

На правах рукописи

Яцко

Яцко Яков Николаевич

**ПИГМЕНТНЫЙ АППАРАТ
ВЕЧНОЗЕЛЁНЫХ РАСТЕНИЙ НА СЕВЕРЕ**

03.01.05 – «Физиология и биохимия растений»

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург
2010

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Головко Тамара Константиновна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Марковская Евгения Федоровна

кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Маслова Тамара Григорьевна

Ведущая организация: Московский государственный
университет им. М.В. Ломоносова

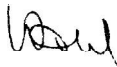
Защита состоится 3 марта 2010 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.211.02 при Учреждении Российской академии наук Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2.

Тел.: (812) 346-37-42, факс (812) 346-36-43.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ботанического института им. В.Л. Комарова.

Автореферат разослан «___» января 2010 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



О.С. Юдина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Исследованию структурно-функциональных особенностей фотосинтетического аппарата (ФСА) вечнозеленых растений и влиянию на него неблагоприятных условий среды посвящено немало работ (Ottander, 1995; Gamper e.a., 2000; Ensminger e.a., 2004; Маслова и др., 2009 и др.). Выявлены сезонные изменения содержания фотосинтетических пигментов и ассимиляционной способности (Лукьянова и др., 1986; Logan e.a., 1998). Рассмотрены механизмы защиты ФСА от неблагоприятных свето-температурных воздействий и роль каротиноидов виолаксантинового цикла (ВКЦ) в этом процессе (Adams, Demmig-Adams, 1994; Verhoeven e.a., 2005). Вместе с тем, следует отметить, что исследованиями было охвачено сравнительно небольшое число видов вечнозеленых растений, преимущественно из регионов с более мягким климатом, а полученные результаты не всегда однозначны и сопоставимы. Остаются не полными представления об использовании световой энергии и изменении активности ВКЦ у вечнозеленых растений бореальной зоны в годичном цикле. Не ясно, какая доля избыточной энергии, способной вызывать фотодинамическое повреждение ФСА, может достигать реакционных центров в зимний и летний периоды. Открытым остается также вопрос о соотношении различных механизмов нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла в течение года.

Цели и задачи исследования. Целью работы было исследовать пигментный комплекс листьев вечнозеленых древесных и травянистых растений в связи с адаптацией фотосинтетического аппарата к условиям холодного климата.

Для достижения поставленной цели было необходимо решить следующие задачи:

1. Изучить состав и сезонную динамику содержания зеленых и желтых пигментов в листьях пяти видов растений разной жизненной формы, произрастающих в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока.
2. Определить параметры индуцированной флуоресценции хлорофилла листьев в разные сезоны года.
3. Выявить закономерности изменения фотосинтетической способности листьев в годичном цикле.
4. Рассмотреть защитную роль пигментов виолаксантинового цикла у вечнозеленых древесных и травянистых растений на Севере.

Основные положения работы, выносимые на защиту:

1. Установлены закономерности изменения количественного и качественного состава фотосинтетических пигментов в годичном цикле у пяти вечнозеленых видов растений разной жизненной формы, обитающих в бореальной зоне.
2. Выявлены механизмы защиты от фотоокислительного стресса фотосинтетического аппарата хвойных древесных растений и видов травянисто-кустарничкового яруса в разные сезоны года.

Научная новизна работы. Впервые дана характеристика пигментного аппарата пяти вечнозеленых видов растений среднетаежной зоны европейского Северо-Востока. Выявлены изменения количественного и качественного состава пигментов в годичном цикле у хвойных видов (*Picea abies*, *Abies sibirica*, *Juniperus communis*) и растений травянисто-кустарничкового яруса (*Vaccinium vitis-idaea*, *Pyrola rotundifolia*). Показано повышение уровня

дезоксидации пигментов виолаксантинового цикла в зимне-весенний период. Ингибирование функциональной активности фотосинтетического аппарата проявлялось в уменьшении потенциальной способности ФС II к первичному разделению зарядов, увеличении нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, снижении скорости транспорта электронов и подавлении нетто-ассимиляции листьев. Степень подавления функциональной активности зависела от жизненной формы растений и была наименьшей у видов травянисто-кустарничкового яруса, зимующих под снегом. Обнаружено функционирование двух механизмов, защищающих фотосинтетический аппарат от фотодинамического разрушения: тепловая диссипация поглощенной энергии в светособирающем комплексе (зеаксантин-зависимая) и в реакционном центре (зеаксантин-независимая) фотосистемы II. У хвойных видов растений основным механизмом фотозащиты в зимне-весенний период является зеаксантин-зависимая тепловая диссипация, в летний – зеаксантин-независимая тепловая диссипация энергии возбуждения в РЦ ФС II. У растений травянисто-кустарничкового яруса защита от фотоингибирования в летний и зимне-весенний периоды обеспечивается совместной работой обоих механизмов.

Научно-практическая значимость работы. На основании изучения сезонных изменений состояния и строения пигментного комплекса, параметров флуоресценции хлорофилла и фотосинтеза выявлены эколого-физиологические и биохимические адаптации ФСА пяти видов вечнозеленых растений бореальной зоны. Это дополняет и углубляет представление о реакции растений на изменение факторов окружающей среды, позволяет оценить их потенциальные возможности. Полученные данные можно использовать при мониторинге таежных экосистем, оценке продуктивности хвойных биоценозов, интродукции вечнозеленых растений, а также в курсах лекций по экологической физиологии растений, лесоведению и лесоводству.

Апробация работы. Материал диссертации был доложен и представлен на Международной конференции «Современная физиология растений: от молекул до экосистем» (Сыктывкар, 2007); Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2007-2009 гг.); Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2008); Всероссийской конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» (Петрозаводск, 2008); Годичном собрании общества физиологов растений России и международной научной конференции «Физико-химические основы структурно-функциональной организации растений» (Екатеринбург, 2008); заседании секции экологической физиологии растений Русского ботанического общества (Санкт-Петербург, 2008); Годичном собрании общества физиологов растений и международной научной конференции «Физико-химические механизмы адаптации растений к антропогенному загрязнению в условиях Крайнего Севера» (Апатиты, 2009); Всероссийской научной конференции «Устойчивость организмов к неблагоприятным факторам внешней среды» (Иркутск, 2009), IV конференции польского общества экспериментальной биологии растений (Краков, 2009).

Работа выполнена в Лаборатории экологической физиологии растений Института биологии Коми научного центра УрО РАН в период прохождения курса аспирантуры (2006-2009 гг.) и является частью плановой темы: «Физиолого-биохимические механизмы роста и адаптации растений в холодном климате: роль фотосинтеза и дыхания» и частично поддержана грантами РФФИ № 04-04-48255 и 07-04-00436.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 13 работ, в том числе одна в журнале, рекомендованном ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, четырех глав и списка литературы. Работа изложена на 122 страницах машинописного текста, содержит 23 рисунка и 20 таблиц. Список литературы включает 193 наименования, в том числе 100 на иностранном языке.

Личное участие автора в получении научных результатов. Работа выполнена в период прохождения аспирантуры. Личный вклад автора состоит в постановке и проведении экспериментов, статистической обработке полученных данных, их интерпретации и обобщении.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

В главе 1 изложены и проанализированы данные литературы (Ходасевич, 1973; Гамалей, Куликов, 1976; Лукьянова, 1986; Горышина, 1989; Ottander e.a., 1995; Gampfer e.a., 2000; Robakowski, 2005 и др.) о сезонных изменениях структуры и функциональных особенностях ФСА вечнозеленых растений разных жизненных форм. Приведены сведения о содержании фотосинтетических пигментов, индуцированной флуоресценции хлорофилла и фотосинтетической способности листьев вечнозеленых видов растений, обитающих в различных климатических областях. Отмечено, что наиболее полно исследованы древесные вечнозеленые (хвойные) виды из областей с мягким и умеренным климатом. Рассмотрена роль пигментного аппарата в адаптации вечнозеленых видов растений к условиям Севера. Обоснована необходимость изучения эколого-физиологических особенностей бореальных растений этой группы в условиях холодного климата.

Глава 2. УСЛОВИЯ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследования служили листья пяти вечнозеленых видов: *Picea abies* L. (ель обыкновенная), *Abies sibirica* L. (пихта сибирская), *Juniperus communis* L. (можжевельник обыкновенный), *Vaccinium vitis-idaea* L. (брусника обыкновенная) и *Pyrola rotundifolia* (грушанка круглолистная).

Район проведения исследований расположен на Европейском Северо-Востоке, в подзоне средней тайги, характеризуется среднегодовой температурой воздуха +1 °С и продолжительностью вегетационного периода (выше +5 °С) около 150 сут. (Агроклиматические ресурсы..., 1973). Переход среднесуточной температуры через +5 °С наблюдается в первой декаде мая. Длительность периода активного роста (выше +10 °С) составляет 100-110 сут. Наиболее морозным месяцем является январь (средняя температура воздуха -15 °С), наиболее теплым – июль (около +16.8 °С). Погодные условия в годы исследований не отличались существенно от средних многолетних данных.

Исследования проводили в течение 2006-2008 гг. в разные месяцы (март, май, июль, сентябрь, декабрь). Отбор образцов хвои второго года жизни у *A. sibirica*, *P. abies* и *J. communis* осуществляли с 15-20 растений, произрастающих в ельнике зеленомошном черничном вблизи г. Сыктывкара (61°67' с.ш., 50°77' з.д.). Возраст деревьев пихты и ели составлял 30-40 лет, кустов можжевельника – около 20 лет. Хвою пихты и ели отбирали со средней части кроны юго-западной экспозиции на высоте 1.5-2 м, можжевельника – на высоте 0.5-0.8 м.

Отбор образцов листьев *V. vitis-idaea* и *P. rotundifolia* проводили в елово-осиновом разнотравном лесу вблизи г. Сыктывкара. У брусники использовали зрелые листья второго года жизни со средней части побегов 10-15 парциальных кустов. У грушанки листья отбирали с 15-20 вегетативных парциальных кустов в июле-декабре и после перезимовки (май). В зимние месяцы использовали листья растений из-под снега.

Определение фотосинтетических пигментов осуществляли в пяти биологических повторностях на спектрофотометре UV-1700 (Shimadzu, Япония) в ацетоновой вытяжке при максимумах поглощения – 662 и 644 нм для хлорофилла *a* и *b* (Хл *a* и *b*) соответственно (Шлык, 1971). Определение каротиноидов (Кар) проводили при 470 нм с учетом поправки на смещение спектров поглощения согласно работе Т.Г. Масловой с соавт. (1986). Долю Хл в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по Lichtenthaler (1987).

Определение индивидуальных каротиноидов проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (KNAUER, Германия) с обращенной фазой в соответствии с модифицированным методом (Gilmore, Yamamoto, 1991; Мишра и др., 2006). Величину дезоксидации пигментов ВКЦ (DEPS) находили по формуле $[(Z+0.5An)/(V+An+Z)]$, где Z – зеаксантин, An – антераксантин и V – виолаксантин. (Schindler, Lichtenthaler, 1996).

Параметры флуоресценции хлорофилла определяли у пяти-семи независимых образцов с помощью портативного многолучевого флуориметра РАМ-2100 (Walz, Германия), руководствуясь инструкцией производителя

Таблица 1

Параметры, определяемые с помощью метода индуцированной флуоресценции хлорофилла

| Параметр | Физиологический смысл | Формула |
|--|--|--|
| Фоновая флуоресценция (F_0) | Уровень флуоресценции, излучаемой «открытыми» РЦ, у которых Q_A в окисленном состоянии (до насыщающей вспышки света) | – |
| Максимальная флуоресценция (F_m) | Уровень флуоресценции при максимально восстановленном Q_A (во время насыщающей вспышки света) | – |
| Максимальный квантовый выход фотохимии ФС II (F_v/F_m) | Средневзвешенная величина квантового выхода в всех комплексах ФС II объекта, отражающая количество активных комплексов | $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ |
| Реальный квантовый выход (Y) | Доля световой энергии, используемой комплексами ФС II в процессе электронного транспорта | $Y = (F_m' - F_t')/F_m'$ |
| Скорость транспорта электронов (ETR) | Скорость транспорта электронов в ЭТЦ тилакоидов хлоропластов | $ETR = Y \cdot \Phi AP \cdot 0.5 \cdot 0.84$ |
| Доля тепловой диссипации (D) | Доля тепловой диссипации световой энергии, поглощенной ФС II | $D = 1 - (F_v'/F_m')$ |
| Избыточная (потенциально опасная) энергия (E) | Доля поглощенной ФС II световой энергии, достигшей «закрытых» РЦ | $E = 1 - (Y + D)$ |

и работами (Корнеев, 2002; Гавриленко, Жигалова, 2003; Lichtenthaler e.a., 2004). Физиологический смысл и формулы расчета ключевых параметров, измеряемых с помощью метода индуцированной флуоресценции хлорофилла, представлены в табл. 1.

Фотосинтетическую способность листьев оценивали по скорости поглощения CO_2 при насыщающей освещенности и температуре 20°C . Для этого определяли CO_2 -газообмен и H_2O -обмен листьев в диапазоне ФАР от 0 до 2000 мкмоль/(m^2c) с помощью ИК-газоанализатора LI-COR 7000 (США) в 5-7 биологических повторностях. Измерения показателей флуоресценции и фотосинтетической способности проводили у листьев, предварительно адаптированных в течение 30-40 мин. при комнатной температуре.

Данные обрабатывали с использованием стандартных статистических методов. В таблицах и на рисунках представлены усредненные за два-три года исследований величины показателей со стандартным отклонением. Достоверность различий между сравниваемыми величинами определяли по t-критерию Стьюдента.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях вечнозеленых растений в годичном цикле. Как видно на рис. 1, наибольшими в течение года концентрациями пигментов характеризовались листья *P. rotundifolia* – 4.1-6.5 мг/г (хлорофиллы) и 1.0-1.2 мг/г сухой массы (каротиноиды). Листья хвойных содержали в 2-2.5 раза меньшее количество пигментов в расчете на сухую массу. Наименьшим содержанием Хл и Кар (до 2.9 и 0.7 мг/г сухой массы соответственно) отличалась хвоя *P. abies*.

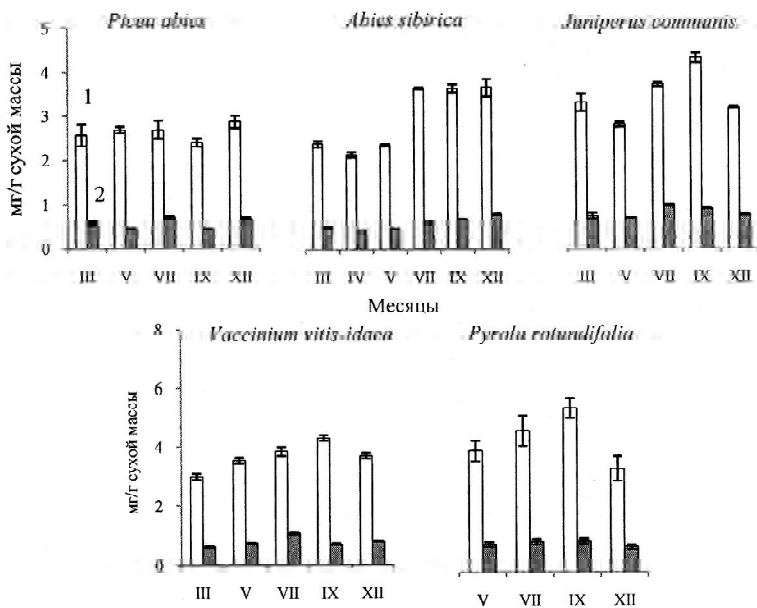


Рис. 1. Сезонная динамика содержания хлорофиллов (1) и каротиноидов (2) в листьях вечнозеленых растений.

Наиболее стабильно в течение года уровень пигментов сохранялся в хвое *P. abies*, тогда у других видов отмечали накопление Хл в летне-осенний период. Содержание Хл в хвое *A. sibirica* в марте-мае составляло 2.2-2.5 мг/г и было почти на 30% ниже, чем в летне-осенний период. В листьях *J. communis* максимум содержания Хл (до 4.3 мг/г) приходился на июль-сентябрь, снижение уровня зеленых пигментов отмечали зимой. В листьях *P. rotundifolia* содержание Хл повышалось с мая по сентябрь примерно в 1.3 раза (от 4.8 до 6.5 мг/г), а к декабрю снижалось до 4 мг/г.

У большинства видов максимум накопления Хл отмечали в летне-осенний, а минимум – в зимне-весенний период. Величина соотношения Хл *a/b* у исследованных вечнозеленых видов в течение года находилась в пределах 2.4-2.9, соотношение Хл/Кар – в диапазоне 4.1-5.3. Доля Хл, принадлежащих светособирающему комплексу (ССК), варьировала от 56 до 70%. С наступлением зимы у большинства видов наблюдалась тенденция к уменьшению доли Хл, принадлежащих ССК, соотношения Хл/Кар и возрастанию относительного содержания Кар.

3.2. Содержание индивидуальных каротиноидов в листьях вечнозеленых растений в годичном цикле. В течение года в фонде желтых пигментов листьев изученных вечнозеленых видов растений преобладали ксантофиллы (80-85%). Содержание β-каротина (β-кар) составляло в среднем 15-20% от общей суммы Кар. Большая часть ксантофиллов была представлена лютеином (Лют) (до 70%). На долю виолаксантина (Вио), неоксантина (Нео) и антраксантина (Ант) приходилось соответственно 12, 10 и 8% от общей суммы каротиноидов. Зеаксантин (Зea) обнаруживался в течение года в наименьших концентрациях (до 5.5% от общей суммы Кар) (рис. 2).

Выявлены различия в сезонной динамике накопления листьями вечнозеленых растений пигментов – участников ВКЦ. У хвойных видов максимальные концентрации Вио регистрировали в июле-сентябре, Зеа – в декабре-марте. У растений травяно-кустарничкового яруса максимум содержания Вио, напротив, приходился на зимне-ранневесенний период года, тогда как концентрация Зеа была наибольшей в мае.

Анализ параметра дезоксидации пигментов ВКЦ (DEPS) показал, что у древесных хвойных видов величина DEPS была наибольшей в зимне-ранневесенний период года, когда низкие температуры воздуха сочетались с высоким уровнем инсоляции (табл. 2). Такие условия наблюдались обычно в марте. В хвое *P. abies* в декабре-марте отмечали стабильно высокие значения дезоксидированного состояния пигментов ВКЦ (около 50%). В ассимилирующих органах *A. sibirica* и *J. communis* зимой уровень DEPS составлял 30%, а к началу весны возрастал в 1.5-2 раза. В июле, при температуре воздуха 18-20 °С, пигментный аппарат хвойных видов характеризовался практически полным отсутствием ксантофиллов, находящихся в дезоксидированном состоянии. В листьях *V. vitis-idaea* уровень DEPS в течение всего года был стабильным (13-20%) и снижался лишь в июле (до 9%). Величина DEPS в листьях *P. rotundifolia* достигала максимума в мае (около 30%), а к сентябрю уменьшалась в пять раз. Дезоксидация пигментов ВКЦ в декабре у находящихся под снегом растений *V. vitis-idaea* и *P. rotundifolia*, составляла соответственно 90 и 30% от максимального уровня DEPS, зарегистрированного в течение года.

3.3. Сезонные изменения параметров индуцированной флуоресценции хлорофилла в листьях вечнозеленых растений. Исследования показали, что в холодный период года (декабрь-март) у хвойных видов происходило

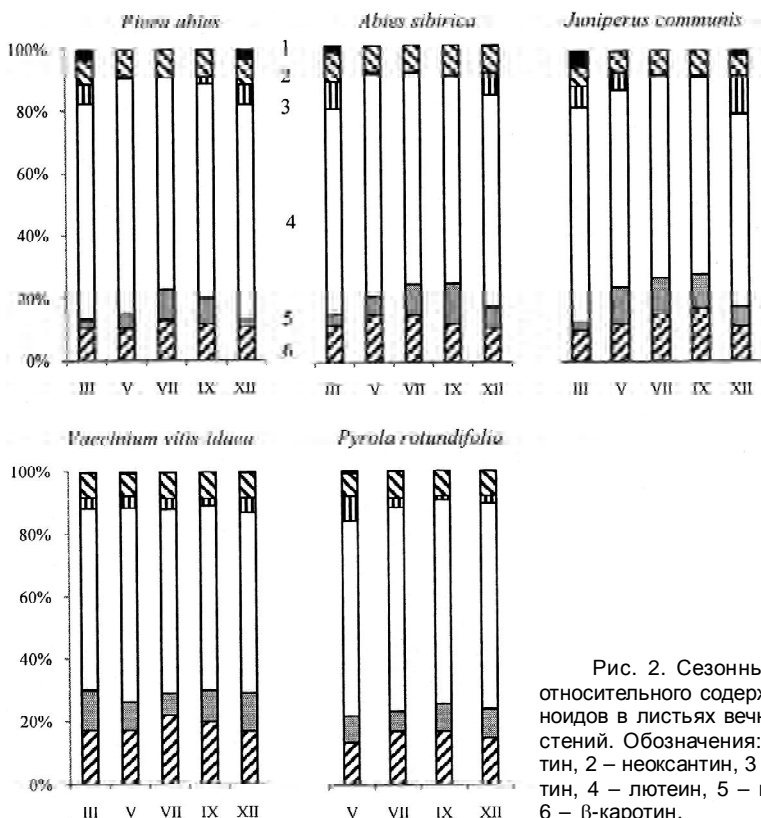


Рис. 2. Сезонные изменения относительного содержания каротиноидов в листьях вечнозеленых растений. Обозначения: 1 – зеаксантин, 2 – неоксантин, 3 – антераксантин, 4 – лютеин, 5 – виолаксантин, 6 – β -каротин.

снижение величин фоновой (F_o) и вариабельной (F_v) флуоресценции. Сильнее уменьшался параметр F_v . У древесных хвойных данный показатель падал на 30-40%, у кустарниковой формы *J. communis* – на 90%. Снижение величины F_o в начале весны составляло в среднем 30-45%. К маю, когда среднемесячная температура воздуха поднялась до 7-9 °С, наблюдали возрастание значений F_v и F_o . У растений травяно-кустарничкового яруса,

Таблица 2
Степень дезпоксидации пигментов ВКЦ в листьях вечнозеленых растений в течение года (DEPS), %

| Месяц | Вид | | | | |
|----------|--------------------|-----------------------|---------------------------|------------------------------|----------------------------|
| | <i>Picea abies</i> | <i>Abies sibirica</i> | <i>Juniperus communis</i> | <i>Vaccinium vitis-idaea</i> | <i>Pyrola rotundifolia</i> |
| Март | 54 | 46 | 60 | 13 | – |
| Май | 12 | 23 | 21 | 18 | 29 |
| Июль | 0 | 2 | 0 | 19 | 17 |
| Сентябрь | 13 | 0 | 3 | 9 | 6 |
| Декабрь | 53 | 30 | 38 | 17 | 10 |

зимующих под толщей снегового покрова, в зимне-весенний период уровень F_0 был относительно постоянным, тогда как величина F_v изменялась более существенно.

Наибольшие значения величины максимального квантового выхода фотохимии ФС II (F_v/F_m) в течение года у хвойных видов регистрировали в июле-сентябре (рис. 3). С наступлением зимы параметр F_v/F_m снижался на 30-50%, а в марте его величина в среднем составляла 30% от максимума, достигнутого в течение года. У растений *V. vitis-idaea* и *P. rotundifolia* сезонные изменения величины F_v/F_m были выражены в меньшей степени.

Для оценки доли световой энергии, используемой в процессе электронного транспорта, от общего количества поглощенной энергии, рассчитывали величину реального квантового выхода фотохимической активности ФС II (Y). Величина Y закономерно возрастала с марта по июль-сентябрь, достигая значений 0.70-0.78 (табл. 3). В зимне-ранневесенний период наблюдалось снижение величины показателя Y на 30-50%.

Количество световой энергии, которая не используется для разделения зарядов в реакционных центрах ФС II оценивали по величине тепловой диссипации света, поглощенного ФС II (D). Параметр D достигал максимальных значений (0.4-0.8) в зимне-ранневесенний период (рис. 3). Наибольшие потери энергии возбуждения в холодный период года регистрировали у *J. communis*. Для *P. abies* и *A. sibirica* зимой и ранней весной были свойственны более низкие значения D . У растений травяно-кустарничкового яруса зимой и ранней весной в виде тепла диссипировало около 40% энергии. В летний период показатель D у всех видов был минимальным (0.2-0.3). В целом, более резкие сезонные изменения величины D отмечали у хвойных. Разница между максимальным и минимальным значением D у хвойных деревьев была в два-три раза больше, чем у растений травяно-кустарничкового яруса.

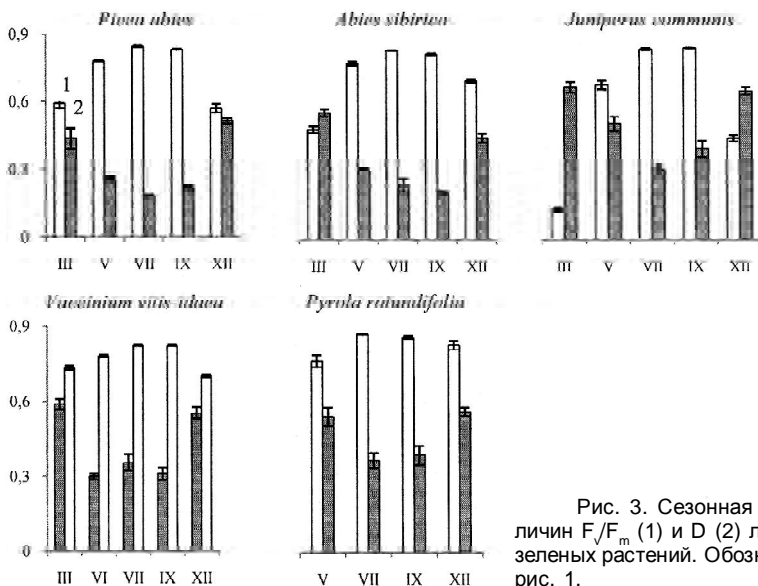


Рис. 3. Сезонная динамика величин F_v/F_m (1) и D (2) листьев вечнозеленых растений. Обозначения как на рис. 1.

Сезонная динамика величины реального квантового выхода фотохимической активности ФС II (Y) в листьях вечнозеленых растений, отн. ед. (при ФАР = 100-150 мкмоль/м² с)

| Вид | Месяц | | | | |
|------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | III | V | VII | IX | IX |
| <i>P. abies</i> | 0.26±0.01 | 0.69±0.01 | 0.78±0.01 | 0.74±0.01 | 0.45±0.01 |
| <i>A. sibirica</i> | 0.40±0.02 | 0.64±0.01 | 0.72±0.03 | 0.73±0.01 | 0.49±0.02 |
| <i>J. communis</i> | 0.09±0.01 | 0.54±0.02 | 0.76±0.01 | 0.63±0.02 | 0.35±0.01 |
| <i>V. vitis-idaea</i> | 0.49±0.04 | 0.61±0.01 | 0.70±0.03 | 0.60±0.04 | 0.45±0.03 |
| <i>P. rotundifolia</i> | – | 0.55±0.03 | 0.74±0.01 | 0.60±0.04 | 0.40±0.05 |

Скорость транспорта электронов в мембранах тилакоидов (ETR), отражающая интенсивность протекания первичных реакций фотосинтеза, изменялась закономерно с повышением освещенности (рис. 4). По максимальной в течение года величине ETR исследованные виды растений располагались в следующем порядке: *P. abies* > *J. communis* > *A. sibirica* > *V. vitis-idaea* > *P. rotundifolia*. Наименьшие значения ETR регистрировали в холодный период года. С декабря по март величина ETR составляла от 30 до 50 мкмоль/м² с, тогда как уровень насыщающей интенсивности света находился в диапазоне 300-650 мкмоль/м² с. В мае наблюдали возрастание интенсивности светодуцированного тока электронов у хвойных до 100 мкмоль/м² с, у растений травяно-кустарничкового яруса – до 60 мкмоль/м² с. В конце лета-начале осени значения ETR были наибольшими и в два-три раза превосходили уровень, достигнутый в зимне-ранневесенний период. При этом световое насыщение фотосинтеза в июле-сентябре наблюдалось при более высоких интенсивностях ФАР (800-1200 мкмоль/м² с).

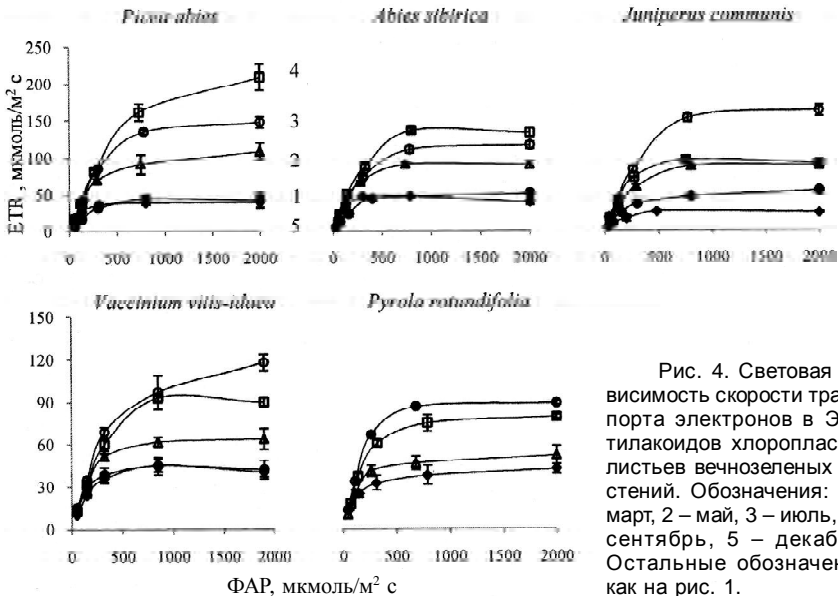


Рис. 4. Световая зависимость скорости транспорта электронов в ЭТЦ тилакоидов хлоропластов листьев вечнозеленых растений. Обозначения: 1 – март, 2 – май, 3 – июль, 4 – сентябрь, 5 – декабрь. Остальные обозначения как на рис. 1.

3.4. Сезонные изменения интенсивности CO_2 -газообмена листьев вечнозеленых растений. Исследования показали (рис. 5), что скорость видимого фотосинтеза (Фв) закономерно изменялась с повышением освещенности. Максимальные значения Фв были зарегистрированы у *P. rotundifolia* (7-8 мг CO_2 / г сухой массы ч). Хвойным видам была свойственна в два-три раза более низкая ассимиляционная способность. Наименьшим уровнем Фв отличалась хвоя *P. abies* (около 2 мг/г ч). У изученных видов сезонный ход поглощения углекислоты был одинаковым: минимум наблюдался в зимне-весенний период, а максимум – в середине лета – начале осени. Хвойные с декабря по май характеризовались практически полным отсутствием способности к ассимиляции углекислоты. Исключение составил *J. communis*, хвоя которого к концу весны проявляла слабую способность к поглощению CO_2 (около 1 мг/г ч). Восстановление ассимиляционной способности у хвойных видов происходило в начале лета. В июле-сентябре хвойные характеризовались наибольшими значениями Фв. Так, хвоя *A. sibirica* ассимилировала углекислоту со скоростью 4-4.5, *J. communis* – 2.5-3, а *P. abies* – 2 мг/г сухой массы ч.

Листья растений травяно-кустарничкового яруса в декабре демонстрировали низкие значения нетто-фотосинтеза (0.5-0.7 мг/г ч). В начале весны (март) у *V. vitis-idaea* отмечали увеличение ассимиляционной способности (до 1.5-2 мг/г ч). Однако к концу весны скорость поглощения углекислоты листьями *V. vitis-idaea* вновь снижалась. Травянистому виду *P. rotundifolia* в мае была свойственна сравнительно высокая скорость поглощения CO_2 (2-3 мг/г ч). При оптимальных свето-температурных условиях лета и ранней осени показатель Фв у растений травяно-кустарничкового яруса достигал максимума. У *V. vitis-idaea* наибольшую интенсивность CO_2 -газообмена наблюдали в сентябре (до 4 мг/г ч), у *P. rotundifolia* – в июле (около 8 мг/г ч).

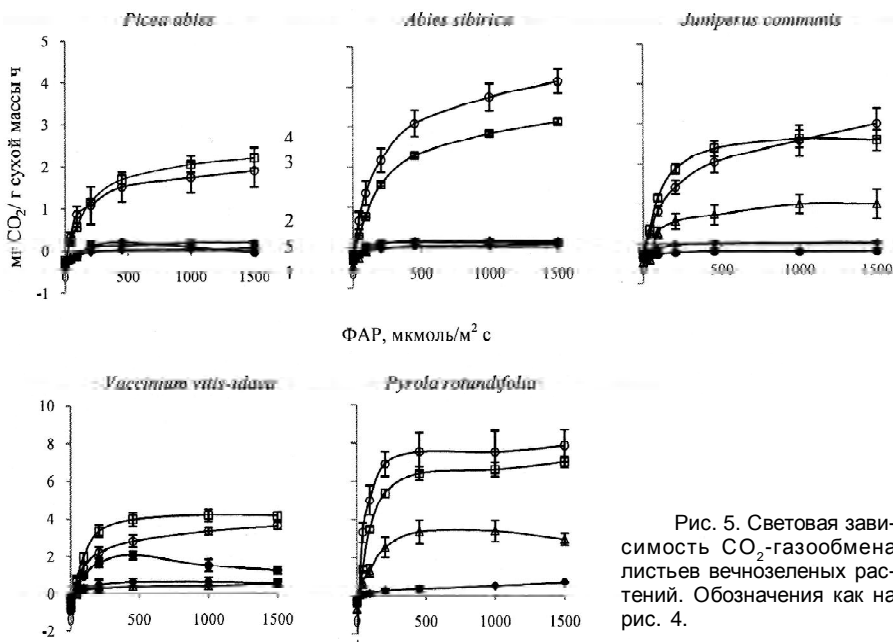


Рис. 5. Световая зависимость CO_2 -газообмена листьев вечнозеленых растений. Обозначения как на рис. 4.

Глава 4. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОСТОЯНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ РАСТЕНИЙ (ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ)

Пигментная система вечнозеленых видов растений. Нами выявлено, что наиболее высоким содержанием Хл и Кар в течение года характеризовались листья *P. rotundifolia* (рис. 1). Концентрация фотосинтетических пигментов в листьях хвойных была в два-четыре раза ниже. Это согласуется с имеющимися в литературе сведениями о различиях в мощности пигментного аппарата травянистых и древесных растений (Лархер, 1978; Лукьянова и др., 1986; Demmig-Adams, Adams, 1992; Adams e.a., 2001). В хвое *P. abies* содержание Хл и Кар находилась в диапазоне 2.3-2.9 и 0.5-0.7 мг/г сухой массы соответственно. Полученные нами значения совпадают с данными других авторов для видов рода *Picea*, произрастающих в умеренной и субарктической зонах (Лукьянова, 1986; Силкина, 2006).

Нами выявлены закономерности сезонных изменений количества и соотношения фотосинтетических пигментов. Наиболее стабильно фонд пигментов сохранялся в хвое *P. abies*, тогда у других видов отмечали повышение накопления Хл и Кар в летне-осенний период. Такая стабильность *P. abies*, вероятно, связана со сравнительно низкой концентрацией пигментов. Большое значение имеют также структурно-функциональные перестройки, наблюдаемые в клетках мезофилла хвойных растений при их подготовке к периоду покоя. На примере *P. abies* показано (Ладанова, Тужилкина, 1992), что с наступлением осени в клетках хлоренхимы происходит исчезновение крахмальных зерен, изменение формы, размеров и месторасположения зеленых пластид, которые перемещаются к центральной части клетки и группируются вокруг ядра, что снижает поглощение световой энергии. О стабильности фонда фотосинтетических пигментов в течение зимы у разновозрастной хвои двух видов рода *Picea* в условиях Республики Беларусь сообщали ранее Т.Н. Годнев с сотр. (1969).

Содержание хлорофиллов в хвое *A. sibirica* в марте-мае составляло 2.2-2.5 мг/г и было заметно ниже (почти на 30%), чем в летне-осенний период. Некоторые авторы (Тужилкина, Веретенников, 1981) связывают понижение концентрации хлорофиллов весной с началом ростовых процессов. К осени, когда ростовые процессы у хвойных замедляются, концентрация пигментов в хвое увеличивается. В листьях кустарника *J. communis* максимум содержания хлорофиллов приходился на июль-сентябрь, снижение уровня зеленых пигментов начиналось с наступлением зимы. Сходные изменения в содержании зеленых пигментов отмечали в листьях кустарничка *V. vitis-idaea*. Это согласуется с данными Л.М. Лукьяновой (1986) для этого же вида кустарничка в условиях Кольской Субарктики. Содержание хлорофиллов в листьях *V. vitis-idaea* в летний период составляло около 5 мг/г сухой массы.

У травянистого вида *P. rotundifolia* содержание хлорофиллов повышалось с мая по сентябрь примерно в 1.3 раза (от 4.8 до 6.5 мг/г), а к декабрю снижалось до 4 мг/г. О подобных закономерностях содержания пигментов у вечнозеленого вида *Pyrola media* в условиях Хибин сообщалось ранее (Лукьянова, 1986).

Анализ данных показал, что по амплитуде варьирования фонда зеленых пигментов (разница между максимальными и минимальными концентрациями в течение года) исследованные виды располагаются в следующем порядке: *P. rotundifolia* > *V. vitis-idaea* > *A. sibirica* > *J. communis* >

P. abies. У большинства видов максимум накопления Хл отмечали в летне-осенний, а минимум – в зимне-весенний период. Величина соотношения Хл a/b у исследованных видов в течение года составляла 2.4-2.9, что указывает на приспособленность их ФСА к затенению. Соотношение Хл/Кар находилось в диапазоне 4.1-5.3, что характерно для арктических видов растений (Попова и др., 1989; Maslova, Poroova, 1993). Доля Хл в ССК составляла от 56 до 70%. Принадлежность большей части Хл к ССК свидетельствует о хорошо развитой светопоглощающей системе листьев и компенсирует общий низкий уровень накопления зеленых пигментов у растений арктической группы. В целом, приведенные данные о содержании Хл, соотношении Хл a/b и доли Хл, принадлежащего ССК, позволяют отнести изученные виды растений к группе теневыносливых. С наступлением зимы (декабрь) у большинства видов отмечали тенденцию к уменьшению доли Хл в ССК и соотношения Хл/Кар, что свидетельствует о снижении светособирающей функции пигментного комплекса под воздействием неблагоприятных температурных условий зимы. Возрастание в холодный период года относительного содержания Кар отражает устойчивость желтых пигментов к повреждающим условиям среды и их защитную функцию.

Содержание пигментов ВКЦ (Вио, Ант и Зеа) в листьях вечнозеленых растений в течение года подчинялось общей закономерности: наибольшие значения суммы Вио+Ант+Зеа регистрировали в зимне-весенний период, наименьшие – в конце лета-начале осени. Об увеличении в холодный период года концентрации пигментов-участников ВКЦ сообщалось и другими авторами (Ottander e.a., 1995; Logan e.a., 1998; Ensminger e.a., 2004; Verhoeven e.a., 2005). Однако, изученные нами вечнозеленые виды растений различных жизненных форм отличались по сезонной динамике накопления каждого из компонентов ВКЦ. В спектре Кар хвойных содержание Вио в зимне-весенний период было низким и закономерно возрастало к концу лета – началу осени. О подобной динамике содержания Вио в хвое *P. sylvestris* сообщали I. Ensminger с сопр. (2004). В листьях *V. vitis-idaea* концентрация Вио, напротив, достигала своего наибольшего значения в холодный период года (декабрь-март), а к середине лета снижалась почти вдвое. В фонде Кар листьев *P. rotundifolia* содержание Вио в течение года находилось на относительно постоянном уровне и незначительно снижалось к середине лета.

Появление Ант и Зеа в пигментном комплексе хвойных видов регистрировали в зимне-весенний период. В середине лета данные ксантофиллы в спектре Кар полностью отсутствовали. Наибольшие концентрации Ант и Зеа отмечали в декабре-марте. Растения травяно-кустарничкового яруса содержали Ант и Зеа в течение всего года. Наибольшие концентрации Зеа у *P. rotundifolia* регистрировали в мае, а у *V. vitis-idaea* – в мае и декабре. Расчет величины деэпоксидации пигментов ВКЦ (DEPS), отражающего функциональную активность основных участников цикла, показал (табл. 2), что у хвойных величина данного параметра достигала максимума в марте-декабре (до 50%), когда концентрация Зеа была наибольшей. Сходные сезонные изменения фонда желтых пигментов в молодой хвое *Pinus sylvestris* наблюдала С. Ottander e.a. (1995). Параллельно в этот период у хвойных отмечали возрастание уровня D. Нами обнаружена сильная положительная корреляция между величиной DEPS и D ($r = 0.98$), что прямо указывает на участие пигментов ВКЦ в рассеивании избыточной световой энергии в виде тепла у хвойных в зимне-весенний период.

Известно, что диссипация избыточной световой энергии ФСА растений может происходить в ССК и в реакционных центрах (РЦ) ФС (Schreiber, Krieger, 1996; Бухов, 2001). Согласно модели W. L. Butler и M. Kitajima (1975), соотношения между тушением фоновой (F_o) и вариабельной (F_v) флуоресценцией позволяет различить эти виды. Тушение в антенне ФС II сопровождается подавлением как F_o , так и F_v . Диссипация в РЦ ведет лишь к снижению F_v , но не F_o . W. Adams и B. Demmig-Adams (1994) показали, что снижение зимой величин F_o и F_m (или F_v) сопровождается значительным увеличением концентрации Зеа в листьях *Pinus ponderosa* и *Pseudotsuga menziesii*. На этом основании была высказана мысль о том, что тушение флуоресценции Хл в ССК происходит за счет работы пигментов ВКЦ. Ключевая роль в фотозащите при этом принадлежит Зеа, который, находясь в непосредственной близости от молекул Хл, способен перехватывать от него энергию возбуждения и безопасно рассеивать ее в форме тепла. В обзоре (Ivanov e.a., 2008) проанализированы возможные механизмы безизлучательного рассеивания энергии в РЦ ФС II. Показано, что повышение уровня восстановленности пластохинона (Q_A) при неблагоприятных воздействиях среды усиливает вероятность нефотохимического тушения в РЦ через образование альтернативной радикальной пары ($P_{680}^+ Q_A^-$). Это позволяет избежать триплетной рекомбинации [$^3(P_{680}^+ Pheo^-)$] и образования синглетного кислорода.

Полученные нами данные позволяют предположить, что в ФСА хвойных с декабря по май преобладало зеаксантин-зависимое тепловое рассеивание избытка энергии, что подтверждается снижением F_o и F_v , а также сильной корреляцией между DEPS и D. По-видимому, в условиях низких температур воздуха в зимне-ранневесенний период в сочетании с высокой инсоляцией усиление де-эпоксидации Вио в Зеа защищает ФСА хвойных от фотоингибирования. Зеа при этом играет основную роль в рассеивании избытка света у хвойных видов растений на уровне антенного комплекса. Сведения об активации ВКЦ и возрастании концентрации зеаксантина в пигментном аппарате вечнозеленых растений в ответ на действие низких температур и/или высокой инсоляции приводятся в работах ряда авторов (Ottander e.a., 1995; Garcia-Plazaola e.a., 2003; Ensminger e.a., 2004).

У растений травяно-кустарничкового яруса величина F_o с декабря по май практически не изменялась, тогда как уровень F_v снижался. По-видимому, растения *V. vitis-idaea* и *P. rotundifolia* в зимне-весенний период способны осуществлять тушение флуоресценции как в антенном комплексе, так и в РЦ ФС II. Об одновременном функционировании механизмов тепловой диссипации, как в антенне, так и в РЦ сообщалось ранее (Бухов, 2001, 2004). При этом относительный вклад каждого из механизмов в суммарное тушение определяется видовой принадлежностью растений (Buchov e.a., 2001). Мы полагаем, что необходимость включения весной защитного механизма рассеивания избытка света связана с тем, что в мае в еще необлиственном елово-осиновом лесу солнечные лучи способны проникать под полог и оказывать повреждающее воздействие на ФСА прорезывавших и недавно вышедших из-под снега листьев *V. vitis-idaea* и *P. rotundifolia*. Такая адаптивная реакция растений позволяет им избежать фотоповреждения пигментного комплекса при воздействии света большой интенсивности. О зеаксантин-независимом тушении флуоресценции Хл листьев травянистых видов *Spinacia oleracea* и *Secale cereale* при холодом воздействии сообщалось ранее (Somersalo, Krause, 1990; Hurry, Huner, 1992).

Изменения параметров индуцированной флуоресценции хлорофилла листьев вечнозеленых растений в годичном цикле. Определение максимального квантового выхода фотохимической активности ФС II (F_v/F_m) листьев вечнозеленых видов растений показало, что в течение года хвойные виды характеризовались более существенным снижением F_v/F_m по сравнению с растениями травяно-кустарничкового яруса (рис. 3). Максимальные значения F_v/F_m у хвойных приходились на июль-сентябрь, когда данный показатель достигал значений близких к теоретическим (0.82-0.85). В декабре-марте соотношение F_v/F_m было наименьшим. Возможно, низкие значения F_v/F_m в зимне-ранневесенний период обусловлены уменьшением количества активных РЦ ФС II. По-видимому, важное значение имеет также конформационное изменение полипептидов, входящих в состав ФС II, а именно деградация D1 – основного белка РЦ ФС II. На связь инактивации реакционного центра ФС II с протеолитической деградацией белка D1 и протеинов ССК II, а также на значительную корреляцию между степенью фотоингибирования и деградацией белка D1 указывали и другие авторы (Rintamaki, 1995; Thiele e.a., 1996). Более существенное по сравнению с растениями травяно-кустарничкового яруса подавление функциональной активности у хвойных в зимне-ранневесенний период связано с тем, что ассимилирующие органы хвойных в течение всего года открыты и испытывают на себе непосредственное влияние низких температур и высокой инсоляции зимой и ранней весной. Возрастание у хвойных величины F_v/F_m к маю отражает восстановление структурно-функциональной целостности компонентов ФС II при установлении благоприятных температурных условий. Из литературы известно, что в весенний период восстановление активности ФСII в хвое древесных хвойных видов происходит за счет ресинтеза белка D1 и полипептидов ССК II (CP 29, белков с массой 25 и 27 кДа), а также повторной сборки светособирающих олигомерных комплексов ФС II (Ottander e.a., 1995). Обобщение данных литературы показало, что сходные закономерности сезонного изменения величины F_v/F_m характерны для вечнозеленых видов растений из различных географических зон (Logan e.a., 1998; Neuner e.a., 2006).

Оценка сезонных изменений параметра ETR показала (рис. 4), что скорость электронного тока в мембранах хлоропластов адаптированных в комнатных условиях листьев была минимальной с декабря по март (до 50 мкмоль/м² с). Это, по-видимому, обусловлено повреждением и/или снижением функциональной активности основных участников ЭТЦ хлоропластов. К концу весны (май) у изученных видов наблюдали увеличение показателя ETR до 80-100 мкмоль/м² с. Полное восстановление тока электронов в ФС II листьев древесных хвойных и растений травяно-кустарничкового яруса происходило в летний период, когда величины ETR были максимальными (150-200 мкмоль/м² с).

Наши результаты дают возможность количественно оценить использование поглощенной энергии ФСА вечнозеленых видов в летний и ранневесенний периоды года (рис. 6). В июле при оптимальных для ассимиляции условиях в ФСА всех исследованных видов растений доля утилизируемой в фотосинтезе энергии (Y) была наибольшей и достигала 60-70% от поглощенной. Величина D в этот период составляла 20-30%, а доля повреждающей избыточной световой энергии (E), рассчитанной как $E = 1 - (Y + D)$, составляла 6-17%. Относительно высокие (18-24%) значения D у хвойных в июле, скорее всего, обусловлены диссипацией избыточной энергии из РЦ

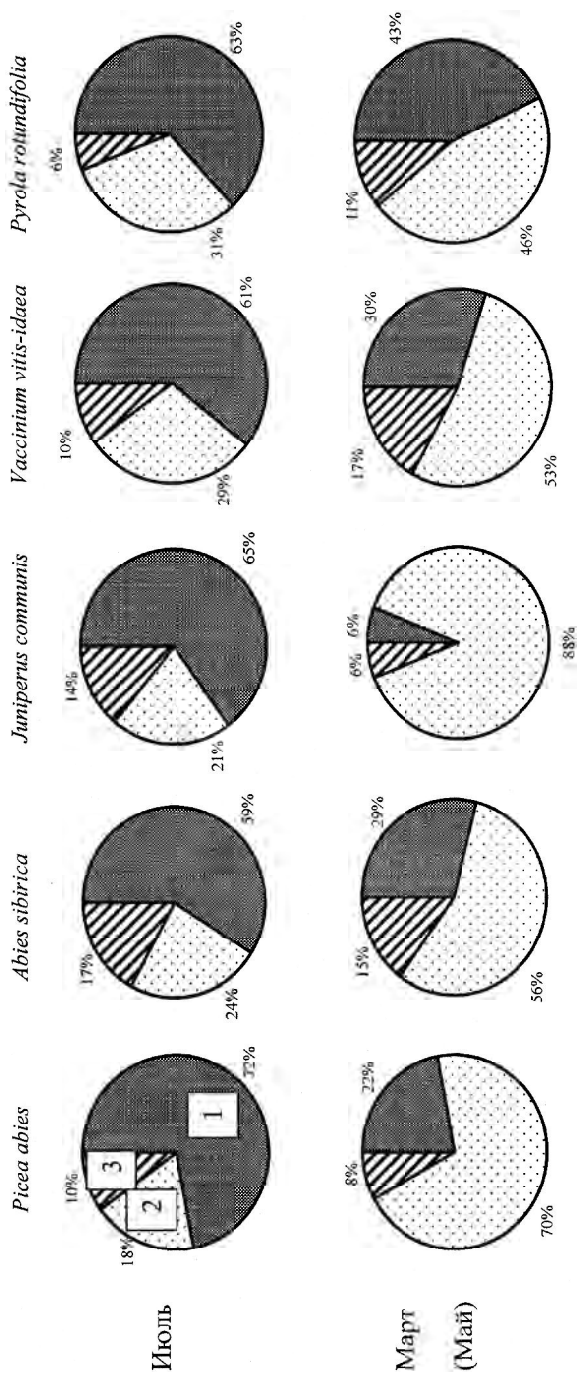


Рис. 6. Распределение энергии возбуждения между различными процессами в ФСА листьев вечнозеленых растений в летний и весенний периоды года. %: Обозначения: 1 – энергия, поступающая на электронный транспорт; 2 – тепловая диссипация; 3 – избыточная энергия, достигающая «закрытых» реакционных центров. Примечание: в скобках указан месяц проведения измерений для *Pyrola rotundifolia*.

ФС II, поскольку ВКЦ в середине лета был неактивен (величина DEPS не превышала 2%). Растения *V. vitis-idaea* и *P. rotundifolia* в июле были способны диссипировать в форме тепла около 30% поглощенной энергии. По-видимому, это обусловлены работой зеаксантин-зависимого механизма рассеивания из ССК, что согласуется с обнаруженными высокими значениями DEPS в июле (табл. 2).

В марте, когда условия для ассимиляции CO_2 неблагоприятны, значительная часть поглощенной световой энергии (60-90%) рассеивалась хвойными в форме тепла, что коррелирует с высоким уровнем DEPS (табл. 2). У растений травяно-кустарничкового яруса такой корреляционной зависимости выявлено не было. Однако, присутствие в пигментном комплексе *V. vitis-idaea* и *P. rotundifolia* весной компонентов ВКЦ не позволяет исключить участие зеаксантин-зависимого механизма в фотозащите ФСА в весенний период. Есть основание полагать, что не менее важную роль играет тушение флуоресценции молекулами Хл РЦ ФС II. Подтверждением этому служат данные по флуоресценции, а именно снижение к маю уровня F_v при постоянстве F_o . Уровень Е в ФСА вечнозеленых растений в весенний период оставался значительным (до 17%). При этом хвойные демонстрировали тенденцию к снижению величины Е в марте, тогда как у растений *V. vitis-idaea* и *P. rotundifolia*, наоборот, она возрастала. В фотозащитном комплексе ФС II листьев вечнозеленых видов от деструкции, вызванной значительным количеством избыточной световой энергии, достигающей «закрытых» РЦ ФС II, могли участвовать антиоксиданты – β -кар, относительное содержание которого возрастало к лету, и Лют, уровень которого был постоянно высоким (рис. 2).

Результаты анализа энергетического баланса позволяют заключить, что среди хвойных в летний период наиболее эффективен в отношении использования ФАР и защиты от избыточно поглощенной энергии света ФСА *P. abies*, тогда как в зимнее время наилучшим образом защищены ФСА *J. communis*.

Сезонные изменения фотосинтетической способности листьев вечнозеленых растений. Способность листьев вечнозеленых растений осуществлять фотосинтез в течение года определяется сезонными изменениями температуры. Наибольшая ассимиляционная активность листьев изученных видов наблюдалась в условиях лета-начала осени (рис. 5). Зимой способность листьев вечнозеленых видов к положительному газообмену резко снижалась. Результаты регистрации скорости H_2O -обмена с помощью инфракрасного $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -анализатора показали, что в этот период практически отсутствовала транспирация. Относительно низкие значения интенсивности видимого фотосинтеза листьев вечнозеленых в зимне-ранневесенний период, вероятно, обусловлены не только закрытием устьиц, но подавлением работы цикла Кальвина по утилизации АТФ и НАДФ·Н под действием отрицательных температур. Снижение или полное отсутствие ассимиляционной активности хвойных видов в период покоя отмечали и другие авторы (Bavcon e.a., 1996; Vogg e.a., 1998; Gamper e.a., 2000; Robakowski, 2005). Восстановление фотосинтетической активности у исследованных нами хвойных видов растений происходило в начале лета и проявлялось в достижении максимальных за год значений интенсивности фотосинтеза.

Сходный характер сезонных изменений способности ассимилировать CO_2 был выявлен у растений травяно-кустарничкового яруса. У листьев *P. rotundifolia* минимальные интенсивности видимого фотосинтеза наблю-

дали зимой, наибольшие – летом. У кустарничка *V. vitis-idaea* наибольшие в течение года значения нетто-ассимиляции (4 мг CO₂/ г сухой массы ч) регистрировали в сентябре.

Среди изученных вечнозеленых растений наибольшими значениями видимого фотосинтеза при благоприятных условиях лета – начала осени характеризовался травянистый вид *P. rotundifolia* (до 8 мг CO₂/ г сухой массы ч). Хвойные виды ассимилировали с низкой скоростью (до 4.5 мг CO₂/г сухой массы ч). О способности травянистых видов растений к более интенсивной ассимиляции углекислоты сообщалось ранее (Larcher, 2003). Относительно низкие значения Фв хвойных некоторые авторы (Голомазова, 1987) связывают с типом строения листа, размером и расположением хлоропластов в клетках, а также с функциональной активностью зеленых пластид в клетках хлоренхимы хвои. Малые интенсивности фотосинтеза коррелируют с низким уровнем энергообмена в хвое, что выражается в низком содержании суммарного количества трифосфатнуклеотидов. Согласно другим гипотезам, низкие значения фотосинтеза вечнозеленых обусловлены рядом причин (количеством и активностью фотосинтезирующих структур), а также диффузным ограничением движения CO₂ из атмосферы к местам карбоксилирования в ФСА хвойных (Warren, Adams, 2004).

Так как листья хвойных в своем составе имеют значительную долю неструктурной биомассы (смолы, воски, клеточные стенки), для оценки эффективности работы Хл мы использовали показатель ассимиляционного числа (АЧ). В сентябре значения АЧ у исследованных видов растений находились в диапазоне 600-1100 мг CO₂/г хлорофилла ч, что свидетельствует о сходной фотобиологической активности Хл листьев древесных хвойных видов и растений травяно-кустарничкового яруса. Полученные нами данные сопоставимы с величинами АЧ хвойных, приведенными в работах других авторов (Ладанова, Тужилкина, 1992; Тужилкина, 2006). Анализ величины светового компенсационного пункта (СКП) листьев вечнозеленых растений показал, что в сентябре величина СКП находилась в диапазоне 7-22 мкмоль квантов света/м² с, что позволяет отнести исследованные виды к группе теневыносливых. По степени теневыносливости вечнозеленые виды условно можно расположить в следующем порядке: *P. rotundifolia* > *V. vitis-idaea* и *J. communis* > *A. sibirica* > *P. abies*. Следовательно, теневыносливость растений возрастает при продвижении от верхней границы кронового пространства вглубь полога лесного древостоя.

Таким образом, нами установлены закономерности сезонных изменений количественного и качественного состава пигментов, функциональной активности ФС II и фотосинтетической способности листьев вечнозеленых растений, обитающих в бореальной зоне. Выявлены физиологические и биохимические адаптации фотосинтетического аппарата растений, способствующие их произрастанию в условиях холодного климата.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что в зависимости от вида, жизненной формы и времени года вечнозеленые растения среднетаежной зоны накапливали хлорофиллов от 2.5 до 6.5 мг/г, каротиноидов – от 0.5 до 1.2 мг/ г (сухой массы). Наибольшее содержание пигментов зафиксировано у травянистого растения *Pyrola rotundifolia*, наименьшее – у древесного хвойного вида *Picea abies*.

2. Выявлена сезонная динамика фонда зеленых пигментов. У исследованных видов, за исключением *Picea abies*, количество хлорофиллов повышалось осенью и снижалось к весне на 20-30%. По разнице между максимальным и минимальным содержанием пигментов растения располагаются в следующем порядке: *Pyrola rotundifolia* > *Abies sibirica* > *Juniperus communis* и *Vaccinium vitis-idaea*.

3. В составе желтых пигментов превалировали ксантофиллы, преимущественно лютеин (70%), на долю β-каротина приходилось 15-20% от суммы каротиноидов. В зимний и ранневесенний период у хвойных (*Picea abies*, *Abies sibirica* и *Juniperus communis*) присутствовали антераксантин и зеаксантин, что указывает на повышение уровня дезоксидации пигментов виолаксантинового цикла. В листьях растений травянисто-кустарничкового яруса (*Vaccinium vitis-idaea* и *Pyrola rotundifolia*) зеаксантин обнаруживался в течение всего года.

4. Ингибирование функциональной активности фотосинтетического аппарата вечнозеленых древесных и травянистых растений в зимне-весенний период проявлялось в уменьшении потенциальной способности ФС II к первичному разделению зарядов, увеличении нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, снижении скорости транспорта электронов и подавлении нетто-ассимиляции листьев. Степень подавления функциональной активности листьев была наименьшей у видов травянисто-кустарничкового яруса, зимующих под снежным покровом.

5. Установлено, что в зимне-весенний период основным механизмом нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла у хвойных является тепловая диссипация энергии в ССК ФС II, благодаря чему безопасно для фотосинтетического аппарата рассеивается до 90% энергии возбуждения. Летом и в начале осени, когда условия для фотосинтеза благоприятны, тепловая диссипация энергии не превышала 25% от поглощенной и осуществлялась преимущественно в РЦ ФС II хвойных.

6. У видов травянисто-кустарничкового яруса защита от фотоингибирования в течение года обеспечивается зеаксантин-зависимым механизмом тепловой диссипации в ССК ФС II. В зимне-весенний период показано функционирование зеаксантин-независимого механизма нефотохимического тушения флуоресценции в РЦ ФС II.

7. Выявлено, что среди хвойных в летний период наиболее эффективен в отношении использования ФАР и защиты от избыточно поглощенной энергии фотосинтетический аппарат *Picea abies*, тогда как в зимнее время наилучшим образом защищен фотосинтетический аппарат *Juniperus communis*.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК:

Яцко Я.Н., Дымова О.В., Головки Т.К. Пигментный комплекс зимне- и вечнозеленых растений в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока // Ботанический журнал. 2009. Т.94. № 12. С.1812-1820.

В прочих изданиях:

Дымова О.В., Яцко Я.Н. Состояние пигментного комплекса *Ajuga reptans* L. и *Secale cereale* L. на Севере // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. XI молодеж. науч. конф. Института биологии Коми НЦ УрО РАН. – Сыктывкар, 2004. – С. 82-83.

Дымова О.В., Яцко Я.Н. Состояние пигментного аппарата теневыносливых растений в зависимости от условий произрастания (на примере живучки ползучей) // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. XIII молодежн. науч. конф. Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 2007. С. 79-83.

Дымова О.В., Яцко Я.Н., Табаленкова Г.Н., Головки Т.К. Пигментный аппарат и светозависимые превращения ксантофиллов в листьях растений природной флоры Южного Тимана // Современная физиология растений: от молекул до экосистем: Матер. докл. Междунар. конф. (в трех частях). Сыктывкар, 2007. Ч. 1. С. 69-71.

Яцко Я.Н., Дымова О.В., Румак М.В. Содержание пигментов в хвое *Pinus sibirica* L., интродуцированной в подзоне средней тайги европейского Севера // Актуальные проблемы биологии и экологии: Тез. докл. I (XIV) Всерос. молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 2007. С. 310-313.

Яцко Я.Н., Дымова О.В. Функциональные характеристики фотосинтетического аппарата *Abies sibirica* L. в летний и зимне-весенний периоды // Актуальные проблемы биологии и экологии: Тез. докл. I (XIV) Всерос. молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 2007. С. 346-348.

Яцко Я.Н., Дымова О.В. Динамика содержания и соотношения фотосинтетических пигментов в листьях зимне- и вечнозеленых растений // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Матер. III Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола-Пушино, 2008. С. 456-457.

Яцко Я.Н., Дымова О.В. Состояние фотосинтетического аппарата *Abies sibirica* L. в годичном цикле // Годичное собрание общества физиологов растений России: Тез. докл. Междунар. науч. конф. «Физико-химические основы структурно-функциональной организации растений». Екатеринбург, 2008. С.464-465.

Головки Т.К., Далькэ И.В., Табаленкова Г.Н., Захожий И.Г., Яцко Я.Н., Дымова О.В. Механизмы адаптации фотосинтетического аппарата растений *Plantago media* на Южном Тимане // Годичное собрание общества физиологов растений России: Тез. докл. Междунар. науч. конф. «Физико-химические основы структурно-функциональной организации растений». Екатеринбург, 2008. С.141-143.

Головки Т.К., Дымова О.В., Яцко Я.Н., Табаленкова Г.Н., Далькэ И.В. Пигментный аппарат растений: структура, функции, экофизиология // «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века»: Матер. Всерос. конф. Петрозаводск, 2008. С. 35-37.

Яцко Я.Н., Дымова О.В. Сезонная динамика пигментов и функциональная активность фотосинтетического аппарата *Juniperus communis* L. // Ак-

туальные проблемы биологии и экологии: Матер. XVI Всерос. молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 2009. С. 245-248.

Яцко Я.Н., Дымова О.В., Головки Т.К. Сезонные изменения пигментного комплекса зимне- и вечнозеленых растений на Севере // Годичное собрание общества физиологов растений России: Тез. докл. Междунар. науч. конф. «Физико-химические механизмы адаптации растений к антропогенному загрязнению в условиях Севера». Апатиты, 2009. С. 387-388.

Головки Т.К., Дымова О.В., Яцко Я.Н., Захой И.Г., Далькэ И.В., Табаленкова Г.Н. Механизмы адаптации фотосинтетического аппарата растений к стрессорным воздействиям // Устойчивость организмов к неблагоприятным факторам внешней среды: Матер. Всерос. науч. конф. Иркутск, 2009. С. 89-92.

Лицензия № 19-32 от 26.11.96 г. КР 0033 от 03.03.97 г.

Тираж 100

Заказ 01(10)

Информационно-издательский отдел
Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН
167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28