

**ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ****ХАРАКТЕРИСТИКА СВОЙСТВ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА  
СОРТОВ ПЕРСИКА В УСЛОВИЯХ ГИПЕРТЕРМИИ**

Ю.В. ИВАЩЕНКО, кандидат биологических наук  
Никитский ботанический сад – Национальный научный центр

**Введение**

Температура и процессы, которые подвержены ее влиянию, для растений являются определяющими в их жизнедеятельности. Существующие в настоящее время функциональные приспособления у растений в большинстве случаев не предотвращают воздействия этого фактора среды, а лишь направлены на его смягчение или инактивацию. В процессе эволюции, интродукции и искусственного отбора были выделены виды растений, обладающие высококачественными характеристиками термоустойчивости, а среди сортов – генотипы, перспективные для дальнейшего использования. Следует отметить, что последовательное изучение проблемы термоустойчивости сортов растений и, в том числе, наиболее востребованных плодовых культур, ведется достаточно успешно по показателям, характеризующим фотосинтетическую активность листового аппарата [1, 2]. Установлено, что летальные температуры приводят к ингибированию фотосинтеза и частичной коагуляции белка [4, 7, 12], а в адаптивном диапазоне температур происходит нарушение процессов передачи и усвоения световой энергии [6, 11]. В подборе способов и методов скрининга степени воздействия повышенной температуры на листовую аппарат растений в последние два десятилетия достигнут значительный прогресс [9, 10]. Однако для дальнейшего широкого применения этого ряда методик необходимо установить приоритетную направленность действия температуры, особенно в диапазоне, чувствительном для функционирования фотосинтеза.

В связи с этим целью настоящей работы являлось установление компонентов фотосинтетического аппарата листа, наиболее подверженных воздействию повышенной температуры.

**Материал и методика**

Объектами исследования являлись растения персика обыкновенного (*Persica vulgaris* Mill.), произрастающие в составе коллекционных насаждений НБС – ННЦ (г. Ялта), отнесенные к двум эколого-географическим группам (северокитайской и иранской) и трем экотипам (европейский, американский и закавказский), характеризующиеся наиболее контрастными свойствами по отношению к условиям внешней среды. Листовой материал отбирали в полуденное время (11.00-13.00) со среднего яруса однолетних побегов смешанного типа. На основе экспериментальных данных заранее был установлен оптимальный диапазон тестирующего воздействия температуры, соответствующий 48°C/15 мин. В качестве показателей, характеризующих фотоактивность листового аппарата и степень его термочувствительности, использовали соотношение различных уровней свечения кривой индукции флуоресценции хлорофилла (ИФХ), которые детально описаны ранее [3]. На листьях производили измерение показателей кривой ИФХ до и после нагрева и синхронно определяли прочность связи пигмент-белковых комплексов, содержащих хлорофиллы А и В. Все биохимические параметры фиксировали на спектрофотометре «Spekol 11», а количественные характеристики определяли по методике Х.Н. Починка [8]. После имитирующего воздействия нагрева листовой пластинки в лабораторных условиях устанавливали степень изменения показателя ИФХ и содержание

хлорофиллоносных пигментов. Биологическая повторность опытов флуориметрического анализа 6-8-кратная.

### Результаты и обсуждение

В период между вегетацией и созреванием урожая у сортов персика происходят разнонаправленные изменения показателей фотоактивности листового аппарата (табл. 1). В связи с тем, что к моменту созревания урожая (август) температура окружающей среды, по данным метеостанции «Никитский сад» (2008-2009 гг.), увеличивается по сравнению с периодом начала активной вегетации (май) на 10-12°C, зафиксированные изменения показателей могут в частности отражать влияние повышения температурного фона. Динамика одного из показателей фотоактивности  $F_m$ , в период вегетации колеблется в широком диапазоне, однако к моменту созревания урожая его величина незначительно изменяется у большинства сортов персика.

Таблица 1

#### Показатели фотоактивности листьев у сортов персика в период вегетации (1) и созревания урожая (2)

Сорт и его характеристики	Показатели фотоактивности листового аппарата, отн. ед.			
	$F_m$	$F_m - F_0$	$F_m - F_t$	$F_{pl} - F_0$
		$F_m$	$F_m$	$\Delta F$
<b>Северокитайская э.-г., европейский эт.</b>				
1. Нарядный Никитский (1)	76±15	63±7	54±8	0,14±0,04
(2)	68±12	58±5	50±4	0,15±0,04
<b>Северокитайская э.-г., закавказский эт.</b>				
2. Земпуш (1)	80±15	55±12	55±5	0,07±0,02
(2)	93±3	63±3	56±3	0,15±0,04
<b>Северокитайская э.-г., американский эт.</b>				
3. Гринсборо (1)	93±14	65±4	53±9	0,16±0,05
(2)	101±8	63±5	49±10	0,19±0,05
<b>Иранская э.-г., европейский эт.</b>				
4. Советский (1)	67±12	60±6	51±8	0,16±0,06
(2)	70±14	62±8	51±7	0,18±0,06
<b>Иранская э.-г., американский эт.</b>				
5. Baby Gold 7(1)	69±2	59±6	55±5	0,13±0,03
(2)	62±7	55±9	43±4	0,22±0,05
<b>Иранская э.-г., закавказский эт.</b>				
6. Бекетовский (1)	91±18	61±4	58±5	0,10±0,03
(2)	68±10	53±8	52±3	0,14±0,05

Примечание: э.-г. – эколого-географическая группа; эт. – экотип.

Контрастными по общему пулу светопоглощающих элементов ( $F_m$ ) являются сорта Гринсборо и Baby Gold 7, принадлежащие к одному экотипу, но различным эколого-географическим группам. В среднем разница по этому показателю между ними составляет 25%. Очевидно, что к моменту созревания урожая пул светопоглощающих элементов является достаточным для обеспечения фотосинтетических процессов в этот период, а влияние повышения температурного фона не является определяющим для этого компонента фотоактивности. Подтверждает этот факт величина показателя  $(F_m - F_0) / F_m$ , значения которого также остаются константными в течение приведенных в таблице периодов измерений. Относительное количество фотосинтетически

неактивных форм хлорофилла, диагностируемых по этому показателю, составляет для большинства сортов менее 40% в общем количестве форм хлорофилла ( $F_m$ ) и также не являются определяющим для поддержания стабильной фотосинтетической активности в условиях повышения температуры окружающей среды. Судя по диапазону изменений, более информативным представляется показатель  $(F_m - F_t) / F_m$ , характеризующий эффективность прохождения темновых процессов фотосинтеза. Количество форм, эффективно участвующих в этих процессах по сравнению с общим пулом хлорофиллоносных пигментов, составляет для всех сортов более 52%. По мере созревания урожая наблюдается незначительное снижение доли этих фотосинтетически активных форм и наиболее существенно (на 22%) у сорта Гринсборо. Контрастными по величине показателя  $(F_m - F_t) / F_m$  к периоду созревания урожая являются сорта закавказского (Земпуш, Бекетовский) и американского (Baby Gold 7, Гринсборо) экотипов.

Можно предположить, что у большинства сортов персика в период максимума метаболической нагрузки, связанной с накоплением урожая, эффективность функционирования фотосинтетических процессов и содержание фотоактивных форм хлорофилла явно не выделяются или же остаются завуалированы рядом процессов. Этот факт подтверждает и показатель эффективности функционирования цепи транспорта энергии к реакционным центрам фотосистем  $(F_{p1} - F_0) / AF$ , указывающий на доминирование форм, не участвующих в первичном транспорте электронов между реакционными центрами фотосистем листа. К моменту созревания урожая он увеличивается в 2,1 раза у сорта Земпуш и в 1,7 раза у сорта Baby Gold 7. У остальных исследуемых сортов блокирование существенно не проявляется и сохраняется на уровне процессов, проходивших в период вегетации листового аппарата. Если учесть, что сорта Земпуш и Baby Gold 7 принадлежат к различным эколого-географическим группам и экотипам, анализируемый показатель  $(F_{p1} - F_0) / AF$  можно отнести к одному из наиболее информативных, но все же наряду с другими показателями не вполне отражающим сформированные изменения фотоактивности в условиях метаболической и температурной нагрузки.

Дальнейший поиск показателей фотоактивности, зависящих от температурной нагрузки, позволил выявить компонент, наиболее сильно подверженный нагреву. Этот компонент по литературным данным [10, 12] идентифицируется как  $F_0$ , всегда присутствует в миллисекундном диапазоне тестируемой флуоресцентной кривой и указывает на относительное количество «фонового хлорофилла», который не участвует в процессах фотосинтеза. Чем больше доля таких форм хлорофилла, тем меньше фотоактивность пигментного аппарата. В относительном содержании этих форм, как видно из значения  $(F_m - F_0) / F_m$ , происходят изменения в сторону увеличения их содержания (табл. 2). Если в период до воздействия нагрева на листья значения показателя  $(F_m - F_0) / F_m$  находились у всех сортов в пределах 50 отн. ед. и выше, то после нагрева оно уменьшилось для большинства сортов ниже этой границы. Если учесть, что компонент  $F_m$  при нагреве в соотношении  $(F_m - F_0) / F_m$  не изменяется, т.е. является термостабильным, то снижение показателя произошло за счет преимущественного увеличения компонента  $F_0$ , что в свою очередь свидетельствует о нарастании «фонового хлорофилла» в общем пуле фотосинтезирующих структур листа.

Среди сортов, идентифицируемых на термочувствительность по показателю  $(F_m - F_0) / F_m$ , зафиксированы существенные его изменения у сорта Советский (в 3,3 раза) и Мечта (в 1,9 раза). Не изменился этот показатель  $F_0$  у сортов Зербеди, Лог Санагян и Бекетовский. Все они относятся к сортам закавказского экотипа, но к различным экологогеографическим группам. Более термочувствительна группа сортов европейского экотипа, включающая сорта Нарядный Никитский и Чемпион Ранний.

Аналогичная тенденция подверженности термовоздействию сохраняется и по показателю  $(F_m - F_t) / F_m$ , отражающего эффективность прохождения темновых процессов фотосинтеза. Наиболее чувствительны к нагреву по этому показателю сорта европейского экотипа - Чемпион Ранний, Советский, Мечта. Подавление показателя у них колеблется в пределах 33-40%. Все сорта закавказского экотипа к температурному диапазону воздействия по данным этого же показателя оказались малочувствительны.

Таблица 2

**Показатели фотоиндукционной кривой флуоресценции листьев до и после нагрева у сортов персика различных эколого-географических групп и экотипов**

Сорт, эколого-географическая группа (э.-г.), экотип	До нагрева			После нагрева (48°C/15 мин.)		
	Показатели ФИК, отн. ед					
	$F_m$	$\frac{F_m - F_p}{F_m}$	$\frac{F_m - F_t}{F_t}$	$F_m$	$\frac{F_m - F_0}{F_m}$	$\frac{F_m - F_t}{F_m}$
1	2	3	4	5	6	7
Нарядный Никитский, северокитайская э.-г., европейский экотип	63±5	58±9	49±3	70±7	31±12	56±5
Чемпион Ранний, северокитайская э.-г., европейский экотип	66±12	55±6	48±8	95±21	38±7	17±10
Краса Кавказа, северокитайская э.-г., закавказский экотип	38±12	50±11	34±13	46±15	25±10	19±11
Зердаби, северокитайская э.-г., закавказский экотип	43±5	53±12	39±10	48±14	35±16	20±12
Советский, иранская э.-г., европейский экотип	66±4	72±2	58±3	46±13	22±7	26±8
Мечта, иранская э.-г., европейский экотип	68±21	73±7	54±12	63±15	49±7	18±7
Лог Санагян, иранская э.-г., закавказский экотип	94±13	68±5	54±8	115±12	56±7	46±10
Бекетовский, иранская э.-г., закавказский экотип	37±10	43±10	35±8	58±14	32±12	23±9

Исходя из этого, наиболее предпочтительны в исследовании термочувствительности фотосинтетических структур листового аппарата показатели  $(F_m - F_0) / F_m$  и  $(F_m - F_t) / F_m$ . Основными компонентами в предложенных показателях, подверженных влиянию повышенной температуры, являются  $F_0$  и  $F_t$ . Примером изменения для представителей северокитайской эколого-географической группы, но контрастных экотипов, являются данные табл. 3.

В процессе нагрева компонент  $F_0$  у всех сортов увеличивается на 58-75%. Наиболее существенно это происходит у сорта европейского экотипа Нарядный

Никитский (75%). У сорта закавказского экотипа Земпуш он увеличивается меньше (64%), и примерно на одном уровне с ним зафиксировано изменение  $F_0$  у сорта американского экотипа Гринсборо (58%). Следовательно, доля «фоновых форм» хлорофилла под воздействием нагрева в листьях различных сортов персика изменяется неравномерно.

Таблица 3

**Изменение показателей фотоактивности листового аппарата различных сортов персика при тестирующем нагреве листьев (48°C/15 мин.)**

Сорт	До нагрева (I)			После нагрева (II)			$\Delta(I-II)$ , %		
	$F_m$	$F_0$	$F_t$	$F_m$	$F_0$	$F_t$	$F_m$	$F_0$	$F_t$
Нарядный Никитский	43±9	21±3	25±3	88±11	83±10	57±5	51	75	56
Земпуш	83±20	29±3	37±9	83±11	81±9	65±9	-	64	43
Гринсборо	77±4	31±6	36±3	78±6	73±10	52±9	-	58	31

Можно предположить, что существует адаптационный механизм устойчивости, суть которого заключается в пассивном реагировании на нагрев снижением количества форм хлорофилла, участвующего в процессах фотосинтеза. Это подтверждается и динамикой показателя  $F_t$ , который отражает реакцию темновых процессов на нагрев листа. Чем меньше уровень  $F_t$ , тем эффективней происходит усвоение энергии, поглощенной структурами листа. В нашем примере температурное воздействие приводит к нарастанию компоненты  $F_t$  и следовательно к ухудшению общей фотоактивности листового аппарата.

Аналогично с показателем  $F_0$  при нагреве у сорта Нарядный Никитский показатель  $F_t$  увеличивается наиболее существенно (56%), а у сортов Земпуш (43%) и Гринсборо (31%) изменяется в меньшей степени. Таким образом, направление воздействия нагрева сконцентрировано на подавлении интенсивности фотосинтеза вследствие уменьшения пула фотосинтетически активных форм хлорофилла. В связи с тем, что у сортов различных экотипов этот процесс происходит неодинаково, а сохранение фотоактивности вероятно является следствием различной прочности связи форм пигментов в белковых комплексах, возникла необходимость в сравнительном изучении этой особенности (табл. 4).

Таблица 4

**Изменение содержания хлорофилла А и степень прочности его связи в пигмент-белковых комплексах листового аппарата сортов персикапри воздействию тестирующей температуры (48°C/15 мин.)**

Сорт, экотип	Концентрация этилового спирта в петролейном эфире, %	Содержание хлорофилла А, мг/г		Прочность связи в пигмент-белковом комплексе неизвлекаемого хлорофилла	
		до воздействия	после воздействия	до воздействия	после воздействия
Нарядный Никитский, европейский экотип	0,2	1,06	1,03	51	58
	0,4	0,98	0,99	47	57
	0,8	1,37	0,93	66	53
	1,2	1,01	0,92	48	52
	100%	2,09	1,77	-	-
Гринсборо, американский экотип	0,2	1,15	1,32	70	86
	0,4	0,91	0,85	55	55
	0,8	0,92	0,89	56	58
	1,2	0,88	0,87	53	56
	100%	1,65	1,54	-	-
Земпуш, закавказский экотип	0,2	0,92	1,08	51	56
	0,4	0,88	1,04	49	54
	0,8	0,67	0,88	37	46
	1,2	0,84	0,99	47	51
	100%	1,80	1,93	-	-

Для установления степени прочности связи пигмент-белковых комплексов в листе применяли [8] различную концентрацию полярного растворителя (этиловый спирт) в неполярном растворителе (петролейный эфир).

Под воздействием этилового спирта различной концентрации в петролейном эфире происходит извлечение из навески листового материала части хлорофилла А, связанного с молекулами белка различной степенью прочности. У сорта Нарядный Никитский при нагреве (48°C/15 мин) происходит увеличение содержания неизвлекаемого хлорофилла в диапазоне слабой концентрации спирта (0,2-0,4%). При более высокой концентрации спирта (0,8%) процент неизвлекаемого хлорофилла уменьшился в 1,3 раза, а дальнейшее увеличение концентрации спирта (1,2%) не привело к существенному изменению прочности связи хлорофилла с белком. У данного сорта, принадлежащего к европейскому экотипу, наиболее термочувствительной является, вероятно, форма хлорофилла, характеризующаяся средней степенью (относительно других форм) прочности связи с белком. Менее прочносвязанные и сильносвязанные формы могут характеризоваться различной способностью к термоадаптации, которая проявляется в уменьшении, сохранении и даже увеличении пула хлорофилла под воздействием нагрева.

У сорта Гринсборо, принадлежащего к американскому экотипу, пигментный аппарат при тестирующем нагреве листьев сохраняет стабильность в содержании хлорофилла А и степени прочности его связи с белком. Черты термоадаптивности отмечены у формы, которая в диапазоне наиболее слабой концентрации спирта (0,2%)

реагирует увеличением количества неизвлекаемого хлорофилла на 16%. Такая особенность может указывать на идентичность термоадаптивных реакций более близких по свойствам сортов европейского и американского экотипов, чем, например, сорт закавказского экотипа Земпуш. Пигментный аппарат этого сорта реагирует на тестирующее температурное воздействие увеличением количества неизвлекаемого хлорофилла А практически по всему диапазону градиента концентрации спирта в неполярном растворителе. Адаптационный синдром у этого сорта наиболее значимо проявляется у формы хлорофилла А, которая экстрагируется из вытяжки концентрацией спирта 0,8%.

Таким образом, изменение прочности связи в хлорофилл-белковых комплексах для различных экотипов персика, принадлежащих к одной северокавказской эколого-географической группе, является подтверждением представлений о функциональных и конформационных перестройках мембранной системы хлоропластов [5], направленных на стабильную и эффективную работу фотосинтетического аппарата в условиях гипертермии.

### Выводы

Воздействие нагрева на листовую аппарат сортов персика различных эколого-географических групп и экотипов на нагрев тканей листа приводит к подавлению их фотосинтетической активности. Наиболее существенно такое подавление сказывается на относительном количестве фотосинтетически неактивного хлорофилла. Чем меньше повышается его уровень при термовоздействии, тем более устойчив по этому показателю листовая аппарат растений.

Механизм их реакции на нагрев зависит от степени связи хлорофилла с молекулами белка. Наиболее устойчив к влиянию гипертермии листовая аппарат у сортов закавказского и частично американского экотипов, включающих более эффективный адаптивный механизм реагирования, связанный с изменением прочности связи в пигмент-белковых комплексах.

### Список литературы

1. О механизме действия высоких температур на фотосинтетический аппарат водорослей и высших растений/ Гаевский Н.А., Гольд В.М., Чунаев А.С., Шатров И.Ю. // Биологические науки. – 1983. – № 11. – С. 24-28.
2. Иващенко Ю.В., Горина В.М. Особенности функционирования фотосинтетического аппарата листьев абрикоса в условиях различной продолжительности обезвоживания // Бюлл. Никит. ботан. сада. – 2007. – Вып. 95. – С. 55-59.
- Иващенко Ю.В. Оценка сортов и форм персика по степени активности фотосинтетического аппарата: методические аспекты // Труды. Никит. ботан. сада. – 2008. Т. 129. – С. 57-70
3. Кузнецова Е.А. Флуоресценция листьев высших растений при повышенной температуре // Биофизика. – 1982. – Т. 27, Вып.5. – С. 809-811.
4. Кочубей С.М. Организация пигментов фотосинтетических мембран как основа энергообеспечения фотосинтеза. – К.: Наукова думка, 1986. – 192 с.
- Лайск А., Расулов В.Г., Лорето Ф. Исследование теплового повреждения фотосинтеза методами газообмена и флуоресценции хлорофилла // Физиология растений. 1998. – Т. 45, № 4. – С. 489-499.
5. Мелехов Е.И., Долгих Т.А., Беликов П.С. Временный ход фотосинтеза в условиях быстрого и медленного нагрева // Физиология растений. – 1979. – Т. 26, № 1 – С. 167-173.
6. Починок Х.П. Методы биохимического анализа растений. – К.: Наукова

думка, 1976. – 334 с.

7. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in relationship to changes in pigment and element composition of leaves of *Platanus occidentalis* L. during autumnal leaf senescence/ Adams W.W., Winter K., Schreiber U., Schramel P. // Plant Physiology. – 1990. – V. 92. – P. 1184-1190.

8. Bilger W., Schreiber U. Chlorophyll luminescence as an indicator of stress-induced damage to the photosynthetic apparatus. Effects of heat-stress in isolated chloroplasts // Photosynth. Res. – 1990. – V.25, № 3. – P. 161-171.

9. Temperature dependence of in vitro chlorophyll a fluorescence/ Naus Ya., Snablova M., Dvorak L., Kupka G. // AUPU Eac. Ker. natur. Physica XXV. – 1986. – Vol. 85. – P. 43-59.

10. Schreiber U., Armond P. Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in isolated chloroplasts and related heat-damage at the pigment level // Biochimica et Biophysica Acta. – 1978. – Vol. 502, Jssue. 1. – P. 138-151.

*Рекомендовано к печати д.б.н. Шоферистовым Е.П.*