

## **БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПИГМЕНТОВ В ЗАЩИТНЫХ МЕХАНИЗМАХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ**

**Поддубная О.В., Мохова Е.В.**

Учреждение образования «Белорусская государственная сельскохозяйственная академия», г. Горки, Республика Беларусь, [olga.gorki@mail.ru](mailto:olga.gorki@mail.ru)

*The article describes the bio-ecological aspects of the pigments in plant defense mechanisms of photosynthesis.*

### **Введение**

Растения с генетическими изменениями рассматриваются как мощный инструмент для изучения регуляции процессов фотосинтеза и сети механизмов, вовлеченных в различные ответные реакции на стресс. Однако при всех блестящих работах на молекулярно-генетическом уровне остается много нерешенных проблем на уровне организма и тех физиологических механизмов, которые обеспечивают включение защитных реакций и их функционирование в различных условиях среды. Особое внимание в современной литературе уделяется проблеме влияния на растение неблагоприятных климатических условий и факторов антропогенной природы. Насколько универсальны те системы, которые природа вложила в растительные организмы для реакции на природные факторы, и как они будут справляться с антропогенным воздействием? Этот вопрос остается открытым. Спектр стрессовых воздействий очень широк и даже на уровне одного фактора возникает очень много принципиальных отличий в реакции различных видов растений, которые могут решаться только экспериментальным путем [2,3]. Кроме того, многие аспекты, связанные со скоростью развития и длительностью действия защитных механизмов и их зависимостью от вида и жизненной формы растения, остаются до конца невыясненными. Все эти вопросы ставят проблему изучения реакции растительного организма на стрессовые воздействия в число современных и актуальных [6].

### **Основная часть**

Большое прикладное значение имеет сравнительное изучение фотосинтетического аппарата и механизмов его адаптации у хвойных древесных и травянистых злаковых растений при действии неблагоприятных природных и антропогенных факторов. Полученные экспериментальные данные дополняют и расширяют современные представления об адаптивных возможностях фотосинтетического аппарата древесных хвойных и травянистых злаковых растений при действии неблагоприятных природных и антропогенных факторов и могут быть использованы при чтении базового курса и спецкурсов по физиологии растений в вузах [3,14].

В природных условиях растения подвергаются воздействию многих неблагоприятных факторов, в том числе таким, как избыточное освещение, субоптимальная температура, засуха, ограничение в минеральном питании, насекомые-вредители и болезни. Растения, находящиеся под влиянием одного из этих стрессов, становятся более восприимчивыми к действию другого, дополнительного стресса. Растения, подвергшиеся природному стрессу, более

предрасположены к повреждению антропогенными стрессами, например атмосферному загрязнению. Избыточная освещенность имеет большее повреждающее воздействие, когда атмосфера загрязнена поллютантами, такими как NO и NO<sub>2</sub> [8,9,14]. При воздействии низких температур даже умеренная освещенность может привести к фотоингибированию [9,10,12].

Свет и температура имеют прямое влияние на процесс фотосинтеза, в то время как другие неблагоприятные факторы могут изменять фотосинтетическую активность непрямым путем, опосредованно. Следовательно, знание физиологических процессов, протекающих в растении в условиях природного стресса, является необходимой предпосылкой для понимания изменений и повреждений, вызываемых антропогенными факторами [2].

Обнаружена возможность повышения устойчивости растений к действию одного фактора (засоление или температура) с помощью другого (низкая или высокая закаливающая температура). У некоторых видов растений холодовая закалка способствует повышению устойчивости к высоким температурам [5,7,12,13].

Адаптационные возможности ассимиляционного аппарата растений включают как иммобилизацию уже имеющихся приспособительных процессов, так и новые защитные механизмы. Одни из них активируются как ответная реакция на любой стресс, другие (структурные, физиологические и биохимические перестройки) могут быть следствием специфической реакции на тот или иной стресс.

Особый интерес в этой ситуации представляет роль фотосинтетических пигментов – компонентов фотосинтетических структур (фотосистем I и II и светособирающих комплексов). Как известно, функция хлорофилла а заключается в поглощении света с участием дополнительных, светособирающих пигментов (хлорофиллов в, каротиноидов, фикобиллинов) и трансформации энергии света в химическую энергию [4,6,7,11]. Способны ли фотосинтетические пигменты каким-то образом сами регулировать поток световой энергии, поглощаемой и превращаемой в химическую энергию, с целью избежания повреждений, вызываемых избытком света? Многие исследования и выстроенные на их основе гипотезы активации защитных реакций позволяют утвердительно ответить на этот вопрос [1,3,11,12].

Количество поглощенной энергии может быть снижено посредством уменьшения светособирающих комплексов (снижение количества содержащихся в них пигментов), их Ш) реорганизации. Избыточная поглощенная энергия может быть рассеяна в виде тепла, как самими реакционными центрами, так и из светособирающих комплексов [7,8,13]. Предполагается, что в рассеивание энергии из светособирающих комплексов вовлечен виолаксантиновый цикл. Защитная роль виолаксантинового цикла в условиях избыточной освещенности ясна. Активность пигментов виолаксантинового цикла в условиях других стрессов изучается давно и широко, но окончательного решения вопроса о его роли при воздействии того или иного фактора, как и о точном механизме тушения, нет. [4,5,7,10]

Виолаксантиновый цикл обнаружен в хлоропластах различных фотосинтезирующих организмов: высших растений, мхов, зеленых и бурых водорослей. У диатомовых водорослей, эвгленовых и некоторых других существует аналогичный цикл, но в превращениях участвуют другие эпоксиоксантофиллы: диатоксантин и диадиноксантин [16]. В определенных условиях диатомовые водоросли могут иметь как виолаксантиновый, так и диадиноксантинный цикл [9,10]

Организация ксантофиллов, участвующих в виолаксантинцикле, довольно сложна. Около 1% виолаксантина находится в оболочках хлоропластов [12] и этот виолаксантин дезэпоксируется без стехиометрического увеличения зеаксантина. Большинство пигментов виолаксантинцикла локализуется в тилакоидных оболочках. Дезэпоксидация виолаксантина происходит как в тилакоидах гран, так и в тилакоидах стромы [2,8,11]. О распределении пигментов цикла среди пигментов белковых комплексов много противоречивых сообщений. Как известно, светособирающий комплекс состоит из нескольких слоев [9,13]. Внутренний слой состоит из хлорофилла а, р-каротина и связанных с ними белков. При фракционном разделении пигмент-белковых комплексов значительная часть пигментов цикла находилась в свободном состоянии, но, возможно, они освобождались во время экстракции. Нужно отметить, что виолаксантинцикл может функционировать при отсутствии связанных с пигментами белков, именно они являются более эффективными как в светособирающей, так и в фотозащитной функции.

Общее содержание пигментов цикла варьирует в зависимости от вида растений и условий среды. Их количество увеличивается как в высших растениях [2,16], так и в зеленых водорослях *Chlorella* [12] при сильном увеличении освещенности, а также в некоторых других неблагоприятных условиях [8,13].

Большинство информации о регуляции виолаксантинцикла получено из опытов с высшими растениями. Внешние факторы, от которых главным образом зависит функционирование цикла, - это свет, температура и состав газовой среды, внутренние - рН, наличие кофакторов и активность энзимов.

Связь ксантофиллового цикла с процессом фотосинтеза считается установленной, но роль его в этом процессе еще до конца не ясна. Идея об участии виолаксантинцикла в выделении кислорода в процессе фотосинтеза возникла у М. Кальвина и Д. И. Сапожникова [9] при рассмотрении прежде всего химического строения ксантофиллов этого цикла. Было установлено, что место действия цикла находится вблизи кислородвыделяющих систем. Так, было обнаружено, что удаление из исследуемого растения марганца сильно нарушало работу виолаксантинцикла. Было показано, что реакции превращения ксантофиллов могут быть заторможены теми же ингибиторами, которые подавляют выделение кислорода при фотосинтезе (гидроксиламин и диурон).

Большая часть информации о роли ксантофиллового цикла в фотозащите получена методом флуоресцентного анализа. Флуоресценция хлорофилла при комнатной температуре соответствует части световой энергии, улавливаемой фотосинтетическими пигментами и, в основном, испускается из ФС II [8,9]. Флуоресценция низка, когда абсорбируемая энергия эффективно используется в фотохимии (фотохимическое тушение) или в других процессах, суммарно называемых нефотохимическое тушение. Экспериментально фотохимическое тушение может быть снижено до нуля посредством насыщающих световых импульсов, и в этом случае может быть оценено нефотохимическое тушение [7,11].

Эти противоречивые и разрозненные данные были объединены в схему термического рассеивания энергии, которая требует дальнейших исследований [2,5,13]. Структурно-функциональные перестройки фотосинтетического аппарата, происходящие в период подготовки к зимнему покою, являются более долговременными по сравнению с работой быстрообратимого ксантофиллового цикла [1,9,12,13].

Если стратегия хвойных заключается в снижении фотосинтетической активности в зимний период и защите ассимиляционного аппарата от деструкции, то травянистые растения стремятся к наиболее успешной функциональной адаптации к действию низких температур, с «наименьшими потерями» в интенсивности фотосинтеза, что и было обнаружено в опыте по действию низкой закаливающей температуры на *Triticum aestivum* L. [14]. В результате проведенных экспериментов обнаружено, что результатом холодового закаливания *Triticum aestivum* L. являлось усиление утилизации поглощенной энергии фотохимическим путем (оцениваемое по увеличению коэффициента фотохимического тушения), которое оказалось достаточным для нормального функционирования растений, и включение дополнительных механизмов (рассеивание энергии из реакционных центров или зеаксантинзависимое тушение) в этих условиях не потребовалось [14].

Результат действия отрицательных температур на *Triticum aestivum* L. зависел от уровня освещенности. Увеличение интенсивности фотосинтеза через 12 часов в последствии темноты (отсутствие светового стресса) можно объяснить активизацией в этих условиях метаболических процессов, для формирования которых необходима энергия. Однако продолжительность адаптивных изменений зависит от времени действия стрессового фактора, после определенного лимита, после которого наступает истощение. Когда пределы адапционной возможности у пшеницы были превышены (после 24 часов), наступило устойчивое ингибирование фотосинтеза [14].

Обнаружены различия в сезонной динамике содержания пигментов между древесными хвойными и травянистыми растениями, произрастающими в условиях загрязнения. Так, у *Festuca pratensis* Huds. в начале вегетационного сезона содержание хлорофиллов было снижено в условиях загрязнения, а у хвойных – повышено [10,14]. Данные по влиянию загрязнения на различные параметры, характеризующие состояние фотосинтетического аппарата, показали, что увеличение содержания каротиноидов, которое отмечается в литературе, свидетельствует в пользу гипотезы о функциональной роли пигментов виолаксантинового цикла, которая может быть связана как с усилением защитной, так и с антиоксидантной функцией [1,11,12,13].

### **Заключение**

Фотосинтетический аппарат растений – одна из наиболее чувствительных к абиотическому стрессу клеточных систем. На всем протяжении процесса вегетации растения подвержены негативному воздействию стрессовых факторов различной природы, что приводит к снижению продуктивности за счет ингибирования роста и фотосинтеза. Изучение путей повышения устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды относится к числу приоритетных направлений современной физиологии растений.

Из совокупности полученной информации следует, что одним из ключевых путей повышения стресс-устойчивости фотосинтетического аппарата при действии индукторов защитных систем растений является увеличение активности антиоксидантных ферментов и/или содержания низкомолекулярных антиоксидантов.

Результаты исследования фотосинтетического аппарата с учетом роли пигментов в условиях слабого и сильного загрязнения могут быть использованы в экологическом мониторинге.

## Список литературы

1. Брилкина, А.А. Прооксидантно-антиоксидантное равновесие у растений при воздействии гипертермии и экзогенных фитогормонов/ Брилкина А.А. // Дис. на соис. уч. ст. канд. биол. наук. – Н. Новгород. – 2002. –163 с.
2. Пронина, Н.Б. Экологические стрессы / Н.Б. Пронина– М.: МСХА, 2010. – 310 с.
3. Сафин, Р.И. Оптимизация минерального питания и защиты растений в адаптивных технологиях возделывания картофеля в лесостепи Поволжья / Р.И. Сафин // Автореф. дис. д-ра с.-х. наук. – Казань, 2002. - 45 с.
4. Сухенко, Л.Т. Особенности взаимодействия некоторых биологически активных веществ растений и бактерий / Л.Т. Сухенко, Г.Н. Назарова, М.А. Егоров, А.М. Имашева // Актуальные вопросы экологии и природопользования: Тез. докл. Междунар. научно-практической конф. – Ставрополь, 2005. – С. 244-245.
5. Таланов, И.П. Теоретическое обоснование и приемы формирования высокопродуктивных ценозов яровой пшеницы в лесостепи Поволжья / И.П. Таланов // Автореф. дис. докт. с.-х. наук. – Казань, 2003. – 39 с.
6. Третьяков, Н.Н. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Н.Н. Третьяков, Е.И. Кошкин, Н.М. Макрушина.– М.: Колос, 1998. - 640 с.
7. Усманов, И.Ю., Рахманкулова, З.Ф., Кулагин, А.Ю. Экологическая физиология растений. – М.: Логос, 2001. – 213 с.
8. Якушкина, Н.И. Физиология растений / Н.И. Якушкина, Е.Ю. Бахтенко. – М.: Владос, 2005. – 463 с.
9. Bao, Y., Williamson, G., Mannenrvik, B., Jemth, P. Reduction of thymine hydroperoxide by phospholipids hydroperoxide glytathione peroxidase and glutathione transferases // FEBS Lett. 1997. – V. 410, №2-3. – P. 210-212.
10. . Bowler, C., Mntagu, M., Inze, D. Superoxide dismutase and stress tolerance // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1992. - V. 43. – P.83-116.
11. Cerutti, P. A. Prooxidant states and tumor promotion // Science. 1985. – V. 227. – P. –375-381.
12. Chernikova, T. Ozone tolerance and antioxidant enzyme activity in soybean cultivars / T.Chernikova, J.M. Robinson E.H., Lee // Photosynth. Res. 2000. - V. 64. – P. 15-26.
13. Corpas, F.J. Peroxisomes as a source of reactive oxygen species and nitric oxide signal molecules in plant cells/ F.J. Corpas, J.B.Barroso, L.A. del Rio // Trends Plant Sci.-2001. – V. 8. – №4 – P. 145-150.
14. Научная библиотека диссертаций и авторефератов disserCat <http://www.dissertat.com/content/fotosinteticheskii-apparat-rastanii-pri-vozdeistvii-razlichnykh-neblagopriyatnykh-faktorov#ixzz43ZD9ibsN>

УДК 504.064

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИНДИКАТОРЫ ДЛЯ МОНИТОРИНГА СОСТОЯНИЯ ВОДНЫХ РЕСУРСОВ АГРОСФЕРЫ ЗОНЫ ВЛИЯНИЯ УРБОСИСТЕМ

**Прищеп А.Н.**

Национальный университет водного хозяйства и природопользования, г.Ровно, Украина, [a.m.pryshchepa@nuwm.edu.ua](mailto:a.m.pryshchepa@nuwm.edu.ua)

*Approaches for selection of indicators using and water pollution resources of hierarchical level of administrative – territorial units in the context of sustainable development in the article were studied. The indicator approach for water pollution monitoring of agrosphere within influenced zone of Urban System was proposed.*