

УДК 581.13/8

ОСОБЕННОСТИ УГЛЕВОДНОГО ОБМЕНА И УЛЬТРАСТРУКТУРА ТКАНЕЙ *EQUISETUM ARVENSE* L.

Сытников Д. М.¹, Шейко Е. А.²

¹Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова, Одесса, Украина

²Медицинская академия имени С. И. Георгиевского (структурное подразделение)

ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского», Симферополь,
Республика Крым, Россия

E-mail: sytnikov@list.ru

Изучена динамика содержания растворимых и легкогидролизуемых углеводов, фотосинтетических пигментов в различных органах хвоща полевого (*Equisetum arvense* L.) в онтогенезе, а также ультраструктура его ассимилирующих и запасающих тканей. Наиболее высокое содержание сахаров обнаружено в корневище (15,9 %) в генеративном периоде, а также в нижних ветвях ассимилирующих побегов (21,1 %) в вегетативном периоде развития растений. Относительно высокое содержание сахаров, а также хлорофилла *a* и *b* в ассимилирующих побегах хвоща сопровождается наличием в клетках хлоренхимы групп функционально активных хлоропластов. Установлено, что максимальное количество крахмала накапливалось в корневище (14,0 %) и в клубнях (14,2 %) к концу вегетативного периода, при этом в клетках основной паренхимы корневища хвоща идентифицированы многочисленные амилопласты, содержащие крахмальные зёрна.

Ключевые слова: *Equisetum arvense* L., углеводный обмен, ультраструктура тканей, сахара, крахмал, хлорофилл.

ВВЕДЕНИЕ

Представители рода *Equisetum* характеризуются значительной морфологической и экологической пластичностью, в связи с чем представляют интерес в изучении особенностей распространения пионерной растительности, являются объектом исследований в поиске эффективных средств борьбы с корневищными сорняками, а также в решении задач фармакогнозии. Тем не менее, несмотря на общую биологическую изученность и актуальность практических аспектов использования хвощей, фитохимическая характеристика некоторых представителей рода фрагментарна или отсутствует, при этом не до конца выясненными остаются вопросы физиологии, относящиеся, в частности, к их способности за короткое время эффективно накапливать вегетативную массу и запасные питательные вещества [1–3].

Углеводы составляют 85–90 % веществ, слагающих растительный организм, они являются основным питательным и главным опорным материалом для растительных клеток и тканей [4]. В растениях они выполняют энергетическую, пластическую и регуляторную функции. Последняя касается генеративных процессов, связана с ростом и развитием растений [5]. Углеводный обмен

составляет синтез, накопление и превращение веществ углеродной природы в растительном организме, он сопряжён с белковым, липидным и другими обменами веществ, в связи с чем ему принадлежит ведущая роль в физиологических процессах.

Хвощ полевой, как дикий вид, обладает высокой биологической эффективностью в распределении продуктов фотосинтеза, характеризуется способностью накапливать запасные вещества в наземной части растения, корневище и клубнях [6]. Хвощи характеризуются изменчивостью химического состава в течение года. Например, накопленный за лето хвощом зимующим крахмал превращается в сахара при наступлении низких температур [1]. Во время выхода хвоща полевого из состояния покоя уменьшается число крахмальных зёрен в амилопластах паренхимы корневища и увеличивается количество липидных капель, формирующих характерные скопления [7]. Таким образом, изменения в содержании крахмала могут служить показателем физиологического состояния тканей.

Ранее нами установлена ведущая роль хлоренхимы нижних ветвей вегетативных побегов хвоща полевого в накоплении максимального количества хлорофилла. При этом обсуждалась роль структуры и физиологического состояния фотосинтетического аппарата в способности хвоща полевого эффективно накапливать вегетативную массу и запасные питательные вещества за короткий период активного развития [3].

Цель настоящей работы – изучить содержание и локализацию сахаров, крахмала, хлорофилла и ультраструктуру тканей различных органов хвоща полевого в онтогенезе для выявления особенностей его углеводного обмена.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали растения хвоща полевого (*Equisetum arvense* L.), произрастающего на научно-производственной базе Института ботаники имени Н. Г. Холодного Национальной академии наук Украины «Феофания» (г. Киев) в условиях Северной Лесостепи Украины.

Хвощ полевой – многолетнее травянистое растение. Генеративные (спороносные) побеги появляются ранней весной, на верхушках они несут яйцевидно-цилиндрические стробилы со спорангиями, в которых формируются споры. Эти побеги буровато-розовые, не ветвистые, состоят из 6–7 междоузлий и коротких узлов, от которых отходят расположенные кольцами листья, образующие сросшиеся мутовки с 8–10 чёрно-бурыми зубцами. После спороношения генеративные побеги большей частью отмирают. Вместо них развиваются вегетативные (ассимилирующие) побеги, которые достигают 15–50 см в высоту и состоят из 14–15 междоузлий. Они стерильны, зелёного цвета, шероховатые, с бороздами и цилиндрическими мутовками, образующими влагалища, которые неплотно прилегают и заканчиваются ланцетовидными, заострёнными, чёрно-бурыми, узко-бело-окаймлёнными редуцированными листьями, как правило, не участвующими в процессе фотосинтеза. Зубцевидные листовые пластинки обычно короткие и содержат очень мало хлоренхимы. Ветви первого порядка трёх-четырёхгранные, располагаются мутовчато, со временем, начиная с нижнего яруса,

на них начинают формироваться ветви второго порядка и так далее. Стебли хвоща полевого обладают ярко выраженной метамерией, ассимиляционную функцию здесь выполняют зелёные стебли и ветви. Корневище у хвоща полевого двух типов – горизонтальное и вертикальное, буровато-чёрного цвета, ползущее и членистое, с длинными междоузлиями и короткими узлами, несет на себе листовые влагалища и формирует клубни, которые служат местом отложения запасных веществ, а также органами вегетативного размножения. Поверхность корневищных междоузлий по сравнению с поверхностью надземных междоузлий вегетативных побегов более ровная, её гребни выражены слабо [1, 8, 9].

Фенологические наблюдения за растениями хвоща полевого, произрастающего в естественных условиях, производили по общепринятой методике [10] в период с марта по август (2009–2013 гг.). По их результатам [3] в ходе онтогенеза хвоща нами были чётко выделены: 1) *генеративный период* (спороносные побеги), включающий в себя фазу меристематического побега, фазы закрытого и открытого стробиллов; 2) *вегетативный период*, в котором фазы развития дифференцировали по размеру ассимилирующего побега – 15, 30 и 40 см; 3) *период покоя*, наступающий после отмирания надземной части растения.

Пробы для анализа отбирали в соответствии с указанными выше фазами развития растений. При этом растения были разделены на органы генеративного (стробил, междоузлия, мутовки редуцированных листьев) и вегетативного (ветви первого порядка и междоузлия) побегов, а также на корневище и клубни. Для измерений отбирали средние пробы растительного материала соответствующего органа нескольких рендомизированных растений. Измерения проводили в трёхкратной биологической повторности.

Содержание растворимых и легкогидролизуемых углеводов определяли по общеизвестной методике [11]. Образцы фиксировали в течение 20 мин при 105 °С и высушивали при 60–65 °С в течение 4 ч. Массовую долю сахаров и крахмала вычисляли в процентах к воздушно-сухой массе.

Определение содержания фотосинтетических пигментов производили путём предварительного экстрагирования хлорофилла 96 % этиловым спиртом в течение суток с последующим определением оптической плотности полученных экстрактов на спектрофотометре ПЭ 5400УФ (Россия) при 665 и 649 нм. После определения концентрации хлорофиллов *a* и *b* в экстракте [12], по формуле Wintermans и De Mots (1965) рассчитывали их содержание в исследуемом растительном материале с учётом объема вытяжки и массы пробы [12].

Статистическую обработку полученных данных производили по Доспехову [13]. В таблицах и в тексте представлены %, средние арифметические, стандартные ошибки и НСР. Достоверность разницы значений оценивали, используя 5 % уровень значимости ($P \leq 0,05$).

Изучение структурных особенностей тканей проводили на сканирующем микроскопе JSM-6060 LA (JEOL, Япония). Замороженные при температуре жидкого азота образцы высушивали при температуре –40 °С, в вакууме, затем покрывали слоем золота в ионном напылителе ION Sputer JFC-1100 (JEOL, Япония).

Для исследования ультраструктуры хвоща отбирали фрагменты тканей размером 1 × 2 мм, которые фиксировали 3 %-ным раствором глютарового альдегида («Serva», США) на фосфатном буфере (pH 7,2) в течение 2 ч. Постфиксацию осуществляли 1 %-ным раствором тетроксид осмия при комнатной температуре в течение 3 ч. Материал обезживали восходящими концентрациями этилового спирта по общепринятой методике и заливали смесью (эпон и аралдит) эпоксидных смол («Serva», США) [14]. Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме LKB-3 (LKB, Швеция) и контрастировали цитратом свинца по Рейнольдсу [15] в течение 7 мин. Срезы тканей исследовали на трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1230 (JEOL, Япония).

Размеры клеток и органелл на электронных микрофотографиях определяли при помощи программы UTHSCSA Image Tool 3.0, используя заданную прибором на изображении линейку-шкалу.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе фенологических наблюдений установлено, что рост спороносных побегов в генеративном периоде развития хвоща полевого протекает достаточно медленно, начиная с конца марта – середины апреля. С переходом хвоща к вегетативному периоду, в начале мая, формируются ассимилирующие побеги, достигающие максимального роста в июле.

Исследование растворимых и легкогидролизуемых углеводов в генеративном периоде показало (табл. 1), что максимальное количество сахаров и крахмала содержалось в корневище хвоща полевого в фазу меристематического побега. Относительно высокое содержание углеводов в корневище перед началом периода активного развития растений, очевидно, обусловлено его главной функцией, как запасающего органа. С наступлением фазы закрытого стробила количество углеводов в корневище и в других органах растений хвоща достоверно снижалось. Так, минимальное количество сахаров и крахмала наблюдалось в стробиле и в листьях, при этом количество сахаров во всех органах хвоща достоверно превышало количество крахмала, независимо от фазы развития растений.

Принято считать, что спороносный побег, как правило, не содержит хлорофилла и поэтому не участвует в процессе фотосинтеза [1], а соответственно и в ассимиляции углерода. Ранее нами были обнаружены незначительные количества хлорофилла в стробиле, междоузлиях и листьях на всех фазах развития спороносного побега [3]. Однако, для активного протекания фотосинтетических реакций, что могло бы существенно отразиться на углеводном обмене хвоща, этого явно не достаточно.

В вегетативном периоде развития хвоща полевого содержание сахаров в корневище оставалось стабильным и достоверно снижалось до 7,4 % к воздушно-сухой массе с развитием ассимилирующих побегов (табл. 2). При этом содержание крахмала в корневище по сравнению с генеративным периодом (см. табл. 1) заметно возрастало и оставалось в пределах 13,0–14,0 % %. Содержание растворимых и легкогидролизуемых углеводов в клубнях хвоща полевого было сопоставимо с аналогичными показателями в корневище.

Таблица 1
Содержание растворимых и легкогидролизуемых углеводов у хвоща полевого
(*Equisetum arvense* L.) в генеративном периоде развития,
% к воздушно-сухой массе

Фаза развития	Орган							
	Корневище		Междоузлия		Листья		Стробил	
	сахара	крахмал	сахара	крахмал	сахара	крахмал	сахара	крахмал
Меристематический побег	15,9	12,9	13,3	6,8	10,6	6,2	9,7	7,2
Закрытый стробил	11,0	5,5	10,7	4,1	8,6	3,4	6,5	3,3
НСР _{0,05}	1,7	0,6	1,4	0,9	1,1	0,8	1,1	0,5

Таблица 2
Содержание растворимых и легкогидролизуемых углеводов у хвоща полевого
(*Equisetum arvense* L.) в вегетативном периоде развития,
% к воздушно-сухой массе

Фаза развития побега, см	Корневище		Клубни		Нижняя часть побега (1–6 междоузлия)				Верхняя часть побега (11–15 междоузлия)			
					Междоузлия		Ветви		Междоузлия		Ветви	
	сахара	крахмал	сахара	крахмал	сахара	крахмал	сахара	крахмал	сахара	крахмал	сахара	крахмал
15	12,1	14,0	--	--	8,9	9,5	9,3	8,3	10,6	11,9	7,6	11,3
30	12,2	13,0	--	--	9,4	11,5	10,2	8,1	11,0	12,1	8,6	9,0
40	7,4	13,5	6,5	14,2	7,9	9,5	21,1	7,1	8,9	9,6	11,2	8,4
НСР _{0,05}	1,2	1,5	--	--	1,0	1,1	2,3	0,9	1,0	1,1	1,0	0,9

Примечание: «--» – показатель не определяли.

Из литературы известно [1], что количество крахмала в клетках зависит от сезона года и от местоположения данного участка корневища. Например, у хвоща болотного количество крахмала в корневище уменьшается в начале лета, возрастает

в середине и вновь падает к осени, в связи с образованием зачатков побегов будущего года. Исходя из этого мы приходим к выводу, что снижение количества крахмала в корневище хвоща полевого в генеративном периоде развития связано с развитием спороносных побегов, а относительно высокое содержание крахмала в корневище и клубнях в вегетативном периоде было связано с переходом растений к активному фотосинтезу и запасанию его продуктов в этих подземных органах.

Исследование сахаров в ассимилирующих побегах хвоща показало (см. табл. 2), что максимальное их количество содержится в ветвях нижней части растений (21,1 %). Этот показатель достоверно возрастает в ветвях при последовательном прохождении растениями фаз своего развития от побегов 15 см до побегов 40 см. В междоузлиях количество сахаров находилось в пределах 7,9–11,0 % к воздушно-сухой массе, также отмечалась тенденция несколько повышенного их накопления в верхней части побега. Содержание крахмала в ассимилирующих побегах хвоща полевого начиная от фазы побега 15 см до фазы 40 см находилось в пределах 7,1–12,1 %. При этом, как в междоузлиях, так и в ветвях верхней части побега отмечалось более высокое содержание данного углевода.

Исследование фотосинтетических пигментов показало (табл. 3), что максимальное количество хлорофилла *a* и *b* содержится в ветвях нижней части ассимилирующих побегов (1–6 междоузлие) хвоща полевого. При этом установлено увеличение содержания пигментов в ветвях при последовательном прохождении растениями фаз своего развития от побегов 15 см до побегов 40 см. Полученные данные согласуются с результатами изучения динамики количества сахаров в ветвях ассимилирующих побегов (см. табл. 2) и могут указывать на существование связи между их содержанием и процессами фотосинтеза, обеспечивающихся пигментами.

Таблица 3

Содержание хлорофилла в ветвях ассимилирующих побегов хвоща полевого (*Equisetum arvense* L.), мг/г сырой массы

Фаза развития побега, см	Нижняя часть (1–6 междоузлие)			Верхняя часть (11–15 междоузлие)		
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a/b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a/b</i>
15	0,7 ± 0,03	0,3 ± 0,01	2,3	0,5 ± 0,02	0,2 ± 0,01	2,5
30	1,8 ± 0,09*	0,6 ± 0,03*	3,0	1,2 ± 0,07*	0,4 ± 0,02*	3,0
40	2,0 ± 0,11*	0,7 ± 0,03*	2,9	1,5 ± 0,07*	0,5 ± 0,02*	3,0

Примечание: «*a*» – хлорофилл *a*, «*b*» – хлорофилл *b*; «*» – достоверность рассчитана относительно данных первой фазы развития побега (15 см).

Известно, что основная функциональная роль в фотосистемах принадлежит хлорофиллу *a*, в то время как хлорофилл *b* и каротиноиды выполняют

вспомогательную (расширяют поглощение) и защитную функции. Максимальная эффективность фотосинтетического аппарата нормально развитых растений достигается при соотношении хлорофиллов (a/b) на уровне 2,5–3,0 [16]. В нашем случае соотношение a/b ветвей ассимилирующего побега хвоща было стабильным в различных фазах его развития и находилось в пределах 2,3–3,0 (см. табл. 3), что свидетельствует об отсутствии влияния на растения каких-либо неблагоприятных факторов.

Поверхность корневищных междоузлий хвоща полевого по сравнению с поверхностью надземных междоузлий его вегетативных побегов более ровная, а её гребни выражены слабо. Известно [1], что у корневищ нет устьиц, хлоренхимы и тяжёлой механической ткани такого типа, как в надземных вегетативных побегах. Под эпидермой междоузлия корневища залегают несколько слоев более или менее толстостенных, не одревесневших, но пропитанных жироподобными веществами и кремнезёмом паренхимных клеток, под которыми, в свою очередь, лежат тонкостенные клетки основной паренхимы, содержащие крахмальные зерна.

На микрофотографиях тканей корневища, полученных с помощью сканирующего электронного микроскопа, видны сферические крахмальные зерна (рис. 1, А). Изучение ультраструктуры тканей хвоща полевого, полученных на трансмиссионном электронном микроскопе, показало, что в фазу молодых ассимилирующих побегов (15 см) клетки основной паренхимы корневища содержали многочисленные амилопласты, заполненные крахмальными зёрнами, липидные капли и митохондрии с хорошо развитой системой крист (см. рис. 1, Б и В). Крахмальные зёрна расположены в амилопластах, по одному в пластиде. Таким образом, полученные микрофотографии иллюстрируют данные по высокому содержанию крахмала в корневище хвоща полевого на данном этапе развития, представленные в табл. 2.

Поскольку листья, как фотосинтезирующие органы, у ассимилирующих побегов хвоща полевого редуцированы, их функцию выполняют междоузлия и ветви. Активно фотосинтезирующая ткань (хлоренхима) подстилает в первую очередь те участки эпидермы побегов, в которых находятся устьица. Ранее нами было установлено [3], что практически вся поверхность боковых рёбер изученных ветвей хвоща плотно усеяна устьицами, которые анатомически расположены над хлоренхимой. Анализ микрофотографий ультраструктуры клеток ассимилирующих побегов хвоща полевого, полученных на трансмиссионном электронном микроскопе, показал (рис. 2), что клетки хлоренхимы междоузлия также были в функционально активном состоянии. Так, здесь нами были идентифицированы группы фотосинтетически активных хлоропластов и митохондрий.

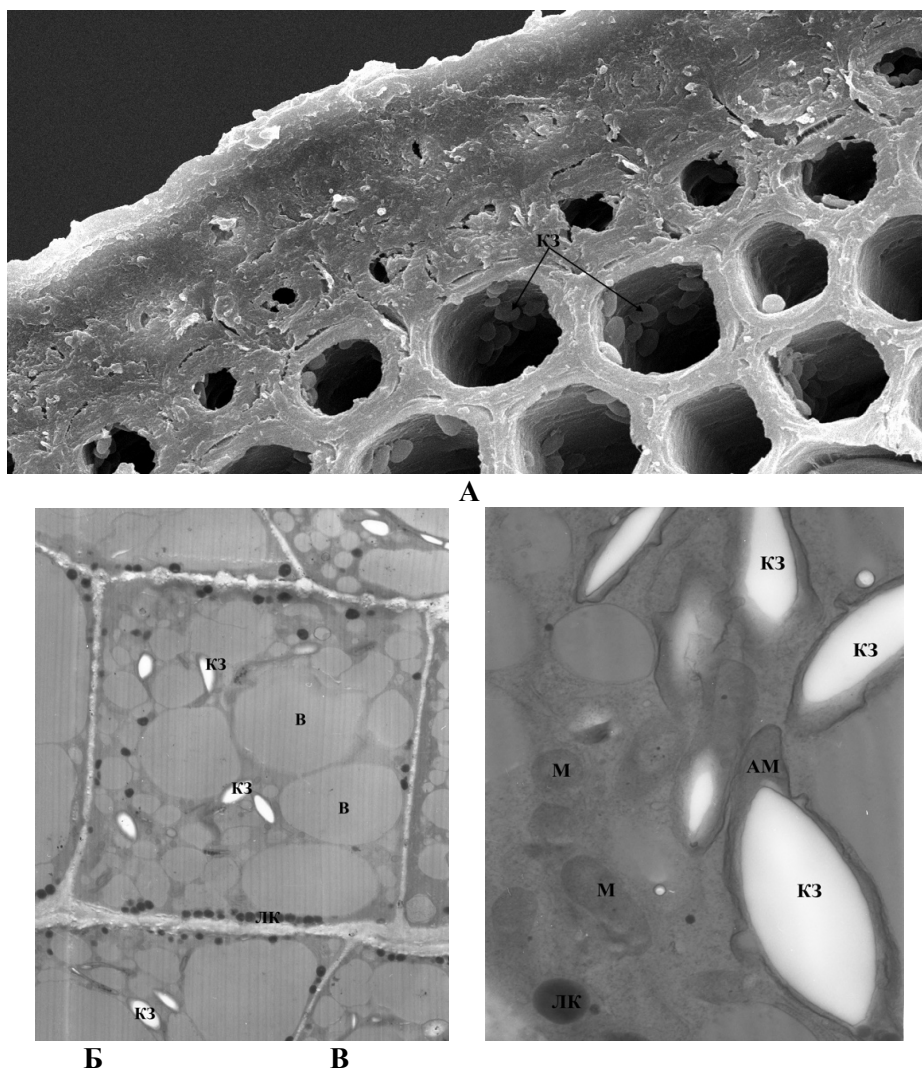


Рис. 1. Локализация крахмала в корневище хвоща полевого (*Equisetum arvense* L.) в вегетативном периоде развития: А – паренхима (увеличение – 750х); Б – клетка паренхимы (увеличение – 2000х); В – фрагмент клетки паренхимы, (увеличение – 15000х).

Обозначения: АМ – амилопласт, КЗ – крахмальные зёрна, ЛК – липидные капли, В – вакуоли, М – митохондрии.

Хлоропласты здесь имели форму утолщённого веретена диаметром 4–5 мкм. В клетке содержалось 5–15 хлоропластов, в них прослеживались система тиллакоидных мембран, мелкозернистая строма и электронноплотный матрикс. Их внутренняя мембранная система была расположена в периферических слоях

стромы, основной объём хлоропластов был заполнен крахмальными зёрнами простого строения, в количестве 1–2 штуки (см. рис. 2).

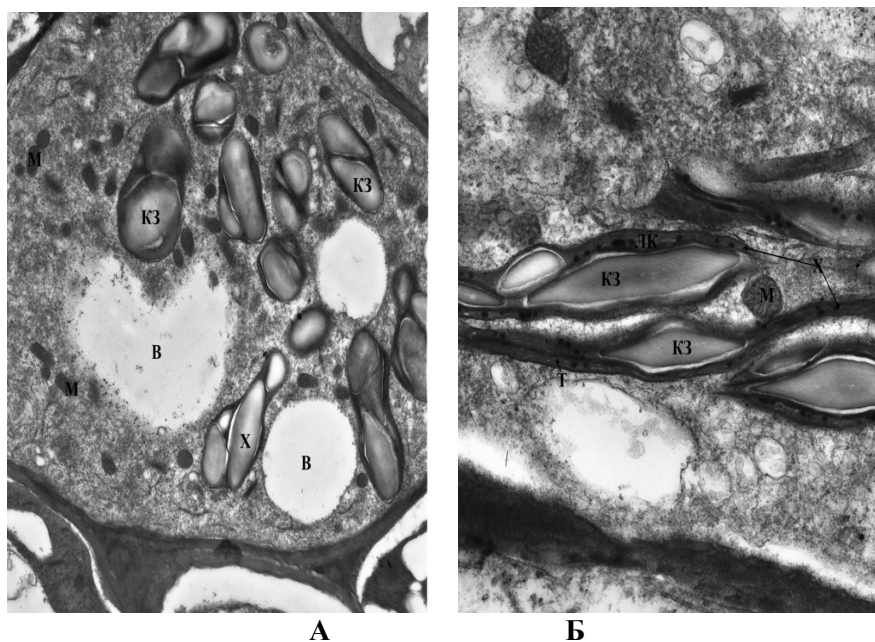


Рис. 2. Ультраструктура клеток междоузлия ассимилирующего побега (фаза 15 см) хвоща полевого, *Equisetum arvense* L.: А (увеличение – 3000х), Б (увеличение – 8000х). Обозначения: КЗ – крахмальные зёрна, Х – хлоропласты, В – вакуоли, Т – тиллакоиды, ЛК – липидные капли, М – митохондрии.

Крахмальные зёрна хлоропластов – временные хранилища продуктов фотосинтеза. Хлоропласты верхних, интенсивно растущих междоузлий (11–15) молодых ассимилирующих побегов (15 см), как правило, содержали несколько больше крахмальных зёрен на единицу площади, чем в нижней части растения (1–6 междоузлия). Следует отметить, что анализ содержания крахмала в ассимилирующих побегах (15 см) хвоща полевого указывает также на тенденцию повышенного его накопления в междоузлиях верхней части растения (см. табл. 2).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Изменение содержания растворимых и легкогидролизуемых углеводов в различных органах хвоща полевого зависит от периода онтогенеза и фазы развития растения. Наиболее высокое содержание сахаров обнаружено в корневище (15,9 %) в генеративном периоде (фаза меристематического побега), а также в нижних ветвях (21,1 %) ассимилирующих побегов (фаза 40 см) в вегетативном периоде развития. Максимальное количество крахмала накапливалось в корневище (14,0 %), а также в клубнях (14,2 %) к концу вегетативного периода.

2. В стробиле и в листьях спороносного побега хвоща полевого содержится минимальное количество сахаров и крахмала. При этом генеративный побег содержит незначительные количества хлорофилла, в связи с чем не принимает активного участия в процессе фотосинтеза, что могло бы существенно отразиться на углеводном обмене растений.
3. В генеративном периоде развития хвоща полевого количество крахмала в корневище заметно снижается, что связано с развитием спороносных побегов. Относительно высокое содержание крахмала в корневище и клубнях в вегетативном периоде развития обусловлено переходом растений к активному фотосинтезу с последующим запасанием его продуктов в этих подземных органах. При этом клетки основной паренхимы корневища хвоща в фазу молодых ассимилирующих побегов (15 см) содержат многочисленные амилопласты с крахмальными зёрнами.
4. Относительно высокое содержание сахаров, а также фотосинтетических пигментов в ассимилирующих побегах хвоща полевого сопровождается наличием в клетках хлоренхимы групп функционально активных хлоропластов, содержащих крахмальные зёрна.

Список литературы

1. Жизнь растений: [в 6-ти томах] / гл. ред.: Ал. А. Фёдоров – М.: Просвещение, 1974–1981. – Т. 4: Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / [Тахтаджан А. Л., Лазаренко А. С., Грушвицкий И. В. и др.]; под. ред. И. В. Грушвицкого и С. Г. Жилина, 1978. – 447 с.
2. Коломиец Н. Э. Сравнительное исследование химического состава видов рода хвощ флоры Сибири / Н. Э. Коломиец, Г. И. Калинкина // Химия растительного сырья. – 2010. – № 1. – С. 149–154.
3. Сытников Д. М. Фотосинтетические пигменты и онтогенез *Equisetum arvense* L. / Д. М. Сытников, Л. М. Бабенко, Н. Н. Щербатюк // Вестник Одесского национального университета. Серия: Биология. – 2013. – Т. 18, Вып. 2 (31). – С. 50–60.
4. Кретович В. Л. Основы биохимии растений: учебник [для гос. унив. и технолог. инст.] / В. Л. Кретович. – М.: Высшая школа, 1971. – 464 с.
5. Киризий Д. А. Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений / Д. А. Киризий. – Киев: Логос, 2004. – 192 с.
6. Marshall G. Growth and Development of Field Horsetail (*Equisetum arvense* L.) / G. Marshall // Weed Science. – 1986. – Vol. 34. – P. 271–275.
7. Бабенко Л. М. Активність ліпоксигенази й ультраструктурна будова корневища спороносного і вегетативного пагонів *Equisetum arvense* L. / Л. М. Бабенко, М. М. Щербатюк, І. В. Косаківська // Біологічні студії. – 2015. – Т. 9, № 1. – 153–162.
8. Кучерява Л. Ф. Систематика вищих рослин. I. Архегоніати / Л. Ф. Кучерява, Ю. О. Войтюк, В. А. Нечитайло. – Київ: Фітосоціоцентр, 1997. – 136 с.
9. Флора УССР / Голов. ред. акад. О. В. Фомін. – Т. 1. – Київ: Видавництво АН УССР, 1936. – С. 110–113.
10. Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ / И. Н. Бейдеман. – Новосибирск: Наука, 1974. – 156 с.
11. Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков, В. В. Арасимович, Н. П. Ярош [и др.]; Под ред. А. И. Ермакова. – 3-е изд., перераб. и доп. – Л.: Агропромиздат, Ленингр. отд-ние, 1989. – 430 с.
12. Мусієнко М. М. Спектрофотометричні методи в практиці фізіології, біохімії та екології рослин / М. М. Мусієнко, Т. В. Паршикова, П. С. Славний. – Київ: Фітосоціоцентр, 2001. – 200 с.
13. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований) / Б. А. Доспехов. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.

14. Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей / Г. Г. Фурст. – М.: Наука, 1979. – 155 с.
15. Гайер Г. Электронная гистохимия / Г. Гайер. – М.: Мир, 1974. – 488 с.
16. Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев / А. А. Шлык // Биохимические методы в физиологии растений. – М.: Наука, 1975. – С. 154–170.

FEATURES OF CARBOHYDRATE METABOLISM AND TISSUE ULTRASTRUCTURE OF *EQUISETUM ARVENSE* L.

Sytnikov D. M.¹, Sheiko E. A.²

¹*Odessa I. I. Mechnikov National University, Odessa, Ukraine*

²*V. I. Vernadsky Crimean Federal University, Simferopol, Crimea, Russia*

E-mail: sytnikov@list.ru

The dynamics of the content of soluble and easily-hydrolyzing carbohydrates, photosynthetic pigments in different organs of the field horsetail (*Equisetum arvense* L.) in ontogenesis, as well as the ultrastructure of its assimilating and storage tissues have been investigated.

Phenological observations of the field horsetail plants, which grew under natural conditions, were carried out in the period from March to August 2009–2013.

The content of soluble and easily-hydrolyzing carbohydrates was determined by the conventional method and calculating the mass fraction of sugars and starch as a percentage of the air-dry mass. The content of photosynthetic pigments was determined by extraction of chlorophyll with 96 % ethanol followed by determination of the optical density of the extracts and calculation of pigment concentration as a mg/g of crude mass. JSM-6060 LA scanning microscope and JEM-1230 transmission electron microscope (JEOL, Japan) were used for the morphological and ultrastructural analysis of horsetail tissues.

The highest sugar content was found in the rhizomes (15,9 %) in the generative period, as well as in the lower branches of the assimilating shoots (21,1 %) in the vegetative period of plant development. It was shown that the maximum amount of starch accumulated in the rhizome (14,0 %) as well as in the tubers (14,2 %) by the end of the growing season.

The relatively high content of sugars and chlorophyll *a* and *b* in the assimilating shoots of the field horsetail is accompanied by the presence in the cells of chlorenchyma the groups of functionally active chloroplasts. The increase of starch content in the rhizomes and tubers during the vegetative period of horsetail development is conditioned by the transition of plants to active photosynthesis with the subsequent storage of its products in these underground organs. At the same time in the cells of the rhizome main parenchyma were identified numerous amyloplasts containing starch grains.

Keywords: *Equisetum arvense* L., carbohydrate metabolism, ultrastructure of tissues, sugars, starch, chlorophyll.

References

1. *Plant life*, Ed.: Al. A. Fedorov, **4**, 447 p. (Moscow: Prosveshchenie, 1978). (in Russ.).
2. Kolomiets N. E., Kalinkina G. I., Comparative study of the chemical composition of species of the genus Horsetail of Siberian flora, *Khimiya rastitelnogo syr'ya*, **1**, 149 (2010). (in Russ.).
3. Sytnikov D. M., Babenko L. M., Shcherbatyuk N. N., Photosynthetic pigments and ontogenesis *Equisetum arvense* L., *Vestnik Odesskogo universiteta. Seriya: Biologiya*, **18**, 2 (31), 50 (2013). (in Russ.).
4. Kretovich V. L., *Fundamentals of plant biochemistry: textbook*, 464 p. (Moscow: Vysshaya shkola, 1971). (in Russ.).
5. Kiriziy D. A., Photosynthesis and plant growth in the aspect of source-sink relations, 192 p. (Kiev: Logos, 2004). (in Russ.).
6. Marshall G., Growth and Development of Field Horsetail (*Equisetum arvense* L.), *Weed Science*, **34**, 271 (1986).
7. Babenko L. M., Shcherbatyuk M. M., Kosakivska I. V., Lipoxygenase activity and rhizomes ultrastructure of vegetative and generative shoots of *Equisetum arvense* L., *Studia Biologica*, **9**, (1), 153 (2015). (in Ukr.).
8. Kucheryava L. F., Voytyuk Yu. O., Nechitaylo V. A., *Systematics of higher plants. I. Archegoniats*, 136 p. (Kiev: Fitosotsiotsentr, 1997). (in Ukr.).
9. *Flora USSR*, Ed.: O. V. Fomin, **1**, 110 (Kiev: Vydavnytstvo AN USRR, 1936). (in Ukr.).
10. Baydeman I. N., *Methodology for studying the phenology of plants and plant communities*, 156 p. (Novosibirsk: Nauka, 1974). (in Russ.).
11. *Methods of biochemical research of plants*, Ed.: A. I. Ermakov, 430 p. (Leningrad: Agropromizdat, Leningr. otd-nie, 1989). (in Russ.).
12. Musienko M. M., Parshykova T. V., Slavnyi P. S., *Spectrophotometric methods in the practice of plant physiology, biochemistry and ecology*, 200 p. (Kiev: Fitosotsiotsentr, 2001). (in Ukr.).
13. Dospekhov B. A., *Field experiment methodology (with the basics of statistical processing of research results)*, 351 p. (Moscow: Agropromizdat, 1985). (in Russ.).
14. Furst G. G., *Methods of anatomical and histochemical study of plant tissues*, 155 p. (Moscow: Nauka, 1979). (in Russ.).
15. Gayer G., *Electronic histochemistry*, 488 p. (Moscow: Mir, 1974). (in Russ.).
16. Shlyk A. A., *Biochemical methods in plant physiology*, 154–170 pp. (Moscow: Nauka, 1975). (in Russ.).