

Сезонная динамика фотосинтетической активности листьев рододендронов (по данным регистрации флуоресценции)

Володько И. К., Алферович Ж. Д.

Центральный ботанический сад НАН Беларуси, г. Минск, Республика Беларусь,
i.volodko@cbg.org.by

Резюме. С использованием регистрации параметров флуоресценции хлорофилла интактных листьев установлено, что фотосинтетический аппарат вечнозеленых и полувечнозеленых видов рододендрона обладает достаточно высокой устойчивостью к низким температурам и способен утилизировать световую энергию при невысоких отрицательных температурах. Выявлены разные сценарии в реакции фотосинтетического аппарата листьев вечнозеленых видов на неблагоприятные зимние условия. У одних видов наблюдается резкое снижение фотосинтетической активности в период наиболее низких температур, тогда как у других она сохраняется на относительно высоком уровне в течение всех зимних месяцев. У полувечнозеленых видов снижение фотосинтетической активности листьев в осенний период сопряжено с накоплением антоциановых пигментов.

Sezonal dynamic of photosynthetic activity of rhododendron's leaves. Volodko I. K., Alferovich Zh. D. **Summary.** It is established that in the conditions of Belarus leaves of evergreen types of a rhododendron have age from 2 to 7 years. By registration of parameters of fluorescence of chlorophyll a of intact leaves it is shown that the highest photosynthetic activity characterizes leaves at the age of 1–3 years. By the end of life photosynthetic activity of the assimilatory device of leaves, as a rule, decreases, however remains at rather high level that points to biological expediency of longevity of leaves at evergreen types of a rhododendron.

В условиях умеренного климата растения испытывают в течение года воздействие комплекса факторов внешней среды, сочетание и интенсивность которых меняется как в течение суток, так и сезонно. Растения по-разному приспособились к годичному ритму метеорологических факторов. У древесных и кустарниковых растений в процессе эволюции выработались 2 важнейшие стратегии поведения в отношении ассимиляционного аппарата: листопадность и вечнозеленость. Уникальность рода *Rhododendron* L. состоит в том, что в его составе присутствуют как листопадные, так и вечнозеленые виды, а также промежуточная форма — полувечнозеленые виды. У листопадных видов ассимиляционный аппарат формируется и функционирует исключительно в период одного вегетационного сезона, тогда как у вечнозеленых он выполняет свои функции круглогодично, причем в течение нескольких сезонов. Согласно нашим наблюдениям в условиях г. Минска, период жизни листьев у полувечнозеленых и вечнозеленых видов составляет от 1 до 6 лет [1].

В целях выяснения роли зимнезелености в жизни представителей рода *Rhododendron* L. представляло интерес изучить фотосинтетическую активность ассимиляционного аппарата вечнозеленых видов рододендрона в сезонном цикле развития. Для этих целей уместно использовать флуоресцентный метод, который позволяет обнаружить изменения в первичных процессах фотосинтеза в интактных тканях листа или других хлорофилл-содержащих органах рас-

тений задолго до видимых нарушений физиологического состояния растения [2, 3]. Этот метод широко используется в изучении реакции растений на разнообразные стрессы. Для оценки состояния фотосинтетического аппарата наиболее часто используется параметр F_v/F_m — потенциальный квантовый выход фотохимических реакций ФС II, который коррелирует с квантовым выходом фотосинтеза. Данный показатель позволяет исследовать протекание фотохимических реакций, связанных с функционированием ФС II у высших растений, которая считается более чувствительной к факторам внешней среды, чем фотосистема I [4].

В здоровых листьях при оптимальных условиях внешней среды величина параметра F_v/F_m находится в пределах, близких к 0,8 [5]. В неблагоприятных условиях среды, по мере усиления напряженности действия экстремального фактора наблюдается снижение величины параметра F_v/F_m .

Объектами исследования являлись 12 вечнозеленных (*Rhododendron ambiguum* Hemsl., *Rh. brachycarpum* D. Don., *Rh. carolinianum* Rehd., *Rh. catawbiense* Michx., *Rh. fargesii* Franch., *Rh. fauriei* Franch., *Rh. fortunei* Lindl., *Rh. haemaleum* Balfoul et Forrest, *Rh. hirsutum* L., *Rh. maximum* L., *Rh. ponticum* L., *Rh. smirnowii* Trautv. *Rh. williamsianum* Rehd. et Wils.) и 4 полувечнозеленые (*Rh. dauricum* L., *Rh. ledebourii* Pojark, *Rh. obtusum* (Lindl) Planch., *Rh. sichotense* Pojark.) виды из коллекции рододендрона Центрального ботанического сада НАН Беларуси. Возраст растений — 30–35 лет. Для исследования было отобрано по 3–5 одновозрастных растений каждого вида. Переменную флуоресценцию хлорофилла интактных листьев регистрировали с помощью портативного флуориметра РАМ-2100. Регистрировали параметр переменной флуоресценции хлорофилла Y — суммарный показатель эффективности преобразования поглощенной световой энергии, иногда этот показатель называют квантовым выходом фотосистемы II. Исследования велись на интактных листьях растений прямо в полевых условиях в течение всего года. Одновременно осуществляли регистрацию освещенности и температуры окружающего воздуха. Исследования проводились на листьях текущего года. При каждом определении выполнялось от 12 до 20 замеров в зависимости от степени их вариации. Для исключения попадания прямых солнечных лучей на объекты исследования регистрацию проводили в пасмурную погоду либо в утренние часы.

В таблице представлены усредненные за 6 лет наблюдений данные по сезонной динамике параметра флуоресценции Y листьев 12 вечнозеленых и 4 полувечнозеленых видов рододендрона. При усреднении данных в расчет брались показания, полученные при примерно одинаковых температурных условиях регистрации флуоресценции.

Как видно из таблицы, в середине вегетации (июль) при благоприятных погодных условиях у полностью сформировавшихся листьев текущего прироста у всех изученных видов рододендрона потенциальный квантовый выход фотохимических реакций ФС 2 (Y) имеет значения близкие к 0,8. Несколько ниже этот показатель у *Rh. obtusum*. Значения показателя qN находятся в это время в границах 0,5–0,6 ед. Несколько больше этот показатель оказался у *Rh. fargesii* — 0,70 ед. В случае продолжительного (до 2 недель) отсутствия осадков в этот период вегетации (это имело место в августе 2013 г.) у отдельных видов (*Rh. obtusum*, *Rh. ponticum*, *Rh. carolinianum*) отмечено снижение показателя Y до 0,57–0,70 ед., что, очевидно, отражает повышенную чувствительность этих видов к водному дефициту.

В осенний период по мере снижения температуры воздуха динамика показателя Y у вечнозеленых и полувечнозеленых видов существенно различалась. У полувечнозеленых видов в это время отмечено резкое снижение этого показателя спад. У *Rh. dauricum*, *Rh. sichotense*, *Rh. ledebourii* к середине ноября при дневных положительных температурах +7...+10°C значения Y составляли 0,41–0,55 ед. К этому времени большинство листьев у этих видов приобретало буровато-коричневую окраску. У вечнозеленых видов, а также у полувечнозеленого *Rh. obtusum* значения показателя Y в осенний период сохранялись на достаточно высоком уровне и составляли от 0,67 до 0,76 ед., при этом у некоторых видов (*Rh. carolinianum*, *Rh. fauriei*, *Rh. brachycarpum*, *Rh. ambiguum*, *Rh. ponticum*). они были практически на уровне летних значений.

Значения параметра флуоресценции Y (отн. ед.) листьев рододендронов в годичном цикле развития растений

Наименование вида	Месяцы года и температура воздуха (°C)									
	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV
	+20	+20	+13	+8	+7	-1	+2	+3	+8	+12
<i>Rh. ponticum</i>	0,75	0,70	0,75	0,70	0,69	0,36	0,38	0,18	0,40	0,44
<i>Rh. maximum</i>	0,80	0,76	0,75	0,65	0,69	0,54	0,42	0,46	0,55	0,54
<i>Rh. brachycarpum</i>	0,82	0,80	0,78	0,56	0,68	0,42	0,54	0,47	0,54	0,65
<i>Rh. fauriei</i>	0,82	0,80	0,79	0,60	0,72	0,52	0,54	0,50	0,56	0,59
<i>Rh. fortunei</i>	0,79	0,77	0,76	0,55	0,70	0,49	0,52	0,48	0,57	0,43
<i>Rh. fargesii</i>	0,78	0,80	0,76	0,56	0,70	0,60	0,42	0,30	0,58	0,54
<i>Rh. catawbiense</i>	0,77	0,76	0,74	0,74	0,69	0,49	0,53	0,30	0,55	0,46
<i>Rh. smirnowii</i>	0,80	0,79	0,79	0,73	0,69	0,69	0,47	0,20	0,57	0,53
<i>Rh. williamsianum</i>	0,79	0,80	0,80	–	0,72	0,60	0,44	0,20	0,49	0,35
<i>Rh. haemaleum</i>	0,79	0,80	0,77	–	0,70	0,36	–	0,12	0,46	0,50
<i>Rh. ambiguum</i>	0,82	0,79	0,77	–	0,76	0,55	0,55	0,24	0,57	0,61
<i>Rh. hirsutum</i>	0,80	0,80	0,78	0,68	0,71	0,29	0,30	0,11	0,43	0,50
<i>Rh. carolinianum</i>	0,74	0,71	0,73	0,69	0,71	0,59	0,35	0,39	0,59	0,57
<i>Rh. obtusum</i>	0,72	0,57	0,66	–	0,67	0,33	0,27	0,06	–	0,36
<i>Rh. dauricum</i>	0,80	0,78	0,76	0,59	0,41	0,39	0,39	0,38	0,42	0,59
<i>Rh. ledebourii</i>	0,80	0,75	0,76	–	0,55	0,47	0,37	0,24	0,50	0,51
<i>Rh. sichotense</i>	0,81	0,76	0,81	–	0,44	0,53	0,39	0,02	0,25	0,52

С началом зимнего периода регистрацию флуоресценции в полевых условиях проводили в дни с невысокими отрицательными или плюсовыми температурами. В декабре флуоресценцию листьев рододендронов регистрировали при температуре окружающего воздуха -1°C . Фотосинтетический аппарат изученных видов неодинаково отреагировал на отрицательную температуру. Понижение температуры ниже нуля вызвало резкое снижение показаний параметра Y (в 2,0–2,4 раза) у менее зимостойких вечнозеленых видов *Rh. ponticum*, *Rh. haemaleum* и *Rh. hirsutum*, а также у полувечнозеленого *Rh. obtusum*. В результате в указанный период времени эти виды по абсолютным значениям параметра Y (0,33–0,36) оказались с минимальными значениями среди изученных видов. Вторую, самую крупную по количеству группу образовали вечнозеленые виды *Rh. catawbiense*, *Rh. maximum*, *Rh. brachycarpum*, *Rh. fauriei*, *Rh. fortunei*, *Rh. ambiguum*, у которых значения параметра Y понизились по сравнению с осенним периодом в 1,4–1,7 раза и по абсолютным значениям находились в диапазоне 0,42–0,55 ед. Третью группу объединяют вечнозеленые виды *Rh. fargesii*, *Rh. williamsianum*, *Rh. carolinianum*, у которых значения параметра Y по сравнению с осенним периодом снизились менее чем на 20%. Абсолютные значения этого показателя у этих видов оставались высокими и находились в границах 0,59–0,60 ед. Четвертую группу формируют полувечнозеленые виды *Rh. dauricum*, *Rh. sichotense*, *Rh. ledebourii*, характеризующиеся сохранением относительно низкого уровня параметра Y (0,30–0,53). Особо следует выделить *Rh. smirnowii*, для которого отрицательная температура совершенно не повлияла на параметр Y и он оставался самым высоким (0,69) среди всех видов.

Приводимые ниже данные о динамике параметров флуоресценции в зимне-весенний период были получены в сезоны 2013–2014 и 2014–2015 гг., которые характеризовались определенной аномальностью погодных условий. В зиму 2013–2014 гг. настоящая зимняя погода со снегом

и морозами до -24°C отмечалась лишь во второй половине января. В зиму 2014–2015 гг. самые низкие температуры (до -18°C) наблюдались только в декабре. В остальное зимнее время стояла мягкая, бесснежная погода. Это позволило проводить регистрацию параметров флуоресценции в полевых условиях, начиная с февраля месяца. Независимо от предшествующих температурных условий прослеживаются следующие тренды в динамике параметра Y в зимний период.

Выделяется группа видов, у которых в течение всех зимних месяцев (декабрь — начало марта) значения показателя Y при температурах близких к нулю поддерживаются на относительно высоком и стабильном уровне (0,42–0,59 ед.). Эту группу видов составляют *Rh. maximum*, *Rh. brachycarpum*, *Rh. fauriei*, *Rh. fortunei*. Ближе к ним располагаются *Rh. carolinianum*, у которого отмечается заметное снижение показателя в январе, однако в дальнейшем уровень этого показателя остается стабильным и достаточно высоким (0,35–0,39 ед.). Следующую группу образуют вечнозеленые виды, у которых значения показателя Y в середине февраля снизились до уровня 0,18–0,30 ед. Сюда входят *Rh. smirnowii*, *Rh. williamsianum*, *Rh. catawbiense*, *Rh. fargesii*, *Rh. ambiguum*, *Rh. ponticum*. Среди них следует выделить *Rh. smirnowii*, который превосходит остальных по интенсивности снижения параметра Y в зимнее время (более чем в 3 раза). 2 вечнозеленых вида *Rh. haemaleum* и *Rh. hirsutum* вместе с *Rh. obtusum* и *Rh. sichotense* образуют группу с крайне низкими показаниями Y в феврале, при этом следует отметить, что 3 первых вида имели наиболее низкие значения Y и в начале зимы.

У полувечнозеленых видов *Rh. dauricum* и *Rh. ledebourii* значения показателя Y сохранялись в течение всей зимы примерно на одном и том же уровне и были близки по абсолютным значениям *Rh. carolinianum*.

С наступлением весны и повышением температуры воздуха значения показателя Y у большинства видов повысились относительно зимних значений и составили на конец марта от 0,25 ед. у *Rh. sichotense* до 0,59 ед. у *Rh. carolinianum*. Наибольшее повышение показателя Y имели виды, характеризующиеся наиболее низкими его значениями в зимнее время (*Rh. hirsutum*, *Rh. obtusum*, *Rh. haemaleum*, *Rh. smirnowii*). Сравнивая значения показателя Y , полученные при сопоставимых температурах в осеннее и весеннее время, следует отметить, что, по крайней мере, в первой половине весны у всех изученных вечнозеленых видов весенние показания уступают по абсолютным значениям осенним на величину от 18–19% у *Rh. brachycarpum* и *Rh. smirnowii* до 47–63% у *Rh. ponticum* и *Rh. williamsianum*. У полувечнозеленых видов *Rh. sichotense*, *Rh. dauricum* и *Rh. ledebourii* ранневесенние значения этого параметра были близкими к позднеосенним и даже их превосходили, т. е. зимние температуры у этих видов оказали меньшее воздействие на фотосинтетический аппарат, чем у вечнозеленых видов.

Таким образом, при благоприятных погодных условиях прослеживаются следующие тренды в сезонной динамике параметров флуоресценции.

В осенний период по мере понижения температуры воздуха значения показателя Y постепенно снижаются. В большей степени этот процесс выражен у полувечнозеленых видов. В зимние месяцы при близких к нулю температурах у ряда зимостойких видов значения показателя Y сохраняются на стабильно высоком уровне, что косвенно свидетельствует о достаточно высокой физиологической активности их ассимиляционного аппарата в этот период времени и его относительной устойчивости к низким температурам. У полувечнозеленых видов значения показателя Y также сохраняют относительно стабильный пониженный уровень в зимние месяцы. У менее зимостойких вечнозеленых и полувечнозеленых видов и у *Rh. smirnowii* во второй половине зимовки имеют место резкие падения значений показателя Y .

В весенний период с повышением температуры окружающего воздуха параметр флуоресценции Y восстанавливается замедленно. Этот процесс протекает более активно у зимостойких полувечнозеленых видов, отличающихся более ранним началом вегетации. Полное восстановление активного физиологического состояния ассимиляционного аппарата у рододендронов, судя по значениям параметров флуоресценции, наступает не раньше мая.

Исходя из полученных результатов можно сделать заключение о том, что фотосинтетический аппарат у вечнозеленых и полувечнозеленых видов рододендрона отличается достаточно

высокой устойчивостью к низким температурам. Он проявляет относительно высокую физиологическую активность в осенний период при низких положительных температурах. Адаптация фотосинтетического аппарата к низким зимним температурам у полувечнозеленых и вечнозеленых видов осуществляется, по-видимому, разными путями. У полувечнозеленых видов в осенний период отмечается постепенное затухание фотосинтетической активности, сопровождающееся накоплением антоциановых пигментов. Предположительно последние и являются тем триггером, который ингибирует фотосинтетическую активность у полувечнозеленых видов. У вечнозеленых видов явное снижение фотосинтетической активности, а именно процессов, определяющих функционирование фотосистемы II, происходит под действием отрицательных зимних температур преимущественно у более зимостойких видов.

Ингибирование функциональной активности фотосинтетического аппарата в зимние месяцы отмечено Я. Яцко [6] у ряда хвойных, кустарничковых и травянистых вечнозеленых видов на севере России, что рассматривается автором как механизм защиты реакционных центров фотосистемы II от фотодинамического эффекта. По аналогии можно предположить, что этот механизм функционирует и у зимостойких видов рододендрона.

У менее зимостойких видов фотосинтетический аппарат в течение зимовки находится в физиологически более активном состоянии и более уязвим отрицательной температурой, что часто проявляется в повреждении их листовых пластинок во второй половине зимовки при относительно высокой солнечной инсоляции.

Список литературы:

1. Володько И. К., Алферович Ж. Д. Фотосинтетическая активность разновозрастных листьев вечнозеленых рододендронов. // Мат. VII Междунар. науч. конф. «Цветоводство: история, теория, практика», Минск, 24–26 мая 2016 г., Минск: Конфидо. 2016. С. 73–74.
2. Stirbet A. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll *a* fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. // Journal of Photochemistry and Photobiology. — B: Biology. 2011. Vol. 104 (1). P. 236–257.
3. Fernandez-Jaramillo A. A. et al. Instrumentation in Developing Chlorophyll Fluorescence Biosensing: A Review // Sensors. — 2012. Vol. 12. P. 11853–11869.
4. Рубин А. Б. Биофизика фотосинтеза и методы экологического мониторинга // Технология живых систем. 2005. Т. 2. С. 47–68.
5. Krause G. H., Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. // Annu. rev. Plant Physiol / . — 1991. — Vol. 42. — P. 313–349.
6. Яцко Я. Н. Пигментный аппарат вечнозеленых растений на Севере. // Автореф. канд. дисс. Санкт-Петербург. 2010. — 22 с.