

Сопоставление результатов анализа рассмотренной схемы с рядом других экспериментальных данных показывает возможность ее достаточно широкого использования в решении экофизиологических вопросов взаимосвязи фотосинтеза и, дыхания растений.

Литература

- Арнон Д. И. Фотосинтетическое фосфорилирование и единая схема фотосинтеза // Труды V Международного биохимического конгресса. Симпозиум VI. Механизм фотосинтеза. М. 1962. С. 208–242.
- Бассем Дж. А., Калвин М. Путь CO<sub>2</sub> в фотосинтезирующем растении // Труды V Международного биохимического конгресса. Симпозиум VI. Механизм фотосинтеза. М. 1962. С. 300–320.
- Быков О. Д. Некоторые вопросы взаимосвязи дыхания и фотосинтеза растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1963. 22 с.
- Быков О. Д. Фотодыхание и остаточное дыхание на свету листьев земляники до и после тепловой закалики // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 3.
- Быков О. Д., Сахаров Б. В. Фотосинтетический CO<sub>2</sub>-газообмен листьев пшеницы: анализ эффекта Варбурга // Физиология растений. 1980. Т. 27. № 6. С. 12–21.
- Головки Т. К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб.: Наука. 1999. 204с.
- Заленский О. В. О взаимоотношениях между фотосинтезом и дыханием // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 11. С. 1674–1691.
- Медведев С. С. Физиология растений. Изд-во СПбГУ. 2004. 336 с.
- Моуз А. Продукты фиксации CO<sub>2</sub> растениями. Соотношение между фотосинтезом и дыханием // Труды V Международного биохимического конгресса. Симпозиум VI. Механизм фотосинтеза. М. 1962. С. 321–331.
- Мокроносов А. Т., Гавриленко В. Ф. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М. Изд-во МГУ. 1992. 320с.
- Семихатова О. А., Чиркова Т. В. Физиология дыхания растений. Изд-во СПбГУ. 2001. 220с.

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛЕТОК ЛИСТА *TRITICUM AESTIVUM* L. (РОАСЕАЕ) В НАЧАЛЬНЫЙ ПЕРИОД ХОЛОДОВОЙ АДАПТАЦИИ**

**Венжик Ю. В., Фролова С. А., Котеева Н. К. \*, Титов А. Ф.**

*Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН  
\*Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН*

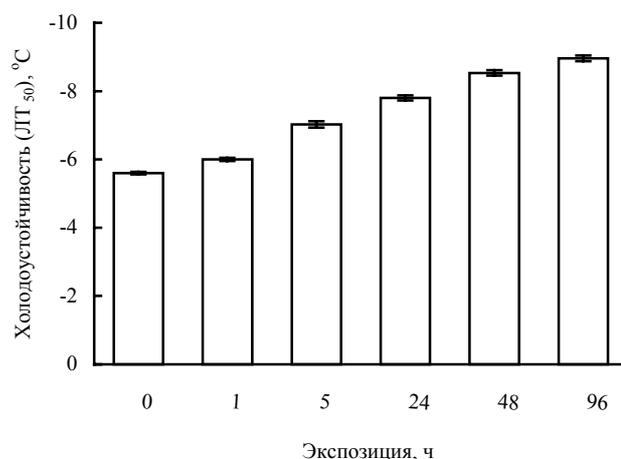
Действие низких температур на растения вызывает в их клетках и тканях широкий спектр структурных и функциональных изменений, значительная часть которых носит защитно-приспособительный характер (Силаева, 1978; Туманов, 1979; Levitt, 1980; Дроздов и др., 1984; Титов, 1989; Кузнецов, 1992; Мирославов, 1994; Kratsch, Wise, 2000; Трунова, 2007). Они сравнительно хорошо изучены, но, как правило, характеризуют завершающий этап процесса холодовой адаптации. В отличие от этого ее начальный период исследован гораздо в меньшей степени, хотя именно в первые часы (сутки) действия холода в клетках и тканях растений происходят весьма важные события, во многом предопределяющие последующий ход процесса адаптации (Титов и др., 2006). Учитывая это, в задачу нашего исследования входило изучение изменений устойчивости, ультраструктуры клеток листа, содержания фотосинтетических пигментов и флуоресценции хлорофилла в начальный период холодового закаливания пшеницы.

Опыты проводили с проростками озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) морозостойкого сорта Московская 39, которые по достижению недельного возраста подвергали действию закалывающей температуры 4°C.

*Холодостойчивость.* Исследования показали, что уже спустя 1 ч после начала закаливания происходит небольшое, но достоверное повышение устойчивости клеток листьев пшеницы, а к концу четвертых суток она достигает максимального уровня, сохраняясь в дальнейшем неизменной (рис.).

*Ультраструктура.* Первые ультраструктурные изменения в клетках мезофилла листьев пшеницы под влиянием температуры 4°C наблюдались уже через 1 ч охлаждения. В этот момент зафиксировано некоторое уплотнение стромы хлоропластов и матрикса митохондрий, появление инвагинаций и выростов у хлоропластов, а также увеличение парциального объема их стромы. Кроме того, в ультраструктуре хлоропластов выявлены изменения, отражающие перестройку тилакоидной системы: увеличение доли гран с малым (2–3) количеством тилакоидов и уменьшение доли крупных гран (табл. 1), хотя общее число гран на единицу площади пластид существенно не изменялось (табл. 2). Об уменьшении размеров гран свидетельствовало снижение среднего числа тилакоидов в гране и уменьшение длинной оси гран (табл. 2).

Спустя 24 ч от начала закаливания в клетках мезофилла листа отмечено увеличение размеров пероксисом и хлоропластов, а также количества митохондрий и пероксисом. В клетках растений, закалываемых в течение 96 ч, обнаружено снижение не только размеров гран хлоропластов, но и их количества, а также коэффициента гранальности по сравнению с контрольными растениями того же возраста (табл. 2).



Влияние холодного закаливания (4°C) на устойчивость проростков пшеницы

Таблица 1

**Влияние холодного закаливания (4°C) на распределение гран по числу тилакоидов в хлоропластах клеток мезофилла листьев у проростков пшеницы, %**

Число тилакоидов в гране, шт.	Экспозиция, ч						
	при 25°C			при 4°C			
	0	24	96	1	5	24	96
2–3	11	15	9	21	21	27	30
4–6	43	32	30	39	44	42	42
7–10	34	34	46	27	30	21	14
11–16	11	17	14	12	4	9	13
17 и более	1	2	1	1	1	1	1

Таблица 2

**Влияние холодного закаливания (4°C) на тилакоидную систему хлоропластов в клетках мезофилла листьев у проростков пшеницы**

Показатели	Экспозиция, ч						
	при 25°C			при 4°C			
	0	24	96	1	5	24	96
Число тилакоидов в гране, шт	7±0,2	8±0,3	8±0,4	6±0,4	6±0,1	6±0,3	6±0,3
Число гран на 10 мкм <sup>2</sup> площади хлоропласта, шт	27±3	30±2	27±2	29±2	25±2	28±2	21±2
Длина грани, мкм	0,36±0,01	0,38±0,01	0,39±0,01	0,32±0,01	0,32±0,01	0,33±0,01	0,32±0,01
Высота грани, мкм	0,13±0,01	0,13±0,01	0,13±0,01	0,13±0,01	0,11±0,01	0,11±0,01	0,10±0,01
Коэффициент гранальности	1,3	1,3	1,3	1,4	1,2	1,1	1,0

*Содержание фотосинтетических пигментов.* Динамика содержания пигментов в светособирающем комплексе (ССК) и фотосистемах (ФС I+II) при закаливании носила сходный характер. В частности, содержание хлорофиллов в ССК снижалось в течение первых 24 ч действия холода, а в фотосистемах (I+II) – через 48 ч от начала закаливания. Затем (при достижении максимальной устойчивости) содержание пигментов постепенно увеличивалось и оставалось в дальнейшем на уровне близком к контрольному.

*Параметры флуоресценции хлорофилла.* Исследования показали, что через 5 ч от начала охлаждения проростков пшеницы происходит небольшое уменьшение относительной скорости электронного транспорта (табл. 3). Однако спустя 96 ч закаливания она была снижена только на 13 % по сравнению с контрольным уровнем. Кроме того, под действием закаливающей температуры уменьшалась и максимальная эффективность фотосистемы II, достоверное снижение которой наблюдали через 24 ч от начала эксперимента (табл. 3). Важно, что через 96 ч охлаждения данный показатель у закаленных проростков был лишь на 20% ниже, чем у контрольных растений. Наряду с этим, отмечено усиление нефотохимического тушения, наиболее выраженное именно через 96 ч от начала действия холода (табл. 3).

В целом, полученные результаты показывают, что уже в самый начальный период закаливания на фоне роста холодоустойчивости растений в клетках их листьев наблюдается целый комплекс ультраструктурных изменений, носящих, очевидно, адаптивный характер. К ним относятся увеличение размеров пероксисом и хлоро-

пластов, количества митохондрий, а также перестройка тилакоидной системы хлоропластов (увеличение доли мелких гран), сопровождающаяся уменьшением коэффициента гранальности (то есть формированием, так называемого, «светового типа» структуры хлоропластов). В это же время (через 1 ч закаливания) зафиксировано существенное уменьшение содержания зеленых пигментов, что может быть связано с перестройкой тилакоидной системы хлоропластов. В наших опытах также установлено очень незначительное (лишь на 15–20 %) снижение скорости электронного транспорта и максимальной эффективности фотосистемы II, а также повышение коэффициента нефотохимического тушения, которое считается адаптивной реакцией фотосинтетического аппарата на снижение температуры (Krause et al., 1990; Demmig-Adams., Adams, 2006).

Таблица 3

**Влияние холодого закаливания (4°C) на показатели флуоресценции хлорофилла *a* в листьях проростков пшеницы**

Показатели	Экспозиция, ч						
	при 25°C			при 4°C			
	0	24	96	1	5	24	96
Скорость электронного транспорта, отн. ед.	103,8±2,0	102,2±1,5	99,2±1,5	104,5±1,7	96,7±1,0	99,8±2,2	86.3±2.7
Коэффициент нефотохимического тушения	0,562±0,01	0,575±0,01	0,586±0,02	0,573±0,01	0,603±0,02	0,595±0,02	0,632±0,02
Максимальная эффективность ФС II, отн. ед.	0,746±0,01	0,754±0,01	0,754±0,01	0,738±0,01	0,732±0,01	0,693±0,02	0,612±0,02

Таким образом, полученные нами данные позволяют заключить, что адаптация растений пшеницы к холоду включает в себя комплекс структурных и функциональных изменений, которые происходят уже в первые часы холодого закаливания. Благодаря этому у растений постепенно формируется качественно новая структурно-функциональная организация клеток, позволяющая им в дальнейшем переносить без губительных последствий действие низких температур.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 06-04-49107а).*

*Литература*

Дроздов С. Н., Курец В. К., Титов А. Ф. Терморезистентность активно вегетирующих растений. Л., 1984. 167 с.  
 Кузнецов Вл. В. Индуцибельные системы и их роль при адаптации растений к стрессорным факторам: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Кишинев, 1992. 74 с.  
 Мирослав Е. А. Структурная адаптация растений к холодному климату // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 20—26.  
 Силаева А. М. Структура хлоропластов и факторы среды. Киев, 1978. 203 с.  
 Титов А. Ф. Устойчивость активно вегетирующих растений к низким и высоким температурам: закономерности варьирования и механизмы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1989. 42 с.  
 Титов А. Ф., Акимова Т. В., Таланова В. В., Топчиева Л. В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. М., 2006. 143 с.  
 Трунова Т. И. Растение и низкотемпературный стресс. Тимирязевские чтения М., 2007. Т. 64. 54 с.  
 Туманов И. И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. М., 1979. 350 с.  
 Anderson J. M., Andersson B. The dynamic photosynthetic membrane and regulation of solar energy conversion // TIBS. 1988. Vol. 13. N 9. P. 351—355.  
 Demmig-Adams B., Adams W. W. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation // New Phytolog. 2006. Vol. 172. P. 11—21.  
 Krause G. H., Somersalo S., Zumbusch E. On the mechanism of photoinhibition in chloroplast. Relationships between changes in fluorescence and activity of photosystem II // J. Plant Physiol. 1990. Vol. 136. P. 472—479.  
 Kratsch H. A., Wise R. R. The ultrastructure of chilling stress // Plant, Cell and Environment. 2000. Vol. 23. N 4. P. 337—350.  
 Levitt J. Responses of plants to environmental stress. V. 1. Chilling, freezing and high temperature stress. New-York, 1980. 497 p.

**СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ КОМПЛЕКСОВ «КЛЕТКА-СПУТНИК – СИТОВИДНЫЙ ЭЛЕМЕНТ» ФЛОЭМНЫХ ОКОНЧАНИЙ *ALONSOA MERIDIONALIS* O. KUNTZE (SCROPHULARIACEAE)**

**Войцеховская О.В.<sup>1,2</sup>, Демченко К.Н.<sup>2</sup>, Баташев Д.Р.<sup>2</sup>, Пахомова М.В.<sup>2</sup>, Lohaus G.<sup>1</sup>, Pawlowski K.<sup>1,3</sup>, Heldt H.-W., Гамалей Ю.В.<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Department of Plant Biochemistry, A.-von-Haller-Institute for Plant Sciences, Göttingen, Germany

<sup>2</sup>С.-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

<sup>3</sup>Department of Botany, Stockholm University, Stockholm, Sweden

Терминальная флоэма мелких жилок листьев цветковых растений осуществляет сбор ассимилятов из мезофилла и их загрузку в транспортное русло флоэмы. Это наиболее высокоспециализированный отдел флоэмы, и