

Н. Ю. Волошина, Н. М. Топчій, Н. О. Білявська, член-кореспондент  
НАН України Я. П. Дідух

## Морфологічні ознаки та стан фотосинтетичного апарату листків *Acer platanoides* і *A. tataricum* з різних рівнів крони

*For forest-grown trees of two Acer species (A. platanoides, shade-tolerant, and A. tataricum, moderately shade-tolerant), we studied 13 morphological and 5 photochemical foliage traits across two crown locations (bottom and top). The comparison of the species indicates that the specific leaf mass, specific leaf area, specific water content, stomatal density, stomatal area, and stomatal width respond to the leaf crown location in a similar manner in both species, and the intracrown plasticity is statistically indistinguishable across both species for the leaf area and petiole length. Chlorophyll fluorescence traits ( $F_v'/F_m'$ ,  $qP$ ,  $qN$ ,  $\phi$  PSII) in leaves from the bottom and top of crowns are similar in both species under lower photon flux densities ( $40$  and  $180 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). The more effective functioning of the photosynthetic apparatus in the moderately shade-tolerant species as compared to the shade-tolerant one is found at higher photon flux densities ( $350$  and  $700 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) that suggests a higher resistance to photoinhibition in *A. tataricum* foliage.*

Мінливість ознак листків дерев, яка обумовлена в першу чергу доступністю світла, значною мірою впливає на різні аспекти біології видів лісових угруповань, включаючи енергетичний, вуглецевий та водний баланс рослин [1]. Внаслідок поглинання, розсіювання і відбиття сонячного світла листками виникає неоднорідність освітленості в кроні дерев, тобто формується градієнт освітленості вздовж крони. Пристосування до умов освітленості на рівні листка відбувається завдяки специфіці його структури в цілому і функціонування фотосинтетичного апарату.

Відомо, що екотипи, які знаходяться в різних умовах освітлення, можуть відрізнятися генетично [2]. Тому дослідження адаптаційної здатності рослин до різних рівнів освітлення доцільно проводити, порівнюючи листки з різних частин крони одного й того ж дерева. Проте такі дослідження проводилися рідко. Лише останнім часом вивчено морфологічні, анатомічні та фотохімічні характеристики листків у *Quercus ilex*, *Phillyrea latifolia* та *Pistacia lentiscus* [3], досліджено особливості морфології листків у 28 австралійських чагарників та дерев [4], *Betula pendula* Roth [5] та *Picea abies* [6] у зв'язку з розташуванням листків у кроні. Пластичність фотосинтетичних, морфологічних і біохімічних характеристик листка визначалась на п'яти видах родини Dipterocarpaceae [7].

Рід Асер характеризується специфічною стратегією розвитку: вони не утворюють чистих лісових масивів і зустрічаються лише в мішаних широколистяних та соснових лісах, не формують верхнього ярусу деревостою, займаючи переважно місця в затінку та напівзатінку [8]. Здатність кленів виживати за умов низьких рівнів освітленості, очевидно, пов'язана з набором морфологічних, анатомічних, ультраструктурних та фотохімічних показників листків, які сприяють ефективному світлозбору [9].

У зв'язку з вищесказаним ми ставили собі за мету дослідження морфологічної структури і стану фотосинтетичного апарату листків з різних рівнів крони дерев у видів *A. platanoides*

і *A. tataricum*, які відрізняються за тіншовитривалістю, та визначення стратегій їх пристосування до градієнта освітленості вздовж крони.

**Матеріали та методи.** Дослідження проводили на рослинному матеріалі, що брався в ботанічному заказнику загальнодержавного значення “Лісники” в межах кленово-ясеневовільхового лісу в середині літа. У дослідженнях використовували листки верхньої та нижньої частин крони дерев тіншовитривалого виду *A. platanoides* та напівтіншовитривалого виду *A. tataricum*. Щільність потоку фотонів (ЩПФ) на поверхні листків визначали в природних умовах (LI-250 light meter, “LI-COR”, США): у дерев *A. tataricum* вона досягала  $(314,52 \pm 28,00)$  мкмоль/( $\text{m}^2 \cdot \text{c}$ ) на верхівці крони та  $(21,25 \pm 1,68)$  мкмоль/( $\text{m}^2 \cdot \text{c}$ ) в її нижній частині, у *A. platanoides* — відповідно  $(133,25 \pm 12,34)$  та  $(17,75 \pm 1,58)$  мкмоль/( $\text{m}^2 \cdot \text{c}$ ), тоді як при повному освітленні цей показник становив  $(1133,55 \pm 52,53)$  мкмоль/( $\text{m}^2 \cdot \text{c}$ ).

Частину свіжозрізаних листків зважували на електронних вагах для встановлення маси сирі речовини, сканували на сканері Epson 3200 для кількісної обробки цифрових зображень і потім висушували в термостаті протягом двох діб при  $80^\circ\text{C}$  для визначення маси сухої речовини. З іншої частини листків виготовляли гербарні зразки, які використовували для вивчення жилок та продихів, для чого із середньої частини листкової пластинки робили висічки, які закріплювали на столику та напилювали тонким шаром золота (завтовшки 1 нм) для досліджень на сканувальному електронному мікроскопі JSM 6060 (“Jeol”, Японія). Зображення жилок отримували при збільшенні  $\times 50$ , зображення продихів — при  $\times 500$ . Статистичну обробку параметрів зображень проводили за допомогою програми UTHSCSA ImageTool (Version 3.0).

Функціональний стан фотосинтетичного апарату (ФСА) оцінювали методом індукції флуоресценції хлорофілу. Флуоресценцію хлорофілу *a* в листках кленів вимірювали за допомогою ХЕ-РАМ флуорометра (“Walz”, Німеччина) при кімнатній температурі. Запис даних у форматі файлів Excel проводили за допомогою мультимера UT-60E (“Uni-trend International Ltd”, Китай), з’єданого з комп’ютером. Для збудження флуоресценції хлорофілу модульований світловий потік імпульсної ксенонової лампи пропускали крізь синьо-зелений фільтр BG-39 (5 мм, “Schott”, Німеччина). Реєстрували флуоресценцію при довжинах хвиль  $\geq 695$  нм, використовуючи фільтри RG645/R65 (2 мм, 1 мм) та RG9 (1 мм). Листки адаптували до темряви протягом 10 хв. Мінімальний рівень флуоресценції адаптованих до темряви ( $F_0$ ) та світла ( $F'_0$ ) листків визначали при дії модульованого (2 Гц) світла низької інтенсивності ( $\sim 0,1$  мкмоль/( $\text{m}^2 \cdot \text{c}$ )). Індукцію флуоресценції хлорофілу *a* ініціювали актинічним світлом 40, 180, 350 та 700 мкмоль/( $\text{m}^2 \cdot \text{c}$ ). Максимальний рівень флуоресценції адаптованих до темряви ( $F_m$ ) та світла ( $F'_m$ ) листків визначали при дії насичувального імпульсу (1 с) галогенної лампи при ЩПФ 5000 мкмоль/( $\text{m}^2 \cdot \text{c}$ ). Для оцінки функціонального стану ФСА використовували такі параметри флуоресценції хлорофілу: максимальний квантовий вихід фотохімічних реакцій фотосистеми II (ФСII)  $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ ; ефективний квантовий вихід фотохімічних реакцій ФСII  $F'_v/F'_m = (F'_m - F'_0)/F'_m$ ; коефіцієнт фотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу  $qP = (F'_m - F_s)/(F'_m - F'_0)$ ; коефіцієнт нефотохімічного гасіння флуоресценції хлорофілу  $qN = 1 - (F'_m - F'_0)/(F_m - F_0)$ ; квантовий вихід електронного транспорту,  $\phi_{\text{ФСII}} = (F'_m - F_s)/F'_m$  [10].

**Результати та обговорення.** Дослідження показали, що верхні та нижні листки *A. platanoides* та *A. tataricum* статистично відрізнялися за морфологічними показниками, відносним вмістом води, питомою площею листка та питомою масою листка, а у *A. tataricum* також за масою сухої та сирі речовини (табл. 1). Слід відзначити, що більш обводненими виявилися листки, які формували верхівку крони, що корелювало з вищими значеннями їх

питомої маси порівняно з нижніми листками (див. табл. 1). Ці дані узгоджуються з результатами досліджень, проведених на восьми видах дерев з тропічного лісу [11].

Також виявлено значну різницю між верхніми та нижніми листками у показниках морфології продихового апарату та розподілу жилок (див. табл. 1). Так, у обох видів щільність розподілу продохів, їх площа та ширина статистично відрізнялися. У *A. platanoides* статистично більші значення площі щілини продоху і щільності жилкування були притаманні верхнім листкам у порівнянні з нижніми. У *A. tataricum* у порівнянні з *A. platanoides* щільність продохів була вищою в 1,6 (верхні листки) та у 2,2 раза (нижні листки), а площа щілини продоху — у 1,2 та 1,4 раза відповідно. Це може свідчити про більшу провідність парів води через продохи у *A. tataricum*, яка залежить від загальної кількості продохів (щільності продохів) і середньої площі пори одного продоху [11]. Однак щільність жилкування була вищою у *A. platanoides*, верхні листки якого мали у 1,5 раза густіше жилкування. А отже, листки *A. tataricum* знаходяться в умовах зниженого водопостачання та підвищеної транспірації, тобто листки *A. tataricum* порівняно з *A. platanoides* мають деякі ознаки ксероморфності. Ці факти вказують на різні стратегії пристосування досліджених нами видів роду *Acer* до впливу освітлення.

Докази існування різних стратегій пристосування листків до градієнта освітлення у двох видів роду *Acer* також впливають з даних порівняння окремих показників функціонального стану ФСА листків.

Однією з основних характеристик комплексів ФСП є максимальний квантовий вихід (розділення зарядів) фотохімічних реакцій ФСП ( $F_v/F_m$ ). Ця величина використовується для оцінки ефективності роботи ФСП в адаптованих до темряви листках, коли хінонові акцептори  $Q_A$  повністю окиснені. Отримані нами дані свідчать про близьку квантову ефективність первинного розділення зарядів у ФСП верхніх та нижніх листків *A. tataricum*, тоді як у *A. platanoides* максимальний квантовий вихід фотохімічних реакцій ФСП верхніх листків був вищим, ніж у нижніх листків (табл. 2). Цей факт може обумовлюватися почат-

Таблиця 1. Морфологічні показники листків з верхньої (ВЛ) та нижньої (НЛ) частин крони дерев кленів

Показник	<i>A. tataricum</i>		<i>A. platanoides</i>	
	ВЛ	НЛ	ВЛ	НЛ
Маса сирої речовини листка, г	0,249 ± 0,007 <sup>b</sup>	0,231 ± 0,006 <sup>a</sup>	1,099 ± 0,049 <sup>c</sup>	1,030 ± 0,063 <sup>c</sup>
Маса сухої речовини листка, г	0,091 ± 0,003 <sup>b</sup>	0,082 ± 0,003 <sup>a</sup>	0,352 ± 0,019 <sup>c</sup>	0,346 ± 0,047 <sup>c</sup>
Площа листка, м <sup>2</sup> , $n \cdot 10^{-4}$	26,78 ± 0,57 <sup>a</sup>	26,39 ± 0,62 <sup>a</sup>	130,77 ± 5,96 <sup>b</sup>	141,22 ± 8,21 <sup>b</sup>
Довжина черешка, м, $n \cdot 10^{-2}$	3,22 ± 0,09 <sup>a</sup>	3,15 ± 0,07 <sup>a</sup>	8,20 ± 0,65 <sup>b</sup>	8,51 ± 0,70 <sup>b</sup>
Відносний вміст води, г Н <sub>2</sub> О/м <sup>2</sup>	0,597 ± 0,011 <sup>c</sup>	0,561 ± 0,009 <sup>b</sup>	0,575 ± 0,021 <sup>bc</sup>	0,487 ± 0,018 <sup>a</sup>
Питома площа листка, м <sup>2</sup> /г, $n \cdot 10^{-3}$	3,01 ± 0,09 <sup>a</sup>	3,29 ± 0,06 <sup>b</sup>	3,48 ± 0,15 <sup>b</sup>	4,12 ± 0,38 <sup>c</sup>
Питома маса листка, г/м <sup>2</sup>	33,55 ± 1,03 <sup>c</sup>	30,52 ± 0,57 <sup>b</sup>	29,15 ± 1,16 <sup>b</sup>	25,07 ± 2,27 <sup>a</sup>
Щільність жилкування на м <sup>2</sup> , $n \cdot 10^{-6}$	3,55 ± 0,13 <sup>a</sup>	3,42 ± 0,06 <sup>a</sup>	5,03 ± 0,12 <sup>c</sup>	3,96 ± 0,14 <sup>b</sup>
Щільність розташування продохів на м <sup>2</sup> , $n \cdot 10^{-6}$	683,47 ± 18,40 <sup>d</sup>	610,84 ± 13,71 <sup>c</sup>	426,35 ± 10,43 <sup>b</sup>	268,94 ± 7,67 <sup>a</sup>
Площа продоху, м <sup>2</sup> , $n \cdot 10^{-12}$	122,98 ± 1,67 <sup>b</sup>	111,09 ± 1,78 <sup>a</sup>	155,19 ± 3,31 <sup>c</sup>	162,35 ± 3,30 <sup>d</sup>
Довжина продоху, м, $n \cdot 10^{-6}$	12,37 ± 0,15 <sup>b</sup>	11,85 ± 0,12 <sup>a</sup>	15,32 ± 0,18 <sup>c</sup>	15,57 ± 0,26 <sup>c</sup>
Ширина продоху, м, $n \cdot 10^{-6}$	10,15 ± 0,07 <sup>a</sup>	10,72 ± 0,06 <sup>b</sup>	10,28 ± 0,09 <sup>a</sup>	10,85 ± 0,18 <sup>b</sup>
Площа щілини продоху, м <sup>2</sup> , $n \cdot 10^{-12}$	7,74 ± 0,28 <sup>c</sup>	7,57 ± 0,38 <sup>c</sup>	6,47 ± 0,36 <sup>b</sup>	5,34 ± 0,30 <sup>a</sup>

Примітка. Різними буквами позначено різницю з рівнем імовірності  $P \leq 0,05$ .

Таблиця 2. Параметри індукції флуоресценції хлорофілу листків з різних частин дерев кленів

Вид (розташування листків у кроні)	ЩПФ, мкмоль/(м <sup>2</sup> · с)	$F_v/F_m$	$F'_v/F'_m$	$qP$	$qN$	$\phi_{ФСН}$
<i>A. tataricum</i>						
низ	40	0,798 ± 0,003 <sup>b</sup>	0,731 ± 0,010 <sup>a</sup>	0,942 ± 0,026 <sup>a</sup>	0,214 ± 0,019 <sup>b</sup>	0,689 ± 0,025 <sup>a</sup>
верх	40	0,793 ± 0,002 <sup>ab</sup>	0,737 ± 0,016 <sup>a</sup>	0,935 ± 0,015 <sup>a</sup>	0,217 ± 0,029 <sup>ab</sup>	0,688 ± 0,005 <sup>a</sup>
<i>A. platanoides</i>						
низ	40	0,787 ± 0,004 <sup>a</sup>	0,729 ± 0,004 <sup>a</sup>	0,928 ± 0,009 <sup>a</sup>	0,173 ± 0,017 <sup>a</sup>	0,676 ± 0,006 <sup>a</sup>
верх	40	0,802 ± 0,009 <sup>b</sup>	0,729 ± 0,012 <sup>a</sup>	0,900 ± 0,023 <sup>a</sup>	0,218 ± 0,032 <sup>ab</sup>	0,657 ± 0,027 <sup>a</sup>
<i>A. tataricum</i>						
низ	180	0,789 ± 0,009 <sup>ab</sup>	0,634 ± 0,008 <sup>a</sup>	0,831 ± 0,041 <sup>a</sup>	0,532 ± 0,021 <sup>a</sup>	0,527 ± 0,024 <sup>a</sup>
верх	180	0,791 ± 0,001 <sup>a</sup>	0,587 ± 0,045 <sup>a</sup>	0,776 ± 0,073 <sup>a</sup>	0,596 ± 0,094 <sup>a</sup>	0,464 ± 0,074 <sup>a</sup>
<i>A. platanoides</i>						
низ	180	0,792 ± 0,001 <sup>ab</sup>	0,609 ± 0,027 <sup>a</sup>	0,767 ± 0,013 <sup>a</sup>	0,556 ± 0,045 <sup>a</sup>	0,468 ± 0,028 <sup>a</sup>
верх	180	0,802 ± 0,007 <sup>b</sup>	0,606 ± 0,036 <sup>a</sup>	0,744 ± 0,070 <sup>a</sup>	0,589 ± 0,067 <sup>a</sup>	0,453 ± 0,067 <sup>a</sup>
<i>A. tataricum</i>						
низ	350	0,797 ± 0,004 <sup>bc</sup>	0,543 ± 0,039 <sup>b</sup>	0,712 ± 0,049 <sup>c</sup>	0,692 ± 0,052 <sup>a</sup>	0,390 ± 0,055 <sup>b</sup>
верх	350	0,791 ± 0,002 <sup>b</sup>	0,540 ± 0,035 <sup>b</sup>	0,690 ± 0,065 <sup>bc</sup>	0,704 ± 0,046 <sup>a</sup>	0,380 ± 0,056 <sup>b</sup>
<i>A. platanoides</i>						
низ	350	0,785 ± 0,002 <sup>a</sup>	0,444 ± 0,009 <sup>a</sup>	0,626 ± 0,015 <sup>b</sup>	0,800 ± 0,006 <sup>b</sup>	0,278 ± 0,010 <sup>a</sup>
верх	350	0,802 ± 0,001 <sup>c</sup>	0,529 ± 0,008 <sup>b</sup>	0,535 ± 0,060 <sup>a</sup>	0,726 ± 0,009 <sup>a</sup>	0,315 ± 0,035 <sup>ab</sup>
<i>A. tataricum</i>						
низ	700	0,783 ± 0,007 <sup>a</sup>	0,388 ± 0,011 <sup>a</sup>	0,368 ± 0,011 <sup>a</sup>	0,840 ± 0,012 <sup>a</sup>	0,143 ± 0,006 <sup>a</sup>
верх	700	0,795 ± 0,002 <sup>b</sup>	0,400 ± 0,032 <sup>ab</sup>	0,535 ± 0,059 <sup>b</sup>	0,841 ± 0,022 <sup>a</sup>	0,221 ± 0,040 <sup>b</sup>
<i>A. platanoides</i>						
низ	700	0,791 ± 0,005 <sup>ab</sup>	0,390 ± 0,036 <sup>ab</sup>	0,353 ± 0,063 <sup>a</sup>	0,841 ± 0,025 <sup>a</sup>	0,142 ± 0,033 <sup>a</sup>
верх	700	0,801 ± 0,002 <sup>c</sup>	0,420 ± 0,008 <sup>b</sup>	0,306 ± 0,055 <sup>a</sup>	0,836 ± 0,003 <sup>a</sup>	0,130 ± 0,025 <sup>a</sup>

Примітка. Різними буквами вказано відмінні з імовірністю  $P \leq 0,05$  значення для обох видів в межах однакових величин ЩПФ.

ком старіння нижніх листків крони затінених дерев, яке виявляється у зміні лише даного функціонального параметра.

Ефективний квантовий вихід фотохімічних реакцій ФСІІ ( $F'_v/F'_m$ ) використовується для оцінки їх максимальної ефективності при дії світла, тобто в умовах перебігу фотосинтетичної реакції, коли частина хінонових акцепторів  $Q_A$  знаходиться у відновленому стані. Згідно з одержаними даними (див. табл. 2), значення  $F'_v/F'_m$  адаптованих до світла верхніх та нижніх листків порівняно з максимальним квантовим виходом ( $F_v/F_m$ ) були нижчими за рахунок теплової дисипації поглинутих квантів. Значення параметра  $F'_v/F'_m$  при різній ЩПФ актинічного світла у верхніх та нижніх листках *A. platanoides* і *A. tataricum* майже не відрізнялися, тільки у нижніх листках *A. platanoides* мало місце різке зниження даного показника при актинічному світлі 350 мкмоль/(м<sup>2</sup> · с). Оскільки в природі ЩПФ світла біля нижніх листків останнього виду не перевищувала 100 мкмоль/(м<sup>2</sup> · с), такий феномен, очевидно, обумовлений меншою резистентністю нижніх листків до фотоінгібування.

Фотохімічне гасіння флуоресценції хлорофілу ( $qP$ ) відображає рівень окисненості хінонових акцепторів  $Q_A$ , тобто частку відкритих реакційних центрів ФСІІ за даних умов освітленості. Величина  $qP$  визначається балансом надходження електронів до хінонових акцепторів  $Q_A$  і їх перенесення на пул пластохінонів. Підвищення інтенсивності світла спричиняє зростання частки відновлених хінонових акцепторів  $Q_A$  за рахунок більш посиленого надходження до них електронів; при цьому величина  $qP$  знижується [12]. За низьких значень ЩПФ (40 і 180 мкмоль/(м<sup>2</sup> · с)) частка окисненості хінонових акцепторів  $Q_A$  у верхніх та нижніх листках обох досліджуваних нами видів кленів була майже однаковою. При 350 мкмоль/(м<sup>2</sup> · с) величина  $qP$  у листках тіншовитривалого виду *A. platanoides* була нижчою порівняно з листками *A. tataricum*, а також відрізнялася між верхньою та нижньою частиною крони (див. табл. 2). При 700 мкмоль/(м<sup>2</sup> · с) величина  $qP$  істотно знижувалася в усіх листках, проте у верхніх листках *A. tataricum* була вищою, ніж у нижніх, що свідчить про їх кращу пристосованість до високих рівнів освітлення. Загальне зменшення величини  $qP$  пояснюється розвитком фотоінгібування, яке можна визначити як залежне від світла зниження ефективності фотосинтезу [13].

Основним механізмом захисту від фотоінгібування є часткова дисипація енергії поглинутих квантів світла в тепло. Нами показано, що значення коефіцієнта нефотохімічного гасіння ( $qN$ ) були близькими у листках *A. platanoides* і *A. tataricum* за різних величин ЩПФ. Однак статистично достовірний більший рівень теплової дисипації в антені нижніх листків *A. platanoides* у порівнянні з верхніми відмічався при ЩПФ 350 мкмоль/(м<sup>2</sup> · с). Отже, у листках нижньої частини крони включення механізмів нефотохімічного гасіння відбувається за нижчої ЩПФ порівняно з листками верхньої частини крони.

Для оцінки ефективності функціонування ФСА важливо знати, яка частина енергії збудження молекул хлорофілу використовується в процесі електронного транспорту. Параметр  $\phi_{ФСІІ}$  дає оцінку квантового виходу електронного транспорту із врахуванням величини квантового виходу фотохімічних реакцій ФСІІ в адаптованому до світла стані ( $F'_v/F'_m$ ) та частки “відкритих” реакційних центрів ФСІІ ( $qP$ ). Величина даного параметра залежить від ЩПФ актинічного світла, підвищення якої призводить до зниження  $\phi_{ФСІІ}$ . При діючому світлі 40 і 180 мкмоль/(м<sup>2</sup> · с) величини  $\phi_{ФСІІ}$  у листках досліджуваних нами видів практично не відрізнялися, тоді як при 350 мкмоль/(м<sup>2</sup> · с) відмічався достовірно більший квантовий вихід електронного транспорту у верхніх та нижніх листках *A. tataricum* у порівнянні з таким у *A. platanoides*. За ще вищої ЩПФ (700 мкмоль/(м<sup>2</sup> · с)) спостерігалось загальне зниження величини  $\phi_{ФСІІ}$ , хоча верхні листки *A. tataricum* мали значно вищий по-

рівняно з нижніми листками цього виду та листками обох частин крони виду *A. platanoides* рівень квантового виходу електронного транспорту.

Отримані нами флуоресцентні дані добре узгоджуються з результатами наших попередніх досліджень по вивченню функціонального стану ФСА листків середньої частини крони дерев тіншовитривалого виду *A. platanoides* та напівтіншовитривалих видів *A. campestre* і *A. tataricum*, які показали, що величини квантового виходу електронного транспорту та рівень окисненості хінонових акцепторів  $Q_A$  були близькими у цих трьох видів кленів при низькій ( $80 \text{ мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ ) ЩПФ. Натомість, ефективніше функціонування ФСА листків при  $500 \text{ мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$  спостерігалось у напівтіншовитривалих видів кленів, що корелювало з вищим співвідношенням ксантофілів до хлорофілів і нижчим вмістом пігментів [14].

Результати проведених досліджень функціонального стану ФСА показали, що значення параметрів індукції флуоресценції хлорофілу при низькій ЩПФ діючого світла ( $40$  і  $180 \text{ мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ ) близькі у листках з різних рівнів крони обох видів роду *Acer*, що свідчить про подібну ефективність утилізації сонячної енергії за тіншових умов. Листки *A. tataricum* порівняно з *A. platanoides* є більш резистентними до фотоінгібування при інтенсивному освітленні актинічним світлом ( $350$  і  $700 \text{ мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ ) і характеризуються ефективнішим функціонуванням фотосинтетичного апарату, що підтверджується вищими значеннями параметрів  $qP$  і  $\phi_{\text{ФСII}}$ .

Таким чином, модифікації морфології листків двох видів кленів залежно від градієнта освітлення свідчать про їх адаптивну мінливість і мають міжвидову специфіку в деяких показниках, що дозволяє припустити існування у них різних стратегій пристосування до протилежних умов освітлення в кроні дерев. Це підтверджується результатами дослідження функціонального стану фотосинтетичного апарату, які вказують на наявність міжвидових відмінностей у ступені фотоінгібування за умов високих рівнів освітлення. Наше порівняльне дослідження показує, що навіть близькі види можуть відрізнятися як за морфологією листків, так і за їх фотохімічними показниками, а отже, займати різні екологічні ніші.

1. Hikosaka K. Leaf canopy as a dynamic system: ecophysiology and optimality in leaf turnover // Ann. Bot. – 2005. – **95**, No 3. – P. 521–533.
2. Clair St. J. B., Sniezko R. A. Genetic variation in response to shade in Coastal Douglas-fir // Can. J. Forest. Res. – 1999. – **29**, No 11. – P. 1751–1763.
3. Gratani L., Covone F., Larcher W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis // Trees. – 2006. – **20**, No 5. – P. 549–558.
4. Wright I. J., Leishman M. R., Read C., Westoby M. Gradients of light availability and leaf traits with leaf age and canopy position in 28 Australian shrubs and trees // Funct. Plant Biol. – 2006. – **33**, No 5. – P. 407–419.
5. Sellin A., Kupper P. Spatial variation in sapwood area to leaf area ratio and specific leaf area within a crown of silver birch // Trees. – 2006. – **20**, No 3. – P. 311–319.
6. Sellin A., Kupper P. Within-crown variation in leaf conductance of Norway spruce: effects of irradiance, vapour pressure deficit, leaf water status and plant hydraulic constraints // Ann. For. Sci. – 2004. – **61**, No 5. – P. 419–429.
7. Kenzo T., Ichie T., Watanabe Y. et al. Changes in photosynthesis and leaf characteristics with tree height in five dipterocarp species in a tropical rain forest // Tree Physiol. – 2006. – **26**, No 7. – P. 865–873.
8. Кошно Н. А. Клены Украины. – Киев: Наук. думка, 1982. – 184 с.
9. Niinemets Ü., Kull O., Tenhunen J. D. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance // Tree Physiol. – 1998. – **18**, No 10. – P. 681–696.
10. van Kooten O., Snel J. F. H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology // Phot. Res. – 1990. – **25**, No 3. – P. 147–150.

11. Sack L., Cowan P. D., Jaikumar N. et al. The 'hydrology' of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species // Plant Cell Environ. – 2003. – **26**, No 8. – P. 1343–1356.
12. Dietz K. J., Schreiber U., Heber U. The relationship between the redox state of  $Q_A$  and photosynthesis in leaves at various carbon dioxide, oxygen and light regimes // Planta. – 1985. – **166**, No 2. – P. 219–226.
13. Powles S. B. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light // Annu. Rev. Plant Physiol. – 1984. – **35**. – P. 15–44.
14. Довбиш К. П., Васильченко С. М., Сиваш О. О., Топчий Н. М. Фотосинтетичні характеристики кленів *Acer platanoides* L., *A. campestre* L., *A. tataricum* L. у природних умовах за різних світлових режимів // Укр. ботан. журн. – 2006. – **63**, № 3. – С. 411–420.

Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного  
НАН України, Київ

Надійшло до редакції 13.02.2008

УДК 634.8:57.085.2:581.145.2

© 2008

И. И. Рыфф, И. А. Павлова, Н. Г. Нилов

## Образование ягоды винограда в безгормональной среде *in vitro*

(Представлено академиком НАН Украины Я. Б. Блюмом)

*A single-bud explant was excised from a shoot of the grape of interspecific origin Riesling Magaracha (Riesling x Seyve Villard 12309) and germinated on agarized Murashige – Skoog medium supplemented with 6-benzyl aminopurine and  $\alpha$ -naphthalene acetic acid. Following the sixth subculture, one of the plants developed was “pruned” to three axillary buds without removing its root system. The pruning treatment seemed to benefit the flowering and the subsequent fruiting as the plant bore a single berry containing four seeds.*

Ранее была показана возможность цветения винограда (*Vitis vinifera* L.) *in vitro* с последующим плодоношением. К. Шринивасан и М. Маллинс изучали цветение усиков, обработанных бензиладенином или 6-(бензиламино)-9-(2-тетрагидропиранилом)-9Н-пурином (РВА) [1]. Соцветия, образовавшиеся из усиков, развивали грозди с жизнеспособными семенами у сортов *V. vinifera* L. Мускат александрийский, Катакурган и у гибрида *V. vinifera* × *V. rupestris*. В исследовании А. Мартинес с соавт. [2] проростки винограда сорта Пино белый вступали в цветение и плодоношение *in vitro* после ряда пассажей на модифицированной среде Галзи. Тем не менее для самих исследователей оставалось неясным, было ли сформировано соцветие в почке до введения в культуру *in vitro* или оно развилось на модифицированной среде Галзи.

Цель нашего исследования состояла в определении возможности цветения и плодоношения при формировании соцветия *in vitro*. Микроразмножение сорта Рислинг Магарача (*Vitis vinifera* L.) проводили на безгормональной питательной среде. У нас не возникает сомнений, что цветок образовался в культуре *in vitro*, так как до его образования микрочеренок был проведен через шесть культуральных пассажей.

**Материалы и методы.** Исследуемый сорт Рислинг Магарача имеет межвидовое происхождение и был получен при скрещивании гибрида СВ 12-309 с сортом Рислинг рейнский.