

О. Г. Бендер¹

Состояние фотосинтетического аппарата различных экотипов *Pinus pumila* в зимне-весенний период

¹Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН,
г. Томск, Российская Федерация
*e-mail: obender65@mail.ru

Аннотация. Исследовали содержание фотосинтетических пигментов и показатели индуцированной флуоресценции хлорофилла надснежной и подснежной хвои в зимне–весенний период экотипов *Pinus pumila* (Pall.) Regel. с острова Кунашир и Северо-Муйского хребта. Семена были собраны в природных популяциях и посеяны на юге Томской области. В обоих вариантах содержание хлорофиллов *a* и *b* было достоверно ниже в хвое С.–Муйского экотипа. В исследуемый период у обоих экотипов содержание хлорофиллов в подснежной хвое изменялось незначительно. В то же время количество фотосинтетических пигментов значительно уменьшалось в надснежной хвое у обоих экотипов после двух недель воздействия сильных морозов. Содержание каротиноидов, напротив, после морозов увеличивалось у обоих экотипов в надснежной и подснежной хвое, причем более значительно у С.-Муйского экотипа. Максимальный квантовый выход фотохимии ФС II (Fv/Fm) и реальный квантовый выход фотохимической активности ФС II был ниже в надснежной хвое обоих экотипов. При этом у Кунаширского экотипа Fv/Fm в надснежной и подснежной хвое была выше, чем у С.-Муйского экотипа аналогичных вариантов на 50%. Скорость электронного транспорта (ETR) в надснежной хвое горного экотипа была выше, чем ETR в надснежной хвое островного экотипа в два раза в январе и феврале. ETR в надснежной и подснежной хвое С.-Муйского экотипа практически не отличалась. В то же время скорость электронного транспорта Кунаширского экотипа в надснежной хвое была значительно ниже, чем в подснежной все зимние месяцы. Таким образом показано, что отсутствие снежного покрова влияло на пигментный фон, провоцируя снижение содержания хлорофиллов у обоих экотипов и ингибировало функциональную активность фотосинтетического аппарата.

Ключевые слова: *Pinus pumila*, экотипы, фотосинтетические пигменты, флуоресценция хлорофилла

O. G. Bender

The photosynthetic apparatus state *Pinus pumila* ecotypes in the winter-spring season

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Tomsk,
Russian Federation
*e-mail: obender65@mail.ru

Abstract. Photosynthetic pigments contents and the chlorophyll fluorescence parameters of snow-free and snowcovered needles of *Pinus pumila* (Pall.) Regel. ecotypes from Island Kunashir and the Severo-Muisky Range during winter-spring season were studied. Seeds were collected from natural populations and sown at Tomsk region south. The chlorophyll *a* and *b* contents were significantly lower in S.– Muisk ecotype needles of both variants. During the study the chlorophylls content in snow-covered needles changed slightly in both ecotypes. At the same time, the photosynthetic

pigments amount significantly decreased in the snow-free needles of both ecotypes after two weeks of frosts. The carotenoids content increased in both ecotypes in the snow-free and snowcovered needles after frosts, and more significantly in the S.-Muisk ecotype. Maximum quantum yield photochemistry of PSII (Fv/Fm) and quantum yield of PSII photochemical activity (Φ_{psII}) were lower in the snow-free needles of both ecotypes. At the same time, Fv/Fm of the snow-free and snowcovered needles of Kunashir ecotype was higher than in the S.-Muisk by 50%. The electron transport rate (ETR) of the snow-free needles mountain ecotype was twice higher than ETR in the snowcovered needles of the island ecotype in January and February. ETR of the snow-free and snowcovered needles S.-Muisk ecotype was practically the same. At the same time, ETR of the Kunashir ecotype in the snow-free needles was significantly lower than ETR of the snowcovered during all winter months. The absence of snow cover affected the pigment contents, decreasing of the chlorophyll amount in both ecotypes and inhibiting of the photosynthetic apparatus functional activity.

Keywords: *Pinus pumila*, ecotypes, photosynthetic pigments, chlorophyll fluorescence

Введение

Хвойные растения северных широт значительную часть года подвергаются воздействию низких температур нередко в сочетании с высокой солнечной радиацией. Многолетнее функционирование хвои и её сохранение в зимний период предполагает использование адаптивных механизмов для защиты фотосинтетического аппарата (ФА) в суровые зимы и восстановление его работы последующей весной [1, 2]. Отмечены несколько защитных механизмов используемых для предотвращения фотоповреждения фотосинтетического аппарата у зимующих вечнозеленых растений, в том числе сезонные изменения содержания фотосинтетических пигментов [3], усиленный циклический транспорт электронов вокруг фотосистемы I [4], деградация ключевых белков фотосистемы II [5], повышение уровня дезоксидации пигментов виолаксантинового цикла [6].

Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о том, что перестройка ФА при подготовке хвойных растений к зимнему периоду направлена на снижение поглощения и усиление диссипации поглощенной световой энергии. В весенний и летний периоды ФА адаптируется к более полному поглощению ФАР, в результате увеличивается максимальный квантовый выход ФС II [2].

В большинстве исследований зимнего состояния ФА видов рода *Pinus* объектами исследования были прямостоячие деревья, хвоя которых зимует в надснежном положении и испытывает прямое воздействие низких температур и солнечной инсоляции. Не ясно, как приспособливается ФА хвойных зимующих под снегом. Одним из таких представителей является кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel.). В настоящее время стланик широко интродуцируется и используется в озеленении за пределами своего естественного ареала. Поэтому важно знать насколько успешно кедровый стланик будет адаптироваться к низким температурам зимнего периода. Особенностью стланика является то, что его побеги лежат с наступлением холодов и весь зимний период хвоя находится под защитой снега. Таким образом хвоя испытывает воздействию низких температур, но не подвергается действию солнечной радиации. Чтобы ответить на этот во-

прос, мы исследовали динамику содержания зеленых и желтых пигментов и показатели индуцированной флуоресценции хлорофилла у двух экотипов *Pinus pumila*.

Целью настоящей работы было исследование состояния фотосинтетического аппарата двух экотипов кедрового стланика в зимне–весенний период.

Методы и материалы

Два экотипа вида были выращены из семян на юге Томской области на научном стационаре «Кедр» (30 км от г. Томска) в природном субстрате до семилетнего возраста. Семена кедрового стланика были собраны в природных популяциях в Забайкалье на Северо-Муйском хребте (западный горный экотип из континентального климата) и острове Кунашир (восточный островной экотип из океанического климата). В каждом экотипе было исследовано по пять деревьев. Выбор объектов был определен различными климатическими характеристиками естественного произрастания популяций (табл. 1). Так резко континентальный климат С.-Муйского хребта характеризуется прохладным летом, очень холодной морозной зимой и малым количеством осадков. Климат острова Кунашир намного мягче, отмечается много осадков в летний период, теплое лето и мягкая зима.

Таблица 1

Климатические условия юга Томской области и мест произрастания природных популяций *Pinus pumila* [7]

	С.-Муйский хребет	о. Кунашир	Томск
Средняя годовая температура, °С	–5,0	+5,2	+0,9
Средняя температура июля, °С	+12,0	+15,5	+18,7
Средняя температура января, °С	–30,0	–5,6	–17,1
Сумма активных температур, °С	600	1700	1650
Количество осадков в год, мм	250	1300	568

В декабре первая группа объектов (5 стлаников) была полностью засыпана снегом. Со второй группы растений (так же 5 особей) снег удалялся в течение всего периода наблюдений, т.е. объекты зимовали в надснежном состоянии. С декабря по апрель отбирали образцы однолетней хвои в обеих группах для определения содержания фотосинтетических пигментов и параметров индуцированной флуоресценции хлорофилла. Определение содержания фотосинтетических пигментов проводили в пяти биологических повторностях спектрофотометрическим методом (спектрофотометр UV–1600 Shimadzu, Япония). Флуоресценцию хлорофилла определяли с помощью портативной фотосинтетической системы Li–6400 ХТ (LiCor, США).

Результаты

Проведенные исследования показали, что содержание зеленых и желтых пигментов в хвое различалось между экотипами и зависело от положения хвои относительно снежного покрова.

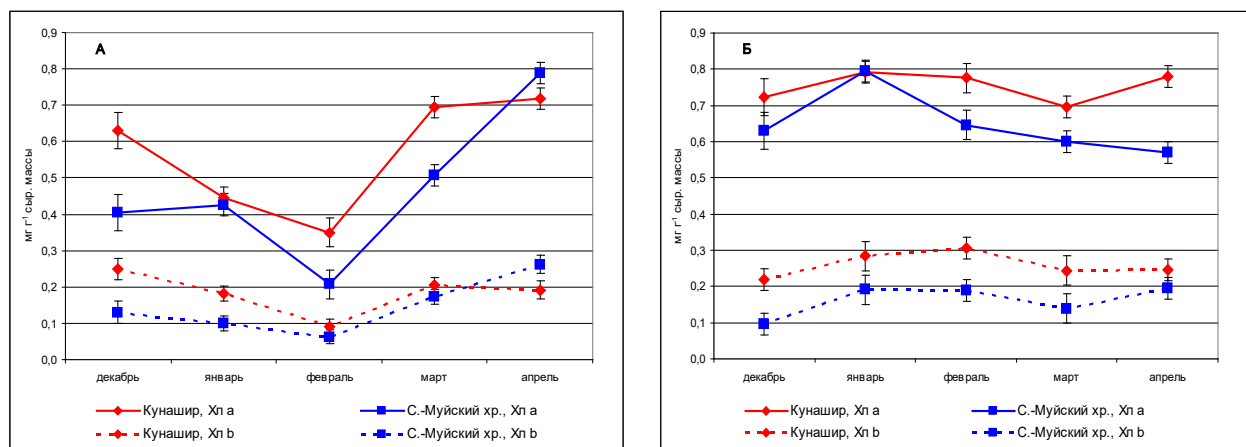


Рис. 1. Содержание хлорофиллов в надснежной (А) и подснежной (Б) хвое двух экотипов *Pinus pumila*

Так в обоих вариантах содержание хлорофиллов *a* и *b* было достоверно ниже в хвое С.-Муйского экотипа. В исследуемый период у обоих экотипов содержание хлорофиллов в подснежной хвое изменялось незначительно и имело сходный характер (рис. 1). В то же время количество фотосинтетических пигментов значительно уменьшалось в надснежной хвое у обоих экотипов в феврале после двух недель воздействия сильных январских морозов.

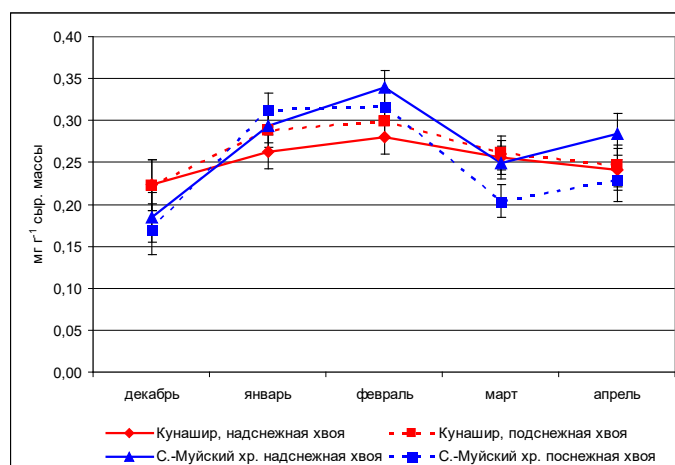


Рис. 2. Содержание каротиноидов в надснежной и подснежной хвое двух экотипов *Pinus pumila*

Содержание каротиноидов, напротив, после январских морозов увеличивалось у обоих экотипов в надснежной и подснежной хвое, причем более значительно у С.-Муйского экотипа. В марте количество каротиноидов уменьшалось, а хлорофиллов увеличивалось до величин предянварских морозов в обоих вариантах у всех экотипов (рис. 2.).

О значительных изменениях в организации фотосинтетического аппарата хвои кедрового стланика в зависимости от положения хвои относительно снежного покрова в зимний период свидетельствуют дальнейшее изучение параметров индуцированной флуоресценции хлорофилла (табл. 2).

Таблица 2

Изменение параметров флуоресценции хлорофилла *a* в надснежной и подснежной хвое двух экотипов *Pinus pumila*

Периоды наблюдения	С.-Муйский хребет						о. Кунашир					
	Надснежная хвоя			Подснежная хвоя			Надснежная хвоя			Подснежная хвоя		
	Fv/Fm	FpsII	ETR	Fv/Fm	FpsII	ETR	Fv/Fm	FpsII	ETR	Fv/Fm	FpsII	ETR
Декабрь	0,11	0,10	18,0	0,26	0,13	17,0	0,15	0,18	1,7	0,34	0,32	4,8
Январь	0,04	0,08	18,0	0,11	0,09	22,0	0,07	0,09	0,9	0,36	0,20	6,8
Февраль	0,02	0,08	21,9	0,05	0,12	23,7	0,04	0,05	11,0	0,34	0,19	26,3
Март	0,06	0,05	22,7	0,10	0,15	25,2	0,06	0,03	11,0	0,37	0,18	23,6
Апрель	0,28	0,13	27,1	0,44	0,22	28,0	0,61	0,17	25,8	0,63	0,25	27,4

Максимальный квантовый выход фотохимии ФС II (Fv/Fm), отражающий количество активных комплексов был ниже в надснежной хвое обоих экотипов. При этом у Кунаширского экотипа максимальная квантовая эффективность ФС II в надснежной и подснежной хвое была выше, чем у С.-Муйского экотипа аналогичных вариантов приблизительно на 50%. Минимальные значения Fv/Fm наблюдали в феврале после сильных январских морозов. Реальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (FpsII) характеризующий долю световой энергии, используемой в процессе электронного транспорта был значительно ниже в надснежной хвое обоих экотипов в феврале. В подснежной хвое Кунаширской популяции FpsII значительно превышал аналогичный показатель хвои с С.-Муйского хребта. Скорость электронного транспорта (ETR) в надснежной хвое горного экотипа была выше, чем ETR в надснежной хвое островного экотипа в два раза в январе и феврале. ETR в надснежной и подснежной хвое С.-Муйского экотипа практически не отличалась. В то же время скорость электронного транспорта Кунаширского экотипа в надснежной хвое была значительно ниже, чем в подснежной все зимние месяцы.

Обсуждение

Зимнее снижение содержания зеленых и желтых пигментов характерно для хвойных растений и направлено на уменьшение количества поглощенной солнечной энергии и ее утилизации. Снижение в зимние месяцы хлорофиллов и каротиноидов показано у *Picea abies*, *Pinus mugo* [8], *Pseudotsuga menziesii*, *Pinus*

ponderosa [9], при этом доля каротиноидов в пигментном фонде увеличивается, что связывают с их защитной ролью ФА от фотодеструкции путем рассеивания избыточной энергии в виде тепла. Помимо антиокислительного эффекта каротиноиды стабилизируют физическое состояние мембран хлоропластов [10]. Возможно, показанное нашими исследованиями увеличение содержания каротиноидов в надснежной хвое в феврале, после сильных морозов, было реакцией ФА на репарацию и стабилизацию мембран хлоропластов.

В зимнее время снежный покров защищает растения от низких температур и солнечной инсоляции, которая может приводить к фотоингибированию ФА. Показано более высокое содержание суммы хлорофиллов в подснежной хвое, чем в надснежной у *P. mugo*, произрастающей в Альпах, на высоте 1850 м над ур. моря [11]. Наши результаты исследования показали, что у стланика горного экотипа, содержание хлорофиллов и каротиноидов в подснежной хвое достоверно ниже, чем у островного экотипа. Возможно, такой характер изменений фотосинтетического аппарата обусловлен условиями произрастания материнских популяций, где в более жестких климатических условиях происходит значительная деградация пигментного фонда для снижения разрушающего воздействия низких температур и солнечной радиации. Можно предположить, что такой характер изменений наследуется и сохраняется при выращивании на юге Томской области. У островного экотипа в естественных условиях произрастания при наступлении теплой зимы, нет необходимости сильной деградации пигментного фонда, поэтому содержание фотосинтетических пигментов выше, чем у горного экотипа.

С другой стороны исследование популяционной изменчивости функциональных характеристик показателей ФА методом индуцированной флуоресценции хлорофилла на двухлетних сеянцах из шести популяций *Pinus canariensis* в зимний период показали отсутствие влияния генотипа на максимальный квантовый выход фотохимии ФС II [12]. Следует отметить, что температура воздуха этом эксперименте не опускалась ниже минус 5°C. Аналогичные результаты были получены при экспериментальном замораживании хвои и побегов двухлетних сеянцев выращенных из семян четырех популяций *Pinus pinaster*, расположенных в Испании и Франции [13]. Fv/Fm не отличалась между континентальными и приморскими популяциями при искусственном замораживании до минус 25 °C. При более низких температурах, когда наблюдали 50% повреждение хвои и побегов, более устойчивыми к низким температурам оказались популяции из континентального климата, при этом Fv/Fm был также выше у континентальных популяций. Наши исследования показали, что максимальный квантовый выход фотохимии и реальный квантовый выход фотохимической активности ФС II были выше у Кунаширского экотипа из морского климата. Возможно, это связано с более высоким содержанием пигментов в хвое островного экотипа. Тем не менее у С.–Муйского экотипа ETR была практически одинакова в надснежной и подснежной хвое и выше, чем в надснежной хвое Кунаширского экотипа. Можно предположить о более эффективной утилизации солнечной энергии у горного экотипа, благодаря перераспределению и более тесному контакту ФС I и ФС II,

как было показано для фотосинтетического аппарата *Pinus sylvestris* в зимний период [14]. Дальнейшие исследования, проведенные в теплые и холодные зимы, а также эксперименты с искусственным замораживанием хвои и побегов стланика различных экотипов помогут ответить на этот вопрос.

Заключение

Таким образом, было показано, что степень деградации зеленых пигментов при подготовке к зиме была выше у стланика горного экотипа. Сильные морозы вызывали уменьшение содержания хлорофиллов и увеличение количества каротиноидов у обоих экотипов. Отсутствие снежного покрова влияло на пигментный фронт, провоцируя снижение содержания хлорофиллов у обоих экотипов и ингибировало функциональную активность фотосинтетического аппарата.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке проекта РФФ № 23-26-00077

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Yamazaki J., Ohshi A., Hashimoto, Y., Negishi E., Kumagai S., Kubo T., Oikawa T., Maruta E., Kamimura Y. Effects of high light and low temperature during harsh winter on needle photodamage of *Abies mariesii* growing at the forest limit on Mt. Norikura in central Japan // *Plant Science*. – 2003. – V. 165. – P. 257–264.
2. Zarter C. R., Demmig-Adams B., Ebbert V., Adamska I., Adams W. W. III. Photosynthetic capacity and light harvesting efficiency during the winter-to-spring transition in subalpine conifers // *New Phytologist*. – 2006b. – V. 172. – P. 283–292.
3. Öquist G., and Huner N. P. A. Photosynthesis of overwintering evergreen plants // *Annual Review of Plant Biology*. – 2003. – V. 54. – P. 329–355.
4. Adams W. W. III, Zarter C. R., Ebbert V., Demmig-Adams B.: Photoprotective strategies of overwintering evergreens // *Bio Science*. – 2004. – V. 54. – P. 41–49.
5. 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. – №5. – С. 672–681.
6. Lehner G., Lütz C. Photosynthetic functions of cembran pines and dwarf pines during winter at timberline as regulated by different temperatures, snowcover and light // *J. Plant Physiol*. – 2003. – V. 160. – P. 153–166.
7. Агроклиматический атлас мира. Москва-Ленинград: Гидрометеиздат, 1972. – 115 с.
8. Robakowski P. Susceptibility to low-temperature photoinhibition in three conifers differing in successional status // *Tree Physiology*. – 2005. – V. 25. – P. 1151–1160.
9. Adams W. W. III, Demmig-Adams B., Rosenstiel T. N., Brightwell A. K., Ebbert V. Photosynthesis and photoprotection in overwintering plants // *Plant Biology*. – 2002. – V. 4. – P. 545–557.
10. Grzeszki W. I. Carotenoids in membranes // *Advances in Photosynthesis*. V. 8. The photochemistry of carotenoids / Eds Frank H. A., Young A. J., Britton G., Cogdell R. J. The Netherlands: Kluwer. – 1999. – P. 363–379.
11. Lehner G., Lütz C. Photosynthetic functions of cembran pines and dwarf pines during winter at timberline as regulated by different temperatures, snowcover and light // *J. Plant Physiol*. – 2003. – V. 160. – P. 153–166.
12. Miranda J. C., López de Heredia U., Fernández V., Pita P. Phenotypic plasticity in *Pinus canariensis* seedlings growing at chilling and freezing temperatures // *Frontiers in Forest and Global Change*. – 2023. DOI:10.3389/ffgs.2023.1303886

13. Corcuera L., Gil-Pelegrin E., Notivol E. Intraspecific variation in *Pinus pinaster* PSII photochemical efficiency in response to winter stress and freezing temperatures // PLoS ONE. – 2011. – V. 6. – № 12. – e28772.

14. Bag P., Chukhutsina V., Zhang Z., Paul S., Ivanov A. G., Shutova1 T., Croce R., Holzwarth A. R., Jansson S. Direct energy transfer from photosystem II to photosystem I confers winter sustainability in Scots Pine // Nature communications. – 2020. – 11:6388.

© О. Г. Бендер, 2024