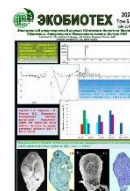




ЭКОБИОТЕХ

ISSN 2618-964X

<http://ecobiotech-journal.ru>


ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ И СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛОВ В ПОБЕГАХ МХА *HYLOCOMIUM SPLENDENS* HEDW. В УСЛОВИЯХ ТЕМПЕРАТУРНОГО СТРЕССА

Ренкова А.Г.*, Хабибрахманова В.Р.,
Гурьянов О.П., Галеева Е.И.,
Рахматуллина Д.Ф., Минибаева Ф.В.

Казанский институт биохимии и биофизики Федерального
исследовательского центра "Казанский научный центр
Российской академии наук", Казань, Россия
*E-mail: renkova@kibb.knc.ru

Мохообразные являются привлекательной моделью для изучения механизмов адаптации растений к неблагоприятным условиям окружающей среды. В литературе имеется мало информации о пигментном составе и его роли в стрессовой устойчивости мхов, хотя данная тема достаточно широко освещается для высших сосудистых растений. Одним из стрессовых факторов, оказывающих наиболее сильное влияние на растения, является неблагоприятная температура окружающей среды, поскольку фотосинтез, основной энергообеспечивающий процесс растений, чувствителен к температуре и зачастую ингибируется раньше, чем нарушаются другие функции клетки. Известно, что центральная роль в процессе фотосинтеза принадлежит хлорофиллу. В связи с этим, целью настоящей работы явилось изучение реакции мха *Hylocomium splendens* Hedw. на температурный стресс. Исследовались содержание хлорофиллов и параметры флуоресценции хлорофилла *a* в побегах *H. splendens*. Результаты показали, что при действии как повышенной, так и отрицательной температур значительно снижалось содержание хлорофилла *a*, тогда как содержание хлорофилла *b*, напротив, повышалось. Интересно заметить, что снижение хлорофилла *a* при температурном стрессе сопровождалось увеличением содержания феофетина *a*. Содержание хлорофиллов в постстрессовый период не восстанавливалось до контрольного уровня. Температурный стресс не влиял на максимальную фотохимическую эффективность фотосинтеза, однако скорость переноса электронов достоверно снижалась под действием низкой температуры. Таким образом, значительные изменения в пигментном составе хлорофиллов не всегда сопровождаются изменениями параметров флуоресценции в той же степени.

Ключевые слова: *Hylocomium splendens* ♦ температурный стресс ♦ хлорофиллы ♦ фотосинтез

Поступила в редакцию: 28.11.2023

[Цитировать | Cite as](#)

DOI: [10.31163/2618-964X-2023-6-4-227-235](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-4-227-235)

EDN: [HMLHNI](https://www.edn.ru/HMLHNI)

PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY AND CHLOROPHYLLS CONTENT IN THE MOSS *HYLOCOMIUM SPLENDENS* HEDW. UNDER TEMPERATURE STRESS

Renkova A.G.*, Habibrakhmanova V.R.,
Gurjanov O.P., Galeeva E.I.,
Rakhmatullina D.F., Minibayeva F.V.

Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics,
Federal Research Center "Kazan Scientific Center
of the Russian Academy of Sciences", Kazan, Russia
*E-mail: renkova@kibb.knc.ru

Mosses are an attractive model for studying the mechanisms of plant adaptation to unfavorable environmental conditions. There is little information in the literature on the pigment composition and its role in stress resistance of mosses, although this topic is quite widely covered for higher vascular plants. Unfavorable environmental temperature is one stress factors with the strongest effect on plants, since photosynthesis, the main energy-supplying producing process in plants, is sensitive to temperature and often inhibited before other cellular functions are impaired. Chlorophyll is known to play a central role in the process of photosynthesis. In this regard, the aim of the present work was to study the response of the moss *Hylocomium splendens* Hedw. to temperature stress. The chlorophyll content and chlorophyll *a* fluorescence parameters in *H. splendens* shoots were investigated. Results showed that both elevated and negative temperatures decreased the content of chlorophyll *a* significantly, while, on the contrary, the content of chlorophyll *b* increased. It is interesting to note that the decrease in chlorophyll *a* under temperature stress was accompanied by an increase in the content of pheophytin *a*. The content of chlorophylls in the post-stress period did not recover to the control level. Temperature stress did not affect the maximum photochemical efficiency of photosynthesis, but the rate of electron transfer significantly decreased under the influence of low temperature. Thus, significant changes in the pigment composition of chlorophylls are not always accompanied by changes in fluorescence parameters to the same extent.

Keywords: *Hylocomium splendens* ♦ temperature stress ♦ chlorophylls ♦ photosynthesis

Принято в печать: 06.12.2023



ВВЕДЕНИЕ

Фотосинтез относится к тем процессам в растительной клетке, которые очень чувствительны к температурному стрессу и часто ингибируются раньше, чем нарушаются другие функции клетки. Основными объектами воздействия температурного стресса являются фотосистема II (ФСII), рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилаза/оксигеназа (Рубиско), а также цитохром b559 (Cytb559) и пластохинон. По сравнению с ФСII, ФСI более стабильна при температурных колебаниях. Повреждение любого звена фотосинтетических процессов в растениях (пигментов, ФС, системы транспорта электронов, восстановления CO₂) может оказаться критичным для подавления всего механизма фотосинтеза [Ashraf, Harris, 2013]. У растений нарушения фотосинтеза могут служить основным маркером абиотического стресса, вызывающего энергетический дисбаланс в клетке, что отражается в отчетливом изменении окислительно-восстановительного состояния [Biswal et al., 2011]. К другим последствиям температурного стресса относятся генерация АФК, синтез белков теплового шока и вторичных метаболитов.

Влияние температуры на фотосинтез можно описать параболической кривой, имеющей оптимальную температуру, и, таким образом, фотосинтез подавляется как при низких, так и при высоких температурах [Berry, Björkman, 1980]. Растения демонстрируют обширную физиологическую и биохимическую адаптацию к широкому диапазону температур окружающей среды. В связи с этим, можно ожидать, что способность к температурной акклиматизации фотосинтеза будет различной у растений, использующих разные пути фотосинтеза (C₃-, C₄-фотосинтез и САМ-фотосинтез).

Основная роль в фотофизических и фотохимических реакциях фотосинтеза принадлежит пигментам, которые обеспечивают поглощение, запасание и превращение световой энергии. В отличие от высших сосудистых растений, в литературе имеется мало информации о пигментном составе и его роли в стрессовой устойчивости у мохообразных, которые считаются эволюционно ранними наземными несосудистыми растениями. В настоящее время внимание исследователей, занимающихся изучением механизмов устойчивости растений, привлекают растения–экстремофилы, которые выживают в условиях, чрезвычайно неблагоприятных для других организмов. К таким организмам относятся мхи, папоротники, лишайники, а также некоторые высшие сосудистые растения. Мохообразные (*Plantae: subkingdom Bryobiotina*) – это древние высшие несосудистые растения, занимающие филогенетическое положение между зелеными водорослями и сосудистыми растениями. Структурная простота и способность к выживанию в неблагоприятных условиях среды делает их идеальными моделями для изучения механизмов адаптации. Понимание физиологических процессов, лежащих в основе температурной реакции фотосинтеза, немаловажно как для сельского хозяйства, так и для поддержания биоразнообразия. Однако малоизученным остаётся влияние теплового и холодного стрессовых факторов на содержание фотосинтетических пигментов и интенсивность фотосинтеза у бриофитов. В связи с этим, целью настоящей работы было исследование воздействия холодного (–20°C) и теплового (30°C) стрессовых факторов на содержание и соотношение хлорофиллов (Хл), а также фотосинтетические параметры у мха *Hylocomium splendens* Hedw. (*H. splendens*) – одного из широко распространенных мхов циркумбореальных лесов и арктических тундр, занимающий значительные площади Канады, Аляски, Северной Европы и Сибири.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследования. В качестве объекта исследования был использован мох *Hylocomium splendens* Hedw., собранный в лесах Айшинского лесничества Республики Татарстан (55°53 21.3 N 48°38 14.3 E) в июле 2022 г. После предварительной очистки сухие побеги мха хранились в контролируемых прохладных условиях в темноте. Основываясь на полученных ранее результатах по оценке фотосинтетической активности разных ярусов мха *H. splendens* при воздействии неблагоприятных температур [Часов, Минибаева, 2023], для анализа нами была использована верхняя часть побега (первые два яруса), в которой метаболические процессы идут интенсивнее, в т.ч. ответные реакции на стрессовые воздействия.

Стрессовая обработка. Побеги мха *H. splendens* гидратировали дистиллированной водой в течение 24 ч при температуре 10°C. Далее гидратированные образцы мха инкубировали в течение 1 ч в климатической камере с контролируемой отрицательной (-20°C) и повышенной (30°C) температурами в условиях темноты. Для оценки стрессового ответа мха материал отбирали сразу же после воздействия неблагоприятных температур, а также через 1, 3, 5, 24 ч выдерживания мха при дневном свете при комнатной температуре после стрессового воздействия. Оводненность образцов мха определяли в каждой временной точке высушиванием до постоянного веса на анализаторе влажности АВГ-60 (“Госметр”, Россия).

Анализ профиля пигментов. Исследование состава и содержания Хл проводили с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) на хроматографе LicArt 62 (“Лабконцепт”, Россия). Пробоподготовку и разделение пигментов осуществляли согласно [Дымова, Кузванова, 2018] с небольшими модификациями. Образец мха растирали в жидком азоте, из полученного порошка отбирали навеску массой 0.1 г, переносили в пробирку и добавляли 0.5 мл ацетона. Для интенсификации извлечения пигментов смесь в пробирке подвергали обработке ультразвуком в течение 5 мин (ванна ультразвуковая “Сапфир”, Россия), далее центрифугировали 5 мин при 10 000 об/мин. Стадии экстрагирования повторяли до максимально полного извлечения пигментов из навески мха (5–6 стадий). Полученные экстракты объединяли и высушивали на роторном испарителе RV 8 (“IKA”, Германия). Для ВЭЖХ использовали: элюент А – ацетонитрил – метанол – вода (75:12:4), элюент В – метанол – этилацетат (68:32). Высушенные экстракты пигментов растворяли в 400 мкл элюента А, центрифугировали 5 мин при 10 000 об/мин, 20 мкл супернатанта отбирали и хроматографировали на колонке с обращенной фазой Inertsil ODS-3, 3 мкм, 4.6×100 мм (“GL Sciences”, Япония). Соединения хроматографировали при градиентном режиме со следующей последовательностью элюентов: 0 мин А – 100%; 0–15 мин А – 0% и В – 100%; 15–40 мин В – 100%. Скорость потока элюента составляла 0.5 мл/мин, температура хроматографирования – 25°C. Пигменты детектировали с помощью диодно-матричного детектора DAD-62 (“Лабконцепт”, Россия) при 644 нм (Хл *b*) и 662 нм (Хл *a*). Управление работой хроматографа, приём и обработку полученных данных проводили с помощью специализированной компьютерной программы “LicArt WSV”.

Анализ фотосинтетических параметров. Модулированную флуоресценцию Хл *a* измеряли при помощи флуориметра FMS1+ (“Hansatech Instruments”, Великобритания). После периода темновой адаптации не менее 10 мин производили вспышку насыщающего света для измерения максимальной фотохимической эффективности ФСII, F_v/F_m , где F_m – максимальная флуоресценция и F_v – переменная флуоресценция, или $(F_m - F_0)$, где F_0 –

начальная флуоресценция. Затем включали непрерывный действующий свет с плотностью потока $105 \text{ мкмоль /м}^2 \text{ с}$. После снижения эффективности флуоресценции до стационарного уровня F_T включали второй насыщающий импульс для определения максимального выхода флуоресценции (F'_M) в адаптированном к свету состоянии и для расчета скорости линейного переноса электронов ETR ($\text{ETR} = 0.5 \times \text{PAR} \times \Phi_{\text{ФС}}$), где PAR – фотосинтетически активное излучение, а $\Phi_{\text{ФС}}$ – действительный квантовый выход фотохимических реакций в ФСЦ на свету, рассчитываемый как $(F'_M - F_T)/F_M$ [Гольцев и др., 2016].

Статистическая обработка данных. Опыты проводили в 3–14 биологических повторностях и 3–6 аналитических повторностях. Полученные данные представлены в виде средних арифметических значений со стандартными ошибками (SE). Все экспериментальные данные имеют нормальное распределение признака. Для сравнения их средних арифметических значений использовали однофакторный дисперсионный анализ ANOVA с оценкой попарных различий с помощью критериев Тьюки, Бонферрони.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В настоящей работе нами было проведено исчерпывающее экстрагирование фотосинтетических пигментов из мха *H. splendens* и определение их состава и содержания с помощью ВЭЖХ. Как видно, из таблицы 1, в побегах мха, являющегося высшим несосудистым растением, в контрольном варианте соотношение Хл *a/b* составляло 2.6, что соответствует аналогичному показателю в высших сосудистых растениях [Дымова, Головкин, 2019]. В результате стрессовой обработки побегов мха неблагоприятными температурами общее содержание Хл в них резко падало (в 2.4–2.9 раза). Наибольшая дегградация Хл *a* наблюдалась при воздействии отрицательной температуры, его доля снижалась в 4 раза, тогда как повышенная температура вызывала уменьшение количества пигмента только в 1.6 раза. При этом разрушение Хл *a* сопровождалось накоплением феофетина *a* (Фео *a*), обнаруживаемого в ходе анализа экстрактов из побегов мха, подвергнутых температурному стрессу (табл. 1). Установлено, что в побегах мха, в которых вследствие воздействия отрицательной температуры наблюдалось наибольшее снижение доли Хл *a*, содержалось наибольшее количество Фео *a*. Содержание Хл *b* в побегах мха, подвергнутых температурному стрессу, в отличие от Хл *a*, наоборот, увеличивалось в 2.4 и 1.7 раза при воздействии температур (-20°C) и (30°C), соответственно.

После стрессовой обработки в побегах мха наблюдались существенные различия в количественном содержании Хл в зависимости от температуры воздействия. Через 1 ч постстрессового периода в побегах, подвергнутых воздействию отрицательной температуры, в 2 раза увеличивалось содержание Хл, главным образом, за счет накопления Хл *a*, однако контрольного уровня они не достигали. Анализ побегов мха через 3 ч после стрессовой обработки показал резкое падение общего содержания пигментов, в т.ч. Хл *a*, и увеличение относительной доли Хл *b* и Фео *a*. Аналогичные изменения наблюдались и в последующий постстрессовый период. Установлено, что через 24 ч после воздействия отрицательной температуры общее содержание пигментов в побегах мха снижалось по сравнению с контролем в 4.2 раза, и в 1.4 раза по сравнению с побегами, подвергнутыми стрессу. Содержание Хл *a* падало по сравнению с контролем в 6.3 раза, и в 1.5 раза по сравнению с побегами, подвергнутыми стрессу. В побегах, подвергнутых воздействию повышенной температуры, в постстрессовый период наблюдалось незначительное увеличение общего содержания Хл (табл. 1). Анализ побегов мха через 3 ч постстрессового периода показал

Таблица 1. Изменение относительного содержания фотосинтетических пигментов во мхе *H. splendens* при действии неблагоприятных температур ($n = 3$)

Пигменты	Относительное содержание, % (расчет по площади пиков)					
	Контроль	Стрессовое воздействие	Постстрессовый период после стрессового воздействия			
			1 ч	3 ч	5 ч	24 ч
-20°C						
Хл <i>a</i>	72.01 ± 0.35	17.63 ± 1.86***	48.00 ± 0.09***	26.10 ± 6.87**	18.68 ± 1.39***	11.43 ± 0.71***
Хл <i>b</i>	27.25 ± 0.35	63.91 ± 1.13***	44.26 ± 0.08***	58.03 ± 4.40**	63.45 ± 0.89***	68.02 ± 0.88***
Фео <i>a</i>	0.74 ± 0.01	18.46 ± 0.73***	7.74 ± 0.17***	15.87 ± 2.47**	17.87 ± 0.50***	20.54 ± 0.18***
Общее содержание	100	34.81 ± 1.80***	68.49 ± 1.51***	26.22 ± 2.10***	22.89 ± 0.01***	23.79 ± 0.64***
30°C						
Хл <i>a</i>	72.83 ± 0.33	45.24 ± 1.28***	51.67 ± 3.39**	48.33 ± 1.81***	28.24 ± 0.47***	17.69 ± 0.17***
Хл <i>b</i>	27.17 ± 0.33	46.31 ± 0.99***	42.01 ± 2.54**	41.81 ± 2.30**	55.40 ± 0.79***	63.55 ± 0.40***
Фео <i>a</i>	0.42 ± 0.01	8.46 ± 0.51***	6.32 ± 1.48**	9.86 ± 0.84***	16.37 ± 0.56***	18.76 ± 0.99***
Общее содержание	100	41.36 ± 0.57***	46.16 ± 1.66***	23.26 ± 1.45***	23.67 ± 0.15***	19.09 ± 0.08***

В таблице представлены средние арифметические значения и стандартные ошибки (SE) при $n=3$. Достоверность различий определяли с помощью однофакторного дисперсионного анализа ANOVA при $P < 0.05$ (*); $P < 0.01$ (**); $P < 0.001$ (***)

падение общего содержания пигментов в 2 раза, в частности, снижение содержания Хл *a*, что сопровождалось увеличением относительной доли Хл *b* и Фео *a*. Аналогичные изменения наблюдались и в последующий постстрессовый период. Установлено, что через 24 ч после воздействия положительной температуры общее содержание пигментов в побегах мха снижалось по сравнению с контролем в 5.2 раза, и в 2.1 раза по сравнению с побегами, подвернутыми стрессу (табл. 1).

Анализ фотосинтетических параметров показал, что 1 ч воздействие низкой отрицательной температуры не влияло на максимальную фотохимическую эффективность (F_v/F_m) ФСЦ, однако наблюдалось некоторое снижение этого параметра через 1 ч и 24 ч после воздействия (рис. 1а). Скорость переноса электронов (ETR) достоверно снижалась

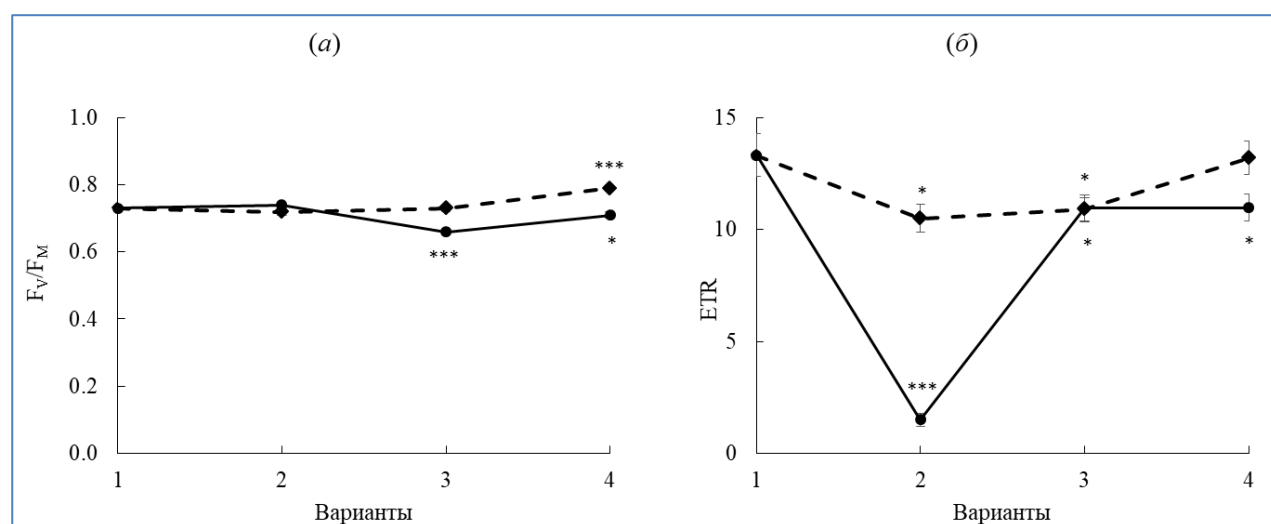


Рис. 1. Показатели флуоресценции хлорофилла *a* ФСЦ у мха *H. splendens* при действии неблагоприятных температур: а– максимальная фотохимическая эффективность ФСЦ (F_v/F_m), б– скорость линейного переноса электронов (ETR). Примечание: -20°C (сплошная линия), 30°C (штриховая линия). 1 – контроль; 2 – стрессовое воздействие; 3 – 1 ч постстрессового периода; 4 – 24 ч постстрессового периода. На рисунке представлены средние арифметические значения и стандартные ошибки (SE) при $n=14$. Достоверность различий определяли с помощью однофакторного дисперсионного анализа ANOVA при $p < 0.05$ (*); $p < 0.001$ (*)**

после холодового воздействия, снижение ETR наблюдалось и в постстрессовом периоде (1 ч и 24 ч) (рис. 1б). Воздействие положительной температуры не снижало F_v/F_m , наблюдалось даже некоторое его повышение в постстрессовый период (24 ч) (рис. 1). Положительная температура (30°C) достоверно снижала ETR (Рис 1б). В течение 1 ч после воздействия этот эффект сохранялся.

ОБСУЖДЕНИЕ

Фотосинтез – процесс, имеющий огромное значение благодаря своей уникальной роли в поддержании жизни на Земле. Воздействие различных биотических и абиотических стрессов негативно сказывается на фотосинтезе в растениях и снижает урожайность.

Стрессовые факторы нарушают работу фотосинтетического аппарата растений и вызывают его разрушение. Снижение содержания фотосинтетических пигментов, особенно Хл *a* и общих Хл (*a+b*), может быть связано со снижением синтеза белков светособирающих комплексов или их разрушением [Kausar et al., 2006]. Кроме того, деградация фотосинтетических пигментов может приводить к окислительному повреждению липидов, пигментов и белков хлоропластов, в частности, белков тилакоидов мембран, что приводит к деградации ФСII и, как следствие, к уменьшению захвата и переноса электронов, а также снижению синтеза АТФ и НАДФН и, в конечном итоге, снижению фиксации CO₂ [Abdalla, El-Koshiban, 2007].

Многие растения в течение жизни подвергаются как холодовому, так и тепловому стрессу. Известно, что воздействие низкой или высокой температуры ингибирует биосинтез Хл [van Hasselt, Strikwerda, 1976; Berry, Björkman, 1980]. Было показано, что освещение этиолированных проростков кукурузы при низкой температуре приводило к снижению накопления Хл, а нарушение биосинтеза Хл сопровождалось aberrантным развитием тилакоидных мембран [Hodgins, van Huystee, 1986]. Известно, что одним из наиболее распространенных эффектов окислительного стресса в растениях является деградация Хл [Nobel 1974; Lu et al., 2022].

Бриофиты, даже обитающие в открытых биотопах, имеют признаки, которые обычно считаются характерными для тенелюбивых растений [Valanne, 1984]. Они, как правило, имеют низкое соотношение Хл *a/b*, значения которого чаще всего находятся в диапазоне от 1.5 до 3.0 [Marschall, Proctor, 2004]. Это означает, что светоулавливающий комплекс Хл *a/b* составляет значительную долю от общего количества Хл. В нашей работе в контрольном варианте у мха *H. splendens* соотношение Хл *a/b* (2.6) находится в том же диапазоне, что и для других бриофитов. При действии стрессовых температур, как и пониженной так и повышенной, происходит значительное снижение этого показателя у мха *H. splendens*, за счет значительного снижения содержания Хл *a* и накопления Хл *b* (табл. 1). Кроме того, происходит накопление Фео *a*, который в контроле детектируется в следовых количествах. Известно, что взаимосвязь Хл и Фео контролируется интенсивностью света, температурой и продолжительностью облучения [Ignatov, Litvin, 1994]. Можно предположить, что под действием температурного стресса происходит феофитинизация – процесс превращения Хл в Фео. Известно, что Хл *a* часто более чувствителен, чем Хл *b*, как к окислительным стрессорам, так и к феофитинизации [Lichtenthaler, 1987; Pellegrini et al., 2015]. Это свидетельствует о важной роли Фео в растениях, испытывающих стресс.

Феофитин – молекула, участвующая в пути переноса электронов в ФСII и выполняющая роль первого промежуточного переносчика электронов [Klimov, 2003]. Фео *a* и *b* (молекулярная масса: 871.18 и 885.16) – это не содержащие Mg производные Хл *a* и *b*,

превращению которых способствуют слабые кислоты [Lichtenthaler, 1987]. Другими словами, Фео – это молекула Хл, в которой отсутствует центральный ион Mg^{2+} . Минорное количество Фео *a* присутствует в экстрактах пигментов растений, и Фео были обнаружены в большинстве экстрактов пигментов из листьев, подвергшихся воздействию загрязнителей воздуха (например, NO_2 и SO_2) и других неблагоприятных факторов окружающей среды [Lichtenthaler, 1987]. Можно предположить, что образование Фео *a* в наших экспериментах является маркером стресса у побегов мха.

Исходя из результатов недавних исследований, демонстрирующих общее повышение уровня фотосинтеза и Хл под действием малых доз различных загрязнителей окружающей среды и других абиотических стрессоров [Adamakis et al., 2021; Moustakas et al., 2022], существует вероятность того, что стрессовые факторы могут как снижать, так и повышать феофитинизацию в зависимости от интенсивности стресса.

При обсуждении причин повышения содержания Хл *b* в стрессовых условиях нельзя исключать и возможности превращения части молекул Хл *a* в молекулы Хл *b*, которое может происходить у растений в темноте [Шлык, Николаева, 1963] либо, напротив, при интенсивном освещении [Ito et al., 1996]. Предполагается, что данный процесс может также являться следствием действия стрессовых факторов, например, нефтяного загрязнения [Кулагин, Шаяхметова, 2016].

В наших экспериментах температурные воздействия значительно снижают содержание Хл *a* и уменьшают соотношение Хл *a* к Хл *b* (табл. 1). Вместе с тем, температура не оказывает существенного влияния на величину максимальной фотохимической эффективности ФСII (F_v/F_m). Отсутствие тесной взаимосвязи между содержанием Хл и F_v/F_m отмечается в работе Птушенко с соавт. (2014) [Птушенко и др., 2014], в которой анализируется связь флуоресцентных показателей фотосинтетической активности и содержания Хл в стареющих листьях древесных растений. Показано, что F_v/F_m оказывается практически нечувствительной к деструктивным изменениям, происходящим в фотосинтетическом аппарате листьев растений в летний период. Аналогично, в условиях недостатка воды для OS генотипа вишни снижение соотношения Хл *a/b* не сопровождалось падением F_v/F_m [Viljevac et al., 2013]. Во многих работах отмечается снижение ETR под действием стрессоров [Andrews et al., 1995; Zivcak et al., 2013; Гольцев и др, 2016; Нестеренко и др, 2019]. Показано, что в листьях пшеницы ETR снижается в условиях недостатка воды [Zivcak et al., 2013]. Засоление также приводило к снижению ETR у чувствительных генотипов пшеницы, причем авторы предлагают использовать ETR в качестве маркера для выявления устойчивых к засолению генотипов [Ibragimova et al., 2021]. Значительное снижение ETR под действием низкой температуры может быть связано с одной стороны, со снижением активности цикла Кальвина-Бенсона [Andrews et al., 1995], и с другой стороны, с изменением физико-химического состояния тилакоидных мембран хлоропластов. Под действием низкой температуры повышается вязкость мембран, что приводит к снижению подвижности переносчиков транспорта электронов – пластохинона и комплекса b_6/f [Вершубский, Тихонов, 2021].

Интересно заметить, что через неделю после воздействия стрессовых температур, побеги мха, подвергнутые действию повышенной температуры, не отличались от контрольных, в отличие от побегов, подвергнутых действию низкой отрицательной температуры, которые значительно пожелтели (данные не представлены).

Таким образом, значительные изменения в пигментном составе Хл при действии низкой отрицательной и повышенной температур, не всегда сопровождаются изменениями

параметров флуоресценции в той же степени. Несмотря на восстановление линейного транспорта электронов через 3 ч после окончания действия низкой отрицательной температуры, видимо, возможные повреждения тилакоидных мембран, разрушение пигментов являются критическими и приводят к последующему отмиранию побегов *H. splendens*.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда в рамках научного проекта (№ 22-24-00595).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вершубский А.В., Тихонов А.Н. Структурно-функциональные аспекты терморегуляции электронного транспорта и синтеза АТФ в хлоропластах // Биохимия. 2021. Т. 86. С. 109-124. DOI: [10.31857/S0320972521010097](https://doi.org/10.31857/S0320972521010097)
2. Гольцев В.Н., Каладжи Х.М. Паунов М. и др. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений // Физиология растений. 2016. Т. 63. С. 881-907.
3. Дымова О.В., Головки Т.К. Фотосинтетические пигменты в растениях природной флоры таежной зоны европейского северо-востока России // Физиология растений. 2019. Т. 66. С. 198-206. DOI: [10.1134/S0015330319030035](https://doi.org/10.1134/S0015330319030035)
4. Дымова О.В., Кузванова О.А. Оптимизация способа экстракции фотосинтетических пигментов и их содержание в талломах лишайников // Химия растительного сырья. 2018. Т. 2. С. 137-144. DOI: [10.14258/jcprgm2018023013](https://doi.org/10.14258/jcprgm2018023013)
5. Кулагин А.Ю., Шаяхметова Р.И. Особенности содержания фотосинтетических пигментов в хвое сосны обыкновенной в условиях нефтяного загрязнения // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2016. Т. 18. С. 434-437.
6. Нестеренко Т.В., Шихов В.Н., Тихомиров А.А. Флуоресцентный метод определения реактивности фотосинтетического аппарата листьев растений // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80. С. 187-199.
7. Птушенко В. В., Птушенко О. С., Тихонов А. Н. Индукция флуоресценции, содержание хлорофилла и цветковые характеристики листьев как показатели старения фотосинтетического аппарата древесных растений // Биохимия. 2014. Т. 79. С. 338-352.
8. Часов А.В., Минибаева Ф.В. Фотосинтетический аппарат мха гилокомиума блестящего устойчив к низким экстремальным температурам // Экология. 2023. Т. 6. С. 435-445.
9. Шлык, А.А. Николаева Г.Н. Метаболическое проявление гетерогенности хлорофилла в зеленом растении // Биофизика. 1963. Т. 8. С. 201-211.
10. Abdalla M. M., El-Khoshiban N. H. The influence of water stress on growth, relative water content, photosynthetic pigments, some metabolic and hormonal contents of two *Triticum aestivum* genotypes // Journal of Applied Sciences Research. 2007. V. 3. P. 2062-2074.
11. Adamakis I.D.S., Sperdouli I., Hanć A., et al. Rapid hormetic responses of photosystem II photochemistry of clary sage to cadmium exposure // Int J Mol Sci. 2021. V. 22. P. 1-21. DOI: [10.3390/ijms22010041](https://doi.org/10.3390/ijms22010041)
12. Andrews J.R., Fryer M.J., Baker N.R. Characterization of chilling effects on photosynthetic performance of maize crops during early season growth using chlorophyll fluorescence // J Exp. Bot. 1995. V. 46. P. 1195-1203.
13. Ashraf M., Harris P.J.C. Photosynthesis under stressful environments: an overview // Photosynthetica. 2013. V. 51. P. 163-190. DOI: [10.1007/s11099-013-0021-6](https://doi.org/10.1007/s11099-013-0021-6)

14. Berry J.A., Björkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1980. V. 31. P. 491-543.
15. Biswal B., Joshi P.N., Raval M.K., et al. Photosynthesis, a global sensor of environmental stress in green plants: stress signalling and adaptation // *Curr. Sci.* 2011. V. 101 P. 47-56.
16. Hodgins R.R., van Huystee R.B. Rapid simultaneous estimations of porphyrins in higher plants // *J Plant Physiol.* 1986a. V. 125. P. 311-324. DOI: [10.1016/S0176-1617\(86\)80153-5](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(86)80153-5)
17. Ibrahimova U., Zivcak M., Gasparovic K. et al. Electron and proton transport in wheat exposed to salt stress: is the increase of the thylakoid membrane proton conductivity responsible for decreasing the photosynthetic activity in sensitive genotypes? // *Photosynth Res.* 2021. V. 150. P. 195-211. DOI: [10.1007/s11120-021-00853-z](https://doi.org/10.1007/s11120-021-00853-z)
18. Ignatov N.V., Litvin F.F. Photoinduced formation of pheophytin/chlorophyll-containing complexes during the greening of plant leaves // *Photosynth. Research.* 1994. V. 42. P. 27-35.
19. Ito H., Ohtsuka T., Tanaka A. Conversion of chlorophyll *b* to chlorophyll *a* via 7-hydroxymethyl chlorophyll // *Cell biology and metabolism.* 1996. V. 271. P. 1415-1479. DOI: [10.1074/jbc.271.3.1475](https://doi.org/10.1074/jbc.271.3.1475)
20. Kauser A.R., Athar H.-U.-R., Ashraf M. Chlorophyll fluorescence: a potential indicator for rapid assessment of water stress tolerance in canola (*Brassica napus* L.) // *Pakistan Journal of Botany.* 2006. V. 38. P. 1501-1509.
21. Klimov V.V. Discovery of pheophytin function in the photosynthetic energy conversion as the primary electron acceptor of Photosystem II // *Photosynth Res.* 2003. V. 76. P. 247-253. DOI: [10.1023/A:1024990408747](https://doi.org/10.1023/A:1024990408747)
22. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes // *Methods Enzymol.* 1987. V. 148. P. 350-382. DOI: [10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
23. Lu C., Zhao C., Liu J., et al. Increased salinity and groundwater levels lead to degradation of the Robinia pseudoacacia forest in the yellow river delta // *J for Res.* 2022. V. 33. P. 1233-1245. DOI: [10.1007/s11676-021-01422-9](https://doi.org/10.1007/s11676-021-01422-9)
24. Marschall M., Proctor M.C.F. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll *a*, chlorophyll *b* and total carotenoids // *Ann Bot.* 2004. V. 94. P. 593-603. DOI: [10.1093/aob/mch178](https://doi.org/10.1093/aob/mch178)
25. Nobel P.S. Ozone effects on chlorophylls *a* and *b* // *Sci. Nat.* 1974. V. 61. P. 80-81. DOI: [10.1007/bf00596204](https://doi.org/10.1007/bf00596204)
26. Pellegrini E., Campanella A., Paolucci M. et al. Functional leaf traits and diurnal dynamics of photosynthetic parameters predict the behavior of grapevine varieties towards ozone // *PLoS ONE.* 2015. 10:e0135056. DOI: [10.1371/journal.pone.0135056](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135056)
27. Valanne N. Photosynthesis and photosynthetic products in mosses. In: Dyer AF, Duckett JG (eds) *The experimental biology of bryophytes.* Academic Press, 1984. pp 257-273.
28. Viljevac M., Dugali K., Mihaljevi I. et al. Chlorophyll content, photosynthetic efficiency and genetic markers in two sour cherry (*Prunus cerasus* L.) genotypes under drought stress // *Acta Bot. Croat.* 2013. V. 72. P. 221-235. DOI: [10.2478/botcro-2013-0003](https://doi.org/10.2478/botcro-2013-0003)
29. Zivcak M., Brestic M., Balatova Z., et al. Photosynthetic electron transport and specific photoprotective responses in wheat leaves under drought stress. // *Photosynth Res.* 2013. V. 117. P. 529-546. DOI: [10.1007/s11120-013-9885-3](https://doi.org/10.1007/s11120-013-9885-3)

Цитировать как

Ренкова А.Г., Хабибрахманова В.Р., Гурьянов О.П., Галеева Е.И., Рахматуллина Д.Ф., Минибаева Ф.В. Фотосинтетическая активность и содержание хлорофиллов в побегах мха *Hylocomium splendens* Hedw. в условиях температурного стресса // *Экобиотех*, 2023, Т. 6 № 4. С. 227-235. DOI: [10.31163/2618-964X-2023-6-4-227-235](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-4-227-235) EDN: HMLHNI

Cited as

Renkova A.G., Habibrakhmanova V.R., Gurjanov O.P., Galeeva E.I., Rakhmatullina D.F., Minibayeva F.V. Photosynthetic activity and chlorophylls content in the moss *Hylocomium splendens* Hedw. under temperature stress. *Ekobioteh.* 2023, V. 6 (4). P. 227-235. DOI: [10.31163/2618-964X-2023-6-4-227-235](https://doi.org/10.31163/2618-964X-2023-6-4-227-235) EDN: HMLHNI (In Rus.)