DOI: 10.7868/S004137711810003X

ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ И БИОХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА КЛЕТОК МЕЗОФИЛЛА ЛИСТЬЕВ *TRITICUM SPELTA* L. В НАЧАЛЬНЫЙ ПЕРИОД ДЕЙСТВИЯ СТРЕССОВЫХ ТЕМПЕРАТУР

© ***Л. М. Бабенко***,[1,] * ***М. В. Водка***,[1] ***Ю. Н. Акимов***,[1] ***А. Е. Смирнов***,[2] ***А. В. Бабенко***,[1] ***И. В. Косаковская***[1]

[1] *Институт ботаники им. Н. Г. Холодного Национальной академии наук Украины, Киев, и*
[2] *Учебно-научный центр «Институт биологии и медицины» Киевского национального университета им. Тараса Шевченко, Киев, Украина;*
* *электронный адрес: lilia.babenko@gmail.com*

В контролируемых условиях изучали влияние высокой (40 °C, 2 ч) и положительной низкой (4 °C, 2 ч) температур на ультраструктуру клеток мезофилла листа, содержание фотосинтетических пигментов, фенолов и флавоноидов у 2-недельных растений *Triticum spelta*. Ультраструктура клеток мезофилла листа контрольных растений была типичной: в хлоропластах правильной линзовидной формы четко просматривалась развитая тилакоидная система, погруженная в мелкозернистую строму. Кратковременная гипертермия вызывала частичную деструкцию тилакоидных мембран. Отмечены волнообразная упаковка тилакоидов гран, значительное расширение люминальных промежутков, нарушение структурной связи между тиллакоидами гран и стромы. При гипертермии митохондрии заметно «разбухали», при этом мембраны крист становились менее контрастными. В цитоплазме клеток возрастало количество липидных капель. В листьях уменьшалось содержание хлорофиллов и каротиноидов, однако возрастало количество общих фенолов и флавоноидов. Кратковременная гипотермия вызывала интенсивное образование пластоглобул, увеличение количества и размера крахмальных зерен. Деструкции тилакоидных мембран не наблюдали. Часть митохондрий (40 %) была округлой формы, их размеры были близки к контрольным показателям, встречались органеллы линзовидной, «гантелевидной» и «чашевидной» форм. В условиях гипер- и гипотермии в клетках мезофила листьев *T. spelta* прослеживалась тенденция усиления степени конденсации хроматина в ядре. При гипотермии содержание и соотношение хлорофиллов и каротиноидов в листьях практически не отличались от контрольных растений, значительных количественных изменений общих фенолов и флавоноидов не зафиксировано.

Ключевые слова: *Triticum spelta*, температурный стресс, хлоропласты, митохондрии, пластоглобулы, липидные капли, фенолы, фотосинтетические пигменты

Растительные организмы в природных условиях подвергаются воздействию неблагоприятных факторов окружающей среды, которые существенно ограничивают их жизнедеятельность. Эти факторы изменяют физиологические процессы, активируют системы адаптации к неблагоприятным условиям существования (Венжик и др., 2012). Экстремальные температуры являются одним из самых распространенных абиотических стрессоров, которые вызывают морфологические, физиологические и молекулярные изменения, влияют на рост и продуктивность растений (Hatfield, Prueger, 2015). Наиболее чувствительным к температурному режиму является фотосинтетический аппарат (Kislyuk et al., 2007, 2008). Изменения ультраструктуры клеток мезофилла зависят от интенсивности и продолжительности действия температурного стресса, вида растения и его стрессоустойчивости (Kislyuk et al., 2007; Salem-Fnayou et al., 2011; Popov et al., 2016). Отмечено, что эффекты локального температурного воздействия могут проявляться в органах и частях растения, которые непосредственно не подвергались воздействию стресса (Veselova et al., 2003; Венжик и др., 2017).

Хлоропласты являются важнейшими источниками сигналов для остальных органелл и клетки в целом. Для них сигналинг связан в первую очередь с фотосинтетической функцией, а поскольку интенсивность фотосинтеза находится под влиянием различных факторов, сигналы от хлоропластов служат сенсорами условий окружающей среды (Kleine et al., 2009). В клетках мезофилла листьев пшеницы гипертермия вызывала изменения морфологии хлоропластов, влияла на размер тилакоидов и гранальность органелл (Kislyuk et al., 2007, 2008; Salem-Fnayou et al., 2011; Бабенко и др., 2018), приводила к накоплению пластоглобул и липидных капель в цитоплазме (Kislyuk et al., 2008). У растений различных видов отмечали также уменьшение количества крахмала в хлоропластах (Salem-Fnayou et al., 2011; Климчук и др., 2012). Высокая

температура оказывала влияние и на другие клеточные органеллы. Так, зафиксированы уменьшение количества крист в митохондриях клеток листьев *Oryza sativa* (Pareek et al., 1997) и снижение электронной плотности матрикса митохондрий клеток корней *Zea mays* и *Valerianella locusta* (Ciamporova, Mistrik, 1993). В эндосперме *Z. mays* были отмечены изменения морфологии ядра, электронной плотности нуклеоплазмы, появление ядрышек без гранулярного компонента (Commuri, Jones, 1999).

В условиях низкой температуры в клетках мезофилла листа пшеницы происходило формирование крупных хлоропластов с тилакоидной системой «светового типа» (Венжик и др., 2012). У пшеницы и растений других видов увеличивались размеры и количество крахмальных зерен (Климчук и др., 2011; Бабенко и др., 2018). Сообщалось о нарушении гранальности хлоропластов у табака (Popov et al., 2016) и целостности мембран хлоропластов у чувствительных к холодовому стрессу растений кукурузы (Sopher et al., 1999), томатов, бобов и табака (Holaday et al., 1992; Bruggemann et al., 1994; Popov et al., 2016). В то же время у холодоустойчивых растений *Pisum sativum* и *Brassica oleracea* (Wise, Naylor 1987), а также озимой ржи и рапса (Hurry et al., 1995) наблюдали набухание пластид без нарушения целостности мембран. Среди реакций других органелл на отрицательную температуру отмечено набухание митохондрий без нарушения целостности мембран оболочки с исчезновением системы крист у *Brassica napus* (Stefanowska et al., 2002) и *Arabidopsis thaliana* (Ristic, Ashworth, 1993). В то же время при 5 °C у *A. thaliana* другие авторы наблюдали уменьшение объема митохондрий (Armstrong et al., 2006). У холодоустойчивых растений отмечено изменение формы митохондрий (Vella et al., 2012; Бабенко и др., 2018). Такие разнообразные реакции клеточных органелл на температурные стрессы подразумевают формирование разных стратегий выживания в неблагоприятных температурных условиях (Kosakivska et al., 2008).

Успешность адаптации к действию стрессоров у растений в значительной степени зависит от функционирования ассимиляционного аппарата, показателями состояния которого являются содержание и соотношение фотосинтетических пигментов (Babenko et al., 2014). Сообщалось о снижении уровня хлорофиллов в листьях пшеницы в первый час холодового воздействия и постепенном восстановлении в последующие 24 ч (Венжик и др.., 2012). Выявлена корреляция между термоустойчивостью озимой пшеницы и соотношением хлорофиллов (*a/b)* и хлорофиллов *a*+*b*/каротиноиды (Косаковская и др., 2014; Babenko et al., 2014).

Помимо изменений в содержании пигментов температурный стресс нарушает гомеостаз в клетках, что в свою очередь приводит к вторичному окислительному стрессу и образованию активных форм кислорода (Asada, 2006). Все фенольные соединения в той или иной степени участвуют в антиоксидантной защите клеток. Они накапливаются преимущественно в вакуолях, хлоропластах и ядре. В соответствии с общепринятой точкой зрения антиоксидантные свойства фенольных соединений объясняются уникальной структурой их молекул, способной связывать свободные радикалы (Es-Safi et al., 2007). Показано, что активная аккумуляция фенольных соединений напрямую зависит от функциональной активности и ультраструктурной организации хлоропластов. Именно эти клеточные органеллы являются регуляторами биогенеза флавоноидов — наиболее распространенных в надземных частях высших растений представителей фенолов. Среди всех вторичных метаболитов фенольной природы флавоноиды обладают наибольшим антиоксидатным и радикалнейтрализующим потенциалом — защищают клетки от активных форм кислорода, предотвращают перекисное окисление липидов, денатурацию белка и повреждение ДНК (Krol et al., 2015). Однако вопрос о роли фенольных соединений в защите растений от неблагоприятных температурных воздействий остается открытым.

Пшеница занимает второе место по объему сбора урожая среди сельскохозяйственных культур в мире. В современном производстве пшеницы обозначилась тенденция к возрождению, селекции и внедрению в производство забытых региональных зерновых культур, так называемых античных злаков (Babenko et al., 2018), которым является *T. spelta*. Благодаря ценным пищевым и хозяйственным свойствам эта культура переживает второе рождение (Babenko et al., 2018).

Ранее нами были исследованы эффекты гипер- и гипотермии на ультраструктурную организацию и спектр фотосинтетических пигментов у новых высокопродуктивных сортов *T. aestivum* (Babenko et al., 2014; Бабенко и др., 2018). В настоящей работе мы изучали характер изменений ультраструктурной организации клеток мезофилла листьев, содержания фотосинтетических пигментов и вторичных метаболитов — фенолов и флавоноидов у *T. spelta* в начальный период действия стрессовых температур для выяснения возможной роли структурно-функциональных особенностей в формировании адаптивной реакции у дикого сородича *T. aestivum*.

Материал и методика

Растительный материал и условия выращивания. Опыты проводили с 14-суточными растениями *T. spelta* (2n = 42) сорта Франкенкорн, созданного в 1990-е годы на основе старых сортов спельты путем обратного скрещивания. Сорт среднерослый, устойчив к полеганию, чрезмерному увлажнению, морозоустойчивый, экологически пластичный, генетически чистый. Семена получены из коллекции Национального центра генетических ресурсов растений Украины (Харьков). Промытые в дистиллированной воде семена переносили в чашки Петри на увлажненную раствором Кнопа фильтровальную бумагу и помещали в термостат при 24 °C в темноте. Через 1 сут чашки с проросшими семенами переносили в камеру искусственного климата, где они находились 14 сут при 25 °C, относительной влажности 60—70 % и освещении 180 мкмоль/(м^2 · с), фотопериод составлял 16/8 ч (день/ночь). Для создания условий теплового и холодового стрессов 14-суточные растения подвергали кратковременному (2 ч) воздействию температур 40 и 4 °C при указанном режиме влажности и освещения.

Для электронно-микроскопических исследований использовали высечки размером 1×2 мм, полученные из средней части второго листа. Предварительно образцы фиксировали 2.5%-ным глутаральдегидом в 0.1 М какодилатном буфере (pH 7.2) в условиях вакуумной инфильтрации при комнатной температуре (1 ч), затем при 4 °C в течение 4 ч. Образцы промывали в том же буфере и проводили постфиксацию 1%-ным раствором OsO_4 в 0.1 М какодилатном буфере (pH 7.2) при 4 °C в течение 12 ч. Для обезвоживания использовали растворы

этилового спирта возрастающей концентрации и после обработки ацетоном заключали в смесь эпоксидных смол Эпона и Аралдита. Срезы, полученные на ультрамикротоме LKB-8800 (Швеция), анализировали на электронном микроскопе JEM-1230 (JEOL, Япония) при ускоряющем напряжении 80 кВ. Для проведения морфометрического анализа клеток и органелл использовали программу UTHSCSA Image Tool 3 (США), применяя масштабную линейку электронно-микроскопических изображений. В каждом варианте анализировали не менее 100 электронно-микроскопических изображений.

Фотосинтетические пигменты экстрагировали 80%-ным ацетоном и определяли по методу Wellburn (1994).

Содержание фенолов определяли, используя реактив Фолина—Чиокальте (Bobo-García et al., 2015). В качестве стандарта для построения калибровочной кривой использовали галловую кислоту. Содержание флавоноидов определяли с помощью метода, основанного на реакции флавоноидов с азотнокислым цирконилом (Smirnov et al., 2015).

Статистическую обработку результатов исследования проводили с использованием One-way ANOVA. Различия считали значимыми при $P \leq 0.05$, 0.01 и 0.001. Представленные значения соответствуют средним и их стандартным ошибкам.

Результаты и обсуждение

Клетки мезофилла листьев 14-суточных растений *T. spelta* сорта Франкенкорн имели удлиненно-овальную форму. Цитоплазма клеток представлена узким слоем, расположенным вдоль клеточной стенки с погруженными в нее органеллами и большой центральной вакуолью. Хлоропласты расположены вдоль плазмалеммы. На диаметральных срезах клеток мезофилла контрольных и подвергнутых кратковременным температурным стрессам растений в среднем обнаружено 10—11 хлоропластов (табл. 1). Хлоропласты контрольных растений имеют овальную форму. Их граны состоят из плотно упакованных тилакоидов, от терминальных участков которых отходят тилакоиды стромы. Численно преобладают граны, содержащие 11—15 тилакоидов (рис. 1, *а*, *б*). В хлоропластах обнаружены пластоглобулы, которые располагались вблизи тилакоидов стромы, и незначительное количество крахмальных зерен размером 0.15 ± 0.02 мкм^2 (табл. 1). В цитоплазме присутствуют липидные капли (табл. 1). В ядре идентифицированы электронно-плотные участки конденсированного хроматина (рис. 1, *в*).

После холодового стресса размеры клеток мезофилла несколько увеличивались (табл. 1), хлоропласты приобретали более округлую форму (рис. 1, *г*). Существенных изменений тилакоидной системы не выявлено. Зафиксировано утолщение тилакоидов гран и увеличение ширины люминального пространства (табл. 2). Однако тилакоиды гран хорошо развиты и плотно прилегают друг к другу. Наблюдалось равномерное расположение гран в строме хлоропласта (рис. 1, *д*). После гипотермии в хлоропластах наблюдалось увеличение количества и размеров крахмальных зерен (табл. 1; рис. 1, *г*, *д*).

В работах других авторов сообщалось, что у растений действие низкой температуры, так же как и засухи, вызывает накопление сахаров (Yamada, Osakabe, 2017). Выявленные изменения могут быть связаны с нарушениями в системе оттока ассимилятов (сахарозы) в условиях холода.

Кратковременное действие низкой температуры приводило к появлению в строме хлоропластов многочисленных пластоглобул (табл. 1; рис. 1, *д*). Их количество значительно превышало аналогичные показатели после действия высокой температуры и в контроле. Увеличение числа пластоглобул в хлоропластах относится к неспецифическим реакциям, поскольку проявляется при действии различных стрессорных факторов (Salem-Fnayou et al., 2011). Протеомные и ультраструктурные исследования указывают на участие пластоглобул в стабилизации тилакоидных мембран при окислительных повреждениях. Они являются местом хранения липидообразных веществ, таких как каротиноиды, токоферол, пластохи-

Таблица 1

Ультраструктурные показатели клеток мезофилла листа *Triticum spelta* при кратковременной гипотермии (4 °C, 2 ч) и гипертермии (40 °C, 2 ч)

Показатель	Воздействие		
	контроль	40 °C, 2 ч	4 °C, 2 ч
Площадь сечения клетки на диаметральном срезе, мкм^2	243.03 ± 1.66	194.65 ± 1.56^а	256.19 ± 1.55^а
Число хлоропластов на диаметральном срезе клетки	11.34 ± 0.09	10.75 ± 0.08^а	10.12 ± 0.06^а
Площадь среза хлоропласта, мкм^2	6.21 ± 0.01	7.10 ± 0.02^а	6.63 ± 0.02^а
Число крахмальных зерен на диаметральном срезе хлоропласта	2.88 ± 0.05	1.97 ± 0.07^а	4.16 ± 0.06^а
Площадь среза крахмального зерна, мкм^2	0.15 ± 0.01	0.13 ± 0.01^б	0.19 ± 0.01^а
Число пластоглобул на диаметральном срезе в строме одного хлоропласта	11.84 ± 0.06	9.79 ± 0.09^а	18.60 ± 0.08^а
Число митохондрий на диаметральном срезе клетки	6.00 ± 0.09	7.14 ± 0.05^а	5.89 ± 0.05
Площадь среза митохондрий, мкм^2	0.21 ± 0.01	0.30 ± 0.01^а	0.22 ± 0.01^б
Количество липидных капель в цитоплазме на диаметральном срезе клетки	3.21 ± 0.06	5.00 ± 0.05^а	3.25 ± 0.07^а

Примечание. $^{а, б}$Достоверные различия между показателями в контрольной и экспериментальной группах: $P \leq 0.001$ (n = 100), $P \leq 0.01$ (n = 100).

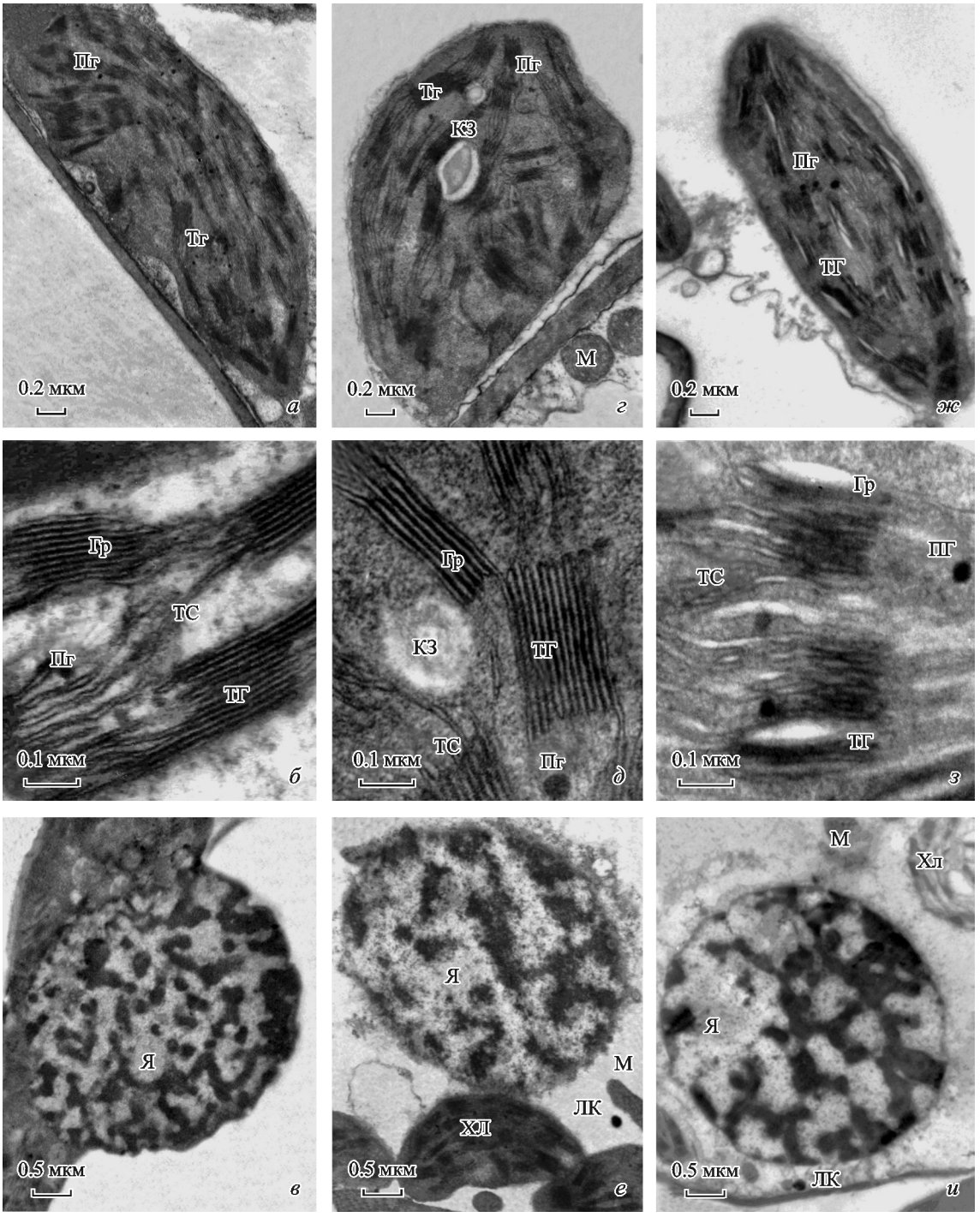

Рис. 1. Особенности ультраструктурной организации клеток мезофилла листьев *Triticum spelta.*

а—в — контроль; *г—е* — гипотермия (4 °С, 2 ч); *ж—и* — гипертермия (40 °С, 2 ч); Хл — хлоропласт, Я — ядро, М — митохондрия, ЛК — липидная капля, КЗ — крахмальное зерно, ТГ — тилакоиды гран, ТС — тилакоиды стромы, Гр — грана, Пг — пластоглобула.

нон, и специфичных белков с энзимными и структурными функциями (Austin et al., 2006).

После теплового стресса хлоропласты приобретали линзовидную форму, граны неравномерно распределялись в строме, наблюдалась частичная деструкция тилакоидных мембран, выражавшаяся в волнообразной упаковке тилакоидов гран и значительном расширении люминальных промежутков. Выявлены нарушения структурной связи между тилакоидами стромы и гран (табл. 2; рис. 1, *ж*, *з*).

Количество и объем крахмальных зерен несколько уменьшились (табл. 1). В цитоплазме по сравнению с контролем и гипотермией увеличилось количество липидных капель. Подобные эффекты наблюдали ранее в клетках мезофилла листьев *Brassica campestris*, *Amaranthus caudatus* и *T. aestivum* сорта Володарка (Kosakivska et al., 2008; Климчук и др., 2012, Babenko et al., 2014). Формирование многочисленных липидных капель в клетках мезофилла листьев *T. spelta* в ответ на гипертермию происходит на фоне повышенной активности двух ассо-

Таблица 2

Влияние температуры на размеры тилакоидов в гранах хлоропластов клеток мезофилла листьев *Triticum spelta* при кратковременной гипотермии (4 °C, 2 ч) и гипертермии (40 °C, 2 ч)

Вариант опыта	Ширина тилакоидов гран, нм	Ширина люминального пространства, нм
Контроль	8.88 ± 0.04	7.59 ± 0.02
Гипертермия (40 °C, 2 ч)	14.47 ± 0.05[a]	11.47 ± 0.04[a]
Гипотермия (4 °C, 2 ч)	9.99 ± 0.05[a]	8.36 ± 0.03[a]

Примечание. [a] Достоверные различия между контрольной и экспериментальной группами $P \leq 0.001$ (n = 100).

циированных с мембранами изоформ липоксигеназы — ключевого фермента метаболизма полиненасыщенных жирных кислот (Бабенко, 2018). В работах других авторов сообщалось также о том, что высокая температура и засуха вызывали накопление липидных капель и уменьшение количества крахмала в хлоропластах пшеницы (Vassileva et al., 2011). В условиях гипер- и гипотермии в клетках мезофилла листьев *T. spelta* прослеживалась тенденция усиления степени конденсации хроматина в ядре (рис. 1, *е*, *и*).

Митохондрии в клетках мезофилла контрольных растений были округлой формы, характеризовались электронно-плотным матриксом и многочисленными развитыми кристами пластинчатого типа (рис. 2, *а*). При действии высокой температуры, напротив, митохондрии заметно «разбухали», мембраны крист становились менее контрастными. Наблюдали частичное просветление матрикса этих органелл (рис. 2, *б*). Их количество возрастало (табл. 1). После кратковременной гипотермии происходило значительное изменение морфологии органелл: часть митохондрий (40 %) сохраняла круглую форму (рис. 2, *в*) и размеры, близкие к контрольным, однако некоторые органеллы приобретали «чашевидную» (рис. 2, *г*) и линзовидную (рис. 2, *д*) формы, встречались также митохондрии «гантелевидной» формы (рис. 2, *е*).

Форма митохондрий относится к высокодинамичным структурным показателям (Logan, 2010). У теплолюбивых растений при холодовом стрессе изменение формы органелл сопровождалось уменьшением количества крист, что рассматривается как признак повреждения. У холодоустойчивых растений, таких как арабидопсис или пшеница мягкая, изменение формы митохондрий на вытянутую «гантелевидную» и «чашевидную» носит обратимый характер (Венжик и др., 2012; Vella et al., 2012). У морозоустойчивого сорта *T. aestivum* Володарка при гипотермии нами также было зафиксировано формирование «гантелевидных» митохондрий (Бабенко и др., 2018). Предполагается, что такая форма органелл способствует увеличению площади их поверхности и облегчает обмен метаболитами с цитоплазмой (Vella et al., 2012).

Показано, что увеличение размеров митохондрий при кратковременном стрессе свидетельствует о повышении дыхательной способности клетки (Armstrong et al., 2006; Венжик и др., 2012). Другими авторами увеличение размеров митохондрий при длительном охлаждении растений зафиксировано не было, однако отмечено увеличение их количества (Венжик и др., 2017).

В последние десятилетия сформировались представления, согласно которым повреждения растений вследствие действия температурного стресса начинаются с нарушений структуры и функций мембран. Мембранные изменения являются наиболее ранней реакцией на действие гипотермии. Предполагают, что ключевая роль в формировании устойчивости к гипотермии связана с увеличением доли ненасыщенных жирных кислот в составе липидов мембран (Theocharis et al., 2012). Изменения жирнокислотного состава липидов направлены на поддержание текучести мембран на уровне, достаточном для функционирования фотосинтетического и энергетического аппарата клетки, что позволяет растениям выживать в условиях кратковременных экстремальных температур (Rurek, 2014). Например, большая гибкость и эластичность мембран морозоустойчивых растений, содержащих, по-видимому, значительные количества ненасыщенных жирных кислот, позволяют митохондриям активно изменять объ-

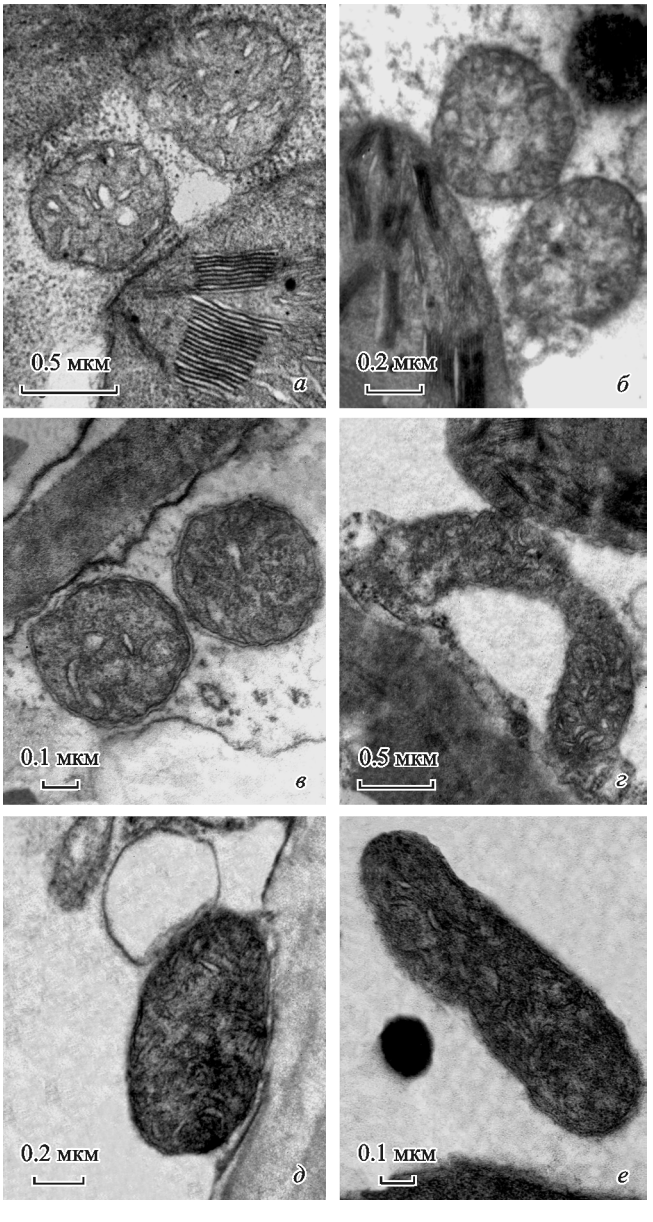

Рис. 2. Ультраструктура митохондрий *Triticum spelta*.

а — контроль; *б* — гипертермия (40 °C, 2 ч); *в*—*е* — гипотермия (4 °C, 2 ч).

Таблица 3

Содержание фотосинтетических пигментов в листьях *Triticum spelta* при кратковременной гипотермии (4 °C, 2 ч) и гипертермии (40 °C, 2 ч)

Пигменты	Контроль	Гипертермия (40 °C, 2 ч)	Гипотермия (4 °C, 2 ч)
Сумма хлорофиллов *a* + *b*, мг на 1 г сырой массы	1.75 ± 0.02	1.57 ± 0.06[a]	1.81 ± 0.02[a]
Хлорофилл *a/b*	2.89	3.24	2.64
Каротиноиды, мг на 1 г сырой массы	0.36 ± 0.01	0.28 ± 0.03[a]	0.39 ± 0.01[a]

Примечание. [a] Достоверные различия между контрольной и экспериментальной группами $P \leq 0.05$ (n = 16).

ем, что обеспечивает клетке более высокий энергетический потенциал. И наоборот, меньшая гибкость мембран, чувствительных к охлаждению тканей, мешает клетке изменять скорость окисления, способствует снижению проницаемости для субстратов окисления и ведет к накоплению повреждающих клетки интермедиатов.

Фотосинтез чувствителен к любым температурным изменениям, поскольку при температурном стрессе наступает дисбаланс между световой энергией, поглощенной фотосистемами, и энергией, потребляемой метаболическими процессами. При оптимальной температуре эффективность фотосинтеза достигает 90 % своей максимальной величины. Для одного и того же вида растения температурный оптимум фотосинтеза непостоянен. Он зависит от возраста растения, адаптации к определенным условиям температур и может изменяться в течение сезона. Максимальная температура фотосинтеза в среднем на 10—15 °C ниже точки теплового угнетения. Так, для большинства C_3-растений умеренной зоны оптимальная температура находится в интервале 20—25 °C (Воскресенская и др., 2014). Пигментный комплекс активно реагирует на сигналы внешней среды, а изменения в содержании и соотношении пигментов служат тестом, который позволяет оценить влияние температуры на состояние растения.

После кратковременной гипотермии в листьях 2-недельных растений *T. spelta* содержание и соотношение хлорофиллов и каротиноидов практически не отличались от контрольного варианта (табл. 3). Однако после кратковременной гипертермии количество хлорофиллов и каротиноидов уменьшилось, а соотношение хлорофиллов увеличилось на 12 % (табл. 3). Полученные данные свидетельствуют о чувствительности пигментного комплекса растения к действию высокой температуры. В других работах показано снижение общего содержания хлорофиллов и доли хлорофилла в светособирательном комплексе в листьях пшеницы через 1 ч действия пониженной температуры, но спустя 24 ч после охлаждения отмечали постепенное восстановление уровня зеленых пигментов (Венжик и др., 2012).

В наших предыдущих работах показано, что у 2-недельных растений жароустойчивого сорта *T. aestivum* после холодового стресса наблюдалось уменьшение суммарного содержания хлорофиллов (Косаковская и др., 2014), а у холодоустойчивого сорта — уменьшение суммарного содержания хлорофиллов после теплового стресса (Babenko et al., 2014).

Кратковременная гипотермия не вызывала каких-либо значительных изменений в содержании общих фенолов и флавоноидов в листьях 14-суточных растений *T. spelta*. После кратковременной гипертермии наблюдали увеличение содержания этих соединений (рис. 3). Повышение содержания фенолов при гипертермии, по-видимому, связано с нарушениями в балансе между образованием активных форм кислорода и эффективностью антиоксидантной защиты (Reddy et al., 2004).

Согласно данным литературы, результаты исследований влияния температуры на содержание фенолов носят противоречивый характер. Так, после теплового стресса (35 °C) у растений *Lycopersicon esculentum*, для которых оптимальная температура роста составляет 22—26 °C, и после холодового стресса у растений *Citrullus lanatus* с оптимальной температурой роста 33—35 °C происходило накопление фенолов (Rivero et al., 2001). Сообщалось, что листья восприимчивого к холоду сорта винограда характеризовались более низким содержанием общих фенолов, чем листья устойчивого сорта (Krol et al., 2015). При холодовом стрессе более высокий уровень фенолов обнаружен в тканях теплолюбивого растения *Rehmannia glutinosa* и винограда (Weidner et al., 2009; Amarowicz et al., 2010). В отдельных публикациях сообщалось, что абиотические стрессы вызывали увеличение синтеза фенольных соединений в тканях растений (Swigonska et al., 2014). В других работах, напротив, показано, что холодовой стресс либо не вызывал значительных изменений в содержании фенольных соединений в корнях гороха (Rudikovskaya et al., 2008), либо приводил к уменьшению этого показателя (Posmyk et al., 2005). При низкотемпературной адаптации растений пшеницы отмечали существенное повышение содержания флавоноидов, особенно у морозоустойчивого сорта (Олениченко и др., 2008). В то же время при действии низких повреждающих температур у растений картофеля зарегистрировано снижение содержания флавоноидов (Павлючкова и др., 2014). Сооб-

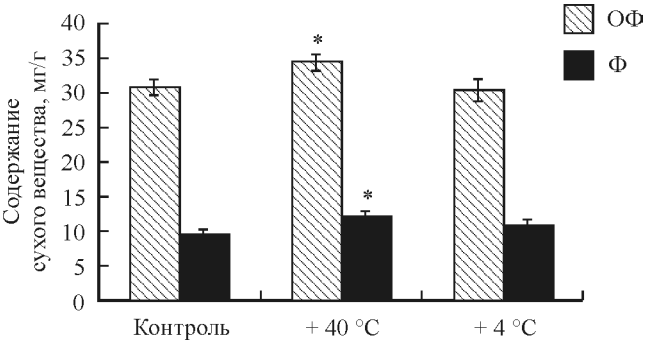

Рис. 3. Содержание общих фенолов (*заштрихованные столбики*) и флавоноидов (*черные столбики*) в листьях *Triticum spelta* после кратковременной гипотермии (4 °C, 2 ч) и гипертермии (40 °C, 2 ч).

Звездочкой указаны достоверные различия между контрольной и экспериментальной группами для $P \leq 0.05$ (n = 16).

щалось о корреляции между устойчивостью сортов культурных растений и содержанием флавоноидов (Treutter, 2006). Показано, что у морозоустойчивого сорта пшеницы содержание флавоноидов после холодового закаливания было значительно выше, чем у неустойчивого. Однако у незакаленных растений подобных различий выявлено не было (Олениченко и др., 2008).

Сравнение ультраструктурных перестроек в клетках мезофилла листьев *T. spelta* при кратковременной гипо- и гипертермии позволило заключить, что они являются «пусковым механизмом» разных адаптивных программ. Сопоставление полученных нами результатов, а также данных литературы позволяет предполагать, что некоторые из происходящих под влиянием низкой и высокой температур ультраструктурных перестроек, общих для холодоустойчивых (Венжик и др., 2012; Vella et al., 2012) и теплоустойчивых (Климчук и др., 2011, 2012; Popov et al., 2016; Бабенко и др., 2018) видов, также характерны и для спельты. К ним можно отнести изменение морфологии и ультраструктурной организации хлоропластов и митохондрий, увеличение размеров и количества крахмальных зерен, а также увеличение количества пластоглобул и липидных капель в гиалоплазме. В частности, изменения структурной организации хлоропластов сопровождающиеся увеличением плотности стромы органелл, свидетельствуют о быстрых перестройках в ее химическом составе (Li et al., 2011; Vella et al., 2012) и являются косвенным показателем интенсификации метаболических процессов в условиях стресса.

Одним из показателей устойчивости растений к стрессу является содержание фенолов (Król et al., 2015), пул которых зависит от продолжительности стресса, его интенсивности и фазы развития растений, целое растение подвергалось действию стрессора или отдельные органы (Weidner et al., 2009). Повышение содержания фенолов при гипертермии в наших исследованиях может быть защитной реакцией, связанной с нарушениями в балансе между образованием активных форм кислорода и эффективностью антиоксидантной защиты (Reddy et al., 2004).

Таким образом, результаты наших исследований показывают, что реакция клеток мезофилла листа *T. spelta* на действие экстремальных температур выражается в структурно-функциональной реорганизации фотосинтетического и энергетического аппарата, которая начинается в первые часы действия на растение стрессовых температур и, как нам представляется, является обязательным условием реализации адаптивных программ.

Авторы благодарят заведующего Центром электронной микроскопии Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины к. б. н., с. н. с. Д. А. Климчука за внимание и полезное обсуждение результатов исследований при подготовке публикации.

Работа выполнена при финансовой поддержке Национальной академии наук Украины (проект «Фитогормональная система новых генотипов *Triticum aestivum* L. и ее диких предков при воздействии экстремальных климатических факторов»).

Список литературы

Бабенко Л. М. 2018. Влияние стрессовых температур на активность липоксигеназ у *Triticum spelta*. Вісник Харків. нац. аграрн. ун-ту. Сер. біол. 1 (43) : 40—46. **(***Babenko L. M. 2018.* The effect of stress temperatures on the activity of lipoxygenases in *Triticum spelta*. Bull. Kharkiv Nat. Agrar. Univ. (Ser. Biol.). 1 (43) : 40—46.**)**

Бабенко Л. М., *Щербатюк Н. Н.*, *Климчук Д. А.*, *Косаковская И. В.*, *2018.* Структурно-функциональные особенности клеток мезофилла листьев *Triticum aestivum* L. при действии кратковременных температурных стрессов. Цитология. 60 (2) : 128—135. **(***Babenko L. M.*, *Scherbatyuk N. N.*, *Klimchuk D. A.*, *Kosakovskaya I. V. 2018.* Structural-functional peculiarities of leaf mesophyll cells of *Triticum aestivum* cultivars with different cold/heat tolerance under short-term temperature stresses. Tsitologiya. 60 (2) : 128—135.**)**

Венжик Ю. В., *Титов А. Ф.*, *Таланова В. В. 2017.* Кратковременное охлаждение проростков или корней пшеницы вызывает изменения в ультраструктуре клеток мезофилла листа. Тр. Карел. научн. центра РАН. 5 : 66—78. (*Venzhik Yu. V.*, *Titov A. F.*, *Talanova V. V. 2017.* Short-term chilling of wheat seedlings or roots affects the ultrastructure of mesophyll cells. Trudy Karelskogo Nauchnogo Tsentra RAS. 5 : 66—78.)

Венжик Ю. В., *Титов А. Ф.*, *Таланова В. В.*, *Мирославов Е. А.*, *Котеева Н. К. 2012.* Структурно-функциональная реорганизация фотосинтетического аппарата растений пшеницы при холодовой адаптации. Цитология. 54 (12) : 916—924. **(***Venzhik Yu. V.*, *Titov A. F.*, *Talanova V. V.*, *Miroslavov E. A.*, *Koteeva N. K. 2012.* Structural and functional reorganization of the photosynthetic apparatus of wheat plants in cold adaptation. Tsitologiya. 54 (12) : 916—924.**)**

Воскресенская О. Л., *Воскресенский В. С.*, *Сабаева Е. В.*, *Ягдарова О. А. 2014.* Влияние ультрафиолетовой радиации и параметров микроклимата на содержание пигментов в листьях березы повислой, произрастающей в условиях города. Вестн. Удмурт. ун-та. Сер. биол. Науки о Земле. 3 : 39—45. (*Voskresenskaya O. L.*, *Voskresensky V. S.*, *Sabaeva E. V.*, *Yagdarova O. A. 2014.* Influence of ultraviolet radiation and microclimate parameters on the content of pigments in leaves of birch which grows under the conditions of the city. Bull. Udmurt. Univ. Ser. Biol Earth Sei. 3 : 39—45.)

Голик О. В., *Твердохлеб Е. В.*, *Поздняков В. В.*, *Диденко С. Ю.*, *Богуславский Р. Л. 2016.* Пленчатые виды пшеницы для органического земледелия. Матер. докл. Междунар. научно-практ. конф. «Фундаментальные и прикладные исследования в биоорганическом сельском хозяйстве России, СНГ и ЕС». 1 : 368—378. (*Golik O. V.*, *Tverdokhleb E. V.*, *Pozdnyakov V. V.*, *Didenko S. Yu.*, *Boguslavsky R. L. 2016*. Venous types of wheat for organic farming. Mater. dokl. Mezhdunar. nauchno-prakt. konf. «Fundamental'nyye i prikladnyye issledovaniya v bioorganicheskom sel'skom khozyaystve Rossii, SNG and EC». 1 : 368—378.)

Климчук Д. О., *Косаковская И. В.*, *Акимов Ю.*, *Щербатюк Н. Н.*, *Воробьева Т. В. 2011.* Структурно-функциональные особенности листьев сурепки озимой и щирицы хвостатой в условиях кратковременного действия низкой положительной температуры. Вестн. Харьков. нац. аграрн. ун-та. Сер. биол. 3 (24) : 15—24. **(***Klymchuk D. O.*, *Kosakovskaya I. V.*, *Akimov Yu. M.*, *Shcherbatyuk N. N.*, *Vorobyova T. V. 2011.* Structure-functional peculiarities of brassica campestris and amarantus caudathus leave cells underlow positive temperature. Bull. Kharkiv Nat. Agrar. Univ. (Ser. Biol.). 3 (24) : 15—24.**)**

Климчук Д. О., *Косаковская И. В.*, *Акимов Ю. М.*, *Щербатюк Н. Н.*, *Воробьева Т. В. 2012.* Структурно-функциональные особенности листьев клеток сурепицы озимой и амаранта хвостатого в условиях кратковременного действия высокой температуры. Вестн. Харьков. нац. агр. ун-та. 2 (26) : 61—70. **(***Klymchuk D. O.*, *Kosakovskaya I. V.*, *Akimov Yu. M.*, *Shcherbatyuk N. N.*, *Vorobyova T. V. 2012.* Structure-functional peculiarities of brassica campestris and amaranthus caudatus leave cells under high temperature. Bull. Kharkiv Nat. Agrar. Univ. (Ser. Biol.). 2 (26) : 61—70.**)**

Косаковская И. В., *Бабенко Л. М.*, *Скатерная Т. Д.*, *Устинова А. Ю. 2014*. Влияние гипо- и гипертермии на активность, содержание пигментов и растворимых белков в проростках *Triticum aestivum* L. сорта Ятрань 60. Физиол. раст. и генет. 46

(3) : 212—220. (*Kosakovskaya I. V.*, *Babenko L. M.*, *Skaternaya T. D.*, *Ustinova A. Yu. 2014.* Influence of hypo- and hyperthermia on the activity, content of pigments and soluble proteins in *Triticum aestivum* L. seedlings of Yatran 60. Fiziologiya rasteniy i genetika. 46 (3) : 212—220.)

Оленичeнко Н. А., *Загоскина Н. В.*, *Астахова Н. В.*, *Трунова Т. И.*, *Кузнецов Ю. В. 2008*. Первичный и вторичный метаболизм озимой пшеницы при холодовом закаливании и действии антиоксидантов. Прикл. биохим. и микробиол. 44 (5) : 589—594. (*Olenichenko N. A.*, *Zagoskina N. V.*, *Astakhova N. V.*, *Trunova T. I.*, *Kuznetsov Yu. V. 2008.* Primary and secondary metabolism of winter wheat during cold hardening and the action of antioxidants. Appl. Biochem. Microbiol. 44 (5) : 589—594.)

Павлючкова С. М., *Спивак Е. А.*, *Вершиловская И. В.*, *Недведь Е. Л.*, *Шкраба Е. В. 2014.* Влияние экзогенной 5-аминолевулиновой кислоты на функционирование антиоксидантной системы растений картофеля (*Solanum tuberosum*) при низкотемпературном стрессе. Весці Нац. акад. навук Беларусі. Сер. Біял. навук. 3 : 46—51. (*Pavlyuchkova S. M.*, *Spivak E. A.*, *Vershilovskaya I. V.*, *Nedved E. L.*, *Shkraba E. V. 2014.* Effect of exogenous 5-aminolevulinic acid on the functioning of the antioxidant system of potato plants (*Solanum tuberosum*) under low-temperature stress. Vestsi Nat. Acad. Nauk Belarusi. Ser. Biyal. 3 : 46—51.)

Amarowicz R., *Weidner S.*, *Wojtowicz I.*, *Karmacr M.*, *Kosintrska A.*, *Rybarczyk A. 2010.* Influence of low-temperature stress on changes in the composition of grapevine leaf phenolic compounds and their antioxidant properties. Funct. Plant Sci. Biotechnol. 4 : 90—96.

Armstrong A. F., *Logan D. C.*, *Tobin A. K.*, *O'Toole P.*, *Atkin O. K. 2006.* Heterogeneity of plant mitochondrial responses underpinning respiratory acclimation to the cold in *Arabidopsis thaliana* leaves. Plant Cell Environ. 29 : 940—949.

Asada K. 2006. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. Plant Physiol. 141 : 391—396.

Austin J. R., *Frost E.*, *Vidi P. A.*, *Kessler F.*, *Staehelin L. A. 2006.* Plastoglobules are lipoprotein subcompartments of the chloroplast that are permanently coupled to thylakoid membranes and contain biosynthetic enzymes. Plant Cell. 18 : 1693—1703.

Babenko L. M., *Kosakivska I. V.*, *Akimov Yu. A.*, *Klymchuk D. O.*, *Skaternya T. D. 2014.* Effect of temperature stresses on pigment content, lipoxygenase activity and cell ultrastructure of winter wheat seedlings. Gen. Plant Physiol. 4 : 117—125.

Babenko L. M., Hospodarenko H. M., *Rozhkov R. V.*, *Pariy Y. F.*, *Pariy M. Y.*, *Babenko A. V.*, *Kosakivska I. V. 2018*. Triticum spelta: Origin, biological characteristics. Regul. Meck. Biosyst. 9 : 250—257.

Bobo-García G., *Davidov-Pardo G.*, *Arroqui C.*, *Virseda P.*, *Marín-Arroyo M. R.*, *Navarro M. 2015.* Intra-laboratory validation of microplate methods for total phenolic content and antioxidant activity on polyphenolic extracts, and comparison with conventional spectrophotometric methods. J. Sci. Food Agric. 95 : 204—209.

Brüggemann W., *Klaucke S.*, *Maas-Kantel K. 1994.* Long-term chilling of young tomato plants under low light. V. Kinetic and molecular properties of two key enzymes of the Calvin cycle in *Lycopersicon esculentum* Mill. and *L. peruvianum* Mill. Planta. 194 : 160—168.

Ciamporova M., *Mistrik I. 1993*. The ultrastructural response of root cells to stressful conditions. Environ. Exp. Bot. 33 : 11—26.

Commuri P. D., *Jones R. J. 1999.* Ultrastructural characterization of maize (*Zea mays* L.) kernels exposed to high temperature during endosperm cell division. Plant Cell Environ. 22 : 375—385.

Es-Safi N. E., *Ghidouche S.*, *Ducrot P.H. 2007.* Flavonoids: hemisynthesis, reactivity, characterization and free radical scavenging activity. Molecules. 12 : 2228—2258.

Hatfield J., *Prueger J. 2015.* Temperature extremes: effect on plant growth and development. Weather Climate Extremes. 10 : 4—10.

Holaday A. S., *Martindale W.*, *Alred R. 1992*. Changes in activities of enzymes of carbon metabolism in leaves during exposure of plants to low temperature. Plant Physiol. 98 : 1105—1114.

Hurry V. M., *Strand Å.*, *Tobiæson M. 1995.* Cold hardening of spring and winter wheat and rape results in differential effects on growth, carbon metabolism, and carbohydrate content. Plant Physiol. 109 : 697—706.

Kislyuk I. M., *Bubolo L. S.*, *Bykov O. D.*, *Kamentseva I. E.*, *Sherstneva O. A. 2008.* Protective and injuring action of visible light on photosynthetic apparatus in wheat plants during hyperthermia treatment. Russ. J. Plant Physiol. 55 : 613—621.

Kislyuk I. M., *Bubolo L. S.*, *Kamentseva I. E.*, *Kotlova E. R.*, *Sherstneva O. A. 2007*. Heat shock increases thermotolerance of photosynthetic electron transport and the content of chloroplast membranes and lipids in wheat leaves. Russ. J. Plant Physiol. 54 : 456—463.

Kleine T., *Voigt C.*, *Leister D. 2009.* Plastid signalling to the nucleus: messengers still lost in the mists? Trends Genet. 25 : 185—192.

Kosakivska I. V., *Klymchuk D. O.*, *Negretzky V. A.*, *Bluma D. A.*, *Ustinova A. Yu. 2008.* Stress proteins and ultrastructural characteristics of leaf cells in plants with different types of ecological strategies. Gen. Appl. Plant Physiol. 34 : 405—418.

Król A., *Amarowiczb R.*, *Weidnera S. 2015.* The effects of cold stress on the phenolic compounds and antioxidant capacity of grapevine (*Vitis vinifera* L.) leaves. J. Plant Physiol. 189 : 97—104.

Li T. A., *Xu S. L.*, *Oses Prieto J. A.*, *Putil S.*, *Xu P.*, *Wang R. L.*, *Li K. H.*, *Maltby D. A.*, *An L. H.*, *Burlingame A. L.*, *Deng Z. P.*, *Wang Z. Y. 2011.* Proteomics analysis reveals posttranslational mechanisms for cold-induced metabolic changes in *Arabidopsis*. Mol. Plant. 4 : 361—374.

Logan D. C. 2010. Mitochondrial fusion, division and positioning in plants. Biochem. Soc. Trands. 38 : 779—789.

Pareek A., *Singla S.*, *Grover A. 1997*. Short-term salinity and high temperature stress associated ultrastructural alterations in young leaf cells of *Oryza sativa* L. Ann. Botan. 80 : 629—639.

Popov V. N., *Antipina O. V.*, *Astakhova N. V. 2016.* Changes in chloroplast ultrastructure of tobacco plants in the course of protection from oxidative stress under hypothermia. Russ. J. Plant Physiol. 63 : 301—307.

Posmyk M. M., *Bailly C.*, *Szafrantska K.*, *Jasan K. M.*, *Corbinea F. 2005.* Antioxidant enzymes and isoflavonoids in chilled soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) seedlings. J. Plant Physiol. 162 : 403—412.

Reddy A. R., *Chaitanya K. V.*, *Vivekanandan M. 2004.* Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. J. Plant Physiol. 161 : 1189—1202.

Ristic Z., *Ashworth E. 1993*. Changes in leaf ultrastructure and carbohydrates in *Arabidopsis thaliana* L. (Heynh) cv. Columbia during rapid cold acclimation. Protoplasma. 172 : 111—123.

Rivero R., *Ruiz J.*, *Garcıa P.*, *Lopez-Lefebre L.*, *Sanchez E.*, *Romero L. 2001*. Resistance to cold and heat stress: accumulation of phenolic compounds in tomato and watermelon plants. Plant Sci. 160 : 315—321.

Rudikovskaya E. G., *Fedorova G. A.*, *Dudareva L. V.*, *Makarova L. E.*, *Rudokovskij A. V. 2008.* Effect of growth temperature on the composition of phenols in pea roots. Russ. J. Plant Physiol. 55 : 712—715.

Rurek M. 2014. Plant mitochondria under a variety of temperature stress conditions. Mitochondrion. 19 : 289—294.

Salem-Fnayou A. B., *Bouamama B.*, *Ghorbel A.*, *Mliki A. 2011*. Investigations on the leaf anatomy and ultrastructure of grapevine (*Vitis vinifera*) under heat stress. Microsc. Res. Tech. 74 : 756—762.

Smirnov O., *Kosyan A.*, *Kosyk O.*, *Taran N. 2015* Response of phenolic metabolism induced by aluminium (Al^{3+}) toxicity in *Fagopyrum esculentum* Moench. plants. Ukr. Biochem. J. 87 : 129—135.

Sopher C. R., *Krol M.*, *Huner N. P. A. 1999.* Chloroplastic changes associated with paclobutrazol-induced stress protection in maize seedlings. Can. J. Bot. 77 : 279—290.

Stefanowska M., *Kura M.*, *Kacperska A. 2002.* Low temperature induced modifications in cell ultrastructure and localization of phenolics in winter oilseed rape (*Brassica napus* L. var. oleifera) leaves. Annu. Bot. 90 : 637—645.

Swigonska S., *Amarowicz R.*, *Kryl A.*, *Mostek A.*, *Badowiec A.*, *Weidner S. 2014.* Influence of abiotic stress during soybean germination followed by recovery on the phenolic compounds of radicles and their antioxidant capacity. Acta Soc. Bot. Pol. 83 : 209—218.

Theocharis A., *Clement C.*, *Barka E. A. 2012.* Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures. Planta. 235 : 1091—1105.

Treutter D. 2006. Significance of flavonoids in plant resistance: a review. Environ. Chem. Lett. 4 : 147—157.

Vassileva V., *Signarbieux C.*, *Anders I.*, *Feller U. 2011.* Genotypic variation in drought stress response and subsequent recovery of wheat (*Triticum aestivum* L.). J. Plant Res. 124(1): 147—154.

Vella G. F., *Joss T. V.*, *Roberts T. H. 2012.* Chilling-induced ultrastructural changes to mesophyll cells of *Arabidopsis* grown under short days are almost completely reversible by plant rewarming. Protoplasma. 249 : 1137—1149.

Veselova S., *Farhutdinov R.*, *Mitrichenko A.*, *Symonyan M.*, *Hartung W. 2003*. The effect of root cooling on hormone content and root hydraulic conductivity of durum wheat seedlings (*Triticum durum* L.). Bulg. J. Plant Physiol. Special Issue : 360—366.

Weidner S., *Kordala E.*, *Brosowska-Arendt W.*, *Karamacr M.*, *Kosintska A.*, *Amarowicz R. 2009.* Phenolic compounds and properties of antioxidants in grapevine roots followed by recovery. Acta Soc. Bot. Pol. 78 : 279—286.

Wellburn A. 1994. The spectral determination of chlorophyll *a* and chlorophyll *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. J. Plant Physiol. 144 : 307—313.

Wise R. R., *Naylor A. W. 1987.* Chilling-enhanced photooxidation. The peroxidative destruction of lipids during chilling injury to photosynthesis and ultrastructure. Plant Physiol. 8 : 272—277.

Yamada K., *Osakabe Y. 2017.* Sugar compartmentation as an environmental stress adaptation strategy in plants. Semin. Cell Develop. Biol. 72 : 1—10.

Поступила 2 V 2018

SPECIFIC FEATURES OF THE ULTRASTRUCTURE AND BIOCHEMICAL COMPOSITION OF LEAF MESOPHILL CELLS OF *TRITICUM SPELTA* L. IN THE INITIAL PERIOD OF STRESS TEMPERATURE ACTION

L. M. Babenko,[1,] * *M. V. Vodka*,[1] *Yu. N. Akimov*,[1] *A. E. Smirnov*,[2] *A. V. Babenko*,[1] *I. V.Kosakovskaya*[1]

[1] M. G. Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev, and
[2] Educational and Scientific Center «Institute of Biology and Medicine»
of Taras Shevchenko National University of Kiev, Kiev, Ukraine;
* e-mail: lilia.babenko@gmail.com

Effects of high (40 °C, 2 h) and positive low (4 °C, 2 ч) temperatures on the ultrastructure of leaf mesophyll cells, content of photosynthetic pigments, phenols and flavonoids were studied under controlled conditions in two-week-old plants of *Triticum spelta*. The ultrastructure of leaf mesophyll cells in the control sample was typical: in chloroplasts of a regular lens shape there was clearly observed a well-developed thylakoid system submerged in a fine-grained stroma. A short-term hyperthermia caused a partial destruction of thylakoid membranes. Wave-like packing of gran thylakoids, considerable expansion of luminal gaps, disturbance of structural connections between gran and stroma thylakoids were observed. Under hyperthermia conditions mitochondria noticeably «swelled up» while crista membranes became not more contrast. The number of lipid drops in cell cytoplasm increased. The leaf content of chlorophyll, carotenoids decreased but the total content of phenols and flavonoids increased. A short-term hypothermia resulted in an intensive plastoglobule production, increase in the number and size of starch grains. No thylakoid membrane destruction occurred. Some of the mitochondria was rounded (40 %), their size was close to the control ones, organelles were lens-shape, «dumbbell» and «cup-like». Under conditions of hyper- and hypothermia, mesophyll cells of *T. Spelta* leaves were characterized by some increase in the degree of chromotine condensation in he nucleus. Under hypothermia, the content and ratio of chlorophylls and carotenoids in leaves did not practically differ from those of controls, no significant quantitative changes in the total phenol and flavonoid content occurred.

Key words: *Triticum spelta*, temperature stress, chloroplasts, mitochondria, plastoglobulins, lipid droplets, phenols, pigments