

Е.Н. КЛИМЕНКО

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев
E-mail: li_grey@mail.ru

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ ГЕТЕРОФИЛИИ *NUPHAR LUTEA* (L.) SMITH : УЛЬТРАСТРУКТУРА И ФОТОСИНТЕЗ



Рассмотрены ультраструктура и функциональные характеристики фотосинтетического аппарата плавающих и придонных листьев гетерофильного растения *Nuphar lutea* (L.) Smith. Выявлены отличия в ультраструктуре хлоропластов клеток мезофилла, содержании пигментов и параметрах флюоресценции хлорофилла плавающих и придонных листьев, а также придонных листьев, находящихся на разной глубине. Отмечено резкое снижение эффективности работы ФСII (фотосистемы II) придонных листьев при воздействии на них актиничного света интенсивностью более $60 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Описанные отличия можно рассматривать как приспособление придонных листьев к обитанию в водной среде при уменьшении количества света и изменении его спектрального состава.

© Е.Н. КЛИМЕНКО, 2012

Введение. Гетерофилия — существование двух или более типов листьев на одном растении [1] — может быть результатом жесткой программы развития [2, 3] или пластического ответа растения на разные условия среды обитания [4]. Исследования этого явления ведутся на протяжении столетия [1, 4–7]. Гетерофилия, известная у наземных и водных растений, проявляется на морфологическом, анатомическом и ультраструктурном уровнях. Водные растения долгое время были объектами для исследования гетерофилии в связи с тем, что их листья находятся в разных по физическим показателям средах — воздушной и водной. Одним из направлений изучения гетерофилии у водных растений наряду с поисками причин возникновения разных типов листьев на одном растении является рассмотрение структурных и функциональных аспектов адаптации этих типов листьев к существованию в водной и воздушной среде обитания. Объект нашего исследования — растение *Nuphar lutea* (L.) Smith., обладающее плавающими листьями с длинными черешками и придонными листьями с короткими черешками. Придонные листья могут находиться на разной глубине — от 0,5 до 3 м. Исследования ассимиляционного аппарата *N. lutea* уже проводились [8, 9], но влияние глубины произрастания на структурно-функциональную организацию фотосинтетического аппарата не рассматривалось. Поэтому цель нашей работы — сравнительное изучение ультраструктуры и функциональных характеристик фотосинтетического аппарата плавающих и придонных листьев *N. lutea* с разной глубины от поверхности воды.

Материалы и методы. Для исследования брали зрелые плавающие листья с длинными черешками и придонные листья с короткими черешками, формирующие розетку на дне водоема на глубине 0,5 и 1,5 м. Фиксацию 2,5%-ным глутаровым альдегидом и 1%-ной четырехокисью осмия, обезвоживание в серии спиртов и заливку материала в смесь эпоксидных смол (эпон–аралдит) проводили по общепринятым методикам. Ультратонкие срезы (50–70 нм) получали на микротоме RMC MT-XL (США) и контрастировали уранил-ацетатом и цитратом свинца. Образцы изучали на электронных микроскопах JEM-1200EX и JEM-1230EX (Япония). Негативы

сканировали и полученные цифровые изображения анализировали при помощи программы UTHSCSA Image Tool 3.0. На фотографиях измеряли линейные размеры, а также площадь митохондрий и хлоропластов, определяли количество тилакоидов в гране. Рассчитывали объем и площадь поверхности хлоропластов [10]. Полученные данные обрабатывали при помощи программы Windows Excel.

Флюоресценцию хлорофилла измеряли с помощью ХЕ-РАМ флюориметра («Walz», Германия). Минимальный уровень флюоресценции (F_0) в адаптированных к темноте (в течение 5 мин) листьях определяли действием модулированного измеряющего света низкой интенсивности ($0,1 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$). Максимальный уровень флюоресценции в адаптированных к темноте (F_m) и свету (F'_m) листьях определяли действием короткого насыщающего импульса (1 с) галогенной лампы интенсивностью $5000 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Максимальный (F_v/F_m) и эффективный (F'_v/F'_m) квантовый выходы, фотохимическое (qP) и нефотохимическое (qN) тушение рассчитывали по формулам Корнеева [11] и Maxwell et al. [12]. Параметры флюоресценции хлорофилла измеряли при действии актиничного света 60, 200, 500 и 1000 $\text{мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Данные записывали с помощью мультиметра UT-60E (Тайвань), соединенного с компьютером, и обрабатывали в программе Windows Excel.

Пигменты (хлорофилл, каротиноиды) экстрагировали 85%-ным ацетоном для опреде-

ления их содержания [13]. Измерения осуществляли на спектрофотометре Specord M40. Концентрацию и содержание хлорофилла определяли по формулам Lichtenthaler et al. [14]. Навеску (150 мг) материала отставляли для определения сухого веса.

Результаты исследования. *Анатомическая структура плавающих и придонных листьев.* Плавающие листья *N. lutea* плоские, дорзовентральные. Палисадная паренхима состоит из 4–5 слоев цилиндрических клеток, отличающихся по высоте, губчатая паренхима – из тонкостенных овальных клеток и крупных межклетников. Мезофилл придонных листьев недифференцированный, состоит из 5–7 слоев клеток у листьев, находящихся на глубине 0,5 м, и 2–3 слоев у листьев с глубины 1,5 м. В мезофилле присутствуют небольшие межклетники.

Ультраструктура клеток мезофилла плавающих листьев. Клетки палисадной паренхимы плавающих листьев содержат крупную центральную вакуоль, ядро удлиненной или округлой формы. Хлоропласты линзовидной формы располагаются вдоль антиклинальных стенок. Длина и ширина хлоропласта составляет $4,46 \pm 0,22 \cdot 1,32 \pm 0,09 \text{ мкм}$ (табл. 1). Практически во всех пластидах присутствуют пластоглобулы (7–25 на срез хлоропласта), изредка встречаются крахмальные зерна (рис. 1). Тилакоидная система хлоропластов хорошо развита. Граны хлоропластов насчитывают от 2 до 8 тилакоидов. Преобладает фракция гран

Таблица 1
Количественные признаки структуры клеток мезофилла *N. lutea* ($n = 100$, $P = 0,05$)

Глубина и слой мезофилла	Хлоропласт				Количество тилакоидов на грану $M \pm t$
	Длина	Ширина	Объем, мкм^3	Площадь поверхности, мкм^2	
	мкм, $M \pm t$				
0 м палисадная паренхима	$4,46 \pm 0,22$	$1,32 \pm 0,09$	$13,72 \pm 3,11$	$39,1 \pm 4,27$	$2,63 \pm 0,12$
0,5 м					
верхний	$5,26 \pm 0,19$	$1,22 \pm 0,04$	$15,47 \pm 1,66$	$50,08 \pm 3,68$	$8,3 \pm 0,57$
нижний	$5,21 \pm 0,16$	$1,22 \pm 0,05$	$14,79 \pm 1,19$	$48,28 \pm 2,69$	$8,82 \pm 0,66$
1,5 м					
верхний	$6,57 \pm 0,16$	$1,42 \pm 0,05$	$27,81 \pm 1,74$	$78,44 \pm 3,38$	$8,68 \pm 0,64$
нижний	$5,64 \pm 0,15$	$1,18 \pm 0,04$	$16,48 \pm 1,12$	$57,46 \pm 2,72$	$8,70 \pm 0,64$



Рис. 1. Фрагмент клетки палисадной паренхимы плавающего листа *Nuphar lutea*

Таблица 2
Распределение гран хлоропластов мезофилла плавающих и придонных листьев *N. lutea* по количеству тилакоидов ($n = 100$, $P = 0,05$)

Глубина и слой мезофилла	Количество тилакоидов в гране, %			
	2–5	6–10	11–20	более 20
0 м палисадная паренхима	96,2	3,8	–	–
0,5 м верхний	44	22	31	2
нижний	32,6	36,8	23,2	4,2
1,5 м верхний	33	30	20	5
нижний	27	33	27	3

с количеством тилакоидов от 2 до 5 (табл. 2), среднее количество тилакоидов $2,63 \pm 0,12$ (табл. 1). Популяция митохондрий в клетке полиморфна: наблюдаются митохондрии округлой, овальной и удлинённой формы, иногда с интрамитохондриальными гранулами, ортодоксальной конфигурации с узкими кристами и просветленным матриксом, изредка встречаются органеллы конденсированной конфигурации. Площадь органелл варьирует в пределах $0,16–2,06 \text{ мкм}^2$. Контакттировать с хло-

ропластами могут до пяти митохондрий. Пероксисомы находятся в ассоциации с хлоропластами и митохондриями. Гранулярный эндоплазматический ретикулум представлен многочисленными узкими цистернами. Изредка встречаются периплазматические тельца. В некоторых клетках вакуоль заполнена плотным осмиофильным содержимым.

Ультраструктура клеток мезофилла придонных листьев, находящихся на глубине 0,5 м. Клетки мезофилла придонных листьев, находящихся на глубине 0,5 м, содержат крупную центральную вакуоль, ядро удлинённой формы. Хлоропласты линзовидной формы практически одинаковых размеров располагаются вдоль периклиналильных стенок клеток (табл. 1). Крахмальные зерна мелкие, в количестве 1–2 на срез хлоропласта или отсутствуют, встречаются единичные пластоглобулы. Система гран хорошо развита. Граны хлоропластов клеток верхнего слоя мезофилла состоят из 2–25 тилакоидов, нижнего – из 2–41. В верхнем слое мезофилла преобладает фракция гран с количеством тилакоидов 2–5, в нижнем – 6–10 (табл. 2). Наблюдаются граны с расширенными тилакоидами (рис. 2). Митохондрии на срезах клеток округлой и овальной формы ортодоксальной конфигурации – узкие кристы располагаются на периферии органеллы, матрикс средней плотности с электропрозрачными участками (рис. 3). В клетках мезофилла нижнего слоя встречаются митохондрии с более плотным матриксом, иногда с интрамитохондриальными гранулами. Площадь митохондрий варьирует в пределах $0,12–1,03 \text{ мкм}^2$. С хлоропластами контактируют 1–2 митохондрии. Пероксисомы находятся в ассоциации с хлоропластами и митохондриями, гранулярный эндоплазматический ретикулум представлен короткими узкими цистернами. Наблюдается большое количество периплазматических телец и мелких электропрозрачных вакуолей. Центральная вакуоль некоторых клеток заполнена хлопьевидным осмиофильным содержимым.

Ультраструктура клеток мезофилла придонных листьев, находящихся на глубине 1,5 м. Ультраструктура клеток мезофилла придонных листьев, находящихся на глубине 1,5 м, сходна с аналогичным показателем у листьев

с глубины 0,5 м: клетки содержат крупную центральную вакуоль и ядро удлинённой формы, хлоропласты располагаются вдоль периклиальных стенок клетки, в клетках верхнего слоя мезофилла они крупнее, чем в клетках нижнего слоя (табл. 1). Практически во всех пластидах присутствуют пластоглобулы (3–13 на срез хлоропласта), в некоторых из них содержится от 1 до 3 крахмальных зёрен. Система гран хорошо развита (рис. 4). Граны хлоропластов клеток верхнего слоя мезофилла насчитывают от 2 до 35 тилакоидов, нижнего – от 2 до 44. Преобладает фракция гран с количеством тилакоидов 2–5 в верхнем слое мезофилла и 6–10 в нижнем (табл. 2). Встречаются граны с расширенными тилакоидами. Популяция митохондрий достаточно полиморфна: встречаются митохондрии округлой, овальной, вытянутой формы, ортодоксальной конфигурации с узкими кристами и просветленным матриксом и конденсированной – с расширенными кристами и плотным матриксом (рис. 3). Изредка в митохондриях встречаются интрамитохондриальные гранулы. Площадь органелл варьирует в пределах 0,11–1,19 мкм². С хлоропластами контактируют до шести митохондрий, пероксисомы находятся в ассоциации с хлоропластами и митохондриями. Цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулаума короткие и узкие. Присутствует большое количество периплазматических телец. Встречаются клетки с вакуолью, заполненной рыхлым осмиофильным содержимым в центре и более плотными образованиями округлой формы вдоль тонопласта.

Флюоресценция хлорофилла. Проведенные исследования флюоресценции хлорофилла плавающих и придонных листьев с разной глубины показали, что величина максимального квантового выхода фотохимических реакций ФСII (F_v/F_m) незначительно отличалась у обоих типов листьев (табл. 3). Значения эффективного квантового выхода (F'_v/F'_m) выше у плавающих листьев при всех плотностях потока фотонов по сравнению с придонными листьями независимо от глубины (рис. 5). Величина фотохимического гашения (q_P) выше у плавающих листьев и отличается у придонных листьев, находящихся на разной глубине. У придонных листьев независимо от глу-

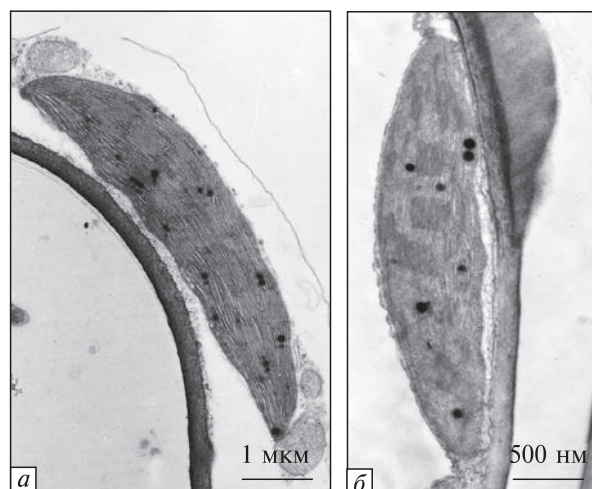


Рис. 2. Фрагменты клеток мезофилла придонных листьев *Nuphar lutea*, находящихся на глубине 0,5 м: а – фрагмент клетки верхнего слоя мезофилла; б – фрагмент клетки нижнего слоя мезофилла

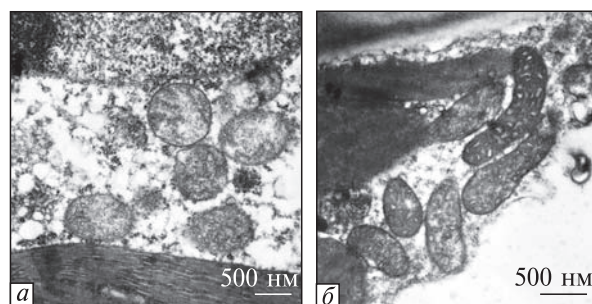


Рис. 3. Митохондрии в клетках мезофилла придонных листьев *Nuphar lutea* с глубины 0,5 м (а) и 1,5 м (б)

бины значение параметра q_P снижалось в два раза под воздействием актиничного света интенсивностью $200 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ по сравнению со значением q_P при интенсивности $60 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Фотохимические реакции, флюоресценция и тепловая диссипация являются конкурентными процессами, поэтому повышение значения фотохимического гашения (q_P) приводит к снижению значения нефотохимического гашения (q_N) (рис. 5).

Содержание пигментов. Придонные листья характеризуются более высоким содержанием хлорофилла *a*, *b* и каротиноидов по сравнению с плавающими листьями. Соотношение хлорофилла *a/b* ниже у придонных листьев. Отно-

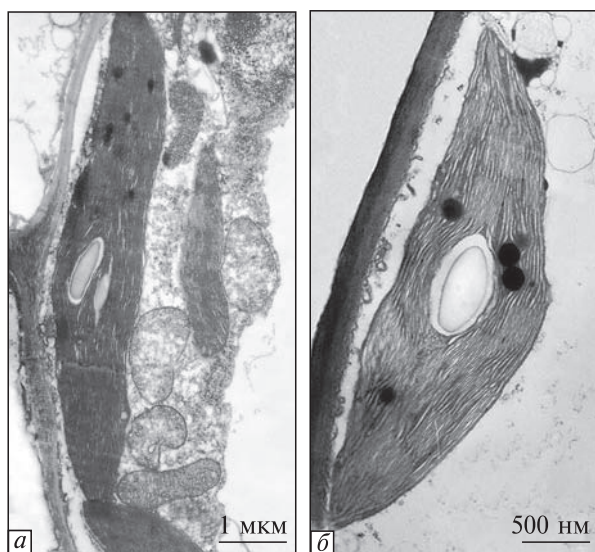


Рис. 4. Фрагменты клеток мезофилла придонных листьев *Nuphar lutea*, находящихся на глубине 1,5 м: *a* – фрагмент клетки верхнего слоя мезофилла; *б* – фрагмент клетки нижнего слоя мезофилла

шение общего количества хлорофилла к количеству каротиноидов ниже у листьев, находящихся на глубине 0,5 м, и выше у листьев с глубины 1,5 м по сравнению с плавающими листьями (табл. 4).

Обсуждение полученных данных. В наших предыдущих исследованиях установлено, что листья *N. lutea*, находящиеся в разных физических средах – воздушной и водной, отличаются по анатомическому строению листа [15]. С увеличением глубины изменяется интенсивность освещения и соотношения спектральных линий, что оказывает влияние на показатели фотосинтеза и соответственно ультраструктуру пластидного аппарата придонных листьев, находящихся на разной глубине в водоеме. Клетки мезофилла листьев, находящихся на глубине 1,5 м, содержат более крупные хлоропласты, грани насчитывают большее число тилакоидов, митохондриальная популяция более полиморфна; в контакте с хлоропластами находится большее ко-

Таблица 3

Характеристика параметров кривых индукции флюоресценции хлорофилла плавающих и придонных листьев *N. lutea*, произрастающих на разной глубине ($n = 5$, $P = 0,05$)

Интенсивность света, мкмоль·м ⁻² с ⁻¹	Активный свет			
	Fv/Fm	F'v/F'm	qP	qN
	M ± m			
Плавающие листья				
30	0,77 ± 0,022	0,70 ± 0,012	0,95 ± 0,014	0,32 ± 0,025
60		0,71 ± 0,015	0,94 ± 0,017	0,25 ± 0,031
200		0,69 ± 0,018	0,90 ± 0,019	0,32 ± 0,062
500		0,57 ± 0,052	0,75 ± 0,086	0,61 ± 0,095
1000		0,40 ± 0,226	0,67 ± 0,073	0,84 ± 0,026
Придонные листья, 0,5 м				
30	0,75 ± 0,006	0,65 ± 0,013	0,91 ± 0,003	0,27 ± 0,098
60		0,66 ± 0,014	0,81 ± 0,001	0,39 ± 0,019
200		0,38 ± 0,027	0,44 ± 0,044	0,85 ± 0,009
500		0,36 ± 0,031	0,19 ± 0,015	0,87 ± 0,027
1000		0,21 ± 0,026	0,16 ± 0,014	0,92 ± 0,29
Придонные листья, 1,5 м				
30	0,75 ± 0,008	0,64 ± 0,021	0,78 ± 0,053	0,20 ± 0,04
60		0,64 ± 0,018	0,82 ± 0,018	0,45 ± 0,064
200		0,39 ± 0,027	0,42 ± 0,025	0,84 ± 0,013
500		0,40 ± 0,017	0,23 ± 0,043	0,84 ± 0,014
1000		0,39 ± 0,028	0,21 ± 0,050	0,82 ± 0,017

личество митохондрий по сравнению с клетками мезофилла листьев с глубины 0,5 м.

В ультраструктуре фотосинтетического аппарата разных слоев мезофилла придонных листьев *N. lutea* также были обнаружены отличия. В листьях, находящихся на глубине 0,5 м, они незначительны; более заметны они у листьев с глубины 1,5 м – в клетках верхнего слоя мезофилла хлоропласты крупнее, чем в клетках нижнего (табл. 1). В распределении гран по количеству тилакоидов в хлоропластах мезофилла верхнего и нижнего слоев также наблюдаются различия. Межтканевые и межклеточные различия пластидного аппарата описаны у разных типов листьев двух видов водного лютика: у *Batrachium eradicatedum* (Laest.) Fries. надводные и подводные листья имеют сходное анатомическое и морфологическое строение, у *B. peltatum* (Schrank.) C. Presl. листья имеют анатомические и морфологические особенности. Подобные различия могут быть связаны с типом специализации клеток и тканей: проводящих путей и структуры, величины и частоты встречаемости пластид в эпидермисе, мезофилле. Межклеточные различия пластид в однородных по клеточному составу тканях могут быть следствием неравномерности распределения света и доступности CO_2 и O_2 [16].

Ультраструктура клеток палисадной паренхимы плавающих листьев и недифференцированного мезофилла придонных листьев значительно отличается: хлоропласты придонных листьев расположены вдоль поперечных (периклиальных) стенок клетки, они крупнее (табл. 1), содержат граны с большим числом

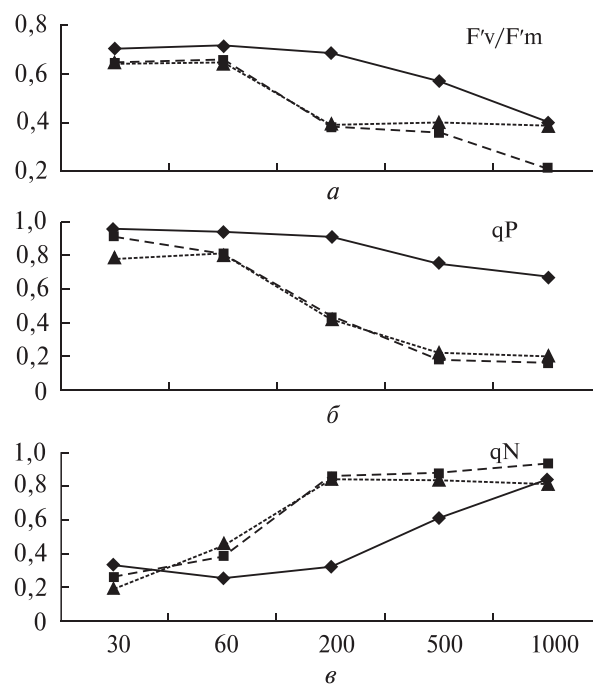


Рис. 5. Зависимость эффективного квантового выхода фотохимических реакций ФСП (а), фотохимического (б) и нефотохимического (в) тушения флуоресценции хлорофилла в хлоропластах мезофилла листьев *Nuphar lutea* от интенсивности актиничного света (по горизонтали, $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$): \blacklozenge – плавающие листья; \blacksquare – придонные листья, находящиеся на глубине 0,5 м; \blacktriangle – придонные листья, находящиеся на глубине 1,5 м

тилакоидов (табл. 2), митохондрии меньшего размера, аппарат Гольджи и гранулярный эндоплазматический ретикулум развиты слабо, присутствует большое количество периплазматических телец. Подобные отличия описаны у таких растений, как *Rumex palustris* Smith.

Таблица 4

Содержание фотосинтезирующих пигментов у *N. lutea*, мг/г сухого веса листьев

Пигменты	Типы листьев		
	Плавающие	Придонные 0,5 м	Придонные 1,5 м
Хлорофилл <i>a</i>	4,66 ± 1,32	8,16 ± 0,79	9,56 ± 1,12
Хлорофилл <i>b</i>	1,63 ± 0,48	2,95 ± 0,33	3,98 ± 0,51
Хлорофилл (<i>a + b</i>)	6,29 ± 1,80	11,1 ± 1,11	13,5 ± 1,63
Каротиноиды	1,41 ± 0,27	2,68 ± 0,30	2,44 ± 0,13
Хлорофилл <i>a/b</i>	2,88 ± 0,08	2,78 ± 0,08	2,41 ± 0,04
Хлорофилл/каротиноиды	4,32 ± 0,51	4,15 ± 0,08	5,50 ± 0,37

и *Ranunculus flabellaris* Raf. У *R. palustris* хлоропласты погруженных листьев (как и хлоропласты *R. flabellaris*) находятся вдоль периклиальных стенок клеток мезофилла, не граничащих с межклетниками. Предполагается, что подобное расположение хлоропластов обусловлено не только действием света, но и доступностью CO_2 . У наземных листьев CO_2 поступает через устьица в межклетники и оттуда диффундирует в хлоропласты, чем и обусловлено их расположение вдоль антиклинальных стенок клетки. Ориентация хлоропластов погруженных листьев вдоль периклиальных стенок свидетельствует о том, что CO_2 поступает в них через эпидермис, при этом кутикула является основным барьером для его диффузии [17]. У гетерофильного водного растения *R. flabellaris* хлоропласты подводных листьев содержат граны с большим числом тилакоидов и по структуре сходны с листьями наземных растений, выросших в тени. Показано, что различия между наземными и подводными листьями вызваны не только плотностью светового потока, но и изменениями спектральных линий. Кроме того, в клетках подводных листьев *R. flabellaris*, как и в клетках *N. lutea*, находится большое количество периплазматических телец, возможно принимающих участие в транспорте растворенных веществ [18]. У *Hydrophila polysperma* Т.Андерс различия ультраструктуры клеток надводных и подводных листьев сводятся к разнице в количестве пероксисом: в клетках палисадной паренхимы надводных листьев их больше, чем в соответствующих клетках подводных листьев, что объясняется снижением интенсивности фотодыхания в погруженных листьях [19].

У некоторых гетерофильных водных растений различия между водными и плавающими листьями проявляются на всех уровнях: морфологическом, анатомическом, ультраструктурном, у других — только на ультраструктурном, несмотря на существование листьев в разных физических средах, с разной обеспеченностью кислородом, углекислым газом и светом. Так, в ультраструктуре клеток мезофилла плавающих и придонных листьев с разной глубины наблюдаются отличия как на уровне ультраструктуры фотосинтетического

аппарата, так и на уровне митохондриальной популяции, что свидетельствует о разнице в протекании физиологических процессов — фотосинтеза и дыхания.

Величина максимального квантового выхода фотохимических реакций ФСII (F_v/F_m), характеризующего эффективность работы ФСII в адаптированных к темноте листьях в условиях, когда хиноновый пул (Q_a) полностью окислен, примерно одинакова у многих растений независимо от условий произрастания [20, 21]. Эффективный квантовый выход фотохимических реакций комплексов ФСII (F'_v/F'_m) используется для оценки их максимальной эффективности при определенной интенсивности действующего света, когда хиноновый пул (Q_a) частично восстановлен. Величина F'_v/F'_m придонных листьев *N. lutea* независимо от глубины произрастания резко уменьшается при повышении интенсивности актиничного света с 60 до 200 $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ (рис. 5), что совпадает с литературными данными для *R. palustris* [17] и *N. lutea* [22]. Для *N. lutea* показано также отсутствие изменения эффективности фотосинтеза подводных листьев в течение суток. Суточный ритм эффективности фотосинтеза плавающих листьев зависит от интенсивности света, длины дня, температуры воздуха. Низкий уровень эффективности фотосинтеза подводных листьев и отсутствие колебания значений эффективности фотосинтеза в течение суток обусловлено низким содержанием CO_2 в воде, невозможностью использования других источников углекислоты и отсутствием суточных изменений его концентраций [22].

Фотохимическое гашение (q_P) отражает степень окисленности пула Q_a , т.е. долю открытых центров ФСII в определенных условиях освещенности. Так как величина фотохимического (q_P) и нефотохимического (q_N) гашения зависит от интенсивности актиничного света, его увеличение приводит к снижению и увеличению q_P и q_N соответственно. Изменение параметров q_P и q_N связано с увеличением степени восстановленности хинонового пула (Q_a) и тепловой диссипации поглощенных квантов. Предполагается, что увеличение q_P , отражающее степень окисленности хинонового пула Q_a , связано с более

быстрым окислением пластохинона комплексами цитохромов b_6/f вследствие ускорения оттока электронов к ФСІ [21]. Параметр qN повышается при воздействии избыточного света, что отражает повышение диссипации энергии поглощенных квантов света в виде тепла. Таким образом, растению удастся избежать повреждения реакционных центров светом [11]. На примере *R. palustris*, способного переносить затопление путем формирования «водных листьев», было показано, что увеличение содержания CO_2 приводит к увеличению параметра qP и соответственно снижению qN , т.е. повышению эффективности использования световой энергии [17].

По ультраструктуре пластидного аппарата и содержанию фотосинтезирующих пигментов плавающие листья *N. lutea* можно отнести к листьям светового типа, а придонные — к листьям теневого типа. Отношение хлорофилла a/b ниже у растений теневого типа за счет большего количества пигмент-белковых комплексов LHC-II. Уменьшение отношения хлорофилла a/b может рассматриваться как увеличение антенного комплекса ФСІІ [14]. Упомянутый показатель уменьшался с увеличением глубины произрастания придонных листьев — $2,78 \pm 0,08$ и $2,41 \pm 0,04$ у листьев с глубины 0,5 и 1,5 м соответственно. Подобная закономерность описана у *Potamogeton pectinatus* L. и *P. perfoliatus* L.: при увеличении глубины нахождения листьев (*P. perfoliatus*) или всего растения (*P. pectinatus*) пигментный аппарат приобретал черты «теневого типа» (уменьшение соотношения хлорофилла a/b , возрастание доли хлорофилла в светособирающем комплексе). При затенении соотношение хлорофилл/каротиноиды уменьшалось. Предполагается, что пигментный аппарат видов *Potamogeton* при затенении вследствие увеличения глубины или замутнения воды претерпевал качественные и количественные изменения. Эти изменения носят компенсаторный характер и сводятся к увеличению светособирающей способности фотосинтетического аппарата растений в условиях ослабления и изменения спектрального состава проникающего в толщу воды света [23].

Каротиноиды выполняют две функции в комплексах фотосинтетической антенны: обес-

печивают дополнительное поглощение световой энергии (поглощают свет в сине-зеленой области спектра 350–500 нм) и принимают участие в защите фотосинтетического аппарата от активных форм кислорода. В подводных листьях высокое содержание каротиноидов свидетельствует о выполнении ими функции светособирающих пигментов.

Выводы. Впервые показаны различия ультраструктуры клеток мезофилла плавающих и придонных листьев, а также различия клеток мезофилла придонных листьев, находящихся на разной глубине. Отмечены межклеточные и межклеточные отличия в придонных листьях, находящихся на разной глубине. Плавающие и придонные листья *N. lutea* отличаются и на функциональном уровне: плавающие листья характеризуются более эффективной работой ФСІІ, что подтверждается увеличением уровня фотохимического гашения (qP) и эффективного квантового выхода фотохимических реакций ($F'v/F'm$). Эффективность работы ФСІІ придонных листьев резко снижается при воздействии на них света интенсивностью более $60 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Укрупнение хлоропластов, увеличение количества хлорофилла в них и изменение пигментного состава можно рассматривать как приспособление подводных листьев к уменьшению интенсивности света и изменению соотношения спектральных линий.

Автор выражает благодарность А.А. Сивашу, старшему научному сотруднику отдела мембранологии и фитохимии Института ботаники им. Н.Г. Холодного, за ценные советы и помощь в проведении исследований.

E.N. Klimenko

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL ASPECTS OF HETEROPHYLLY IN *NUPHAR LUTEA* (L.) SMITH.: ULTRASTRUCTURE AND PHOTOSYNTHESIS

Ultrastructure and functional characteristics of photosynthetic apparatus of the floating and submersed leaves of heterophyllous aquatic plant *Nuphar lutea* (L.) Sibth. et Sm. were examined. Differences in the mesophyll cell chloroplast ultrastructure, pigment content and chlorophyll fluorescence parameters of floating and submersed leaves as well as of submersed leaves at the different water depth were detected. The

efficiency of PS II was established to reduce significantly under the chlorophyll fluorescence induction with light intensity higher than $60 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. The obtained results may be considered as plant adaptation to reduced light intensity and changed light spectrum in the water.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Sculthorpe C.D.* The biology of aquatic vascular plants. — London, 1967. — 610 p.
2. *Briggs D., Walters S.M.* Plant variation and evolution. — Cambridge : Univ. press, 1984. — 512 p.
3. *Kerstetter R.A., Poiting R.S.* The specification of leaf identity during shoot development // *Ann. Rev. Cell and Develop. Biol.* — 1998. — **14**. — P. 373–398.
4. *Titus J., Sullivan P.G.* Heterophylly in the yellow waterlily, *Nuphar variegata* (*Nymphaeaceae*): effects of $[\text{CO}_2]$, natural sediment type, and water depth // *Amer. J. Bot.* — 2001. — **88**. — P. 1469–1478.
5. *Arber A.* Water Plants. — Cambridge : Univ. press, 1920. — 436 p.
6. *Hutchinson G.E.* A Treatise on Limnology. Vol. 2. — New York : Wiley, 1967. — 1115 p.
7. *Young J.P., Horton R.F.* Heterophylly in *Ranunculus flabellaris* : The effect of abscisic acid on leaf anatomy // *Ann. Bot.* — 1987. — **60**. — P. 117–125.
8. *Зауралова Н.О.* Ассимиляционный аппарат некоторых видов пресноводных растений // *Бот. журн.* — 1980. — **65**, № 10. — С. 1439–1446.
9. *Горышина Т.К., Зауралова-Пепеляева Н.О.* О пластидном аппарате в листьях водных и прибрежных растений // *Экология*. — 1983. — № 5. — С. 25–33.
10. *Силаева А.М., Силаев А.В.* Методы качественного анализа электронно-микроскопических изображений хлоропластов // *Физиология и биохимия культур. растений*. — 1979. — № 6. — С. 547–562.
11. *Корнеев Д.Ю.* Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла. — К.: Альтерпрес, 2002. — 188 с.
12. *Maxwell K., Johnson G.N.* Chlorophyll fluorescence — a practical guide // *J. Exp. Bot.* — 2000. — **51**, № 345. — P. 659–668.
13. *Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М.* Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание. — М.: Высш. школа, 1975. — 391 с.
14. *Lichtenthaler H.K., Buschmann C.* Chlorophylls and carotenoids : Measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy // *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. — John Wiley & Sons Inc., 2000.
15. *Клименко О.М.* Анатомічні особливості листків гетерофільної рослини *Nuphar lutea* (L.) Smith. // *Укр. бот. журн.* — 2011. — **68**, № 2. — С. 105–110.
16. *Милашвили Т.Р., Гамалей Ю.В.* Особенности пластидного аппарата подводных и надводных листьев двух видов водного лютика // *Цитология*. — 1985. — **27**, № 5. — С. 511–517.
17. *Mommer L., Pons T.L., Wolters-Arts A.M.C., Venema J.H., Visser E.J.W.* Submergence-induced morphological, anatomical, and biochemical responses in a terrestrial species affect gas diffusion resistance and photosynthetic performance // *Plant Physiol.* — 2005. — **139**, № 1. — P. 497–508.
18. *Young J.P., Dengler N.G., Donnelly P.M.* Heterophylly in *Ranunculus flabellaris*: the effect of abscisic acid on leaf ultrastructure // *Ann. Bot.* — 1990. — **65**. — P. 603–615.
19. *Кравкина И.М., Мирославов Е.А.* Анатомия и ультраструктура клеток надводных и подводных листьев *Hygrophila polysperma* (*Acantaceae*) // *Бот. журн.* — 1986. — **71**, № 7. — С. 881–886.
20. *Топчій Н.М., Сиваш О.О.* Структурно-функціональні характеристики фотосинтетичного апарату гороху (*Pisum sativum* L.) в умовах варіації спектрального складу світла в червоному діапазоні // *Укр. бот. журн.* — 2005. — **62**, № 4. — С. 581–588.
21. *Krzic N.S., Gaberscik A.* Photochemical efficiency of amphibious plants in an intermittent lake // *Aquat. Bot.* — 2005. — **83**. — P. 281–288.
22. *Snir A., Gurevitz M., Marcus Y.* Alterations in Rubisco activity and in stomatal behavior induce a daily rhythm in photosynthesis of aerial leaves in the amphibious plant *Nuphar lutea* // *Photosynth. Res.* — 2006. — **90**. — P. 233–242.
23. *Шерстнева О.А.* Пигментный комплекс подводных листьев некоторых видов *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) в разных условиях освещенности // *Бот. журн.* — 2004. — **89**, № 5. — С. 821–829.

Поступила 13.10.11