

УДК 582.661.56: 581.132:504.055+543.4

Н. Нужи́на, канд. біол. наук, наук. співроб.  
К. Багла́й, канд. біол. наук, наук. співроб.  
Я. Авескі́н, асп.НДЛ "Інтродукованого та природного фіторізноманіття", ННЦ "Інститут біології"  
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ, Україна**ДИНАМІКА ПІГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСУ *ECHINOCACTUS GRUSONII* HILDM.,  
*MAMILLARIA BOCASANA* POS., *AYLOSTERA FLAVISTYLA* RITT. ЗА УМОВ ГІПЕРТЕРМІЇ**

Наведено дані про зміну вмісту фотосинтезуючих пігментів у стеблах рослин *Aylostera flavistyla*, *Echinocactus grusonii*, *Mamillaria bocasana* після впливу високих температур. Виявлені різні механізми пристосування досліджуваних видів до гіпертермії.

**Ключові слова:** *Aylostera flavistyla*, *Echinocactus grusonii*, *Mamillaria bocasana*, фотосинтезуючі пігменти, гіпертермія.

Надмірне підвищення температури навколишнього середовища належить до найпоширеніших стресових чинників. Значимість цієї проблеми зростає також у зв'язку зі зміною клімату на планеті, що супроводжується різкими перепадами температури у відносно короткі періоди часу.

Як відомо, представники родини *Cactaceae* Juss. вирізняються високою посухостійкістю та жаростійкістю. Проте рослини різних родів мають відмінну критичну температуру та різні механізми пристосування до дії високих температур. Фотосинтетичний апарат рослин чутливий до різних несприятливих умов зовнішнього середовища, тому його показники можуть слугувати маркером змін, що відбуваються в клітинах рослин. Крім хлорофілів у фотосинтетичних мембранах завжди присутні каротиноїди, що виконують також функцію світлопоглинання, і поряд з цим мають важливу захисну функцію, як хімічні буфери в реакціях фотосинтезу.

Метою нашої роботи було детальне вивчення динаміки пігментного комплексу відібраних для дослідів видів родини *Cactaceae* при вирощуванні в умовах оптимальних температур та після дії високотемпературного стресу.

**Матеріали та методи.** Об'єктами дослідження були види родини *Cactaceae* з колекції Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна: *Aylostera flavistyla*, *Mamillaria bocasana*, *Echinocactus grusonii*. Останній вид занесений до Червоного списку МСОП до категорії CR – види, що знаходяться на межі повного зникнення. Для дослідів відбирали види з різних природних ареалів, а отже з відмінною пристосованістю до високих температур.

*Aylostera flavistyla* поширена в Болівії (Таріха). Ростає в горах до 2000 м над рівнем моря серед уламкових порід, під прикриттям ксерофітних кущів. Це кущик заввишки 5-7 см, що з віком утворює декілька пагонів. В ареолах численні, дуже маленькі за розмірами колючки [10].

*Echinocactus grusonii* поширений у Центральній Мексиці (Сан-Луїс-Потосі, Ідальго). Ростає на крутих схилах, гірських ущелинах, на глинисто-вапнякових ґрунтах. Рослина частіше має поодинокі стебла без бічних пагонів. У природі може досягати до 1,5 м у діаметрі. Колекційні екземпляри мають 45-50 років і до 35 см у діаметрі, має численні ребра і колючки 3-5 см завдовжки [10].

*Mamillaria bocasana* поширена в Мексиці (Сан-Луїс-Потосі та Сакатекас). Ростає в горах до 1750–2300 м над рівнем моря між камінням, на вулканічних породах у напівпустелях. Рослина з віком формує кущики з щільно притиснутими один до одного пагонами заввишки 10 см. В ареолах крім колючок присутня велика кількість білих волосків, що густо вкривають рослину [10].

Для дослідів використовували стебла однорічних (вісянх одночасно) рослин. Взимку дослідні рослини утримували на сонячному місці при температурі +10°-15°C.

Дослід проводили в першій декаді травня, (денна температура в оранжереях +25-26°C), на непристосованих до високих температур рослинах. Дослідні рос-

лини, у горщиках з землею, прогрівали у повітряному термостаті за температури +40°C або +50°C протягом трьох годин [6]. Температуру в термостаті контролювали термометром, розміщеним на рівні рослин. Передня стінка термостата була скляною і рослини перебували в умовах природного освітлення. Контрольна група рослин витримувалась при температурі +26°C. Всі дослідні проводили в трьох-чотирикратній повторюваності. Вміст пігментів визначали за допомогою СФ-2000. Пігменти екстрагували з рослинного матеріалу 80 % ацетоном і визначали спектрофотометричним методом при  $\lambda=663, 646, 470$  [12]. Вміст пігментів обчислювали з розрахунку на масу сирої речовини.

Додатково для дослідження епідерми проводили мацерацію стебла [8]. Мікроскопічні виміри проводили за допомогою програми Image J та мікроскопа XSP-146TR. Статистична обробка даних проводилась за допомогою програми Statistica 8, достовірність результатів визначали за t-критерієм Стьюдента.

**Результати та їх обговорення.** Вивчення асиміляційних структур рослин і, перш за все пігментів, має важливе значення для аналізу взаємодії рослин з умовами середовища та дослідження адаптації їх до різних чинників. Пігментний склад фотосинтетичного апарату формується залежно від генотипу, екологічних умов і періоду розвитку рослини [7].

У *E. grusonii* після впливу високих температур вміст хлорофілів *a* і *b* в стеблах знижується, що ймовірно пов'язано з руйнуванням пігментів. Статистичний аналіз короткотривалої дії температури +40°C порівняно з дією +50°C не показав достовірної відмінності в усіх досліджуваних видів. Концентрація каротиноїдів, що виконують захисні функції, достовірно не змінюються (рис. 1). Співвідношення хлорофілу *a* до хлорофілу *b*, а також суми хлорофілів до каротиноїдів достовірно не змінюються після короткотривалої високотемпературного стресу.

Висока температура впливає на пігментний склад *A. flavistyla* так, як і на *E. grusonii*: зменшення концентрації хлорофілів, при стабільній кількості каротиноїдів. Співвідношення хлорофілу *a* до *b* в стеблах при температурі +40°C достовірно зростає, а при +50°C має тенденцію до зростання (рис. 2). Тобто в результаті температурного стресу хлорофіл *a* пошкоджується в меншій мірі ніж хлорофіл *b*. Подібні результати отримали і для *E. grusonii*.

Як і для перших двох видів для *M. bocasana* характерно руйнування хлорофілу *b* після гіпертермії та інертність складу каротиноїдів, а також більше руйнування хлорофілу *b* порівняно з хлорофілом *a*. Цікаво відмітити збільшення концентрації хлорофілу *a* після витримування рослин при +40°C (рис. 3). Такі зміни можливо є адаптивною відповіддю на незначне підвищення температури у даного виду. Також спостерігається тенденція до збільшення кількості каротиноїдів при незначному збільшенні температури (+40°C), які виконують також захисну функцію.

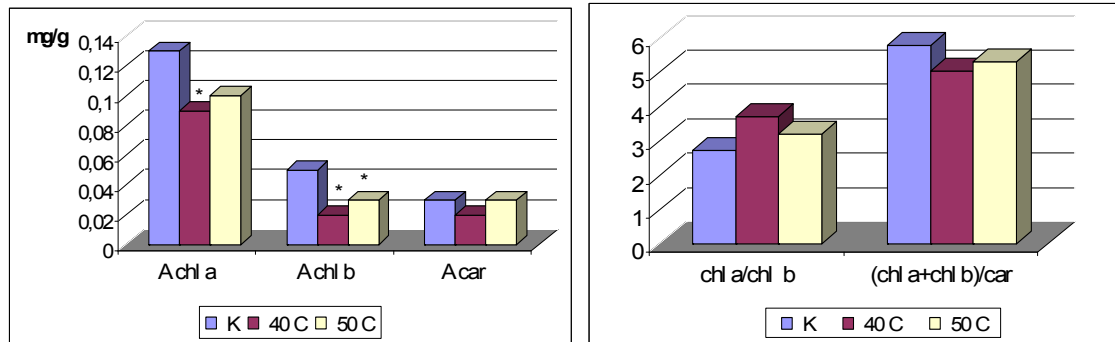


Рис. 1. Гістограма зміни пігментного складу *E. grusonii* після впливу високих температур.  
\* $P < 0,05$  відносно контрольної групи

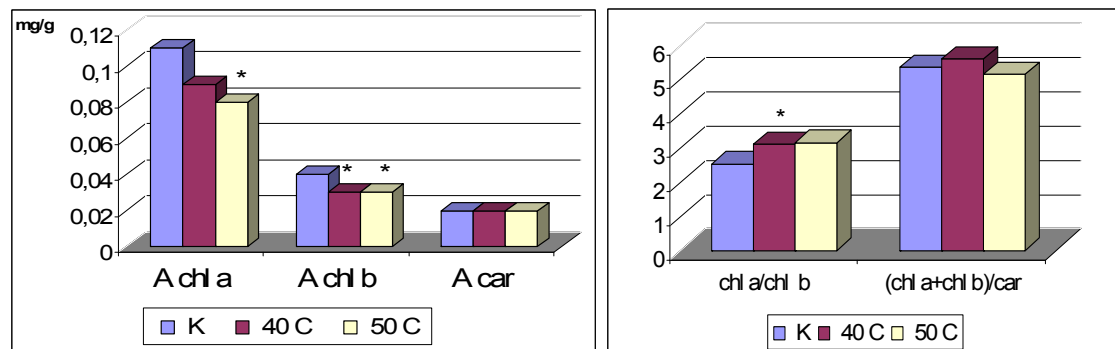


Рис. 2. Гістограма зміни пігментного складу *A. flavistyla* після впливу високих температур

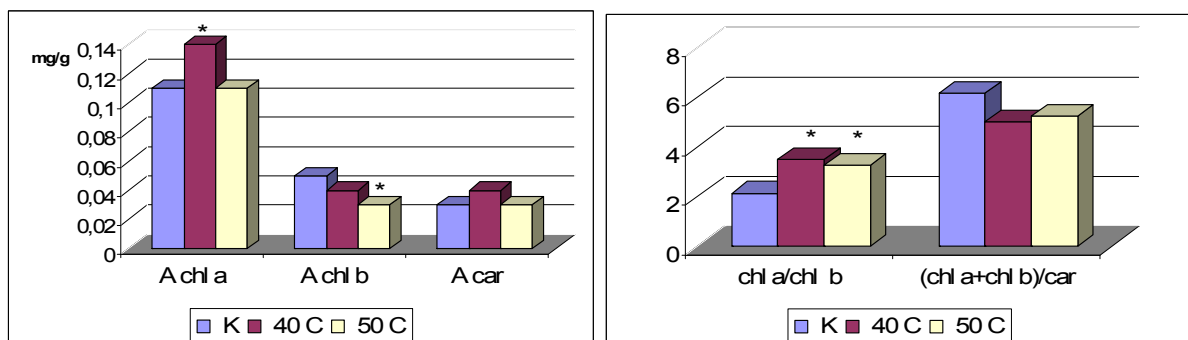


Рис. 3. Гістограма зміни пігментного складу *M. bocasana* після впливу високих температур

Між усіма трьома видами в нормі концентрація хлорофілу *a*, *b* та каротиноїдів майже не відрізняється. Як відомо, вміст хлорофілів у листку відображає пристосованість рослини до певної інтенсивності освітлення [3,4]. Дуже низькі показники вмісту пігментів в нормі і дослідних групах усіх видів пояснюються малим відсотком хлоренхіми в стеблових сукулентах, та вказують на те, що розглянуті рослини є світлолюбними. З іншого боку середній показник співвідношення хлорофілів *a* і *b* характерний для рослин, що витримують легке затінення. Цікаво відмітити збільшення даного показника після утримання при +40°C і +50°C. Такий перерозподіл хлорофілів відбувається ймовірно за рахунок більш вираженого зменшення кількості хлорофілу *b*. Тоді як, за літературними даними реалізація адаптивної реакції рослинного організму на стрес посухи полягає в зменшенні менш стійких хлорофілів *a*, та в меншій мірі більш стійких хлорофілів *b* [5]. Каратиноїди виявилися найстабільнішими при зміні температури. Пригнічення фотосинтетичної активності (в першу чергу за рахунок хлорофілів) внаслідок стресу відмічають і інші дослідники, зокрема при техногенному навантаженні [1], після гіпертермії [9]. Одним із наслідків дії високої температури є деструктивні зміни у фотосинтетичному апараті, які зумовлюють зменшення фотохімічної ефективності фо-

тосистеми II як чутливого компонента фотосинтезу [11]. Висока температура спричиняє дисбаланс в проліферації та диференціації клітин листових пластинок, що також впливає на структуру та співвідношення пігментів у комплексах. (Капустян)

*E. grusonii*, *A. flavistyla* мають подібні зміни в пігментному спектрі після гіпертермії. Для даних видів негативним є короткотривалий вплив і +40°C, і +50°C. Кількість хлорофілів *a* у *E. grusonii* висока, порівняно до двох інших видів, і негативна дія гіпертермії на дані пігменти проявляється вже при +40°C, тоді як у *A. flavistyla* достовірне зниження концентрації даних пігментів отримали лише після прогрівання при +50°C. За нашими спостереженнями *A. flavistyla* при вирощуванні в захищеному ґрунті влітку страждає вже при температурі +45°C. А вплив високих температур на *E. grusonii* приводить до пригнічення ростових процесів, що в першу чергу залежить від пригнічення фотосинтезуючої системи.

У *M. bocasana* при незначному короткотривалому підвищенні температури (+40°C) включаються адаптивні реакції, зокрема підвищення концентрації хлорофілу *a* та каротиноїдів, а пригнічення фотосинтезуючої системи спостерігається лише при дії +50°C.

Чутливість фотосинтезуючої системи до гіпотермії залежить також і від анатомічної будови рослини. Зок-

рема від кількості продихів на одиницю площі залежить інтенсивність транспірації, а отже і можливість зменшувати температуру поверхні листка. Найбільша кількість продихів характерна для *M. bocasana* -  $13,33 \pm 3,4$  шт./мм<sup>2</sup>, порівняно з  $10,75 \pm 2,5$  шт./мм<sup>2</sup> у *E. grusonii*, та  $7,64 \pm 2,1$  шт./мм<sup>2</sup> у *A. flavistyla*. Разом з цим, закономірно при збільшенні кількості продихів зменшуються їх розміри. Так найбільші розміри продихів у *A. flavistyla* – довжина  $45 \pm 1,5$  мкм / ширина  $29,1 \pm 1,4$  мкм, *E. grusonii* та *M. bocasana* мають продихи однакових розмірів -  $35,11 \pm 2,1$  мкм /  $26,5 \pm 4,7$  мкм та  $34,1 \pm 2,6$  мкм /  $27,48 \pm 2,6$  мкм відповідно. Можливо більша кількість продихів на стеблах *M. bocasana* дає змогу рослинам даного виду дещо зменшити негативний вплив короткотривалої дії високих температур.

**Висновки.** Таким чином, аналізуючи реакцію пігментної системи на гіпертермію відносно природного поширення, можна стверджувати, що найстійкішим видом до даного стресового чинника є *Mamillaria bocasana*, яка зростає на найбільшій висоті над рівнем моря, на вулканічних породах у напівпустелях. Найменш витривалою до дії високих температур виявилася фотосинтезуюча система однорічних рослин *Echinocactus grusonii*, що мають більш сприятливі умови природного зростання. Оскільки даний вид характеризується ще і довголіттям, тому можливо у нього генетична програма захисних механізмів розгортається повільніше порівняно з іншими двома видами.

#### Список використаних джерел

1. Бухарина, И.Л. Характеристика содержания фотосинтезирующих пигментов в листьях древесных растений в техногенных условиях города Набережные Челны / Бухарина, И.Л., Кузьмин П.А., Шарифуллина

N. Nuzhyna, PhD, scientist

K. Baglay, PhD, scientist

Ya. Avekin, PhD student

Scientific-research laboratory of "Introduced and natural phytodiversity"

Educational and Scientific Centre "Institute of Biology"

Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine

### DYNAMICS OF PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS OF ECHINOCACTUS GRUSONII HILDM., MAMILLARIA BOCASANA POS., AYLOSTERA FLAVISTYLA RITT. UNDER HIGH TEMPERATURE

The data about changing the content of photosynthetic pigments in the stems of plants *Aylostera flavistyla* Ritt., *Echinocactus grusonii* Hildm., *Mamillaria bocasana* Pos. after exposure to high temperatures are presented. The different mechanisms of adaptation of studied species to hyperthermia are revealed.

**Keywords:** *Aylostera flavistyla*, *Echinocactus grusonii*, *Mamillaria bocasana*, photosynthetic pigments, hyperthermia.

Н. Нужина, канд. биол. наук, науч. сотруд.

К. Баглай, канд. биол. наук, науч. сотруд.

Я. Авекин, асп.

НИЛ "Интродуцированного и природного фиторазнообразия"

УНЦ "Институт биологии", Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, Украина

### ДИНАМИКА ПИГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА ECHINOCACTUS GRUSONII HILDM., MAMILLARIA BOCASANA POS., AYLOSTERA FLAVISTYLA RITT. В УСЛОВИЯХ ГИПЕРТЕРМИИ

Приведены данные о изменении состава фотосинтезирующих пигментов в стеблях растений *Aylostera flavistyla*, *Echinocactus grusonii*, *Mamillaria bocasana* после влияния высоких температур. Обнаружены разные механизмы приспособления видов к гипертермии.

**Ключевые слова:** *Aylostera flavistyla*, *Echinocactus grusonii*, *Mamillaria bocasana*, фотосинтезирующие пигменты, гипертермия.

А.М., Рожина К.К. // Materiały VIII Międzynarodowej naukowo-praktycznej konferencji "Nauka i inowacja - 2012" Volume 17. Ekologia. Rolnictwo. Weterynaria.: Przemysł. Nauka i studia - Str. 8–15.

2. Капустян, А. В. Проблема стабільності пігментного комплексу листків пшениці за дії високих температур середовища / Капустян, А. В., Жук В. В. // Міжнародна конференція "Сучасні проблеми біології, екології та хімії", присвяченої 20-річчю біологічного факультету ЗНУ 29 березня – 1 квітня Запоріжжя, 2007. – С. 37–39.

3. Лебедева, Т.С. Пигменты растительного мира / Лебедева, Т.С., Сытник, К.М. – К.: Наукова думка, 1986 – 88 с.

4. Мережко, О.І. Тасмніці зеленої фабрики. / Мережко, О.І., Величко, І.М. – К.: Наукова думка, 1990. – 104 с.

5. Маргітай, Л. Особливості вмісту фотосинтезуючих пігментів у рослин інтродукованих видів родів *Sedum* L. / *Crassula* L. / *Маргітай Л.* // Вісник КНУ імені Тараса Шевченка. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. – 2006. – №10. – С. 38–40.

6. Мусієнко, М.М. Протекторна роль цитокініну за дії теплового стресу на рослини пшениці / Мусієнко, М.М., Жук В.В., Бацманова Л.М. // Ukr. Bot. J. – 2014. – № 71(2). – С. 244–249.

7. Неплій, Л. Вплив ВЖКЯ на кількісний вміст хлорофілів, каротиноїдів та загальних цукрів у листках озимої пшениці в південному степу України / Неплій Л., Бабаянц О., Молодченко О., Ляшук Н. // Вісник Київського національного університету України. Серія Біологія. – 2013. – № 63. – С. 29–33.

8. Паушева З. Практикум по цитологии растений / З. Паушева – М.: Агропромиздат, 1988. – 271 с.

9. Середнева, Я.В. Влияние условий хронической и острой гипертермии и низкоинтенсивного переменного магнитного поля на функциональное состояние фотосинтетического аппарата растений *Pisum sativum* L. / Середнева, Я.В. Патунина, А.С., Силицына, Ю.В., Веселов, А.П. // Вестник Нижегородского университета имени Н.И. Лобачевского. – 2014. – №1(2). – С. 224–228.

10. Anderson, E.F. The cactus family / Anderson, E.F. – Portland, Oregon: Timber Press, 2001. – 776 p.

11. Barnabas, B. Effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals/ Barnabas B., Jager K., Feher A. // Plant Cell Environ. – 2008. – V. 31. – P. 11–38.

12. Lichtenthaler, H.K. Chlorophylls and carotenoids, pigments of photosynthetic biomembranes / Lichtenthaler H.K. // Methods in enzymology. – 1987. –V. 148. – P. 350–382.

Надійшла до редколегії 17.11.15