



<http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.04.385>

О.М. НЕДУХА

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна  
[o.nedukha@hotmail.com](mailto:o.nedukha@hotmail.com)

## ЦИТОХІМІЧНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ МОНОЛІГНІВ КЛІТИННИХ ОБОЛОНОК ЛИСТКІВ ГІДРОФІТІВ

Недуха О.М. Цитохімічне дослідження монолігнінів клітинних оболонок листків гідрофітів. — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(4): 385—392.

Здійснено порівняльні цитохімічні дослідження локалізації монолігнінів (сирингілу та гваяцилу) в клітинних оболонках епідермісу, фотосинтезувальної паренхіми та судин провідних пучків підводних листків *Myriophyllum spicatum* L., *Potamogeton pectinatus* L. і *P. perfoliatus* L. із використанням лазерно-сканувальної (конфокальної) мікроскопії. З'ясовано, що кількісний розподіл сирингілу та гваяцилу в оболонках залежав від типу тканин листка та виду рослини. За допомогою програми PASCAL встановлено високий вміст монолігнінів у оболонках судин і ділянках оболонок, що утворюють згини та формують міжклітинники між кількома епідермальними чи кількома фотосинтезувальними паренхімними клітинами. Для кожного виду гідрофітів показано певну полярність відношення сирингіл/гваяцил. Обговорюється роль монолігнінів сирингілу та гваяцилу в клітинних механізмах адаптації видів до природного водного оточення.

К л ю ч о в і с л о в а: гідрофіти, монолігніни, лазерно-конфокальна мікроскопія, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*

### Вступ

Тривале затоплення суходільних рослин спричиняє зміну водного режиму клітин, тканин та органів, що є стресом для багатьох видів. Це може відбуватися за умов заболочення ґрунтів, тимчасового чи постійного перезволоження, порушення технологій на зрошуваних землях. Особливістю дії затоплення є поєднання значних змін обводненості зі зниженням кисневого дихання в кореневій системі та стеблах, унаслідок чого порушуються ростові процеси (Vartapetian et al., 1970, 2003; Jackson, Colmer, 2005). Проте справжні гідрофіти та болотні рослини, які пристосувалися до нестачі кисню в ґрунті та постійного водного середовища, протягом тисячоліть виробили певні механізми адаптації до цих умов на різних рівнях своєї організації. Основними ознаками перебудови занурених у воду органів є наявність хлоропластів у епідермісі, зміни анатомічної будови та структурно-функціональної організації клітинних оболонок, зокрема активація синтезу суберину в коренях і лігніну — в стеблах

та листках (Little, 2003; Nedukha, 2011; Nedukha, Kordyum, 2013).

Лігнін — полімер ароматичних спиртів, який синтезується у вторинних клітинних оболонках і бере участь в адаптації рослини до затоплення. Він змінює структурованість матрикса оболонок, забезпечує непрохідність води та водних розчинів через оболонки судин провідних пучків і формує в епідермісі захисний бар'єр для патогенів (Monties, 1998). Лігнін характеризується гідрофобністю, заміщує воду в оболонці, формуючи водневі та ковалентні зв'язки між її полісахаридами (Voerjan et al., 2003). Вміст лігніну в оболонках залежить від віку рослини та типу тканин; найвища його концентрація виявлена в оболонках судин провідних пучків (від 27 до 81,7 % сухої ваги) (Fengel, Wegener, 1984). Лігніфікація оболонок знижує швидкість розтягання клітин, посилює механічну міцність клітин і тканин (Grisebach, 1977; Monties, 1998).

Лігнін є комплексом монолігнінів, які утворюються із *p*-гідроксифенілових, гваяцилових і сирингілових складових (Adler, 1977), що залучаються до полімеризації лігніну та різняться за ступенем метоксилювання (Leisola et al., 2012). Відомо,

що монолігнін входить до лігніну судинних рослин (Weng et al., 2010). Питання щодо вмісту монолігнінів, їхнього співвідношення та ролі окремих із них у листках гідрофітів у процесі природної адаптації рослин до водного оточення лишається відкритим. Метою нашої роботи було дослідження локалізації, вмісту та розподілу монолігнінів у клітинних оболонках листків справжніх гідрофітів.

### Матеріал і методи дослідження

За об'єкт вивчення ми взяли листки гідрофітів *Myriophyllum spicatum* L., *Potamogeton pectinatus* L. і *P. perfoliatus* L. Верхні листки, ріст яких завершився розтягом, відбирали на березі Русанівського каналу (лівий берег Дніпра в м. Києві). З кожного листка вирізали серединну частину пластинки розміром  $10 \times 10$  мм (на відстані 4–5 мм від краю — у листків із пластинчатою формою) або ж серединну частину голкоподібної частки (завдовжки 7–10 мм) — у розсічених листків. Для виявлення складових лігніну, зокрема сиригнілу (С) та гваяцилу (Г), застосовували цитохімічний метод згідно з протоколом (Wuys et al., 2003). Вирізки із живих листків протягом 2–5 хв обробляли 0,25 % водним розчином 2-аміноетилефіру дифенілкарбоненової кислоти (ДФКК), ретельно промивали водою та 0,5 М фосфатним буфером (рН 7,2) і вивчали в лазерно-сканувальному мікроскопі LSM 5 Pascal (Carl Zeiss, Germany). Флуоресценцію сиригнілу досліджували з використанням лазерного променя, зі збудженням світла 340–380 нм і пропусканням 430 нм; флуоресценцію гваяцилу виявляли за умов збудження 450–490 нм і пропускання — 520 нм. Комплекс ДФКК + сиригніл флуоресціював блакитним кольором, комплекс ДФКК + гваяцил — зеленим. За допомогою програми PASCAL визначали відносний вміст монолігнінів у клітинних оболонках. Для статистичної обробки брали по три-чотири рослини кожного виду, з кожної рослини — по три листки. У кожному листку аналізували по 30–40 клітин епідермісу, стільки ж — клітин мезофілу, по 10–15 клітин судин із провідного пучка. Біологічна повторюваність — триразова.

### Результати досліджень та їх обговорення

Листки *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton perfoliatus* і *Potamogeton pectinatus* різні за формою та розмірами (рисунки 1, а; 2, а; 3, а). Листкові пластинки *M. spicatum* пірчасті, розсічені, середній розмір —

$22,0 \pm 2,3 \times 18,0 \pm 1,9$  мм; середній розмір листкової частки по довгій осі —  $18,0 \pm 1,7$ , по короткій —  $1,25 \pm 0,5$  мм. Сидячі листки *P. perfoliatus* мали цільну пластинку видовжено-овальної форми, середній розмір якої становив  $59,0 \pm 5,3$  мм по довгій осі та  $23,0 \pm 2,7$  мм — по короткій. Листки *P. pectinatus* голкоподібні, лінійні, сильно розсічені, середній розмір розсіченої листкової частки сягав —  $57,0 \pm 5,9$  мм по довгій осі та  $1,5 \pm 0,5$  мм — по короткій.

***Myriophyllum spicatum*.** Цитохімічний аналіз складових лігніну клітинних оболонок розсічених листків на стадії вегетативного росту показав, що клітини епідермісу, фотосинтезувальної паренхіми та судин містили сиригніл і гваяцил, флуоресценція яких у комплексі із ДФКК була блакитного та зеленого кольорів відповідно (рис. 1, б–д). Виявлено доволі високий вміст як гваяцилу, так і сиригнілу в антиклінальних оболонках епідермісу та клітинних оболонках судин. У клітинних оболонках паренхіми ці значення були нижчі (табл. 1; рис. 1, е, е'). Слід відзначити, що в ділянках оболонок, які утворюють згини та формують міжклітинники між кількома епідермальними чи кількома фотосинтезувальними паренхімними клітинами (рис. 1, в), або в міжклітинниках між епідермою та фотосинтезувальною паренхімою, флуоресценція монолігнінів була значно вищою, ніж уздовж оболонок. Окрім того, виявлено доволі високе відно-

Таблиця 1. Вміст сиригнілу та гваяцилу в листках *Myriophyllum spicatum*

Тканини, клітини	Інтенсивність флуоресценції складової лігніну, відн. од.		Відношення сиригніл / гваяцил
	сиригнілу (тверда складова)	гваяцилу (м'яка складова)	
Епідерміс:			
периклінальна оболонка	$19,0 \pm 0,7$	$48,0 \pm 2,7^*$	0,396
антиклінальна оболонка	$140 \pm 17$	$80,0 \pm 7,9^*$	1,75
Паренхіма:			
1-й шар	$65,0 \pm 5,7$	$50,0 \pm 3,9$	1,3
2–4-й шари	$30,0 \pm 1,5$	$46,0 \pm 2,7^*$	0,65
Ділянки оболонок, що формують міжклітинники в паренхімі й епідермі	$120 \pm 11$	$70,0 \pm 6,9^*$	1,7
Судини	$175 \pm 18$	$125 \pm 19^*$	1,4

П р и м і т к а: \* —  $p < 0,05$ , вміст гваяцилу достовірно відрізняється від вмісту сиригнілу.

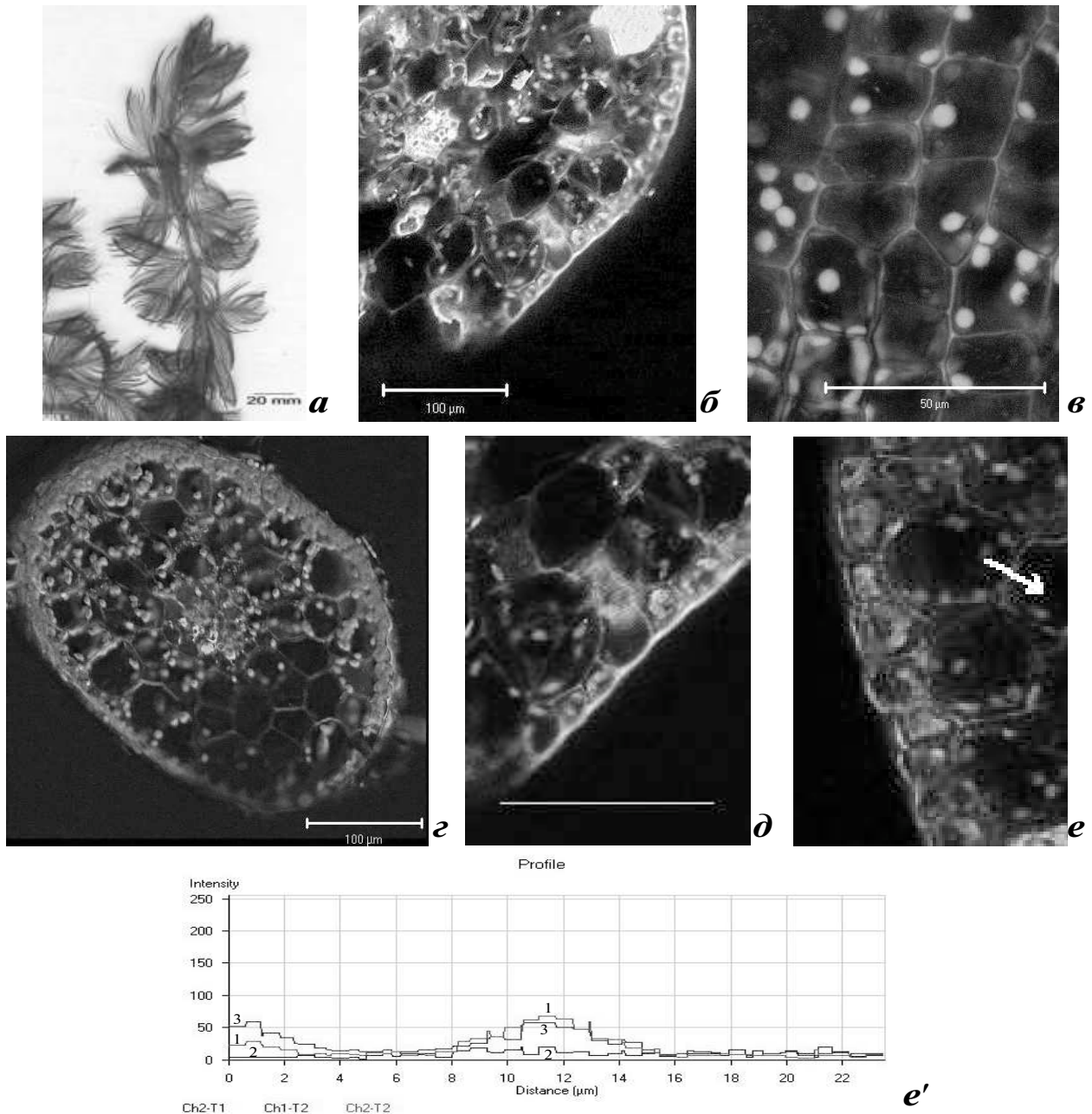


Рис. 1. Загальний вигляд листків *Myriophyllum spicatum* (a) і мікрофотографії цитохімічної флуоресценції складових лігніну в клітинах листків (б–д). Монолігніни у клітинних оболонках: б, с, д – гваяцил + сирингіл; е – гваяцил; комплекс ДФКК + сирингіл у клітинних оболонках флуоресцює блакитним кольором, комплекс ДФКК + гваяцил – зеленим, автофлуоресценція хлорофілу – червоним (кольорові рисунки див. у електронній версії статті на веб-сторінці <http://ukrbotj.co.ua>); e' – гістограма інтенсивності флуоресценції гваяцилу (зелена лінія – 1), сирингілу (блакитна – 2) й автофлуоресценція хлорофілу (червона лінія – 3). Ордината – інтенсивність флуоресценції, відн. од., абсциса – віддаль (мкм), яка просканована і показана білою лінією (e). Масштаб = 100 мкм (б, с, д) і = 50 мкм (e)

Fig. 1. General view of *Myriophyllum spicatum* leaves (a) and micrographs of cytochemical fluorescence of monolignols in leaf cell (b–d). Monolignols in cell walls: b, c, d – guaiacyl + syringyl; e – guaiacyl; complex of DPBA + syringyl has blue fluorescence; DPBA + guaiacyl – green fluorescence; chlorophyll – red auto fluorescence (see color pictures in electronic version of the paper at: <http://ukrbotj.co.ua>); e' – histogram of fluorescence intensity of guaiacyl (green line – 1), syringyl (blue line – 2) and chlorophyll auto fluorescence intensity (red line – 3). Ordinate – fluorescence intensity, relative units (pixels). Abscissa – distance (μm) which was scanned and shown as a white line (e). Bars = 100 μm (b, c, d) and = 50 μm (e)

Таблиця 2. Вміст монолігнінів у листках *Potamogeton perfoliatus*

Тканини, клітини	Інтенсивність флуоресценції складової лігніну, відн. од.		Відношення сиригил / гваяцил
	сиригилу (тверда складова)	гваяцилу (м'яка складова)	
Епідерміс адаксіальний:			
периклінальна оболонка	32,0 ± 2,9	103 ± 13*	0,31
антиклінальна оболонка	30,0 ± 3,7	176 ± 19*	0,17
Епідерміс абаксіальний:			
периклінальна оболонка	47,0 ± 3,9	120 ± 13*	0,39
антиклінальна оболонка	37,0 ± 4,5	255 ± 19*	0,14
Паренхіма:			
1-й шар	30,0 ± 3,3	250 ± 13*	0,12
2—4-й шари	Сліди	25,0 ± 3,1	—
Ділянки оболонок, що формують міжклітинники в паренхімі й епідермі	147 ± 13	59,0 ± 7,2*	2,49
Судини	215 ± 22	255 ± 21*	0,84

П р и м і т к а: \* —  $p < 0,05$ , вміст гваяцилу достовірно відрізняється від вмісту сиригилу.

шення вмісту сиригилу до гваяцилу в оболонках фотосинтезувальної паренхіми, особливо в першому її шарі. За величиною відношення С/Г клітини розміщуються в такому порядку: антиклінальні оболонки епідермісу > ділянки оболонок, які формують міжклітинники в епідермі та паренхімі, > судини > фотосинтезувальна паренхіма > периклінальні оболонки епідермісу.

*Potamogeton perfoliatus*. Цитохімічним методом виявлено сиригил і гваяцил у клітинних оболонках епідермісу, фотосинтезувальної паренхіми та судинах провідних пучків листків, подібно до таких в оболонках *M. spicatum* (рис. 2, б—г). КомплексДФКК + сиригил флуоресціював блакитним кольором, комплексДФКК + гваяцил — зеленим. У клітинних оболонках другого—четвертого шарів

паренхіми виявлені лише сліди складових лігніну. Відносний вміст гваяцилу в досліджуваних клітинах був вищим, ніж сиригилу (табл. 2; рис. 2, д, е'). Встановлено, що відношення С/Г найвище в ділянках оболонок, які утворюють згини та формують міжклітинники між кількома епідермальними чи кількома фотосинтезувальними паренхімними клітинами (рис. 2, в), а також в оболонках судин. За величиною відношення вмісту С/Г клітини розміщуються в такому порядку: ділянки оболонок, що утворюють згини та формують міжклітинники між кількома епідермальними чи кількома фотосинтезувальними паренхімними клітинами > судини > периклінальні оболонки епідермісу > антиклінальні оболонки епідермісу > фотосинтезувальна паренхіма.

Таблиця 3. Вміст монолігнінів у листках *Potamogeton pectinatus*

Тканини, клітини	Інтенсивність флуоресценції складової лігніну, відн. од.		Відношення сиригил / гваяцил
	сиригилу (тверда складова)	гваяцилу (м'яка складова)	
Епідерміс:			
периклінальна оболонка	61,0 ± 8,3	126 ± 12*	0,48
антиклінальна оболонка	15,0 ± 2,8	23,0 ± 3,5*	0,65
Паренхіма:			
1-й шар	20,0 ± 3,9	23,0 ± 3,5	0,87
2—4-й шари	27,0 ± 3,1	52,0 ± 7,3*	0,52
Ділянки оболонок, що формують міжклітинники в паренхімі й епідермі	40,0 ± 3,9	220 ± 21*	0,18
Судини	88,0 ± 7,1	170 ± 13*	0,52

П р и м і т к а: \* —  $p < 0,05$ , вміст гваяцилу достовірно відрізняється від вмісту сиригилу.

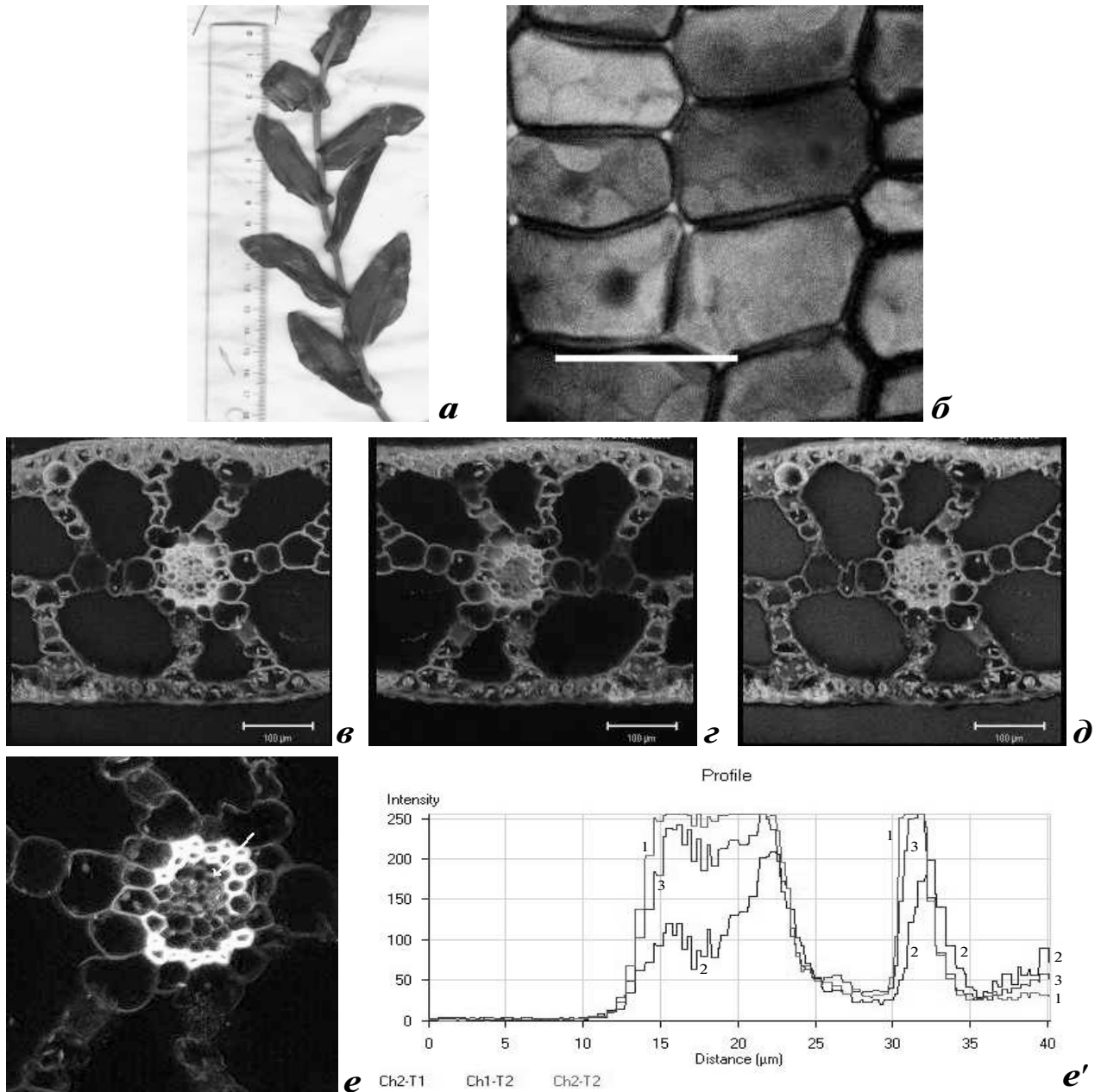


Рис. 2. Загальний вигляд листків *Potamogeton perfoliatus* (a) і мікрофотографії цитохімічної флуоресценції складових лігніну в клітинах листків (б–д). Монолігніни в клітинних оболонках: б, с – гваяцил; в – гваяцил + сирингіл; д – сирингіл; комплекс ДФКК + сирингіл у клітинних оболонках флуоресцює блакитним кольором, комплекс ДФКК + гваяцил – зеленим, автофлуоресценція хлорофілу – червоним (кольорові рисунки див. у електронній версії статті на веб-сторінці <http://ukrbotj.co.ua>); e' – гістограма інтенсивності флуоресценції гваяцилу (зелена лінія – 1), сирингілу (блакитна – 2) й автофлуоресценції хлорофілу (червона лінія – 3). Ордината – інтенсивність флуоресценції, відн. од., абсциса – віддаль (мкм), яка просканована і показана білою лінією (e). Масштаб = 20 мкм (б); 100 мкм (в–д)

Fig. 2. General view of *Potamogeton perfoliatus* leaves (a) and micrographs of cytochemical fluorescence of monolignols in leaf cell (b–d). Monolignols in cell walls: б, с – guaiacyl; в – guaiacyl + syringyl. гваяцил; д – syringyl, complex of DPBA + syringyl has blue fluorescence; DPBA + guaiacyl – green fluorescence; chlorophyll – red autofluorescence (see color pictures in electronic version of the paper at: <http://ukrbotj.co.ua>); e' – histogram of fluorescence intensity of guaiacyl (green line – 1), syringyl (blue line – 2) and chlorophyll autofluorescence intensity (red line – 3). Ordinate – fluorescence intensity, relative units (pixels), abscissa – distance (μm) which was scanned (e) and shown as a white line (e). Bars = 20 μm (б) and = 100 μm (в–д)

***Potamogeton pectinatus***. Цитохімічним методом виявлено, що клітинні оболонки епідермісу, фотосинтезувальної паренхіми та судин провідних пучків листків, аналогічно клітинам *P. perfoliatus*, також містять сиригил і гваяцил (рис. 3, б—є). Відносний вміст гваяцилу в оболонках був вищим, аніж сиригилу (табл. 3; рис. 3, д, е'), відношення сиригилу до гваяцилу високе в клітинах епідермісу, паренхіми та судин порівняно з такими в листках *P. perfoliatus*. За величиною відношення С/Г клітини розміщуються в такому порядку: фотосинтезувальна паренхіма (1 шар) > антиклінальні оболонки епідермісу > судини та 2—4-й шари паренхіми > периклінальні оболонки епідермісу > ділянки оболонок, які утворюють згини та формують міжклітинники між кількома епідермальними чи кількома фотосинтезувальними паренхімними клітинами.

Отже, цитохімічне вивчення складових лігніну, їхня локалізація та вміст у листках *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton pectinatus* і *P. perfoliatus* виявило як спільні, так і відмінні ознаки. Спільними ознаками були: 1) наявність сиригилу та гваяцилу в кожного виду; 2) високі значення монолігнінів у оболонках судин провідних пучків і в зоні міжклітинників. Відмінні ознаки такі: відносний вміст сиригилу та гваяцилу в клітинних оболонках різних тканин листків досліджуваних гідрофітів; відношення вмісту С/Г у клітинних оболонках епідермісу, паренхіми та судин провідних пучків.

Вважають, що зі збільшенням величини відношення вмісту С/Г посилюється хімічний бар'єр для захисту клітини від проникнення води й інвазії патогенів (Menden et al., 2007), які транспортуються до цитоплазми міжклітинниками (Halcher et al., 2008). Крім того, раніше встановлено, що зі збільшенням величини С/Г підвищується механічна міцність клітинних оболонок рослинних тканин (Christiernin, 2006). Листки водних і повітряно-водних рослин, які занурені у воду, витримують тиск води та хвиль, постійно контактують із водною мікрофлорою та численними водоростями (Nedukha, 2011). Враховуючи дані літератури й отримані нами експериментальні результати щодо високого вмісту монолігнінів не тільки в оболонках епідермісу, а й у міжклітинниках епідерми та фотосинтезувальної паренхіми, можна припустити, що міжклітинники та клітинні оболонки епідермісу,

заповнені монолігнінами, захищають клітини підводних листків справжніх гідрофітів від екзогенного впливу водного оточення саме регуляцією синтезу складових лігніну.

Виявлена нами певна полярність співвідношення С/Г у клітинних оболонках різних тканин листків, очевидно, може свідчити, що міцність оболонок у листків *M. spicatum* і *P. perfoliatus* знижується від судин провідних пучків до паренхіми й епідермісу; а в листків *P. pectinatus* це відбувається у двох напрямках: від першого шару паренхіми до епідермісу та провідного пучка.

Відомо, що монолігнін гваяцил — це «м'яка» складова лігніну: чим більше гваяцилу, тим менша жорсткість клітинних оболонок порівняно з оболонками, які містять багато сиригилу (Christiernin, 2006; Menden et al., 2007). Ми виявили у двох досліджуваних видів роду *Potamogeton* достовірно вищий вміст гваяцилу в епідермісі листків порівняно з концентрацією сиригилу. За даними літератури та результатами наших досліджень, можна припустити, що високий вміст гваяцилу в клітинних оболонках дає змогу листкам досліджуваних рослин легко згинатися під дією води та хвиль.

Тобто постійне водне оточення є одним з основних екзогенних факторів підвищеного синтезу сиригилу та гваяцилу в листках досліджуваних гідрофітів. Окрім того, очевидно, наявність сиригилу та гваяцилу, їх відношення в клітинних оболонках епідермісу, мезофілу та судинах провідних пучків корелює з даними, отриманими стосовно представників дводольних покритонасінних (Vaucher et al., 1998; Weng et al., 2010).

## Висновки

Цитохімічним методом встановлено наявність монолігнінів сиригилу та гваяцилу в клітинних оболонках листків *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton pectinatus* і *P. perfoliatus*. Показано, що вміст монолігнінів у клітинних оболонках листків досліджуваних гідрофітів є видоспецифічним. З'ясовано, що відносний вміст сиригилу та гваяцилу в клітинних оболонках епідермісу, судин провідних пучків і ділянках оболонок, які утворюють згини та формують міжклітинники між кількома епідермальними чи кількома фотосинтезувальними паренхімними клітинами, вищий порівняно з таким в оболонках паренхімних клітин.

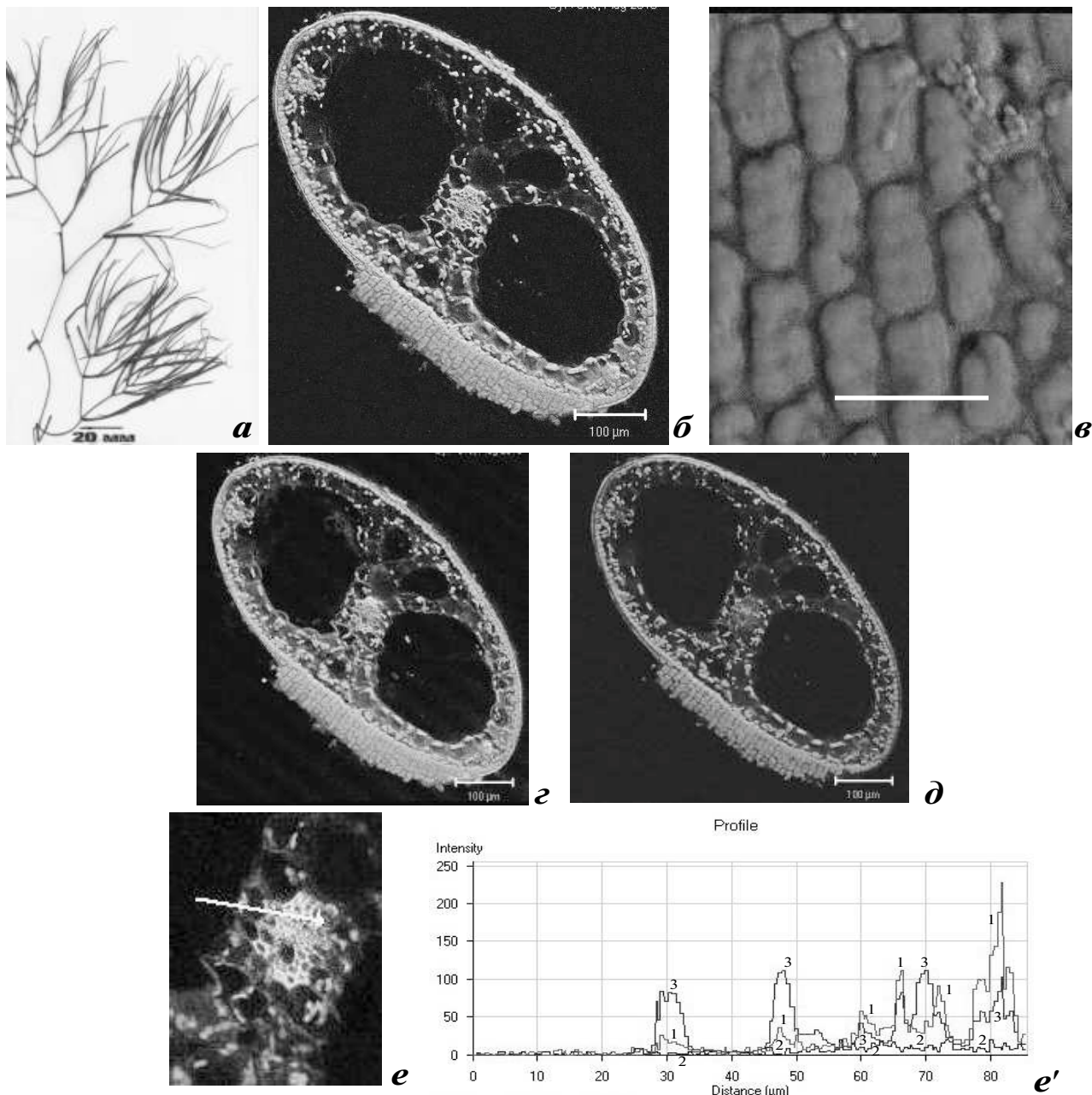


Рис. 3. Загальний вигляд листків *Potamogeton pectinatus* (a) і мікрофотографії цитохімічної флуоресценції складових лігніну в клітинах листків (б–д). Монолігніни в клітинних оболонках: б, в – гваяцил + сирингіл; г – гваяцил; д – сирингіл; комплекс ДФКК + сирингіл у клітинних оболонках флуоресцює блакитним кольором; комплекс ДФКК + гваяцил – зеленим, автофлуоресценція хлорофілу – червоним (кольорові рисунки див. у електронній версії статті на веб-сторінці <http://ukrbotj.co.ua>); e' – гістограма інтенсивності флуоресценції гваяцилу (зелена лінія – 1), сирингілу (блакитна – 2) й автофлуоресценції хлорофілу (червона лінія – 3). Ордината – інтенсивність флуоресценції, відн. од., абсциса – відстань (мкм), яка просканована і показана білою лінією (e). Масштаб = 100 мкм (б, г) і 50 мкм (в)

Fig. 3. General view of *Potamogeton perfoliatus* leaves (a) and micrographs of cytochemical fluorescence of monolignols in leaf cell (б–д). Monolignols in cell walls shown: б, в – guaiacyl + syringyl; г – guaiacyl; д – syringyl; complex of DPBA + syringyl has blue fluorescence; DPBA + guaiacyl – green fluorescence (б) and chlorophyll – red autofluorescence (see color pictures in electronic version of the paper at: <http://ukrbotj.co.ua>); e' – histogram of fluorescence intensity of guaiacyl (green line – 1), syringyl (blue line – 2) and chlorophyll auto fluorescence intensity (red line – 3). Ordinate – fluorescence intensity, relative units (pixels), abscissa – distance (μm) which was scanned and shown as a white line (e). Bars = 100 μm (б, г) and = 50 μm (в)

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Adler E. Lignin Chemistry — Past, Present and Future, *Wood Science and Technology*, 1977, **11**, pp. 169—218.
- Baucher M., Monties B., Van Montagu M., Boerjan W. Biosynthesis and genetic engineering of lignin, *Crit Rev Plant Sci*, 1998, **17**, pp. 125—197.
- Boerjan W., Ralph J., Baucher M. Lignin biosynthesis, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2003, **54**, pp. 519—546.
- Christiernin M. *Composition of Lignin in Outer Cell-Wall Layers*: Thesis of Diss., Royal Institute of Technology, Division of Wood Chemistry and Pulp Technology, Stockholm, 2006, pp. 1—53.
- Fengel D., Wegener G. *Wood chemistry, ultrastructure, reaction*, Berlin; N.Y.: Walter de Gruyter, 1984, 611 p.
- Grisebach H. Biochemistry of lignifications., *Naturwissenschaften*, 1977, **64**, pp. 619—625.
- Halchar F.Z., Marol Ch., Berge O., Bangel Castro I., Prosser J., Balesdent J., Heuulin Th., Achouak W. Plant host habits and root exudates shape bacterial community structure, *JSME*, 2008, **2**, pp. 1221—1230.
- Jackson M.B., Colmer T.D. Response and adaptation by plants to flooding stress, *Ann. Bot.*, 2005, **96**, pp. 501—505.
- Leisola M., Pastinen O., Axe D.D. Lignin—Designed. In: *BIO-Complexity*, 2012, issue **3**, pp. 1—11, available at: [bio.complaxity.org/ojs/index.php/main/article/view/BIO-C.2012.3/BIO-C.2012.3](http://bio.complaxity.org/ojs/index.php/main/article/view/BIO-C.2012.3/BIO-C.2012.3).
- Little S.T. *Adaptation and acclimatation of populatons of Ludwigia repens to growth in high- and lower-CO<sub>2</sub> springs*: A Diss. pres. to the graduate school of the Univ. of Florida ... for the degree of PhD, USA: Univ. Florida, 2003, pp. 1—157.
- Menden B., Kohlhoff M., Moerschbacher B.M. Wheat cell accumulate a syringil-rich lignin during the hypersensitive resistance response, *Phytochemistry*, 2007, **68**, pp. 513—529.
- Monties B. Novel structures and properties of lignins in relation to their natural and induced variability in ecotypes, mutants and transgenic plants, *Polymer Degrad. Stab.*, 1998, **59**, pp. 53—64.
- Nedukha O.M. *Heterophylly in Plants*, Kyiv: Alterpress, 2011, 198 p. [Недуха О.М. *Гетерофілія у рослин*. — К.: Альтерпрес, 2011. — 198 с.]
- Nedukha O., Kordyum E. The participation of cell wall polysaccharides in cellular mechanisms of leaf tolerance to nature flooding of plant. In: *Plant Functioning under environmental stress: IX Inter. Conf.* (Cracow, 12—15 Sept. 2012), Cracow, 2013, pp. 137—152.
- Vartapetian B., Andreeva I., Maslova I., Davtian N. The oxygen and ultrastructure of root cells., *Agrochimica*, 1970, **15**, pp. 1—19.
- Vartapetian B., Andreeva I., Generozova I. Functional electron microscopy in studies of plant response and adaptation to anaerobic stress., *Ann. Bot.*, 2003, **91**, pp. 155—172.
- Weng J.-K., Akiyama T., Bonawitz N.D., Li X., Ralph J., Chapple C. Convergent evolution of syringyl lignin biosynthesis via distinct pathways in the Lycophyte *Selaginella* and flowering plants, *Plant Cell*, 2010, **22**(4), pp. 1033—1045.
- Wuyts N., Lognay G., Swennen R., De Waele D. Secondary metabolites in roots and implications for nematode resistance in banana (*Musca* sp.). In: *Proceed. of Inter. Symp. «Banana Root System: towards a better understanding for its productive management»* (San José, Costa Rica, 3—5 November, 2003), San José: IPGRI, 2003, pp. 238—246.
- Рекомендує до друку Надійшла 08.06.2015 р.  
І.В. Косаківська
- Недуха Е.М. **Цитохімічне дослідження монолігнінів клітковних оболонок листів гідрофітів**. — Укр. ботан. журн. — 2015. — **72**(4): 385—392.
- Інститут ботаніки імені Н.Г. Холодного НАН України  
ул. Терещенківська, 2, г. Київ, 01004, Україна
- Приведены результаты сравнительных цитохимических исследований локализации монолигнинов (сирингила и гваяцила) в клеточных оболочках эпидермиса, фотосинтезирующей паренхимы и сосудов ксилемы подводных листьев *Myriophyllum spicatum* L., *Potamogeton pectinatus* L. и *P. perfoliatus* L. С использованием лазерно-сканирующей (конфокальной) микроскопии установлена зависимость количественного распределения сирингила и гваяцила от типа ткани листа и вида растения. С помощью программы PASCAL выявлено высокое содержание монолигнинов в оболочках сосудов ксилемы, а также в участках оболочек, которые образуют изгибы и межклетники между несколькими эпидермальными и паренхимными фотосинтезирующими клетками. Показана определенная полярность отношения сирингил/гваяцил для каждого вида. Обсуждается роль монолигнинов сирингила и гваяцила в клеточных механизмах адаптации исследуемых растений к естественной водной среде.
- К л ю ч е в ы е с л о в а: гидрофиты, монолигнинны, лазерно-конфокальная микроскопия, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton pectinatus*, *Potamogeton perfoliatus*.
- Nedukha O.M. **Cytochemical study of monolignols in hydrophytes leaves cell walls**. — Ukr. Bot. J. — 2015. — **72**(4): 385—392.
- M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine  
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv, 01004, Ukraine
- The comparative cytochemical analysis of the localization of monolignols (syringyl and guaiacyl) in epidermis, photosynthesizing parenchyma and wood vessels cell walls of submerged leaves of *Myriophyllum spicatum* L., *Potamogeton pectinatus* L. and *P. perfoliatus* L. was carried using laser scanning (confocal) microscopy. The images of quantitative distribution of syringyl and guaiacyl in the cell walls were obtained depending on the type of leaf tissue and plant species. Using PASCAL software, the increased content of monolignols was established in cell walls of xylem vessels and in interspaces between epidermal and parenchyma photosynthesizing cells. It was shown that certain polarity of S/G ratio in cells is characteristic for every species. The role of syringyl and guaiacyl in the cellular mechanisms of adaptation to natural water environment is discussed.
- К е у в о р д с: hydrophytes, monolignols, laser-confocal microscopy, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton pectinatus*, *Potamogeton perfoliatus*.