

8. Zeleni klasy u botanichnomu sadu: studenty-pryrodnychnyky navchajutsia prosto neba. [Elektronnyi resurs]. – Rezhym dostupu: <http://nature.pnpu.edu.ua/index.php/3235/> (23.11.2020).

9. Studenty Mykolaivskoho universytetu navchajutsia na vidkrytomu povitri. [Elektronnyi resurs]. – Rezhym dostupu: <https://suspilne.media/59713-studenti-mikolaivskogo-universytetu-navchatimutsia-na-vidkrytomu-povitri/> (23.11.2020).

10. Dosvid provedennia zaniat na vidkrytomu povitri kafedry vynohradarstva ta ovochivnytstva. [Elektronnyi resurs]. – Rezhym dostupu: <http://ua-news.mnau.edu.ua/2020/09/Dosvid-provedennia-zaniat-na-vidkrytomupovitri-kafedry-vynohradarstva-ta-plodoovochivnytstva.html> (23.11.2020).

В. Баданина, канд. биол. наук
В. Шпагин, канд. физ.-мат. наук,
Н. Таран, д-р биол. наук
Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Киев, Украина

РАСТЕНИЯ-РЕПЕЛЛЕНТЫ И ЛАНДШАФТЫ УРБОТЕРРИТОРИЙ В УСЛОВИЯХ ПАНДЕМИИ

На уровне ландшафтного проекта рассмотрены возможности создания учебных аудиторий на открытых пространствах Киевского национального университета имени Тараса Шевченко.

Учитывая природные условия Украины, позволяющие проводить занятия на открытом воздухе в течение примерно трети времени обучения в семестрах, организация образовательного процесса под открытым небом является перспективной. В КНУ имеются возможности для создания учебных аудиторий на открытых пространствах. Местом организации "зеленых" аудиторий (локаций "Open Air") предложено территорию перед западным фасадом главного (красного) корпуса КНУ и крыши ННЦ "Институт биологии и медицины". В проектах соблюдено карантинное требование социального дистанцирования и правительственные рекомендации. Каждое образовательное пространство на открытом воздухе оснащено локтевыми маркизами и съёмными треллисами. Фитотерапевтическими составляющими зеленых аудиторий могут быть растения-репелленты, которые рекомендуем использовать для создания красочных пятен на газонах перед западным фасадом красного корпуса, оформление пристольных кругов и декорирования кустарников. Для озеленения участка с твёрдым покрытием (аудитории на крышах) предложено использование модульной контейнерной культуры с участием растений-репеллентов.

Ключевые слова: локация "Open Air", экоаудитория, "зелёная" аудитория, обучение на открытом воздухе, растения-репелленты, карантин.

V. Badanina, PhD,
V. Shpagin, PhD,
N. Taran, Dr Hab.
Taras Shevchenko National University of Kyiv, Kyiv, Ukraine

PLANTS-REPELLENTS AND LANDSCAPES IN URBAN AREAS IN A PANDEMIC

The article deals with estimation on project level the possibilities of creating several outdoor classrooms for the Taras Shevchenko National University of Kyiv. The aim of the work was to summarize the materials of photo and video recording of mass media, initiatives of educational institutions in relation to organization of outdoor training, analyze phytotherapeutic properties of plants for the development of functional spaces in the educational complexes of Kyiv National University to reduce anticipated pandemic risks.

Given the natural conditions of Ukraine, which allow for outdoor classes for about one third of the time in semesters, the organization of the educational process in the open air is promising. Taras Shevchenko National University of Kyiv has the opportunity to create a number of classrooms in open spaces. For creating "green" auditoriums there were proposed to use spaces in front of the western facade of the Red Building of the Taras Shevchenko National University and the roofs of the ESC "Institute of Biology and Medicine". The projects comply with the quarantine requirement for social distancing and government recommendations. Each outdoor educational space according to the project is equipped with elbow awnings and removable trellises. Phytotherapeutic effect within the green auditoriums can be provided with plants-repellents, which were commended to use in order to create color fulspots on the lawns in front of the western facade of the Red Building, the design of the stemcircle sand decorating the barebushes at the bottom part. For land scaping of a site with a firm covering (classroom on roofs) use of modular container culture with participation of plants – repellents is being offered.

Keywords: Open Air location, eco-auditorium, "green" auditorium, outdoor training, outdoor classroom, plants-repellents, quarantine.

УДК 576.3: 612.4
DOI 10.17721/1728_2748.2021.85.15-22

Ю. Акімов, мол. наук. співроб.
Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, Київ, Україна

УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛІТИН МЕЗОФІЛУ АРАБІДОПСИСУ (*Arabidopsis thaliana* L.) ПРИ ГІПЕРТЕРМІЇ

З'ясовано вплив гіпертермії (33 °C, дві доби) на ультраструктуру палисадних клітин мезофілу перших справжніх листків арабідопсису еко типу Columbia 0 (Col-0, фази 1.02–1.04). Для досліджень були відібрані зразки 12-добових проростків у двох варіантах: контроль та дві доби 33 °C. Проростки контрольного варіанту вирощували в ростовій камері із фотоперіодом 15/9 год (день/ніч), освітленістю 5,5 клк, за вологості повітря в 75 % і температури у 22 °C. У дослідному варіанті контейнери із дев'ятидобовими проростками перенесли на дві доби в ростову камеру із попередньо встановленою освітленістю й температурою, із фотоперіодом 15/9 год. Проведений ультраструктурний аналіз дозволив виявити спектр перебудов палисадних клітин після дводобової дії високої (33 °C) температури. Показано, що висока температура негативно впливала на розміри палисадних клітин мезофілу, площа перерізу яких була на 12 % меншою, ніж у контролі. У хлоропластах показано зростання гранальності: у контролі грани містили 6–10 тилакоїдів, часто об'єднуючись у більші грани, до 20 і більше тилакоїдів у зоні перетину, тоді як за дводобової гіпертермії грани містили 20 і більше тилакоїдів, часто утворюючи гігантські грани із 60 і більше тилакоїдами, майже вдвічі зменшувалася середня площа перерізу гранул крохмалю: 0,99 мкм² порівняно із 1,92 мкм² у контролі, діаметр пластоглобул зростає у 3–4 рази до 100–200 нм порівняно із 30–50 нм у контролі. У мітохондріях відмічено зменшення парціального об'єму крист, просвітлення матриксу, щонайменше вдвічі збільшувався переріз органел: 1 мкм² порівняно із 0,44 мкм² у контролі. Середня площа перерізу пероксисом зростала майже вдвічі, до значення 1,36 мкм² порівняно із 0,77 мкм² у контролі.

Ключові слова: *Arabidopsis thaliana*, мезофіл, тепловий стрес, гіпертермія, транзиторий крохмаль, хлоропласт, мітохондрія, пероксисома.

Вступ. Висока температура (гіпертермія, тепловий стрес) є превалюючим фактором екологічного стресу, а її вплив стає все актуальнішим з огляду на кліматичні зміни

останніх десятиріч. Тепловим стресом вважають температуру, що перевищує оптимальні значення на 10–15 °C, для помірного клімату це відповідно 35–40 °C [21, 40].

Основний орган фотосинтезу – листок – виявляє фенотипову пластичність за екстремальної дії факторів навколишнього середовища [1] та відіграє роль фундаментальної моделі у процесі вивчення впливу гіпертермії на рослини. Арабідопсис (*Arabidopsis thaliana* L.) вважають класичною модельною рослиною, а її екотип Columbia 0 (Col-0) слугує певним стандартом при вивченні термотолерантності рослин. Фізіологічні зміни, яким присвячено більшість робіт із вивчення впливу гіпертермії на рослинні організми, безумовно, відображаються та супроводжуються змінами ультраструктури об'єктів дослідження – вивченню цих змін присвячено порівняно менше робіт [15, 31]. Крім цього, суттєва більшість досліджень розглядає вплив короткотермівової (кілька годин) гіпертермії, тоді як у природі рослини частіше стикаються із тривалішими епізодами дії високої температури (кілька діб). І хоча останнім часом з'являються роботи, присвячені молекулярно-генетичним і фізіологічним аспектам тривалої дії високої температури [13, 24, 25, 35, 36], ультраструктурні особливості несприятливого впливу гіпертермії на рослинні клітини висвітлено недостатньо, автори часто обмежуються лише змінами у хлоропластах. А втім, уже зараз стає зрозумілим, що короткотермімова дія гіпертермії на молекулярно-фізіологічному рівні суттєво відрізняється від тривалішого високотемпературного впливу [32], протягом кількох днів і більше. Навіть добові епізоди зазвичай відбуваються за нижчої, ніж тепловий шок температури, зокрема і через її добове коливання, коли вночі рослини дещо охолоджуються.

Транзиторий крохмаль утворюється у хлоропластах клітин мезофілу листків протягом світлового періоду. Його часто розглядають як маркер стійкості рослин до дії абіотичного стресу [7, 30], а зміни в метаболізмі вуглеводів модулюють термотолерантність рослин в умовах теплового стресу [34]. У наявній літературі щодо метаболізму крохмалю в умовах дії абіотичних стресорів у більшості робіт уміст транзиторийного крохмалю зменшується, проте в деяких дослідженнях, зокрема і на арабідопсисі, повідомляють про збільшення вмісту крохмалю. Один із той самий стресор залежно від інтенсивності спочатку може приводити збільшення, а згодом – до зменшення вмісту крохмалю [30].

Варіабельність у вмісті крохмалю за стресових умов необхідно відрізнити від варіабельності у вмісті крохмалю в контрольних зразках клітин мезофілу. Гранули крохмалю добре візуалізують методами електронної мікроскопії, які разом із морфометричним аналізом дають можливість кількісно оцінювати вміст крохмальних зерен. Палісадна та губчаста паренхіми розвиваються асинхронно, їхні клітини гетерогенні і, відповідно, мають різну ультраструктуру, так званий базальний градієнт [8, 10, 26]. На ранніх етапах онтогенезу відмінності в розмірах клітин і стадіях диференціації хлоропластів мінімальні, зокрема, активна елонгація та вакуолізація клітин мезофілу починається на дев'яту добу, на 12–14 добу (залежно від строків стратифікації насіння) у проростків арабідопсису формується перша пара розеткових листків діаметром близько 1 мм [3, 17], що дозволяє додатково калібрувати зразки для електронно-мікроскопічних досліджень. Основу хлоренхіми формують палісадні клітини, які вміщують до 70 % усіх хлоропластів мезофілу.

Мета роботи – вивчення впливу дводобової гіпертермії на вміст крохмалю й ультраструктурну організацію палісадних клітин мезофілу перших справжніх розеткових листків арабідопсису у ювенільній фазі (1.02–1.04).

Згідно з метою дослідження були поставлені такі **завдання**:

1. Дослідити ультраструктурну організацію палісадних клітин перших справжніх листків 12-добових проростків арабідопсису, що вирощувались за 22 °C (контроль).

2. Вивчити особливості ультраструктури палісадних клітин перших розеткових листків 12-добових проростків арабідопсису, що вирощували дві доби за 33 °C (дослідний варіант).

3. Провести морфометричний аналіз стану хлоропластів (гранальність, переріз гранул крохмалю та пластоглобул), мітохондрій і пероксисом палісадних клітин проростків, які вирощували за 22 °C (контроль).

4. Виконати морфометричний аналіз стану хлоропластів (гранальність, переріз гранул крохмалю та пластоглобул), мітохондрій і пероксисом палісадних клітин проростків, що вирощували дві доби за 33 °C (дослідний варіант).

Матеріали та методи дослідження. Відкаліброване насіння арабідопсису *Arabidopsis thaliana* L. екотипу Col-0 пророщували в контейнерах 7 x 10 см, які поміщали в ростову камеру із фотоперіодом 15/9 год (день/ніч), освітленістю 5,5 ± 0,5 клк, 75-відсотковою відносною вологістю повітря і постійною 22 ± 1 °C температурою. Для запобігання водному дефіциту до контейнерів щоденно додавали 20 мл дистильованої води.

Для вивчення впливу епізодичної дводобової гіпертермії три контейнери із дев'ятидобовими проростками на початку світлового періоду перенесли на дві доби у ростову камеру із попередньо установленою освітленістю й температурою, із фотоперіодом 15/9 год. Отже, у дослідній камері температура вдень становила 33 ± 1 °C, уночі – 22 ± 1 °C. Фіксація відбувалася в середині світлового періоду на третю добу дії 33 °C. Отже, для електронно-мікроскопічних досліджень відбирали зразки 12-тидобових проростків арабідопсису у двох варіантах: контроль та дві доби 33 °C.

Для електронно-мікроскопічного дослідження відбирали висічки із верхівкової частини справжніх листків п'яти рослин, які фіксували 3-відсотковим глутаральдегідом на 0,1M какодилатному буфері (pH 7,2) 3 год із вакуумною інфільтрацією та подальшою дофіксацією 1-відсотковим тетраоксидом осмію на тому ж буфері 1 год за кімнатної температури та 12 год за 4 °C. Зразки зневоднювали в етанолі зростаючої концентрації та поміщували в суміш епоксидних (Epon 812-Araldite) смол [20]. Поперечні сріблясто-золотисті зрізи (60 ± 10 нм) фарбували цитратом свинцю за Рейнольдсом та досліджували у трансмісійному електронному мікроскопі JEM-1230 (JEOL) за прискорювальної напруги 80 кВ. Множинні, композитні зображення клітин й органел виконували аналогічно роботі [13].

Морфометричний аналіз проводили у програмі UTHSCSA Image Tool за масштабною лінійкою електроннограм. Достовірність різниці між середніми показниками визначали із ймовірністю не меншою, ніж 95 % (P ≤ 0,05).

Результати дослідження та їх обговорення. Мезофіл дистальної частини перших справжніх листків 14-добових проростків складався із чотирьох шарів клітин: два шари прямокутноподібних клітин палісадної паренхіми та два шари більш видовжених у горизонтальній площині клітин губчастої хлоренхіми. Клітини палісадної паренхіми у контролі мали на діаметральних зрізах видовжену (35 x 20 мкм) форму із площею перерізу ~550 мкм²,

містили 8–10 пластид (табл. 1, рис. 1 А). Клітини палисадної паренхіми дослідного варіанту (рис. 1 Г) за дводобової гіпертермії (33 °С) мали на діаметральних зрізах

дещо менші розміри (30 x 18 мкм) із площею перерізу ~500 мкм², містили 6–8 пластид.

Таблиця 1. Морфометричні показники палисадних клітин мезофілу *Arabidopsis thaliana* L.

Показник (середні значення)	Контроль	Дві доби 33 °С
Площа перерізу клітин, мкм ²	568,72 ± 7,32	497,11 ± 5,89
Площа перерізу хлоропласту, мкм ²	20,35 ± 1,2	14,56 ± 0,9
Площа перерізу гранул крохмалю, мкм ²	1,92 ± 0,36	0,99 ± 0,07
Кількість гранул крохмалю на хлоропласт	6 ± 0,45	2 ± 0,33
Діаметр пластоглобул, нм	45 ± 1,6	142 ± 2,5
Кількість пластоглобул на хлоропласт	7 ± 0,32	13 ± 0,64
Площа перерізу ліпідних крапель, мкм ²	0,28 ± 0,05	0,81 ± 0,09
Кількість ліпідних крапель на клітину	3 ± 0,35	7 ± 0,41
Площа перерізу мітохондрій, мкм ²	0,44 ± 0,07	2,23 ± 0,03
Площа перерізу пероксисом, мкм ²	0,77 ± 0,02	1,36 ± 0,15

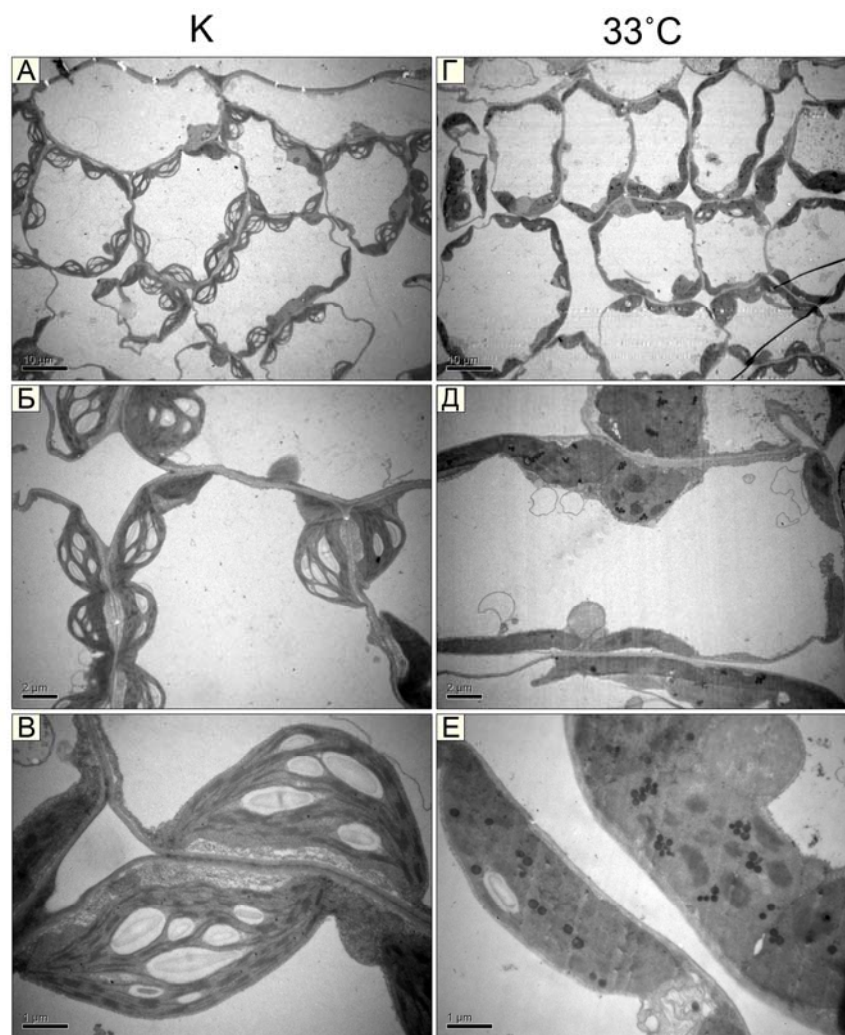


Рис. 1. Ультраструктура палисадних клітин мезофілу апікальної частини листків 14-добових проростків арабідопсису: А, Г – мезофіл, Б, Д – клітини мезофілу, В, Е – хлоропласти

Цитоплазматична мембрана щільно прилягала до клітинної стінки, товщина якої коливалася в межах 150–250 нм. Ядра в дослідних і контрольних клітинах мали сферичну або видовжену форму із відносно рівними контурами оболонки та переважно дифузним хроматином. У нуклеоплазмі, у безпосередній близькості до внутрішньої мембрани ядерної оболонки локалізувалися незначні за розміром глибоки конденсованого хроматину, виявлялося одне, рідше декілька ядерець округлої форми із гранулярним і фібрилярним компонентами.

У помірно електроннощільній гіалоплазмі спостерігалися притаманні рослинній клітині органили та компартменти: пластиди, мітохондрії, пероксисоми й елементи ендомембранної системи – апарат Гольджі, ендоплазматичний ретикулум із переважно гранулярним компонентом, рибосоми, везикули та включення.

Хлоропласти овальної або лінзоподібної форми (5–6 x 2–3 мкм). Внутрішня мембрана хлоропластів формувала ламели строми та замкнені тилакоїди гран. Гранулярність хлоропластів у контрольних і дослідних варіантах суттєво відрізнялася. У контролі грани довжиною

~400 нм містили 6–10 тилакоїдів, часто об'єднуючись у більші грани, до 20 і більше тилакоїдів у зоні перетину, за довжини ~700–800 нм (рис. 2 В). За дводобової гіпертермії грани довжиною ~400 нм містили 20 і більше тилакоїдів, часто спостерігалися гігантські грани довжиною до 1 мкм із 60 і більше тилакоїдами (рис. 2 Е).

Контрольні зразки містили у пластидах 3–8 еліптичних гранул крохмалю із середньою площею перерізу 1,92 мкм² (рис. 1 Б, В). Крохмальні зерна в багатьох дослідних хлоропластах були відсутні або їхня кількість значно зменшувалася, до 1–3 гранул (и) на переріз орга-

нели (рис. 1 Д, Е). Майже вдвічі зменшувалася площа перерізу самих гранул крохмалю, у середньому 0,99 мкм², навколо яких спостерігалися гомогенні ореоли низької електронної щільності (імовірно зони "підтанення"). Зменшення площі перерізу гранул крохмалю впливало на загальний переріз хлоропластів: ~20 мкм² в контролі порівняно із ~15 мкм² за дводобової гіпертермії.

Суттєво змінювався розмір пластоглобул, діаметр яких зростав у 3–4 рази: до 100–200 нм порівняно із 30–50 нм у контролі. У дослідному варіанті пластоглобули часто утворювали кластери із 4–9 частинок (рис. 1 Е).

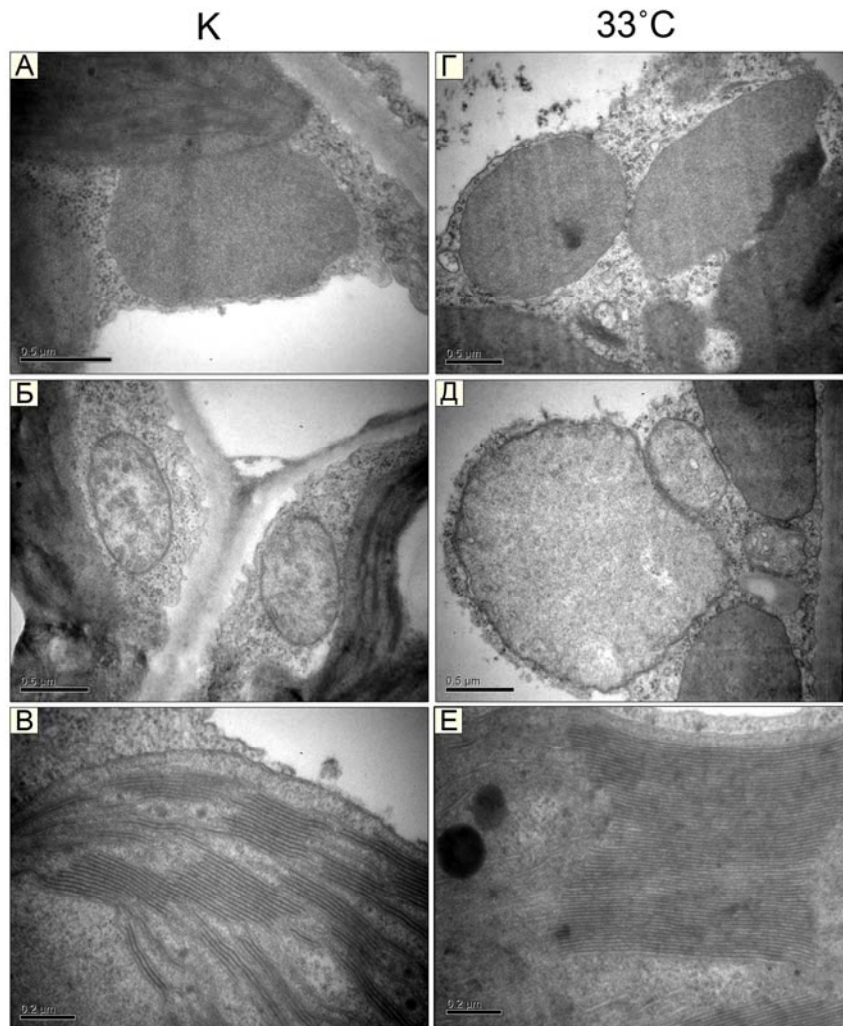


Рис. 2. Ультраструктура палисадних клітин мезофілу апікальної частини листків 14-добових проростків арабідопсису: А, Г – пероксисоми, Б, Д – мітохондрії, В, Е – гранальна система хлоропластів

Мітохондрії сферичної, еліпсоїдної або видовженої форми із перімітохондріальним простором 10–20 нм. Більшість органел у контролі мали добре розвинену систему крист та помірно електронно-щільний матрикс, середня площа перерізу складала 0,44 мкм², діаметр коливався в межах 0,2–0,5 мкм (рис. 2 Б). За гіпертермії щонайменше вдвічі зростав переріз мітохондрій, який у середньому становив 1 мкм², а діаметр більшості органел – 0,5 мкм. Проте окремі мітохондрії значно збільшувалися, сягаючи діаметру 2,5 мкм за перерізу в 3,7 мкм². Водночас у таких великих мітохондріях щільність крист була меншою, ніж у контрольних і дослідних органелах меншого діаметру, а в матриксі часто утворювалися зони просвітлення (рис. 2 Д).

Разом із мітохондріями часто зустрічалися пероксисоми, оточені одинарною мембраною, що мали овальну або видовжену форму (рис. 2 А) та більш електронно-щільний порівняно із мітохондріями матрикс (іноді із грануляціями). Пероксисоми в контролі мали середню площу перерізу 0,77 мкм² (рис. 2 Г), у дослідному варіанті середній переріз органел збільшувався майже вдвічі, до значення 1,36 мкм² (рис. 2 Г).

Проведені дослідження показали: дводобова дія високої температури негативно впливає на розміри палисадних клітин мезофілу, що виражається, зокрема, й у зменшенні на 12 % площі перерізу клітин дослідного варіанту (табл. 1, рис. 3). Затримка елонгації та подальшого органогенезу листків за абіотичних стресів, і температурного стресу зокрема – широко висвітлювані в літературі

явища, особливо за тривалого впливу високої температури [12, 15, 27]. Узагальнена стрес-індукована морфогенетична відповідь рослин на дію гіпертермії насамперед передбачає пригнічення росту розтягуванням клітин [2]. Зокрема, було показано, що пероксидази

класу III є невід'ємною частиною морфогенетичної відповіді рослин на численні абіотичні стреси, а індукція цитоплазматичних і зв'язаних із клітинною стінкою пероксидаз за гіпертермії перебуває в негативній кореляції із темпами клітинної експансії [11, 16].

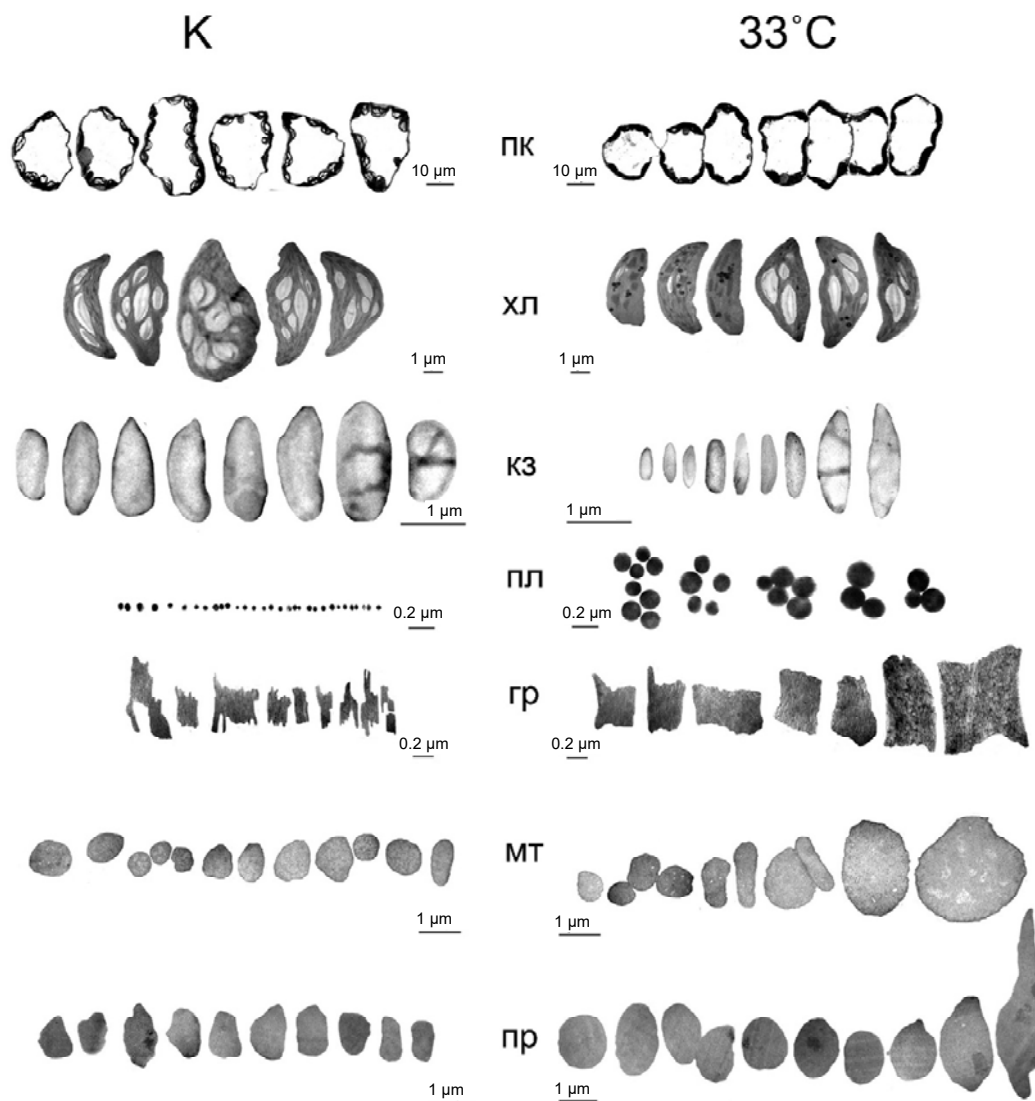


Рис. 3. Композитне зображення особливостей ультраструктури палисадних клітин мезофілу апікальної частини листків 14-добових проростків арабідопсису:

ПК – палисадні клітини, ХЛ – хлоропласти, КЗ – крохмальні зерна, ПЛ – пластоглобули, МТ – мітохондрії, пр – пероксисоми

Зростання ригідності клітинної стінки та значне затримання елонгації клітин імовірно спричинюється збільшенням вмісту активних форм кисню (АФК) та фенольних компонентів у гіалоплазмі, внаслідок чого відбувається перехресне зшивання й утворення зв'язків між фенолами й елементами клітинної стінки [4]. На *Zea mays* L. було показано, що гіпертермія призводила до зменшення розміру клітин палисадної хлоренхіми, збільшення розміру мітохондрій і зростання вмісту розчинних олігоцукрів [39]. Крім цього, затримання росту в ювенільній фазі розвитку можуть спричинювати порушення метаболізму крохмалю [33].

Зменшення площі перерізу крохмальних зерен у клітинах мезофілу у пропонуваному дослідженні також узгоджується з літературними даними, згідно з якими гіпертермія негативно впливає на синтез крохмалю та саха-

рози за рахунок теплової інгібіції сахарозофосфатсинтази, АДФ-глюкозо-пірофосфорилази й інвертази [6]. Окрім пригнічення активності ферментів, що беруть участь у синтезі крохмалю, гіпертермія додатково активує фотодихання та гідроліз крохмалю [31]. Зокрема, ферменти гідролізу мають редокс-активацію за накопичення АФК, активність амілаз також додатково зростає за несприятливих умов теплового стресу [29]. Молекули розчинних цукрів, що утворюються, окрім джерела енергії, виконують сигнальну роль, пригнічуючи гідроліз крохмалю та посилюючи мобілізацію ліпідів. Показано, що глюкоза сприяла збереженню ультраструктури хлоропластів і посилювала термотолерантність проростків за рахунок підвищення активності антиоксидантів та зменшення накопичення АФК [14]. Імовірно, посилений гідроліз крохмалю за гіпертермії дозволяє збільшити вміст олігоцукрів,

за рахунок чого можна частково пояснити зростання кількості та розмірів гран у хлоропластах. Збільшення гранальності за гіпертермії показано на хлоропластах сої (*Glycine max*) [13] та пшениці (*Triticum aestivum* L.) [19].

Доведено, що пластоглобули є величезним пулом відновлювальних еквівалентів і завдяки високому вмісту пластохінону захищають тилакоїди та фотосинтетичний апарат від фотоінгібування та фотоокиснення, токоферолі відіграють важливу антиоксидантну роль, нейтралізуючи АФК [23, 37]. Беручи участь у неспецифічних стресових реакціях рослин, пластоглобули можуть збільшуватися не тільки за теплового, а й за холодowego, водного, сольового стресів, азотного дефіциту тощо [38]. Згідно з даними літератури висока температура впливає на жирнокислотний склад мембран у клітинах листків арабідопсису, причому показано, що цей ефект є відносно пролонгованим, зокрема, необхідно приблизно 60 год для того, щоб плінність мембран змінилася [9]. У нашому дослідженні рослини піддавали впливу гіпертермії якраз приблизно 60 год, тому можна вважати, що описане нами зростання кількості та розмірів пластоглобул і ліпідних крапель підтверджують зазначені зміни ліпідного складу ендомембранної системи клітин мезофілу.

Класичний погляд на органели рослинної клітини, що відповідають за основні енергетичні перетворення, охоплює структурно та метаболічно пов'язані хлоропласти, мітохондрії та пероксисоми. Посиленням дихання, фотодихання та зростанням вмісту АФК, імовірно, можна пояснити збільшення розмірів мітохондрій і подовження пероксисом у відповідь на дводобову гіпертермію [18, 22]. Зв'язок між ліпідним і вуглеводним обміном асоціюється із пероксисомами, що взаємодіють з ЕР, хлоропластами, мітохондріями, та регулюють гомеостаз вуглеводів за мобілізації ліпідів за рахунок окислення та гліюксалатного циклу [5]. За елонгації рослинні клітини часто використовують ліпідні краплі для мобілізації ацетил-СоА та генерації олігоцукрів як джерела енергії [28]. Це відбувається, зокрема, за β-окислення жирних кислот у пероксисомах до сукцинату (гліюксалатний цикл), його подальшої конвертації до малату в мітохондріях (цикл трикарбонових кислот), й утворення з малату глюкози у цитозолі (глюконеогенез).

Висновки

- Дводобова дія високої температури негативно впливає на розміри палісадних клітин мезофілу, що виражається, зокрема, й у зменшенні на 12 % площі перерізу клітин дослідного варіанту.
- За дводобової гіпертермії у хлоропластах майже вдвічі зменшувалася середня площа перерізу гранул крохмалю, діаметр пластоглобул зростав у три-чотири рази, показано зростання кількості гран у тилакоїдах.
- У мітохондріях відмічено зменшення парціального об'єму крист, просвітлення матриксу, переріз органел збільшувався щонайменше вдвічі.
- Середня площа перерізу пероксисом за дводобової гіпертермії зростала майже вдвічі.
- Проведений електронно-мікроскопічний аналіз дозволив виявити спектр ультраструктурних перебудов палісадних клітин мезофілу 12-добових проростків арабідопсису після дводобової дії високої (33 °C) температури, що узагальнені на рис. 3 та табл.1: зменшення площі перерізу клітин, зниження вмісту крохмалю та збільшення кількості й розмірів пластоглобул у стромі хлоропластів, утворення гігантських гран, суттєве збільшення розмірів мітохондрій і пероксисом.

Список використаних джерел

1. Atkin O.K., Loveys B.R., Atkinson L.J., Pons T.L. Phenotypic plasticity and growth temperature: understanding interspecific variability // *J. Exp. Bot.* – 2006. – V. 57 (2). – P. 267-281.
2. Bano C., Amist N., Singh B. Morphological and Anatomical Modifications of Plants for Environmental Stresses. In: *Molecular plant abiotic stress: biology and biotechnology* / Editors: Dr. Aryadeep Roychoudhury, Department of Biotechnology, St. Xavier's College, Bengal, India, Dr. Durgesh Kumar Tripathi, Amity Institute of Organic Agriculture (AIOA), Amity University, Noida, India, John Wiley & Sons, Ltd, 2019. P. 29-44.
3. Boyes D. Growth Stage-Based Phenotypic Analysis of Arabidopsis: A Model for High Throughput Functional Genomics in Plants/ Boyes D., Zayed A., Ascenzi R., Mc Caskill A., Hoffman N., Davis K. Gortach J // *The Plant Cell* – 2001. – V. 13 – P. 1499-1510.
4. Cordoba-Pedregosa M. Role of apoplastic and cell wall peroxidases on the stimulation of root elongation by ascorbate/ Cordoba-Pedregosa M., Gonzalez-Reyes J.A., Canadillas M., Navas P., Cordoba F. // *Plant Physiology*. – 1996. – V. 112 – pp.1119–1125.
5. Cui S., Hayashi Y. Sucrose Production Mediated by Lipid Metabolism Suppresses the Physical Interaction of Peroxisomes and Oil Bodies during Germination of *Arabidopsis thaliana*/ Cui S., Otomo M., Mano S, Oikawa K, Hayashi M, Nishimura M // *J Biol Chem.* – 2016. – V.291, №38 – P. 19734–19745.
6. Djanaguiraman M. High temperature stress. In: *Plant Genetic Resources and Climate Change/ Djanaguiraman M., Prasad, P. V. /* Editors: M. Jackson, B.V. Ford-Lloyd, M.L. Perry, 2014. P.201-220.
7. Dong S., Zhang J., Beckles D.M. A pivotal role for starch in the reconfiguration of ¹⁴C-partitioning and allocation in *Arabidopsis thaliana* under short-term abiotic stress *Sci Rep.* – 2018. – V.8, №1 – P. 9314.
8. Donnelly P. Cell Cycling and Cell Enlargement in Developing Leaves of Arabidopsis/ Donnelly P., Bonetta D., Tsukaya H., Dengler R., Dengler N. // *Developmental Biology* – 1999. – V.215 – P. 407–419.
9. Falcone, D.L. Regulation of membrane fatty acid composition by temperature in mutants of Arabidopsis with alterations in membrane lipid composition/ Falcone, D.L., Ogas, J.P., Somerville, C.R. // *BMC Plant Biol* – 2004. – V.4, 17 – P.1-15.
10. Granier C. Individual leaf development in *Arabidopsis thaliana* a stable thermal-time-based programme/ Granier C., Massonnet C., Turc O., Muller B., Chenu K., Tardieu F. // *Ann Bot.* – 2002. – V.89, №5 – P.595–604.
11. Gulen H. Effect of heat stress on peroxidase activity and total protein content in strawberry plants/ Gulen H., Eris A. // *Plant Science.* – 2004. – V. 166. – P.739–744.
12. Hao L. Responses of photosynthesis to high temperature stress associated with changes in leaf structure and biochemistry of blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.)/ Hao L., Guo L., Li R., Cheng Y., Huang L., Zhou H., Xu M., Li F., Zhang X., Zheng Y. // *Scientia Horticulturae.* – 2019. – V. 246. – P. 251-264.
13. Herritt M.T. Characterization of Photosynthetic Phenotypes and Chloroplast Ultrastructural Changes of Soybean (*Glycine max*) in Response to Elevated Air Temperatures/ Herritt M.T., Fritsch F.B. // *Front. Plant Sci.* – 2020. – V.11(153) – P.1-16.
14. Huang Y.-W. Glucose application protects chloroplast ultrastructure in heat-stressed cucumber leaves through modifying antioxidant enzyme activity/ Huang Y.-W., Zhou Z.-Q., Yang H.-X., Wei C.-X., Wan Y.-Y., Wang X.-J., Bai J.-G. // *Biol Plant* – 2015. – V.59 – P. 131-138.
15. Jin B. The effect of experimental warming on leaf functional traits, leaf structure and leaf biochemistry in *Arabidopsis thaliana*/ Jin B., Wang L., Wang J., Jiang K.Z., Wang Y., Jiang X.X., Ni C.Y., Wang Y.L., Teng N.J. // *BMC Plant Biol.* – 2011. – V. 11. – P.35-45.
16. Jouilli, H. Plant peroxidases: biomarkers of metallic stress/ Jouilli, H., Bouazizi, H., El Ferjani, E. // *Acta Physiol Plant.* – 2011. – V.33 – P. 2075.
17. Kalve S. Three-dimensional patterns of cell division and expansion throughout the development of *Arabidopsis thaliana* leaves / Kalve S., Fotschki J., Beeckman T., Vissenberg K., Beemster G. // *J Exp Bot.* – 2014. – V. 65, № 22. – P. 6385–6397
18. Kao Y.T. Peroxisome Function, Biogenesis, and Dynamics in Plants/ Kao Y.T., Gonzalez B.L., Bartel B. // *Plant Physiology* – 2018. – V. 176 – P. 162–177.
19. Kislyuk I.M. Heat shock increases thermotolerance of photosynthetic electron transport and the content of chloroplast membranes and lipids in wheat leaves/ Kislyuk I.M., Bubolo L.S., Kamentseva I.E., Kotlova E.R., and Sherstneva O.A. // *Russ. J. Plant Physiol.* – 2007. – V. 54 – P. 456–463.
20. Klymchuk D.O. Cytochemical localization of calcium in soybean root cap cells in microgravity/ Klymchuk D.O., Brown C.S. Chapman D.K., Vorobyova T.V., Martyn G.M. // *Adv. Space Res.* – 2001. – V. 27, № 5. – P. 967-972.
21. Kotak S. Complexity of the heat stress response in plants/ Kotak S., Larkindale J., Lee U., von Koskull-Doring P., Vierling E., Scharf K-D. // *Curr Opin Plant Biol.* – 2007. – V.10, №3 – P. 301-316.
22. Mathur J. Peroxisome Mitochondria Inter-relations in Plants. In: *Proteomics of Peroxisomes. Subcellular Biochemistry* / Mathur J., Shaikh A., Mathur N. // Editors: del Rio L., Schrader M., 2018. P. 417-433.

23. Munné-Bosch S. The Function of Tocopherols and Tocotrienols in Plants/ Munné-Bosch S., Alegre L. // *Critical Reviews in Plant Sciences* – 2002. – V. 21, № 1 – P. 31-57.
24. Nazdar T. Physiological and anatomical responses of calendula (*Calendula officinalis* L.) cultivars to heat-stress duration/ Nazdar T., Tehranifar A., Nezami A., Nemati H., Samiei L. // *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. – 2018.
25. Parrotta L. Chronic heat stress affects the photosynthetic apparatus of *Solanum lycopersicum* L. cv Micro-Tom/ Parrotta L., Aloisi I., Faleri C., Romi M., Del Duca S., Cai G. // *Plant Physiology et Biochemistry* – 2020.
26. Pyke K. Temporal and Spatial Development of the Cells of the Expanding First Leaf of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh./ Pyke K., Marrison J., Leech A. // *Journal of Experimental Botany* – 1991. – V. 42, №. 244 – P. 1407-1416.
27. Schollert M. Climate change alters leaf anatomy, but has no effects on volatile emissions from arctic plants/ Schollert M., Kivimäenpää M., Valolahti H. M., Rinnan, R. // *Plant Cell Environ.* – 2015. – V. 38. – P. 2048–2060.
28. Shai N. No peroxisome is an island – Peroxisome contact sites/ Shai N., Schuldiner M., Zalckvar E // *Biochim Biophys Acta* – 2016. – V.1863, №5 – P. 1061–1069.
29. Skryhan K. Redox Regulation of Starch Metabolism/ Skryhan K., Gurrieri L., Sparla F., Trost P., Blennow A. // *Front Plant Sci* – 2018. – V.9 – P. 1344.
30. Thalmann M. Starch as a determinant of plant fitness under abiotic stress / Thalmann M., Santelia D // *New Phytologist* – 2017. – V. 214 – P. 943–951.
31. Wang Q.-L. Metabolic Reprogramming in Chloroplasts under Heat Stress in Plants/ Wang Q.-L., Chen J.-H., He N.-Y. and Guo F.-Q. // *Int J Mol Sci.* – 2018. – V.19(3) – P.849.
32. Wang L. Differential physiological, transcriptomic and metabolomic responses of *Arabidopsis* leaves under prolonged warming and heat shock/ Wang L., Ma K.B., Lu Z.G. *et al.* // *BMC Plant Biol* – 2020. – V.20 – P.86.
33. Winkler A. Transitioning to the Next Phase: The Role of Sugar Signaling throughout the Plant Life Cycle/ Winkler A. // *Plant Physiology* – 2018. – V. 176 (2) – P. 1075–1084.
34. Xalxo R. Alteration in Carbohydrate Metabolism Modulates Thermotolerance of Plant under Heat Stress. In: Heat stress tolerance in plants : physiological, molecular and genetic perspectives / Xalxo R., Yadu B., Chandra J., Chandrakar V., Sahu K. // Editors: Shabir Hussain Wani, Vinay Kumar, 2020. P.77-115.
35. Yan Z. Metabolic Response of *Pleurotus ostreatus* to Continuous Heat Stress/ Yan Z, Zhao M, Wu X, Zhang J // *Front. Microbiol.* – 2020. – V.10 – P.3148.
36. Yuan L. Influence of heat stress on leaf morphology and nitrogen-carbohydrate metabolisms in two wucai (*Brassica campestris* L.) genotypes/ Yuan L, Tang L, Zhu S, Hou J, Chen G, Liu F, Liu S., Wang C. // *Acta Soc Bot Pol.* – 2017. – V. 86(2) – P.3554.
37. Zagorchev L.A Central Role for Thiols in Plant Tolerance to Abiotic Stress / Zagorchev L., Seal C., Kranner I. And Odjakova M. // *Int. J. Mol. Sci.* – 2013 – V.14 – P.7405-7432.
38. Zhang R., Wise R., Struck K., Sharke T. Moderate heat stress of *Arabidopsis thaliana* leaves causes chloroplast swelling and plastoglobule formation // *Photosynth Res* – 2010. – V.105. – P.123–134.
39. Zheng Y. Temperature Responses of Photosynthesis and Respiration of Maize (*Zea mays*) Plants to Experimental Warming/ Zheng Y. P., Li R. Q., Guo L. L., Hao L. H., Zhou H. R., Li F., Peng Z. P., Cheng D. J., Xu M // *Russ J Plant Physiol.* – 2018. – V.65 – P.524–531.
40. Żrybek-Sokolnik A. Temperature Stress and Responses of Plants. In: Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change / Żrybek-Sokolnik A. // Editors: P. Ahmad and M.N.V. Prasad, 2011. P. 113-134.
6. Djanaguiraman M., Prasad, P. V. High temperature stress. In: *Plant Genetic Resources and Climate Change* / Editors: M. Jackson, B.V. Ford-Lloyd, M.L. Perry, 2014. P.201-220.
7. Dong S., Zhang J., Beckles D.M. A pivotal role for starch in the reconfiguration of ¹⁴C-partitioning and allocation in *Arabidopsis thaliana* under short-term abiotic stress *Sci Rep.* – 2018. – V.8, №1 – P. 9314.
8. Donnelly P., Bonetta D., Tsukaya H., Dengler R., Dengler N. Cell Cycling and Cell Enlargement in Developing Leaves of *Arabidopsis* // *Developmental Biology* – 1999. – V.215 – P. 407–419.
9. Falcone, D.L., Ogas, J.P., Somerville, C.R. Regulation of membrane fatty acid composition by temperature in mutants of *Arabidopsis* with alterations in membrane lipid composition // *BMC Plant Biol* – 2004. – V.4, 17 – P.1-15.
10. Granier C., Massonnet C., Turc O., Muller B., Chenu K., Tardieu F. Individual leaf development in *Arabidopsis thaliana* a stable thermal-time-based programme // *Ann Bot.* – 2002. – V.89, №5 – P.595–604.
11. Gulen H., Eris A. Effect of heat stress on peroxidase activity and total protein content in strawberry plants // *Plant Science.* – 2004. – V. 166. – P.739–744.
12. Hao L., Guo L., Li R., Cheng Y., Huang L., Zhou H., Xu M., Li F., Zhang X., Zheng Y., Responses of photosynthesis to high temperature stress associated with changes in leaf structure and biochemistry of blueberry (*Vaccinium corymbosum* L.) // *Scientia Horticulturae.* – 2019 – V. 246 – P. 251-264.
13. Herritt M.T., Fritsch F.B. Characterization of Photosynthetic Phenotypes and Chloroplast Ultrastructural Changes of Soybean (*Glycine max*) in Response to Elevated Air Temperatures // *Front. Plant Sci.* – 2020. – V.11(153) – P.1-16.
14. Huang Y.-W., Zhou Z.-Q., Yang H.-X., Wei C.-X., Wan Y.-Y., Wang X.-J., Bai J. -G. Glucose application protects chloroplast ultrastructure in heat-stressed cucumber leaves through modifying antioxidant enzyme activity // *Biol Plant* – 2015. – V.59 – P. 131–138.
15. Jin B., Wang L., Wang J., Jiang K.Z., Wang Y., Jiang X.X., Ni C.Y., Wang Y.L., Teng N.J. The effect of experimental warming on leaf functional traits, leaf structure and leaf biochemistry in *Arabidopsis thaliana* // *BMC Plant Biol.* – 2011. – V. 11. – P.35-45.
16. Jouilli, H., Bouazizi, H., El Ferjani, E. Plant peroxidases: biomarkers of metallic stress // *Acta Physiol Plant.* – 2011. – V.33 – P. 2075.
17. Kalve S., Fotschki J., Beeckman T., Vissenberg K., Beemster G. Three-dimensional patterns of cell division and expansion throughout the development of *Arabidopsis thaliana* leaves // *J Exp Bot.* – 2014. – V. 65, № 22. – P. 6385–6397
18. Kao Y.T., Gonzalez B.L., Bartel B. Peroxisome Function, Biogenesis, and Dynamics in Plants // *Plant Physiology* – 2018. – V. 176 – P. 162–177.
19. Kislyuk, I.M., Bubolo, L.S., Kamentseva I.E., Kotlova, E.R., and Sherstneva, O.A., Heat shock increases thermotolerance of photosynthetic electron transport and the content of chloroplast membranes and lipids in wheat leaves // *Russ. J. Plant Physiol.* – 2007. – V. 54 – P. 456–463.
20. Klymchuk D.O., Brown C.S. Chapman D.K., Vorobyova T.V., Martyn G.M. Cytochemical localization of calcium in soybean root cap cells in microgravity // *Adv. Space Res.* – 2001. – V. 27, № 5. – P. 967-972.
21. Kotak S., Larkindale J., Lee U., von Koskull-Doring P., Vierling E., Scharf K-D. Complexity of the heat stress response in plants // *Curr Opin Plant Biol.* – 2007. – V.10, №3 – P. 301-316.
22. Mathur J., Shaikh A., Mathur N. Peroxisome Mitochondria Interrelations in Plants. In: *Proteomics of Peroxisomes. Subcellular Biochemistry / Editors: del Rio L., Schrader M., 2018. P. 417-433.*
23. Munné-Bosch S., Alegre L. The Function of Tocopherols and Tocotrienols in Plants // *Critical Reviews in Plant Sciences* – 2002. – V. 21, № 1 – P. 31-57.
24. Nazdar T., Tehranifar A., Nezami A., Nemati H., Samiei L. Physiological and anatomical responses of calendula (*Calendula officinalis* L.) cultivars to heat-stress duration // *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology.* – 2018.
25. Parrotta L., Aloisi I., Faleri C., Romi M., Del Duca S., Cai G. Chronic heat stress affects the photosynthetic apparatus of *Solanum lycopersicum* L. cv Micro-Tom // *Plant Physiology et Biochemistry* – 2020.
26. Pyke K., Marrison J., Leech A. Temporal and Spatial Development of the Cells of the Expanding First Leaf of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // *Journal of Experimental Botany* – 1991. – V. 42, №. 244 – P. 1407-1416.
27. Schollert M., Kivimäenpää M., Valolahti H. M., Rinnan, R. Climate change alters leaf anatomy, but has no effects on volatile emissions from arctic plants // *Plant Cell Environ.* – 2015. – V. 38. – P. 2048–2060.
28. Shai N., Schuldiner M., Zalckvar E. No peroxisome is an island – Peroxisome contact sites // *Biochim Biophys Acta* – 2016. – V.1863, №5 – P. 1061–1069.
29. Skryhan K., Gurrieri L., Sparla F., Trost P., Blennow A. Redox Regulation of Starch Metabolism // *Front Plant Sci* – 2018. – V.9 – P. 1344.
30. Thalmann M., Santelia D. Starch as a determinant of plant fitness under abiotic stress // *New Phytologist* – 2017. – V. 214 – P. 943–951.
31. Wang Q.-L., Chen J.-H., He N.-Y. and Guo F.-Q. Metabolic Reprogramming in Chloroplasts under Heat Stress in Plants // *Int J Mol Sci.* – 2018. – V.19(3) – P.849.

Reference (Scopus)

1. Atkin O.K., Loveys B.R., Atkinson L.J., Pons T.L. Phenotypic plasticity and growth temperature: understanding interspecific variability // *J. Exp. Bot.* – 2006. – V. 57 (2). – P. 267-281.
2. Bano C. Amist N., Singh B. Morphological and Anatomical Modifications of Plants for Environmental Stresses. In: *Molecular plant abiotic stress: biology and biotechnology* / Editors: Dr. Aryadeep Roychoudhury, Department of Biotechnology, St. Xavier's College, Bengal, India, Dr. Durgesh Kumar Tripathi, Amity Institute of Organic Agriculture (AIOA), Amity University, Noida, India, John Wiley & Sons, Ltd, 2019. P. 29-44.
3. Boyes D., Zayed A., Ascenzi R., McCaskill A., Hoffman N., Davis K. Growth Stage-Based Phenotypic Analysis of *Arabidopsis*: A Model for High Throughput Functional Genomics in Plants // *The Plant Cell* – 2001. – V. 13 – P. 1499-1510.
4. Cordoba-Pedregosa M., Gonzalez-Reyes J.A., Canadillas M., Navas P., Cordoba F. Role of apoplastic and cell wall peroxidases on the stimulation of root elongation by ascorbate // *Plant Physiology.* – 1996. – V. 112 – pp.1119–1125.
5. Cui S., Hayashi Y., Otomo M., Mano S, Oikawa K, Hayashi M, Nishimura M. Sucrose Production Mediated by Lipid Metabolism Suppresses the Physical Interaction of Peroxisomes and Oil Bodies during Germination of *Arabidopsis thaliana* // *J Biol Chem.* – 2016. – V.291, №38 – P. 19734–19745.

32. Wang L., Ma K.B., Lu Z.G. *et al.* Differential physiological, transcriptomic and metabolomic responses of *Arabidopsis* leaves under prolonged warming and heat shock // *BMC Plant Biol* – 2020. – V.20 – P.86.

33. Winger A. Transitioning to the Next Phase: The Role of Sugar Signaling throughout the Plant Life Cycle // *Plant Physiology* – 2018. – V. 176 (2) – P. 1075–1084.

34. Xalxo R., Yadu B., Chandra J., Chandrakar V., Sahu K. (2020). Alteration in Carbohydrate Metabolism Modulates Thermotolerance of Plant under Heat Stress. In: Heat stress tolerance in plants : physiological, molecular and genetic perspectives / Editors: Shabir Hussain Wani, Vinay Kumar, 2020. P.77-115.

35. Yan Z, Zhao M, Wu X, Zhang J (2020) Metabolic Response of *Pleurotus ostreatus* to Continuous Heat Stress // *Front. Microbiol.* – 2020. – V.10 – P.3148.

36. Yuan L, Tang L, Zhu S, Hou J, Chen G, Liu F, Liu S., Wang C. Influence of heat stress on leaf morphology and nitrogen-carbohydrate metabolisms in two wucaï (*Brassica campestris* L.) genotypes // *Acta Soc Bot Pol.* – 2017. – V. 86(2) – P.3554.

37. Zagorchev L., Seal C., Kranner I. And Odjakova M. A Central Role for Thiols in Plant Tolerance to Abiotic Stress // *Int. J. Mol. Sci.* – 2013 – V.14 – P.7405-7432.

38. Zhang R., Wise R., Struck K., Sharke T. Moderate heat stress of *Arabidopsis thaliana* leaves causes chloroplast swelling and plastoglobule formation // *Photosynth Res* – 2010. – V.105. – P.123–134.

39. Zheng Y. P., Li R. Q., Guo L. L., Hao L. H., Zhou H. R., Li F., Peng Z. P., Cheng D. J., Xu M. Temperature Responses of Photosynthesis and Respiration of Maize (*Zea mays*) Plants to Experimental Warming // *Russ J Plant Physiol.* – 2018. – V.65. – P.524–531.

40. Żybek-Sokolnik A. Temperature Stress and Responses of Plants. In: Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change / Editors: P. Ahmad and M.N.V. Prasad, 2011. P. 113-134.

Надійшла до редколегії 4.05.2021

Отримано виправлений варіант 4.06.2021

Підписано до друку 4.06.2021

Received in the editorial 4.05.2021

Received a revised version on 4.06.2021

Signed in the press on 4.06.2021

Ю. Акимов, мл. науч. сотр.

Институт ботаники им. Н. Холодного НАН Украины, Киев, Украина

УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛЕТОК МЕЗОФИЛЛА АРАБИДОПСИСА (*Arabidopsis thaliana* L.) ПРИ ГИПЕРТЕРМИИ

Исследовано влияние гипертермии (33 °С, двое суток) на ультраструктуру палисадных клеток мезофилла первых настоящих листьев арабидопсиса экотипа *Columbia 0* (*Col-0*, фазы 1.02–1.04). Для исследований отбирали образцы 12-суточных проростков в двух вариантах: контроль и двое суток 33 °С. Проростки контрольного варианта выращивали в ростовой камере с фотопериодом 15/9 ч. (день/ночь), освещенностью 5,5 клк, 75-процентной влажностью воздуха и температурой 22 °С. В опытном варианте контейнеры с девятисуточными проростками переносили на двое суток в ростовую камеру с предварительно установленной освещенностью, температурой и фотопериодом 15/9 ч. Проведенный ультраструктурный анализ позволил выявить спектр перестроек палисадных клеток мезофилла, площадь сечения которых была на 12 % меньше, чем в контроле. В хлоропластах показано увеличение гранальности: в контроле граны содержали 6–10 тилакоидов, часто объединяясь в большие граны до 20 и более тилакоидов в зоне сечения, тогда как при двухсуточной гипертермии граны содержали 20 и более тилакоидов, часто образуя гигантские граны с 60 и более тилакоидами; почти вдвое уменьшалась средняя площадь сечения гранул крахмала 0,99 мкм² по сравнению с 1,92 мкм² в контроле, диаметр пластоглобул увеличивался в 3–4 раза до 100–200 нм по сравнению с 30–50 нм в контроле. В митохондриях отмечено уменьшение парциального объема крист, просветление матрикса, по меньшей мере вдвое возрастало сечение митохондрий: 1 мкм² по сравнению с 0,44 мкм² в контроле. Средняя площадь сечения пероксисом увеличивалась почти вдвое, до значения 1,36 мкм² по сравнению с 0,77 мкм² в контроле.

Ключевые слова: *Arabidopsis thaliana*, мезофилл, тепловой стресс, гипертермия, транзиторийный крахмал, хлоропласт, митохондрия, пероксисома.

Yu. Akimov, Junior Researcher

M. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kjev, Ukraine

ULTRASTRUCTURE OF MESOPHYLL CELLS OF ARABIDOPSIS (*Arabidopsis thaliana* L.) AFTER HYPERTHERMIA

The influence of hyperthermia (33 °C, 2 days) on the ultrastructure of palisade cells of mesophyll of the first rosette leaves of *Arabidopsis Columbia 0* ecotype (*Col-0*, phases 1.02–1.04) was studied. Samples of 12-day-old seedlings were selected in 2 variants: control and 2 days 33 °C. Seedlings of the control variant were grown in a growth chamber with a photoperiod of 15/9 hours. (day/night), illumination 5.5 klx, 75 % humidity and temperature 22 °C. In the experimental variant containers with 9-day-old seedlings were transferred for 2 days to a growth chamber with a preset light 5.5 klx and temperature 33 °C, with a photoperiod of 15/9 hours. The conducted ultrastructural analysis allowed to reveal the spectrum of rearrangements of palisade cells after two-day action of high (33 °C) temperature. It was shown that the high temperature negatively affected size of mesophyll palisade cells, the cross-sectional area of which was 12 % smaller than in the control. Chloroplasts show an increase in granularity: in the control granas contained 6–10 thylakoids, often combining into larger granas, up to 20 or more thylakoids in the intersection zone, while after two-day hyperthermia the granas contained 20 or more thylakoids, often forming giant granas of 60 and more thylakoids, the average cross-sectional area of starch granules decreased by almost half: 0.99 μm² compared to 1.92 μm² in the control, the diameter of plastoglobuli increased 3–4 times: to 100–200 nm compared to 30–50 nm in the control. In mitochondria, there was a decrease in the partial volume of the cristae, enlightenment of the matrix, the cross-section of mitochondria increased at least twice: 1 μm² compared to 0.44 μm² in the control. The mean cross-sectional area of peroxisomes also increased at least twice, to 1.36 μm² compared with 0.77 μm² in the control.

Keywords: *Arabidopsis thaliana*, mesophyll, heat stress, hyperthermia, transitory starch, chloroplast, mitochondria, peroxisome.