

УДК 58.036.5:[581.17:582.542.1]

## ВЛИЯНИЕ ПОНИЖЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА УСТОЙЧИВОСТЬ И ФУНКЦИОНАЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАСТЕНИЙ ПШЕНИЦЫ

© 2011 г. Ю. В. Венжик, А. Ф. Титов, В. В. Таланова, С. А. Фролова,  
А. В. Таланов, Е. А. Назаркина

Институт биологии Карельского научного центра РАН, 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

E-mail: talanova@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 01.12.2009 г.

Изучали динамику холодоустойчивости и активности фотосинтетического аппарата (ФСА) проростков пшеницы в условиях действия температуры 4°C. Показано, что первые часы холодого воздействия являются этапом своеобразной функциональной “перенастройки” растительного организма к изменившимся условиям. В это время наряду с увеличением устойчивости отмечено снижение активности ФСА и прекращение линейного роста листа, а также возрастание коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла. Через 1–4 сут, когда устойчивость достигает максимального уровня, фотосинтез и скорость электронного транспорта стабилизируются, содержание хлорофилла в светособирающем комплексе увеличивается, а рост возобновляется. Заключительный этап адаптации (4–7 сут) характеризуется не только постоянным уровнем устойчивости, но и новой функциональной организацией ФСА, что позволяет растениям успешно переносить пониженную температуру.

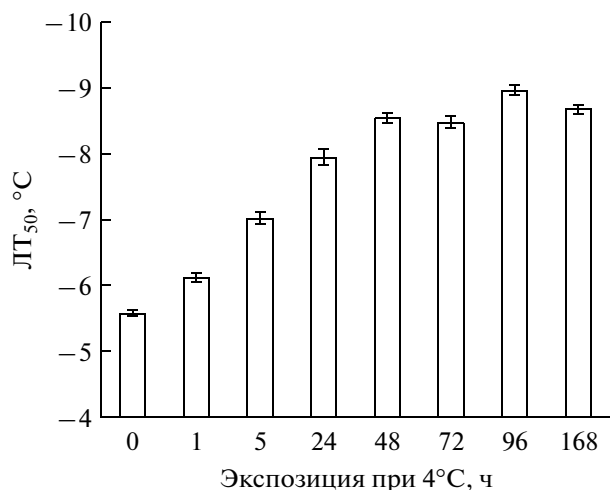
Известно, что реакция растений на действие низких закаливающих температур сопровождается широким спектром структурных и функциональных изменений (Трунова, 2007). В частности, при холодовом закаливании пшеницы происходят изменения в ультраструктурной организации клеток листа, содержании фотосинтетических пигментов и активности протеиназ (Венжик и др., 2008). Важно, что указанные изменения были зафиксированы уже в первые часы воздействия низкой температуры и имели очевидное адаптивное значение. Вместе с тем, в процессе холодого закаливания могут происходить изменения и в функциональной активности фотосинтетического аппарата (ФСА) растений, например, затрагивающие скорость роста листа (Климов, 1987; Мирославов, 1994; Hurry *et al.*, 1995), интенсивность фотосинтеза (Буболо и др., 1988; Климов, 2003), активность ферментов фотосинтетического цикла (Strand *et al.*, 1999; Yamasaki *et al.*, 2002), параметры флуоресценции хлорофилла (Агоса *et al.*, 2001; Raracz *et al.*, 2004) и др. Однако из данных литературы почти ничего не известно о последовательности возникновения этих изменений, хотя информация подобного рода крайне важна для понимания природы адаптации растений. В связи с этим нами было проведено изучение характера и последовательности изменений активности ФСА у проростков озимой пшеницы в процессе их низкотемпературного закаливания.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Опыты проводили с проростками озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Московская 39, выращенными в рулонах фильтровальной бумаги на питательном растворе Кнопа в камере искусственного климата при температуре воздуха 22°C, его относительной влажности 60–70%, освещенности 10 клк, фотопериоде 14 ч. По достижению недельного возраста проростки в течение 7 сут подвергали действию низкой закаливающей температуры 4°C, сохраняя остальные условия неизменными. Выбор температуры закаливания и его продолжительности основан на результатах предыдущих исследований (Титов и др., 2006). Растения контрольного варианта оставались при температуре 22°C. Все измерения проводились на первом листе проростков пшеницы.

О холодоустойчивости проростков судили по температуре (ЛТ<sub>50</sub>), вызывающей гибель 50% палисадных клеток паренхимы листовых высечек после их 5-минутного промораживания в термоэлектрическом микрохолодильнике ТЖР-02/-20 (Интерм, Россия) при последовательном изменении температур с интервалом 0.4°C (Балагурова и др., 1982). Жизнеспособность клеток оценивали с помощью светового микроскопа Микмед-2 (ЛЮМО, Россия) по деструкции хлоропластов и коагуляции цитоплазмы.

Площадь листовой пластинки определяли по Аникиеву и Кутузову (1961). Относительную ско-



**Рис. 1.** Влияние температуры 4°C на холодоустойчивость клеток листьев у проростков озимой пшеницы. По оси ординат – устойчивость к 5-минутному промораживанию (LT<sub>50</sub>).

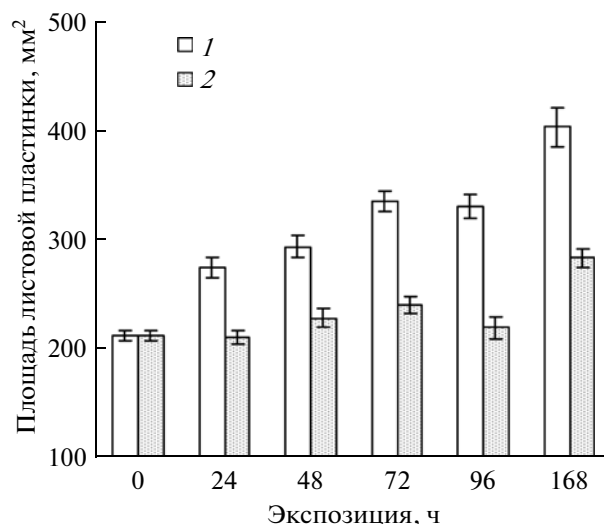
рость роста (ОСР) листа растений рассчитывали по известной формуле (Практикум ..., 2003).

Интенсивность CO<sub>2</sub>-газообмена листьев изучали с помощью портативной фотосинтетической системы НСМ-1000 (Walz, Германия) в течение 30 мин после действия на проростки низкой температуры. При этом условия внутри листовой камеры для исследования были такими же, как и в камере для выращивания растений. Интенсивность нетто-фотосинтеза рассчитывали согласно формулам (Caemmerer, Farquhar, 1981).

Измерение флуоресценции хлорофилла проводили в последствии охлаждения с помощью флуориметра MINI-PAM (Walz). При этом листья предварительно адаптировали к темноте в течение 15 мин. Основные параметры флуоресценции хлорофилла *a* (относительная скорость электронного транспорта *ETR*, коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции *qN* и максимальную эффективность фотосистемы II  $F_v/F_m$ , где  $F_v$  – переменная, а  $F_m$  – максимальная флуо-

**Таблица 1.** Влияние температуры 4°C на относительную скорость роста первого листа у проростков озимой пшеницы

Экспозиция, ч	Относительная скорость роста, мм/(см · сут)	
	при 22°C	при 4°C
0–24	0.12	0
24–48	0.04	0.03
48–72	0.05	0.02
72–96	0	0
96–168	0.05	0.04



**Рис. 2.** Изменение площади листовой пластинки у проростков озимой пшеницы при различной продолжительности действия температуры 22°C (1) и 4°C (2).

ресценция хлорофилла адаптированных к темноте листьев) рассчитывали по Maxwell и Johnson (2000).

Содержание хлорофиллов определяли с помощью спектрофотометра СФ-2000 (Спектр, Россия) в спиртовой вытяжке (Гавриленко, Жигалова, 2003). Расчет доли хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) от их суммы производили с учетом того, что весь хлорофилл *b* находится в ССК, а отношение хлорофиллов *a/b* в ССК равно 1.2 (Lichtenthaler, 1987).

Повторность при оценке холодоустойчивости и показателей ФСА в пределах одного варианта – 3–6-кратная, а при анализе роста листа 30–60-кратная. Каждый опыт повторяли не менее 2 раз. В таблицах и на графиках приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки. В статье обсуждаются только величины, достоверные при  $P \leq 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Установлено, что уже спустя 1 ч от начала закалывания происходит небольшое, но достоверное (на 9%) повышение холодоустойчивости клеток листьев пшеницы. В дальнейшем под влиянием температуры 4°C она продолжала монотонно возрастать и к концу четвертых суток достигала максимального для данных условий уровня (рис. 1).

Рост листовой пластинки уже в течение первых 24 ч от начала воздействия холода на растения полностью прекращался (табл. 1, рис. 2). Однако в дальнейшем (через 48 ч охлаждения) наблюдалось его частичное восстановление, и к концу эксперимента (на 7-е сут) площадь листовой пластинки у закаленных растений на 34% превышала

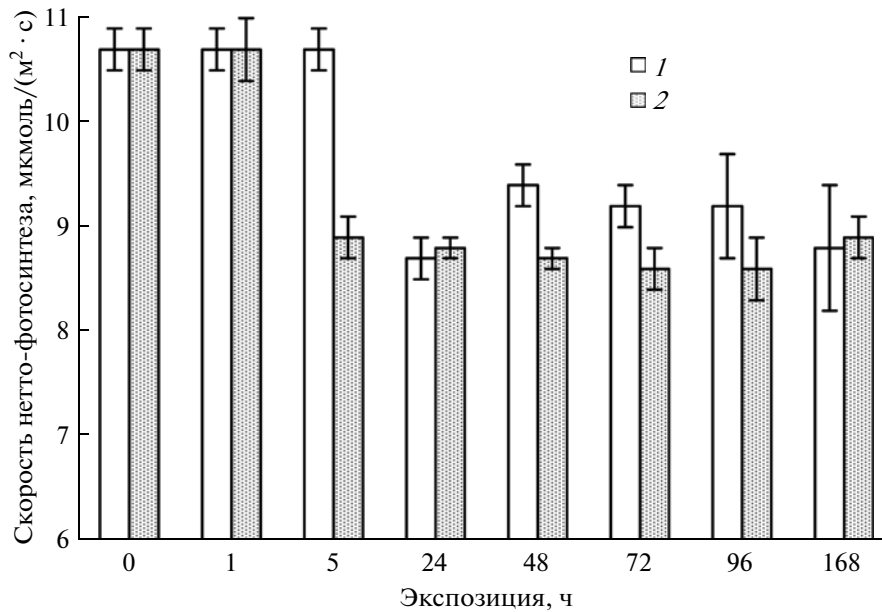


Рис. 3. Динамика скорости нетто-фотосинтеза листьев у проростков пшеницы при 22°C (1) и 4°C (2).

исходный уровень, а относительная скорость роста была почти такой же, как в контрольном варианте.

Снижение скорости фотосинтеза отмечено нами на начальном этапе холодого закаливания (через 5 ч действия низкой температуры на проростки), однако в дальнейшем до конца опыта она не изменялась (рис. 3). У растений контрольного варианта через 24 ч наблюдений (когда активный рост листа прекращался) зафиксировано снижение скорости фотосинтеза на 18% от исходного уровня, поэтому спустя 4–7 сут от начала опыта закаленные растения практически не отличались по данному показателю от контрольных.

Небольшое уменьшение относительной скорости электронного транспорта в хлоропластах (на 7% от исходного уровня) также отмечено через 5 ч от начала воздействия низкой температуры на проростки (табл. 2). Спустя 48 ч закаливания снижение этого показателя составило 25%, но в дальнейшем скорость электронного транспорта оставалась неизменной. Кроме того, под действием холода через 24 ч уменьшалась (на 8%) и максимальная эффективность фотосистемы II (ФС II), которая продолжала медленно снижаться на протяжении всего опыта и через 7 сут охлаждения составила 87% от исходного уровня.

Наряду с этим, уже через 5 ч действия холода на проростки отмечено усиление (на 12%) нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (табл. 2). В процессе закаливания этот показатель постепенно возрастал и через 4–7 сут превышал исходные значения на 25–34%.

Суммарное содержание хлорофиллов в листьях уже через 1 ч от начала охлаждения снижалось на 11%, но спустя сутки отмечено его постепенное увеличение (табл. 3). В результате, через 5–7 сут действия холода общее количество хлорофиллов у закаленных проростков было лишь на 7% меньше, чем у растений контрольного варианта этого же возраста. Отношение хлорофиллов *a/b* под действием холода увеличивалось в первые двое суток опыта, а затем оно снижалось (табл. 3). При анализе распределения пигментов по пулам ССК и фотосистем (ФС I + II) выявлено, что содержание хлорофилла в ССК уменьшалось толь-

Таблица 2. Влияние температуры 4°C на показатели флуоресценции хлорофилла у проростков озимой пшеницы

Экспозиция, ч	Скорость электронного транспорта, <i>ETR</i>	Максимальная эффективность ФС II, $F_v/F_m$	Коэффициент нефотохимического тушения, $qN$
0	103.8 ± 2	0.75 ± 0.01	0.56 ± 0.01
1	105.0 ± 1.3	0.74 ± 0.001	0.59 ± 0.03
5	96.7 ± 1*	0.73 ± 0.01	0.63 ± 0.02*
24	99.8 ± 2.2	0.69 ± 0.02*	0.62 ± 0.02*
48	88.3 ± 1.9*	0.7 ± 0.02*	0.66 ± 0.03*
72	87.4 ± 4.1*	0.63 ± 0.02*	0.7 ± 0.03*
96	86.3 ± 2.7*	0.62 ± 0.02*	0.7 ± 0.03*
168	86.4 ± 2.8*	0.65 ± 0.01*	0.75 ± 0.03*

\* Отличия от исходного уровня (22°C) достоверны при  $P \leq 0.05$  (для табл. 2–4).

**Таблица 3.** Влияние температуры 4°C на содержание фотосинтетических пигментов в листьях проростков озимой пшеницы

Экспозиция, ч	Сумма хлорофиллов <i>a + b</i> , мг/г сырой массы		Отношение хлорофиллов <i>a/b</i>		Содержание хлорофилла в ССК, мг/г сырой массы	
	при 22°C	при 4°C	при 22°C	при 4°C	при 22°C	при 4°C
0	1.22 ± 0.02	1.22 ± 0.02	3.7	3.7	0.69 ± 0.05	0.69 ± 0.05
1	1.22 ± 0.02	1.13 ± 0.04*	3.7	3.8	0.69 ± 0.05	0.59 ± 0.05
5	1.22 ± 0.02	1.16 ± 0.04*	3.7	3.8	0.69 ± 0.05	0.54 ± 0.05*
24	1.45 ± 0.03	1.24 ± 0.05*	3.3	3.5	0.79 ± 0.02	0.62 ± 0.03*
48	1.48 ± 0.03	1.31 ± 0.05*	3.4	3.5	0.78 ± 0.03	0.64 ± 0.05*
72	1.51 ± 0.02	1.34 ± 0.03*	3.5	3.1	0.69 ± 0.03	0.7 ± 0.06
96	1.55 ± 0.05	1.45 ± 0.04*	3.4	3.1	0.77 ± 0.04	0.81 ± 0.02
168	1.53 ± 0.04	1.42 ± 0.02*	3.4	3.2	0.76 ± 0.04	0.8 ± 0.03

**Таблица 4.** Характер и относительная величина изменения устойчивости и показателей активности ФСА в зависимости от продолжительности экспозиции проростков озимой пшеницы при 4°C

Показатель	Значение показателя по отношению к исходному уровню, %							
	экспозиция при 4°C, ч							
	0	1	5	24	48	72	96	168
Холодоустойчивость	100	109*	125*	141*	152*	150*	161*	155*
Площадь листа	100	100	100	100	108*	114*	111*	134*
Интенсивность фотосинтеза	100	100	83*	82*	81*	80*	80*	83*
Скорость электронного транспорта	100	101	93*	96	85*	84*	83*	83*
Максимальная эффективность ФС II	100	100	100	92*	93*	84*	83*	87*
Коэффициент нефотохимического тушения	100	105	112*	111*	118*	125*	125*	134*
Содержание хлорофиллов, <i>a + b</i>	100	89*	91*	98	103	106*	114*	112*
Содержание хлорофилла в ССК	100	85*	78*	90*	93*	101	117*	116*

ко в течение первых суток закаливания, а затем постепенно возрастало и через 7 сут охлаждения практически не отличалось от контроля.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенные исследования показали, что под влиянием низкой температуры наряду с ростом устойчивости растений пшеницы происходит целый комплекс изменений в их ФСА (табл. 4). В частности, повышение холодоустойчивости клеток листьев, наблюдаемое уже в первые часы действия холода, сопровождалось увеличением коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла. Его рост связан с рассеиванием избыточной энергии света в виде теплового излучения (Demmig-Adams, Adams, 2006), что часто наблюдается у растений под действием низкой температуры (Yamasaki *et al.*, 2002; Hendrikson *et al.*, 2004) и является своеобразным механизмом защиты ФС II, наиболее чувстви-

тельной к повреждениям (Мокроносков и др., 2006). Одновременно с этим под влиянием низкой температуры происходило полное ингибирование роста листьев проростков пшеницы, а также снижение интенсивности фотосинтеза, скорости электронного транспорта и содержания хлорофиллов. Изменения в содержании хлорофиллов в первые часы закаливания, скорее всего, связаны с перестройкой мембранного аппарата хлоропластов, которые, как было показано нами ранее, очень быстро реагируют на снижение температуры (Венжик и др., 2008). При этом прекращение роста листа и снижение показателей функциональной активности ФСА, вероятно, вызваны прямым ингибирующим действием низкой температуры на эти процессы. Таким образом, в первые часы холодного закаливания происходит своеобразная “перенастройка” работы ФСА растений к изменившимся условиям среды.

Через 24 ч закаливания на фоне дальнейшего увеличения устойчивости и нефотохимического

тушения флуоресценции при полном прекращении ростовых процессов листа начинается стабилизация скорости фотосинтеза. Эти данные подтверждают точку зрения, согласно которой, поддержание работы ФСА у озимых злаков осуществляется на фоне ингибирования ростовых процессов (Климов и др., 1992; Hurry *et al.*, 1995). Отдельно следует отметить восстановление содержания хлорофиллов за счет увеличения доли хлорофилла в ССК. Повышение содержания хлорофилла в ССК считается адаптивным механизмом компенсации снижения общего количества зеленых пигментов (Maslova, Popova, 1993; Шерстнева и др., 2007). Возможно также, что на этом этапе начинается стабилизация пигмент-белковых комплексов, и с этим связано восстановление содержания пигментов. Стабилизация пигментных комплексов и увеличение содержания хлорофиллов, в свою очередь, поддерживают работу ФС II в условиях низких температур (Oliveria *et al.*, 2002). Когда холодоустойчивость клеток листа достигает максимума (на 3–4-е сут), возобновляется линейный рост листа. Видимо, адаптивные изменения в энергетическом обмене, произошедшие в растительных клетках под влиянием низкой температуры, весьма значительны и на данном этапе способствуют возобновлению роста. В целом, этот этап (1–4-е сут закаливания), очевидно, следует считать периодом стабилизации работы ФСА в условиях низких закаливающих температур.

На заключительном этапе холодовой адаптации (4–7-е сут) отмечены существенный прирост площади листовой пластинки (более чем на треть) и коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла, в то время как в динамике остальных показателей резких изменений уже не наблюдалось. Вероятно, в этот период холодовой закаливания ФСА функционирует в новом стабильном режиме, необходимым для выживания растений в изменившихся температурных условиях.

Отдельно подчеркнем, что наблюдаемое в процессе закаливания снижение основных показателей работы ФСА (скорость фотосинтеза, электронного транспорта и максимальная эффективность ФС II) не было значительным по величине (13–17%), и все они на 7-е сут закаливания поддерживались на уровне, превышающем 80% от исходных значений. Подобного рода факты приводятся и другими авторами, работавшими с ячменем (Krol *et al.*, 1999) и озимой пшеницей (Gray *et al.*, 1996). Эти данные подтверждают, что для растений, находящихся в условиях пониженных температур, способность сохранять относительно высокую интенсивность фотосинтеза является очень важной (Климов, 1987; Hurry *et al.*, 1995), поскольку позволяет им накапливать резервные вещества, необходимые для холодовой адаптации (Климов, 2003; Трунова, 2007).

Необходимо еще раз отметить и тот факт, что полное прекращение роста листа наблюдается у проростков пшеницы только в течение первых 24 ч закаливания. В дальнейшем зафиксирован медленный рост листа, и в результате к концу опыта (через 7 сут охлаждения) закаленные проростки по величине площади листа примерно на треть превышали исходные значения. Подобное торможение роста является адаптивным, поскольку способствует преобладанию донорной функции (фотосинтез) над акцепторной (рост) (Климов и др., 1997). Это, в свою очередь, приводит к сдвигу метаболизма в сторону усиления синтеза высокомолекулярных соединений (углеводов, липидов) и благоприятствует дальнейшей адаптации к низкой температуре (Климов, 1987; Трунова, 2007). Кроме того, пониженные температуры, ингибируя деление клеток, слабо влияют на их рост растяжением (Родченко и др., 1988). Вследствие этого формируются характерные для северных растений крупные клетки мезофилла, богатые хлоропластами, пролиферация которых усиливается, обеспечивая тем самым возможность поддержания достаточно высокой интенсивности фотосинтеза (Мирославов, 1994).

Резюмируя все вышесказанное, можно заключить, что под влиянием низкой закаливающей температуры происходит не только увеличение холодоустойчивости проростков озимой пшеницы, но и целый комплекс адаптивных изменений в ФСА. К ним следует отнести поддержание на уровне близком к контрольному скорости фотосинтеза, электронного транспорта и максимальной эффективности ФС II, а также увеличение нефотохимического тушения флуоресценции и содержания хлорофиллов в ССК и торможение роста листа. Важно, что эти изменения возникают в определенной последовательности. В частности, именно в первые часы закаливания растительный организм реагирует на холод некоторым снижением активности ФСА и полным прекращением линейного роста листа. В это же время происходит адаптивное увеличение нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла. В целом первые часы закаливания можно считать периодом своеобразной функциональной “перенастройки” растительного организма к изменившимся условиям среды. Этап стабилизации работы ФСА в условиях низких температур (1–4-е сут) характеризуется стабилизацией скорости фотосинтеза и электронного транспорта, увеличением содержания хлорофилла в ССК и возобновлением роста листа. В этот же период холодоустойчивость достигает максимального уровня. В свою очередь, заключительный этап холодовой адаптации (4–7-е сут) характеризуется не только постоянным уровнем холодоустойчивости, но и новой функциональной организацией ФСА растений,

что позволяет им успешно переносить неблагоприятные температурные условия.

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

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аникиев В.В., Кутузов Ф.Ф. Новый способ определения площади листовой пластинки у злаков // Физиология растений. 1961. Т. 44. С. 375–377.
- Балагурова Н.И., Дроздов С.Н., Хилков Н.И. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию. Петрозаводск: КФАН СССР, 1982. 6 с.
- Буболо Л.С., Палева Т.В., Кислюк И.М. Влияние температуры выращивания и кратковременной температурной акклимации на ультраструктуру клеток, фотосинтез и дыхание листьев *Tradescantia albiflora* (Commelinaceae) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 45–54.
- Венжик Ю.В., Фролова С.А., Котеева Н.К. и др. Структурно-функциональные особенности растений *Triticum aestivum* L. (Poaceae) на начальном этапе холодовой адаптации // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 9. С. 39–49.
- Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Большой практикум по фотосинтезу. М.: Академия, 2003. 241 с.
- Климов С.В. Биоэнергетические аспекты адаптации и устойчивости зимующих злаков к морозу // Успехи соврем. биологии. 1987. Т. 104. Вып. 2. С. 251–264.
- Климов С.В. Холодовое закаливание растений – результат поддержания повышенного отношения фотосинтез/дыхание при низких температурах // Изв. РАН. Сер. биол. 2003. № 1. С. 57–62.
- Климов С.В., Астахова В.Н., Давыденко С.В., Трунова Т.И. Влияние холода на функцию и структуру фотосинтетического аппарата озимой пшеницы и ржи // Физиология растений. 1992. Т. 324. № 6. С. 1339–1344.
- Климов С.В., Астахова В.Н., Трунова Т.И. Связь холодоустойчивости растений с фотосинтезом // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 6. С. 879–886.
- Мирославов Е.А. Структурная адаптация растений к холодному климату // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 20–26.
- Мокронос А.Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Академия, 2006. 446 с.
- Практикум по физиологии растений / Под ред. Третьякова Н.Н.. М.: Агропромиздат, 2003. 288 с.
- Родченко О.П., Маричева Э.А., Акимова Г.П. Адаптация растущих клеток корня к пониженным температурам. Новосибирск: Наука, 1988. 147 с.
- Титов А.Ф., Акимова Т.В., Таланова В.В., Топчиева Л.В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. М.: Наука, 2006. 143 с.
- Трунова Т.И. Растение и низкотемпературный стресс // 64-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 2007. 54 с.
- Шерстнева О.А., Маслова Т.Г., Мамушина Н.С. и др. Фотосинтетический аппарат и светозависимые поглощения ксантофиллов в листьях эфемероидов на разных этапах онтогенеза растений // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 1. С. 72–80.
- Aroca R., Irigouen J., Sanches-Diaz M. Photosynthetic characteristics and protective mechanisms against oxidative stress during chilling and subsequent recovery in two maize varieties differing in chilling sensitivity // Plant Sci. 2001. V. 161. № 4. P. 719–726.
- Caemmerer S., Farquhar G.D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves // Planta. 1981. V. 153. № 2. P. 376–381.
- Demmig-Adams B., Adams W.W. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation // N. Phytol. 2006. V. 172. № 1. P. 11–21.
- Gray G.R., Savitch L.V., Ivanov A.G., Huner N.R. Photosystem II excitation pressure and development of resistance to photoinhibition // Plant Physiol. 1996. V. 110. № 1. P. 61–71.
- Hendrickson L., Förfter B., Furbank R.T., Chow W.C. Processes contributing to photoprotection of grapevine leaves illuminated at low temperature // Physiol. Plant. 2004. V. 121. № 2. P. 272–281.
- Hurry V.M., Strand A., Tobiasson M. et al. Cold hardening of spring and winter wheat and rape results in differential effects on growth, carbon metabolism and carbohydrate content // Plant Physiol. 1995. V. 109. № 2. P. 697–706.
- Krol M., Ivanov A.G., Jansson S. et al. Greening under high light or cold temperature affects the level of xanthophyll-cycle pigments, early light-inducible proteins, and light-harvesting polypeptides in wild-type barley and the chlorina F2 mutant // Plant Physiol. 1999. V. 120. № 1. P. 193–203.
- Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // Methods Enzymol. 1987. V. 148. № 2. P. 350–382.
- Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of plant pigment systems // Photosynthetica. 1993. V. 29. № 2. P. 195–203.
- Maxwell K., Johnson G.N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide // J. Exp. Botany. 2000. V. 51. № 345. P. 659–668.
- Oliveria J.G., Alves P.L., Magalhães A.C. The effect of chilling on the photosynthetic activity in coffee (*Coffea arabica* L.) seedlings. The protective action of chloroplastid pigments // Brazil. J. Plant Physiol. 2002. V. 14. № 1. P. 95–104.
- Rapacz M., Gasiór D., Zweirzykowski Z. et al. Changes in cold tolerance and the mechanisms of acclimation of photosystem II to cold hardening generated by anther culture of *Festuca pratensis* × *Lolium multifolium* cultivars // N. Phytol. 2004. V. 162. № 1. P. 105–114.
- Strand A., Hurry V., Hences S. et al. Acclimation of Arabidopsis leaves developing at low temperature. Increasing cytoplasmic volume accompanies increased activities of enzymes in the Calvin cycle and in the sucrose-biosynthesis pathway // Plant Physiol. 1999. V. 119. № 4. P. 1387–1397.
- Yamasaki T., Yamakawa T., Yamane Y. et al. Temperature acclimation of photosynthesis and related changes in photosystem II electron transport in winter wheat // Plant Physiol. 2002. V. 128. № 3. P. 1087–1097.

## **Influence of Lowered Temperature on the Resistance and Functional Activity of the Photosynthetic Apparatus of Wheat Plants**

**Yu. V. Venzhik, A. F. Titov, V. V. Talanova, S. A. Frolova, A. V. Talanov, and Ye. A. Nazarkina**

*Institute of Biology, Karelian Scientific Center, Russian Academy of Sciences,  
ul. Pushkinskaya 11, Petrozavodsk, 185910 Russia*

*e-mail: talanova@krc.karelia.ru*

Received December 1, 2009

The dynamics of cold resistance and the activity of the photosynthetic apparatus (PSA) of wheat germs at 4°C were studied. It was shown that in the first hours of cold, a certain functional readjustment to the changed conditions takes place in the plant organism. A decrease in the activity of the PSA and cessation of the linear growth of the leaf are registered at this stage along with an increase in resistance, as well as an increase in the coefficient of nonphotochemical extinguishing of the fluorescence of chlorophyll. In one to four days, when resistance reaches its maximum, photosynthesis and the rate of electron transport are stabilized, the chlorophyll content in the lightcollecting complex increases, and the growth recommences. The final stage of adaptation (days 4–7) is characterized not only by the steady level of resistance but also by new functional organization of the PSA, which allows the plants to endure the lowered temperature successfully.