

УДК 574.4 : 582.264

С.А. Шавнин, В.И. Крюк, А.И. Монтиле
(Уральская государственная лесотехническая академия)
К. Шейдеггер
(Швейцарский федеральный НИИ леса, снега и ландшафта)

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ИНТЕНСИВНОСТИ СВЕТА НА ПАРАМЕТРЫ ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ ХЛОРОФИЛЛА ТАЛЛОМОВ ЛИШАЙНИКА *Hyrogymnia physodes* (L.) Nyl

*Рассматривается влияние интенсивности света и температуры на параметры флуоресценции хлорофилла талломов лишайника *Hyrogymnia physodes* (L.) Nyl. Параметры быстрой флуоресценции хлорофилл F_0 , F_t , F_m , F_m' , а также квантовая эффективность (КЭ) фотосистемы II и коэффициент нефотохимического тушения qN измерялись с помощью флуориметра РАМ-2000. Обсуждаются возможные механизмы влияния факторов среды - интенсивности света и температуры - на состояние лишайников. Предполагается, что функционирование CO_2 - концентрирующего механизма играет существенную роль в объяснении наличия пиков на световых кривых отдельных характеристик.*

Перспективность использования лишеноиндикации в экологическом мониторинге лесов позволяет считать одной из важных задач экофизиологические исследования состояния талломов лишайников. Основными факторами внешней среды, определяющими наличие и рост этих организмов, являются свет, температура и наличие влаги (Ahmadjian, 1993). В последнее время был достигнут значительный прогресс в изучении состояния фотосинтетического аппарата высших растений и водорослей. Этот успех связан с использованием метода измерения флуоресценции хлорофилла, индуцированной импульсным модулированным светом (Bolhar-Nordenkamp et al., 1989; Schreiber, Bilger, 1993).

Целью данного исследования являлось изучение параметров флуоресценции хлорофилла талломов эпифитного лишайника *Hyrogymnia physodes* (L.) Nyl. (Н. р.) в зависимости от интенсивности света и температуры.

Методы и объекты исследования

Объектами исследований были талломы лишайника *N. р.*, фотобиотом которого являются зеленые водоросли. Образцы собирали в середине вегетации непосредственно перед экспериментом в парке Федерального института изучения леса, снега и ландшафта (Бирменсдорф, Швейцария).

Флуоресценцию хлорофилла талломов измеряли с помощью флуориметра РАМ-2000 (производство Waltz, ФРГ). Талломы закрепляли в листодержателе, который затем помещали в термостатированную камеру. Возбуждение и регистрацию флуоресценции проводили с помощью оптоволоконного тракта. Точность термостатирования составляла $\pm 1^\circ\text{C}$. Каждый образец исследовали при пяти температурах среды: - 5, 0, 5, 15 и 25 $^\circ\text{C}$. Темновую адаптацию совмещали с температурной. Длительность адаптации составляла 40 мин.

Флуоресценцию регистрировали с круглого участка поверхности таллома диаметром 10² м. Действующий свет увеличивали ступенчато (11 ступеней). Величину плотности потока фотонов (ППФ) изменяли в интервале 0 ... 270 $\mu\text{ моль м}^{-2}\text{ с}^{-1}$. Измерению при каждой интенсивности света предшествовала адаптация в течение четырех минут. Измерялись параметры быстрой флуоресценции F_0 , F_t , F_m и F_m^1 , а также квантовая эффективность (КЭ) фотосистемы II и коэффициент нефотохимического тушения q_N .

Эксперименты повторяли 5 - 6 раз на различных талломах. Данные обрабатывали статистически. На рис.1 и рис.2 представлены результаты отдельных измерений. Стандартные отклонения составляли не более 5 - 8 %.

Результаты и обсуждение

Зависимости КЭ талломов *N.р.* от величины ППФ при разных температурах представлены на рис. 1, а.

При увеличении ППФ происходит нелинейное уменьшение КЭ, позволяющее выделить на кривых два участка. На первом из них в интервале ППФ 0 ... 20 $\mu\text{ моль м}^{-2}\text{ с}^{-1}$ наблюдается резкое уменьшение величины КЭ с последующей стабилизацией, либо с небольшим последующим относительным увеличением. На втором участке в интервале ППФ 20 ... 270 $\mu\text{ моль м}^{-2}\text{ с}^{-1}$ происходит постепенное уменьшение величины КЭ. Понижение температуры приводит к уменьшению КЭ во всем интервале ППФ. Следует отметить, что при $T = - 5^\circ\text{C}$ значение КЭ становится равным нулю при ППФ более 110 $\mu\text{ моль м}^{-2}\text{ с}^{-1}$. Температурные кривые F_t и F_m^1 аналогичны соответствующим зависимостям F_0 и F_m (рис. 2).

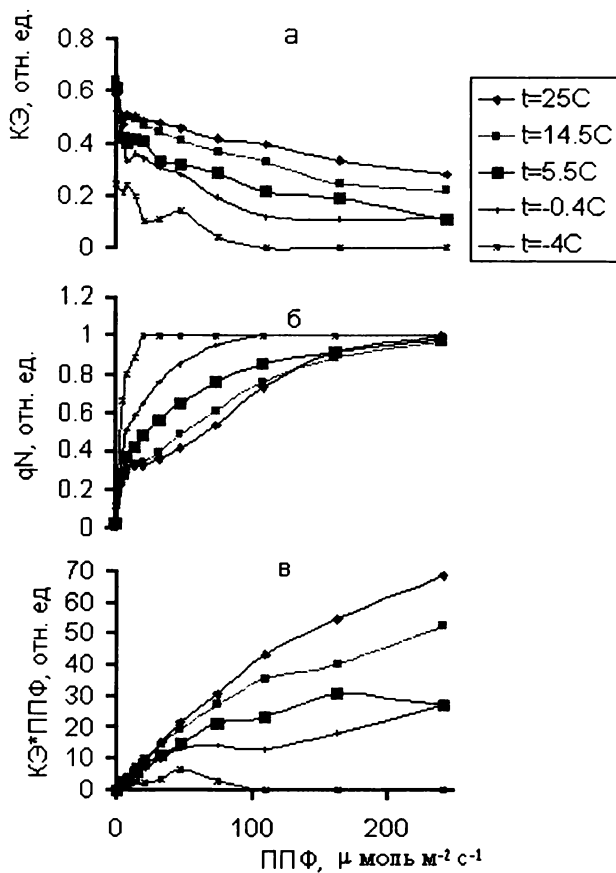


Рис. 1. Влияние температуры и освещенности (ППФ) на квантовую эффективность (КЭ) фотосистемы II (а), коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции qN (б) и величину КЭ x ППФ (в) талломов *Nurogymnia physodes*

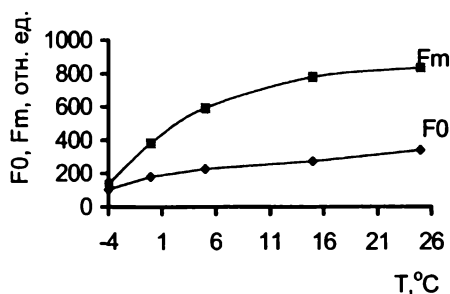


Рис. 2. Влияние температуры на параметры быстрой флуоресценции хлорофилла F_0 и F_m таллонов *Hydrogymnia physodes*

Разница между величинами этих характеристик уменьшается с понижением температуры. Наличие пиков на световых кривых КЭ связано с резким уменьшением выхода флуоресценции F_t .

Анализ влияния ППФ на qN (рис. 1, б) показывает, что процессы нефотохимического тушения флуоресценции в талломах Н.р. зависят от интенсивности света. При этом существуют два энергетических состояния фотосинтетического аппарата фотобионта. Первое состояние при температурах 15 ... 25°C достигается в интервале ППФ 0...20 $\mu\text{ моль м}^{-2}\text{с}^{-1}$, а второе - при 20 ... 270 $\mu\text{ моль м}^{-2}\text{с}^{-1}$. Переход между ними на световых кривых qN (рис. 1) представлен перегибом, который исчезает при более низких температурах за счет понижения светового порога второго состояния. Уменьшение температуры до 10°C и ниже вызывает увеличение qN .

Величина произведения КЭ х ППФ (рис. 1, в) характеризует количество световой энергии, используемой в нециклическом электронном транспорте. Эта величина нелинейно возрастает с увеличением ППФ по всем интервалам изученных температур, за исключением $T = -5^\circ\text{C}$, и достигает более высоких значений с повышением температуры таллома.

Анализ полученных данных позволяет выделить следующие наиболее важные из них:

1. Наличие перегибов на световых кривых КЭ и qN указывает на наличие у фотосинтетического аппарата Н.р. двух состояний, связанных с энергизацией мембран тилакоидов. Низкоэнергетическое состояние (ППФ в интервале от 0 до 20 $\mu\text{ моль м}^{-2}\text{с}^{-1}$), по-видимому, соответствует переходу "состояние 1 - состояние 2". Наличие такого пе-

перехода известно для хлоропластов высших растений и описано для водорослей (Delphin et al., 1995). Высокоэнергетическое состояние (при ППФ 20 ... 270 μ моль $\text{м}^2 \text{с}^{-1}$) сопряжено с активацией синтеза зеаксантина (Demmig-Adams et al., 1990).

2. Температурные зависимости КЭ позволили рассчитать величины энергии активации процессов, определяющих выход флуоресценции хлорофилла в низко- и высокоэнергетических состояниях. Они составляют 25 и 35 ... 45 кДж / моль соответственно. Следует отметить, что вторая величина совпадает с ранее установленной для процессов синтеза зеаксантина (Bilger, Bjorkman, 1991). Более низкие значения энергии активации для низкоэнергетического состояния объясняются, по-видимому, тем, что переход "состояние 1 - состояние 2" связан с диффузионными процессами в мембранах тилакоидов, которые в сравнении с биохимическими реакциями имеют более низкий активационный барьер.

3. Уменьшение величин флуоресцентных характеристик талломов при понижении температуры среды, вероятно, связано с увеличением диссипации энергии в тепловой форме, дезинтеграцией агрегатов светособирающих комплексов с фотосистемой II и уменьшением энергизации тилакоидных мембран при темновой адаптации за счет снижения скорости дыхания (Ting, Owens, 1993).

4. Наличие пиков на световых кривых КЭ и qN в интервале низких ППФ является особенностью фотосинтетического аппарата лишайников (наблюдалось нами также у *Parmelia sulcata* и *Lobaria pulmonaria*) и, как правило, отсутствует у листьев высших растений. Возникновение пиков можно связать со значительным уменьшением стационарного уровня флуоресценции Ft и с функционированием CO₂- концентрирующего механизма (Palmqvist, 1993; Badger et al., 1993). Повышение концентрации CO₂ в притилакоидном пространстве на свету при достижении определенной скорости нециклического электронного транспорта может приводить к дезэнергизации тилакоидных мембран за счет ускорения ассимиляции CO₂.

5. Тот факт, что максимальные значения КЭ и КЭ х ППФ достигаются при температуре 15°C, свидетельствует о температурном оптимуме для фотобionта изученной популяции Н.р. в интервале температур 15 ... 20°C.

Проведенные исследования фотосинтетического аппарата талломов Н.р. позволяют систематизировать данные мониторинга физиологического состояния лишайников в естественных условиях, в том числе при активной лишайноиндикации.

ЛИТЕРАТУРА

- Ahmadjian V. The Lichen Symbiosis. New York, 1993. 250 P.
- Badger M. R., Pfanz H., Budel B., Heber U., Lange O. L. Evidence for the functioning of photosynthetic CO₂- concentrating mechanisms in lichens containing green algal and cyanobacterial photobionts // *Planta*. 1993. Vol. 191. P. 59 - 72.
- Bilger W., Bjorkman O. Temperature dependence of violaxanthin de-epoxidation and non-photochemical fluorescence quenching in intact leaves of *Gossypium hirsutum* L. and *Malva parviflora* L. // *Planta*. 1991. Vol. 184. P. 226 -234.
- Bolhar-Nordenkamp H.R., Long S.P., Baker N.R., Oquist G., Schreiber U., Lechner E.G. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation // *Functional Ecology*. 1989. Vol. 3. P. 497 - 514.
- Delphin E., Duval J.-C., Kirilovsky D. Comparison of state 1 - state 2 transitions in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii* and the red alga *Rhodella violacea*: effect of kinase and phosphatase inhibitors // *Biochim. et Biophys. Acta*. 1995. Vol. 1232. P. 91 -95.
- Demmig-Adams B., Magnas C., Adams W.W. III, Meyer A., Kinan E., Lange O.L. Effect of high light in the efficiency of photochemical energy conversion in a variety of lichen species with green and blue-green photobionts // *Planta*. 1990. Vol. 180. P. 400 - 409.
- Palmqvist K. Photosynthetic CO₂- use efficiency in lichens and their isolated photobionts: the possible role of a CO₂- concentrating mechanisms in lichens containing green algal and cyanobacterial photobionts // *Planta*. 1993. Vol. 191. P. 57 -70.
- Schreiber U., Bilger W. Progress in Chlorophyll Fluorescence Research: Major Developments During the Past Years in Retrospect // *Progress in Botany*. 1993. Vol. 54. P. 151 - 173.
- Ting C.S., Owens T.G. Photochemical and Nonphotochemical Fluorescence Quenching Processes in the *Diatom Phaedactylum tricornutum* // *Plant Physiol*. 1993. Vol. 101. P. 1323 - 1330.