

УДК 581.145:576.311.34:581.132.1

ВПЛИВ СОЛЬОВОГО І ОСМОТИЧНОГО СТРЕСІВ ТА МЕТІУРУ НА ФОТОСИНТЕТИЧНИЙ АПАРАТ ЛИСТКІВ КУКУРУДЗИ

**© 2009 р. Н. О. Білявська, Н. Ю. Волошина, Н. М. Топчій,
О. О. Контурська, Т. О. Палладіна**

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного
Національної академії наук України
(Київ, Україна)*

Проведено дослідження анатомічних та ультраструктурних особливостей і вмісту пігментів в листках 9-добових проростків кукурудзи (*Zea mays L.*) за умов дводобового впливу засолення (0,15 М NaCl), водного дефіциту (0,03 М ПЕГ) та препарату метіур (добова обробка зернівок 0,1 мкМ розчином). На тканинному рівні за дії кожного зі стресорів виявлено компенсаторний вплив метіуру на товщину листків та парціальні об'єми мезофілу і міжклітинного простору при засоленні; показана специфічність дії сольового та осмотичного стресів. Розбіжності у розмірах хлоропластів виявлялися у збільшенні їх довжини і ширини при засоленні та зменшенні їх ширини і об'єму за дії ПЕГ; під впливом метіуру ці показники наближалися до контрольних. Порівняно з контролем значно підвищувався парціальний об'єм гран за обробки NaCl, метіуром та комбінованої дії солі і метіуру, а також ПЕГ і метіуру. Паралельно у цих варіантах зростала і частка об'єму тилакоїдів строми, окрім варіанта з комплексною дією ПЕГ і метіуру, де метіур не вирівнював різке зменшення цього параметра, яке відбувалося під впливом ПЕГ. В дослідних варіантах значимих відмінностей у вмісті пігментів хлоропластів (хлорофілів і каротиноїдів) порівняно з контрольним виявлено не було. Припускається, що суттєві перебудови фотосинтетичного апарату призводять до оптимізації вмісту сполук, причетних до забезпечення процесу фотосинтезу в листках кукурудзи, що може свідчити про структурну стратегію адаптації рослин на першій фазі стресу.

Ключові слова: *Zea mays L.*, листки, засолення, осмотичний стрес, метіур, анатомія, ультраструктура, хлоропласти, пігменти

Сольовий та водний стрес є головними несприятливими чинниками навколишнього середовища, що різко знижують урожайність основних сільськогосподарських культур у багатьох країнах світу. Більшість зернових видів рослин, особливо в країнах з розвинутою системою іригаційних споруд, значно потерпають від високих концентрацій солей у ґрунті, відлік яких починається вже з 1/3 концентрації солей у морській воді (Munns, 2002). Оскільки ж урожай, які отримують з поливних земель, складають майже третину від усєї продукції землеробства у світі, засолення становить серйозну проблему для сільського господарства.

Адреса для кореспонденції: Білявська Нінель Олександрівна, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, Київ, 01601, Україна;
e-mail: nabel2@yandex.ru

Загальні реакції глікофітних рослин на засолення вивчалися досить детально (Zhu, 2001). Стійкість до засолення у рослин визначається сукупністю ряду біохімічних, фізіологічних і генетичних процесів, які спрямовані на регуляцію іонного і осмотичного гомеостазу, а також змінами на тканинному, клітинному та молекулярному рівні (Flowers, 2004). Особливість впливу засолення порівняно з дією інших абіотичних факторів полягає у його комплексній природі, що включає як токсичний вплив іонів, так і дію осмотичного шоку (Hasegawa et al., 2000).

Зниження продуктивності рослин за умов засолення часто пов'язують з пригніченням фотосинтезу. Хоча фактори, що обмежують фотосинтез, досліджені на багатьох видах, природа такого інгібування і досі залишається до кінця нез'ясованою (Sayed, 2003). Так, наприклад,

сольовий стрес призводив до зниження ефективності фотосинтезу та зменшення накопичення хлорофілу в листках (Abdelkader et al., 2007; Fedina et al., 2003; Khan, 2004). Сіль може діяти як непрямим шляхом, викликаючи закриття продохів, так і безпосередньо впливаючи на фотосинтетичний апарат.

Вплив різних несприятливих факторів навколишнього середовища, зокрема засолення, на рослинні організми спричиняє зміни їх тканинної та клітинної організації. Однак в літературі зустрічаються суперечливі дані щодо такого впливу. Так, за тривалої сольової експозиції спостерігали потовщення листків і кутикули відносно контролю у *Simmondsia chinensis* (Botti et al., 1998) і *Myrtus communis* порівняно з *Pistacia lentiscus*, де ці зміни не спостерігалися (Tattini et al., 2006), а також потоншення листків *Aeluropus littoralis* (Barhoumi et al., 2007).

На клітинному рівні сольовий стрес спричиняв зміни форми хлоропластів та набрякання їх тилакоїдів у *Aeluropus littoralis* (Barhoumi et al., 2007) і *Arbutus unedo*, яке у цього виду також супроводжувалося збільшенням популяції пластоглобул (Navarro et al., 2007), та набрякання протилакоїдів листків пшениці, що вирощувалися у темряві (Abdelkader et al., 2007).

Щоб відокремити осмотичний компонент сольового стресу, в експериментальних дослідженнях дії саме цього чинника на рослини широко використовуються речовини, що входять до групи поліетиленгліколів, які ефективно зв'язують молекули води, різко знижуючи вміст води в клітинах і викликаючи осмотичний стрес (Chirife, Ferro Fontán, 1980).

Використання нових біологічно активних речовин, у тому числі препарату метіур, в технологіях вирощування солечутливих рослин дозволяє покращувати ростові властивості важливих для сільського господарства рослин, а також підвищувати їх урожайність (Палладіна та ін., 2001).

Кукурудзу (*Zea mays* L.) визначено як солечутливу рослину (Maas, Hoffman, 1977), проте вона здатна виявляти часткову стійкість до сольового стресу завдяки активному вилученню іонів натрію (Zörb et al., 2005). Наша робота присвячена дослідженню можливих механізмів солестійкості на початкових фазах впливу засолення і дії метіуру на фотосинтетичний апарат листків. Ми припускаємо, що адаптація до засолення включає в себе перебудови на клітинному і тканинному рівнях, а обробка метіуром

може сприяти цьому. Тому завданнями нашого дослідження було з'ясування короткотермінового впливу NaCl, ПЕГ і/або метіуру на анатомічну будову листків кукурудзи, ультраструктурну організацію хлоропластів та вміст фотосинтетичних пігментів.

МЕТОДИКА

Об'єктом дослідження були проростки кукурудзи (гібрид Колективний 225 МВ), які вирощували у гідропонній культурі на поживному середовищі Хогленда при 24°C в режимі 16-годинного добового освітлення (50 Вт/м²). Обробку метіуром проводили, намочуючи зернівки протягом доби в 0,1 мкМ водному розчині. Створюючи умови засолення та водного стресу, 7-добові проростки переносили на свіже середовище Хогленда, яке містило 0,15 М розчин NaCl (сольова експозиція) або 0,03 М розчин поліетиленгліколю 6000 (ПЕГ, що був ізотонічним до розчину NaCl за сольової експозиції), де вони продовжували рости ще 2 доби.

Вміст пігментів визначали спектрофотометричним методом (Lichtenthaler, 1987).

Для досліджень анатомії та ультраструктури клітин листків зразки, які бралися з центральної третини листкових пластинок за винятком жилок першого та другого порядків, фіксувалися за стандартними методиками підготовки рослинного матеріалу для електронної мікроскопії, що включали фіксацію розчинами 2,5 % глутаральдегіду і 1 % OsO₄, зневоднення у серії спиртів зростаючої концентрації і 100 % ацетоні, просочування та заливку в епон-аралдитову суміш епоксидних смол. Ультратонкі зрізи товщиною 70 нм, які виготовляли на ультрамікротомі LKB V («LKB», Швеція) і контрастували розчинами цитрату свинцю та уранілацетату, вивчали в електронному мікроскопі JEM 1230 («Jeol», Японія) за напруги 80 кВ.

Анатомічні дослідження проводили на напівтонких поперечних зрізах (товщиною 1 мкм) листків, фіксованих для електронної мікроскопії, які фарбували 1 % розчином толуйдинового синього О в 1 % розчині тетраборату натрію. Зрізи фотографували у світловому мікроскопі та сканували для кількісної обробки цифрових зображень.

Для підрахунку лінійних розмірів, площ та відносних об'ємів структурних елементів використовували програму UTHSCSA ImageTool 3.0 (Сан Антоніо, США). Статистичну обробку результатів, що включала підрахунок середніх арифметичних з трьох різних рос-

ВПЛИВ СОЛЬОВОГО І ОСМОТИЧНОГО СТРЕСІВ

лин (по 10 аналітичних в кожній) та їх стандартних відхилень, проводили за допомогою пакетів програм Statistica 6.0 та Microsoft Excel.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Проведені анатомічні дослідження листків проростків кукурудзи показали, що як під дією засолення, так і під впливом одного лише метіуру товщина листової пластинки збільшувалася порівняно з контролем (табл. 1). Таке потовщення листків у проростків, які росли на середовищі зі 150 мМ хлоридом натрію, відбувалося завдяки збільшенню висоти усіх тканин листка, включаючи верхню та нижню епідерми і мезофіл. Ці результати корелюють з даними анатомічних досліджень, що проводилися на *Simmondsia chinensis* (Botti et al., 1998), *Malus domestica* (Molassiotis et al., 2006), *Bruguiera parviflora* (Parida et al., 2004) і *Myrtus communis* (Tattini et al., 2006) за умов засолення. ПЕГ також викликав потовщення листків кукурудзи, проте цей ефект був меншим, ніж за дії солі (табл. 1). Така закономірність цілком відповідає уявленню про наявність іонного та осмотичного компонентів сольового стресу.

У варіанті з обробкою проростків кукурудзи тільки розчином метіуру достовірне потовщення листової пластинки зумовлювалося значним збільшенням висоти мезофілу та нижньої епідерми, тоді як висота верхньої епідерми відрізнялася від контролю не істотно (табл. 1). Слід зауважити, що комбіновані впливи як за-

солоння та метіуру, так і ПЕГ та метіуру, не спричиняли суттєвих змін у загальній товщині листових пластинок проростків кукурудзи порівняно з контролем за рахунок одночасного зменшення висоти верхньої епідерми та потовщення мезофілу (табл. 1). Отже, наведені анатомічні дані свідчать про адаптогенний вплив метіуру за умов дії стресових чинників на рослини.

В результаті морфометричного аналізу парціальних об'ємів тканин листової пластинки проростків кукурудзи виявлено істотні відмінності у співвідношеннях окремих тканин у контрольному та експериментальних варіантах (табл. 1). Так, статистично значимі відмінності у частці верхньої епідерми виявлено між контролем та варіантом з комбінованою дією засолення та метіуру, а також тільки метіуру. Після впливу засолення і ПЕГ парціальний об'єм мезофілу був суттєво меншим порівняно з контролем, значною мірою за рахунок збільшення об'єму судинних пучків. Найбільш лабільною структурою виявилися судинні пучки, парціальні об'єми яких статистично значимо збільшувалися під впливом усіх чинників, окрім дії комбінації метіуру і засолення, що призводила до суттєвого зниження їх частки в загальному об'ємі (табл. 1). Найбільш стабільним показником виявився парціальний об'єм нижньої епідерми. Частка повітряних порожнин міжклітинного простору перевищувала значення у контролі тільки після дії 150 мМ хлориду натрію, що узгоджується з даними, отриманими на лис-

Таблиця 1

Анатомічні показники листків кукурудзи та їх окремих тканин за умов засолення, дії ПЕГ і метіуру

Варіант	Товщина, мкм				Парціальні об'єми компонентів анатомічної структури, %				
	Епідерма верхня	Мезофіл	Епідерма нижня	Товщина листка	Епідерма верхня	Мезофіл	Епідерма нижня	Міжклітинний простір	Судинні пучки
Контроль	33,99±1,58 б	80,25±3,50 б	25,09±1,76 аб	139,33±2,92 а	21,14±1,30 б	36,50±2,24 г	16,66±0,99 а	9,23±0,74 в	16,74±1,57 б
NaCl	39,07±3,33 бв	89,33±2,79 в	29,29±1,21 в	157,71±4,09 в	22,48±1,02 б	28,15±1,82 в	17,18±0,40 а	10,79±0,32 г	22,29±0,62 в
Метіур	36,11±1,05 б	90,80±3,62 вг	34,59±2,32 г	161,51±4,25 в	18,58±0,81 а	26,33±1,65 в	17,00±0,61 а	8,75±0,45 в	19,56±0,32 в
NaCl + Метіур	42,05±3,18 в	72,36±3,28 а	26,19±1,06 б	140,60±4,89 а	28,47±2,22 в	36,11±1,97 г	16,96±0,69 а	10,50±1,04 вг	12,47±1,18 а
ПЕГ	26,29±1,42 а	96,86±3,25 г	26,67±1,41 бв	149,83±3,39 б	18,89±0,96 а	16,62±1,08 а	15,94±1,23 а	5,34±0,79 б	43,21±1,33 д
ПЕГ + Метіур	26,25±1,04 а	93,21±5,08 вг	22,63±1,13 а	142,09±3,20 а	18,76±1,02 а	21,16±0,73 б	16,66±0,41 а	3,22±0,82 а	37,14±2,49 г

Примітка. Тут і в інших таблицях різними літерами в межах однієї графі позначено різницю значень з рівнем достовірності $P \leq 0,05$.

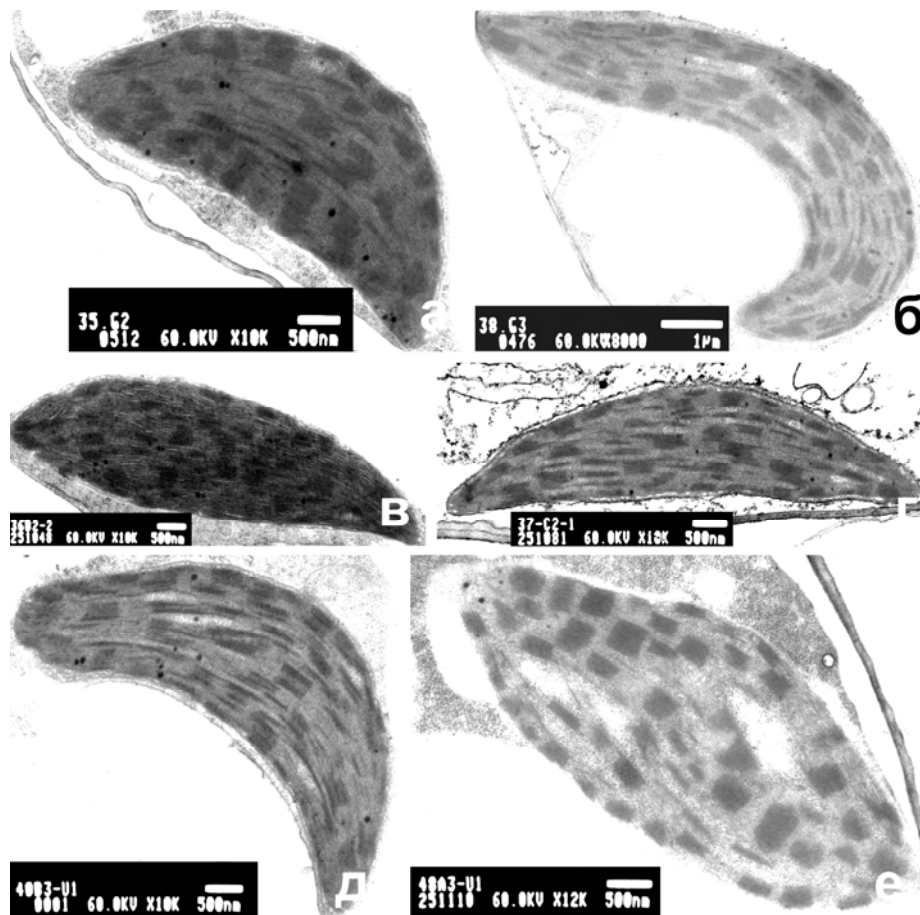


Рис. 1. Хлоропласти в клітинах мезофілу листків кукурудзи в контролі (а), за дії метіуру (б), засолення (в), ПЕГ (г), NaCl + метіуру (д) та ПЕГ + метіуру (е).

тках яблуні (Molassiotis et al., 2006) і томатів (Sam et al., 2004). Натомість, ПЕГ майже вдвічі зменшував їх об'єм, а його комбінація з метіуrom – навіть втричі. Отже, на тканинному рівні виявлено також специфічність дії сольового та осмотичного стресів.

Ультраструктурний аналіз клітин мезофілу листків проростків кукурудзи показав, що ці клітини мали трохи видовжену форму. Значну їх частину займала центральна вакуоля. Дія ПЕГ призводила до суттєвої деградації цитоплазми, в якій зустрічалися тільки залишки мембранних елементів, проте хлоропласти за цих умов залишалися інтактними (рис. 1, г). Аналогічні ефекти ПЕГ на цитоплазму спостерігалися і в листках рису (Yamane et al., 2003), проте наведених в цій роботі картин деструкції оболонок хлоропластів ми в своєму матеріалі не реєстрували. Хлоропласти, як правило, мали лінзоподібну або веретеноподібну форми, в деяких випадках – вигнуту (рис. 1). На зрізі клітини мезофілу налічувалося в середньому п'ять хлоропластів в усіх варіантах експериментів. Вони розташовувалися вздовж оболонок у тонкому шарі цитоплазми (рис. 1). В середині хло-

ропласту виявлялися добре розвинута система тилакоїдів строми та гран і нечисленні електронно-щільні пластоглобули. В контролі та особливо за дії хлориду натрію спостерігалася висока щільність строми пластид (рис. 1, а, в).

За умов сольового та осмотичного стресів загальна кількість гран підвищувалася, тоді як їх висота значно зменшувалася (рис. 2). Показано, що переважна кількість гран за стресових умов містила 2-8 тилакоїдів на грану, а у контролі 90 % гран мали від 6 до 14 тилакоїдів; вплив метіуру призводив до збільшення частки гран з великою кількістю тилакоїдів (рис. 2).

Морфометричний аналіз лінійних розмірів, площ та об'ємів хлоропластів мезофілу у листках кукурудзи не виявив статистично значимих відмінностей цих показників порівняно з контролем тільки у присутності метіуру (табл. 2). За умов засолення спостерігалася збільшення лінійних розмірів і об'ємів хлоропластів, ймовірно, за рахунок їх набрякання. Такі зміни розмірів хлоропластів корелювали з даними, які були отримані іншими дослідниками за дії солі на рослини *Mesembryanthemum*

ВПЛИВ СОЛЬОВОГО І ОСМОТИЧНОГО СТРЕСІВ

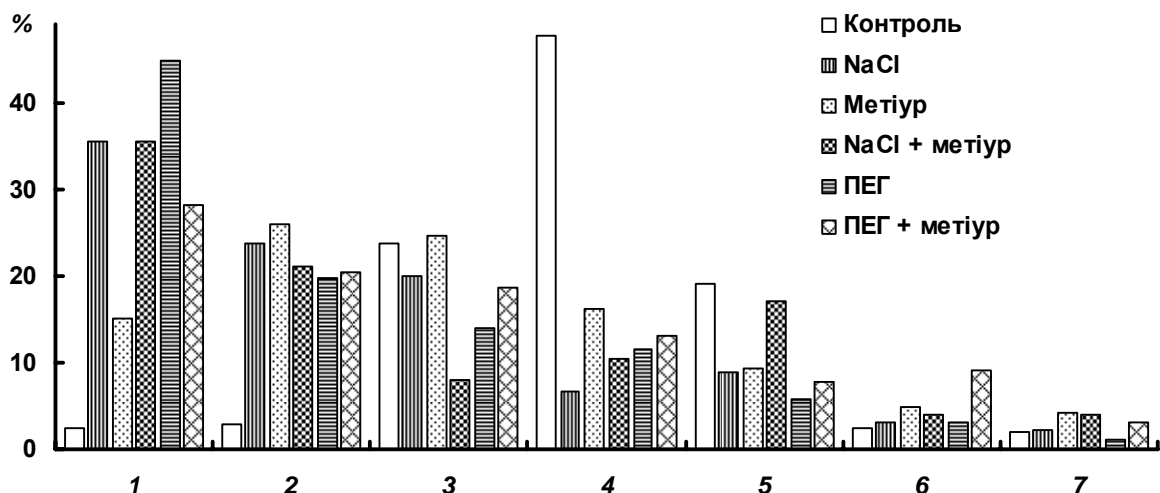


Рис. 2. Гістограма розподілу кількості тилакоїдів у гранях хлоропластів.

На осі абсцис представлено номери класів (1: 2-3 тилакоїди; 2: 4-5; 3: 6-8; 4: 9-11; 5: 12-14; 6: 15-17; 7: 18 і більше тилакоїдів на грану), на осі ординат – частоти (% від загальної кількості гран).

crystallinum (Парамонова и др., 2004). Однак за умов впливу ПЕГ або ПЕГ і метіуру об'єми хлоропластів були меншими, ніж в контролі. Слід відзначити позитивний вплив метіуру, спрямований на стабілізацію розмірів хлоропластів за дії сольового або осмотичного стресів.

На ультраструктурному рівні в хлоропластах клітин мезофілу спостерігалися значні зміни парціальних об'ємів основних компонентів хлоропластів під впливом різних обробок (табл. 2). Порівняно з контролем значно підвищувався об'єм, який займали грани, особливо за обробки NaCl, метіуром та комбінованої дії солі і метіуру, а також ПЕГ і метіуру (відповід-

но на 61, 59, 76 і 60 %), що корелювало зі зростанням кількості гран у хлоропластах. Паралельно у цих варіантах збільшувалася і частка об'єму тилакоїдів строми, окрім варіанта з комплексною дією ПЕГ і метіуру, оскільки навіть метіур не вирівнював різке зменшення цього параметра, спричинене дією ПЕГ. Співвідношення об'ємів гранальних і міжгранальних тилакоїдів порівняно з контролем дещо збільшувалося при засоленні і особливо під дією ПЕГ (більш ніж у три рази), тоді як за дії тільки метіуру воно зменшувалося (відповідно до послідовності у табл. 2: 9,0, 10,9, 7,8, 10,2, 30,9 і 16,7). У зв'язку з попередньо викладеними даними про зростання парціальних об'ємів ряду компонентів, було виявлено суттєве зменшення

Таблиця 2

Ультраструктурні показники хлоропластів листків кукурудзи та їх окремих компонентів за умов засолення, дії ПЕГ і метіуру

Варіант	Розміри хлоропласту				Парціальні об'єми компонентів структури, %			
	Довжина, мкм	Ширина, мкм	Площа зрізу, мкм ²	Об'єм, мкм ³	Грани	Тилакоїди строми	Пластоглобули	Строма
Контроль	6,29±0,23 а	1,81±0,09 б	10,11±0,96 бв	79,04±7,78 вг	11,21±0,56 а	1,24±0,12 б	0,80±0,06 г	86,80±0,70 в
NaCl	7,53±0,29 б	2,08±0,09 в	10,91±0,85 в	88,22±8,50 г	18,05±1,11 б	1,66±0,14 в	0,52±0,05 б	80,04±1,09 аб
Метіур	6,45±0,23 а	1,77±0,09 б	10,34±0,49 бв	73,21±6,75 вг	17,88±1,08 б	2,29±0,20 г	0,37±0,03 а	79,65±1,18 аб
NaCl + Метіур	6,17±0,15 а	1,71±0,04 б	9,33±0,60 б	71,85±4,28 в	19,68±1,15 б	1,93±0,18 вг	0,69±0,04 в	78,20±1,15 а
ПЕГ	6,21±0,28 а	1,38±0,05 а	7,48±0,49 а	49,18±3,23 а	11,42±0,34 а	0,37±0,03 а	1,35±0,13 д	87,42±0,55 в
ПЕГ + Метіур	6,09±0,23 а	1,48±0,06 а	7,97±0,49 а	57,55±4,38 б	17,89±1,35 б	1,07±0,10 б	0,31±0,03 а	81,11±1,56 б

Вміст хлоропластних пігментів в листках кукурудзи за умов засолення, дії ПЕГ і метіуру

Варіант	Хл <i>a</i> , мг/г сухої маси	Хл <i>b</i> , мг/г сухої маси	Хл (<i>a + b</i>), мг/г сухої маси	Хл <i>a/b</i>	Каротиноїди, мг/г сухої маси
Контроль	18,27±0,73 аб	4,80±0,17 аб	23,07±0,90 аб	3,80±0,05 а	3,24±0,09 аб
NaCl	17,67±0,72 аб	4,53±0,19 а	22,20±0,91 аб	3,93±0,07 б	3,10±0,12 а
Метіур	18,70±1,22 б	5,17±0,24 б	23,88±2,26 аб	3,67±0,11 а	3,53±0,31 аб
NaCl + Метіур	17,17±0,24 аб	4,61±0,14 а	21,78±0,37 а	3,73±0,07 а	3,14±0,05 а
ПЕГ	18,73±0,44 б	5,10±0,21 б	23,83±0,60 б	3,70±0,09 а	3,37±0,05 б
ПЕГ + Метіур	16,70±1,57 а	4,57±0,16 а	21,27±2,13 аб	3,73±0,09 а	3,10±0,21 аб

частки строми в експериментальних зразках за дії всіх використаних чинників, виключаючи ПЕГ (табл. 2).

Відносно невеликий об'єм в хлоропластах проростків кукурудзи мають пластоглобули. Його зниження зафіксовано за дії метіуру, засолення та їх поєднання. В той же час ПЕГ спричиняв значне збільшення об'єму пластоглобул (табл. 2). Як відомо, підвищення парціального об'єму цього компонента хлоропластів відбувається в результаті деструкції тилакоїдної системи, зокрема при старінні, оскільки продукти розпаду тилакоїдних ліпідів накопичуються в цьому компартменті (Bréhélin et al., 2007; Kutik et al., 1993). Виявлене у наших експериментах збільшення парціального об'єму пластоглобул корелювало з різким зменшенням об'ємів тилакоїдів строми хлоропластів під дією ПЕГ.

Проведений нами біохімічний аналіз вмісту основних пігментів хлоропластів не показав істотних відмінностей від контрольного варіанта в жодному з експериментальних варіантів (табл. 3); невелике збільшення у співвідношенні хлорофілів *a/b* спостерігалось лише після обробки сіллю. За короткострокової дії стресових чинників механізми, які зумовлюють істотні перебудови фотосинтетичного апарату на тканинному та ультраструктурному рівнях, призводять до оптимізації вмісту сполук, причетних до забезпечення процесу фотосинтезу в листках кукурудзи, що може свідчити, в першу чергу, про структурну стратегію адаптації рослин на першій фазі стресу.

Отримані нами дані свідчать про суттєвий компенсуючий вплив препарату метіур на структуру листків проростків кукурудзи, які обробляли розчином хлориду натрію або ПЕГ. На тканинному та ультраструктурному рівнях виявлено оптимізуючу дію метіуру при засо-

ленні на анатомічну будову та фотосинтезуючі органели клітин листків кукурудзи.

Подальші комплексні дослідження змін в рослинах під дією довгострокового засолення після обробки метіуром дадуть змогу з'ясувати ефективність та механізми дії цього препарату при підвищенні солестійкості рослин.

ЛІТЕРАТУРА

- Палладіна Т.О., Куриленко І.М., Ключко С.В. та ін. Стимулюючий ефект метіуру на ріст та солестійкість проростків кукурудзи // Доп. НАН України. – 2001. – № 6. – С. 177-180.
- Парамонова Н. В., Шевякова Н. И., Кузнецов Вл. В. Ультраструктура хлоропластов и их запасных включений в первичных листьях *Mesembryanthemum crystallinum* при воздействии путресцина и NaCl // Физиология растений. – 2004. – Т. 51, № 1. – С. 99-109.
- Abdelkader A. F., Aronsson H., Solymosi K. et al. High salt stress induces swollen prothylakoids in dark-grown wheat and alters both prolamellar body transformation and reformation after irradiation // J. Exp. Bot. – 2007. – V. 58, № 10. – P. 2553-2564.
- Barhoumi Z., Djebali W., Chaibi W. et al. Salt impact on photosynthesis and leaf ultrastructure of *Aeluropus litoralis* // J. Plant Res. – 2007. – V. 120. – P. 529-537.
- Botti C., Palzkill D., Muñoz D. et al. Morphological and anatomical characterization of six jojoba clones at saline and non-saline sites // Indust. Crops Products. – 1998. – V. 9, № 1. – P. 53-62.
- Bréhélin C., Kessler F., van Wijk K. J. Plastoglobules: versatile lipoprotein particles in plastids // Trends Plant Sci. – 2007. – V. 12, № 6. – P. 260-266.
- Chirife J., Ferro Fontán C. A study of the water activity lowering behaviour of polyethylene glycols in the intermediate moisture range // J. Fd. Sci. – 1980. – V. 45, № 12. – P. 1717-1719.

ВПЛИВ СОЛЬОВОГО І ОСМОТИЧНОГО СТРЕСІВ

- Fedina I.S., Grigirova I.D., Georgieva K.M.* Response of barley seedlings to UV-B radiation as affected by NaCl // *J. Plant Physiol.* – 2003. – V. 160, № 2. – P. 205-208.
- Flowers T.J.* Improving crop salt tolerance // *J. Exp. Bot.* – 2004. – V. 55, № 396. – P. 307-319.
- Hasegawa P.M., Bressan R.A., Zhu J.-K. et al.* Plant cellular and molecular responses to high salinity // *Annu. Rev. Plant Physiol.* – 2000. – V. 51. – P. 463-499.
- Khan N.A.* NaCl-inhibited chlorophyll synthesis and associated changes in ethylene evolution and antioxidative enzyme activities in wheat // *Biol. Plant.* – 2004. – V. 47, № 3. – P. 437-440.
- Kutík J., Kočov, M., Holá D. et al.* Chloroplast ultrastructural development during the ontogeny of the second leaf of wheat under nitrogen deficiency // *Photosynthetica.* – 1993. – V. 36, № 2. – P. 497-507.
- Lichtenthaler H.K.* Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // *Methods Enzymol.* – 1987. – V. 148, № 3. – P. 350-382.
- Maas E.V., Hoffman G.J.* Crop salt-current assessment ASCE // *Irrig. Drain Div. ASCE.* – 1977. – V. 103, № 1. – P. 115-134.
- Molassiotis A.N., Sotiropoulos T., Tanou G. et al.* Antioxidant and anatomical responses in shoot culture of the apple rootstock MM 106 treated with NaCl, KCl, mannitol or sorbitol // *Biol. Plant.* – 2006. – V. 50, № 1. – P. 61-68.
- Munns R.* Comparative physiology of salt and water stress // *Plant Cell Environ.* – 2002. – V. 25, № 2. – P. 239-250.
- Navarro A., Bañon S., Olmos E. et al.* Effects of sodium chloride on water potential components, hydraulic conductivity, gas exchange and leaf ultrastructure of *Arbutus unedo* plants // *Plant Sci.* – 2007. – V. 172, № 3. – P. 473-480.
- Parida A.K., Das A.B., Mitra B.* Effects of salt on growth, ion accumulation, photosynthesis and leaf anatomy of the mangrove, *Bruguiera parviflora* // *Trees.* – 2004. – V. 18, № 1. – P. 167-174.
- Sam O., Ramirez C., Coronado M.J. et al.* Changes in tomato leaves induced by NaCl stress: leaf organization and cell ultrastructure // *Biol. Plant.* – 2004. – V. 47, № 3. – P. 361-366.
- Sayed O.H.* Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal crop research // *Photosynthetica.* – 2003. – V. 41, № 3. – P. 321-480.
- Tattini M., Remorini D., Pinelli P. et al.* Morpho-anatomical, physiological and biochemical adjustments in response to root zone salinity stress and high solar radiation in two Mediterranean evergreen shrubs, *Myrtus communis* and *Pistacia lentiscus* // *New Phytol.* – 2006. – V. 170, № 4. – P. 779-794.
- Yamane K., Kawasaki M., Taniguchi M. et al.* Differential effect of NaCl and polyethylene glycol on the ultrastructure of chloroplasts in rice seedlings // *J. Plant Physiol.* – 2003. – V. 160, N 5. – P. 573-575.
- Zhu J.K.* Plant salt tolerance // *Trends Plant Sci.* – 2001. – V. 6, № 2. – P. 66-71.
- Zörb C., Noll A., Karl S. et al.* Molecular characterization of Na⁺/H⁺ antiporters (ZmNHX) of maize (*Zea mays* L.) and their expression under salt stress // *J. Plant Physiol.* – 2005. – V. 162, № 1. – P. 55-66.

Надійшла до редакції
28.09.2009 р.

EFFECTS OF SALT AND OSMOTIC STRESSES AND METHYURE ON FOLIAR PHOTOSYNTHETIC APPARATUS IN MAIZE

N. O. Bilyavska, N. Yu. Voloshyna, N. M. Topchiy,
O. O. Konturska, T. O. Palladina

*N.G. Kholodny Institute of Botany,
National Academy of Sciences of Ukraine
(Kyiv, Ukraine)*

Anatomical and ultrastructural peculiarities as well as pigments' contents were studied in leaves of 9-d-old maize seedlings as a consequence of 2-d salt stress (0.15 M NaCl), water stress (0.03 M PEG) and synthetic regulator methyure (10⁻⁷ M, 1-d pre-treatment of grains). At the tissue level, compensatory effects of methyure on leaf thickness under influence of each of stresses and on relative volumes of mesophyll and intercellular air space under salinity; specificity of salt and osmotic stresses was shown. Differences in chloroplast sizes applied to increase in their long and short axes under salinity and decrease in their volume under water stress; methyure effect directed to convergence of the indices to the control ones. In comparison to control, grana relative volumes sharply increased under treatments with NaCl, methyure or combination of salt and methyure as well as of

PEG and methyure. In the same variants, enhancement in relative volumes of stromal thylakoids was observed, apart from effect of combination of PEG and methyure. Influence of the stressors on contents of chloroplast pigments (chlorophylls and carotinoids) was not significant as compared to control ones. The results suggest that essential reorganization in photosynthetic apparatus causes to optimization of pigments' contents in maize leaves. This can argue for the structural strategy of plant adaptation during the first phase of stress.

Key words: *Zea mays L., leaf, salinity, osmotic stress, methyure, anatomy, ultrastructure, chloroplast, pigments*

ВЛИЯНИЕ СОЛЕВОГО И ОСМОТИЧЕСКОГО СТРЕССОВ И МЕТИУРА НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ ЛИСТЬЕВ КУКУРУЗЫ

Н. А. Белявская, Н. Ю. Волошина, Н. Н. Топчий,
О. А. Контурская, Т. А. Палладина

*Институт ботаники им. Н.Г. Холодного
Национальной академии наук Украины
(Киев, Украина)*

Исследовали анатомические и ультраструктурные особенности и содержание пигментов в листьях 9-суточных проростков кукурузы при 2-суточном действии засоления (0,15 М NaCl), водного дефицита (0,03 М ПЭГ) и препарата метиур (суточная обработка зерновок 0,1 мкМ раствором). На тканевом уровне выявлено компенсаторное влияние метиура на толщину листьев при действии стрессоров и на парциальные объемы мезофилла и межклеточного пространства при засолении; показана специфичность действия солевого и осмотического стрессов. Различия в размерах хлоропластов проявлялись в увеличении их длины и ширины при засолении и уменьшении их ширины и объема при действии ПЭГ; под действием метиура эти показатели приближались к контрольным. По сравнению с контролем значительно повышался парциальный объем гран при обработке NaCl, метиуром и комбинированном действии соли и метиура, а также ПЭГ и метиура. Параллельно в этих же вариантах возрастала и доля объема тилакоидов стромы, кроме варианта с комплексным действием ПЭГ и метиура. Содержание пигментов хлоропластов при действии стрессоров не показало значимых отличий от контроля. Предполагается, что существенные перестройки фотосинтетического аппарата приводят к оптимизации содержания его пигментов в листьях кукурузы, что может свидетельствовать о структурной стратегии адаптации растений на первой фазе стресса.

Ключевые слова: *Zea mays L., лист, засоление, осмотический стресс, метиур, анатомия, ультраструктура, хлоропласты, пигменты*