

УДК 58.036:577/.112/.152.1./19:582.542.11

ОСОБЛИВОСТІ ПІГМЕНТНОГО СКЛАДУ ТА УЛЬТРАСТРУКТУРНОЇ БУДОВИ ХЛОРОПЛАСТІВ РОСЛИН РІЗНИХ ТАКСОНІВ

Л.М. БАБЕНКО, І.В. КОСАКІВСЬКА

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного Національної академії наук України
01601 Київ, вул. Терещенківська, 2
e-mail: lilia.babenko@gmail.com*

Досліджено особливості пігментного складу та ультраструктурної будови хлоропластів рослин різних таксонів: *Equisetum arvense* L., *Salvinia natans* (L.) All., *Triticum aestivum* L. Встановлено, що для вегетативних пагонів хвоща польового *E. arvense* характерний високий вміст фотосинтетичних пігментів, асоційованих із хлоропластами лінзоподібної форми, тоді як у генеративних пагонах фотосинтетичних пігментів менше й асоційовані вони виключно із запасаючими органами ліпопластами. Виявлено чіткі відмінності ультраструктурної будови хлоропластів і вмісту фотосинтетичних пігментів у плаваючих і занурених у воду ваях водяної папороті *S. natans*, які визначають їхні фізіологічні функції як асимілювальних і всисних органів. Хлоропласти клітин мезофілу *T. aestivum* відрізняються добре розвиненими й численними гранами, які щільно наповнюють об'єм органел. Для них характерний високий вміст пігментів, асоційованих із білковими комплексами, що входять до складу фотосинтетичних мембран. Особливості пігментного складу та ультраструктурної організації хлоропластів рослин різних таксонів обговорено у зв'язку з їхніми адаптаційними характеристиками та еволюційним положенням.

Ключові слова: *Equisetum arvense* L., *Salvinia natans* (L.) All., *Triticum aestivum* L., пігменти, хлоропласти, ультраструктура.

Успішність адаптації до навколишнього середовища значною мірою залежить від оптимального функціонування асиміляційного апарату, показниками стану якого є вміст фотосинтетичних пігментів та ультраструктурна будова хлоропластів. Серед фізіологічних процесів фотосинтезу посідає особливе місце, оскільки є головним джерелом надходження органічних речовин і енергії, необхідних для життєдіяльності рослинного організму. Пігменти задіяні у фотосинтетичному перетворенні сонячної енергії на енергію хімічних зв'язків. Поглинаючи кванти світла, вони передають енергію до молекул хлорофілу реакційного центру, де відбувається збудження електрона та його перехід до первинного акцептора [6, 10]. Хлорофіли й каротиноїди судинних спорових і покритонасінних рослин асоційовані з білковими комплексами у складі фотосинтетичних мембран і локалізовані головним чином на мембранах тилакоїдів гран та в мінорних кількостях на зовнішніх і внутрішніх мембранах хлоропластів [1, 12, 38]. Хлорофіл *a* є головним пігментом, задіяним у процесах фотосинтезу, тоді як хлорофіл *b* виконує допоміжну функцію, спрямовану на підвищення світлозбиральної здатності пігмент-

ного комплексу в короткохвильовій ділянці червоного світла [5]. Головними функціями каротиноїдів вважають світлозбиральну, антиоксидантну, фотопротекторну і структурну [12, 24, 38]. Ефективність пігментного комплексу визначається відповідністю його структурно-функціональних характеристик кліматичним та екологічним умовам, насамперед режиму освітлення. Тіньюлюбні рослини характеризуються вищим вмістом хлорофілів, зокрема хлорофілу *b* [10, 12, 21]. В умовах високої інсоляції вміст каротиноїдів, які захищають фотосинтетичний апарат від фотоінгібування, зростає [25, 33, 38].

Хлоропласти, середній діаметр яких знаходиться в межах 5–10 мкм, мають високоспеціалізовану будову [8]. Під оболонкою хлоропласта, утвореною зовнішньою та внутрішньою мембранами, знаходиться строма — своєрідний білковий матрикс. В середині строми розвивається внутрішня мембранна система хлоропласта — тилакоїди, які формують грани. Грани з'єднуються між собою ламелами строми, які є неупакованими позатрансмітальними тилакоїдами [35]. Саме на мембранах тилакоїдів гран відбувається світлова фаза фотосинтезу. Темнова фаза у рослин із C_3 -типом фотосинтезу здійснюється в стромі хлоропластів, де локалізована *D*-рибулозо-1,5-бісфосфаткарбоксілаза-оксигеназа — ключовий фермент циклу Кальвіна [5].

Хвощі — реліктова група спорових судинних рослин, представлена в сучасній флорі єдиним родом хвощ (*Equisetum*). Завдяки наявності центральної порожнини, епідермісу, армованого кремнеземом, розвиткові справжніх судин, інтенсивному росту та невибагливості до ґрунтових умов хвощі мають значне географічне поширення [3, 14, 27]. Інтеркалярний ріст стебла, наявність пагонів, що складаються з чітко виражених міжвузлів і вузлів, вирізняють сучасні хвощі з-поміж інших вищих судинних спорових рослин і наближають їх до покритонасінних, зокрема до злаків.

Папоротеподібні належать до групи еволюційно древніх рослин. За віком вони поступаються тільки риніофітам і плауноподібним, мають приблизно однаковий геологічний вік із хвощами. Конкурентна боротьба за ресурси з іншими видами виявилась для папоротей рушійним чинником, що призвело до диверсифікації екологічних ніш, спеціалізації видів, спалаху біологічного різноманіття та підвищення адаптивного рівня багатьох таксонів [2]. Серед переваг, які дали змогу завойовувати нові місця зростання, виділяють, зокрема, здатність папоротеподібних до фотосинтезу за низької інтенсивності освітлення, високу стійкість до зволоження, толерантність відносно субстрату, бідного на мінеральні речовини, тоді як причинами, що лімітують розселення папоротей, вважають неможливість існування в широкому діапазоні умов і слабкий контроль за транспірацією [31].

Квіткові є наймолодшою і водночас найбільш високоорганізованою групою рослин. Це яскравий приклад еволюційного пристосування, де до найширшої географічної різноманітності додається різноманітність життєвих форм і способів зростання. Серед однодольних, які умовно вважають еволюційно менш просунутою групою порівняно з дводольними, злаки досягли найвищого рівня організації і характеризуються низькою специфічними ознак. Раніше зазначалось, що за низькою морфологічними ознак хвощі зближуються зі злаками. Для злаків, зокрема для пшениці, також характерні значні відкладання кремнезему на клітинних стінках епідерми листків і міжвузлів стебла [32].

Пігментний комплекс та ультраструктурна будова хлоропластів рослин, які належать до різних таксономічних груп, характеризуються специфічними ознаками. Проте переважна більшість досліджень спрямована на вивчення впливу зовнішніх чинників на характеристики фотосинтетичного апарату. Так, було проаналізовано сезонні адаптивні реакції пігментної системи асимілювальних пагонів *Ephedra monosperma* [13], досліджено зміни вмісту фотосинтетичних пігментів у степових видів рослин залежно від географічного положення [4]. Виявлено особливості сезонної реорганізації тилакоїдної системи хлоропластів хвойних рослин [9], якісні та кількісні зміни пігментів низки вічнозелених рослин [30]. На сьогодні досліджено мікро- та ультраструктуру папоротей-гідрофітів родин Marsileaceae, Azollaceae, Salviniaceae [16, 20, 23, 29].

Оскільки ми виходили з припущення, що успішність адаптації до навколишнього середовища значною мірою залежить від функціонування асиміляційного апарату, показниками стану якого є вміст фотосинтетичних пігментів та ультраструктурна будова хлоропластів, метою нашої роботи було дослідження особливостей пігментного складу і тонкої організації хлоропластів рослин різних таксонів у зв'язку з їхніми адаптаційними характеристиками та еволюційним положенням.

Методика

Дослідження проводили з вегетативними (асимілювальними) і генеративними (спороносними) пагонами хвоща польового *E. arvense*, плаваючими й зануреними ваями водяної папороті *S. natans* та другим листком 14-добових проростків озимої пшениці *Triticum aestivum* L. сорту Володарка.

Для аналізу фотосинтетичних пігментів матеріал фіксували в рідкому азоті і зберігали за температури -40°C . Фотосинтетичні пігменти екстрагували 80 %-м ацетоном і визначали за методикою, описаною в праці [39]. Екстинкцію розчинів вимірювали на спектрофотометрі Shimadzu UV-1800 (Японія). Для вивчення ультраструктурної будови хлоропластів відбирали фрагменти тканин розміром 1×3 мм, які фіксували 3 %-м розчином глутарового альдегіду («Fluka AG», ФРН) на фосфатному буфері з рН 7,4. Постфіксація відбувалась у 1 %-му розчині тетроксиду осмію («Pelco», США) на фосфатному буфері. Матеріал зневоднювали серією розчинів етилового спирту зростаючої концентрації та ацетоном і заливали в суміш епоксидних смол — епону з аралдитом («Fluka AG») згідно з методикою, наведеною в працях [17, 22]. Ультратонкі зрізи готували на ультрамікромомі LKB-3 (Швеція) та аналізували під мікроскопом JEOL JEM-1230 (Японія). Досліди проводили в двох біологічних та трьох аналітичних повтореннях. Відмінності обговорюваних результатів оцінювали за $p \leq 0,05$ відповідно до критерію Стьюдента. На діаграмах наведено середньоарифметичні значення та їх стандартні похибки.

Результати та обговорення

Ми встановили, що найвищий вміст пігментів у гілках вегетативних пагонів *E. arvense*, у листках — виявлено переважно каротиноїди, тоді як хлорофіли містились у незначних кількостях (рис. 1). Високий вміст пігментів у гілках вегетативних пагонів збігається з етапом інтенсивного росту, що характеризується високою асиміляційною активністю. Листки

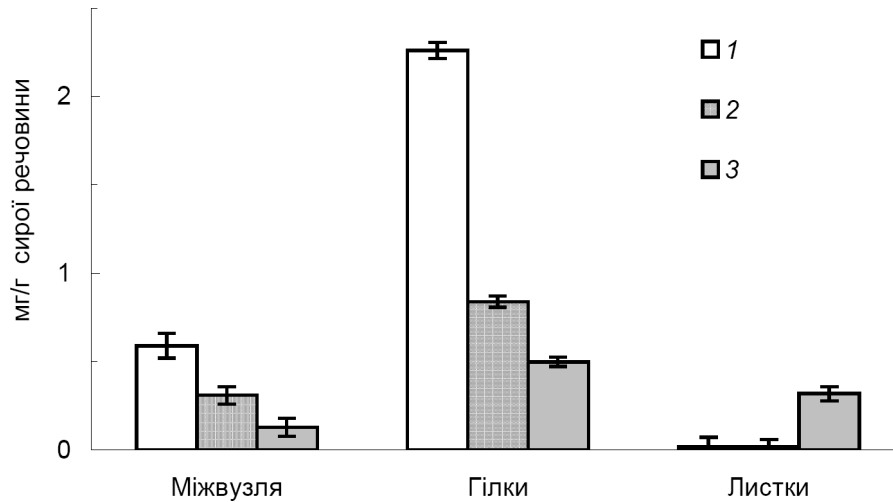


Рис. 1. Вміст фотосинтетичних пігментів у вегетативному пагоні *E. arvense*. Тут і на рис. 2, 4, 6: 1 — хлорофіл *a*; 2 — хлорофіл *b*; 3 — каротиноїди

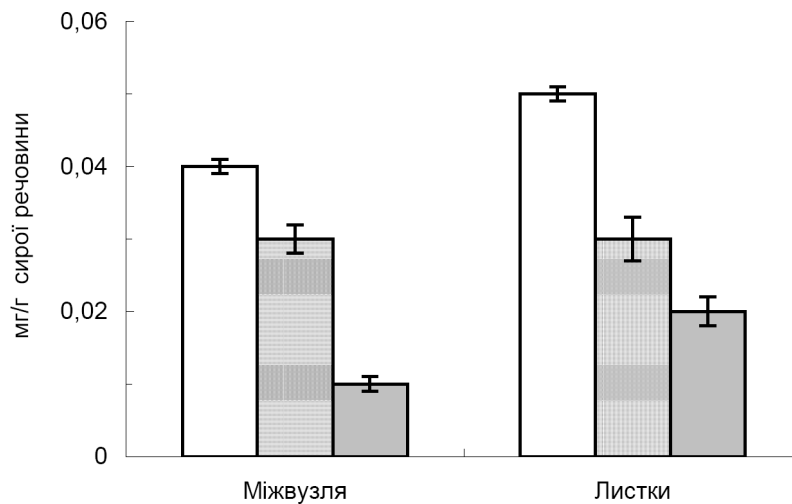


Рис. 2. Вміст фотосинтетичних пігментів у генеративному пагоні *E. arvense*

й міжвузля генеративних пагонів також містили хлорофіли *a*, *b* і каротиноїди, проте вміст хлорофілу *a* у міжвузлях вегетативних пагонів у 14 разів, а хлорофілу *b* — у 7,7 разів перевищував ці показники у генеративних пагонах (рис. 1, 2). В *E. arvense* співвідношення хлорофілів у міжвузлях сягало 1,9, у гілках — 2,8, у той час як в органах генеративного пагона коливалось від 1,0 до 1,6 (таблиця). У наших попередніх дослідженнях виявлено, що максимальна кількість хлорофілів *a* і *b* містилась у гілках і міжвузлях нижньої частини вегетативних пагонів *E. arvense* [15].

Вважають, що спороносний пагін *E. arvense* не виконує асиміляційної функції. Невеликий вміст хлорофілів у генеративних пагонах зумовлює лише забарвлення тканин [37]. До специфічних ознак генеративних пагонів *E. arvense* належить відносно високий вміст у тканинах каротиноїдів, які, як відомо, беруть участь у забезпеченні антиоксидантного захисту й виконують фотопротекторну функцію [28, 34]. Зро-

ОСОБЕННОСТИ ПИГМЕНТНОГО СОСТАВА И УЛЬТРАСТРУКТУРНОГО

Співвідношення фотосинтетичних пігментів у рослин різних таксонів

Зразок	Хлорофіли <i>a/b</i>	Хлорофіли (<i>a+b</i>)*	Хлорофіли <i>a+b</i> /каротиноїди
Міжвузля вегетативного пагона <i>E. arvense</i>	1,9	0,9	6,9
Гілки вегетативного пагона <i>E. arvense</i>	2,8	3,2	6,4
Листки вегетативного пагона <i>E. arvense</i>	1,0	0,04	0,13
Міжвузля генеративного пагона <i>E. arvense</i>	1,3	0,07	7
Листки генеративного пагона <i>E. arvense</i>	1,6	0,08	4
Плаваючі ваї <i>S. natans</i>	2,9	0,23	4,17
Занурені ваї <i>S. natans</i>	2,3	0,1	5
Листки <i>T. aestivum</i>	2,12	1,16	8,3

*Вміст мг/г сирової речовини.

стання вмісту каротиноїдів у тканинах спороносного пагона, на нашу думку, пов'язане з переходом хвоща до генеративної фази розвитку, що супроводжується значними структурно-функціональними адаптаційними перебудовами, до яких залучаються зміни рівнів пігментів.

Специфічною ознакою ультраструктурної будови є лінзоподібна форма 80 % популяції хлоропластів клітин хлоренхіми вегетативного пагона *E. arvense*, що характеризуються значним об'ємом електронно-щільної строми (рис. 3, а). Незначна частина популяції хлоропластів у хлоренхімі вегетативних пагонів має округлу форму (див. рис. 3, б). Тилакоїди у хлоропластах вегетативних пагонів формують велику кількість міжгранальних з'єднань, однак до формування безпосередньо гран залучена лише половина тилакоїдів. На поперечних зрізах хлоропластів хлоренхіми міжвузля виявлено електронно-щільні пластоглобули (7—10 на

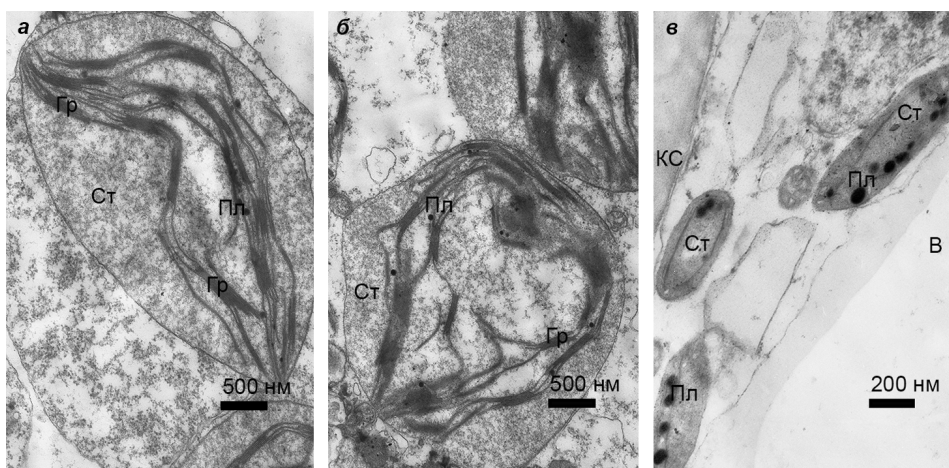


Рис. 3. Хлоропласти асимілювальної паренхіми (хлоренхіми) міжвузлів вегетативного (а, б) та ліпопласти у клітинах паренхіми генеративного (в) пагонів *E. arvense*. Тут і на рис. 5, 7: збільшення $\times 15\ 000$; В — вакуоля; КС — клітинна стінка; Гр — грана; Пл — пластоглобула; Ст — строма

поперечний переріз хлоропласта). Водночас у клітинах міжвузлів генеративних пагонів ми не виявили хлоропластів з традиційною ультраструктурою (див. рис. 3, в), проте зафіксовано значне число ліпопластів, які містили численні осмієфільні гранули — пластоглобули (4—7 на поперечний переріз ліпопласта), котрі, крім накопичення проміжних продуктів окиснення ліпідів, вірогідно, виконують запасуючу функцію [26]. Всередині стромі ліпопластів виявлено мембранні ламелярні структури, в яких, очевидно, і локалізований пул хлорофілів *a* і *b* та каротиноїдів (див. рис. 3, в). Отримані дані опосередковано вказують на значну фотосинтетичну активність у тканинах гілок і міжвузлів вегетативного пагона *E. arvense*. Низький вміст хлорофілів та ультраструктурна будова органел, у свою чергу, свідчать, що в генеративному пагоні фотосинтетичний процес практично не відбувається.

У пігментному комплексі плаваючих вай водяної папороті *S. natans* вміст хлорофілів *a* і *b* становив 0,234 мг/г сирової речовини, тоді як у занурених — лише 0,1 мг/г сирової речовини (рис. 4). Слід зазначити, що плаваючі ваї впродовж усього періоду вегетації мають яскраво-зелене забарвлення, зумовлене відносно високим вмістом хлорофілу *a*. Натомість занурені ваї мали світле буро-зелене забарвлення, що відповідало низькому вмісту хлорофілу і відносно великій кількості каротиноїдів (див. рис. 4). Порівняно з вегетативними пагонами *E. arvense* і листками *T. aestivum* ваї гідрофіта *S. natans* містять значно менше хлорофілів *a* і *b* (див. рис. 4). У працях інших дослідників наголошувалось, що невелика кількість фотосинтетичних пігментів у рослин-гідрофітів є адаптаційним пристосуванням, яке зменшує руйнування клітин через фотоокиснення [7, 11].

У результаті вивчення ультраструктури хлоропластів мезофілу плаваючих і занурених вай виявлено чіткі відмінності в їхній будові. Хлоропласти мезофілу плаваючих вай мали добре розвинену систему мембран тилакоїдів, які формують численні грани. Форма хлоропластів була еліпсоподібною, доволі видовженою, грани рівномірно розподілялись у стромі, тилакоїди гран у клітинах мезофілу були добре розвиненими й щільно прилягали один до одного, їх межі були достатньо чіткими та

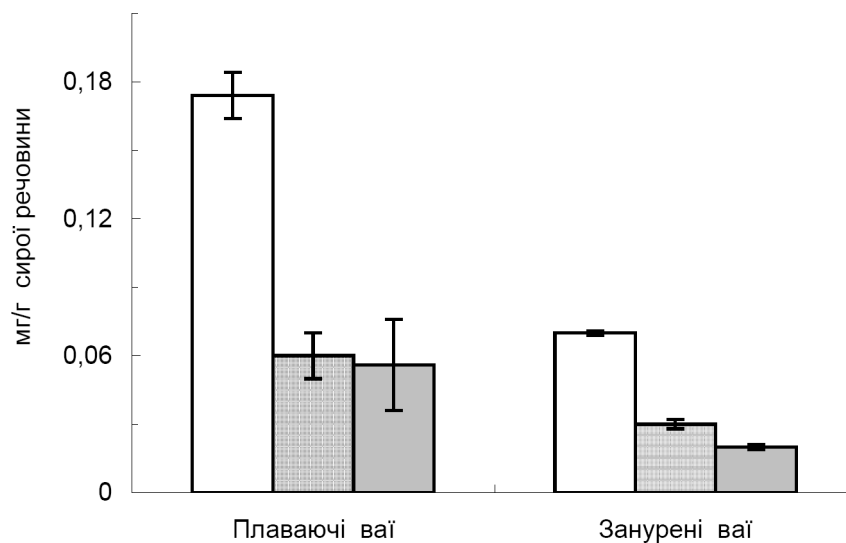


Рис. 4. Вміст фотосинтетичних пігментів у плаваючих і занурених ваях *S. natans*

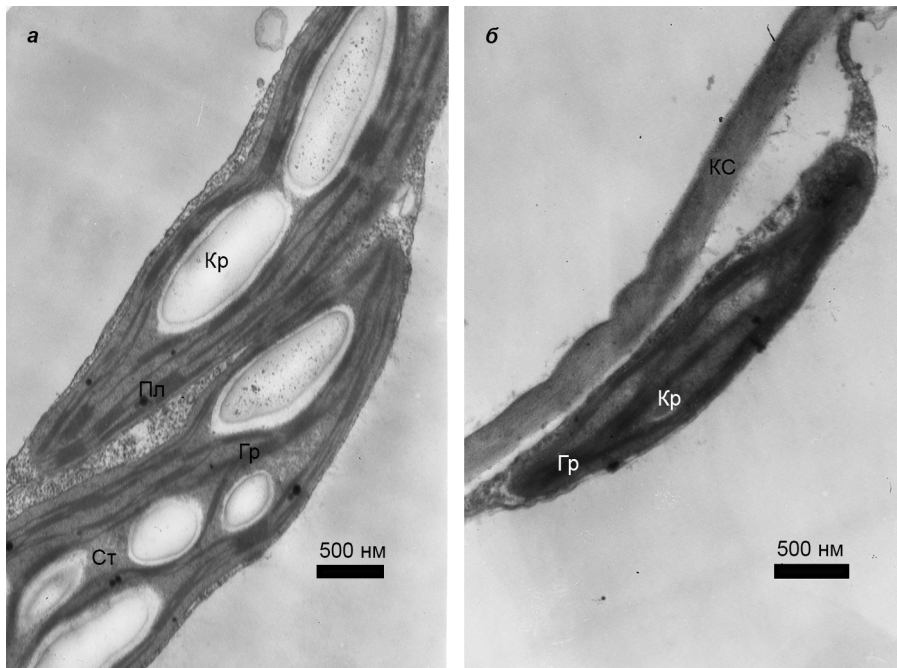


Рис. 5. Хлоропласти клітин паренхіми плаваючої ваї (а) та зануреної видозміненої ваї (б) папороті *S. natans*; Кр — крохмальні зерна

електронно-щільними (рис. 5, а). У стромі хлоропластів плаваючих ваї містилась значна кількість крохмальних зерен розміром 0,08—0,12 мкм і незначна кількість пластоглобул (2—3 на поперечний переріз хлоропласта). Характерною ознакою хлоропластів клітин паренхіми занурених ваї є малий розмір, менша площа тилакоїдів на їх переріз (див. рис. 5, б). Порівняно з хлоропластами плаваючих ваї мембрани тилакоїдів занурених ваї мали нижчу електронну щільність. Зрідка формувались невеликі крохмальні зерна. Вірогідно, що виявлені відмінності в будові хлоропластів занурених ваї зумовлені постійним затіненням спричинюваним плаваючими ваями. Подібні дані отримані для підводних листків рослин-гідрофітів [7, 11], а також наземних видів, які ростуть в умовах затінення [21]. Ці результати опосередковано вказують на те, що основним продуцентом асимілятів є хлоропласти клітин плаваючих ваї, тоді як фотосинтетичні органели занурених ваї, вірогідно, виконують допоміжну функцію і забезпечують незначну частку продуктів первинного синтезу у вегетуючого на поверхні води гідрофіта *S. natans*.

У листках *T. aestivum* виявлено значний рівень хлорофілів а і b та каротиноїдів (рис. б). Високий вміст хлорофілу b й каротиноїдів є показником ефективності світлозбирального комплексу тилакоїдів хлоропластів озимої пшениці, яка належить до рослин із C_3 -типом фотосинтезу (див. таблицю). Хлоропласти в клітинах мезофілу *T. aestivum* вирізнялись високовпорядкованою структурою (рис. 7), мали овальну форму. Тилакоїди гран у клітинах мезофілу добре розвинені й щільно прилягають один до одного. Строма доволі щільно заповнена гранами. Грані рівномірно розміщені у стромі хлоропласта. У стромі зафіксовано крохмальні зерна розміром 0,05—0,10 мкм [19]. На зрізах виявлено пластоглобули (2—4 на поперечний переріз хлоропласта), що свідчить про активний перебіг процесів пероксидного окиснення ліпідів [18, 36].

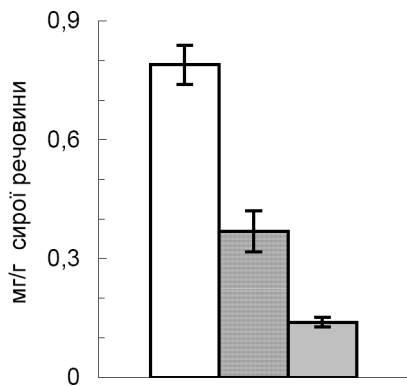


Рис. 6. Вміст фотосинтетичних пігментів у листках *T. aestivum*

ються значно простішою організацією. На нашу думку, такі адаптаційні пристосування сприяють успішному існуванню *E. arvensis* у специфічних екологічних рамках.

У гідрофіта *S. natans* у структурі хлоропластів та вмісті пігментів у плаваючих і занурених ваях визначено чіткі відмінності, що зумовлюють їхні фізіологічні функції як асимілювальних і всисних органів. Порівняно з вегетативними пагонами *E. arvensis* і листками *T. aestivum* ваї гідрофіта *S. natans* містять значно менше хлорофілів *a* та *b*.

Порівняно з еволюційно древніми хвощем польовим і сальвінією плаваючою для представника еволюційно просунутих покритонасінних рослин *T. aestivum* характерна складна організація хлоропластів із добре розвиненими й численними гранами, високий вміст пігментів є одним із чинників, що забезпечує значну фотосинтетичну активність і продуктивність.

Отже, проведений порівняльний аналіз дає підставу припустити, що до формування адаптаційних пристосувань, котрі забезпечують успішність існування представникам еволюційно віддалених таксонів, причетні структурно-функціональні особливості діяльності асимілюючого апарату, показни-

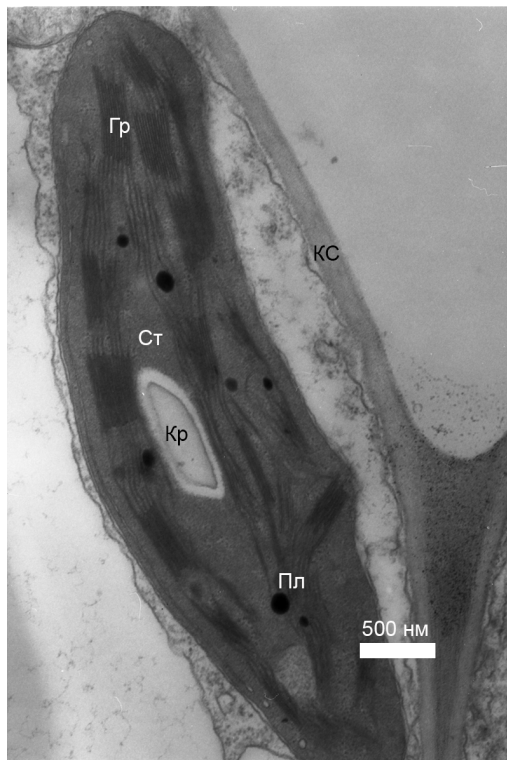


Рис. 7. Хлоропласти клітин паренхіми другого листка *T. aestivum*

ками стану якого є вміст фотосинтетичних пігментів та ультраструктурна будова хлоропластів.

Автори щиро вдячні канд. біол. наук М.М. Щербатюку за допомогу при виконанні експерименту та обговоренні отриманих результатів.

Публікація містить результати досліджень, проведених за грантової підтримки Державного фонду фундаментальних досліджень за конкурсним проектом Ф64/23-2015.

1. Андрианова Ю.Е., Тарчевский И.А. Хлорофилл и продуктивность растений. — М.: Наука, 2000. — 135 с.
2. Бабенко Л.М., Шейко О.А., Негрецький В.А. та ін. Структурно-функціональні особливості папоротеподібних (*Polypodiophyta*) // Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту. Сер. Біологія. — 2015. — 1, № 34. — С. 80–103.
3. Войтенко Л.В., Щербатюк М.М., Стахів М.П., Мусатенко Л.І. Ультраструктурні особливості клітин міжвузля хвоща польового (*Equisetum arvense* L.) // Доповіді НАН України. — 2012. — 2. — С. 170–173.
4. Иванов Л.А., Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Юдина П.К. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале // Физиология растений. — 2013. — 60, № 6. — С. 856–864.
5. Киризий Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Фотосинтез. Т. 2. Ассимиляция CO₂ и механизмы ее регуляции. — Киев: Логос, 2014. — 478 с.
6. Киризий Д.А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. — Киев: Логос, 2004. — 192 с.
7. Клименко О.М. Структурно-функціональні аспекти гетерофілії *Nymphaea lutea* (L.) Smith: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Київ, 2014. — 22 с.
8. Кочубей С.М., Бондаренко О.Ю., Шевченко В.В. Фотосинтез. Т. 1. Структурная организация и функциональные особенности световой фазы фотосинтеза. — Киев: Логос, 2014. — 384 с.
9. Маслова Т.Г., Мамушина Н.С., Шерстнева О.А. и др. Структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата у зимневегетирующих хвойных растений в различные сезоны года // Физиология растений. — 2009. — 56, № 5. — С. 672–681.
10. Мокроносоев А.Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Фотосинтез: физиолого-экологические и биохимические аспекты. — М.: Академия, 2006. — 448 с.
11. Недужа О.М. Гетерофілія у рослин. — К.: Альтерпрес, 2014. — 192 с.
12. Смоликова Г.Н., Медведев С.С. Каротиноиды: синтез, разнообразие и функции // Физиология растений. — 2015. — 62, № 4. — С. 3–16.
13. Софронова В.Е., Чепалов В.А., Дымова О.В., Головки Т.К. Роль пигментной системы вечнозеленого кустарничка *Ephedra monosperma* в адаптации к климату Центральной Якутии // Там же. — 2014. — 61, № 2. — С. 266–274.
14. Стахів М.П., Щербатюк М.М., Войтенко Л.В., Мусатенко Л.І. Ультраструктурні особливості поверхні міжвузлів хвоща польового (*Equisetum arvense* L.) // Modern Phytomorphology. — 2013. — 4. — С. 355–358.
15. Сытников Д.М., Бабенко Л.М., Щербатюк Н.Н. Фотосинтетические пигменты и онтогенез *Equisetum arvense* L. // Вестн. Одес. нац. ун-та. Сер. Биология. — 2013. — 18, № 2. — С. 50–63.
16. Щербатюк М.М., Бабенко Л.М., Шейко О.В., Косаківська І.В. Мікроструктура поверхні органів водяної папороті *Salvinia natans* (L.) All. // Modern Phytomorphology. — 2015. — 7. — С. 129–133.
17. Щербатюк М.М., Бриков В.О., Мартин Г.Г. Підготовка зразків рослинних тканин для електронної мікроскопії (теоретичні та практичні аспекти). — Київ: Талком, 2015. — 62 с.
18. Austin J.R., Frost E., Vidi P.-A. et al. Plastoglobules are lipoprotein subcompartments of the chloroplast that are permanently coupled to thylakoid membranes and contain biosynthetic enzymes // Plant Cell. — 2006. — 18. — P. 1693–1700.
19. Babenko L., Kosakivska I., Akimov Yu. et al. Effect of temperature stresses on pigment spectrum, lipoxygenase activity and cell ultrastructure of winter wheat seedling // Genet. Plant Physiol. — 2014. — 4, N 1–2. — P. 117–125.
20. Barthlott W., Wiersch S., Colic Z., Koch K. Classification of trichome types within species of the water fern *Salvinia*, and ontogeny of the egg-beater trichomes // Botany. — 2009. — 87. — P. 830–836.
21. Bjorkman O. Responses to different quantum flux densities // Encyclopedia of Plant Physiology. V. 12 A. Physiological Plant Ecology. I. Responses to the Physical

- Environment / Eds. O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, H. Ziegler. — Berlin: Springer-Verlag, 1998. — P. 57—107.
22. *Carde-Jean-Pierre*. Electron microscopy of plant cell membranes // *Methods in enzymology*. — 1987. — P. 599—625.
 23. *Croxdale J.G.* *Salvinia* leaves. III. Morphogenesis of the submerged leaf // *Can. J. Bot.* — 1981. — **59**. — P. 2065—2072.
 24. *Cuttriss A.J., Pogson B.J.* Carotenoids // *Plant Pigments and Their Manipulation* / Ed. K.M. Davies. — Boca Raton: CRC Press, 2004. — P. 57—91.
 25. *Demmig-Adams B., Gilmore A.M., Adams W.W.* In vivo function of carotenoids in higher plants // *FASEB J.* — 1996. — **10**. — P. 403—412.
 26. *Evert R.F.* *Esau's Plant Anatomy*. Third edition. — Hoboken, New Jersey: Wiley Interscience, 2007. — 607 p.
 27. *Marshall G.* Growth and development of field horsetail (*Equisetum arvense* L.) // *Weed Sci.* — 1986. — **34**. — P. 271—275.
 28. *Mozzo M., Dall'Osto L., Hienerwadel R. et al.* Photoprotection in the antenna complexes of photosystem II. Role of individual xanthophylls in chlorophyll triplet quenching // *J. Biol. Chem.* — 2008. — **283**, N 10. — P. 6184—6192.
 29. *Nagalingum N.S., Schneider H., Pryer K.M.* Comparative morphology of reproductive structures in heterosporous water ferns and a reevaluation of the sporocarp // *Int. J. Plant Sci.* — 2006. — **167**, N 4. — P. 805—815.
 30. *Öquist G., Huner N.P.A.* Photosynthesis of overwintering evergreen plants // *Annu. Rev. Plant Biol.* — 2003. — **54**. — P. 329—355.
 31. *Page C.* Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview // *Rev. Palaeobot. Palynol.* — 2002. — **119**. — P. 1—33.
 32. *Parry D.W., Hodson M.J., Sangster A.G.* Some recent advances in studies of silicon in higher plants // *Phil. Trans. R. Soc. Land.* — 1994. — **304**. — P. 537—549.
 33. *Pogson B.J., Rissler H.M., Frank H.A.* The roles of carotenoids in photosystem II of higher plants // *Photosystem II: The Light-driven Water: Plastoquinone Oxidoreductase* / Eds T. Wydrzynski, K. Satoh. — Dordrecht: Springer-Verlag, 2005. — P. 515—537.
 34. *Ramel F., Birtic S., Cuine S. et al.* Chemical quenching of singlet oxygen by carotenoids in plants // *Plant Physiol.* — 2012. — **158**. — P. 1267—1278.
 35. *Soll J.* The plastid reticulum reloaded // *Endocytobiosis and Cell Res.* — 2016. — **27**. — P. 6—10.
 36. *Spicher L., Kessler F.* Unexpected roles of plastoglobules (plastid lipid droplets) in vitamin K1 and E metabolism // *Curr. Opin. Plant Biol.* — 2015. — **25**. — P. 123—129.
 37. *Stern K.R., Jansky S., Bidlack J.E.* *Introductory Plant Biology*. — New York: McGraw-Hill, 2003. — 624 p.
 38. *Stumskaya M., Wurtzela E.* The carotenoid biosynthetic pathway: thinking in all dimensions // *Plant Sci.* — 2013. — **208**. — P. 182—193.
 39. *Wellburn A.* The spectral determination of chlorophyll *a* and chlorophyll *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution // *J. Plant Physiol.* — 1994. — **144**. — P. 307—313.

Отримано 24.05.2016

ОСОБЕННОСТИ ПИГМЕНТНОГО СОСТАВА И УЛЬТРАСТРУКТУРНОГО СТРОЕНИЯ ХЛОРОПЛАСТОВ РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ТАКСОНОВ

Л.М. Бабенко, И.В. Косаковская

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного Национальной академии наук Украины, Киев

Исследованы особенности пигментного состава и ультраструктурного строения хлоропластов растений различных таксонов: *Equisetum arvense* L., *Salvinia natans* (L.) All., *Triticum aestivum* L. Установлено, что для вегетативных побегов хвоща полевого *E. arvense* характерно высокое содержание фотосинтетических пигментов, ассоциированных с хлоропластами линзовидной формы, тогда как в генеративных побегах фотосинтетических пигментов меньше и ассоциированы они исключительно с запасующими органеллами липопластами. Выявлены четкие различия ультраструктурного строения хлоропластов и содержания фотосинтетических пигментов у плавающих и погруженных в воду вай папоротника-гидрофита *S. natans*, которые определяют их физиологические функции как ассимилирующих и всасывающих органов. Хлоропласты клеток мезофилла листьев *T. aestivum* отличаются хорошо развитыми и многочисленными гранами, которые плотно наполняют объем орга-

ОСОБЕННОСТИ ПИГМЕНТНОГО СОСТАВА И УЛЬТРАСТРУКТУРНОГО

нелл. Для них характерно высокое содержание пигментов, ассоциированных с белковыми комплексами, входящими в состав фотосинтетических мембран. Особенности пигментного состава и ультраструктурной организации хлоропластов растений разных таксонов обсуждены в связи с их адаптационными характеристиками и эволюционным положением.

PECULIARITIES OF THE CHLOROPLAST PIGMENT COMPOSITION AND ULTRASTRUCTURE OF DIFFERENT PLANT TAXA

L.M. Babenko, I.V. Kosakivska

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2 Tereshchenkivska St., Kyiv, 01661, Ukraine

The chloroplast pigment composition and ultrastructure were studied in different plant taxa: *Equisetum arvense* L., *Salvinia natans* (L.) All., *Triticum aestivum* L. It was found that vegetative shoots of *E. arvense* are characterized by a high content of photosynthetic pigments associated with lens-shaped chloroplasts while in generative shoots photosynthetic pigments occur in smaller quantities and are associated only with storage organelles, lipoplasts. The content of chloroplast photosynthetic pigments and ultrastructure in floating and submerged leaves of the water fern *S. natans* differ distinctly. Chloroplasts *T. aestivum* leaf mesophyll cells differed by high amount of well-developing grana that densely fill organelle's volume. They are characterized by a high content of pigments associated with protein complexes, incorporated into photosynthetic membranes. The peculiarities of the chloroplast pigment complex and ultrastructure organization of different plant taxa are discussed in aspect of their adaptation characteristics and evolution.

Key words: *Equisetum arvense* L., *Salvinia natans* (L.) All., *Triticum aestivum* L., pigments, chloroplast, ultrastructure.