



doi: 10.15407/ukrbotj74.05.475

Ультраструктурні особливості та стан фотосинтетичного апарату листків *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) на весняних етапах онтогенезу

Ольга М. ФЕДЮК, Нінель О. БІЛЯВСЬКА, Олена К. ЗОЛОТАРЬОВА

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна

Fediuk O.M., Bilyavska N.O., Zolotareva O.K. **Ultrastructural peculiarities and state of the photosynthetic apparatus in leaves of *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) in its spring stage of ontogenesis.** Ukr. Bot. J., 2017, 74(5): 475–487.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereschenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

Abstract. The morphometric data on areas of leaves, mesophyll cells, chloroplasts, granae and thylakoids of the early ephemeroïd snowdrop (*Galanthus nivalis*) are given. The ultrastructural features of cells and chloroplasts have been analysed in *G. nivalis* leaves during germination and in vegetative and generative stages of development. The observed characteristics of the chloroplasts (small number of thylakoids in grana, developed system of stromal thylakoids) are typical for sun species. These features are more pronounced at the germination stage. During the vegetative period in chloroplasts, the amount and areas of the grana and thylakoids in grana increased. The starch grains were absent in the *G. nivalis* chloroplasts, unlike in the chloroplasts of sun species. Photochemical activity of the leaves was determined by the method of the delayed fluorescence of chlorophyll. It has been shown that, like other spring ephemeroïds, *G. nivalis* is characterized by high activity of photosynthetic electron transport at low level of non-photochemical quenching of fluorescence, which indicates the adaptation of the photosynthetic apparatus of leaves to development under full sunlight and low above-zero temperatures in early spring.

Keywords: *Galanthus nivalis*, leaf, mesophyll, cell ultrastructure, chloroplast, thylakoid, induction of chlorophyll fluorescence

Вступ

Освітленість як один із факторів навколишнього середовища здатна суттєво впливати на розвиток фенотипічних ознак рослин. У ході адаптації до змін інтенсивності й спектру діючого світла в рослин можуть спостерігатись різноманітні анатомо-морфологічні зміни: специфічно трансформовані структура і склад листків й хлоропластів (Boardman, 1977; Anderson et al., 1996; Voloshina, Bilyavska, 2009; Lichtenthaler et al., 2013).

Під впливом високої інтенсивності світла, як правило, збільшуються кількість клітинних шарів у палисадній паренхімі та довжина клітин, що зумовлює зростання товщини мезофілу (Paiva et al., 2003). У рослин, що зростають в затінку, листки зазвичай тонкіші. При цьому в клітинах їхнього мезофілу спостерігаються численні великі хлоропласти, розташовані паралельно поверхні листка, що забезпечує максимальну ефективність поглинання світла. Якщо рослина розвивається за умов переважання

високої інтенсивності освітлення, тоді навпаки, листки в неї досить потовщені, а клітини мезофілу мають меншу кількість хлоропластів, розташованих перпендикулярно до поверхні листка. У тіньовитривалих рослин хлоропласти характеризуються більшими об'ємом гран, кількістю тилакоїдів у грані та вищим рівнем стекингу, тоді як хлоропласти світлолюбних рослин, що зростають при високій освітленості, мають менші за об'ємом і кількістю грані й тилакоїди, а також великі зерна крохмалю. За цими структурними ознаками відрізняють "тіньові" й "світлові" (або "сонячні") хлоропласти (Boardman 1977; Lichtenthaler et al., 2013).

Надмірна освітленість у природних умовах здебільшого перевищує здатність рослин використовувати її в процесі фотосинтезу. Надлишкова енергія призводить до утворення високореактивних радикалів, які можуть пошкоджувати різні клітинні компоненти, зокрема білки й пігменти фотосистем (Krieger-Liszkay et al., 2008). При цьому знижується здатність рослин до фотосинтезу, що, в кінцевому результаті, може перешкоджати їхньому росту.

© О.М. ФЕДЮК, Н.О. БІЛЯВСЬКА, О.К. ЗОЛОТАРЬОВА, 2017

Раніше було виявлено, що у світлових рослин, які зростають за умов високої інтенсивності світла, фотосинтез насичується при вищих рівнях освітленості та є стійкішим до фотоінгібування порівняно з рослинами тіньовими або адаптованими до низької інтенсивності освітлення (Öquist et al., 1992; Dos Anjos et al., 2012; Lichtenthaler et al., 2013).

Процес фотоінгібування у більшості рослин значно посилюється за низьких температур і яскравого освітлення (Krause et al., 1994). Проте для таких екологічних груп, як весняні ефемероїди, характерна висока інтенсивність потенційного фотосинтезу протягом весняного періоду життєвого циклу за умов низьких температур і високої інсоляції (Mamushina et al., 2002, 2011). Фізіологічні механізми, які дозволяють таким рослинам уникати фотопшкодження, вивчені фрагментарно для обмеженої кількості видів.

Об'єктом дослідження в даній роботі обрано багаторічний ефемероїд *Galanthus nivalis* L., етап проростання листків якого у 2017 р. починався на початку лютого, а надземний розвиток закінчувався наприкінці травня. Вид поширений в багатьох країнах Європи, де його використовують у фенологічних дослідженнях як індикатор початку весняної активізації життєвих процесів у рослин після зимового стану спокою (Weryszko-Chmielewska, Chwil, 2016). На території України, зокрема в Рівненській обл., *G. nivalis* поширений в широколистяних мішаних лісах з помірним континентальним кліматом. Раніше нами (Fediuk, Bilyavska, 2015) виявлено, що низькі температури атмосферного повітря зумовлюють появу ультраструктурних змін мітохондрій в клітинах мезофілу листків *G. nivalis*. Ці зміни спрямовані на адаптацію функціонування енергетичних систем клітин мезофілу листків за гіпотермальних умов.

Метою роботи було визначення ультраструктурних показників і фізіологічного стану фотосинтетичного апарату листків *G. nivalis*, які в природних умовах весняного надземного розвитку зазнали впливу низьких плюсових температур та потоку фотонів різної щільності.

Матеріали та методи

Листки

Об'єктом дослідження слугував *Galanthus nivalis*, поширений на ділянках лісництва Рівненської обл. України. Ранньою весною 2017 р. досліджували листки у рослин п'ятого року вегетації, для яких в

онтогенезі характерним є не тільки проростання (Gr) і вегетативний (Vg) етапи, але й поява генеративного (Gn) етапу, тобто бутонізації та квітнення.

Трансмісійна електронна мікроскопія

У день проведення попередньої фіксації фрагментів листових пластинок з середньої частини листків вирізали фрагменти довжиною 2–3 мм, шириною 1 мм. Попередню фіксацію здійснювали за методом вакуумної інфільтрації дослідних зразків у 2,5%-му розчині глютарового альдегіду (ГА) на 0,1 М фосфатному буфері (рН 7,2) і 2%-вої сахарози при температурі 18–22 °С. У свіжому розчині цього фіксатора дослідний матеріал тримали добу в холодильнику за температури 4 °С, після чого матеріал тричі промивали розчином 0,1 М какодилатного буферу. Для подальшої постфіксації використовували розчин 1%-го OsO₄ на 0,1 М какодилатному буфері (рН 7,2), в якому залишали матеріал на 12–14 год при 4 °С. Після цього матеріал ополіскували дистильованою водою та зневоднювали, послідовно обробляючи розчинами етанолу різної концентрації (30%, 50%, 70%, 80%, 96%, 100%), при цьому 70%-вий етанол був насичений 2%-вим ураніацетатом. Зневоднення матеріалу здійснювали тричі 100%-вим етанолом з додаванням на кінцевому етапі пропіленоксиду. Після цього матеріал спочатку насичували сумішшю епоксидних смол з пропіленоксидом, а потім заливали епон-аралдитною смолою за методикою, використаною в попередніх дослідженнях (Fediuk, Bilyavska, 2015). Полімеризацію смоли здійснювали в термостаті протягом 3 діб при температурі 37 і 60 °С.

Ультратонкі зрізи клітин листків, отримані із застосуванням ультрамікротома LKB-V (LKB, Швеція), розміщували на одношліпінні бленди з формваровою плівкою з вугільним напиленням. Надалі зрізи контрастували спочатку 1%-вим розчином ураніацетату протягом 1 год у темряві, а потім розчином цитрату свинцю ще 3–5 хв.

Підготовлені рослинні препарати досліджували й фотографували на плівку типу EB19H (AGFA, Бельгія) у трансмісійному електронному мікроскопі JEM-1300 (JEOL, Японія) з напругою 80 кВ. Фотографічні зображення ультраструктури клітин мезофілу, хлоропластів і тилакоїдів листків під час проростання, а також вегетативного й генеративного етапів розвитку рослин отримували при оптичному збільшенні в 10000, 15000 та 100000 разів.

Для створення цифрових зображень негативи фотографій сканували на сканері Epson Perfection 3200 Photo. Подальше опрацювання растрових зображень клітин мезофілу, хлоропластів і тилакоїдів здійснювали із застосуванням комп'ютерної програми Corel Photo Paint 11.

Морфометрія

Весною, протягом проростання, на вегетативному й генеративному етапах розвитку *G. nivalis*, листки сканували з роздільною здатністю 1200 dpi на сканері Epson Perfection 3200 Photo. На кожному етапі розвитку рослини для дослідження відбирали до 30 листків. Морфометричні показники останніх вимірювали у 9-кратній повторності.

На створених оцифрованих фотографічних зображеннях лінійні розміри та площу листків, ультраструктуру клітин мезофілу, хлоропластів і тилакоїдів вимірювали за допомогою засобів програми Micro-Manager 1.4 (National Institutes of Health, USA).

Зміни структури та ультраструктури листків *G. nivalis* протягом проростання, на вегетативному й генеративному етапах розвитку рослин при різній щільності освітлення визначали в лабораторних умовах, порівнюючи середні значення лінійних розмірів та площі із застосуванням засобів Microsoft Excel.

Флуоресценція хлорофілу

Функціональний стан фотосинтетичного апарату (ФСА) в інтактних листках *G. nivalis* оцінювали за методом індукції флуоресценції хлорофілу. Флуоресценцію хлорофілу *a* вимірювали флуорометром ХЕ-РАМ (Heinz Walz GmbH, Німеччина) при температурі 20 °С. Дані записували у форматі файлів Excel із застосуванням мультиметра UT-60E (Uni-trend International Ltd., Тайвань), з'єднаного з комп'ютером (Torchiy et al., 2005; Polishchuk, 2017).

Вимірювання проводили в такій послідовності. Досліджувані листки попередньо інкубували в темряві протягом 20 хв. Після цього вмикали вимірююче (з частотою 2 кГц) світло низької щільності ($0,2$ мкмоль фотонів $\cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) і вимірювали мінімальний рівень флуоресценції F_0 в адаптованих до темряви листків. Після цього через 100 с вмикали галогенову лампу на 1 с, здійснюючи спалах насичуючого світла (з щільністю 3000 мкмоль фотонів $\cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$), і вимірювали максимальний рівень флуоресценції F_m в адаптованих до темряви листків. Через 200 с, після зниження флуоресценції до F_0 , вмикали актинічне світло (з щільністю 40 мкмоль фотонів $\cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) для

індукції флуоресценції хлорофілу *a*. Значення цього показника в подальшому змінювали на 80, 180, 350, 700, 1000 мкмоль фотонів $\cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, відповідно до значень щільності потоку фотонів у природних умовах протягом періоду розвитку листків.

Через 20 хв знову повторювали спалах насичуючого світла (з щільністю 3000 мкмоль фотонів $\cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) тривалістю 1 с і вимірювали максимальний рівень флуоресценції F'_m в адаптованих до світла листків. Після цього через 20 с вимикали актинічне світло й визначали мінімальний рівень флуоресценції F'_m в адаптованих до світла листків.

На основі виміряних вище показників флуоресценції хлорофілу *a* листків *G. nivalis* обчислювали потенційний квантовий вихід фотохімії комплексів ФСII в адаптованому до темряви стані F_0/F_m та потенційний квантовий вихід в адаптованому до світла стані F'_0/F'_m за К. Максвелл та Г. Джонсон (Maxwell, Johnson, 2000), фотохімічне гасіння флуоресценції хлорофілу (qP) за У. Шрейбер та ін. (Schreiber et al., 1986), нефотохімічного гасіння флуоресценції (qN) за У. Білгер та У. Шрейбер (Bilger, Schreiber, 1986), реальний квантовий вихід електронного транспорту (Φ_{PSII}) за Б. Дженті та ін. (Genty et al., 1989).

Для визначення швидкості перенесення електронів використовували величини ефективного квантового виходу ФСII (Φ_{PSII}) і ЩПФ за формулою: $ETp = \Phi_{PSII} \cdot \text{ЩПФ} \cdot 0,5 \cdot \text{коефіцієнт поглинання}$. Припускали, що рівномірний розподіл фотосинтетичного активного випромінювання між ФСI і ФСII відображається коефіцієнтом поглинання 0,84 (Bjorkman, Demmig, 1987).

Інтенсивність освітлення

Щільність потоку фотонів (ЩПФ) над листками в природних та лабораторних умовах вимірювали за допомогою пристрою LI-250 Light Meter (Li-Cor Inc., США), який оснащено сферичним квантовим сенсором.

Результати та обговорення

Весняний цикл надземного розвитку рослин *Galanthus nivalis* розпочинався на початку лютого і завершувався наприкінці травня. В його межах визначено 6 фізіологічних етапів: 1) проростання листків (Gr1), перші два тижні лютого; 2) ранній вегетативний (Vg1) – 10–11 днів у другій половині лютого, період розвитку листків; 3) пізній вегетативний етап (Vg2) – 7–8 днів в останній тиждень лютого і на початку березня, який закінчувався з

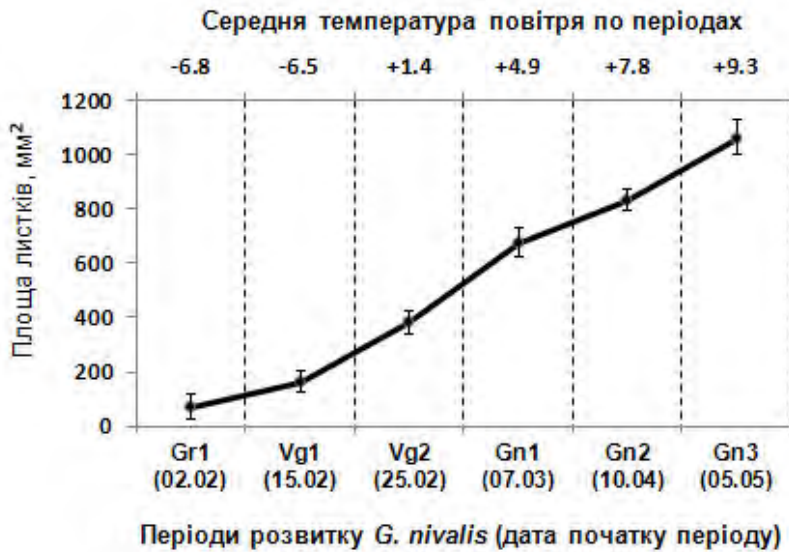


Рис. 1. Морфометричні значення розмірів площі листків *Galanthus nivalis* протягом проростання (Gr1), раннього вегетативного (Vg1), пізнього вегетативного (Vg2), раннього генеративного (Gn1), середнього генеративного (Gn2) і пізнього генеративного (Gn3) етапів весняного надземного розвитку за природних умов

Fig. 1. Morphometric values of leaf areas of *Galanthus nivalis* during germination (Gr1), early vegetative (Vg1), late vegetative (Vg2), early generative (Gn1), middle generative (Gn2) and late generative (Gn3) stages of spring aboveground development

появою бутонів; 4) ранній генеративний (Gn1) – з другого тижня березня до другого тижня квітня, бутонізація й початок цвітіння; 5) середній генеративний (Gn2) – з другого тижня квітня до другого тижня травня, період цвітіння; 6) пізній генеративний (Gn3) – протягом другого й третього тижня травня, період завершення цвітіння й поява плодів.

На етапі проростання листків середня добова температура атмосферного повітря була мінусовою й варіювала від $-6,8$ до $-6,5$ °C (рис. 1). Подальший розвиток листків протягом вегетативного етапу розвитку, тобто до початку цвітіння рослини, відбувався при температурах від $-6,5$ до $+4,9$ °C. Цвітіння й плодоношення на генеративному етапі розвитку – за температур повітря від $+4,9$ до $+9,3$ °C. На всіх етапах весняного розвитку середня добова температура повітря не перевищувала $+10$ °C.

У результаті аналізу середніх значень площі листків *G. nivalis* виявлено, що протягом всіх етапів весняного розвитку в досліджуваних рослин розміри площі збільшувались нерівномірно. На етапі проростання (Gr1) листків середні значення їхньої площі становили $7,0 \cdot 10^4$ мкм², а максимальні $1,1 \cdot 10^6$ мкм² – на пізньому генеративному етапі (Gn3) розвитку (рис. 1). Швидкість збільшення площі листків була незначною на початковому етапі проростання (Gr1) і найбільше зростала на ранньому (Vg1) та пізньому (Vg2) вегетативному етапах розвитку до початку цвітіння рослин. Надалі, під час цвітіння й плодоношення, тобто протягом генеративного (Gn) етапу, збільшення площі листків уповільнювалося порівняно з вегетативним етапом.

Ультраструктурні особливості клітин, хлоропластів, гран і тилакоїдів мезофілу в листках *G. nivalis* досліджувались протягом їхнього весняного розвитку із застосуванням методів морфометрії на основі мікрофотографій, отриманих за допомогою електронної трансмісійної мікроскопії. Середні значення площі клітин мезофілу в листках *G. nivalis* на початковому етапі проростання (Gr1) не перевищували $7,2 \cdot 10^2$ мкм² і досягали максимуму $1,1 \cdot 10^3$ мкм² на пізньому генеративному етапі (Gn3) розвитку (рис. 2, a). У загальній тенденції до поступового збільшення площі клітин мезофілу протягом весняного розвитку простежувалось зменшення значень цього показника на середньому генеративному етапі (Gn2) порівняно з раннім генеративним (Gn1).

Протягом весняного розвитку листків *G. nivalis* форма й розташування хлоропластів у клітинах мезофілу змінювались нерівномірно. На ранньому етапі розвитку, під час проростання листків, хлоропласти були лінзоподібної форми (рис. 3, a), іноді з виростами, і розташовувались переважно поблизу клітинних органел.

Особливою ознакою хлоропластів клітин мезофілу листків *G. nivalis* є їхня незвичайна амебоїдна форма. Хлоропласти з виступаючими виростами зовнішніх мембран (так званими струмулами) раніше виявлені в клітинах листків та пелюсток також у інших представників *Amaryllidaceae* (Ščeránková, Hudák, 2004). Амебоїдна форма пластид розглядається як наслідок метаболічних змін, які відбуваються під впливом факторів оточуючого середо-

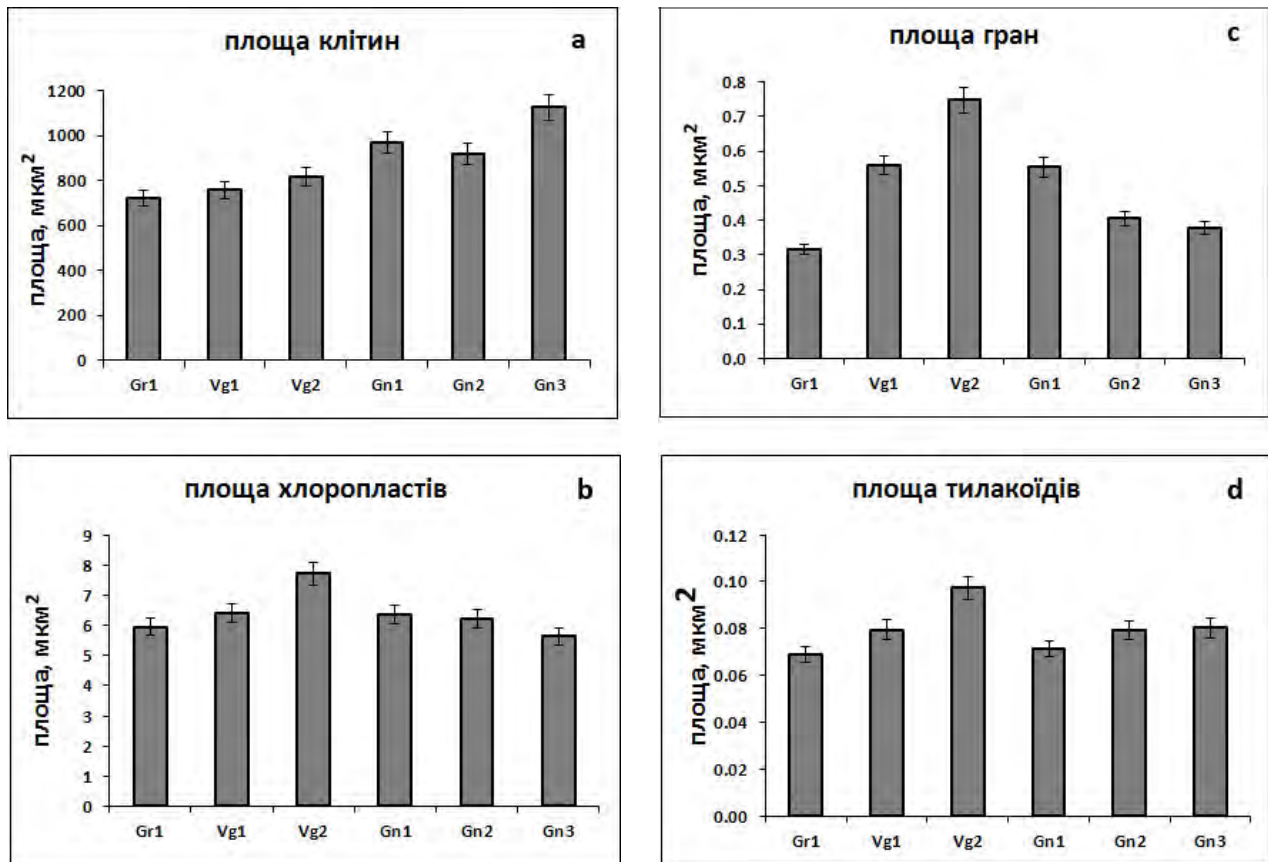


Рис. 2. Морфометричні значення розмірів площ клітин мезофілу (a), хлоропластів (b), гран (c) і тилакоїдів (d) в листках *Galanthus nivalis* протягом проростання (Gr), вегетативного (Vg) і генеративного (Gn) етапів весняного розвитку за природних умов

Fig. 2. Morphometric size values of the areas of mesophyll cells (a), chloroplasts (b), grana (c), and thylakoids (d) in leaves of *Galanthus nivalis* during germination (Gr), vegetative (Vg) and generative (Gn) periods of spring development

вища (Wise, 2007). Наявність численних амебоїдних пластид у *G. nivalis* під час вегетації, очевидно, можна пояснити реакцією на низьку температуру. Вважається, що низькі температури сприяють появі якісних і кількісних модифікацій в структурі мембран та призводять до зміни форми пластид (Biswal, 1997).

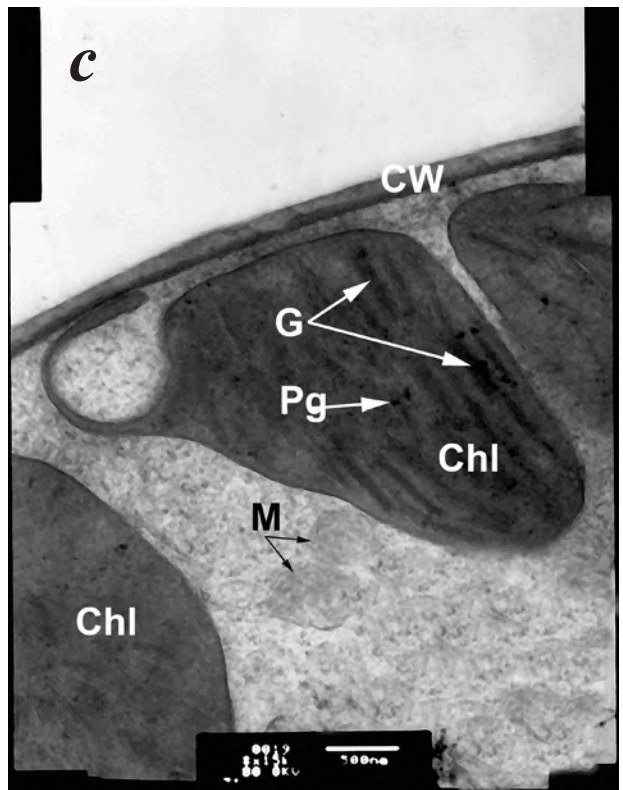
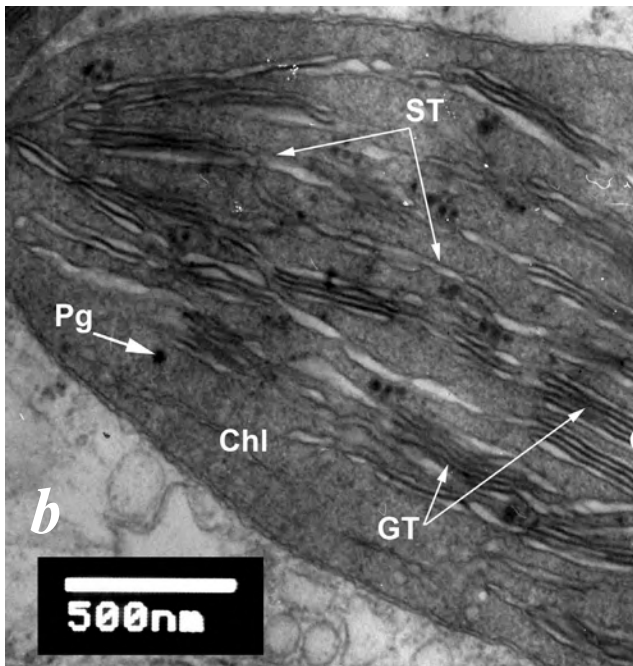
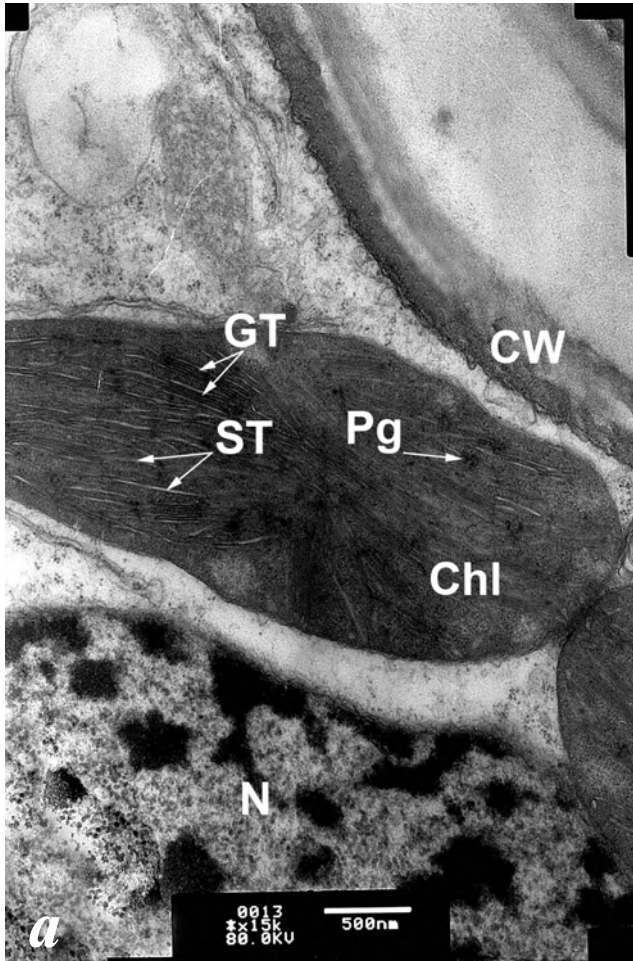
Площа хлоропластів *G. nivalis* поступово збільшувалась протягом проростання і вегетативного етапу та досягала максимального значення 7,7 мкм² на пізньому вегетативному етапі розвитку (Vg2), до початку цвітіння (рис. 2, b). При цьому хлоропласти змінювали свою форму на округлу і розташовувались уздовж клітинної стінки (рис. 3, c). Надалі, протягом генеративного етапу розвитку, тобто під час цвітіння й плодоношення, площа хлоропластів зменшувалась до мінімального значення 5,6 мкм² наприкінці пізнього генеративного етапу

(Gn3) розвитку. Хлоропласти поступово набували більш видовженої форми (рис. 3, f).

Площа гран змінювалась подібно до площі хлоропластів. Зокрема, на початкових етапах весняного розвитку листків, тобто протягом проростання (Gr1) і пізнього вегетативного етапу (Vg2), за низької температури атмосферного повітря від -6,8 °C до +1,4 °C, площа гран збільшувалась до максимального значення $7,5 \cdot 10^{-1}$ мкм² (рис. 2, c).

Протягом цвітіння й плодоношення, при середніх значеннях температури атмосферного повітря +9,3 °C, площа гран у листках зменшувалась, не перевищуючи $3,8 \cdot 10^{-1}$ мкм².

У працях деяких авторів (Horyshyna, 1965a, b; Skrypchynskyi, Skrypchynskyi, 1968, 1976; Lambrects et al., 1994; Van der Toorn et al., 2000), присвячених особливостям розвитку ранньовесняних ефемероїдів, дослідники дійшли висновку, що вплив



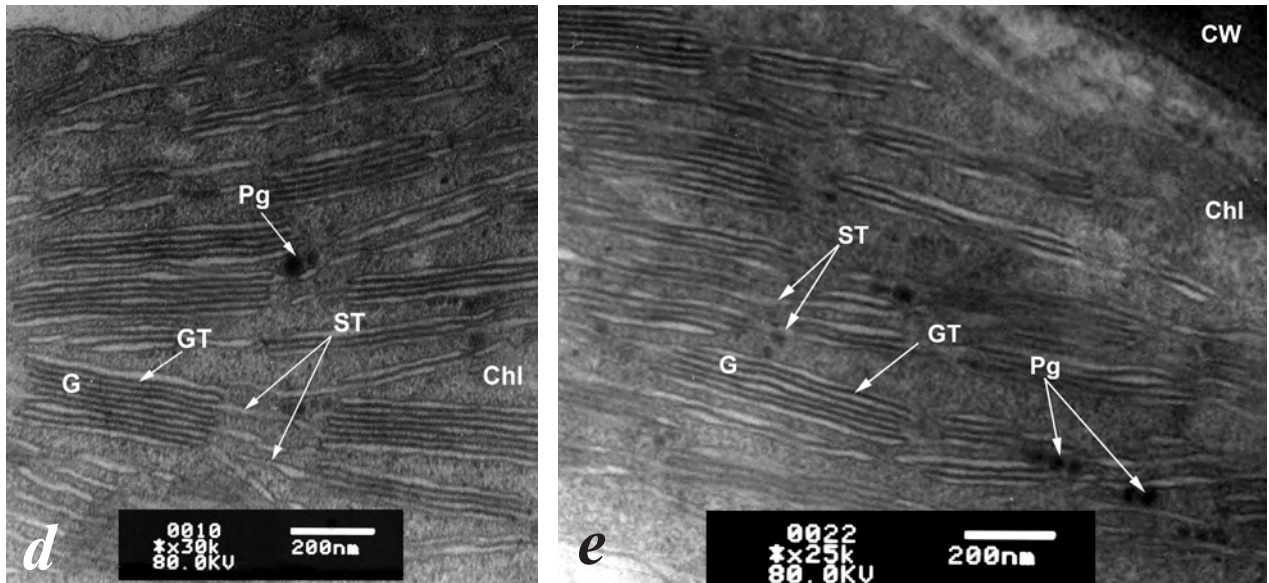
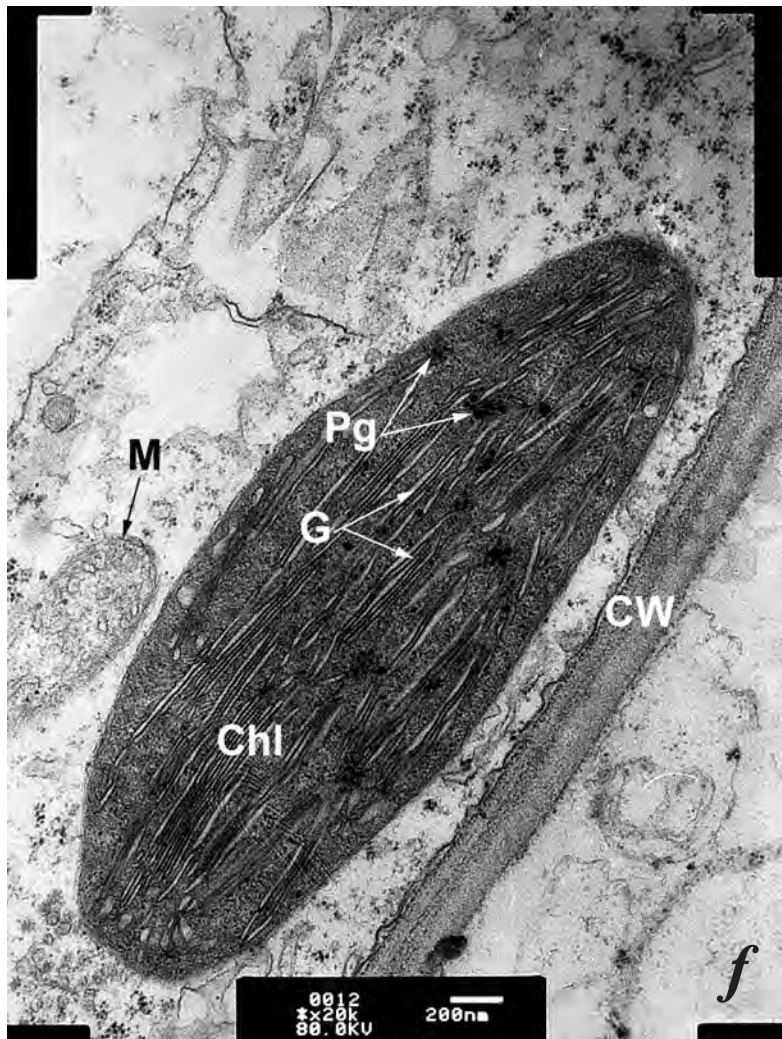


Рис. 3. Форма хлоропластів мезофілу листків *Galanthus nivalis* протягом проростання (a), на вегетативному (c) і генеративному (f) етапах розвитку. Фрагменти ультраструктури хлоропластів протягом проростання (b), вегетативного (d) та генеративного (e) етапів. Масштаб: c – 500 nm

Умовні скорочення: клітинна стінка (CW), ядро (N), мітохондрія (M), хлоропласт (Chl), грана (G), тилакоїд грани (GT), тилакоїди стромы (ST), пластоглобула (Pg)

Fig. 3. Chloroplast shapes in leaf mesophyll cells of *Galanthus nivalis* during germination (a), in vegetative (c) and generative (f) growth periods. Fragments of the chloroplast ultrastructure during germination (b), vegetative (d), and generative (e) periods. Bar: c – 500 nm

Abbreviations: cell wall (CW), nucleus (N), mitochondria (M), chloroplast (Chl), grana (G), granal thylakoid (GT), stromal thylakoid (ST), plastoglobule (Pg)



низьких температур є необхідною й важливою умовою для проходження повного весняного циклу їхнього розвитку. Це підтверджено експериментами з проліском. Зокрема на досліджуваних рослинах, переміщених у холодну пору року в оранжерею, цибулини значно відрізнялись від контролю (Myroslavov et al., 2005).

Збільшення площі хлоропластів і гран у листках на початкових етапах розвитку *G. nivalis*, ймовірно, також пов'язано із впливом низьких температур атмосферного повітря, які активують адаптивні енергетичні процеси в листках.

Площа тилакоїдів гран на початковому етапі проростання листків, була мінімальною і не перевищувала $6,9 \cdot 10^{-2}$ мкм² (рис. 2, *d*). Між тилакоїдами строми крохмальні зерна не спостерігались. Складна тилакоїдна система в хлоропластах формувалась з перших днів появи листків над поверхнею ґрунту. Подібна закономірність спостерігалася раніше при вивченні ранньовесняних ефемероїдів *Scilla siberica* Haw. і *Chionodoxa luciliae* Boiss (Mamushina et al., 2002).

На вегетативному етапі розвитку *G. nivalis* площа тилакоїдів гран збільшувалась у 1,2 рази порівняно з попереднім періодом проростання (див. рис. 2, *d*). При цьому, на пізньому вегетативному етапі (Vg2) грани й тилакоїди строми щільно заповнювали хлоропласти (рис. 3, *d*). На пізньому генеративному етапі (Gn3) (рис. 3, *e*), за умов активування процесів старіння листків, кількість тилакоїдів у гранях зменшувалась, а їхня довжина збільшувалась, що забезпечувало збереження розмірів площі гран.

У подібних дослідженнях при порівнянні параметрів фотосинтетичного апарату (ФСА) весняних ефемероїдів з іншими ФСА дерев і лісових трав, адаптованих до екологічних ніш з невисокою освітленістю, автори Речія та ін. (Recchia et al., 2017) дійшли висновку, що швидкість фотосинтезу значно вища у весняних ефемероїдів. При цьому за сукупністю визначених показників деякі з весняних ефемероїдів (*Leucojum vernum* L., *Anemone ranunculoides* L., і *G. nivalis*) були віднесені авторами до видів проміжної групи з ознаками як "світлових", так і "тіньових" хлоропластів.

На відміну від більшості теплолюбних видів рослин, які розвиваються протягом тривалого весняно-літнього періоду, *G. nivalis* як представник весняних ефемероїдів з короткотривалим періодом вегетації здатний розвиватися за низьких плюсових і незначних мінусових температур атмосферного повітря. Порівняння ультраструктури хлоропластів

даного ефемероїда з іншими видами теплолюбних рослин, не адаптованих до низьких температур, надає змогу виявити особливості та закономірності ультраструктурних перебудов, спрямованих на адаптацію до низьких плюсових температур атмосферного повітря.

У хлоропластах теплолюбних рослин за сприятливих температур атмосферного повітря, як правило, спостерігаються непошкоджені дві зовнішні мембрани, значна кількість зерен крохмалю та стовпці гран з численними тилакоїдами гран, які з'єднані між собою тилакоїдами строми (Kratsch, Wise, 2000). Ультраструктурні пошкодження хлоропластів є найбільш раннім симптомом холодного стресу в рослинній клітині. Здебільшого, першими проявами холодного стресу є набрякання хлоропластів, викривлення й набрякання тилакоїдів, зменшення розміру та кількості крохмальних зерен і утворення везикул у зовнішній мембрані хлоропласта, так званого периферичного ретикулуму (Wise et al., 1983). Тривале значне охолодження може призвести до накопичення пластоглобул, ущільнення строми, зникнення гран, розпаду оболонки хлоропласта, перемішування вмісту строми з цитоплазмою. Зерна крохмалю можуть з часом поступово зменшуватися, а в рослинах, стійких до охолодження, повністю зникати (Kratsch, Wise, 2000). Крім цього, може спостерігатись дезорієнтація гран по відношенню одна до одної, деформація та викривлення стовпців гран з подальшим руйнуванням і зникненням тилакоїдів строми (Wise et al., 1983; Kratsch, Wise, 2000).

Таким чином, зафіксовані на мікрофотографіях (рис. 3, *b*) невисокі грани, незначне набрякання тилакоїдів гран і тилакоїдів строми, відсутність крохмальних зерен у хлоропластах листків весняного ефемероїда *G. nivalis* протягом етапу проростання, подібно як і у рослин з весняно-літнім довготривалим періодом розвитку, можна вважати особливостями ультраструктурних змін, пов'язаних із впливом низьких температур атмосферного повітря. Виявлені ультраструктурні перебудови хлоропластів у *G. nivalis*, ймовірно, відіграють важливу роль в універсальній стратегії адаптації ФСА до впливу низьких температур атмосферного повітря.

Функціональні характеристики фотосинтетичного апарату *G. nivalis*

Фотохімічна активність хлоропластів залежить переважно від стану фотосистеми (ФСII) – ключової

Параметри індукції флуоресценції хлорофілу листків *Galanthus nivalis* на різних етапах весняного розвитку
Parameters of chlorophyll fluorescence induction in *Galanthus nivalis* leaves at different stages of spring development

Період*	ЩПФ, мкмоль · м ⁻² · с ⁻¹	Fv/Fm	qP	qN	Φ _{PSII}
Gr	80	0,795±0,010	0,756±0,059	0,110±0,082	0,607±0,031
Vg	40	0,802±0,006	0,867±0,010	0,217±0,025	0,630±0,007
	80	0,779±0,005	0,692±0,002	0,121±0,007	0,589±0,008
	180	0,811±0,007	0,843±0,017	0,112±0,014	0,643±0,007
	350	0,797±0,001	0,702±0,003	0,312±0,004	0,510±0,008
	700	0,801±0,003	0,549±0,013	0,448±0,016	0,367±0,010
Gn	350	0,791±0,004	0,628±0,032	0,345±0,036	0,438±0,023
	700	0,787±0,011	0,439±0,038	0,517±0,038	0,270±0,028
	1000	0,772±0,015	0,269±0,022	0,632±0,029	0,147±0,008

* Етапи весняного розвитку: Gr – проростання (germination); Vg – вегетативний (vegetative); Gn – генеративний (generative); Fv/Fm – максимальний квантовий вихід фотохімічного перетворення енергії в адаптованих до темряви листках; qP – коефіцієнт фотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу; qN – коефіцієнт нефотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу; Φ_{PSII} – ефективний квантовий вихід фотохімічного перетворення енергії.

чового трансмембранного пігмент-білкового комплексу хлоропластів, якій забезпечує поглинання і трансформацію світлової енергії, а також відіграє провідну роль у захисті фотосинтезу від фотоінгібування (Krall, Edwards, 1992).

Застосування методу сповільненої флуоресценції хлорофілу в адаптованих до темряви листків при активації фотосинтезу різною інтенсивністю світла (40, 80, 150, 350, 700, 1000 мкмоль · м⁻² · с⁻¹) надало можливість оцінити функціональний стан ФСПІ у листках *G. nivalis*. У нашому дослідженні визначались максимальний квантовий вихід фотохімічного перетворення енергії в адаптованих до темряви листках *G. nivalis* (F_v/F_m); коефіцієнт фотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу (qP), якій є наближеною мірою ступеню окислення первинних акцепторів Q_A, тобто частки відкритих реакційних центрів ФСПІ; коефіцієнт нефотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу qN, якій характеризує зміни теплової дисипації в комплексах ФСПІ (Maxwell, Johnson, 2000) (таблиця).

За даними, наведеними у таблиці видно, що на ранньовесняному етапі надземного розвитку, під час проростання листків *G. nivalis*, навіть при переважанні низьких плюсових температур атмосферного повітря ФСА залишався непошкодженим, повністю сформованим і функціонуючим. Його фотосинтетичні параметри були близькі до показників ФСА на вегетативному етапі розвитку рослин. Цей факт узгоджується з результатами дослідження, проведеного Н. Мамушиною та ін. (Mamushina et al., 2002), які дійшли висновку,

що формування розвиненої тилакоїдної системи у ранньовесняних ефемероїдів *Scilla sibirica* Haw. і *Chionodoxa luciliae* Boiss відбувається вже в перші дні появи надземної частини рослин на поверхні ґрунту.

Величина показника F_v/F_m у листків *G. nivalis* протягом їхнього розвитку варіювала незначно, тому можна вважати, що ФСА листків не зазнавав руйнівного впливу несприятливих умов. Цей висновок базується на величині показника F_v/F_m для нестресованих листків (0,82), якій отримали при вивченні параметрів флуоресценції багатьох видів рослин (Björkman, Demmig, 1987). Проте, зі збільшенням інтенсивності актинічного світла до 1000 мкмоль · м⁻² · с⁻¹ величина максимального квантового виходу знижувалася на 5,8%, що може бути ознакою початку фотоінгібування.

Ефективність роботи ФСПІ оцінювалась за величиною коефіцієнту фотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу qP, якій закономірно зменшувався при підвищенні інтенсивності діючого світла (див. таблицю). Величина qP залежить як від надходження електронів до первинного хінонового акцептора Q_A, так і від їхнього відтоку до пластохінонового пулу. Збільшення інтенсивності світла зумовлює підвищення ступеня відновлення пулу хінонових акцепторів електронів, при цьому значення параметра qP зменшується (Maxwell, Johnson, 2000; Korneeve et al., 2002).

Світлова енергія, що поглинається ФСПІ, розподіляється між фотосинтетичним перенесенням електронів і нефотохімічними процесами. Нефо-

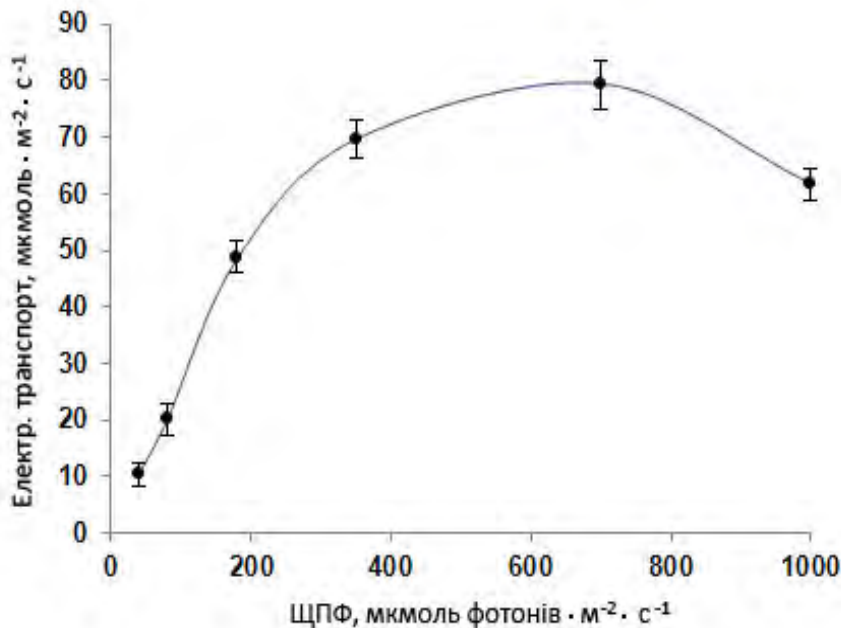


Рис. 4. Швидкість перенесення електронів при активації фотосинтезу за умов впливу різної інтенсивності актинічного світла в листках *Galanthus nivalis* (за даними сповільненої флуоресценції хлорофілу *a*)

Fig. 4. The electron transfer rate at activation of photosynthesis under the influence of different intensity of the actinic light in leaves of *Galanthus nivalis* (according to data of slow fluorescence of chlorophyll *a*)

тохімічне гасіння (qN) — це перетворення у тепло надлишку енергії, яка не може бути використана при асиміляції CO_2 . Здатність рослини розсіювати надлишок енергії світла відіграє провідну роль у захисті рослин від фотопошкодження. При збільшенні інтенсивності діючого світла значення показника qN , тобто дисипації енергії у ФСЦ, зростали і досягали максимуму на генеративному етапі розвитку листків *G. nivalis* (див. таблицю) при ЩПФ 1000 мкмоль · м⁻² · с⁻¹.

Згідно з наведеними у таблиці даними, фотохімічні параметри листків *G. nivalis* на вегетативному й генеративному етапах розвитку дещо відрізнялися. Зокрема, при активації фотосинтезу світлом з ЩПФ 350 мкмоль · м⁻² · с⁻¹ у листків на вегетативному етапі коефіцієнт qP досягав 0,7, тоді як на генеративному він становив 0,6, тобто знижувався на 10,3%. При більшому рівні освітлення (700 мкмоль · м⁻² · с⁻¹) на генеративному етапі розвитку qP знижувався на 20,2% порівняно з вегетативним. Коефіцієнт нефотохімічного гасіння qN при інтенсивності освітлення 350 мкмоль · м⁻² · с⁻¹ у листків на генеративному етапі розвитку перевищував величину qN на вегетативному етапі на 10,6%, а при показнику освітлення 700 мкмоль · м⁻² · с⁻¹ — на 15,4%. Це вказує на активну трансформацію фотосинте-

тичного апарату в ході онтогенезу. Порівняно з іншими видами рослин, для яких характерний довготривалий весняно-літній вегетаційний розвиток, у *G. nivalis* рівень нефотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу *a* в листах за високих рівнів освітлення був значно нижчим.

Подібну закономірність раніше виявлено також і в пустельних ефемероїдів короткотривалого весняного розвитку. Зокрема зазначається, що у досліджуваних рослин за умов високого рівня освітлення нефотохімічне гасіння залишалось на низькому рівні і корелювало з високою швидкістю електронного транспорту (Tu et al., 2012).

У нашому дослідженні швидкість електронного транспорту (рис. 4) визначали на основі значень сповільненої флуоресценції хлорофілу з використанням параметру Дженті Φ_{PSII} (Genty et al., 1989) (див. таблицю), який надає змогу оцінити ефективність функціонування ФСА, зокрема величину реального квантового виходу електронного транспорту.

За даними, відображеними на рис. 4, помітно, що швидкість перенесення електронів підвищувалася при збільшенні ЩПФ до 700 мкмоль · м⁻² · с⁻¹, але при подальшому збільшенні інтенсивності освітлення до 1000 мкмоль · м⁻² · с⁻¹ швидкість електронно-

го транспорту дещо знижувалась, що, ймовірно, пов'язано з початком фотоінгібування.

Отримані в нашому дослідженні значення швидкості електронного транспорту (рис. 4) вказують на високу фотосинтетичну активність листків *G. nivalis* на ранньовесняних етапах їхнього розвитку при незначних мінусових та плюсових температурах атмосферного повітря. Зміни фотосинтетичних характеристик листків *G. nivalis* за різних значень інтенсивності діючого світла дуже подібні до параметрів ФСА інших весняних ефемероїдів (Mamushina et al., 2002, 2011; Tu et al., 2012; Recchia et al., 2017). Це дає підстави вважати такі зміни характерною адаптивною ознакою весняних ефемероїдів, що не суперечить висновкам інших авторів (Recchia et al., 2017).

Весняні ефемероїди розглядаються як високопродуктивні рослини на відміну від інших повільно зростаючих лісових трав (Sparling, 1967; Tu et al., 2012; Recchia et al., 2017). У природних умовах ранньовесняного розвитку і прямому сонячному освітленні у ефемероїдів реєструються дуже високі потенційні швидкості фотосинтезу та стійкість до фотоінгібування (Mamushina et al., 2002, 2011; Tu et al., 2012). Коливання інтенсивності світла протягом вегетації можуть зумовлювати відповідні адаптивні зміни в активності фотосинтетичних процесів (Hikosaka, 2005). У лісових ценозах крони багаторічних дерев, поглинаючи значну кількість сонячного світла, сприяють тривалішому збереженню снігового покриву на поверхні ґрунту, особливо на північних схилах. Унаслідок нерівномірності поглинання, розсіювання та відбивання сонячних променів кронами дерев і сніговим покривом щільність потоку фотонів, який надходить до поверхні ґрунту, тобто до листків ранньовесняних ефемероїдів, що проростають, може значно змінюватись.

З формуванням листя на верхніх ярусах лісової рослинності інтенсивність освітлення трав знижується, тому подібно рослинам з тривалим весняно-літнім вегетаційним етапом (Voloshina et al., 2008) у весняних ефемероїдів виникає необхідність застосування гнучкої стратегії адаптації, в якій зміни функціонального стану фотосинтетичного апарату впливають на ультраструктуру хлоропластів. Це підтверджується результатами досліджень стану ФСА листків у різні періоди розвитку рослин (Olekseichenko et al., 2013; Venzhik, 2014), а також результатами даної роботи.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Anderson B., Barber J. Mechanisms of photodamage and protein degradation during photoinhibition of Photosystem II. *Photosynthesis and the Environment*, 1996, 5: 101–121.
- Bilger W., Schreiber U. Energy-dependent quenching of dark-level chlorophyll fluorescence in intact leaves. *Photosynth.*, 1986, 10: 303–308.
- Biswal B. Chloroplast pigments and molecular responses of photosynthesis under stress. In: *Handbook of Photosynthesis*. Ed. M. Pessaraki, New York, 1997, pp. 877–885.
- Björkman O., Demmig B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 1987, 170(4): 489–504.
- Boardman N.K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Plant Physiol.*, 1977, 28: 355–377.
- Dos Anjos L., Oliva M.A., Kuki K.N. Fluorescence imaging of light acclimation of Brazilian Atlantic Forest tree species. *Photosynthetica*, 2012, 50: 95–108.
- Fediuk O.M., Bilyavska N.O. *Visn. Kharkiv. nats. agrar. un-tu*, Ser. Biology, 2015, 2(35): 58–63. [Федюк О.М., Білявська Н.О. Ультраструктурні зміни мітохондрій листків *Galanthus nivalis* L. при вегетації за умов гіпотермії. *Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту*, Сер. Біологія, 2015, 2(35): 58–63].
- Genty B., Briantais J.M., Baker N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta*, 1989, 990: 87–90.
- Hikosaka K. Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover. *Ann. Bot.*, 2005, 95(3): 521–533.
- Horyshyna T.K. *J. Plant Physiol.*, 1965a, 12(3–4): 549–550. [Горышина Т.К. Регулирование ритма сезонного развития ранне-весенних дубравных эфемероидов в экспериментальных условиях. *Физиол. раст.*, 1965a, 12(3–4): 549–550].
- Horyshyna T.K. *Nauch. dokl. vyssh. shk. byol. nauk*, 1965b, 2: 136–139. [Горышина Т. К. О динамике температурных оптимумов у гусиного лука (*Gagea lutea* (L.) Ker.-Cawl.) в период покоя. *Науч. докл. высш. шк. биол. наук*, 1965b, 2: 136–139].
- Korneev D.Yu., Nyzhnyk T.P., Hryhoryuk Y.A., Kochubey S.M. *Physiol. and biochem. cultivated plants*, 2002, 34(1): 3–10. [Корнеев Д.Ю., Нижник Т.П., Григорюк И.А., Кочубей С.М. Индукция флуоресценции хлорофилла листьев картофеля в условиях водного дефицита. *Физиол. биохим. культур. раст.*, 2002, 34(1): 3–10].
- Krall J.P., Edwards G.E. Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. *Physiol. Plant.*, 1992, 86(1): 180–187.
- Kratsch H.A., Wise R.R. The ultrastructure of chilling stress. *Plant, Cell Environ.*, 2000, 23(4): 337–350.
- Krause G.H., Baker N.R., Bowyer J.R. Photoinhibition induced by low temperatures. In: *Photoinhibition of Photosynthesis: from molecular mechanisms to the field*. BIOS Scientific, 1994, pp. 331–348.
- Krieger-Liszkay A., Fufezan C., Trebst A. Singlet oxygen production in photosystem II and related protection mechanism. *Photosynth. Res.*, 2008, 98: 551–564.

- Lambrechts H., Rook F., Kollöffel Chr. Carbohydrate Status of Tulip Bulbs during Cold-Induced Flower Stalk Elongation and Flowering. *Plant Physiol.*, 1994, 104: 515–520.
- Lichtenthaler H.K., Babani F., Navratil. M., Buschmann C. Chlorophyll fluorescence kinetics, photosynthetic activity, and pigment composition of blue-shade and half-shade leaves as compared to sun and shade leaves of different trees. *Photosynthetika*, 2013, 117(1–3): 355–366.
- Mamushina N.S., Voznesenskaya E.V., Zubkova E.K., Maslova T.G., Miroslovov E.A. *J. Plant Physiol.*, 2002, 49(2): 171–178. [Мамушина Н.С., Вознесенская Е.В., Зубкова Е.К., Маслова Т.Г., Мирославов Е.А. Структурно-функциональные изменения клеток мезофилла в процессе роста листа у двух ранневесенних эфемероидов. *Физиол. раст.*, 2002, 49(2): 171–178].
- Mamushina N.S., Zubkova E.K., Bubolo L.S., Tyutereva E.V. *Bot. Zhurn.*, 2011, 96(7): 906–916. [Мамушина Н.С., Зубкова Е.К., Буболо Л.С., Тютерева Е.В. Структурно-функциональная характеристика эфемероидов бореальной зоны. *Бот. журн.*, 2011, 96(7): 906–916].
- Maxwell K., Johnson G.N., Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *J. Exp. Bot.*, 2000, 51: 659–666.
- Myroslovov E.A., Varmycheva E.M. *Tsitologiya*, 2005, 47: 1035–1038. [Мирославов Е.А., Бармичева Е.М. Сезонная ритмика структуры лейкопластов чешуй лукавицы *Scilla sibirica* L. *Цитология*, 2005, 47: 1035–1038].
- Myroslovov E.A., Varmycheva E.M., Khodorova N.V. *Bot. Zhurn.*, 2005, 90: 1430–1435. [Мирославов Е.А., Бармичева Е.М., Ходорова Н.В. Сезонные изменения структуры клеток основной ткани донца лукавицы *Scilla sibirica* (Liliaceae). *Бот. журн.*, 2005, 90: 1430–1435].
- Oleksiychenko N.O., Kytayev O.I., Sovakova M.O., Sovakov O.V., Borshchevskiy M.O. *Bioresursy i pryrodokorystuvannya*, 2013, 5(5–6): 107–112. [Олексійченко Н.О., Китаєв О.І., Совакова М.О., Соваков О.В., Борщевський М.О. Особливості індукції флуоресценції хлорофілу в листках деревних рослин в умовах урбанізованого середовища. *Біоресурси й природокористування*, 2013, 5(5–6): 107–112].
- Öquist G., Anderson J.M., McCaffery S., Chow W.S. Mechanistic differences in photoinhibition of sun and shade plants. *Planta*, 1992, 188(3): 422–431.
- Raiva É.A.S., dos Santos Isaias R.M., Vale F.H.A. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. CV. *purpurea* Boom (*Commelinaceae*) leaves. *Braz. Arch. Biol. Technol.*, 2003, 46: 617–624.
- Polishchuk O.V. *Ukr. Bot. J.*, 2017, 74(1): 86–93. [Поліщук О.В. Методи лабораторних і польових досліджень флуоресценції хлорофілу. *Укр. бот. журн.*, 2017, 74(1): 86–93].
- Recchia I., Sparla F., Pupillo P. Photosynthetic properties of spring geophytes assessed by chlorophyll fluorescence analysis. *Plant Physiol. Biochem.*, 2017, 118: 510–518.
- Ščepánková I., Hudák J. Leaf and tepal anatomy, plastid ultrastructure and chlorophyll content in *Galanthus nivalis* L. and *Leucojum aestivum* L. *Plant System. Evol.*, 2004, 243(3): 211–219.
- Schreiber U., Schliwa U., Bilger W. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynth. Res.*, 1986, 10(1–2): 51–62.
- Skrypchyński V.V., Skrypchyński V.I.V. *Trudy MOIP*, 1976, 42: 167–185. [Скрипчинський В.В., Скрипчинський В.І.В. Морфологічні основи онтогенеза геофітів і проблема його еволюційного становлення. *Тр. МОИП*, 1976, 42: 167–185].
- Skrypchyński V.V., Skrypchyński V.I.V., Shevchenko H.T. *Bot. Zhurn.*, 1968, 53(9): 1233–1245. [Скрипчинський В.В., Скрипчинський В.І.В., Шевченко Г.Т. Роль температури в річному циклі розвитку весняних геофітів Северного Кавказу. *Бот. журн.*, 1968, 53(9): 1233–1245].
- Sparling J.H. Assimilation rates of some woodland herbs in Ontario. *Bot. Gazette*, 1967, 128(3–4): 160–168.
- Topchii N.M., Sytnik S.K., Syvash O.O., Zolotareva O.K. The effect of additional red irradiation on the photosynthetic apparatus of *Pisum sativum*. *Photosynthetika*, 2005, 43(3): 451–456.
- Tu W.F., Li Y., Zhang Y.M., Zhang L., Liu H.Y., Liu C., Yang C. Diminished photoinhibition is involved in high photosynthetic capacities in spring ephemeral *Berberoa incana* under strong light conditions. *J. Plant Physiol.*, 2012, 169: 1463–1470.
- Van der Toorn A., Zemah H., Van As H., Bende P., Kamenetsky R. Developmental changes and water status in tulip bulbs during storage: Visualization by NMR Imaging. *J. Exp. Bot.*, 2000, 51: 1277–1287.
- Venzhyk Yu.V., Talanova V.V., Tytov A.F., Myroslovov E.A. *Trudy Karel. NTs RAN*, 2014, 5: 102–107. [Венжик Ю.В., Таланова В.В., Титов А.Ф., Мирославов Е.А. Ультроструктура хлоропластов пшениці (*Triticum aestivum* L.) при холодової адаптації і дії абсцизової кислоти. *Тр. Карел. НЦ РАН*, 2014, 5: 102–107].
- Voloshyna N.Yu., Bilyavska N.O. *Dopovidi Nats. Akad. nauk Ukrainy*, 2009, 6: 173–177. [Волошина Н.Ю., Білявська Н.О. Анатомічні ознаки листків з різних рівнів крони та їх пластичність у *Acer platanoides* і *A. tataricum*. *Доп. НАН України*, 2009, 6: 173–177].
- Voloshyna N.Yu., Topchii N.M., Bilyavska N.O., Didukh Ya.P. *Dopovidi Nats. Akad. nauk Ukrainy*, 2008, 8: 153–158. [Волошина Н.Ю., Топчій Н.М., Білявська Н.О., Дідух Я.П. Морфологічні ознаки та стан фотосинтетичного апарату листків *Acer platanoides* і *A. tataricum* з різних рівнів крони. *Доп. НАН України*, 2008, 8: 153–158].
- Weryszko-Chmielewska E., Chwil M. Flowering biology and structure of floral nectaries in *Galanthus nivalis* L. *Acta Soc. Bot. Polon.*, 2016, 85(1): 1–20.
- Wise R.R. The diversity of plastid form and function. *The structure and function of plastids*, 2007, pp. 3–26.
- Wise R.R., McWilliam J., Naylor A.W. A comparative study of low-temperature-induced ultrastructural alterations of three species with differing chilling sensitivities. *Plant, Cell and Environ.*, 1983, 6: 525–535.

Рекомендує до друку
І.В. Косаківська

Надійшла 25.09.2017

Федюк О.М., Білявська Н.О., Золотарьова О.К. Ультраструктурні особливості та стан фотосинтетичного апарату листків *Galanthus nivalis* (Amaryllidaceae) на весняних етапах онтогенезу. Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 475–487.

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна

Наведено морфометричні дані щодо площі листків, клітин мезофілу, хлоропластів, гран і тилакоїдів ранньовесняного ефемероїда підсніжника білосніжного (*Galanthus nivalis*). Ультраструктурні особливості клітин і хлоропластів листків *G. nivalis* були проаналізовані протягом проростання, вегетативного та генеративного етапів розвитку. Хлоропласти мають деякі ознаки, характерні для світлолюбних видів (невелика кількість тилакоїдів у гранах, розвинена система тилакоїдів стромы). Ці ознаки більшою мірою проявлялися на етапі проростання. Протягом вегетативного етапу в хлоропластах кількість і площі гран та тилакоїдів у гранах збільшувалися. На відміну від хлоропластів більшості світлолюбних видів у хлоропластах *G. nivalis* були відсутні зерна крохмалю. Фотохімічну активність листків визначали за методом сповільненої флуоресценції хлорофілу. Показано, що для *G. nivalis* характерна висока активність фотосинтетичного електронного транспорту за низьких рівнів нефотохімічного гасіння флуоресценції, що свідчить про пристосованість фотосинтетичного апарату листків до ранньовесняного розвитку при повному сонячному освітленні й низьких плюсових температурах.

Ключові слова: *Galanthus nivalis*, листок, мезофіл, ультраструктура клітин, хлоропласт, тилакоїд, індукція флуоресценції хлорофілу

Федюк О.М., Белявская Н.А., Золотарёва Е.К. Ультраструктурные особенности и состояние фотосинтетического аппарата листьев *Galanthus nivalis* (Amaryllidaceae) на весенних этапах онтогенеза. Укр. бот. журн., 2017, 74(5): 475–487.

Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України
ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

Приведены морфометрические данные о размерах листьев, клеток мезофилла, хлоропластов, гран и тилакоидов ранневесеннего эфемероида подснежника белоснежного (*Galanthus nivalis*). Ультраструктурные особенности клеток и хлоропластов листьев *G. nivalis* были проанализированы на протяжении прорастания, вегетативного и генеративного этапов развития. Хлоропласты имеют некоторые признаки, характерные для светолюбивых видов (небольшое количество тилакоидов в гранах, развитая система тилакоидов стромы). Эти признаки в основном проявлялись на этапе прорастания. На протяжении вегетативного периода в хлоропластах количество и площади гран и тилакоидов в гранах увеличивались. В отличие от хлоропластов светолюбивых видов, в хлоропластах *G. nivalis* отсутствовали зерна крахмала. Фотохимическую активность листьев определяли методом замедленной флуоресценции хлорофилла. Показано, что для *G. nivalis* характерна высокая активность фотосинтетического электронного транспорта при низких уровнях нефотохимического тушения флуоресценции, что свидетельствует о приспособленности фотосинтетического аппарата листьев к ранневесеннему развитию при полном солнечном освещении и низких плюсовых температурах.

Ключевые слова: *Galanthus nivalis*, листок, мезофил, ультраструктура клеток, хлоропласт, тилакоид, индукция флуоресценции хлорофилла