

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 581.1

ВОЗРАСТНЫЕ И АДАПТИВНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ
ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ЛИСТЬЕВ ЗИМНЕ-ЗЕЛЕНОГО
ТРАВЯНИСТОГО РАСТЕНИЯ *AJUGA REPTANS* L. В ПРИРОДНЫХ
УСЛОВИЯХ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ© 2023 г. О. В. Дымова^а, *, И. Г. Захожий^а, Т. К. Головко^а^а Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, Россия

*e-mail: dymovao@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 07.03.2023 г.

После доработки 16.03.2023 г.

Принята к публикации 16.03.2023 г.

Формирование и функционирование фотосинтетического аппарата (ФСА) находится под общим контролем растительного организма и постоянно меняющихся условий среды. Исследовали возрастные и адаптивные изменения пигментного комплекса, спектральных свойств и состояния фотосистемы II (ФС II) листьев парциальных побегов летне-зимне-зеленого травянистого многолетника *Ajuga reptans* L. (живучка ползучая) в связи с перезимовкой. Появляющиеся в мае–июне розеточные листья новой генерации быстро накапливали фотосинтетические пигменты и формировали ФСА с высокой потенциальной (F_v/F_m) и реальной квантовой эффективностью ФС II (Φ_{PSII}). Осенью (сентябрь–октябрь) содержание хлорофиллов составляло 10 мг/г сухой массы, величина F_v/F_m равнялась 0.8 отн. ед., а уровень Φ_{PSII} при ФАР 130 мкмоль квантов/(м² с) составлял около 0.7 отн. ед. Перезимовавшие листья содержали вдвое меньше фотосинтетических пигментов, накапливали значительное количество антоцианов, характеризовались низкой фотохимической активностью и высоким уровнем дезоксидации пигментов виолаксантинового цикла. С возобновлением активной вегетации растений (май) отмечали частичное восстановление пигментного фонда и репарацию ФСА перезимовавших листьев, о чем свидетельствует увеличение показателей квантового выхода ФС II. Завершение жизненного цикла листьев сопровождалось снижением Φ_{PSII} до 0.5 отн. ед. и резким увеличением тепловой диссипации энергии возбуждения (NPQ) до 0.9 отн. ед. Сезонные изменения спектральных свойств листьев и индексов фотохимического отражения в целом соответствовали динамике содержания пигментов и эффективности использования света при фотосинтезе. Полученные результаты указывают на существенную трансформацию структурно-функциональной организации ФСА в онтогенезе зимующих листьев. Генетически закрепленное свойство зимне-зеленых растений сохранять листья основано на способности их ФСА к восстановлению функциональной активности после шокового воздействия перезимовки, чему способствует комплекс адаптивных и защитных механизмов.

Ключевые слова: *Ajuga reptans*, зимне-зеленые листья, фотосинтетический аппарат, фотосинтетические пигменты, антоцианы, спектральные индексы, фотосистема II

DOI: 10.31857/S0015330323600237, EDN: WJNZQE

ВВЕДЕНИЕ

Одним из важнейших свойств фотосинтетического аппарата (ФСА) является способность к динамическому изменению функциональной активности в онтогенезе растений и под воздействием условий среды. Основной компонент ФСА —

встроенные в тилакоидные мембраны хлоропластов пигмент-белковые комплексы (ПБК) фотосистем, осуществляющие процессы поглощения, передачи и преобразования световой энергии. От их состояния в значительной степени зависит устойчивость растений, особенно зимующих с зелеными листьями [1–3]. Сохранение листьев позволяет растениям не тратить ресурсы и время на формирование ассимилирующей поверхности, чтобы более эффективно использовать благоприятный для фотосинтеза период. Важно отметить, что в сезонном климате такие растения подвергаются сильному воздействию неблагоприятных

Сокращения: АЦ — антоцианы, ВКЦ — виолаксантиновый цикл, Кар — каротиноиды, ФСА — фотосинтетический аппарат, ФС II — фотосистема II, Хл — хлорофиллы, DEPS — уровень дезоксидации пигментов виолаксантинового цикла, F_v/F_m — максимальный квантовый выход ФС II, Φ_{PSII} — реальный квантовый выход ФС II, NPQ — коэффициент нефотохимического тушения.

факторов среды, способных вызвать фотоокислительный стресс и фотоповреждение ФСА. Чтобы адаптироваться к условиям низкой температуры и избыточного света, зимующие с зелеными листьями растения выработали ряд защитных механизмов, активация которых проходит на фоне холодового закаливания [3–6]. Снижению поглощения световой энергии способствует частичная потеря хлорофилла (Хл), накопление каротиноидов (Кар) и устойчивое дезоксидирование виолаксантина до зеаксантина [6–10]. Многие виды растений накапливают нефотосинтетические пигменты фенольной природы — антоцианы (АЦ) в количествах, достаточных для изменения зеленого цвета листьев на красно-фиолетовый. Предполагается, что АЦ проявляют фотопротекторную и/или антиоксидантную функции, снижая риски повреждений ФСА [2, 11, 12]. Изменение пигментного фонда влияет на спектральные свойства листьев. Это позволяет использовать спектральный анализ для разработки неинвазивных методов определения содержания пигментов и оценки состояния ФСА [13, 14].

Большинство имеющихся в литературе сведений о защитных механизмах, обеспечивающих перезимовку с зелеными листьями, получено в исследованиях на вечнозеленых древесных растениях [1, 7, 10, 15]. Данные для травянистых растений касаются в основном видов, обитающих в регионах с мягкой зимой. Так, например, в условиях Колорадо листья двулетних мезофитов *Malva neglecta* и *Verbascum thapsus* в зимний период проявляли более высокую фотосинтетическую активность, чем летом [6, 7]. Такой тип реакции обеспечивался повышением содержания фотосинтетических ферментов и тепловой диссипацией избыточно поглощенной энергии, обеспечиваемой быстро обратимым дезоксидированием виолаксантина в зеаксантин. Однако листья вечнозеленого кустарника *Pseudotsuga menziesii* в тех же условиях наиболее интенсивно фотосинтезировали весной, а зимой их ассимиляционная активность была близка к нулю. Согласно нашим данным, в период зимнего покоя у листьев хвойных деревьев на Европейском Севере наблюдалось значительное ингибирование фотохимической активности, скорости транспорта электронов через ФС II и способности ассимилировать CO_2 [15]. У травянистого многолетника *Ajuga reptans*, зимующего с зелеными листьями под толстым слоем снега, отмечали распад крупных ПБК фотосистем (мегакомплекса ФС I—ФС II и суперкомплекса ФС II—ССК II) и увеличение фонда свободных хлорофиллов [16]. Весной перезимовавшие листья были способны фотосинтезировать с интенсивностью 40–60% от наблюдаемой у зрелых, здоровых листьев до перезимовки [17].

Для получения более полной картины изменения состояния ФСА летне-зимне-зеленого травя-

нистого растения *Ajuga reptans* мы исследовали динамику пигментного комплекса, уровня дезоксидации пигментов виолаксантинового цикла, показатели флуоресценции хлорофилла *a* ФС II и оптические свойства в онтогенезе зимующих листьев.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растительный материал. *Ajuga reptans* L. (живучка ползучая) — травянистый многолетник семейства Lamiaceae со сложным онтогенезом, включающим смену вегетативных поколений. На северной границе ареала большинство растений являются побегами вегетативного происхождения (раметами) [17]. Раметы представляют собой розеточный укороченный побег с двумя-тремя парами листьев. В пазухах нижних листьев находятся почки, формирующие столоны. Их развитие происходит весной, но чаще в течение всего вегетационного периода. Цветение рамет наступает на третий-четвертый год жизни. Генеративные растения одновременно со столонами формируют удлиненный генеративный побег из цветочной почки, которая закладывалась осенью. В подзоне средней тайги европейского северо-востока России растения зимуют под опавшей листвой и толстым слоем снега. Активная жизнедеятельность *A. reptans* начинается в середине мая после схода снежного покрова. Растения появляются с перезимовавшими розеточными листьями, которые отмирают в июне. Заменяющие их листья новой генерации формируются в мае-июне, активно функционируют до поздней осени (с сентября до начала октября) и сохраняют способность к фотосинтезу после перезимовки. Таким образом, продолжительность жизни этих листьев составляет немногим более года.

Исследования проводили в 2016–2018 гг. Растения *A. reptans* произрастали в смешанном елово-осиновом лесу в окрестностях г. Сыктывкара (61°34' с.ш., 50°33' в.д.). По данным [18] среднегодовая температура воздуха в районе исследований составляет +1°C, среднесуточная температура самого теплого месяца (июля) — +17°C, самого холодного (января) — -16°C. Годовое количество осадков — 600–700 мм. Выпадение атмосферных осадков в виде снега начинается в середине октября, устойчивый снежный покров формируется в первой декаде ноября, к январю его толщина достигает 60 см. Сход снега отмечается в первой, редко второй декадах мая. Переход средней суточной температуры через 0°C весной происходит во второй декаде апреля, осенью — в первой декаде октября. Длительность безморозного периода составляет 180–190 дней, а продолжительность периода со среднесуточной температурой >5°C — около 160 дней. Наибольшее поступление солнечной радиации на открытую поверхность, 610 МДж/м², приходится на июнь. Плотность по-

тока ФАР в летнее время под лесным пологом составляет в среднем 120–150 мкмоль квантов/(м² с) [17, 19].

Образцы листьев (25–30 штук) отбирали в первой половине дня в разные сезоны года. Для анализов использовали листья со средней части двух-трехлетних розеточных побегов. После отчуждения листья немедленно доставляли в лабораторию. Часть растительного материала фиксировали в жидком азоте. Остальные листья акклиматизировали в течение 16 ч при температуре 22°C и ФАР 25 мкмоль/(м² с), после чего измеряли спектры отражения и показатели флуоресценции хлорофилла *a* ФС II.

Определение содержания фотосинтетических пигментов проводили спектрофотометрически на приборе UV-1700 (“Shimadzu”, Япония) в ацетоновой вытяжке при длинах волн 662, 644 нм (хлорофиллы *a* и *b*) и 478 нм (каротиноиды) в 4–5-кратной биологической повторности. Разделение индивидуальных каротиноидов проводили с помощью ВЭЖХ с обращенной фазой (“Knauer”, Германия) как описано в работе [16] после экстрагирования элюентом (ацетонитрил : метанол : вода в соотношении 75 : 12 : 4). Для построения градуировочных зависимостей использовали стандарты каротиноидов (“Sigma” и “Fluka”, США). Уровень деэпоксидации пигментов виолаксантинового цикла (DEPS) рассчитывали согласно уравнению:

$$\text{DEPS} = (3\text{еа} + 0.5\text{Ант})/(\text{Вио} + \text{Ант} + 3\text{еа}), \quad (1)$$

где 3еа — зеаксантин, Ант — антераксантин, Вио — виолаксантин.

Определение содержания антоцианов (АЦ) проводили спектрофотометрически. Использовали рН-дифференциальный метод, основанный на способности АЦ изменять свой цвет в зависимости от значения рН среды [20]. Содержание АЦ выражали в эквивалентах цианидин-3,5-дигликозида.

Определение качественного и количественного состава индивидуальных каротиноидов и содержания АЦ проводили в 4–6-кратной биологической повторности.

Спектры отражения листьев. Отражающую способность адаксиальной поверхности листьев измеряли с помощью портативного спектрорадиометра “FieldSpec HH” (ASD Inc., США) у 5–7 листьев. В качестве источника света использовали лампу накаливания с эффективным непрерывным спектром излучения в диапазоне 400–1000 нм. Перед измерениями выполняли калибровку спектрорадиометра по эталону белого цвета, отражательная способность которого в спектральном диапазоне от 400 до 1000 нм принималась за единицу, нулевой показатель при этом соответствовал 100%-ому поглощению света. Для фокусировки фоточувствительного элемента спектрорадиометра на растительном объекте небольшой площади ис-

пользовали фокусирующую линзу. Чувствительный элемент спектрорадиометра и лампу накаливания располагали под углом 60° к плоскости листа. Величины спектральных индексов рассчитывали по формулам, приведенным в работах [21–23]:

$$\text{Chl NDI} = (R_{750} - R_{705})/(R_{750} + R_{705}), \quad (2)$$

$$\text{CRI} = 1/R_{510} - 1/R_{550}, \quad (3)$$

$$\text{ARI} = 1/R_{550} - 1/R_{700}, \quad (4)$$

$$\text{PRI} = (R_{531} - R_{570})/(R_{531} + R_{570}), \quad (5)$$

где Chl NDI — нормализованный по хлорофиллу индекс отражения (Chlorophyll Normalized Difference Vegetation Index), CRI — индекс отражения каротиноидов (Carotenoid Reflectance Index), ARI — индекс отражения антоцианов (Anthocyanin Reflectance Index) и PRI — индекс фотохимического отражения (Photochemical Reflectance Index); *R* — отражательная способность, подстрочный индекс указывает на длину волны, при которой она была измерена.

Флуоресценция хлорофилла *a* ФС II. Оценку параметров ФС II проводили с помощью портативного флуориметра PAM-2100 (“Walz”, Германия). Фоновый (*F*₀) и максимальный (*F*_м) уровни флуоресценции измеряли у листьев, предварительно выдержанных 30 мин в темноте. Величины стационарного (*F*_т), фонового (*F*₀) и максимального (*F*_м) уровней флуоресценции измеряли у листьев, адаптированных к действующему свету. Длительность экспозиции на свету составляла 15 мин, плотность потока ФАР — 130 мкмоль квантов/(м² с). Расчет показателей, характеризующих функциональное состояние ФС II, и их интерпретацию осуществляли согласно [24]. Потенциальный (*F*_v/*F*_м) и реальный (*Φ*_{PSII}) квантовый выход ФС II, коэффициент нефотохимического тушения (NPQ) рассчитывали по формулам:

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m, \quad (6)$$

$$\Phi_{\text{PSII}} = (F'_m - F_t)/F'_m, \quad (7)$$

$$\text{NPQ} = (F_m - F'_m)/F'_m. \quad (8)$$

Статистическая обработка данных. Статистическую обработку данных осуществляли с использованием программы Statistica 10 (“StatSoft Inc.”, США). Значимость различий между средними величинами измеряемых показателей оценивали с применением однофакторного дисперсионного анализа ANOVA (критерий Дункана). Нормальность распределения данных оценивали с помощью критерия Шапиро–Уилка. Расчеты осуществляли при заданном уровне значимости *P* ≤ 0.05. В таблицах и на рисунках приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки.

Таблица 1. Сезонная динамика содержания и соотношения пигментов в розеточных листьях *Ajuga reptans*

Месяц	Содержание пигментов, мг/г сухой массы			Соотношение пигментов		
	Хл (<i>a + b</i>)	Каротиноиды	Антоцианы	Хл <i>a/b</i>	Кар/Хл	АЦ/Хл
VI	6.80 ± 1.10 ^a	1.10 ± 0.05 ^{abc}	0.06 ± 0.02 ^c	3.38	0.16	0.01
VII	10.30 ± 0.20 ^b	2.10 ± 0.10 ^f	0.20 ± 0.03 ^{ac}	2.55	0.20	0.02
IX	10.17 ± 0.49 ^b	1.76 ± 0.08 ^d	0.27 ± 0.02 ^{ab}	1.80	0.17	0.03
XI	9.70 ± 0.54 ^b	2.08 ± 0.12 ^f	0.34 ± 0.02 ^{ab}	1.66	0.21	0.04
XII	5.57 ± 0.39 ^a	0.95 ± 0.09 ^{abc}	0.35 ± 0.02 ^b	2.25	0.17	0.06
IV*	5.08 ± 0.57 ^a	1.19 ± 0.05 ^a	0.86 ± 0.15 ^e	7.80	0.23	0.17
V*	4.18 ± 0.37 ^a	0.79 ± 0.08 ^b	0.65 ± 0.05 ^d	2.92	0.19	0.16
VI*	5.55 ± 0.58 ^a	0.90 ± 0.07 ^{bc}	0.29 ± 0.06 ^{ab}	2.85	0.16	0.05

Примечание: Хл — хлорофиллы; Кар — каротиноиды; АЦ — антоцианы. Символом * обозначены данные для перезимовавших листьев; представлены среднеарифметические величины и их стандартные ошибки ($n = 5-6$). Разные надстрочные символы обозначают статистическую значимость изменений параметра по месяцам (ANOVA, тест Дункана, $P \leq 0.05$).

Таблица 2. Сезонная динамика содержания каротиноидов в розеточных листьях *Ajuga reptans* (ммоль/моль хлорофилла)

Месяц	Нео	Вио	Ант	Лют	Зеа	β-кар	сумма
VII	107.0 ± 18.2 ^d	143.1 ± 22.9 ^d	3.1 ± 1.18 ^d	224.0 ± 117.4 ^b	6.3 ± 0.5 ^c	82.0 ± 18.5 ^c	565.4 ± 86.1 ^c
IX	37.0 ± 4.2 ^{ab}	48.1 ± 5.0 ^{ac}	2.8 ± 0.2 ^a	111.9 ± 13.9 ^a	2.6 ± 0.3 ^a	32.3 ± 4.2 ^b	234.8 ± 20.1 ^a
XI	26.1 ± 6.0 ^a	31.8 ± 3.9 ^a	7.4 ± 2.8 ^a	82.1 ± 20.1 ^a	5.7 ± 1.9 ^a	61.2 ± 12.8 ^d	214.3 ± 40.9 ^a
XII	24.0 ± 2.6 ^a	11.7 ± 1.2 ^b	7.4 ± 1.5 ^a	79.3 ± 9.8 ^a	18.9 ± 1.7 ^b	62.1 ± 8.0 ^d	203.4 ± 24.0 ^a
IV*	45.8 ± 3.8 ^b	60.1 ± 10.1 ^c	13.5 ± 1.2 ^{bc}	150.9 ± 11.3 ^{ab}	29.7 ± 4.7 ^b	106.0 ± 5.7 ^a	405.9 ± 25.3 ^b
V*	68.2 ± 13.4 ^c	127.3 ± 22.2 ^d	6.2 ± 2.2 ^{cd}	218.9 ± 38.5 ^b	12.2 ± 0.7 ^b	119.4 ± 7.4 ^a	552.2 ± 83.6 ^c

Примечание: Нео — неоксантин; Вио — виолаксантин; Ант — антраксантин; Лют — лютеин; Зеа — зеаксантин; β-кар — β-каротин. Символом * обозначены перезимовавшие листья. Представлены среднеарифметические величины и их стандартные ошибки ($n = 6$). Разные надстрочные символы обозначают статистическую значимость изменений параметра по месяцам (ANOVA, тест Дункана, $P \leq 0.05$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Фотосинтетические пигменты

Изучение состава и содержания фотосинтетических пигментов показало, что количество Хл (*a + b*) и каротиноидов (Кар) в молодых розеточных листьях новой генерации было заметно ниже, чем у зрелых (табл. 1). У зрелых листьев фонд зеленых и желтых пигментов сохранялся на довольно высоком уровне вплоть до начала зимы (ноябрь). Содержание Хл (*a + b*) в листьях зимой (декабрь) и весной после перезимовки было почти вдвое меньше, чем осенью. Листья вышедших из-под снега растений (конец апреля) характеризовались повышенным соотношением Хл *a*/Хл *b*. Динамика изменения содержания Кар в листьях была сходна с таковой для Хл. У зрелых листьев до перезимовки их количество было в 2–2.5 раза больше. Соотношение Кар/Хл варьировало в пределах от 0.16 до 0.23. Низкие значения данного показателя были отмечены у молодых и стареющих листьев, максимальные — у перезимовавших листьев после выхода растений из-под снега.

Концентрация Кар в расчете на моль Хл варьировала от 200 до 560 ммоль, более высокие значения были отмечены у хорошо сформировавшихся листьев (июль) и перезимовавших листьев (май) (табл. 2). В пуле каротиноидов доминировали ксантофиллы. У зрелых листьев в летний период на долю β-каротина (β-Кар) приходилось 13–15% суммы всех Кар. Перед перезимовкой и после выхода из-под снега вклад β-Кар увеличивался до 30%, а у стареющих листьев снижался до 20%. Ксантофиллы были представлены преимущественно лютеином, на долю которого приходилось в среднем 40%, доля неоксантина была в 2–3 раза меньше.

Содержание и уровень конверсии пигментов виолаксантинового цикла сильно изменялись (рис. 1). В сумме на долю виолаксантина (Вио), антраксантина (Ант) и зеаксантина (Зеа) приходилось 20–27% пула Кар. Концентрация пигментов ВКЦ в расчете на моль Хл варьировала от 45 до 150 ммоль, из них 60–95% приходилось на Вио. Наибольшим содержанием Вио отличались зрелые, функционально активные листья в июле, а

также перезимовавшие листья (апрель–май). Уровень дезоксидации Вио у зрелых листьев в летний период был низким и составлял 5–7%, к зиме величина DEPS возрастала на порядок. После перезимовки отмечали существенное снижение этого показателя. В мае у начинающих стареть перезимовавших листьев величина DEPS не превышала 10%.

Антоцианы

Антоцианы – соединения фенольной природы, являются внепластидными пигментами. В онтогенезе розеточных листьев *A. reptans* содержание АЦ изменялось в широких пределах, от 0.06 до 0.86 мг/г сухой массы (табл. 1), а в пересчете на Хл варьировало от 9 до 170 мкг/мг Хл. Молодые и зрелые листья розетки летом были зелеными, так как содержали много Хл и мало АЦ. К осени концентрация АЦ заметно возрастала, и листья становились красно-фиолетовыми. Максимум содержания АЦ в листьях отмечен после перезимовки растений, но накопление этого пигмента наблюдали уже к осени. На фоне потери части Хл и высокого содержания АЦ величина соотношения АЦ/Хл у перезимовавших листьев была в 3–5 раз выше, чем до перезимовки. В период завершения жизненного цикла и отмирания (вторая половина июня) количество АЦ в листьях существенно уменьшалось, и величина соотношения АЦ/Хл снижалась в 3 раза.

Спектры отражения листьев и спектральные индексы

Оптические свойства листьев *A. reptans* претерпевали существенные изменения (рис. 2). Молодые листья новой генерации (июнь), характеризующиеся сравнительно низким содержанием фотосинтетических пигментов и антоцианов, имели довольно высокую отражательную способность в синей части диапазона видимого излучения (область поглощения Хл и Кар) и в красной области спектра (область поглощения Хл). Характерной чертой спектра отражения этих листьев является выраженный пик в зеленой области с максимумом около 550 нм (рис. 2). В конце лета (август) и осенью (октябрь) наблюдали уменьшение отражения в синей и красной областях спектра, обусловленное высоким содержанием фотосинтетических пигментов. В конце апреля, сразу после схода снежного покрова, у перезимовавших листьев отмечено резкое снижение отражательной способности в зеленой части спектра, что может быть связано с накоплением АЦ. В мае у перезимовавших листьев на фоне роста отражения в области преимущественного поглощения света Хл и Кар сохранялись сравнительно низкие показатели коэффициента отражения в зеленой части спектра.

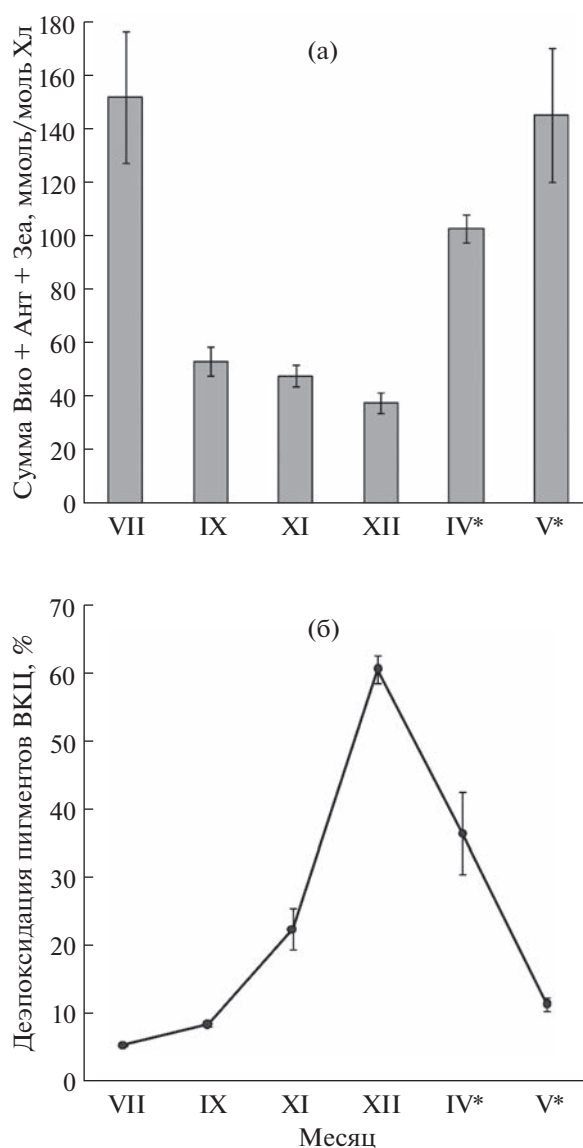


Рис. 1. Сезонная динамика содержания пигментов виолаксантинового цикла (виолаксантин + антераксантин + зеаксантин) (а) и степени их дезоксидации (б) в розеточных листьях *Ajuga reptans*. Символом * отмечены перезимовавшие листья.

Резкий рост отражательной способности в широком диапазоне длин волн видимой области спектра отмечен в июне у стареющих и отмирающих листьев.

Величина нормализованного индекса отражения Хл (Chl NDI) варьировала в диапазоне от 0.25 до 0.45 отн. ед. (рис. 3а). Наибольшие значения Chl NDI были зарегистрированы для молодых листьев в конце лета, минимальные – у перезимовавших листьев в июне. Следует отметить, что величина Chl NDI у перезимовавших листьев сразу после выхода из-под снега (апрель) была сходна с таковой до перезимовки (октябрь). Величина ин-

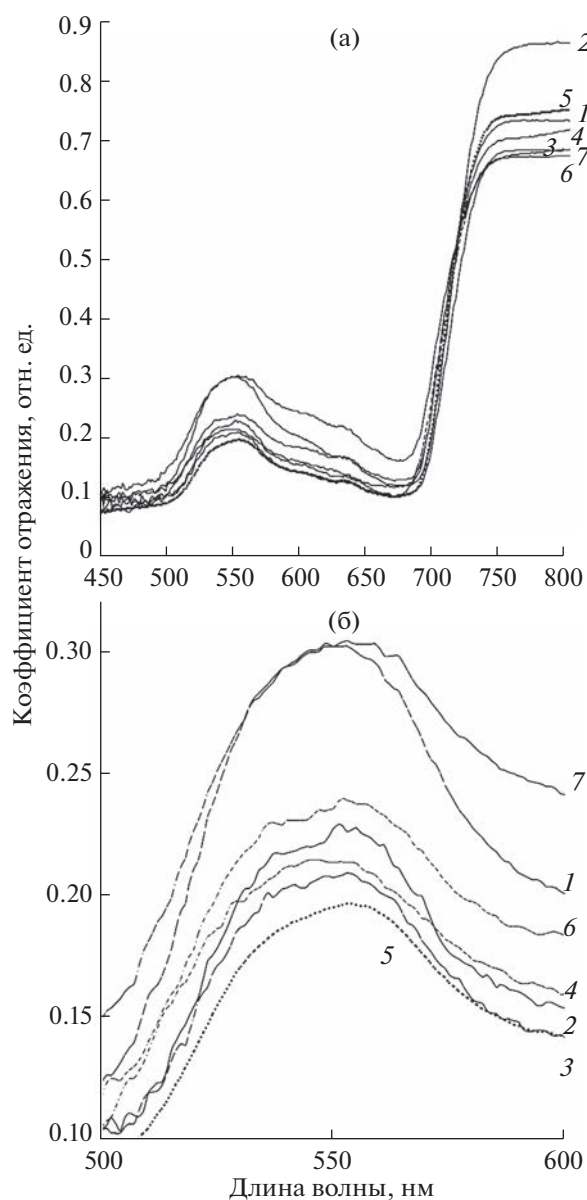


Рис. 2. Спектры отражения розеточных листьев *Ajuga reptans* (а) и фрагмент спектров в диапазоне от 500 до 600 нм (б). Цифрами обозначены сроки отбора листьев: 1 – июнь, 2 – август, 3 – октябрь, 4 – декабрь, 5 – апрель (перезимовавшие листья), 6 – май (перезимовавшие листья), 7 – июнь (перезимовавшие листья).

декса отражения Кар (CRI) изменялась в пределах 2.9–4.3 отн. ед (рис. 3б), и динамика его изменений в годичном цикле мало отличалась от таковой для Chl NDI.

Индекс отражения антоцианов (ARI) изменялся более значительно, чем это наблюдалось для индексов фотосинтетических пигментов, и его динамика описывалась зависимостью с выраженным максимумом (рис. 3в). Наибольшие величины ARI (до 1.5 отн. ед.) были отмечены в

зимний период и после схода снега (декабрь–апрель). На рис. 3в видно, что минимальные величины ARI были характерны для молодых формирующихся листьев.

Индекс фотохимического отражения PRI (Photochemical Reflectance Index), характеризующий эффективность использования света при фотосинтезе, был выше до перезимовки, чем после нее. Судя по величине данного показателя, фотохимическая активность перезимовавших листьев была существенно подавлена (рис. 3г).

Показатели флуоресценции хлорофилла а ФС II

Величины исследованных показателей ФС II розеточных листьев *A. reptans* значительно изменялись в годичном цикле. Фоновый уровень флуоресценции Хл а (F_0) заметно повышался уже осенью и оставался более высоким у перезимовавших листьев. График изменений показателя максимальной флуоресценции (F_m) имел два максимума, характеризующие повышение F_m у сформировавшихся листьев до перезимовки и в начале активной вегетации после перезимовки. В зимний период у извлеченных из-под снега и акклиматизированных в лабораторных условиях листьев величина F_m была почти вдвое ниже. Показатель максимального квантового выхода ФС II (F_v/F_m) варьировал в пределах от 0.55 до 0.82 отн. ед. (рис. 4а). Его изменения в сезоне были идентичны таковым для F_m . Наибольшие значения данного показателя были зарегистрированы у зрелых листьев в летний период (0.82 отн. ед.) и перезимовавших листьев в мае (0.77 отн. ед.). Зимой отмечали снижение F_v/F_m на 30%. Величина F_v/F_m оставалась довольно низкой после выхода растений из-под снега (апрель).

Динамика изменения показателя Φ_{PSII} , характеризующего соотношение доли квантов, используемых в фотохимических превращениях к общему числу поглощенных квантов, в целом была сходна с таковой для показателя F_v/F_m (рис. 4). Сравнительно высокие значения Φ_{PSII} , 0.6–0.7 отн. ед., были характерны для листьев до перезимовки. Зимой реальный квантовый выход ФС II акклиматизированных в лабораторных условиях листьев был на 30% ниже и оставался на этом же уровне после выхода растений из-под снега. С началом активной вегетации растений наблюдалось восстановление уровня фотохимической активности ФС II перезимовавших листьев, но по мере их старения и отмирания величина Φ_{PSII} вновь снижалась.

Наиболее значительные изменения в онтогенезе розеточных листьев претерпевал показатель, характеризующий интенсивность тепловой диссипации энергии возбуждения в ФС II. Величина NPQ, очень низкая (0.22 отн. ед.) у формирую-

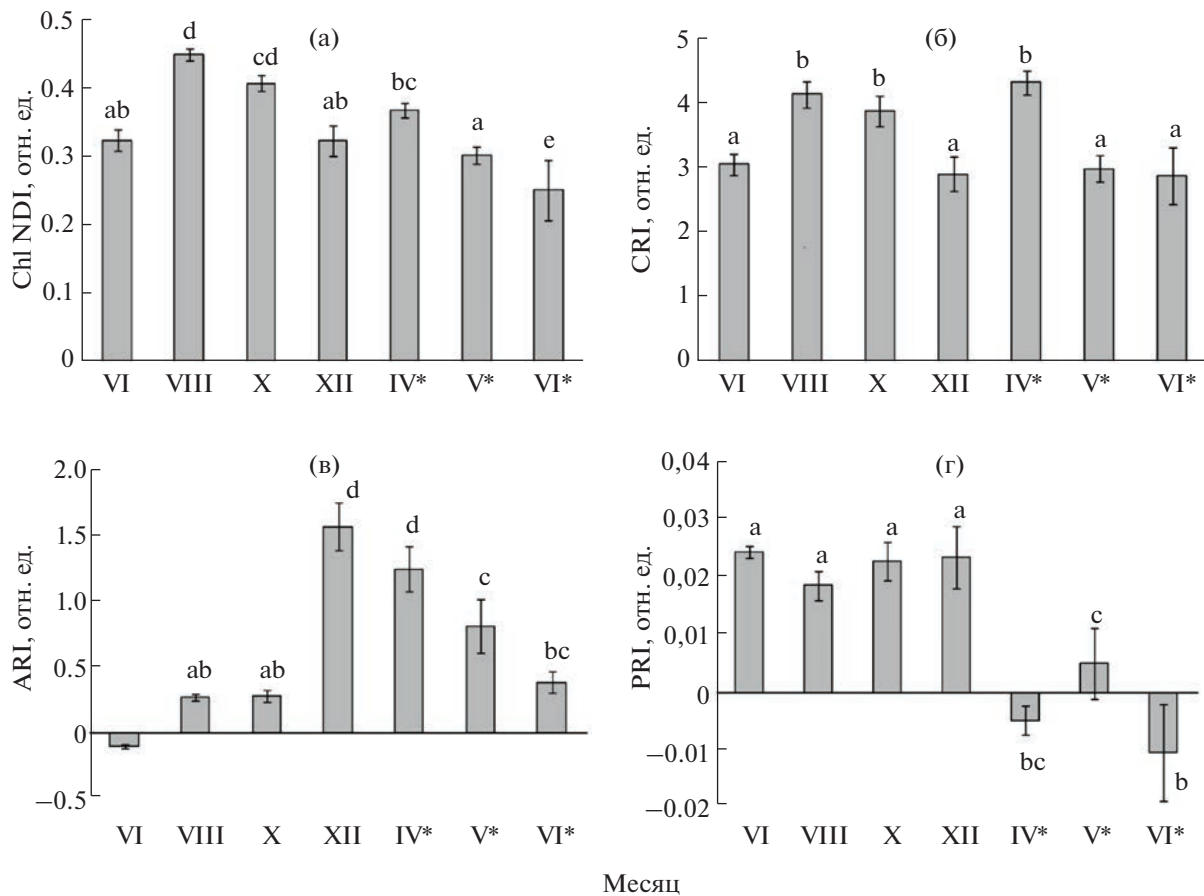


Рис. 3. Спектральные индексы розеточных листьев *Ajuga reptans*. (а) – Chl NDI – Chlorophyll Normalized Difference Vegetation Index; (б) CRI – Carotenoid Reflectance Index; (в) ARI – Anthocyanin Reflectance Index; (г) PRI – Photochemical Reflectance Index. Символом * отмечены перезимовавшие листья.

щихся листьев новой генерации, возрастала у зрелых листьев в 2–3 раза и перед перезимовкой достигала 0.62 отн. ед. Во время перезимовки и сразу после нее значения NPQ варьировали около 0.45 отн. ед., то есть были ниже, чем до перезимовки. Затем, по мере старения перезимовавших листьев, величина NPQ сильно возрастала и достигала 0.90 отн. ед.

ОБСУЖДЕНИЕ

У длительно вегетирующего летне-зимне-зеленого растения *A. reptans* укороченные побеги перезимовывают с зелеными розеточными листьями, которые отмирают в июне и заменяются новой генерацией листьев. Эта генерация активно функционирующих в июле-сентябре листьев зимует под толстым снежным покровом. Перезимовавшие листья поставляют продукты текущего фотосинтеза формирующимся им на смену листьям следующей генерации. Кроме того, они служат источником органических веществ и ми-

неральных элементов, реутилизуемых при старении и отмирании [25].

На возрастную трансформацию ФСА розеточных листьев с неизбежностью накладываются изменения, вызванные сезонной динамикой факторов среды. Свет в сочетании с пониженными температурами оказывает стрессовое воздействие и может вызвать значительные повреждения ФСА, сохранение которого жизненно важно для реализации экологической стратегии летне-зимнезеленых растений.

Фотосинтетический аппарат розеточных листьев *A. reptans* новой генерации формируется в начале лета (май-июнь) при сравнительно благоприятном температурном и световом режиме. Молодые, интенсивно растущие листья содержали меньше Хл и Кар (табл. 1), чем зрелые, что обуславливало более высокое отражение их поверхностью излучения в синем и красном диапазоне видимого излучения (рис. 2). Функционирование ФСА листьев *A. reptans* в период развития полога смешанного древостоя с участием листопадных видов, снижающего поступление света к травя-

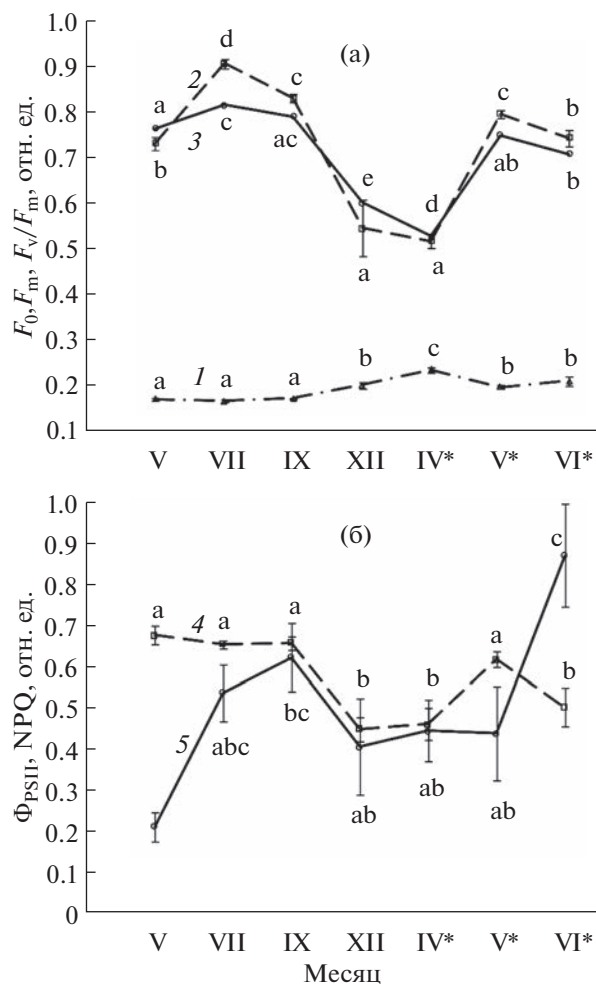


Рис. 4. Сезонные изменения показателей флуоресценции Хл *a* ФС II розеточных листьев *Ajuga reptans*. (а) 1 – фоновый (F_0), 2 – максимальный (F_m) уровни флуоресценции хлорофилла и 3 – потенциальный квантовый выход ФС II (F_v/F_m); (б) 4 – реальный квантовый выход ФС II (Φ_{PSII}) и 5 – коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла ФС II (NPQ). Символом * отмечены перезимовавшие листья.

нистым растениям, способствует накоплению пигментов и увеличению светособирающих комплексов (ССК) фотосистем, о чем косвенно свидетельствуют данные о снижении соотношения Хл *a*/Хл *b* (табл. 1) Накопление фотосинтетических пигментов приводит к усилению поглощения листьями светового потока, что отражается на величине индексов Chl NDI и CRI (рис. 3а, б). Сравнительно высокие содержание Хл, и значения Chl NDI и CRI отмечались и осенью при снижении температуры среды. Зимой под снежным покровом температура верхнего слоя почвы, как правило, варьирует в пределах от 0 до -3°C [26]. В этот период содержание пигментов и величины спектральных индексов Chl NDI и CRI листьев *A. reptans*

заметно снижались, что было связано с катаболизмом части фонда фотосинтетических пигментов. Сходные изменения пигментного комплекса были ранее отмечены для листьев вечнозеленых древесных растений [15, 27, 28]. Деградация части пигментного фонда в листьях *A. reptans* является следствием распада крупных ПБК фотосистем (мегакомплекса ФС I–ФС II и суперкомплекса ФС II–ССК II) и увеличения пула свободных хлорофиллов, легче поддающихся окислению [16]. На деградацию ССК указывает также значительное увеличение соотношения Хл *a*/Хл *b*, связанное с большей утерей перезимовавшими листьями Хл *b*, чем Хл *a* (табл. 1), и увеличение параметра фоновой флуоресценции Хл ФС II (F_0), являющегося индикатором энергетических потерь при передаче энергии возбуждения от антенны к РЦ ФС II. Следует отметить, что практически весь Хл *b* находится в ССК ФС II, тогда как ССК ФС I и РЦ обеих фотосистем содержит Хл *a* [29]. Уменьшение пигментного фонда можно рассматривать как защитную реакцию растений, направленную на снижение поглощения энергии и, следовательно, предотвращение перевосстановления ЭТЦ хлоропластов в период, когда ассимиляция CO_2 подавлена низкой температурой.

В апреле у вышедших из-под снега растений *A. reptans* содержание хлорофиллов оставалось низким (табл. 1), но величина индекса Chl NDI не изменялась (рис. 3а). По-видимому, причиной таких, не связанных с содержанием пигментов, изменений оптических свойств могут быть изменения анатомо-морфологических характеристик листьев при воздействии низких температур, наличие очагов повреждения, изменение содержания и состояния воды в тканях, а также накопление антоцианов.

В литературе имеются сведения о влиянии антоцианов на взаимосвязь спектральных индексов отражения с содержанием фотосинтетических пигментов. Так, например, снижение содержания хлорофиллов и накопление антоцианов осенью в листьях *Acer saccharum* накладывали определенные ограничения на интерпретацию динамики изменения нормализованного дифференциального вегетационного индекса (NDVI) и PRI [30]. В антоциановых листьях на фоне распада Хл поглощение при 550 нм и в области 500–600 нм может достигать 95%, причем существенный вклад в поглощение был отмечен также в диапазоне 600–650 нм [31]. АЦ способны конкурировать с Хл *a* за поглощение света в зеленом диапазоне, а с Хл *b* и Кар — за поглощение света в области более коротких длин волн. Поэтому накопление АЦ и снижение содержания фотосинтетических пигментов может увеличивать относительный вклад АЦ в поглощение ФАР.

Биосинтез АЦ находится под генетическим контролем, зависит от биологических особенно-

стей и стадии развития растений, экологических параметров местообитания. Многие авторы рассматривают накопление АЦ как защитный механизм при воздействии на растения неблагоприятных факторов, в том числе, высокой инсоляции [32] и пониженной температуры [33]. Считается, что антоцианы могут экранировать ФСА от воздействия избыточного светового потока и выполнять функцию низкомолекулярных антиоксидантов, снижающих уровень накопления АФК при фотоокислительном стрессе (ФОС) [11, 34, 35]. У некоторых видов растений синтез АЦ усиливается в стареющих листьях [30, 36]. Показано, что накопление АЦ в палисадных клетках мезофилла стареющих листьев листопадного кустарника *Cornus stolonifera* предотвращало развитие ФОС путем экранирования несвязанного хлорофилла и его производных, проявляющих фототоксичность за счет генерации синглетного кислорода [37].

Нами выявлено повышение содержания антоцианов в онтогенезе розеточных листьев *A. reptans* (табл. 1, рис. 3в). Максимум их содержания был отмечен у перезимовавших листьев на фоне уменьшения количества фотосинтетических пигментов, дезорганизации части ПБК и накопления несвязанного хлорофилла [16]. Величина соотношения АЦ/Хл у перезимовавших листьев в апреле была в 3–5 раз выше, чем до перезимовки. Параллельно с увеличением соотношения АЦ/Хл наблюдали существенное повышение относительного содержания пигментов ВКЦ (рис. 1а). При этом уровень их дезоксидации был близок к значению, наблюдаемому для данного параметра в предшествующий перезимовке период (рис. 1б). Функция ВКЦ состоит в предотвращении развития ФОС путем тепловой диссипации избыточно поглощенной световой энергии [38]. Видимо, при низкой температуре воздуха и высокой освещенности ВКЦ и АЦ аддитивно обеспечивают защиту ФСА перезимовавших листьев *A. reptans* от фотодинамического повреждения, а индекс ARI можно рассматривать как один из индикаторов физиологического стресса.

Считается, что индекс фотохимического отражения PRI является информативным показателем фотохимической активности ФСА, характеризует эффективность использования света в процессе фотосинтеза и зависит от содержания и соотношения пигментов ВКЦ [39]. Исходя из полученных данных (рис. 3г), можно предположить, что молодые розеточные листья *A. reptans* в летний период имеют наибольший уровень фотохимической активности, а у перезимовавших листьев эффективность использования света значительно снижается. Судя по динамике сезонных изменений PRI, это снижение имеет немонотонный характер с тенденцией к появлению локального максимума для перезимовавших листьев в мае. В целом изменения PRI соответствовали таковым

для Φ_{PSII} (рис. 4б). Вместе с тем, вопреки ожиданиям, сезонные изменения PRI не имели четкой взаимосвязи с интенсивностью нефотохимического тушения флуоресценции ФС II (NPQ). Вероятно, что для разработки модели, связывающей величину NPQ и изменения оптических характеристик листьев летне-зимне-зеленых растений, будет возможно применение параметра ΔPRI (величины изменения PRI у адаптированного к актиничному свету образца относительно начального (темнового) уровня этого показателя) [40].

Снижение Φ_{PSII} в зимний и ранневесенний периоды не сопровождалось повышением NPQ (при этом величина DEPS увеличивалась), а значительное увеличение NPQ (рис. 4б) на фоне снижения DEPS (рис. 1б) после перезимовки не сопровождалось столь же существенным подавлением Φ_{PSII} у стареющих листьев. Полученные результаты свидетельствуют о том, что взаимосвязь PRI, DEPS, NPQ и Φ_{PSII} на протяжении всего онтогенеза листьев летне-зимне-зеленого растения *A. reptans* не столь очевидна и однозначна. Вероятно, частичная деструкция компонентов ФСА в период перезимовки и низкая скорость репарации ПБК фотосистем после нее нарушают эффективное функционирование и взаимодействие систем запасаения и диссипации поглощенной энергии. Это согласуется с мнением других авторов, что тесная связь между Φ_{PSII} , PRI и эффективностью использования света при фотосинтезе может существовать в оптимальных условиях у нестрессированных растений и, как правило, в определенном интервале интенсивности освещения [40]. В пользу этого мнения может свидетельствовать также тот факт, что после перезимовки листья *A. reptans* даже в оптимальных свето-температурных условиях ассимилировали CO_2 с интенсивностью вдвое ниже потенциально возможной для данного теневыносливого вида [17].

Таким образом, результаты изучения пигментного комплекса, спектров отражения и показателей флуоресценции ФС II в онтогенезе розеточных листьев *Ajuga reptans* свидетельствуют о значительной структурно-функциональной трансформации ФСА под воздействием сезонных изменений условий среды. Показано, что перезимовка приводила к необратимой потере фотосинтетических пигментов, накоплению антоцианов, изменению спектральных свойств листьев. В целом, изменения спектральных свойств листьев соответствовали динамике содержания хлорофиллов, каротиноидов и антоцианов. Индекс отражения антоцианов (ARI) может быть использован в качестве показателя стрессированности растений. В совокупности полученные данные позволяют полагать, что антоцианы могут служить дополнительным механизмом в оптимизации баланса между поступлением световой энергии и потребностями фотосинтеза.

Активация защитных механизмов и генетически закрепленная способность к частичному восстановлению ФСА после перезимовки позволяет летне-зимне-зеленым растениям адаптироваться к неблагоприятным воздействиям и эффективно использовать ресурсы среды для реализации их жизненной стратегии.

Работа выполнена в рамках темы госбюджетных научно-исследовательских, опытно-конструкторских и технологических работ “Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты)” (рег. № 122040600021-4).

Авторы выражают благодарность инженеру М.Ю. Сивкову (отдел флоры и растительности Севера) за помощь в измерении спектров отражения листьев *A. reptans*.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Öquist G., Huner N.P.A. Photosynthesis of overwintering evergreen plants // Annu. Rev. Plant Biology. 2003. V. 54. P. 329.
<https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.54.072402.115741>
2. Solanki T., Aphalo P.J., Neimane S., Hartikainen S.M., Pieriste M., Shapiguzov A., Porsar-Castell A., Atherton J., Heikilla A., Robson T.M. UV-screening and spring-time recovery of photosynthetic capacity in leaves of *Vaccinium vitis-idaea* above and below the snow pack // Plant Physiol. Biochem. 2019. V. 134. P. 40.
<https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.09.003>
3. Verhoeven A.S., Adams lii W.W., Demmig-Adams B. The xanthophyll cycle and acclimation of *Pinus ponderosa* and *Malva neglecta* to winter stress // Oecologia. 1999. V. 118. P. 277.
<https://doi.org/10.1007/s004420050728>
4. Verhoeven A.S., Adams lii W.W., Demmig-Adams B. Two forms of sustained xanthophylls cycle-dependent energy dissipation in overwintering *Euonymus kiautschovicus* // Plant, Cell Environ. 1998. V. 21. P. 893.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1998.00338.x>
5. Logan B.A., Grace S.C., Adams lii W.W., Demmig-Adams B. Seasonal differences in xanthophyll cycle characteristics and antioxidants in *Mahonia repens* growing in different light environments // Oecologia. 1998. V. 116. P. 9.
<https://doi.org/10.1007/PL00013823>
6. Adams lii W.W., Demmig-Adams B., Rosenstiel T.N., Brightwell A.K., Ebbert V. Photosynthesis and photoprotection in overwintering plants // Plant Biology. 2002. V. 4. P. 545.
7. Adams W.W., Zarter C.R., Ebbert V., Demmig-Adams B. Photoprotective strategies of overwintering evergreens // Bioscience. 2004. V. 54. P. 41.
8. Yatsco Y.N., Dymova O.V., Golovko T.K. Violaxanthin cycle pigment de-epoxidation and thermal dissipation of light energy in three boreal species of evergreen conifer plants // Russ. J. Plant Physiol. 2011. V. 58. P. 169.
9. Sofronova V.E., Chepalov V.A., Dymova O.V., Golovko T.K. The role of pigment system of an evergreen dwarf shrub *Ephedra monosperma* in adaptation to the climate of Central Yakutia // Russ. J. Plant Physiol. 2014. V. 61. P. 246.
<https://doi.org/10.1134/S1021443714010142>
10. Sofronova V.E., Dymova O.V., Golovko T.K., Chepalov V.A., Petrov K.A. Adaptive changes in pigment complex of *Pinus sylvestris* needles upon cold acclimation // Russ. J. Plant Physiol. 2016. V. 63. P. 433.
<https://doi.org/10.1134/S1021443716040142>
11. Steyn W.J., Wand S.J.E., Holcroft D.M., Jacobs G. Anthocyanins in vegetative tissues: a proposed unified function in photoprotection // New Phytologist. 2002. V. 155. P. 349.
<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00482.x>
12. Hughes N.M., Smith W.K. Seasonal photosynthesis and anthocyanin production in ten broadleaf evergreen species // Funct. Plant Biol. 2007. V. 34. P. 1072.
<https://doi.org/10.1071/FP07205>
13. Merzlyak M., Gitelson A., Chivkunova O., Solovchenko A., Pogosyan S. Application of reflectance spectroscopy for analysis of higher plant pigments // Russ. J. Plant Physiol. 2003. V. 50. P. 704.
<https://doi.org/10.1021-4437/03/5005>
14. Gitelson A.A., Keydan G.P., Merzlyak M.N. Three-band model for noninvasive estimation of chlorophyll, carotenoids, and anthocyanin contents in higher plant leaves. Geophysical research letters. 2006. V. 33. P. L11402.
<https://doi.org/10.1029/2006GL026457>
15. Головки Т.К., Яцко Я.Н., Дымова О.В. Сезонные изменения состояния фотосинтетического аппарата трех бореальных видов хвойных растений в подзоне средней тайги на европейском северо-востоке // Хвойные бореальной зоны. 2013. Т. 30. С. 73.
16. Dymova O., Khrystin M., Miszalski Z., Kornas A., Strzalka K., Golovko T. Seasonal variations of leaf chlorophyll-protein complexes in the wintergreen herbaceous plant *Ajuga reptans* L. // Funct. Plant Biol. 2018. V. 45. P. 519.
<https://doi.org/10.1071/FP17199>
17. Дымова О.В., Темежук Л.В. Физиологическая и популяционная экология неморальных травянистых растений на Севере. Екатеринбург: Уральское отделение Российской академии наук, 2000. 144 с.
18. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии / Отв. ред. Таскаев А.И. Москва: Издательский дом “Дрофа”, Изд-во “ДиК”, 1997. 115 с.
19. Dymova O.V., Golovko T.K. Light adaptation of photosynthetic apparatus in *Ajuga reptans* L., a shade-tolerant plant as an example // Russ. J. Plant Physiol. 1998. V. 45. P. 440.
20. Lee J., Durst R.W., Wrolstad R.E. Determination of total monomeric anthocyanin pigment content of fruit juices, beverages, natural colorants, and wines by the pH differential method: collaborative study // Journal of AOAC International. 2005. V. 88. P. 1269.

21. Gitelson A., Merzlyak M.N. Spectral reflectance changes associated with autumn senescence of *Aesculus hippocastanum* L. and *Acer platanoides* L. leaves. Spectral features and relation to chlorophyll estimation // J. Plant Physiol. 1994. T. 143. P. 286.
22. Gamon J.A., Serrano L., Surfus J.S. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels // Oecologia. 1997. V. 112. P. 492. <https://www.jstor.org/stable/i391072>
23. Gitelson A.A., Zur Y., Chivkunova O.B., Merzlyak M.N. Assessing carotenoid content in plant leaves with reflectance spectroscopy // Photochemistry and photobiology. 2002. V. 75. P. 272. <https://doi.org/10.1562/0031-8655>
24. Goltsev V.N., Kalaji H.M., Paunov M., Baba W., Horalzek T., Mojski J., Kociel H., Allakverdiev S.I. Variable chlorophyll fluorescence and its use for assessing physiological condition of plant photosynthetic apparatus // Russ. J. Plant Physiol. 2016. V. 63. P. 869. <https://doi.org/10.1134/S1021443716050058>
25. Дымова О.В., Головки Т.К. Морфофизиологические аспекты вегетативного размножения *Ajuga reptans* L. // Репродуктивная биология растений на европейском Северо-Востоке. Сыктывкар, 1998. С. 72.
26. Далькэ И.В., Чадин И.Ф., Малышев Р.В., Захожий И.Г., Тишин Д.В., Харевский А.А., Солод Е.Г., Шайкина М.Н., Попова М.Ю., Полюдченков И.П., Тагунова И.И., Лязев П.А., Беляева А.В. Морозоустойчивость борщевика Сосновского по результатам лабораторных и полевых экспериментов // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 4. С. 12. http://proborshevnik.ru/wp-content/uploads/2019/11/Dalke-idr.-RZHBI_4_2019.pdf
27. Ottander C., Campbell D., Qquist G. Seasonal changes in photosystem II organization and pigment composition in *Pinus sylvestris* // Planta. 1995. V. 197. P. 176.
28. Martz F., Sutinen M.-L., Derome K., Wingsle G., Julkunen-Tiitto R., Turunen M. Effects of ultraviolet (UV) exclusion on the seasonal concentration of photosynthetic and UV-screening pigments in Scots Pine needles // Global Change Biology. 2007. V. 13. P. 252. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01275.x>
29. Rochaix J.D. Regulation and dynamics of the light-harvesting system // Annu. Rev. Plant Biol. 2014. V. 65. P. 287. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040226>
30. Junker L.V., Ensminger I. Relationship between leaf optical properties, chlorophyll fluorescence and pigment changes in senescing *Acer saccharum* leaves // Tree Physiology. 2016. V. 36. P. 694. <http://doi.org/10.1093/treephys/tpv148>
31. Merzlyak M.N., Chivkunova O.B., Solovchenko A.E., Naqvi K.R. Light absorption by anthocyanins in juvenile, stressed, and senescing leaves // J. Exp. Botany. 2008. V. 59. P. 3903. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern230>
32. Hughes N.M., Burkey K.O., Cavender-Bares J., Smith W.K. Xanthophyll cycle pigment and antioxidant profiles of winter-red (anthocyanic) and winter-green (acyanic) angiosperm evergreen species // J. Exp. Bot. 2012 V. 63. P. 1895. <https://doi.org/10.1093/jxb/err362>
33. Pietrini F., Iannelli M.A., Massacci A. Anthocyanin accumulation in the illuminated surface of maize leaves enhances protection from photo-inhibitory risks at low temperature, without further limitation to photosynthesis // Plant, Cell Environ. 2002. V. 25. P. 1251. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00917.x>
34. Manetas Y., Drinia A., Petropoulou Y. High contents of anthocyanins in young leaves are correlated with low pools of xanthophyll cycle components and low risk of photoinhibition // Photosynthetica. 2002. V. 40. P. 349.
35. Neill S.O., Gould K.S. Anthocyanins in leaves: light attenuators or antioxidants? // Funct. Plant Biol. 2003. V. 30. P. 865. <https://doi.org/10.1071/FP03118>
36. Hoch W.A., Zeldin E.L., McCown B.H. Physiological significance of anthocyanins during autumnal leaf senescence // Tree physiology. 2001. V. 21. P. 1. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.1.1>
37. Feild T.S., Lee D.W., Holbrook N.M. Why leaves turn red in autumn. The role of anthocyanins in senescing leaves of red-osier dogwood // Plant Physiol. 2001. V. 127. P. 566.
38. Latowski D., Dymova O., Maslova T., Strzałka K. The xanthophyll cycle and its physiological functions // Photosynthetic pigments – chemical structure, biological function and ecology. Syktyvkar: Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 2014. P. 183.
39. Gamon J.A., Serrano L., Surfus R. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use efficiency across species, functional types, and nutrient levels // Oecologia. 1997. V. 112. P. 492. <https://doi.org/10.1007/s004420050337>
40. Kováč D., Veselovská P., Klem K., Večeřová K., Ač A., Pañuelas J., Urban O. Potential of photochemical reflectance index for indicating photochemistry and light use efficiency in leaves of european beech and Norway Spruce trees // Remote Sensing. 2018. V. 10. P. 1202. <https://doi.org/10.3390/rs10081202>