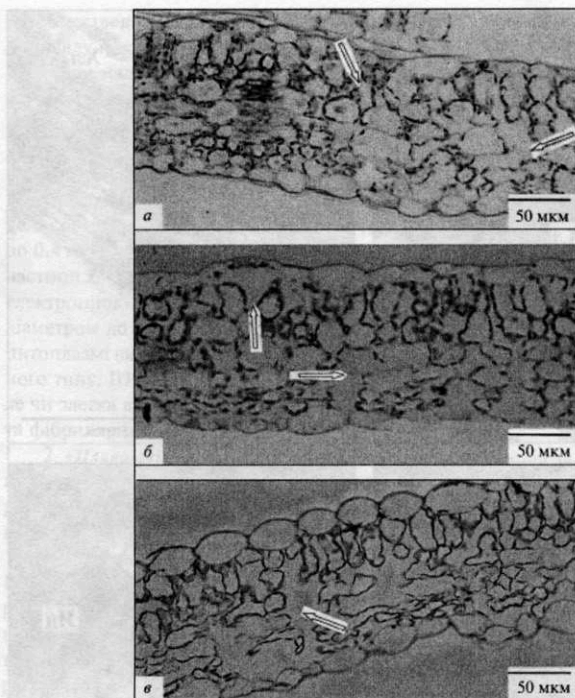


Рис. 1. Поперечні зрізи листкових пластинок водного екотипу *Sium latifolium* L.: а — підводний листок, б — «плаваючий», в — надводний. Стрілками вказані повітряні порожнини між клітинами мезофілу

Fig. 1. The transverse sections of leaves of *Sium latifolium* L. water ecotype: а — underwater leaf, б — «swimming» leaf, в — above-water leaf. The airspaces between mesophyll cells are noted by the arrows

Таблиця 2. Кількісна характеристика хлоропластів клітин мезофілу *S. latifolium*

Тип листка	Кількість хлоропластів на зріз клітин мезофілу		Розмір хлоропласту, мкм		Розмір крохмального зерна, мкм		Кількість зерен крохмалю на середній зріз хлоропласту
	палісадного	губчастого	довга вісь	коротка вісь	довга вісь	коротка вісь	
Підводний	9,0 ± 2,4	6,7 ± 0,3	4,3 ± 0,3	1,2 ± 0,1	1,4 ± 0,1	0,6 ± 0,19	0,7 ± 0,1
«Плаваючий»	10,0 ± 0,1	6,5 ± 0,3	6,0 ± 0,2	1,9 ± 0,1	1,3 ± 0,1	0,5 ± 0,1	2,3 ± 0,2
Надводний	7,5 ± 0,3	6,6 ± 0,4	4,4 ± 0,1	1,3 ± 0,1	1,2 ± 0,1	0,3 ± 0,02	1,1 ± 0,1

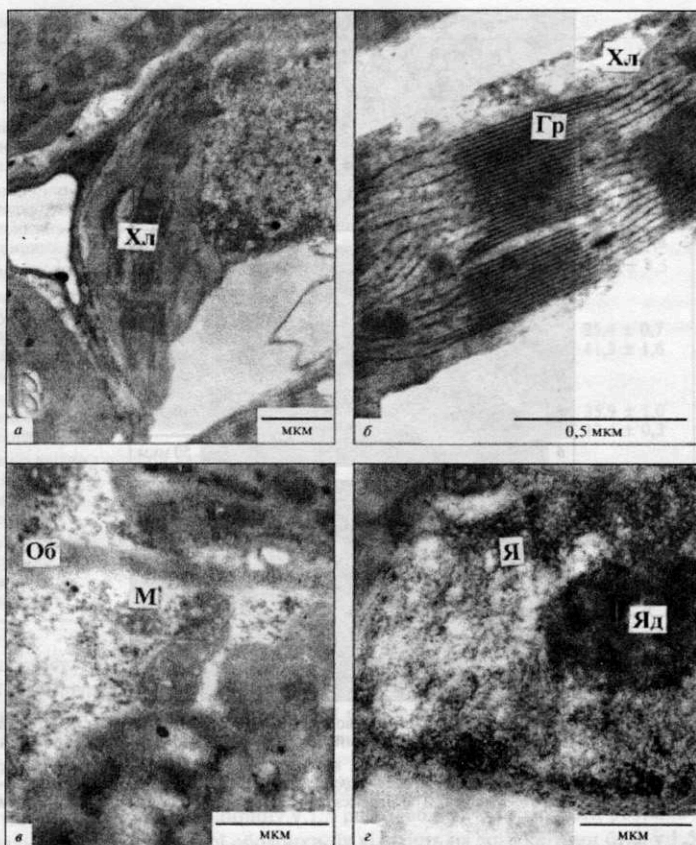


Рис. 2. Фрагменти клітин мезофілу підводних листків *S. latifolium*: *М* — мітохондрія, *Хл* — хлоропласт, *Гр* — грана, *Об* — клітинна оболонка, *Я* — ядро, *Яд* — ядерце; *а, б* — палисадна паренхіма, *в, з* — губчаста паренхіма

Fig. 2. The fragments of mesophyll cells of underwater leaves of *S. latifolium*: *М* — mitochondria, *Хл* — chloroplast, *Гр* — grana, *Об* — cell wall, *Я* — nucleus, *Яд* — nucleolus; *а, б* — the fragments of palisade parenchyma, *в, з* — the fragments of spongy parenchyma

збільшенні висоти клітин адаксіального та абаксіального епідермісу, меншій кількості хлоропластів на зріз клітини палисадної паренхіми, що становила $7,5 \pm 0,3$ (табл. 2), збільшенні розмірів повітряних порожнин, ширина яких коливалась від 50 до 160 мкм.

Електронна мікроскопія. 1. Підводні листки. Аналіз ультраструктури клітин мезофілу на стадії зрілого листка показав, що клітини палісади та губчастого мезофілу мали велику центральну вакуоль; цитоплазма з оргanelами розміщувалась уздовж клітинних оболонок. Хлоропласти палісадного та губчастого мезофілу лінозподібної або видовженої форми (залежно від площини зрізу) мали подібну ультраструктуру. Середній розмір хлоропластів становив $4,3 \times 1,2$ мкм, мембранна система гранального типу (рис. 2, а, б), добре розвинута, зерна крохмалю виявлялись рідко. Характерною особливістю пластид була наявність великої кількості тилакоїдів у грані (табл. 3), діаметр яких коливався від 0,2 до 0,4 мкм; кількість гран на зріз хлоропласту варіювала від 6—8 до 12—14. У частини хлоропластів тилакоїди гран і строми характеризувалися підвищеною електронною щільністю. Зрідка у щільній стромі спостерігали пластоглобули діаметром до 50 нм. Мітохондрії мали розвинуту систему крист (рис. 2, в). У цитоплазмі виявлено багато рибосом, ендоплазматичний ретикулум гранулярного типу. Ширина клітинних оболонок становила 0,2—0,4 мкм. Ядро округле чи злегка витягнуте, нуклеоплазма щільна, в ядрі виявляли гранулярний та фібрилярний компоненти (рис. 2, г).

2. «Плаваючі» листки. Клітини мезофілу відрізнялися за ультраструктурними ознаками. Умовно ми поділили їх на два типи: в одних ультраструктура ендомембран та органел характеризувалась інтактністю (рис. 3, а, б), в інших спостерігали деструкцію органел та ендомембран (рис. 3, в, г).

У клітинах першої групи мітохондрії були конденсованого типу, апарат Гольджі представлений групами коротких диктіосом, ендоплазматичний ретикулум гранулярний. У гіалоплазмі видно рибосоми та полісоми. Ширина клітинної оболонки становила 0,3—0,4 мкм. Хлоропласти відрізнялися від таких у клітинах попереднього варіанта лінійними розмірами, кількістю зерен крохмалю (табл. 2) і тилакоїдів у гранях (табл. 3); гран із 20 і більше кількості тилакоїдів було майже у 2,5 раза менше, ніж у хлоропластах підводних листків. Особливістю таких клітин була наявність майже округлих електронно-щільних утворень розміром 10—15 нм, які контактували з мембранами оболонок органел і цитоплазматичною мембраною (рис. 2, а, б).

У клітинах другого типу (рис. 3, в, г) виявлено чіткі ознаки деструкції, характерні для клітин, що старіють: порушення інтактності цитоплазматичної мембрани і тонопласту, деструкцію нуклеоплазми та ущільнення ядерця, у цитоплазмі — підвищену електронну щільність органел. Хлоропласти

Таблиця 3. Кількісна характеристика тилакоїдів хлоропластів мезофілу *S. latifolium*

Тип листка	Розподіл гран за кількістю тилакоїдів, %				
	2—3	4—6	7—10	10—20	понад 20
Підводний	0	8,6	26,6	30,0	34,8
«Плаваючий»	11,1	18,5	14,8	40,8	14,7
Надводний	5,3	66,2	28,5	0	0

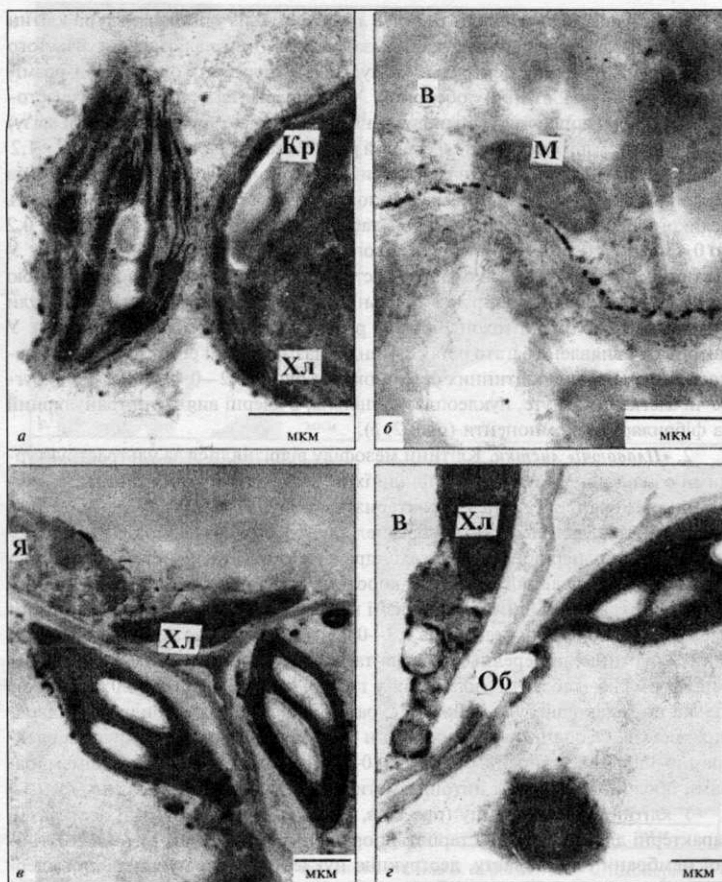


Рис. 3. Фрагменти клітин мезофілу «плаваючих» листків *S. latifolium*: *М* — мітохондрія, *Хл* — хлоропласт, *Об* — клітинна оболонка, *Я* — ядро; *а, б* — губчаста паренхіма, *в, г* — палисадна паренхіма

Fig. 3. The fragments of mesophyll cells of «swimming» leaves of *S. latifolium*: *М* — mitochondria, *Хл* — chloroplast, *Об* — cell wall, *Я* — nucleus; *а, б* — the fragments of spongy parenchyma, *в, г* — the fragments of palisade parenchyma

характеризувались щільною строюю або ж її повною просвітленістю, у стромі спостерігали зерна крохмалю та пластоглобули; зруйновані тилакоїди гран та стромі мали високу електронну щільність. У стромі хлоропластів було

багато пластоглобул, рибосоми не спостерігали. Гранулярний ендоплазматичний ретикулум, рибосоми та полісоми не виявлено. У таких клітинах спостерігали округлі чи овальні електронно-щільні утворення розміром 10–100 нм, які контактували з ендомембранами оболонки цитоплазматичних органел і ядра, цитоплазматичною мембраною та ендоплазматичним ретикулумом (рис. 3, в, з). Такі утворення за локалізацією та розмірами нагадують кальцеві сайти рослинних клітин [10, 22].

3. *Надводні листки*. Органели у клітинах мезофілу розміщувались уздовж оболонки (рис. 4, а–з). Форма хлоропластів у клітинах папісадної та губчатої паренхіми залежно від площини зрізу була ліноподібною або злегка видовженою (рис. 4, б, з). Хлоропласти містили крохмальні зерна; численні грани складались з невеликої кількості тилакоїдів (табл. 3) діаметром 0,2–0,5 мкм. У щільній стромі пластид видно рибосоми. Мітохондрії конденсованого типу, округлі або злегка витягнуті, їх розмір по довгій осі становив 0,5–0,8 мкм. Часто спостерігали контакти мітохондрій із хлоропластами. У цитоплазмі багато рибосом; короткі канали гранулярного ендоплазматичного ретикулуму розміщувались уздовж оболонки. Апарат Гольджі представлений групами диктіосом із 3–4 цистерн та кількох пухирців. Ядро округле чи овальне із нещільною нуклеоплазмою (рис. 4, а, з).

Вміст фотосинтезуючих пігментів, в т.ч. хлорофілів *a* і *b*, а також каротиноїдів, відрізнявся у підводних і надводних листках (табл. 4). Якщо порівнювати їх вміст на сиру масу, то вміст хлорофілу *a* у надводних листках був майже удвічі більшим порівняно з таким у підводних, тимчасом як його вміст на суху масу був більшим у підводних і «плаваючих» листках. Вміст хлорофілу

Таблиця 4. Вміст пігментів у листкових пластинках *S. latifolium*

Пігменти	Листок		
	підводний	«плаваючий»	надводний
Хлорофіл <i>a</i>			
мг/г сирої маси	0,654	0,411	1,053
мг/г сухої маси	1,712	2,020	1,316
Хлорофіл <i>b</i>			
мг/г сирої маси	0,443	0,315	0,391
мг/г сухої маси	1,180	1,298	0,510
Сума хлорофілів (<i>a+b</i>)			
мг/г сирої маси	1,097	0,726	0,391
мг/г сухої маси	2,892	3,318	1,826
Каротиноїди			
мг/г сирої маси	1,179	0,114	0,598
мг/г сухої маси	3,148	0,310	0,780
Відношення хлорофілу <i>a/b</i>			
мг/г сирої маси	1,48	1,31	2,69
мг/г сухої маси	1,45	1,55	2,58

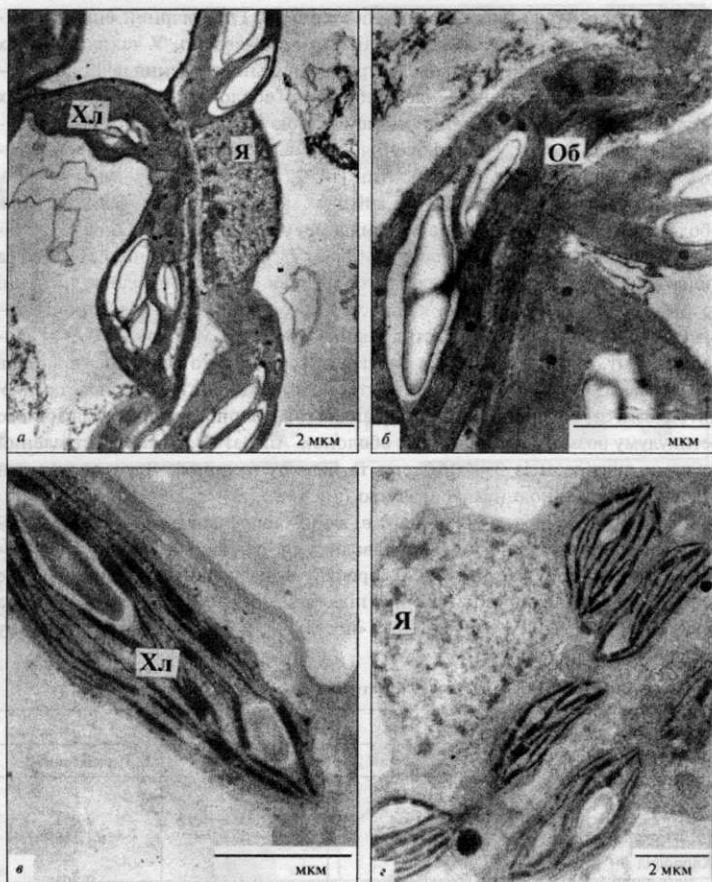


Рис. 4. Фрагменти клітин мезофілу надводних листків *S. latifolium*: Хл — хлоропласт, Об — клітинна оболонка, Я — ядро; а, в — палисадна паренхіма; б, г — губчаста паренхіма

Fig. 4. *Sium latifolium* L. The fragments of mesophyll cells of upwater leaves of *S. latifolium*: Хл — chloroplast, Об — cell wall, Я — nucleus; а, в — the fragments of palisade parenchyma, б, г — the fragments of spongy parenchyma

б (на суху масу) був вищим у підводних і «плаваючих» листках. Визначено, що сума хлорофілів а + б (на суху та сиру масу) була також достовірно більшою у підводних та «плаваючих» листках, ніж у надводних, а відношення хлоро-

філу *a* до хлорофілу *b* було майже удвічі більше (як на сиру, так і на суху масу) у надводних листках.

Таким чином, морфоструктурний аналіз листових пластинок *S. latifolium* показав, що його гетерофільні листки характеризувались дорсовентральним типом мезофілу, аналогічно такому в листках гідрофільних видів, зокрема *Alisma plantago-aquatica*, *Caltha palustris*, *Comarum polustris* та ін., та відрізнялися від гомогенного мезофілу гідрофілів *Callitriche palustris*, *Ceratophyllum demersum* та *Nuphar lutea*, у яких листки росли під водою [9].

Ми встановили, що у гетерофільних листках веху, незалежно від їх положення на стеблі, мезофіл характеризується наявністю повітряних порожнин (аеренхіми) аналогічно таким у коренях гідрофіту *Alisma plantago-aquatica* [12]. Оскільки листки досліджуваного нами гідрофіта закладаються й ростуть під шаром води, можна припустити, що повітряні порожнини формувалися при рості листової пластинки для акумуляції CO_2 та кисню, необхідних для фотосинтезу і дихання. Відомо, що підводні листки зазнають не лише дефіциту світла, а й нестачі кисню та вуглекислого газу; останній у воді має високу розчинність, але низький коефіцієнт дифузії ($1,7 \times 10^{-9}$ м²/с за 20 °С) [6, 19, 20].

Досліджена нами ультраструктура клітин мезофілу підводних і надводних листочків веху є типовою для таких клітин мезофітних рослин [3]. Проте ми виявили специфічні риси структури, характерні лише для підводних листків. Перша особливість — це наявність гран із великою кількістю тилакоїдів. Як відомо, ця ознака є типовою для хлоропластів листових пластинок тіньовитривалих рослин і зумовлена посиленням синтезом хлорофілу *b* [6, 7, 11]. З урахуванням того, що водна поверхня частково відбиває та поглинає світло [8], можна констатувати, що підводні листки водного екотипу веху одержували значно менше світла, ніж надводні, що впливало на їхню структуру.

Другою особливістю структури хлоропластів підводних листків веху, яка відрізняє їх від хлоропластів надводних листків, є менша кількість зерен крохмалу у пластиді. Кількість зерен крохмалу у хлоропластах листків, занурених у воду, була у 1,7 раза нижчою, ніж у хлоропластах надводних листків, та утричі меншою порівняно з хлоропластами «плаваючих». Ми припускаємо, що для підводних листків характерне зниження синтезу крохмалу. Це підтверджується даними Г.Ф. Некрасової зі співавт. [9], які радіоізотопним методом вивчали інтенсивність фіксації CO_2 та вміст продуктів фотосинтезу у підводних і надводних листках 42 видів гідрофітів і встановили, що у рослин із зануреними у воду листками було суттєво меншим включення ¹⁴C у цукрозу та крохмаль (в середньому, відповідно, 30 і 9 %) порівняно з надводними та «плаваючими» (45 і 15 %) листками, водночас у них виявлено у 1,5 раза більше ¹⁴C у C_4 -кислотах (малаті та аспартаті).

Ще одна виявлена нами особливість підводних листків веху — високий вміст хлорофілу *b* та знижене майже удвічі відношення хлорофілу *a/b* порівняно з такими ж показниками надводних листків. Як відомо, ці ознаки харак-

терні для рослин, що ростуть у затінку та в умовах низької освітленості [6, 13]. З урахуванням цих даних і відомостей літератури про те, що хлорофіл *b* переважно зосереджується у тилакоїдах гран [7], можна говорити про кореляцію структури хлоропластів підводних листків вежу та вмісту в них пігментів.

Описані нами часткова деструкція мембран (тонопласту та плазмалеми), зниження чи повна відсутність рибосом у цитоплазмі певної частини клітин мезофілу «плаваючих» листків є типовими для листків, що старіють [3], та мезофілу листків в умовах впливу на рослину несприятливих факторів [13]. Виявлені нами у таких клітинах електронно-щільні утворення за формою, розмірами та локалізацією подібні глобулярним утворенням, відомим у літературі як кальцієві сайти рослинних і тваринних клітин [1, 10, 22]. Останні утворюються в разі підвищення рівня цитоплазматичного кальцію вище фізіологічного як внаслідок інгібування активності Ca^{2+} -АТФази плазмалеми, так і при активації перекисного окислення ліпідів плазматичної мембрани, що призводить до порушення кальцієвого балансу клітин та їх старіння [1, 21].

1. *Беляжская Н.А.* Роль ионов кальция в механизмах гравирецепции и эффектах микрогравитации на клеточном уровне // Пробл. космической биологии. — М.: Наука, 1994. — С. 82—144.
2. *Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М.* Большой практикум по физиологии растений. — М.: Высш. шк., 1975. — 390 с.
3. *Гамалей Ю.В., Куликов Г.В.* Развитие хлорохимы листа. — Л.: Наука, 1978. — 191 с.
4. *Гейны С., Гроудова З., Гусак Ш., Дубына Д.В. и др.* Характеристика макрофитов перувлажненных территорий Украины и Чехословакии // Макрофиты — индикаторы изменений природной среды / Под ред. С. Гейны, К.М. Сытника. — Киев: Наук. думка, 1993. — С. 72—397.
5. *Гейны С.* Влияние динамики уровня воды на изменчивость водных макрофитов // Там же. — С. 12—15.
6. *Горышкина Т.К.* Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. — Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1989. — 202 с.
7. *Гудин Г., Мерсер Е.* Введение в биохимию растений. — М.: Мир, 1986. — Том 1. — 322 с.
8. *Ландсберг Г.С.* Элементарный учебник физики. — М.: Наука, 1986. — Том 3. — 656 с.
9. *Некрасова Г.Ф., Рожина Д.А., Малеева М.Г., Пьянков В.И.* Фотосинтетический метаболизм и активность карбоксилирующих ферментов у надводных, плавающих и погруженных листьев гидрофитов // Физиол. раст. — 2003. — 50, № 1. — С. 65—75.
10. *Кордюм Е.Л., Сытник К.М., Бараненко В.В. и др.* Клеточные механизмы адаптации растений к неблагоприятным воздействиям экологических факторов в естественных условиях. — Киев: Наук. думка, 2003. — 277 с.
11. *Николаева М.К., Власова М.П.* Анатомические особенности, пигментный состав и фотосинтетическая активность листьев бобов, выращенных при различной освещенности // Физиол. раст. — 1990. — 37, вып. 5. — С. 928—936.
12. *Овчаренко Ю.В.* Вплив помірного водного дефіциту на структуру коренів повітряно-водних рослин *Alisma plantago-aquatica* L. // Наук. зап. Терноп. держ. пед. ун-ту. Сер. Біол. — 2002. — № 2(17). — С. 66—68.
13. *Сисаева А. М.* Структура хлоропластов и факторы среды. — Киев: Наук. думка, 1978. — 201 с.
14. *Ситник К.М., Мусатенко Л.І., Мартин Г.І. та ін.* Вплив водного дефіциту на ріст і фітогормональний комплекс первинного листка у фазі поділу клітин // Укр. ботан. журн. — 2003. — 60, № 4. — С. 366—372.

15. Талуева Л.В., Косиченко Н.Е. Адаптивные изменения анатомического строения листьев в условиях сухой степи Нижнего Поволжья // Ботан. журн. — 1983. — 68. — С. 1374—1379.
16. Granier Ch., Tardie F. Water deficit and spatial pattern of leaf development variability in responses can be simulated using a simple model of leaf development // Plant Physiol. — 1998. — 119. — P. 609—619.
17. Lecouer J., Wery J., Turc O., Tardieu F. Expansion of pea leaves subjected to short water deficit: cell number and cell size are sensitive to stress at different periods of leaf development. // J. Exp. Bot. — 1995. — 46. — P. 1093—1101.
18. Leshem G. Ca²⁺ and intermolecular bridging of membrane phospholipids and proteins // The Metabolism, Structure and Function of Plant Lipids. — New York: Plenum Press, 1987. — P. 225—227.
19. Nowak E.J., Martin G.E. Physiological and anatomical responses to water deficits in the CAM epiphyte *Tillandsia ionantha* (Bromeliaceae) // Int. J. Plant Sci. — 1997. — 158. — P. 818—826.
20. Smith F.F., Walker N.A. Photosynthesis by Aquatic Plants: Effects of unstirred layers in relation to assimilation of CO₂ and HCO₃⁻ and isotopic discrimination // New Phytol. — 1981. — 6. — P. 245—259.
21. 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.
22. Roux S., Slocum R.D. Role of calcium in mediating cellular functions important for growth and development in higher plants // Calcium and Cell Function. — New York; London: Acad. press, 1982. — 3. — P. 409—453.

Рекомендуе до друку
Е.Л. Кордюм

Надійшла 30.12.2003

O.M. Nedukha

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

СТРУКТУРНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И АНАЛИЗ ПИГМЕНТОВ ЛИСТЬЕВ ВОДНОЙ ФОРМЫ *SIUM LATIFOLIUM* L.

Представлены результаты сравнительного анализа структуры клеток и содержания пигментов у подводных, надводных и вышедших на поверхность воды листьев *Sium latifolium* L. цитологическими и биохимическими методами. Выявлены изменения ультраструктуры клеток мезофилла и содержания пигментов, зависящие от положения листьев на стебле.

O.M. Nedukha

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

THE STRUCTURAL CHARACTERISTIC AND ANALYSIS OF PIGMENTS OF LEAVES OF *SIUM LATIFOLIUM* L. WATER TYPE

The comparative analysis of the cellular structure and pigments content of both underwater, above-water leaves and leaves that went out water of *Sium latifolium* L. with the cytological and biochemical methods were realized. The changes of mesophyll cells ultrastructure and pigments content were revealed in the leaves in the depending from the state of them on stem.