

УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛІТИН МЕЗОФІЛУ ЛИСТКІВ *ALYSSUM DESERTORUM* L. В УМОВАХ ЗАТОПЛЕННЯ ҐРУНТУ

Ю.М. АКИМОВ, Т.В. ВОРОБИЙОВА

Інститут ботаніки ім М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, Київ 01601, Україна

E-mail: yuri.akimov@gmail.com

Досліджено вплив затоплення ґрунту (5- та 10-днів) на ультраструктуру клітин мезофілу листків псамофіту бурячка пустельного (*Alyssum desertorum* L.). Показано, що характерною рисою фотосинтезуючих клітин листків цього виду є наявність великих до 6 мкм² (площа перерізу) пероксисом, які щільно контактують з хлоропластами та мітохондріями. Загальна організація клітин палисадної паренхіми на 5- та 10-ту добу затоплення в основному подібна до такої в контролі. Відмічено незначне зменшення розмірів пероксисом на 5-ту добу затоплення і їх збільшення на 10-ту добу та частіше утворення мультивезикулярних структур (скупчення ендомембран) у вакуолі, що може розглядатися як посилення автофагії цитоплазми під впливом гіпоксії. Відмінності в ультраструктурі хлоропластів під впливом затоплення полягали у істотному, майже дворазовому збільшенні лінійних розмірів гранул транзитного крохмалю, розмірів та кількості пластоглобул, особливо на 10-добу, набухання гранальних та стромальних тилакоїдів на 10-добу. Зміни в ультраструктурі хлоропластів бурячка пустельного під впливом затоплення збігаються з такими, що і у досліджених в цьому відношенні мезофітів. Отримані дані щодо ультраструктури хлоропластів такого псамофіту, як бурячок пустельний, свідчать на користь повноцінного функціонування його фотосинтетичного апарату в умовах короткочасного затоплення ґрунту, що покликано сприяти виживанню проростків експериментальних рослин за таких умов.

Ключові слова: псамофіт, затоплення ґрунту, ультраструктура клітини, цитоплазма, хлоропласт, пероксисома, адаптація.

Вступ. Проблема здатності рослин адаптуватися до несприятливих, іноді загрозливих, змін довкілля на різних етапах онтогенезу не тільки залишається, але в наш час і суттєво загострюється у зв'язку з прогнозами глобальних змін клімату, які передбачають посуху та повені. Затоплення ґрунтів, що швидко виснажує ки-

сень, є одним із значних абіотичних чинників, які негативно впливають на ріст рослин, аж до їхньої загибелі. На сьогодні встановлено морфологічні, фізіологічні, клітинні та молекулярні ознаки, які забезпечують існування та ріст повітряно-водних і справжніх водних рослин та наземних рослин в умовах надмірно зволжених ґрунтів, тобто гіпоксії (Bailey-Serres and Voeselek, 2008; Hirabayashi et al, 2013; Nasrullah et al, 2022).

Надзвичайна увага надається ризику затоплення угідь сільськогосподарських культур, які у своїй більшості є мезофітами, чутливими до анаеробних умов ґрунту, що спричиняє різке зниження врожайності (Bailey-Serres et al, 2012; Morris and Brewin, 2014; Patel et al, 2014). Майже поза увагою залишаються питання впливу затоплення ґрунту на псамофіти – екологічна група, до якої належать рослини, які зростають на піщаних ґрунтах. У зв'язку зі своєрідністю умов зростання псамофіти відзначаються підвищеною чутливістю до змін екологічних факторів навколишнього середовища.

Оскільки процес фотосинтезу є дуже чутливим до впливу посухи та затоплення (Zhang et al, 2019; Todorova et al, 2022; Sharma et al, 2022), нами досліджено вплив затоплення ґрунту на ультраструктуру фотосинтетичного апарату листків псамофіту *Alyssum desertorum* Stapf. (бурячок пустельний, родина Brassicaceae), добре пристосованого до посушливих умов та адаптованого до ґрунтів легкої та середньої структури (Li Y et al, 2017).

Матеріал та методи. В Україні *A. desertorum* росте на сухих схилах та на оголеннях різних порід, на відкритих схилах гір та пагорбів, у рівнинних степах – на піщаних ґрунтах, рідше в соснових борах та на їхніх окраїнах, ефемер, після плодоношення засихає (Ільїнська, 2005). Насіння збирали у травні 2021 та 2022 рр. з рослин сухих піщаних ділянок схилів байрач-

ного лісу степової зони Дніпропетровської області, висівали у горщики та заливали водою на 5–10 мм над поверхнею ґрунту на стадії проростків із чотирма справжніми листками. Контрольні рослини вирощували у ґрунті 30 % вологості. Експерименти проводили впродовж 5- та 10-ти діб, оскільки вже наприкінці останнього терміну спостерігалось пожовтіння листків.

Для електронно-мікроскопічного дослідження брали висічки з верхівкової частини 2-ої пари справжніх листків п'яти рослин, які фіксували 3%-ним глутаральдегідом на 0,1 М калодилатному буфері (рН 7,2) 3 год. з вакуумною інфільтрацією, а потім – 1 %-ним тетраоксидом осмію на тому ж буфері 1 год при кімнатній температурі та 12 год при 4 °С. Зразки зневоднювали в етанолі зростаючої концентрації та поміщали у суміш епоксидних (Epon 812-Araldite) смол згідно (Klymchuk et al, 2001). Зрізи (60 ± 10 нм) отримували на ультрамікротомі LKB, фарбували цитратом свинцю за Рейнольдсом та досліджували за допомогою трансмісійного електронного мікроскопу JEM-1230 (JEOL) за прискорюючої напруги 80 кВ.

Морфометричний аналіз дослідних рослин проводили за допомогою програми UTHSCSA Image Tool, використовуючи масштабну лінійку електронно-мікроскопічних зображень. Для аналізу відбирали клітини верхівки листової пластинки, найбільш диференційовані клітини на початку активного розтягування за рахунок вакуолізації та нарощування клітинної стінки. Для кожного вимірювання $n = 50$, відхилення від середнього арифметичного вираховували за допомогою програми Excel пакету Microsoft Office; достовірність різниці між середніми показниками в досліджуваних умовах визначали із ймовірністю не меншою, ніж 95 % ($P \leq 0,05$).

Результати та обговорення. Показано, що листки досліджених рослин бурячка пустельного густо опушені зірчастими трихомами, адаксіальна та абаксіальна поверхні листків вкриті кутикулою. Клітини мезофілу слабо диференційовані на палісадну та губчасту паренхіму, в листках наявні численні повітряні порожнини (рис 1, 2 — *a*, *d*, * зірочки). В цілому мікроморфологія досліджених листків подібна до

такої листків рослин цього виду, які зростають у Східній Анатолії, Туреччина (Akyol et al, 2017).

Ультраструктура паренхімних клітин мезофілу листків є типовою для фотосинтезуючих клітин – велика центральна вакуоль та периферійний шар цитоплазми із розташованими у ньому органелами (рис. 1, *a*; рис. 2, *a*). Хлоропласти залежно від площини зрізу характеризувались витягнуто-сигароподібною, овально-лінзоподібною або округлою формою та щільно контактували з мітохондріями та поодинокими пероксисомами (рис. 1, 2, *b*, *v*, *ж*) з гранулярним та тонкофібрилярним вмістом середньої електронної щільності та площею зрізу 3,62 мкм². Популяція мітохондрій з добре розвиненими кристами поліморфна: спостерігаються органели округлої, овальної та видовженої форми. Максимальна кількість мітохондрій, які контактують із хлоропластами – 6. Наявність великих пероксисом (з площею до 6 мкм²) є характерною рисою фотосинтезуючих клітин листків псамофіта *A. desertorum* (рис. 1, *г*; рис. 2, *в*). Іноді спостерігаються пероксисоми із електроннощільними скупченнями гранулярного матеріалу на периферії органел в зонах контакту із мітохондріями та пластидами.

Відомо, що за морфологією та метаболізмом пероксисоми є дуже динамічними органелами рослинних і тваринних клітин, які містять не менш 200 білків, в основному ферментів, та виконують різноманітні функції залежно від органів та типу тканин (Jansen RLM, Santana-Molina C, van den Noort M, Devos DP, van der Klei IJ, 2021) Comparative genomics of peroxisome biogenesis proteins: making sense of the PEX proteins. *Front. Cell Dev. Biol.* 9:654163. doi: 10.3389/fcell.2021.654163). Зазвичай пероксисоми мають 0,1–1,5 мкм в діаметрі, оточені однією мембраною, позбавлені ДНК та безпосередньо взаємодіють з іншими органелами та ліпідними тільцями (Hu et al, 2012; Pan et al, 2020). В клітинах мезофілу листків пероксисоми щільно контактують з хлоропластами та мітохондріями, виконуючи ключову роль у фотодиханні (Reumann and Bartel, 2016; Kao et al, 2018; Oikawa et al, 2019). Тонкі вирости пероксисомної мембрани у рослин, які названо пероксулами (peroxules), збільшують площу

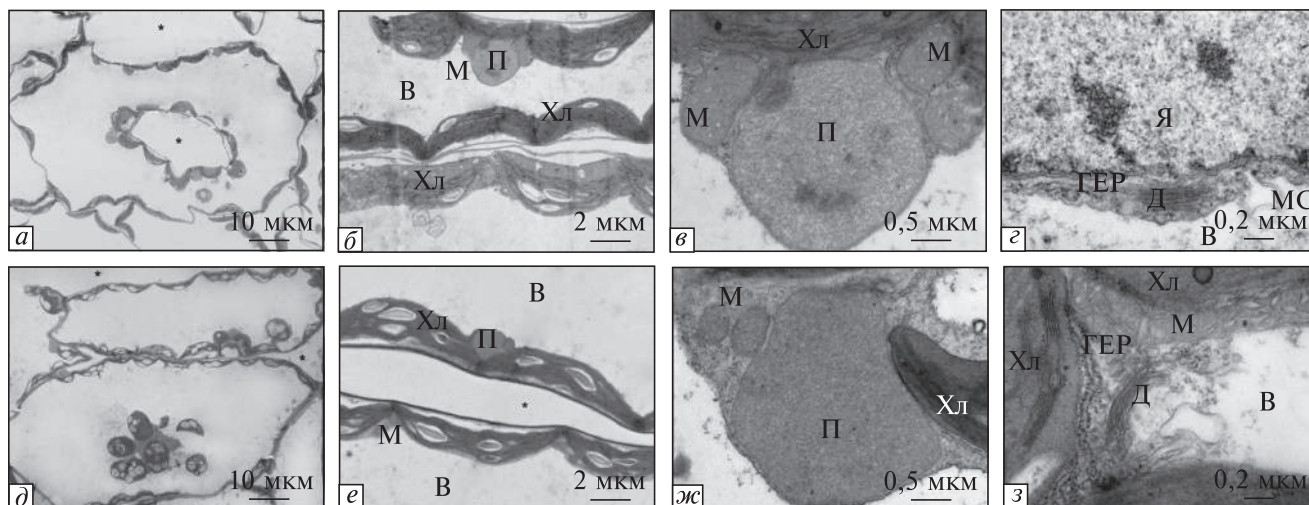


Рис. 1. Клітини (а, д) та фрагменти клітин (б–з) мезофілу листків бурячка пустельного. а–г – контроль; д–з – 5 дів затоплення; а, д – загальний вигляд клітин палисадної паренхіми. Масштаб: 10 мкм. б, е – хлоропласти, мітохондрії, пероксисоми, фрагменти клітин. Масштаб: 2 мкм. в, ж – пероксисоми збільшення (масштаб: 0,5 мкм); з, з – гранулярний ендоплазматичний ретикулум, диктіосома. Масштаб: 0,2 мкм. Хл – хлоропласт, М – мітохондрія, П – пероксисома, Д – диктіосома, ГЕР – гранулярний ендоплазматичний ретикулум, МС – мультивезикулярна структура, В – вакуоль, Я – ядро

контактів між органелами та можуть сприяти доставці ферментів з пероксисом до кінцевого місця призначення (Као et al, 2018). Повідомляється, що пероксиди збільшуються у відповідь на перекис водню та гідроксил радикал і втягуються після послаблення стресу (Reumann and Bartel, 2016).

Грани хлоропластів бурячка пустельного складаються в середньому з 6,5 тилакоїдів. Пластиди містять пластоглобули, в середньому 15 на зріз хлоропласту (рис. 2, в).

На 5-ту та 10-ту добу затоплення загальна організація паренхімних клітин мезофілу залишається в основному подібною до такої в контролі (рис. 1, 2, а, д). Пероксисоми на 5-ту

добу затоплення дещо зменшувались в розмірах ($2,91 \pm 0,2$ мкм² порівняно з контролем $3,72 \pm 0,25$ мкм²), а на 10-ту добу збільшувались ($4,05 \pm 0,24$ мкм² порівняно із контролем $3,8 \pm 0,21$ мкм²) (рис. 1, 2, ж, з, табл. 1). Частіше спостерігалися скупчення ендомембран у вакуолі, що можна розглядати як посилення автофагії цитоплазми під впливом гіпоксії (рис. 1, з).

Певні відмінності виявлено в ультраструктурі хлоропластів, перш за все істотне, майже двократне збільшення розмірів крохмальних зерен, особливо на 5-ту добу затоплення – $1,12$ мкм² (парціальний об'єм 13,4 %), на 10-ту добу затоплення – $0,73$ мкм² (парціальний об'єм 12,8 %) (рис. 3, 4; табл. 2).

Таблиця 1. Морфометричні показники ультраструктури хлоропластів палисадної паренхіми листків бурячка пустельного в контролі та після 5 і 10 дів затоплення

Показник	Контроль	5 дів затоплення	Контроль	10 дів затоплення
Площа хлоропласту, мкм ²	$11,00 \pm 0,85$	$13,35 \pm 1,03$ *	$10,96 \pm 0,85$	$7,4 \pm 0,56$ *
Площа зерен крохмалю, мкм ²	$0,64 \pm 0,03$	$1,12 \pm 0,08$ *	$0,44 \pm 0,04$	$0,73 \pm 0,06$ *
Діаметр пластоглобул, нм	$57,06 \pm 4,41$	$59,73 \pm 7,35$ *	$101,2 \pm 12,46$	$205,32 \pm 26,19$ *
Площа мітохондрій, мкм ²	$0,69 \pm 0,05$	$0,3 \pm 0,01$ *	$0,61 \pm 0,03$	$0,29 \pm 0,02$ *
Площа пероксисом, мкм ²	$3,72 \pm 0,25$	$2,91 \pm 0,2$ *	$3,8 \pm 0,21$	$4,05 \pm 0,24$

Примітка. *, статистично достовірні різниці між середніми показниками з рівнем ймовірності $P \leq 0,05$; n = 50.

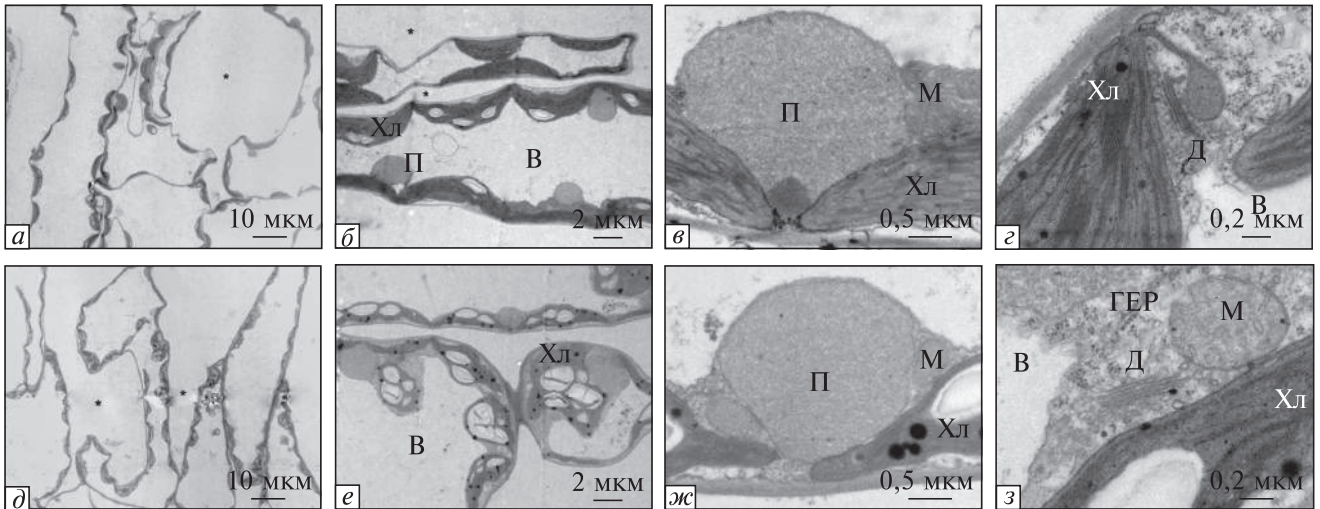


Рис. 2. Клітини (а, д) та фрагменти клітин (б–з) мезофілу листків бурячка пустельного; а–г – контроль; д–з – 10 діб затоплення. а, д – загальний вигляд клітин палисадної паренхіми (масштаб: 10 мкм); б, е – хлоропласти, мітохондрії, пероксисоми, фрагменти клітин (масштаб: 2 мкм); в, ж – пероксисоми, збільшення (масштаб: 0,5 мкм); з, з – ендомембранні утворення (масштаб: 0,2 мкм). Хл – хлоропласт, М – мітохондрія, П – пероксисома, Д – диктіосома, В – вакуоль

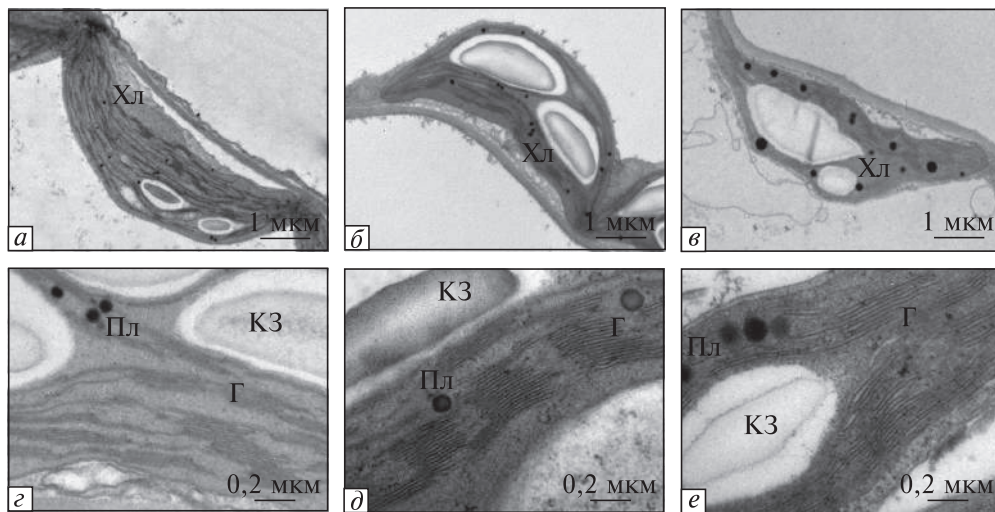


Рис. 3. Хлоропласти мезофілу листків бурячка пустельного. Накопичення крохмалю в хлоропластах. а, г – контроль; б, д – 5 діб затоплення; в, е – 10 діб затоплення; а, б, в – масштаб: 10 мкм; г, д, е – масштаб: 0,2 мкм. Хл – хлоропласт, Пл – пластоглобула, Г – грана, Г – тилакоїд, КЗ – крохмальне зерно

Таблиця 2. Парціальні об'єми компонентів хлоропластів палисадної паренхіми листків бурячка пустельного в контролі та після 5 і 10 діб затоплення, %

Показник	Контроль	5 діб затоплення	Контроль	10 діб затоплення
Тилакоїди гран	22,844	21,166	19,245	18,964
Строма	47,481	45,534	51,568	48,202
Тилакоїди стромы	18,12	16,966	17,246	15,957
Крохмальні зерна	8,8	13,408	9,02	12,74
Пластоглобули	2,74	2,92	2,81	4,12

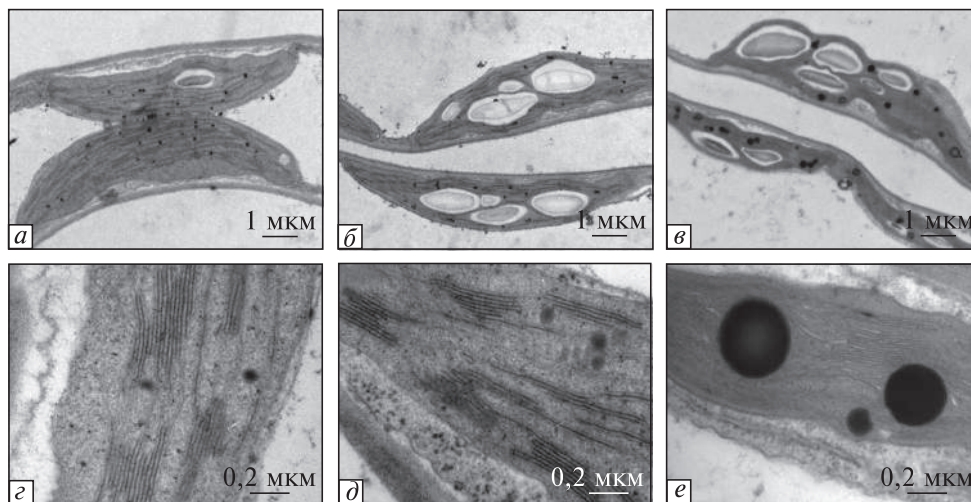


Рис. 4. Хлоропласти мезофілу листків пустельного бурачка. Пластоглобули та тилакоїди. *a, z* – контроль; *б, d* – 5 діб затоплення; *в, e* – 10 діб затоплення; *a, б, в* – масштаб: 10 мкм; *z, d, e* – масштаб: 0,2 мкм. Хл – хлоропласт, Пл – пластоглобула, Г – грана, Т + тилакоїд

Накопичення вуглеводів, зокрема крохмалю, в хлоропластах листків під впливом затоплення є характерним для видів, особливо чутливих до гіпоксії, наприклад, *Helianthus annuus* (Wample and Davis 1983), *Citrus jambhiri* та *C. aurantium* (Vu et al, 1992), *Phoebe sheareri* (Shi et al, 2023), але відомо і для стійких, наприклад, *Quercus alba* (Gravatt and Kirby, 1998), *Eucalyptus globulus* (Merchant et al, 2010), *Distylium chinense* (Liu et al, 2014), та асоціюється із пригніченням фотосинтезу. Вважається, що акумуляція транзитного крохмалю в листках, а також розчинних вуглеводів у флоемі та низька концентрація вуглеводів у коренях є наслідком зниження швидкості флоемного транспорту до коренів, викликаного пригніченням кореневого аеробного метаболізму в умовах низького рівня кисню (Wample and Davis 1983; Tora and Cheeseman, 1992; Kreuzwieser et al, 2004; Kreuzwieser and Rennenberg, 2014). Проте існує багато повідомлень про зменшення вмісту крохмалю в хлоропластах листків різних видів рослин у відповідь на дію посухи, засолення або екстремальної температури, що часто корелює із підвищенням стійкості рослин до дії стресора (Thalman and Santelia, 2017). На підставі таких даних, на думку авторів, метаболізм крохмалю стає ключовим чинником, що визначає виживання рослини за несприятливих умов. В той же час відомо про збільшення обсягу крохмаль-

них зерен в листках не тільки при затопленні, як вже зазначалось вище, але і при дії посухи та сольового стресу, як наприклад у *Cynodon dactylon* (Utrillas and Alegre, 1997) та *Phragmites australis* (Kanai et al, 2007) відповідно, що потребує подальших досліджень для з'ясування залежності метаболізму транзитного крохмалю від виду та екології рослини, органу, типу тканини та природи діючого чинника.

Встановлено, що розміри пластоглобул на 5 добу затоплення істотно не відрізнялись: діаметр у контролі 57,06 нм, при затопленні 59,73 нм, але значно, майже двократно збільшувалися на 10-ту добу затоплення: 205,32 нм порівняно із 101,2 нм у контролі (рис. 4, *a, в, e*). Подібне збільшення кількості та розмірів пластоглобул при затопленні описано у інших рослин, зокрема, *Sorghum bicolor* (Zhang et al, 2019). Пластоглобули розглядаються як асоційовані з тилакоїдами ліпідні мікрокомпоненти, заповнені ліпофільними метаболітами та ферментами, кількість яких змінюється залежно від фази розвитку рослини та впливу зовнішнього середовища (van Wijk and Kessler, 2017). Збільшення розмірів пластоглобул відбувалося у відповідь на дію багатьох абіотичних чинників, наприклад при гіпертермії у *Hordeum vulgare* (Pshybytko et al, 2023) та в процесі старіння листків (van Wijk and Kessler, 2017). Припускається, що вони є динамічними ліпідними дже-

релами для підтримки певного співвідношення ліпід/білок у тилакоїдних мембранах шляхом обміну ліпідами між тилакоїдними мембранами та пластоглобулами (Kirchhoff, 2019).

Показано, що грани хлоропластів проростків *A. desertorum* в стаціонарних умовах росту містять 6,5 тилакоїдів в середньому, але за кількістю тилакоїдів грани значно варіюють, що утруднює статистично оцінити вплив затоплення на цей показник ультраструктури хлоропластів. Розмір хлоропластів, а саме площа зрізу органел зменшувалася на 10 добу затоплення на 30 % порівняно з контролем. Звичайно тилакоїди гран щільно упаковані (рис. 4, б, з), але на 10 добу затоплення спостерігалися гранальні та стромальні тилакоїди із збільшеним просвітом (рис. 4, е).

Зміни структури тилакоїдів під впливом флуктуацій зовнішніх чинників – освітлення, водного режиму, температури описано для багатьох рослин, наприклад, при затопленні для *Kosteletzkya virginica* (Zhou et al, 2011), *Zea mays* (Ren et al, 2016) and *Phoebe sheareri* (Shi et al, 2023). Пожовтіння листків розглядається як видимий симптом затоплених рослин. Вважається, що модифікація структури хлоропластів, зокрема, конденсація або набухання мтилакоїдів гран, впливає на структуру фотосистеми I (ФСІ) та фотосистеми II (ФСІІ) (Yoshioka-Nishimura, 2016; Sharma et al, 2022). Збільшення просвіту тилакоїдів може сприяти дифузії пластоціаніну, підвищуючи швидкість транспорту електронів між двома фотосистемами (Takahashi and Badger 2010; Zhou et al, 2011). Запропоновано модель контролю транспорту електронів/фотозахисту, яка потребує чіткого врахування ультраструктурної динаміки тилакоїдів, залежної від рівня водного обміну між цитозолем та хлоропластами у відповідь на варіації умов навколишнього середовища, в першу чергу інтенсивності світла (Gu et al, 2022).

Слід зазначити, що зміни ультраструктури хлоропластів бурячка пустельного під впливом затоплення ґрунту подібні до аналогічних змін, виявлених в аналогічних досліджених у мезофітів, які зростають в умовах достатнього зволоження, а саме: розмір хлоропластів, кількість та площа крохмальних зерен, кількість та діаметр пластоглобул, гранальність та структу-

ра тилакоїдів. За літературними даними зміни ультраструктури хлоропластів поєднуються з уповільненням дифузії CO₂, деградацією хлорофілу, стимуляцією перекисного окислення ліпідів, а також змінами транспорту електронів ФСІІ та вуглеводного обміну (Zhang et al, 2019; Todorova et al, 2022; Sharma et al, 2022), що веде до зниження інтенсивності фотосинтезу та загибелі рослин.

Отримані дані щодо ультраструктури хлоропластів на прикладі такого псамофіта, як бурячок пустельний, свідчать на користь повноцінного функціонування фотосинтетичного апарату в умовах короткочасного затоплення ґрунту, що сприяє виживанню проростків. В той же час, подальше пожовтіння листків та загибель бурячка пустельного на більш пізніх стадіях затоплення ґрунту відображають, очевидно, відсутність системної адаптації експериментальних рослин, в першу чергу метаболічної, тобто переходу на анаеробний метаболізм, за умов тривалої гіпоксії.

Дотримання етичних стандартів. Ця стаття не містить будь яких досліджень з використанням людей і тварин як об'єктів.

Конфлікт інтересів. Автори заявляють про відсутність конфлікту інтересів.

Фінансування. Фінансування роботи проводилось в рамках теми відділу анатомії і клітинної біології інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного №467 «Клітинні та молекулярні аспекти фенотипічної пластичності геліофітів, псамофітів і літофітів в контрастних умовах водного режиму».

ULTRASTRUCTURE OF LEAF MESOPHYLL CELLS OF *ALYSSUM DESERTORUM* L. UNDER SOIL FLOODING

Yu.M. Akimov, T.V. Vorob'ova

M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine, Tereshchenkivska str., 2, Kyiv 01601, Ukraine
E-mail: yuri.akimov@gmail.com

For the first time, the effect of 5- and 10-day soil flooding on the ultrastructure of the leaf mesophyll cells of the psammophyte desert beetroot (*Alyssum desertorum* L.) was investigated. The seeds for the experiments were collected from plants of dry sandy areas of the gully slopes of the ravine forest in the steppe zone of the Dnipropetrovsk region. It is shown that a characteristic feature of the leaf photosynthetic cells of this species is

the presence of single and large up to 6 μm peroxisomes, which are in close contact with chloroplasts and mitochondria, playing a key role in photorespiration. The general organization of palisade parenchyma cells on the 5th and 10th days of soil flooding is basically similar to that in the control. A slight decrease in the size of peroxisomes on the 5th day of flooding and its increase on the 10th day, and more often formation of multivesicular structures (assembly of endomembranes) in the vacuole, which is considered as an autophagy enhancement of the cytoplasm under hypoxia, were noted. Differences in the ultrastructure of chloroplasts under the influence of soil flooding consisted in a significant, almost two-fold increase in transient starch, the size and number of plastoglobules, especially on the 10th day, swelling of granal and stromal thylakoids on the 10th day. Changes in the ultrastructure of desert beetroot chloroplasts under the influence of soil flooding coincide with those of mesophytes studied in this respect. The obtained data on the chloroplast ultrastructure of desert beet psammophyte prove the functioning of the photosynthetic apparatus in conditions of short-term soil flooding, that contributes to the survival of seedlings. The subsequent yellowing of leaves and death of plants indicates, as is assumed, the lack of systemic adaptation, primarily metabolic, that is, the transition to anaerobic metabolism, in this species to long-term hypoxia.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ:

- Akyol Y, Kocabas O, Bozdogan B, Minareci E, Ozdemir C (2017) Vascular anatomy of *Alyssum alyssoides* and *A. desertorum* (Brassicaceae) from Eastern Anatolia, Turkey. *Phytologia Canica* 23:3–6.
- Bailey-Serres J, Lee S, Brinton E (2012) Waterproofing crops: effective flooding survival strategies. *Plant Physiol* 160:1698–1709. <https://doi.org/10.1104/pp.112.208173>
- Bailey-Serres J, Voesenek L (2008) Flooding stress: acclimations and genetic diversity. *Ann Rev Plant Biol* 59:313–339. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092752>
- Gravatt DA, Kirby CJ (1998) Patterns of photosynthesis and starch allocation in seedlings of four bottomland hardwood tree species subjected to flooding. *Tree Physiol* 18:411–417. <https://doi.org/10.1093/treephys/18.6.411>
- Gu L, Grodzinski B, Han J et al (2022) Granal thylakoid structure and function: explaining an enduring mystery of higher plants. *New Phytol* 236:319–329. <https://doi.org/10.1111/nph.18371>
- Hirabayashi Y, Mahendran R, Koirala S et al (2013) Global flood risk under climate change. *Nature Clim Change* 3:816–821. <https://doi.org/10.1038/nclimate1911>
- Hu J, Baker A, Bartel B et al (2012) Plant peroxisomes: biogenesis and function. *Plant Cell* 24(6):2279–2303. <https://doi.org/10.1105/tpc.112.096586>
- Ilijinska AP (2005) Species of the genus *Alyssum* L. (sect. *Alyssum*) in the flora of Ukraine. *Ukr Bot J* 62(2):223–234.
- Kanai M, Higuchi K, Hagihara T et al (2007) Common reed produces starch granules at the shoot base in response to salt stress. *New Phytologist* 176:572–580.
- Kao YT, Gonzalez KL, Bartel B (2018) Peroxisome function, biogenesis, and dynamics in plants. *Plant Physiol* 176:162–177. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01050>
- Kirchhoff H (2019) Chloroplast ultrastructure in plants. *New Phytologist* 223:565–574. <https://doi.org/10.1111/nph.15730>
- Klymchuk DO, Brown CS, Chapman DK, Vorobyova TV, Martyn GM (2001) Cytochemical localization of calcium in soybean root cap cells in microgravity. *Adv Space Res* 27:967–972
- Kreuzwieser J, Rennenberg H (2014) Molecular and physiological responses of trees to waterlogging stress. *Plant Cell Environ* 37:2245–2259. <https://doi.org/10.1111/pce.12310>
- Liu Z, Cheng R, Xiao W et al (2014) Effect of off-season flooding on growth, photosynthesis, carbohydrate partitioning, and nutrient uptake in *Distylium chinense*. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107636>
- Merchant A, Peuke AD, Keitel C et al (2010) Phloem sap and leaf ¹³C-carbohydrates and amino acid concentrations in *Eucalyptus globulus* change systematically according to flooding and water deficit treatment. *J Exper Bot* 61:1785–1793. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq045>
- Morris J, Brewin P (2014) The impact of seasonal flooding on agriculture: the spring 2012 floods in Somerset, England. *J Flood Risk Management* 7:128–140. <https://doi.org/10.1111/jfr3.12041>
- Nasrullah AS, Umar M et al (2022) Flooding tolerance in plants: from physiological and molecular perspectives. *Braz J Bot* 45:1161–1176. <https://doi.org/10.1007/s40415-022-00841-0>
- Oikawa K, Hayashi M, Hayashi Y, Nishimura M (2019) Re-evaluation of physical interaction between plant peroxisomes and other organelles using live-cell imaging techniques. *J Integrative Plant Biol* 61:836–852. <https://doi.org/10.1111/jipb.12805>
- Pan R, Jun L, Saisai W, Jianping H (2020) Peroxisomes: versatile organelles with diverse roles in plants. *New Phytologist* 225:1410–1427. <https://doi.org/10.1111/nph.16134>
- Patel P, Singh A, Tripathi N et al (2014) Flooding: abiotic constraint limiting vegetable productivity.

- Ants Agric Res 1:96–03. <https://doi.org/10.15406/apar.2014.01.00016>
- Pshybytko E, Kruk J, Lysenko E et al (2022) *Envir Exper Bot* 206. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.105151>
- Ren B, Zhang J, Dong S, Liu P, Zhao B (2016) Effects of waterlogging on leaf mesophyll cell ultrastructure and photosynthetic characteristics of summer maize. *Plos One* 11:e0161424
- Reumann S, Bartel B (2016) Plant peroxisomes: recent discoveries in functional complexity, organelle homeostasis, and morphological dynamics. *Curr Opin Plant Biol* 34:17–26. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.07.008>
- Sharma U, Bhatt J, Sharma HM et al (2022) Ultrastructure, adaptability, and alleviation mechanisms of photosynthetic apparatus in plants under waterlogging: A review. *Photosynthetica* 60:430–444. <https://doi.org/10.32615/ps.2022.033>
- Shi F, Pan Z, Dai P et al (2023) Effect of waterlogging stress on leaf anatomical structure and ultrastructure of *Phoebe shearerii* seedlings. *Forests* 14(7). <https://doi.org/10.3390/f14071294>
- Takahashi S, Badger MR (2011) Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends Plant Sci* 16:53–60. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.10.001>
- Thalman M, Santelia D (2017) Starch as a determinant of plant fitness under abiotic stress. *New Phytologist* 214(3):943–951. <https://doi.org/10.1111/nph.14491>
- Todorova D, Katerova Z, Shopova E et al (2022) The physiological responses of wheat and maize seedlings grown under water deficit are modulated by pre-application of auxin-type plant growth regulators. *Plants* 11:3251. <https://doi.org/10.3390/plants11233251>
- Topa MA, Cheeseman JM (1992) Carbon and phosphorus partitioning in *Pinus serotina* seedlings growing under hypoxic and low-phosphorus conditions. *Tree Physiol* 10:195–207
- Utrillas M J, Alegre L (1997) Impact of water stress on leaf anatomy and ultrastructure in *Cynodon dactylon* (L.) Pers. under natural conditions. *Int J Plant Sci* 158:313–324
- Van Wijk KJ, Kessler F (2017) Plastoglobuli: plastid microcompartments with integrated functions in metabolism, plastid developmental transitions, and environmental adaptation. *Ann Rev Plant Biol* 68: 253–389.
- Vu CV, Yelenosky G (1992) Photosynthetic responses of rough lemon and sour orange to soil flooding, chilling, and short-term temperature fluctuations during growth *Envir Exper Bot* 32:471–477 [https://doi.org/10.1016/0098-8472\(92\)90060-F](https://doi.org/10.1016/0098-8472(92)90060-F)
- Wample RL and Davis RW (1983) Effect of flooding on starch accumulation in chloroplasts of sunflower (*Helianthus annuus* L). *Plant Physiol* 73:195–198
- Yan L, Guanghui L, Xueming H, Xueni Z (2017) Complete chloroplast genome of a spring ephemeral plant *Alyssum desertorum* and its implications for the phylogenetic position of the tribe Alysseae within the Brassicaceae *Nordic J Bot* 35. <https://doi.org/10.1111/njb.01531>
- Yoshioka-Nishimura M (2016) Close Relationships Between the PSII Repair Cycle and Thylakoid Membrane Dynamics. *Plant Cell Plant Cell Physiol* 57:1115–1122. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcw050>
- Zhang RD, Zhou YF, Yue ZX et al (2019) Changes in photosynthesis, chloroplast ultrastructure, and antioxidant metabolism in leaves of sorghum under waterlogging stress. *Photosynthetica* 57:1076–1083.
- Zhou J, Wan SW, Li GP Qin et al (2011) Ultrastructure changes of seedlings of *Kosteletzkya virginica* under waterlogging conditions. *Biol Plant* 55:493–498. <https://doi.org/10.1007/s10535-011-0115-6>

Надійшла в редакцію 09.10.23
Після доопрацювання 30.11.23
Прийнята до друку 18.03.24