

Т. Г. Маслова, Н. С. Мамушина, Е. К. Зубкова, О. А. Шерстнева, Е. В. Тютерева

Фотосинтез и пигменты пластид вечнозеленых растений-интродуцентов (хвойных и покрытосеменных) в годичном цикле в связи с проблемой зимостойкости

T. G. Maslova, N. S. Mamushina, E. K. Zubkova, O. A. Sherstneva, E. V. Tjutereva

Photosynthesis and plastid pigments of overwintering evergreen plants

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
zubkovaelena44@mail.ru

Проведено исследование фотосинтеза и пластидных пигментов у трех видов-интродуцентов вечнозеленых хвойных растений, естественно произрастающих в парке Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН: *Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. — тисса дальневосточного, *Thuja occidentalis* L. — туи (условно «зеленой») и *T. occidentalis* 'Reingold' (условно «желтой»), а также у двух видов-интродуцентов вечнозеленых покрытосеменных — *Pachysandra terminalis* Siebold et Zucc. и *Rhododendron katawbiense* Michx. Были изучены потенциальный фотосинтез (ПДФ), состав и соотношения пигментных систем, включая первичные каротиноиды и их взаимопревращения в ходе виолаксантинового цикла (ВЦ) и синтез вторичного каротиноида — родоксантина. Обнаружено, что в декабре процесс фотосинтеза отсутствует, но ассимилирующие органы интактны, при этом у тиссы работает ВЦ, а у туи зеленой, и особенно у туи желтой, ВЦ не функционирует, а происходит накопление родоксантина. Предполагается, что этот каротиноид обуславливает желтую окраску побегов туи и выполняет роль светового фильтра при высокой инсоляции в условиях зимы и ранней весны. У пахизандры ВЦ начал функционировать в условиях ранней весны. В марте обнаружено накопление зеаксантина, который защищает хлорофилл-белковый комплекс от фотодеструкции в условиях высокой инсоляции и низкой температуры. Таким образом, изученные вечнозеленые растения-интродуценты адаптированы к произрастанию в высоких широтах и обладают системой защиты хлоропластов от фотоингибирования в условиях зимы, основу которой составляют каротиноиды, выполняющие роль фотопротекторов.

Ключевые слова: *Thuja occidentalis*, *Thuja occidentalis* 'Reingold', *Taxus cuspidata*, *Pachysandra terminalis*, *Rhododendron katawbiense*, фотосинтез, каротиноиды, виолаксантиновый цикл, зеаксантин, родоксантин.

Проблема зимостойкости вечнозеленых растений, как интродуцентов, так и естественно произрастающих в условиях бореальной зоны с четкой сменой сезонов года, активно обсуждается в литературе (Alberdi, Corcuera, 1991; Öquist, Huner, 2003). Авторы подчер-

кивают наличие парадоксального феномена у данной экологической группы растений, который заключается в следующем. Ассимилирующие органы этих растений, осуществляющие процесс фотосинтеза, в условиях низкой температуры не поглощают на свету CO₂, так как при этом подавляются функции ферментов цикла Кальвина. В то же время первичные реакции поглощения квантов света, которые происходят с участием пигментного аппарата хлоропластов, менее чувствительны к низкой температуре, т. е. теоретически они могут функционировать. При этом зимой не наблюдается активного распада хлорофилла и практически отсутствует процесс выцветания хвои или чешуеобразных ассимилирующих органов голосеменных растений, а также листьев покрытосеменных. Это позволяет предполагать, что фотосинтетический аппарат вечнозеленых растений обладает комплексной системой защитных механизмов, которые помогают избежать процесса фотоингибирования в условиях высокой инсоляции и низкой положительной или отрицательной температуры. Одним из важных составляющих этой комплексной системы защиты являются каротиноиды, которые выполняют различные функции в хлоропластах: 1) поглощают световую энергию и передают ее молекулам хлорофилла, а избыток ее рассеивают и таким образом служат фотопротекторами светособирающего комплекса (ССК); 2) стабилизируют мембраны хлоропластов и белки антенных комплексов (Moskalenko, Karapetyan, 1996; Kalituho et al., 2007). Кроме того, важная роль в данной системе защиты принадлежит реакциям превращения каротиноидов, известных как виолаксантиновый цикл (ВЦ), который был открыт в зеленом листе Д. И. Сапожниковым (Сапожников и др., 1957). Виолаксантиновый цикл запускает две реакции: прямую, которая идет на свету и заключается в превращении виолаксантина в зеаксантин, и обратную, которая происходит независимо от света с участием молекулярного кислорода, в результате зеаксантина превращается в виолаксантин.

Защитная роль ВЦ для фотосинтетического аппарата была детально описана позже — для покрытосеменных (Попова и др., 1971) и голосеменных растений (Adams, Demmig-Adams, 1994; Adams et al., 1995). Так, было показано, что в хвое *Pinus sylvestris* и *Taxus media*

в зимнее время возрастает пул пигментов ВЦ, преобразующий в тепло световую энергию, не использованную в фотосинтезе из-за относительно низких температур (Ottander et al., 1995; Verhoeven et al., 2005).

В то же время было показано, что у вечнозеленых растений при холодовом воздействии происходит неферментативное окисление одного из компонентов ВЦ — зеаксантина до вторичного каротиноида — родоксантина (Czeczuga, 1987). Позднее обнаружили, что у *Cryptomeria japonica* в условиях зимы накапливается родоксантин, а ВЦ практически не функционирует (Han et al., 2003). Авторы этой работы высказали идею о защитной роли этого каротиноида от фотоокисления пигментных комплексов хлоропластов в условиях низкой температуры.

Целью настоящей работы является комплексное исследование в ходе круглогодичной вегетации фотосинтетического аппарата ассимилирующих органов вечнозеленых растений — интродуцентов парка Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (Санкт-Петербург). В задачу настоящей работы входило изучение потенциального фотосинтеза, позволяющее судить об интенсивности работы ферментов цикла Кальвина в различные сезоны, состава и соотношения пигментных систем, включая первичные каротиноиды, работу ВЦ и синтез вторичного каротиноида — родоксантина.

Таким образом, данное исследование рассматривает сезонную динамику основных компонентов, лежащих в основе функционирования фотосинтетического аппарата вечнозеленых зимневегетирующих растений, что позволяет подойти к пониманию роли каротиноидов в формировании защитных механизмов, лежащих в основе их холодостойкости.

Методика

Объектами исследования были три вида-интродуцентов вечнозеленых хвойных растений, естественно произрастающих в парке БИНа: *Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. — тисс дальневосточный, возраст которого 60 лет, *Thuja occidentalis* L. — туя условно «зеленая» и *T. occidentalis* 'Reingold' — туя условно «желтая», их возраст 20 лет, последний объект является садовой формой, и в норме его чешуеобразные хвоинки имеют желтоватую окраску. Исследовались также 2 вида-интродуцента вечнозеленых покрытосеменных растений — *Pachysandra terminalis* Siebold et Zucc. и *Rhododendron katawbiense* Michx.

Экспериментальные показатели изучались на одной и той же биологической пробе при температуре, соответствующей температуре воздуха в момент взятия проб. Содержание хлорофилла *a* и *b* и суммарного каротиноидов определяли спектрофотометрическим методом на «Specord UV VIS» в ацетоновой вытяжке и рассчитывали по формулам Лихтенталера (Lichtenthaler, Wellburn, 1983). Каротиноиды разделялись с помощью тонкослойной хроматографии по ме-

тоду Хагера в модификации Г. А. Корнюшенко в системе растворителей — бензин марки «Нефрас» : ацетон : хлороформ в соотношении 6 : 5 : 4 (Корнюшенко, Сапожников, 1969). Количественные определения проводились спектрофотометрически (Маслова и др., 1986). Идентификацию родоксантина осуществляли по его спектральным характеристикам (Merzlyak et al., 2005). Виолаксантинный цикл изучался экспериментально в условиях, максимально приближенных по температурному и световому режиму к естественным условиям. Опыты ставились по следующей схеме: сначала растительный материал затемняли на 40 мин для выравнивания условий и состояния биологического материала, затем 20 мин освещали (70–100 клк) для прохождения прямой реакции цикла — деэпоксидации виолаксантина — и вновь затемняли на 60 мин для прохождения обратной реакции — эпоксидации зеаксантина.

Также рассчитывали распределение пигментов по главным фотосинтетическим пулам: светособирающему комплексу (ССК) и суммарному комплексу фотосистем (ФС I + II) (Thornber, 1975; Alberte et al., 1976). Расчет доли хлорофиллов в ССК от их суммы производили с учетом того, что весь хлорофилл *b* находится в ССК и соотношение хлорофиллов *a/b* в ССК равно 1.2 (Maslova, Popova, 1993).

Интенсивность потенциального фотосинтеза измеряли радиометрическим методом при 1 % CO₂ (интенсивность света 1000 Вт/м², экспозиция 10 мин) (Вознесенский и др., 1965). В ходе эксперимента все исследуемые показатели изучали синхронно на одной и той же биологической пробе при температуре воздуха в момент фиксации растительного материала. Эксперименты проводили несколько раз в ходе годового цикла в 3-кратной повторности.

В таблицах приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. Разницу между средними значениями считали значимой при $P \leq 0.05$.

Результаты и обсуждение

Исследование потенциальной интенсивности фотосинтеза (ПИФ) у изучаемых объектов позволило продемонстрировать следующие закономерности (табл. 1). Самые высокие величины этого показателя отмечались у тисса (август), у остальных растений этот параметр ниже в 2 раза. Самые низкие величины ПИФ у всех объектов приходились на декабрь, март. Измерение этого показателя процесса фотосинтеза (ПИФ) проводилось в условиях высокой концентрации CO₂ и максимальной освещенности, что позволяет судить о потенциальных возможностях цикла Кальвина осуществлять ассимиляцию CO₂ в различных экологических условиях (Вознесенский и др., 1965). Таким образом, на основании полученных данных о низкой величине ПИФ в условиях высокой инсоляции и низкой температуры в декабре и марте можно предполагать угрозу возникновения фотоингибирования фотосинтетического аппарата, который может привести к

распаду хлорофилла в хлоропластах клеток мезофилла в ассимилирующих органах вечнозеленых растений. Однако этого феномена для всех изучаемых объектов не наблюдалось, более того, в апреле начинает функционировать процесс поглощения CO_2 в ходе работы цикла Кальвина. Эти факты свидетельствуют о существовании системы защиты на уровне организации пигментного аппарата пластид клеток мезофилла изучаемых вечнозеленых растений.

Таблица 1

Потенциальная интенсивность фотосинтеза вечнозеленых растений в разные сроки вегетации (интенсивность света 1000 Вт/см²)

Объект	Сроки взятия проб	Температура, °С	Поглощение CO_2 , мг/г сухой массы/ч
<i>Taxus cuspidata</i>	Август	+19	106.3 ± 10.4
	Декабрь	+4	5.4 ± 1.0
	Март	+4	5.4 ± 0.9
	Апрель	+15	19.0 ± 2.1
<i>Thuja occidentalis</i>	Август	+19	54.2 ± 4.8
	Декабрь	+4	2.1 ± 0.8
	Март	+4	2.3 ± 0.7
	Апрель	+15	15.6 ± 2.2
<i>Thuja occidentalis</i> 'Reingold'	Август	+19	45.7 ± 4.7
	Декабрь	+4	0.61 ± 0.2
	Март	+4	0.38 ± 0.2
	Апрель	+15	14.0 ± 1.2
<i>Pachysandra terminalis</i>	Август	+19	42.0 ± 2.3
	Ноябрь	+4	1.2 ± 0.5
	Март	+5	0.9 ± 0.2
	Апрель	+15	16.8 ± 0.4
<i>Rhododendron katawbiense</i>	Август	+24	56.1 ± 0.6
	Март	+5	9.4 ± 0.4
	Апрель	+11	12.3 ± 0.4
	Май	+24	39.7 ± 0.4

В табл. 2 представлены результаты детального исследования зеленых пигментов (хлорофиллов *a* и *b*), организации светособирающего комплекса (ССК) и содержания каротиноидов. Самые высокие величины ССК отмечены у туи «зеленой» даже в декабре (61 %), а самые низкие характерны для туи «желтой» — декабрь (34 %), что коррелировало также с относительно низким содержанием хлорофиллов и каротиноидов и самой низкой величиной интенсивности потенциального фотосинтеза (ПИФ). В то же время для тисса характерны самые высокие величины суммы хлорофиллов даже в декабре. Было высказано предположение, что важную роль в защите фотосинтетического аппарата у туи и желтой, и зеленой формы играет вторичный каротиноид — родоксантин.

В табл. 3 представлены данные о содержании родоксантина в этих объектах, которые демонстрируют полное его отсутствие у тисса и самые высокие величины у «желтой» формы туи, которые в марте достигают 19 % от суммы каротиноидов, и 15 % у «зеленой» формы. Можно высказать предположение, что именно родоксантин обуславливает желтую окраску чешуеобразных ассимилирующих органов этой формы туи, а также отвечает за появление в конце зимы желтой окраски на концах побегов у туи зеленой. Механизм

образования родоксантина и его защитная роль в условиях холодной адаптации на свету изучен на примере 15 видов вечнозеленых растений и состоит в процессе неферментативного окисления зеаксантина до этого вторичного каротиноида (Czeczuga, 1987). Детальное изучение виолаксантинного цикла у тисса и туи «желтой» показало, что этот цикл в декабре активно работает у тисса, а у туи отмечается наличие гетерогенного пула зеаксантина, часть которого включается в обратную реакцию ВЦ, а другая доля, по-видимому, подвергается неферментативному окислению и превращается в родоксантин (Маслова и др., 2009).

Таблица 2

Содержание хлорофиллов и каротиноидов в фотосинтетическом аппарате вечнозеленых растений в ходе вегетации

Вид	Сроки взятия проб	Хлорофиллы (<i>a</i> + <i>b</i>), мг/г сухого веса	ССК, % от суммы хлорофиллов	Σ каротиноидов, мг/г сухого веса
<i>Taxus cuspidata</i>	Август	5.64	38	0.77
	Декабрь	5.99	38	0.91
	Март	4.77	42	0.74
	Апрель	3.08	46	0.75
<i>Thuja occidentalis</i>	Август	3.10	60	0.51
	Декабрь	2.37	61	0.47
	Март	2.01	52	0.43
	Апрель	1.97	52	0.37
<i>Thuja occidentalis</i> 'Reingold'	Август	0.40	35	0.11
	Декабрь	0.73	34	0.25
	Март	0.61	45	0.32
	Апрель	0.59	52	0.41
<i>Rhododendron katawbiense</i>	Ноябрь	3.39	42	0.48
	Февраль	1.54	45	0.50
	Март	1.42	49	0.31
	Апрель	2.15	55	0.46
<i>Pachysandra terminalis</i>	Ноябрь	2.56	55	0.35
	Февраль	2.24	45	0.51
	Март	2.04	48	0.41
	Апрель	1.46	52	0.43

Таблица 3

Содержание родоксантина в фотосинтетическом аппарате вечнозеленых хвойных растений в ходе вегетации

Вид	Сроки взятия проб	Родоксантин	
		мг/г сухой массы	% от суммы каротиноидов
<i>Taxus cuspidata</i>	Август	0.0	0.0
	Ноябрь	0.0	0.0
	Март	Следы	0.0
	Апрель	0.0	0.0
<i>Thuja occidentalis</i>	Август	0.004	0.8
	Декабрь	0.037	10.0
	Март	0.060	15.1
	Апрель	0.041	11.0
<i>Thuja occidentalis</i> 'Reingold'	Август	0.014	12.4
	Декабрь	0.040	16.2
	Март	0.064	19.9
	Апрель	0.059	14.0

Таким образом, защитную функцию фотосинтетического аппарата в условиях зимы и весны у туи «желтой» и «зеленой» осуществляет родоксантин, а у

тисса — виолаксантиновый цикл. В ходе функционирования цикла различают «прямую» реакцию (превращение виолаксантина в зеаксантин), которая идет на свету, и «обратную», независимую от света, т. е. превращение зеаксантина в виолаксантин.

Эти реакции были подробно изучены на листьях *Pachysandra terminalis* в разные сроки вегетации. Результаты, представленные в табл. 4, четко показывают, что при низкой температуре воздуха в ноябре и феврале содержание виолаксантина и зеаксантина при освещении не изменялось. Это означает, что прямая реакция цикла в это зимнее время года не проходила. В марте картина была другая. При освещении содержание виолаксантина немного уменьшалось, а зеаксантин — возрастало. Это означает, что проходила прямая реакция цикла даже при низкой температуре воздуха (+4 °С) и при высоком освещении. Однако при помещении в темноту этих проб листьев (после освещения) (при намерении получить обратную реакцию) количества виолаксантина и зеаксантина не изменялись ни при низких температурах, ни при комнатной. Принципиально другая картина была в апреле. Прямая реакция цикла проходила очень четко по обоим пигментам, а обратная реакция (эпоксидация) проходила только при комнатной температуре. Таким образом, весной в холодный еще период года (в апреле) из-за торможения обратной реакции цикла происходило накопление ксантофилла зеаксантина. Именно этому ксантофиллу отводится в настоящее время (Demmig-Adams, 1990) очень существенная роль в защите фотосинтетического аппарата от фотоингибирования. В этой работе была установлена прямая пропорциональная зависимость между количеством зеаксантина и нефотохимическим тушением флуоресценции хлорофилла. Это свидетельствует о непосредственном взаимодействии молекул зеаксантина и хлорофилла в его опасном возбужденном синглетном состоянии, которое зеаксантин «тушит» в ходе этого взаимодействия.

Таблица 4

Содержание виолаксантина и зеаксантина (мг/г сухой массы) в листьях *Pachysandra terminalis* Siebold et Zuss. при смене света и темноты в разные сезоны года (интенсивность освещения 70–100 клк)

Сроки взятия проб, температура, °С	Варианты опыта	Виолаксантин	Зеаксантин
Ноябрь +4°	Исходное содержание	0.072	0.022
	Прямая реакция ВЦ (+4°)	0.072	0.020
	Обратная реакция ВЦ (+4°)	0.076	0.020
Февраль +4°	Исходное содержание	0.068	0.041
	Прямая реакция ВЦ (+4°)	0.068	0.042
	Обратная реакция ВЦ (+4°)	0.062	0.041
Март +5°	Исходное содержание	0.121	0.041
	Прямая реакция ВЦ (+5°)	0.112	0.062
	Обратная реакция ВЦ (+5°)	0.116	0.059
	Обратная реакция ВЦ (+23°)	0.115	0.059
Апрель +15°	Исходное содержание	0.100	0.032
	Прямая реакция ВЦ (+15°)	0.061	0.090
	Обратная реакция ВЦ (+15°)	0.062	0.089
	Обратная реакция ВЦ (+23°)	0.100	0.025

Важную роль в устойчивости светособирающего комплекса (ССК) фотосинтетического аппарата хвойных играет другой каротиноид — лютеин.

В табл. 5 приведены данные о молярном соотношении лютеина и хлорофиллов в ССК у двух исследованных видов — тисса и туи «желтой». Обнаружено относительное постоянство этого показателя с тенденцией возрастания к апрелю. В работе (Kuhlbrandt et al., 1994) представлена атомарная модель ССК. Было определено количественное соотношение пигментов: на 2 молекулы лютеина приходится 14 молекул хлорофиллов *a* и *b*. Авторы подчеркивают особую структурную роль лютеина в организации ССК, а также в обезвреживании триплетного хлорофилла путем препятствования образованию агрессивной формы синглетного кислорода при высокой инсоляции. Таким образом, описан еще один компонент системы защиты, лежащий в основе устойчивости пигментно-белковых комплексов хлоропластов вечнозеленых пород хвойных независимо от времени года.

Таблица 5

Соотношение лютеина и хлорофиллов в ССК (число молей лютеина на 100 молей хлорофиллов)

Сроки взятия проб	<i>Taxus cuspidata</i>	<i>Thuja occidentalis</i> 'Reingold'
Август	24	25
Декабрь	21	25
Март	20	25
Апрель	25	30

В заключение необходимо отметить, что у исследованных вечнозеленых растений, как хвойных, так и покрытосеменных, адаптированных в ходе интродукции к произрастанию в высоких широтах, отсутствует процесс фотодеструкции пигментных комплексов в условиях зимы, так как они обладают системой защиты фотосинтетического аппарата пластид клеток мезофилла. Основу этой системы составляют каротиноиды — пигменты виолаксантинового цикла, родоксантин, зеаксантин и лютеин.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-49618-а).

Благодарность

Считаем приятным долгом выразить глубокую благодарность сотрудникам отдела Ботанический сад В. М. Рейнвальду и С. В. Шевчуку за консультации при выборе объектов.

Список литературы

- Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.: Л., 1965. 305 с.
Корнюшенко Г. А., Сапожников Д. И. Методика определения каротиноидов зеленого листа с помощью тонкослойной

- хроматографии // Сб. ВИРА «Методы комплексного изучения фотосинтеза». Л., 1969. С. 181–192.
- Маслова Т. Г., Мамушина Н. С., Шерстнева О. А., Буболо Л. С., Зубкова Е. К. Структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата у зимневегетирующих хвойных растений в различные сезоны года // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 4. С. 1–10.
- Маслова Т. Г., Марковская Е. Ф. Современные представления о функционировании виолаксантинового цикла (Развитие идей Д. И. Сапожникова) // Физиология растений. 2012. Т. 59, № 3. С. 472–480.
- Попова И. А., Рыжова Е. Ф., Сапожников Д. И. Некоторые особенности реакции дезэпоксидации виолаксантина // Докл. АН СССР. 1971. Т. 201. С. 494–496.
- Сапожников Д. И., Красовская Т. А., Маевская А. А. Изменение соотношения основных каротиноидов пластид зеленых листьев при действии света // Докл. АН СССР. 1957. Т. 113, № 2. С. 465–467.
- Adams W. W., III, Demmig-Adams B. Carotenoid composition and down regulation of photosystem II in three conifer species during the winter // *Physiol. Pl.* 1994. Vol. 92. P. 451–458.
- Adams W. W., Demmig-Adams B., Verhoeven A. S., Barker D. H. Photoinhibition during winter stress — involvement sustained xanthophylls cycle-dependent energy dissipation // *Austral. J. Pl. Physiol.* 1995. Vol. 22. P. 261–276.
- Alberdi M., Corcuera L. J. Cold-acclimation in plants // *Phytochemistry*. 1991. Vol. 30. P. 3177–3184.
- Alberte R. S., McClure P. R., Thornber J. P. Photosynthesis in trees. Organization of chlorophyll and photosynthetic unit size in isolated gymnosperm chloroplasts // *Pl. Physiol.* 1976. Vol. 58. P. 341–344.
- Czeczuga B. Different rhodoxanthin contents in the leaves of gymnosperms grown under various light intensities // *Biochem. Syst. Ecol.* 1987. Vol. 15. P. 531–533.
- Demmig-Adams B. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin // *Biochem. Biophys. Acta*. 1990. Vol. 1020. P. 1–24.
- Han Q., Shinohara K., Kokubari Y., Mukal Y. Photoprotective role of rhodoxanthin during cold acclimation in *Cryptomeria japonica* // *Pl. Cell Environm.* 2003. Vol. 26. P. 715–723.
- Kuhlbrandt W., Da Nelg Wang, Fujulyoshi Y. Atomic model of plant light-harvesting complex by electron crystallography // *Nature*. 1994. Vol. 2, № 2. P. 75–82.
- Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents // *Trans. Biochem. Soc.* 1983. Vol. 11. P. 591–592.
- Maslova T. G., Popova I. A. Adaptive properties of the plant pigment systems // *Photosynthetica*. 1993. Vol. 29. P. 195–203.
- Merzlyak M., Solovchenko A., Pogosyan S. Optical properties of rhodoxanthin accumulated in *Aloe arborescens* Mill. leaves under high-light stress with special reference to its photoprotective function // *Photochem. Photobiol. Sci.* 2005. Vol. 4. P. 333–340.
- Moskalenko A. A., Karapetyan N. V. Structural role of carotenoids in photosynthetic membranes // *Z. Naturf.* 1996. Vol. 51. P. 763–771.
- Öquist G., Huner N. P. A. Photosynthesis of overwintering evergreen plants // *Annual Rev. Pl. Biol.* 2003. Vol. 54. P. 329–355.
- Ottander, C., Campbell D., Öquist G. Seasonal changes in photosystem II organization and pigment composition in *Pinus sylvestris* // *Planta*. 1995. Vol. 197. P. 176–183.
- Thornber J. P. Chlorophyll-proteins: light-harvesting and reaction centre components of plants // *Annual Rev. Pl. Physiol.* 1975. Vol. 26. P. 127–158.
- Verhoeven A. S., Swarberg A., Thao M., Whiteman J. Seasonal changes in leaf antioxidant systems and xanthophylls cycle characteristics in *Taxus media* growing in sun and shade environments // *Physiol. Pl.* 2005. Vol. 123. P. 428–434.