

УДК 581.132

Изучение сезонных особенностей фотохимической активности внелистовых пигментов в коре побегов древесных и кустарниковых форм

Study of seasonal features of out-leaf pigments' distribution in bark from tree and bush forms

Китаева Т. Ю., Гаевский Н. А.

Kitayeva T. Y., Gaevsky N. A.

Сибирский федеральный университет, г. Красноярск, Россия. E-mail: t_kitayeva@mail.ru; nikgna@gmail.com

Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia

Реферат. Статья посвящена сравнению фотохимической активности пигментов коры деревьев и кустарников в различные сезоны. Было отмечено снижение показателей интенсивности флуоресценции и квантового выхода фотосистемы 2 при наступлении зимнего покоя по сравнению с временем вегетации. Сделаны выводы о наличии сезонных и видовых особенностей в функционировании внелистовых пигментов.

Summary. The article deals with the comparison of bark pigments' photochemical activity from trees and shrubs in different seasons. A decrease in the fluorescence intensity and quantum yield of photosystem 2 was noticed when winter dormancy was occurrence as compared with the time of the growing season. Conclusions about the existence of seasonal and specific features in out-leaf pigments' functioning have been made.

В середине XX века появились работы о фотосинтетической активности внелистовых пигментов, в которых высказывалось мнение о неспособности хлоропластов коры к фотосинтезу. Позднее было показано, что внелистовой хлорофилл вносит заметный вклад в фотосинтез всего растения. Этот вклад важен для растений полупустынь и пустынь, площадь листвы которых относительно невелика по сравнению с корой, или листва которых отсутствует значительную часть сезона. Были предположения о возможности внелистового фотосинтеза в средних широтах зимой. Появились исследования, где сравнивалась активность внелистовых и листовых пигментов (Харук, Терсков, 1982).

Эта тема по-прежнему встречается в современных работах, хотя подход к проблеме со временем стал более комплексным. Согласно исследованию D. Johnstone и его коллег (Johnstone et al., 2014), снижение функционирования фотосистемы 2 (ФС2) коры указывает на возможное обширное повреждение тканей ксилемы деревьев. Ими же было показано, что можно судить о жизнеспособности деревьев *Eucalyptus saligna* Sm. по флуоресценции коры этих растений (Johnstone et al., 2012). Изменение условий внешней среды также отражается на работе пигментов. Флуоресценция листьев *Lonicera edulis* Turcz. ex Freyn, *L. tatarica* L. и *Syringa josikaea* Jacq. fil. отражала сезонное понижение температуры, также наблюдалась суточная цикличность Y(II) (Кашулин и др., 2015). Однако одних показателей флуоресценции может быть недостаточно. Например, без визуальной регистрации повреждения листьев оценка толерантности *Alstonia scholaris* (L.) R. Br. и *Eucryphia lucida* (Labill.) Baill. к перепадам температур была не точной (Cunningham et al., 2006).

Целью работы было определение сезонных особенностей фотохимической активности внелистовых пигментов при помощи визуализирующего РАМ-флуориметра.

В качестве объектов исследования использовали древесные и кустарниковые формы следующих видов: *Acer negundo* L., *Betula pendula* Roth, *Syringa josikaea* Jacq. fil., *Populus nigra* L. Сбор материала проходил в лесном массиве на территории Академгородка г. Красноярск в различные периоды годового цикла развития растений (покоя и вегетации). Ранее было установлено, что среди прочих тканей кора наиболее чувствительна к изменениям внешней среды (Китаева, Гаевский, 2015), поэто-

му сравнение проходило в рамках этой ткани. Со свежесрезанных побегов отделяли фрагмент высотой ~ 4 мм. Регистрацию параметров, характеризующих работу фотосинтетического аппарата (квантового выхода ФС2 и интенсивности флуоресценции), проводили на флуориметре Imaging-PAM, модуле MINI (Walz, Германия). Обработка результатов осуществлялась с помощью полнофункционального программного обеспечения WinControl.

В ответ на вспышку света после темновой адаптации коры, происходит немонотонное изменение интенсивности флуоресценции хлорофилла. Начальная флуоресценция фотосинтезирующего объекта является первой точкой на индукционной кривой флуоресценции хлорофилла *a*, которая характеризует излучение флуоресценции возбуждённых молекул хлорофилла *a* в антенне ФС2, когда все компоненты фотосистем полностью окислены. В нашей работе мы рассматривали такую начальную флуоресценцию, потому что она позволяет оценить способность системы к фотосинтезу. Согласно гипотезе Дюйзенса и Свирса (Duysens, Sweers, 1963) флуоресценция и фотосинтез являются конкурирующими процессами. При комнатной температуре энергия возбуждения хлорофилла в светособирающих комплексах ФС1 и ФС2 передается в реакционные центры фотосистем 1 и 2 и используется в реакциях первичного разделения зарядов. Поэтому выход флуоресценции хлорофилла, входящего в ФС1 и ФС2, очень мал. Однако на ярком свете происходит снижение фотохимической активности и возрастание флуоресценции в 4–5 раз. Зимой, когда деревья и кустарники находятся в состоянии вынужденного покоя, они подвергаются воздействию высоких интенсивностей света и низких температур. В таких условиях клетки не способны к фотосинтезу, начинается разрушение пигментов, а интенсивное освещение вызывает у них ингибирование фотосистем. Для снижения этого эффекта ФС2 переходит в состояние, характеризующееся низким выходом флуоресценции. При этом максимальная флуоресценция (при закрытых реакционных центрах) низка, по сравнению с другими сезонами, и составляет 0,02–0,10 (рис. 1). Затем, когда растение переходит к активному метаболизму, наблюдается рост интенсивности флуоресценции 0,05–0,23. В отношении сирени и березы во время вегетации можно однозначно говорить о возрастающей динамике. В осенний период, когда растения переходят в состояние покоя, интенсивность флуоресценции еще некоторое время возрастает (30 сентября и 10 октября) до 0,39 у клена, а затем начинает у него же понижаться до 0,08.

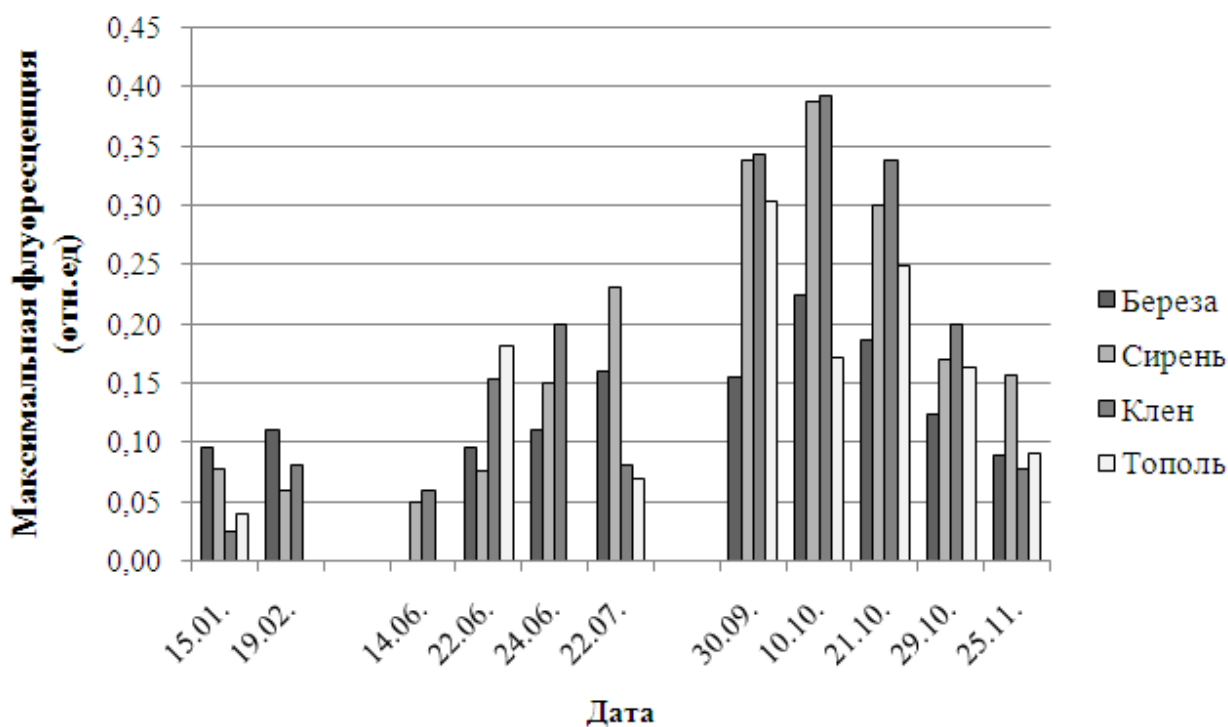


Рис. 1. Динамика максимальной флуоресценции в коре березы, сирени, клена и тополя.

Сезонные различия наблюдались по данным не только флуоресценции, но и квантового выхода фотосистемы 2. Эффективный квантовый выход фотохимии ФС2 в условиях светового насыщения показывает долю использованной энергии. В январе у всех видов этот параметр был равен 0, за исключением березы, у которой он был низок (по сравнению с другими сезонами) и составлял 0,11 (рис. 2). В феврале показатели квантового выхода ФС2 регистрировали уже у всех исследованных видов (тополь не был исследован в этом месяце) и они составляли 0,13–0,19. В июне и июле, в разгар вегетации, были отмечены самые высокие результаты – до 0,66 у клена, 0,62 у сирени, 0,44 у березы и 0,44 у тополя. По сравнению с максимальной флуоресценцией, для квантового выхода ФС2 в этот период возрастающая динамика не выражена так однозначно. Осенью, когда происходила смены вегетации покоем, квантовый выход ФС2 коры растений был ниже, чем летом: 0,07–0,041, но выше, чем зимой. Показатель 0,041 у клена в сентябре был наибольшим. Квантовый выход ФС2 этого вида равномерно уменьшался с постепенным замедлением метаболических процессов.

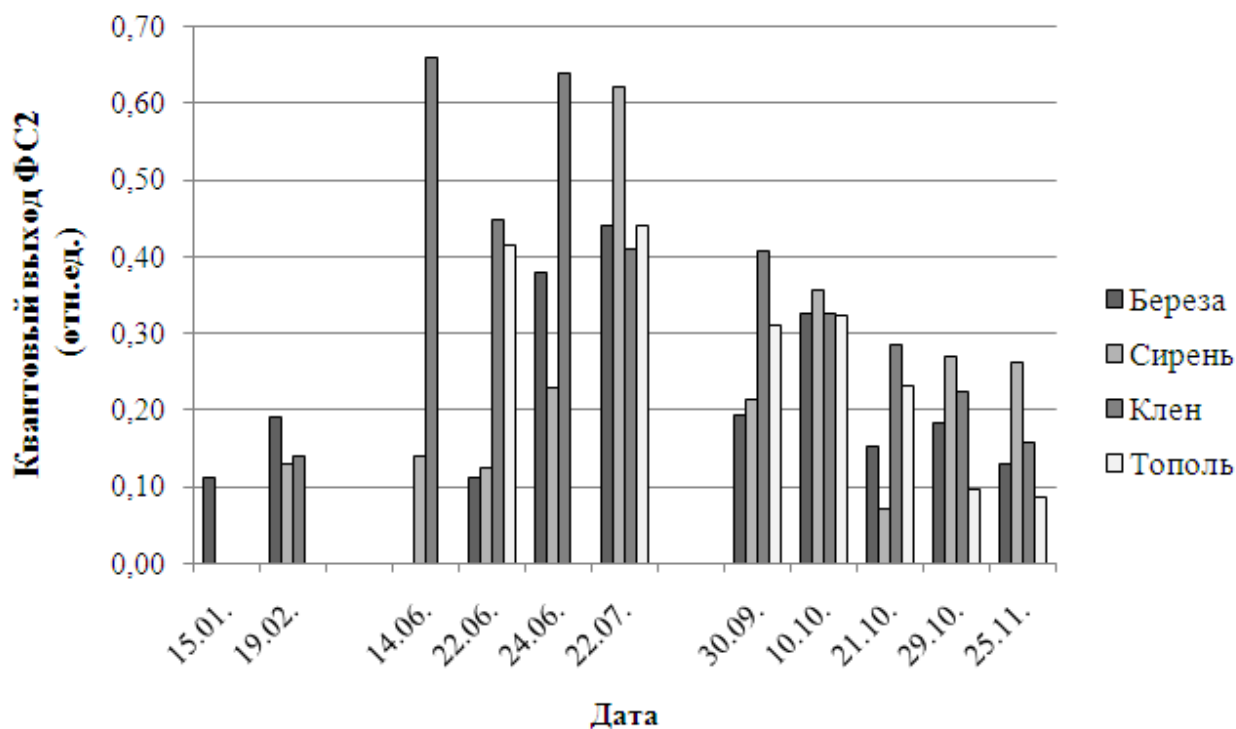


Рис. 2. Динамика квантового выхода ФС2 в коре березы, сирени, клена и тополя.

Таким образом, установлено, что интенсивность флуоресценции и квантовый выход ФС2 изменяются в разные периоды годового цикла развития растений, но эти изменения не синхронны. Интенсивность флуоресценции возрастает от зимы к лету и продолжает возрастать до середины осени, до тех пор, по-видимому, пока не начнутся дневные заморозки (Китаева, Гаевский 2015). У исследуемых объектов с этого момента формировалось состояние зимнего стресса, который прекращался только с началом новой вегетации. В свою очередь, квантовый выход ФС2 также возрастает при переходе от покоя к вегетации, но наибольших значений достигает летом, а в осенний период показатели постепенно снижаются. Это снижение не такое равномерное, как у флуоресценции, потому что квантовый выход ФС2 у большинства видов (березы, сирени и тополя), чутко отзывался на изменения температуры среды, которые были прерывистыми: 21 октября наступили дневные заморозки, но 29-го числа температура днем снова была положительной. Полученные результаты нельзя объяснить изменением содержания хлорофилла в коре в разные сезоны, так как ранее сообщалось об отсутствии прямой положительной связи между интенсивностью флуоресценции внелистных пигментов и их количеством (Китаева, 2013).

Закономерности динамики фотосинтетических параметров коры древесных и кустарниковых форм подтверждают наличие сезонных и видовых особенностей фотохимической активности внелистных пигментов.

ЛИТЕРАТУРА

Кашулин П. А., Калачёва Н. В. Суточные ритмы фотосинтеза и холодоустойчивость растений // Вестник кольского научного центра РАН, 2015. – № 1. – С. 85–91.

Китаева Т. Ю. Особенности фотосинтеза внелистных хлорофиллсодержащих тканей у ряда древесных и кустарниковых растений // Экология Южной Сибири и сопредельных территорий: сб. научн. ст. по материалам XVII междунар. науч. школы-конф. студентов и молодых ученых (13–15 октября 2013, г. Абакан). – Абакан, 2013. – Т.1. – С. 20–21.

Китаева Т. Ю., Гаевский Н. А. Особенности фотосинтеза внелистных пигментов в побегах некоторых представителей древесных и кустарниковых форм растений юга Сибири при переходе от активной вегетации к покою // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : сб. науч. ст. по материалам Четырнадцатой междунар. науч.-практ. конф. (Барнаул, 25–29 мая 2015 г.). – Барнаул, 2015. – С. 426–428.

Харук В. И., Терсков И. А. Внелистные пигменты древесных растений. – Новосибирск: Наука, 1982. – 88 с.

Cunningham S. C., Read J. Foliar temperature tolerance of temperate and tropical evergreen rain forest trees of Australia // Tree Physiology, 2006. – Vol. 26, № 11. – P. 1435–1443.

Duysens L. N. M., Sweers H. E. Mechanism of two photochemical reactions in photosynthesis as studied by means of fluorescence. In Studies on Microalgae and Photosynthetic Bacteria // University of Tokyo Press, 1963. – P. 353–372.

Johnstone D., Tausz M., Moore G., Nicolas M. Chlorophyll fluorescence of the trunk rather than leaves indicates visual vitality in *Eucalyptus saligna* // Trees-Structure and Function, 2012. – № 26. – P. 1565–1576.

Johnstone D., Tausz M., Moore G., Nicolas M. Bark and leaf chlorophyll fluorescence are linked to wood structural changes in *Eucalyptus saligna* // AoB Plants, 2014. – Vol. 6. – P. 1–10.