

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ РЕОРГАНИЗАЦИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ ХОЛОДОВОЙ АДАПТАЦИИ

© Ю. В. Венжик,¹ А. Ф. Титов,¹ В. В. Таланова,¹ Е. А. Мирославов,² Н. К. Котеева²

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

и ² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург;

¹ электронный адрес: Jul.Venzhik@gmail.com

На проростках морозостойкого сорта пшеницы изучали динамику основных структурно-функциональных показателей фотосинтетического аппарата (ФСА) и холодоустойчивости клеток листа в процессе низкотемпературной адаптации растений. Установлено, что под влиянием холода в листьях проростков происходит комплекс структурно-функциональных изменений ФСА, в результате чего уже в первые часы закаливания в клетках мезофилла начинают формироваться хлоропласты более крупных размеров с тилакоидной системой «светового типа». Благодаря структурной и функциональной перестройке (изменению содержания пигментов, стабилизации пигмент-белковых комплексов, усилению нефотохимического тушения избыточной энергии) в процессе холодовой адаптации происходит стабилизация скорости фотосинтеза. Предполагается, что наблюдаемая структурно-функциональная реорганизация ФСА является обязательным условием формирования повышенной холодоустойчивости клеток листа, что наряду с другими физиолого-биохимическими изменениями, происходящими параллельно в клетках и тканях растений, обеспечивает их выживание в условиях действия низких температур.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., холодовое закаливание, холодоустойчивость, ультраструктура хлоропластов, фотосинтез, пигменты, флуоресценция хлорофилла.

Принятые сокращения: ФСА — фотосинтетический аппарат, ССК — светособирающий комплекс.

В процессе онтогенеза растения, особенно произрастающие в средней полосе и северных широтах, очень часто подвергаются действию низких температур, которые существенно ограничивают их жизнедеятельность (Лархер, 1978; Трунова, 2007). Как показывают исследования, наиболее чувствителен к действию холода фотосинтетический аппарат (ФСА) растений (Кислюк, 1985; Kratsch, Wise, 2000; Ensminger et al., 2006), поэтому его защитно-приспособительные реакции всесторонне изучаются. Установлено, например, что под действием низкой температуры в ФСА растений происходят многочисленные структурно-функциональные изменения: увеличиваются размеры клеток мезофилла (Климов и др., 1994; Мирославов, 1994), число и размеры хлоропластов (Климов и др., 1994; Kratsch, Wise, 2000), уменьшается площадь гран (Климов и др., 1997), изменяются содержание пигментов (Maslova, Porova, 1993), параметры флуоресценции хлорофилла (Yamasaki et al., 2002), активность фотосинтетических ферментов (Strand et al., 1999), снижается интенсивность фотосинтеза (Климов и др., 1994, 1997; Ensminger et al., 2006), замедляется или прекращается рост листьев (Malone, 1993; Hurry et al., 1995). Но в большинстве своем указанные изменения характеризуют завершающий этап процесса холодовой адаптации растений, в то время как ее начальный период в этом плане почти не изучен. Вместе с тем, как показывают исследо-

вания, именно в первые часы холодовой адаптации в клетках и тканях растений происходят очень важные физиолого-биохимические и молекулярно-генетические изменения, во многом предопределяющие весь последующий ход процесса адаптации, а следовательно, и выживание растений в условиях низких температур (Титов и др., 2006; Титов, Таланова, 2009). Учитывая это, мы провели изучение динамики основных структурно-функциональных показателей ФСА и холодоустойчивости клеток листа у проростков морозостойкого сорта пшеницы в процессе холодовой адаптации, уделяя при этом особое внимание именно ее начальному этапу.

Материал и методика

Опыты проводили с 1 недельными проростками озимой пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Московская 39, выращенными на питательном растворе Кнопа в камере искусственного климата при температуре воздуха 22 °C, его относительной влажности 60—70 %, освещенности около 10 клк и фотопериоде 14 ч. Закаливание проростков проводили в течение 7 сут при 4 °C и сохранении прочих условий неизменными. Выбор температуры закаливания основан на результатах предыдущих исследований (Титов и др., 2006). Контрольные растения остава-

Таблица 1

Влияние температуры 4 °С на холодоустойчивость и площадь листьев у проростков пшеницы

Время экспозиции, ч	Холодоустойчивость (ЛТ ₅₀), °С		Площадь листа, мм ²	
	при 22 °С	при 4 °С	при 22 °С	при 4 °С
0	-5.7 ± 0.1	-5.7 ± 0.1	213 ± 5	213 ± 5
1	-5.7 ± 0.1	-6.1 ± 0.1	213 ± 5	213 ± 5
5	-5.7 ± 0.1	-7.0 ± 0.1	213 ± 5	213 ± 5
24	-5.9 ± 0.1	-7.6 ± 0.1	275 ± 9	212 ± 6
56	-5.7 ± 0.1	-8.8 ± 0.1	332 ± 11	220 ± 10
168	-5.9 ± 0.1	-8.6 ± 0.1	405 ± 18	285 ± 9

Примечание. ЛТ₅₀ — температура, вызывающая гибель 50 % палисадных клеток паренхимы листовых высечек.

лись при температуре 22 °С. Все измерения проводили на первом листе проростков пшеницы.

Об устойчивости проростков судили по температуре, вызывающей гибель 50 % палисадных клеток паренхимы листовых высечек (ЛТ₅₀) после их 5-минутного тестирующего промораживания в термоэлектрическом микрохолодильнике ТЖР-02/-20 (Интерм, Россия) при последовательном изменении температур с интервалом 0.4 °С (Балагурова и др., 1982). Жизнеспособность клеток определяли по деструкции хлоропластов и коагуляции цитоплазмы с помощью светового микроскопа Микмед-2 (ЛОМО, Россия), используя объектив 40×.

Для электронно-микроскопического исследования высечки листа фиксировали по стандартной методике 3%-ным глутаральдегидом на 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.2) при температуре 0—4 °С с постфиксацией в 2%-ном растворе OsO₄. После стандартной процедуры обезвоживания в серии спиртов и ацетона материал заливали в смесь эпоксидных смол. Срезы получали на ультрамикротоме Ultracut (Reichert, Австрия), контрастировали уранил-ацетатом и цитратом свинца в течение 10 мин, просматривали и фотографировали при увеличении 1000—25 000 на электронном микроскопе Hitachi 600 (Япония). Морфометрический анализ ультраструктуры проводили на клетках 1-го субэпидермального слоя мезофилла по стандартным методикам. Площади срезов хлоропластов измеряли палеткой, протяженность мембран тилакоидов — курвиметром. Коэффициент гранальности рассчитывали как отношение длины мембран тилакоидов, контактирующих в гранях, к длине мембран тилакоидов, контактирующих со стромой. Площадь листовой пластинки вычисляли согласно формулам (Аникиев, Кутузов, 1961).

Интенсивность CO₂-газообмена листьев изучали с помощью портативной фотосинтетической системы НСМ-1000 (Walz, Германия) сразу после охлаждения проростков (через 1, 5, 24 и 96 ч действия температуры 4 °С) при освещенности 30 клк. Прочие условия внутри листовой камеры для исследования были такими же, как в камере выращивания. Интенсивность нетто-фотосинтеза рассчитывали по известным формулам (Саеммергер, Farquhar, 1981).

Измерение параметров флуоресценции хлорофилла *a* проводили также после действия охлаждения (через 1, 5, 24 и 96 ч) с помощью флуориметра MINI-PAM (Walz, Германия). При этом листья предварительно адаптирова-

ли к темноте в течение 15 мин. Относительную скорость электронного транспорта и коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции рассчитывали по формулам (Maxwell, Johnson, 2000).

Содержание фотосинтетических пигментов определяли с использованием спектрофотометра СФ-2000 (Спектр, Россия) в спиртовой вытяжке (Lichtenthaler, Wellburn, 1983). Расчет доли пигментов ССК в общем содержании хлорофиллов (*a* и *b*) производили с учетом того, что весь хлорофилл *b* находится в светособирающем комплексе (ССК), а отношение *a/b* в ССК равно 1.2 (Lichtenthaler, 1987).

В таблицах и на графиках приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. Обсуждаются величины, достоверные при $P \leq 0.05$.

Результаты и обсуждение

Исследования показали, что рост холодоустойчивости клеток листьев у проростков пшеницы, находящихся при 4 °С, начинается через 1 ч, затем она монотонно увеличивается и спустя 4 сут достигает максимального для данных условий уровня, а далее уже не изменяется (табл. 1).

Структура хлоропластов у проростков пшеницы, выращенных при 22 °С, была типичной для этого вида растений: пластиды имели правильную линзовидную форму, хорошо развитую тилакоидную систему и мелкозернистую плотную строму, в которой располагались граны и межгранные тилакоиды (рис. 1, *a*). При 4 °С в хлоропластах листьев пшеницы происходил ряд структурных изменений. Так, уже через 1 ч от начала опыта зафиксировано увеличение площади стромы хлоропластов, а спустя 24 ч действия холода этот показатель почти в 2 раза превышал исходные значения, но в дальнейшем оставался на достигнутом уровне (табл. 2). Увеличение размеров самих хлоропластов возникает к концу 1-х сут охлаждения, при этом отношение длинной оси хлоропласта к короткой уменьшалось только к 4-м сут наблюдения (табл. 2). Последнее говорит о потере ими линзовидной формы и некотором округлении хлоропластов. Кроме того, спустя 1 ч от начала закаливания на фоне снижения количества гран в хлоропласте (табл. 2) происходило увеличение доли гран с малым (2—3) количеством тилакоидов и уменьшение доли крупных гран, заметное даже визуаль-

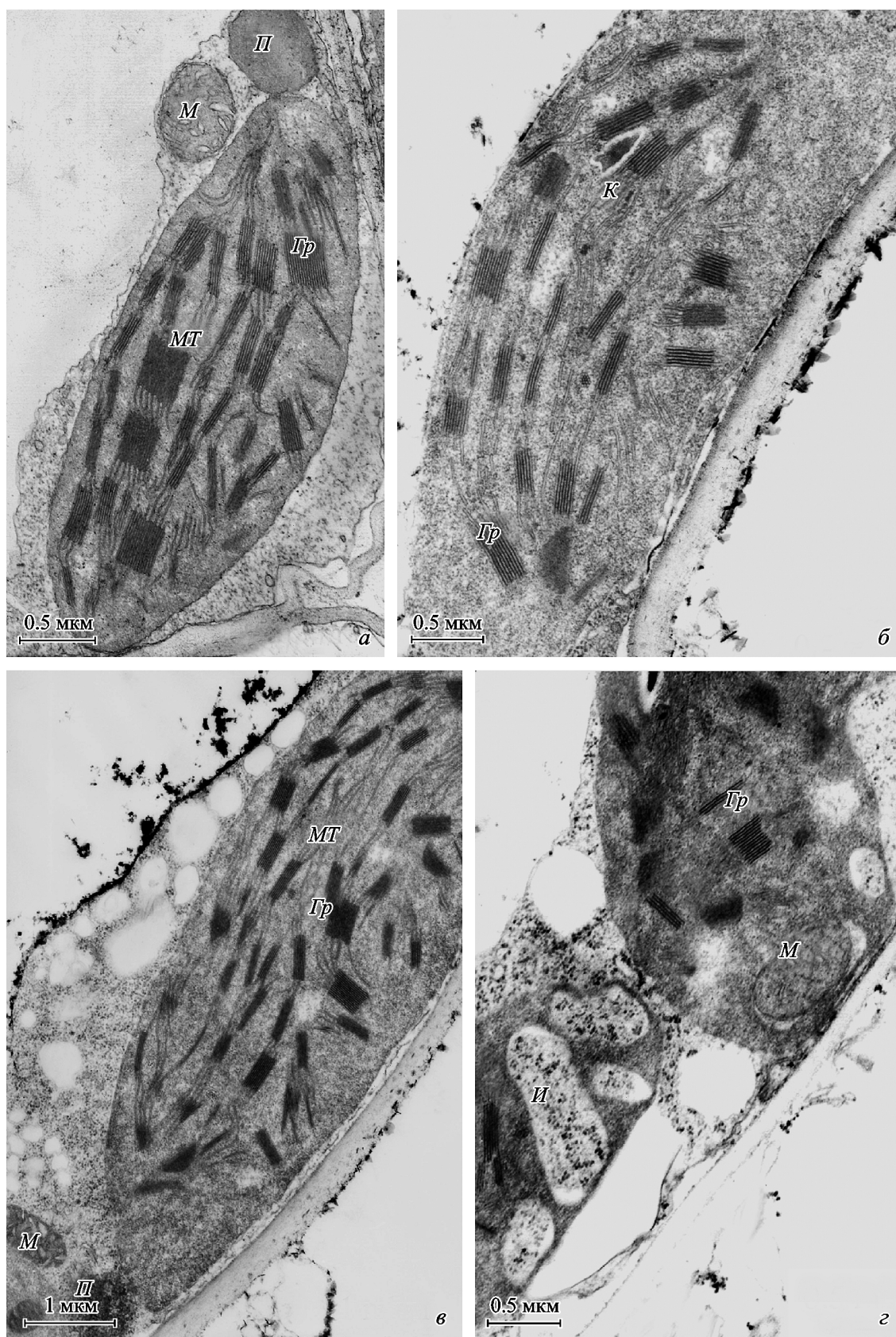


Рис. 1. Ультраструктура хлоропластов в клетках мезофилла у проростков пшеницы при 4 °С.

a — исходный вариант (22 °С); *б–г* — закаливание при 4 °С в течение 1, 24 и 96 ч соответственно. *Гр* — граны, *МТ* — межгранные тилакоиды, *К* — крахмальное зерно, *И* — инвагинация хлоропласта, *М* — митохондрия, *П* — пероксисома.

Таблица 2

Влияние температуры 4 °С на параметры ультраструктуры хлоропластов в клетках мезофилла у проростков пшеницы

Время экспозиции, ч	Площадь хлоропласта, мкм ²	L/D	Площадь стромы, мкм ²	Число гран на 10 мкм ² хлоропласта, шт.	Коэффициент гранальности
При 22 °С					
0	7.9 ± 0.7	2.5	3.8 ± 0.2	37 ± 2	1.3
24	9.2 ± 0.4	2.5	4.2 ± 0.1	34 ± 4	1.3
96	11.0 ± 0.3	2.5	5.0 ± 0.3	35 ± 3	1.3
При 4 °С					
1	9.1 ± 0.6	2.6	5.8 ± 0.2	29 ± 3	1.4
5	9.0 ± 0.6	2.7	5.2 ± 0.2	25 ± 2	1.2
24	13.9 ± 0.7	2.6	7.5 ± 0.3	28 ± 2	1.1
96	12.4 ± 0.3	2.3	7.3 ± 0.3	26 ± 2	1.0

Примечание. L/D — отношение длинной оси хлоропласта к короткой.

но (рис. 1, б; табл. 3). Снижение коэффициента гранальности, свидетельствующее о преобладании тилакоидов стромы над тилакоидами гран, было зафиксировано спустя 5 ч действия холода (табл. 2). Выявленные изменения сохранялись на протяжении всего опыта (рис. 1, в—г; табл. 2, 3). Кроме того, в хлоропластах закаливаемых растений обнаружены многочисленные выросты и инвагинации (рис. 1, г).

Отметим, что в течение 1-х сут охлаждения полностью прекращался рост листьев пшеницы, но в дальнейшем (уже на 2-е сут опыта) наблюдали возобновление ростовых процессов (табл. 1). В результате к концу холодового закаливания (на 7-е сут) площадь листа охлаждаемых растений на 34 % превышала исходный уровень.

Снижение скорости фотосинтеза и электронного транспорта зафиксировано через 5 ч действия низкой температуры на проростки, однако в дальнейшем эти показатели оставались на уровне 80 % от исходных значений (рис. 2, а, б). Подчеркнем также, что у растений контрольного варианта через 24 ч от начала наблюдений снижается интенсивность фотосинтеза, что, вероятнее всего, связано с началом торможения активного роста листа на данном этапе (табл. 1).

Начиная с первых часов закаливания происходило возрастание нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла *a*, которое продолжалось до конца опыта (рис. 2, в). Снижение общего содержания хлорофиллов и доли хлорофилла в ССК в листьях пшеницы наблюдали через 1 ч действия холода, но спустя 24 ч охлаждения отмечали постепенное восстановление уровня зеленых пигментов, продолжающееся в течение 4 сут закаливания (рис. 3, а, б). Суммарное содержание каротиноидов в листьях пшеницы в течение 24 ч действия низкой температуры почти не изменялось, а к концу опыта даже заметно увеличивалось (рис. 3, в).

В целом можно заключить, что под действием низкой закаливающей температуры в листьях проростков пшеницы наряду с ростом холодоустойчивости происходит целый комплекс структурно-функциональных изменений ФСА. Так, через 1—5 ч от начала холодового воздействия наблюдаются уменьшение числа гран в хлоропластах, снижение доли крупных гран и увеличение доли гран

с малым количеством тилакоидов (табл. 3), а также уменьшение коэффициента гранальности (табл. 2), свидетельствующее о преобладании мембран тилакоидов стромы над мембранами гран в хлоропластах. Указанные признаки «светового типа» тилакоидной системы хлоропластов характерны для растений, адаптированных к пониженным температурам (Мирославов, 1994; Kratsch, Wise, 2000; Трунова, 2007). Как показывают наши данные, они начинают формироваться уже через 1 ч от начала холодовой адаптации.

Известно, что структурной перестройке мембран предшествуют еще более быстрые изменения в их химическом составе: уже через 15 мин охлаждения при 2 °С в листьях озимых злаков происходит увеличение концентрации ненасыщенных жирных кислот (Новицкая и др., 1990), вследствие чего повышается текучесть липидного слоя мембран в хлоропластах (Лось, 2005), и это обуславливает более высокую холодоустойчивость клеток (Трунова, 2007). Обнаруженная нами быстрая структурная перестройка тилакоидной системы также способствует защите ФСА от действия холода, поскольку именно мембраны гран, содержащие фотосистему II, являются более плотными (с минимальными соотношениями липиды/белки и ненасыщенные/насыщенные жирные кислоты) (Barber et al., 1984; Anderson, 1999), а следовательно, наиболее чувствительными к охлаждению. Очевидно, по-

Таблица 3

Влияние температуры 4 °С на распределение гран по числу тилакоидов в хлоропластах клеток мезофилла у проростков пшеницы, %

Число тилакоидов в гране, шт.	Число гран при разной экспозиции, ч						
	при 22 °С			при 4 °С			
	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

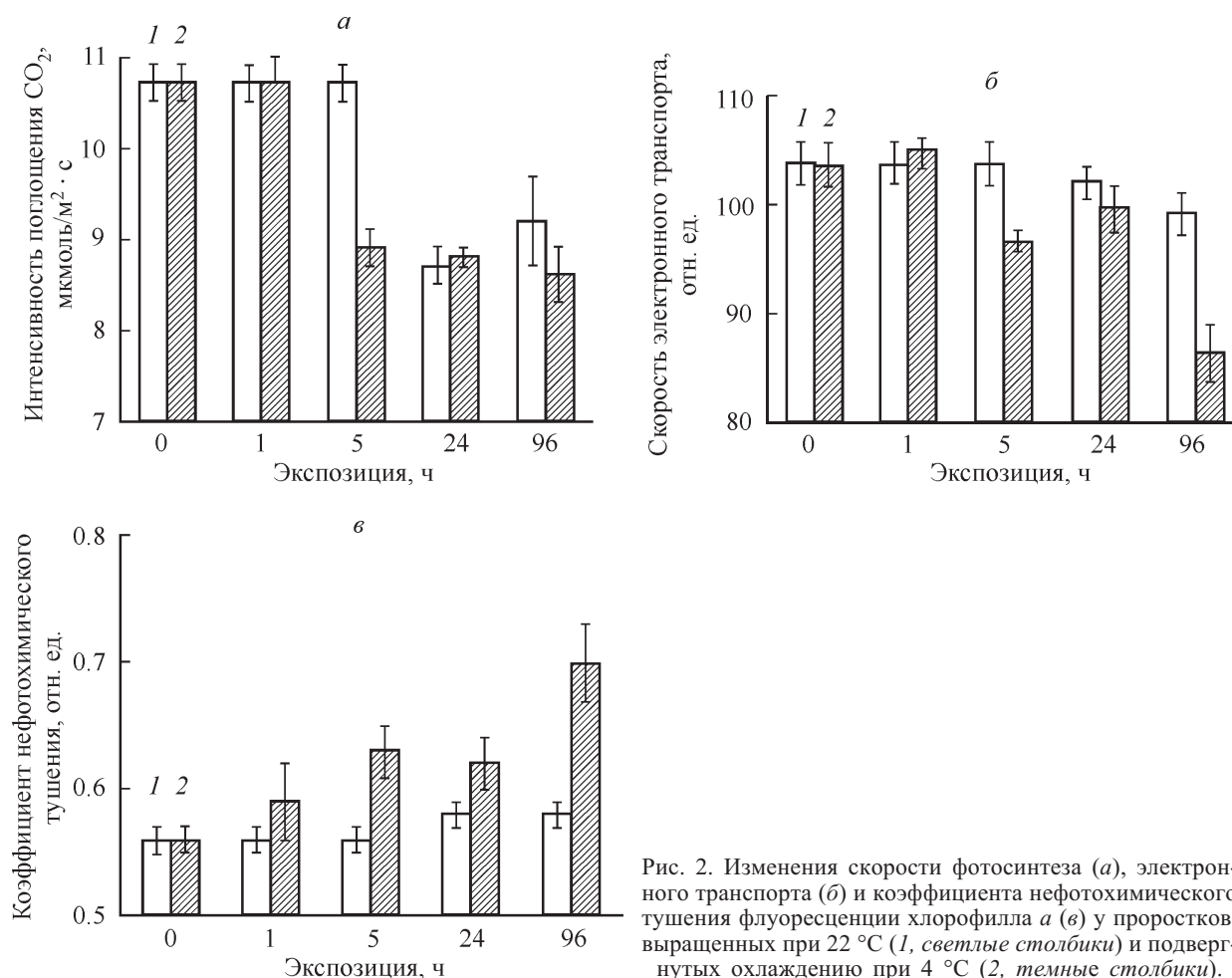


Рис. 2. Изменения скорости фотосинтеза (а), электронного транспорта (б) и коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла а (в) у проростков, выращенных при 22 °С (1, светлые столбики) и подвергнутых охлаждению при 4 °С (2, темные столбики).

этому в процессе холодовой адаптации происходит уменьшение количества гран и гранальных тилакоидов наряду с увеличением числа тилакоидов стромы, содержащих более термостабильную фотосистему I.

Как известно, при низкой температуре снижается водопоглощающая способность корней, ингибируется ксилемный и флоэмный транспорт, а также поступление ассимилятов из хлоропласта в цитоплазму (Malone, 1993; Gamaley et al., 1994), следствием чего может являться обнаруженное нами увеличение относительной площади стромы и размеров самих хлоропластов в 1-е сут холодового закаливания пшеницы (табл. 2). Чаще всего подобное «разбухание» пластид под действием холода сопровождается увеличением короткой оси хлоропласта, т. е. потерей его линзовидной формы и округлением (Kratsch, Wise, 2000). В наших же опытах увеличение короткой оси хлоропластов происходило только к 4-м сут охлаждения пшеницы (табл. 2). Вместе с тем нельзя не учитывать, что именно в строме хлоропластов локализованы многие стрессовые белки (Guy et al., 2008), ферменты цикла Кальвина (Kratsch, Wise, 2000) и моносахара, необходимые для формирования высокой холодоустойчивости (Трунова, 2007), поэтому увеличение объема стромы при охлаждении логично рассматривать в качестве защитно-приспособительной структурной реакции хлоропластов. Выросты и инвагинации, отмеченные в хлоропластах в процессе холодового закаливания пшеницы, еще больше увеличивают поверхность пластид и объем стромы (Буболо и др., 1988), облегчая обмен метаболитами с ци-

топлазмой и другими органеллами клетки (Buchner et al., 2007; Lütz, Engel, 2007).

Важно, что скорости фотосинтеза и электронного транспорта в первые часы охлаждения пшеницы уменьшаются лишь до уровня 80–90 % от исходных значений и в дальнейшем существенно не изменяются (табл. 4). Логично предполагать, что их поддержание на достаточно высоком уровне обусловлено хотя бы отчасти теми структурными перестройками хлоропластов, которые обнаружены нами на начальном этапе холодового воздействия (перестройка мембранной системы и увеличение объема стромы хлоропластов). Заметим, что одновременно с этим происходит увеличение коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции (табл. 4), связанное прежде всего с рассеиванием избыточной энергии света в виде теплового излучения, что считается одним из механизмов защиты менее устойчивой фотосистемы II (Мокроносов и др., 2006). Очевидно, в это же время происходит стабилизация пигмент-белковых комплексов, вследствие чего существенно увеличивается суммарное содержание хлорофиллов а и b (табл. 4), а это в свою очередь способствует функционированию фотосистемы II в условиях действия низких температур (Oliveria et al., 2002).

Необходимо отметить, что в течение 1-х сут действия холода нами зафиксировано полное ингибирование роста листьев (табл. 1) при сравнительно небольшом (на 17 %) снижении интенсивности фотосинтеза (табл. 4). Это означает преобладание в этот период донорной функции (фотосинтез) над акцепторной (рост) и соответственно сдвиг

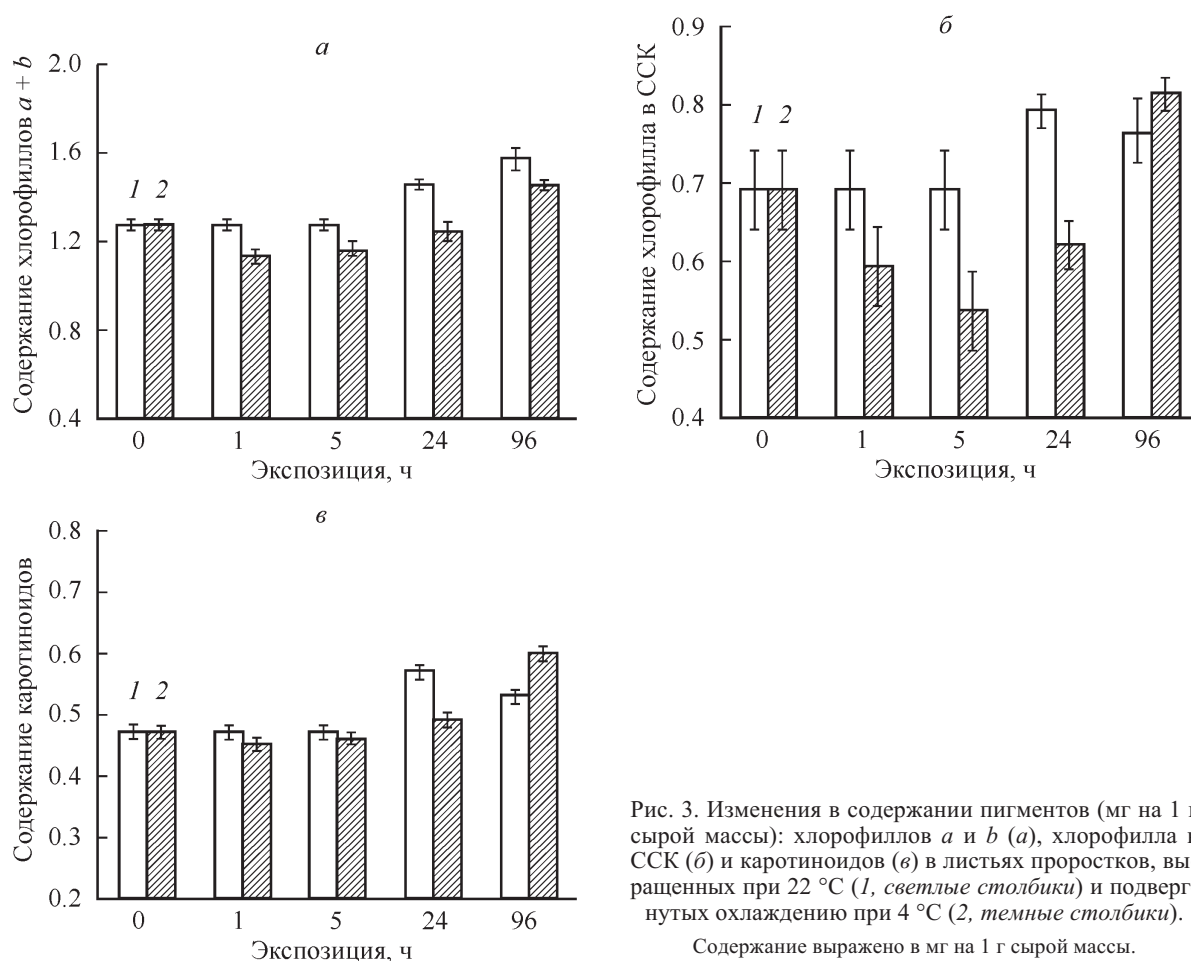


Рис. 3. Изменения в содержании пигментов (мг на 1 г сырой массы): хлорофиллов *a* и *b* (*а*), хлорофилла в ССК (*б*) и каротиноидов (*в*) в листьях проростков, выращенных при 22 °С (*1*, светлые столбики) и подвергнутых охлаждению при 4 °С (*2*, темные столбики).

Содержание выражено в мг на 1 г сырой массы.

Таблица 4

Величина и характер изменения устойчивости клеток листа и структурно-функциональных показателей ФСА у проростков пшеницы в процессе холодого закаливания

Показатель	Величина показателя по отношению к исходному уровню, %				
	экспозиция при 4 °С, ч				
	0	1	5	24	96
Холодоустойчивость	100	109 ^a	125 ^a	141 ^a	161 ^a
Число гран	100	79 ^a	68 ^a	76 ^a	71 ^a
Доля мелких гран	100	111 ^a	111 ^a	116 ^a	119 ^a
Доля крупных гран	100	93 ^a	94 ^a	87 ^a	80 ^a
Площадь стромы	100	152 ^a	136 ^a	197 ^a	192 ^a
Площадь хлоропластов	100	112	112	175 ^a	154 ^a
Содержание хлорофиллов <i>a</i> и <i>b</i>	100	89 ^a	91	98	114 ^a
Содержание хлорофилла в ССК	100	85 ^a	78	90	117 ^a
Содержание каротиноидов	100	97	98	103	128 ^a
Интенсивность фотосинтеза	100	100	83 ^a	82 ^a	80 ^a
Скорость электронного транспорта	100	101	93 ^a	96	83 ^a
Коэффициент нефотохимического тушения	100	105	112 ^a	111 ^a	125 ^a

^a Отличия от исходного уровня (22 °С) достоверны при $P \leq 0.05$.

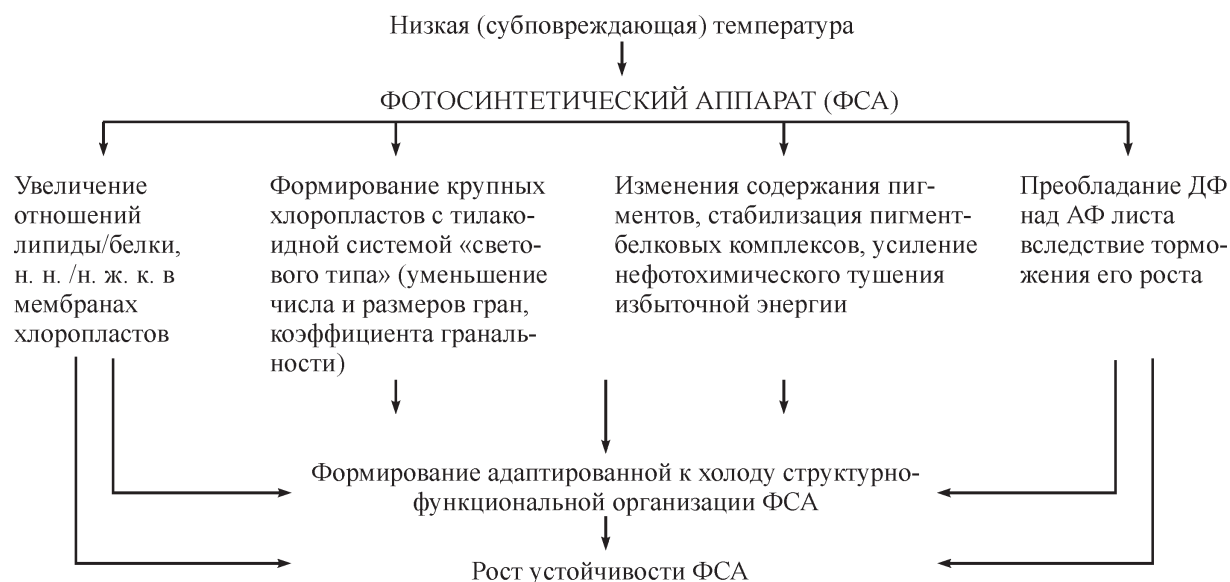


Рис. 4. Обобщенная схема процесса повышения холодоустойчивости ФСА при холодовой адаптации растений пшеницы.

н. н./н. ж. к. — ненасыщенные/насыщенные жирные кислоты; ДФ и АФ — донорная и акцепторная функции соответственно.

метаболизма в сторону усиления синтеза резервных, энергоемких соединений, прежде всего углеводов, необходимых растению в условиях действия пониженных температур для увеличения устойчивости к холоду (Трунова, 2007; Климов, 2008).

В дальнейшем, когда холодоустойчивость клеток листа достигает максимума (на 4-е сут), большая часть из изученных показателей остается на более или менее постоянном уровне (табл. 4). В этот период зафиксировано существенное возрастание количества зеленых пигментов, преимущественно за счет хлорофилла в ССК (табл. 4). При этом заметно увеличивается содержание каротиноидов, которые не только играют светособирающую роль, но также участвуют в рассеивании избыточной тепловой энергии и предохраняют хлорофиллы и липиды мембран от фотодеструкции (Krinsky, 1994; Ладыгин, Ширишкова, 2006). Подчеркнем, что полное прекращение роста листа наблюдалось у проростков пшеницы только в течение первых 24 ч закаливания, а в дальнейшем зафиксирован их медленный рост. Как уже отмечено другими авторами (Кислюк, 1985), при низкой температуре изменяется характер роста растений: наряду с замедлением деления клеток происходит их растяжение и стимулируется образование органелл, в том числе хлоропластов (Кислюк, 1985; Мирославов, 1994).

Таким образом, результаты наших исследований и анализ литературы показывают, что процесс адаптации пшеницы к пониженной температуре сопровождается масштабной структурно-функциональной реорганизацией ФСА, которая (что принципиально важно) начинается уже в самые первые часы действия холода на растения и, как нам представляется, является обязательным условием повышения холодоустойчивости растений (рис. 4). Одними из первых на действие низкой температуры реагируют мембраны хлоропластов, причем изменяется не только их химический состав, но и вся структура тилакоидной системы претерпевает целый ряд серьезных изменений: снижаются и общее число гран, и доля крупных гран, и коэффициент гранальности. Вследствие этих структурных перестроек, а также изменения ряда физио-

логических параметров (увеличения содержания хлорофиллов и каротиноидов, усиления нефотохимического тушения избыточной и неиспользованной при фотосинтезе энергии, выступающего в качестве механизма защиты фотосистемы II от повреждения) скорость фотосинтеза стабилизируется. При этом рост пшеницы на начальном этапе холодовой адаптации полностью тормозится, что позволяет растительному организму накапливать резервные и энергоемкие вещества, прежде всего углеводы, выступающие в то же время и в качестве криопротекторов. К моменту, когда холодоустойчивость клеток листа достигает максимума, хлоропласты пшеницы характеризуются более крупными размерами и имеют тилакоидную систему «светового типа». Интенсивность фотосинтеза при этом поддерживается на постоянном и достаточно высоком уровне (близком к оптимальному), а также частично возобновляется рост листьев. Следовательно, в процессе холодовой адаптации растений пшеницы происходит реорганизация ФСА, направленная на формирование адаптированных к действию холода хлоропластов, способных достаточно активно функционировать в условиях действия пониженной температуры. Благодаря этому, а также другим структурно-функциональным изменениям, происходящим в это же время в клетках и тканях растений, формируется высокий уровень холодоустойчивости, позволяющий им успешно переносить действие низких температур.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 10-04-06550).

Список литературы

- Аникиев В. В., Кутузов Ф. Ф. 1961. Новый способ определения площади листовой пластинки у злаков. Физиол. раст. 44 (8) : 375—377.
- Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Хилков Н. И. 1982. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. 6 с.

- Буболо Л. С., Палеева Т. В., Кислюк И. М. 1988. Влияние температуры выращивания и кратковременной температурной акклимации на ультраструктуру клеток, фотосинтез и дыхание листьев *Tradescantia albiflora* (Commelinaceae). Бот. журн. 73 (1) : 45—54.
- Кислюк И. М. 1985. Адаптивные и деструктивные реакции растительных клеток на изменения температуры среды: Автореф. докт. дис. Л.: БИН РАН. 40 с.
- Климов С. В. 2008. Адаптация растений к стрессам через изменение донорно-акцепторных отношений на разных уровнях структурной организации. Успехи соврем. биол. 128 (3) : 281—299.
- Климов С. В., Астахова Н. В., Трунова Т. И. 1994. Сопреженные изменения морозостойкости, фотосинтеза и дыхания, ультраструктуры клеток и хлоропластов у озимой пшеницы и ржи при холодовом закаливании. Докл. РАН. 337 (2) : 276—279.
- Климов С. В., Астахова Н. В., Трунова Т. И. 1997. Связь холодоустойчивости растений с фотосинтезом и ультраструктурой хлоропластов и клеток. Физиол. раст. 44 (6) : 879—886.
- Ладыгин В. Г., Ширишкова Г. Н. 2006. Современные представления о функциональной роли каротиноидов в хлоропластах эукариот. Журн. общ. биол. 67 (3) : 163—189.
- Лархер В. 1978. Экология растений. М.: Мир. 382 с.
- Лось Д. А. 2005. Молекулярные механизмы холодоустойчивости растений. Вестник РАН. 75 (4) : 338—345.
- Мирославов Е. А. 1994. Структурная адаптация растений к холодному климату. Бот. журн. 79 (2) : 20—26.
- Мокроносов А. Т., Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. 2006. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Издат. центр «Академия». 448 с.
- Новицкая Г. В., Сальникова Е. Б., Суворова Т. А. 1990. Изменение ненасыщенности жирных кислот липидов растений озимой и яровой пшеницы в процессе закаливания. Физиол. биохим. культ. раст. 22 : 257—264.
- Титов А. Ф., Акимов Т. В., Таланова В. В., Топчиева Л. В. 2006. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. М.: Наука. 143 с.
- Титов А. Ф., Таланова В. В. 2009. Устойчивость растений и фитогормоны. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 206 с.
- Трунова Т. И. 2007. Растение и низкотемпературный стресс. М.: Наука. 54 с.
- Anderson J. M. 1999. Insights into the consequences of grana stacking of thylakoids membranes in vascular plants: a personal perspective. Aust. J. Plant Physiol. 26 : 325—339.
- Barber J., Ford R. C., Mitchell R. A. C., Millner P. A. 1984. Chloroplast thylakoid membrane fluidity and its sensitivity to temperature. Planta. 161 : 375—380.
- Buchner O., Holzinger A., Lütz C. 2007. Effects of temperature and light on the formation of chloroplast protrusions in leaf mesophyll cells of high alpine plants. Plant Cell and Environ. 30 : 1347—1356.
- Caemmerer S., Farquhar G. D. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. Planta. 153 : 376—381.
- Ensminger I., Busch F., Huner N. 2006. Photostasis and cold acclimation: sensing low temperature through photosynthesis. Physiol. Plant. 126 : 28—44.
- Gamaley Y. V., van Bel A. J. E., Pakhomova M. V., Sjutkina V. 1994. Effects of temperature on the conformation of the endoplasmic reticulum and of starch accumulation in leaves with the symplastic minor-vein configuration. Planta. 194 : 443—453.
- Guy C., Kaplan F., Kopka J., Selbig J., Hincha D. K. 2008. Metabolomics of temperature stress. Physiol. Plant. 132 : 220—235.
- Hurry V. M., Strand A., Tobiason M., Gardestöm P., Öquist G. 1995. Cold hardening of spring and winter wheat and rape results in differential effects on growth, carbon metabolism, and carbohydrate content. Plant Physiol. 109 : 697—706.
- Kratsch H. A., Wise R. R. 2000. The ultrastructure of chilling stress. Plant Cell and Environ. 23 : 337—350.
- Krinsky N. I. 1994. The biological properties of carotenoids. Pure Appl. Chem. 66 : 1003—1010.
- Lichtenthaler H. K. 1987. Chlorophylls and carotenoids — pigments of photosynthetic biomembranes. Methods Enzymol. 148 : 350—382.
- Lichtenthaler H. K., Wellburn A. L. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. Biochem. Soc. Trans. 11 : 591—593.
- Lütz C., Engel L. 2007. Changes of chloroplasts ultrastructure in some light-alpine plants: adaptation to metabolic demands and climate. Protoplasma. 231 : 183—192.
- Malone M. 1993. Rapid inhibition of leaf growth by root chilling in wheat: kinetics and mechanisms. J. Exp. Bot. 44 : 505—510.
- Maslova T. G., Popova I. A. 1993. Adaptive properties of plant pigment systems. Photosynthetica. 29 : 195—203.
- Maxwell K., Johnson G. 2000. Chlorophyll fluorescence — a practical guide. J. Exp. Bot. 51 : 659—668.
- Oliveria J. G., Alves P. L., Magalhaes A. C. 2002. The effect of chilling on the photosynthetic activity in coffee (*Coffea arabica* L.) seedlings. The protective action of chloroplastid pigments. Braz. J. Plant Physiol. 14 : 95—104.
- Strand A., Hurry V., Hences S., Huner N., Gustafsson P., Gardestöm P., Stitt M. 1999. Acclimation of *Arabidopsis* leaves developing at low temperature. Increasing cytoplasmic vellum accompanies increased activities of enzymes in the Calvin Cycle and in the sucrose-biosynthesis pathway. Plant Physiol. 119 : 1387—1397.
- Yamasaki T., Yamakawa T., Yamane Yo., Koike H., Satoh K., Katoh S. 2002. Temperature acclimation of photosynthesis and related changes in photosystem II electron transport in winter wheat. Plant Physiol. 128 : 1087—1097.

Поступила 26 III 2012

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL REORGANIZATION OF PHOTOSYNTHETIC APPARATUS IN COLD ADAPTATION OF WHEAT PLANTS

Yu. V. Venzhik,¹ A. F. Titov,¹ V. V. Talanova,¹ E. A. Miroslavov,² N. K. Koteeva²¹ Institute of Biology, Karelian Research Centre, RAS, Petrozavodsk,
and ² V. L. Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg;¹ e-mail: Jul.Venzhik@gmail.com

The structural and functional characteristics of the photosynthetic apparatus (PSA) and the cold resistance of wheat seedlings were studied during low-temperature adaptation. It has been established that large chloroplasts with thylakoid system of «sun type» forme in the mesophyll cells in the early hours of plants hardening. At the same time the functional reorganization of the PSA in the leaves of wheat occurs: content of pigments

changes, stabilization of the pigment—protein complexes is observed, non-photochemical quenching of excess energy increases. The stabilization of photosynthesis during cold adaptation occurs due to structural and functional reorganization of the PSA. It is assumed that the reorganization of the PSA is a prerequisite for formation of increased cold resistance of leaf cells, and this, along with other physiological and biochemical changes occurring in cells and tissues of plants, allows the plants to survive in chilling.

Key words: *Triticum aestivum* L., cold adaptation, cold resistance, chloroplast ultrastructure, photosynthesis, pigments, chlorophyll fluorescence.
