

ФОТОСИНТЕЗ, ДЫХАНИЕ И ТЕПЛОВАЯ ДИССИПАЦИЯ ЭНЕРГИИ В ЛИСТЬЯХ ДВУХ ФЕНОТИПОВ *Plantago media* L. В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

© 2022 г. Т. К. Головка^а, И. Г. Захожий^а, М. А. Шелякин^{а, *}, Е. В. Силина^а,
Г. Н. Табаленкова^а, Р. В. Малышев^а, И. В. Далькэ^а

^аИнститут биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук, Сыктывкар, Россия

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

Поступила в редакцию 18.01.2022 г.

После доработки 14.02.2022 г.

Принята к публикации 15.02.2022 г.

Способность поддерживать баланс между поглощенной и используемой в фотосинтезе световой энергией является ключевой составляющей адаптации растений к условиям среды. Исследовали суточные изменения фотосинтеза, дыхания, термальной диссипации энергии и активности антиоксидантной системы у *Plantago media* L. (подорожник средний), произрастающего на открытом склоне (С-растения) и в условиях естественного затенения в травостое (Т-растения). Скорость нетто-фотосинтеза (Pn) листьев была максимальной в ранние утренние часы и составляла 2.6 и 9.2 мкмоль CO₂/м² с у Т- и С-растений, соответственно. В дневное время величина Pn С-растений существенно снижалась (в 3 раза) одновременно с уменьшением устьичной проводимости на фоне повышения инсоляции и температуры воздуха. Изменения Pn листьев Т-растений были менее выражены и слабо зависели от проводимости устьиц. Листья Т-растений содержали больше растворимых сахаров, а листья С-растений накапливали больше крахмала. Величина коэффициента нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла *a* ФСII (NPQ) у листьев С-растений в дневные часы достигала 2.6 отн. ед. и была в 4–5 раз выше, чем у Т-растений. Величина соотношения цитохромного (ЦП) и альтернативного пути (АП) дыхания у листьев С-растений в утренние и вечерние часы составляла около 1, а днем снижалась синхронно с повышением NPQ до 0.4. Соотношение ЦП/АП у листьев Т-растений оставалось постоянным в течение суток и равнялось 1.4, что свидетельствует о более высокой энергетической эффективности дыхания затененных растений, произрастающих в травостое. Листья С-растений отличались повышенным содержанием супероксидного анион-радикала и пероксида водорода, а также уровнем активности антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутазы и гваяколовой пероксидазы), контролирующей накопление активных форм кислорода (АФК). Полученные данные свидетельствуют о значимости скоординированного изменения активности энергодиссипирующих процессов и антиоксидантной системы для поддержания энергетического и редокс-баланса фототрофных тканей при долговременной адаптации растений к условиям среды и, прежде всего, к избыточной инсоляции.

Ключевые слова: *Plantago media*, антиоксидантные ферменты, дыхание, дыхательные пути, диссипация энергии, нефотохимическое тушение, флуоресценция хлорофилла, фотосинтез

DOI: 10.31857/S0015330322060082

Способность того или иного генотипа быть пластичным, то есть выражать различные фенотипические состояния, имеет особое значение для адаптации растений к условиям среды [1]. Многие виды растений формируют световые и теневые фе-

нотипы, отличающиеся по анатомо-морфологическим признакам и функциональным свойствам. Это позволяет эффективно использовать световую энергию разной интенсивности и предотвращать развитие фотоокислительного стресса (ФОС) при избыточной инсоляции. В основе ФОС лежит нарушение баланса между поглощением и использованием лучистой энергии, что сопровождается повышенной генерацией активных форм кислорода и подавлением фотосинтеза [2]. АФК вызывают деструкцию компонентов фотосинтетического аппарата (ФСА) и ингибируют репарацию белков

Сокращения: АП – альтернативный, ЦП – цитохромный пути дыхания, С-растения – световые, Т-растения – теневые растения, ФСА – фотосинтетический аппарат, ФОС – фотоокислительный стресс, NPQ – нефотохимическое тушение флуоресценции хлорофилла *a* ФСII, Pn – нетто-фотосинтез, V_{сут} – скорость цитохромного дыхания, V_{alt} – скорость альтернативного дыхания, SOD – супероксиддисмутаза, GPX – гваяколовые пероксидазы.

фотосистем [3]. Другими словами, фотоингибирование является следствием нарушения баланса между скоростью фотодеструкции и скоростью репарации повреждений ФСА, прежде всего ФСII.

Растения выработали различные способы защиты ФСА от фотоингибирования [4–7]. Большое значение отводят процессам тепловой диссипации части поглощенной световой энергии, активации циклического и псевдоциклического (вода-вода) транспорта электронов, усилению фотодыхания. В последнее время появляется все больше данных об участии митохондриального дыхания в поддержании энергетического и редокс-баланса фототрофных клеток [8, 9]. Показано, что вовлечение альтернативной оксидазы (АОХ), обеспечивающей ток электронов от НАД(Ф)Н и прямое восстановление O_2 до H_2O в митохондриальной ЭТЦ, предотвращает избыточную генерацию АФК и повышает устойчивость растений [10]. В условиях, способствующих развитию окислительного стресса, возрастает роль антиоксидантной системы (АОС), контролирующей про-/антиоксидантный гомеостаз и содержание АФК в клетке [11]. Однако функционирование клеточных механизмов как единого взаимодополняющего комплекса процессов, обеспечивающих поддержание редокс-баланса и защиту ФСА, далеко от полного понимания. Особенно это касается взаимодействия хлоропластных и митохондриальных энергодиссипирующих систем при адаптации растений к стрессу [12]. К этому следует добавить, что данные о влиянии света на вовлечение АОХ были получены преимущественно в кратковременных экспериментах с перенесением проростков или молодых растений с низкого на высокий свет [13, 14].

Целью работы было провести сравнительные исследования суточной динамики фотосинтеза, дыхания, тепловой диссипации энергии и про-/антиоксидантного статуса листьев *Plantago media* L. в местообитаниях с контрастным режимом инсоляции, чтобы выявить роль физиологических механизмов при одновременной адаптации к условиям произрастания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования и характеристика местообитаний растений. *Plantago media* L. (подорожник средний) — многолетнее травянистое летнезеленое стержнекорневое растение семейства *Plantaginaceae* с широким ареалом. На европейском северо-востоке России встречается в разреженных лесах, на пойменных лугах, в пределах трансформированных территорий, на песчаных почвах и выходах известняков. Следует отметить, что видам рода *Plantago* присуща высокая генетическая и морфофизиологическая пластичность. Ранее нами было показано значение экологических факторов в адаптивной дифференциации фенотипов и в про-

явлении генетического полиморфизма растений *Plantago media* L. в природных условиях [15]. Это послужило основанием для выбора *P. media* в качестве модельного объекта данного исследования.

В статье представлены результаты полевых исследований на Южном Тимане в долине среднего течения р. Сойва (62°45' с.ш., 55°49' в.д.) в первой половине июля 2010–2014 гг. Ю. Тиман относится к Атлантико-Арктической области умеренного климатического пояса, характеризуется умеренно-континентальным климатом с продолжительной зимой, коротким и сравнительно теплым летом. Среднегодовая температура составляет -1.5°C , средняя температура самого теплого месяца — июля $+16^\circ\text{C}$. Продолжительность вегетационного периода около 130 дней. Сумма осадков за период активной вегетации составляет около 250 мм. Погодные условия в период проведения исследований (по данным открытого архива погоды www.grib.ru) в целом соответствовали среднемноголетним значениям регионального климата.

Ценопопуляции *P. media* были локализованы на открытом, слабо заросшем осыпном склоне от водораздела к надпойменной террасе (С-растения) и у подошвы склона в густом травостое (Т-растения). Почвы в местообитаниях растений сформированы на щебнисто-мелкоземистой толще с близким подстиланием крупных обломков карбонатных пород. Гумусово-аккумулятивный горизонт почвы у подножья склона сплошной, на склоне — слабо-развитый, прерывистый.

Микроклиматические условия в местообитаниях изучали с помощью портативной метеостанции LI-1400 (“LI-COR”, США). На уровне листьев регистрировали интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР), температуру и влажность воздуха. В безоблачные дни приток солнечной радиации к растениям на открытом склоне был почти на порядок больше, чем получали растения в травостое (рис. 1а). Различия в световом режиме местообитаний отмечали во все годы проведения исследований, независимо от того, как складывались погодные условия вегетационного периода. Следует также отметить, что высокая инсоляция на склоне приводила к более сильному прогреванию воздуха и заметному снижению его влажности (рис. 1б, в).

Флуоресценция хлорофилла *a* ФСII. Оценку параметров ФСII проводили с помощью портативного флуориметра PAM-2100 (“Walz”, Германия) на средней части листовой пластинки в полевых условиях. Фоновый (F_0) и максимальный (F_m) уровни флуоресценции измеряли у листьев, предварительно выдержанных 30–40 мин в темноте. Величины стационарного (F_t), фонового (F_0') и максимального (F_m') уровня флуоресценции измеряли у листьев, адаптированных к действующему

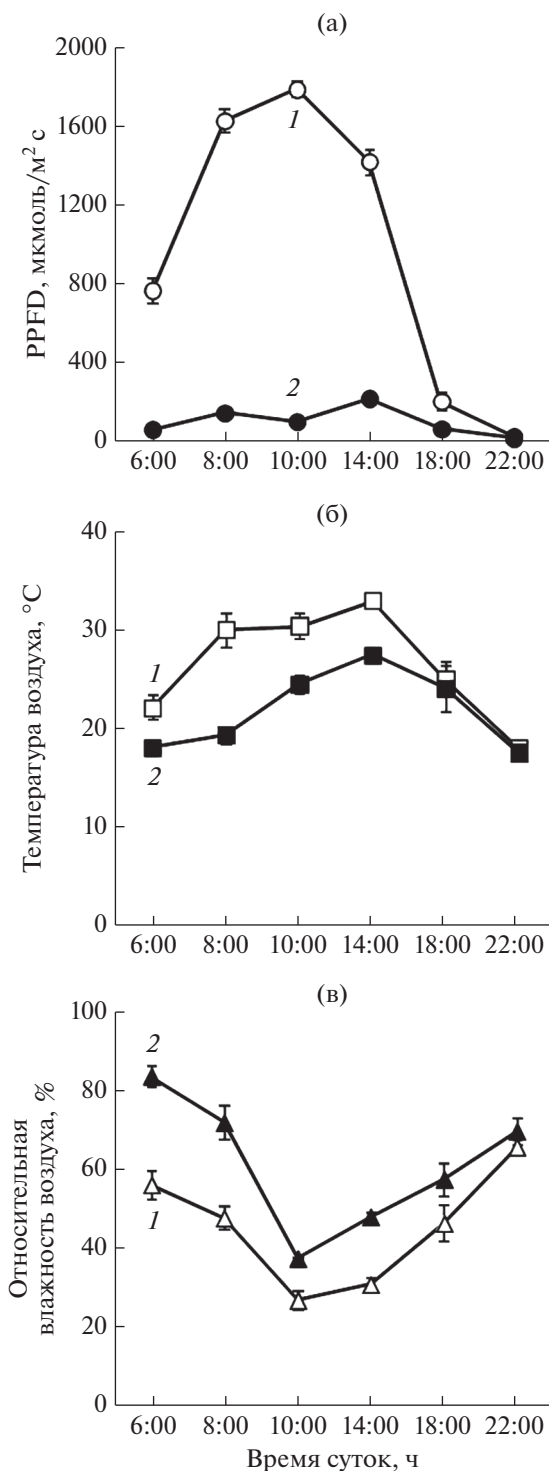


Рис. 1. Суточная динамика плотности потока фотосинтетически активной радиации (а), температуры (б) и относительной влажности воздуха (в) в местообитаниях растений *Plantago media* на открытом склоне (1) и под пологом травостоя (2). Представлены средне-многолетние данные для наиболее теплых безоблачных дней июля (2010–2014 гг.).

свету. Определения проводили в 20–30-кратной биологической повторности. Расчет показателей, характеризующих функциональное состояние ФСII и их интерпретацию, осуществляли согласно [16]. Максимальный (F_v/F_m) и реальный (Φ_{PSII}) квантовый выход фотохимической активности ФСII и коэффициент нефотохимического тушения (NPQ) находили по формулам и выражали в отн. ед.:

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m, \quad (1)$$

$$\Phi_{PSII} = (F'_m - F_t)/F'_m, \quad (2)$$

$$NPQ = (F_m - F'_m)/F'_m. \quad (3)$$

Скорость транспорта электронов через ФСII (мкмоль/м² с) рассчитывали как:

$$ETR = \Phi_{PSII} \times PPFD \times 0.5 \times 0.84, \quad (4)$$

где PPFD – плотность потока квантов ФАР (мкмоль/м² с), 0.84 – коэффициент поглощения листом падающего света, 0.5 – коэффициент, отражающий эквивалентное распределение энергии возбуждения между ФСI и ФСII.

CO₂-газообмен и транспирация листьев. Измерения проводили с помощью портативной газометрической системы ADC LCPPro+ (“ADC BioScientific”, Англия) при естественной освещенности и температуре. Листья заключали в камеру-прищепку на 2–3 мин. По данным встроенного в камеру датчика в полуденные часы температура листа в камере превышала температуру воздуха на склоне и в травостое в среднем на 5 и 3°C, соответственно. Данные о скорости нетто-поглощения CO₂ (Pn) и транспирации (E) получали в автоматическом режиме по разнице между показаниями прибора с листом и без листа в камере.

Скорость нетто-поглощения CO₂ рассчитывали по формуле:

$$Pn = u_s \times \Delta c, \quad (5)$$

где u_s – скорость тока воздуха в листовой камере, моль/м² с, Δc – разница в концентрации CO₂ в камере без листа и с листом, мкмоль/моль.

Скорость транспирации листа (E) находили по формуле:

$$E = (\Delta e \times u_s)/p, \quad (6)$$

где Δe – разница между давлением водяного пара в камере с листом и без него, мбар; u_s – скорость тока воздуха в листовой камере, моль/м² с; p – атмосферное давление, мбар.

Скорость прохождения водяного пара через устьица (устьичную проводимость, gs) рассчитывали как величину, обратную устьичному сопротивлению ($gs = 1/rs$). Устьичное сопротивление, в свою очередь, находили по формуле:

$$rs = ((w - wm)/E) - rb, \quad (7)$$

где w и w_m – концентрация насыщенного водяного пара в камере с листом и без него, моль/моль; E – скорость транспирации листа, моль H_2O/m^2 с; rb – сопротивление пограничного слоя для водяного пара, m^2 с/моль H_2O .

Определения проводили в 4–5-кратной биологической повторности.

Скорость дыхания и дыхательных путей. Скорость дыхания листьев определяли по поглощению O_2 при $20^\circ C$ полярографически с помощью Oxytherm system (“Hansatech Inst.”, Англия). Высечки средней части свежесобранных листьев помещали в реакционный сосуд, содержащий буферный раствор НЕРЕС (“Helicon”, Россия) (50 мМ, рН 7.2). В процессе измерения образцы находились при постоянном перемешивании. Скорость отдельных дыхательных путей определяли с добавлением специфических ингибиторов, оптимальные концентрации которых были подобраны в предварительных экспериментах. В качестве ингибитора альтернативной оксидазы (АОХ) использовали 8 мМ раствор салицилгидроксамовой кислоты (СГК) (“Lancaster”, Англия). Активность цитохромоксидазы подавляли 2 мМ раствором KCN (“Sigma”, США). Скорость поглощения кислорода выражали как сумму отдельных компонент и выражали в $nmol\ O_2/g$ сухой массы мин:

$$V_t = V_{alt} + V_{cyt} + V_{res}, \quad (8)$$

где V_t – общее дыхание; V_{alt} – альтернативное дыхание, подавляемое ингибитором альтернативной оксидазы СГК, V_{cyt} – цианидчувствительное (цитохромное) дыхание; V_{res} – остаточное дыхание, регистрируемое в присутствии ингибиторов альтернативного (АП) и цитохромного дыхательных путей (ЦП). Определения проводили в 5–8-кратной биологической повторности.

Энергетическую эффективность дыхания листьев оценивали по коэффициенту эффективности окисления глюкозы для образования АТФ ($Y_{ATP/глюкоза}$) с учетом вклада ЦП и АП в дыхание, используя коэффициенты, приводимые в работе [17]. Предварительно количество поглощенного в дыхании O_2 выражали в эквивалентах дыхательного субстрата. Согласно балансовому уравнению поглощение 1 мг O_2 в дыхании эквивалентно окислению 0.937 мг глюкозы.

Отбор проб растительного материала для биохимического анализа. Для определения содержания углеводов, продуктов перекисного окисления липидов и активности антиоксидантных ферментов отбирали по одному функционально зрелому листу из средней части розетки 15–20 растений, образцы фиксировали в жидком азоте и хранили при температуре $-78^\circ C$.

Определение содержания растворимых углеводов и крахмала. Растворимые сахара экстрагировали

70% этиловым спиртом. Экстракты упаривали до водного остатка и очищали от сопутствующих примесей методом твердофазной экстракции на концентрирующих патронах Диапак-амин (“БиохимМак”, Россия). Хроматографический анализ углеводов проводили на колонке 250×4 мм Диафер-130-АМИН, зернение 6 мкм (“БиохимМак”, Россия), используя в качестве детектора рефрактометр. Элюент: ацетонитрил/вода в соотношении 70/30 по объему, скорость элюирования – $2.0\ cm^3/мин$. При построении градуировочной зависимости в качестве стандарта применяли коммерческий препарат глюкозы (“Sigma”, США). Содержание крахмала определяли спектрофотометрическим методом после реакции водного раствора полисахарида с йодом в присутствии йодистого калия.

Измерение показателей про-/антиоксидантного статуса листьев. Активность перекисного окисления липидов оценивали по содержанию продуктов, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой (ТБК-РП) [18]. Количество ТБК-РП рассчитывали с учетом коэффициента экстинкции после вычитания неспецифического поглощения при 600 нм. Содержание H_2O_2 определяли с использованием ксиленолового оранжевого [19]. Проверку на специфичность проводили по ингибированию образования H_2O_2 при добавлении каталазы (“Sigma”, США). Содержание супероксидного анион-радикала ($O_2^{\cdot-}$) оценивали по его способности восстанавливать нитросиний тетразолий (НСТ) [20]. Для проверки специфичности генерации $O_2^{\cdot-}$ в пробы добавляли коммерческий препарат супероксиддисмутазы (“Sigma”, США), ингибирующий генерацию $O_2^{\cdot-}$ на 80–90%.

Активность супероксиддисмутазы (SOD) определяли по способности фермента подавлять фотохимическое восстановление НСТ [21]. Активность гваяколпероксидазы (GPX) определяли по методу, основанному на реакции окисления гваякола до окрашенного соединения тетрагваякола [22]. Содержание растворимого белка анализировали по Bradford [23], используя в качестве стандарта БСА. Процедуры выделения белка проводили при температуре $4^\circ C$.

Анатомо-морфологические показатели определяли на поперечных срезах из средней части пластинки функционально зрелых свежесобранных листьев (10 листьев, по одному с растения). Срезы заключали в глицерин и просматривали под микроскопом Axiovert 200 M (“Carl Zeiss”, Германия). Морфометрические показатели тканей и клеток оценивали при анализе изображений с помощью программы Carl Zeiss Vision (“Carl Zeiss”, Германия). Удельную поверхностную плотность листовой пластинки (УППЛ) определяли у листьев, отобранных с 30 растений в каждом местообитании.

Таблица 1. Характеристика листьев *Plantago media* в местообитаниях с высокой (С-растения) и низкой освещенностью (Т-растения)

Показатель	С-растения	Т-растения
Число рядов клеток столбчатого мезофилла, шт.	2.5 ± 0.1 ^a	2.1 ± 0.1 ^b
Высота клеток столбчатого мезофилла, мкм	53.9 ± 1.6 ^a	45.2 ± 2.0 ^b
Ширина клеток столбчатого мезофилла, мкм	29.2 ± 1.1 ^a	34.1 ± 1.3 ^b
Толщина столбчатого мезофилла, мкм	112 ± 5 ^a	83 ± 3 ^b
Толщина листа, мкм	258 ± 3 ^a	238 ± 3 ^b
УППЛ, г/дм ²	0.81 ± 0.02 ^a	0.51 ± 0.02 ^b

Примечание. Разные надстрочные символы обозначают статистическую значимость различий между С- и Т-растениями (ANOVA, критерий Дункана, $P \leq 0.05$).

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-Уилкса. Расчеты осуществляли при заданном уровне значимости $P \leq 0.05$. В таблицах и на рисунках приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анатомо-морфологическая характеристика листьев

Во время проведения исследований (первая декада июля) растения *P. media* имели хорошо сформированную розетку с 5–8 листьями и находились в фазе цветения. Растения, произрастающие на открытом, хорошо освещенном склоне имели более толстые листовые пластинки. Толщина столбчатого мезофилла листьев С-растений составляла в среднем 112 мкм, что на четверть больше по сравнению с Т-растениями (табл. 1). Листья растений, обитающих в густом травостое, были тоньше и характеризовались более низкой величиной показателя удельной поверхностной плотности (УППЛ).

Содержание растворимых углеводов и крахмала

В составе растворимых углеводов листьев *P. media* были идентифицированы моносахара (глюкоза, фруктоза) и дисахара (сахароза и мальтоза). Моносахара составляли 90–95% фонда растворимых углеводов (табл. 2). В составе моносахаров доминировала глюкоза, на ее долю приходилось около 95%. Содержание глюкозы в листьях Т-растений было выше, чем в листьях С-растений. При этом

количество глюкозы в листьях растений из обоих местообитаний увеличивалось к вечеру. Концентрация крахмала в листьях С-растений значимо не изменялась в течение суток и составляла в среднем 30 мг/г сухой массы. Содержание крахмала в листьях Т-растений в первую половину дня было ниже в 2 раза, чем в листьях С-растений. К вечеру оно повышалось более чем в 3.5 раза и достигало 5% от сухой массы листьев, но в течение ночи быстро снижалось. По сравнению с листьями Т-растений, соотношение крахмал/глюкоза в листьях С-растений было существенно выше, особенно в утренние и ночные часы.

Про-/антиоксидантный статус листьев

Листья С-растений содержали в среднем на 15–30% больше O_2^- и H_2O_2 (рис. 2). Различия в содержании АФК были заметны уже в утренние часы и сохранялись вплоть до наступления ночи. Максимум накопления АФК отмечали в полуденные часы. Содержание продуктов перекисного окисления липидов изменялось в течение суток в сходной манере. Листья С-растений накапливали в среднем на 10% больше ТБК-РП, чем листья Т-растений.

Уровень активности SOD и GPX был достоверно (в среднем на 15–20%) выше у С-растений, чем Т-растений (рис. 3). Максимум активности антиоксидантных ферментов у С-растений отмечали в дневные часы. В листьях Т-растений суточная динамика активности SOD и GPX была выражена слабо.

CO₂-газообмен и транспирация листьев

Результаты полевых определений CO₂-газообмена листьев *P. media* позволили сопоставить растения из разных местообитаний по активности процессов ассимиляции и транспирации (табл. 3). Наибольшую скорость нетто-фотосинтеза (Pn) листьев С-растений регистрировали в ранние

Таблица 2. Суточная динамика содержания растворимых углеводов и крахмала в листьях *Plantago media* из местообитаний с высокой (С-растения) и низкой освещенностью (Т-растения)

Время суток, ч	Моносахариды, мг/г	Дисахариды, мг/г	Глюкоза, мг/г	Крахмал, мг/г	Крахмал/Глюкоза
С-растения					
6:00	85.7 ± 2.0 ^{b*}	7.0 ± 2.3 ^a	83.5 ± 4.5 ^{b*}	27.5 ± 2.6 ^{a*}	0.33
14:00	95.1 ± 3.8 ^{c*}	9.2 ± 0.3 ^a	93.5 ± 4.9 ^{c*}	35.2 ± 5.2 ^{a*}	0.38
18:00	104.7 ± 2.8 ^{a*}	8.4 ± 0.6 ^a	103.8 ± 3.7 ^{a*}	24.1 ± 6.0 ^{a*}	0.23
23:00	104.0 ± 1.2 ^{a*}	6.5 ± 0.4 ^{a*}	103.7 ± 2.2 ^{a*}	26.5 ± 5.7 ^a	0.26
Т-растения					
6:00	119.9 ± 4.3 ^a	7.1 ± 0.7 ^a	116.6 ± 9.6 ^a	14.1 ± 0.6 ^a	0.12
14:00	111.5 ± 2.3 ^a	7.8 ± 0.8 ^a	108.8 ± 3.6 ^a	12.8 ± 3.2 ^a	0.12
18:00	172.6 ± 9.5 ^c	10.4 ± 0.6 ^b	166.9 ± 21.7 ^c	50.8 ± 7.6 ^c	0.31
23:00	138.7 ± 1.2 ^b	7.9 ± 0.1 ^a	133.8 ± 1.0 ^b	21.3 ± 3.1 ^b	0.16

Примечание. Разные надстрочные символы обозначают статистическую значимость различий в течение дня, звездочкой отмечены значимые различия между С- и Т-растениями (ANOVA, критерий Дункана, $P \leq 0.05$).

Таблица 3. Суточная динамика нетто-поглощения CO₂ (Pn), транспирации (E), устьичной проводимости (g_s) и эффективности использования воды (WUE) у листьев *Plantago media* из местообитаний с высокой (С-растения) и низкой освещенностью (Т-растения)

Время суток, ч	Pn, мкмоль CO ₂ /м ² с	E, ммоль H ₂ O/м ² с	g _s , моль H ₂ O/м ² с	WUE, ммоль CO ₂ /моль H ₂ O
С-растения				
4–6	9.23 ± 0.36 ^{c*}	4.34 ± 0.23 ^{b*}	0.30 ± 0.01 ^{c*}	2.92 ± 0.20 ^{a*}
10–12	3.11 ± 0.34 ^{a*}	6.55 ± 0.27 ^{c*}	0.15 ± 0.01 ^{b*}	0.70 ± 0.10 ^b
15–17	2.60 ± 0.30 ^{a*}	1.02 ± 0.04 ^{a*}	0.07 ± 0.003 ^{a*}	2.53 ± 0.30 ^a
20–22	-1.45 ± 0.21 ^{b*}	0.60 ± 0.07 ^{a*}	0.09 ± 0.01 ^{a*}	–
Т-растения				
4–6	2.62 ± 0.27 ^a	1.67 ± 0.08 ^b	0.21 ± 0.02 ^c	1.57 ± 0.3 ^a
10–12	2.22 ± 0.22 ^a	2.55 ± 0.18 ^c	0.08 ± 0.01 ^b	0.93 ± 0.5 ^a
15–17	1.13 ± 0.35 ^c	0.37 ± 0.02 ^a	0.03 ± 0.002 ^a	3.39 ± 1.3 ^b
20–22	-1.2 ± 0.19 ^b	0.45 ± 0.06 ^a	0.07 ± 0.004 ^{ab}	–

Примечание. Разные надстрочные символы обозначают статистическую значимость различий в течение дня, звездочкой отмечены значимые различия между С- и Т-растениями (ANOVA, критерий Дункана, $P \leq 0.05$).

утренние часы при умеренной освещенности и температуре. К полудню, несмотря на повышение плотности светового потока, скорость Pn снижалась в 3 раза. Низкий уровень Pn наблюдался и после полудня. В вечерние часы скорость Pn падала вслед за уменьшением естественной освещенности. С наступлением сумерек (после 20 ч) отмечали полное прекращение видимого поглощения CO₂. Скорость Pn листьев Т-растений в утренние часы была в 3–4 раза ниже, чем у С-растений, оставалась стабильной в первой половине дня, затем снижалась по мере уменьшения освещенности. Переход листьев Т-растений от поглощения к выделению CO₂ отмечали на 1–1.5 ч раньше вследствие более быстрого падения освещенности под пологом травостоя, чем на открытом склоне.

В дневные часы листья С-растений транспировали в 2.5 раза интенсивней, чем листья Т-растений, к ночи, когда величина E падала, различия сглаживались. В обоих местообитаниях

максимум E отмечали в околополуденные часы (табл. 3) на фоне возрастания освещенности, температуры и снижения относительной влажности воздуха (рис. 1). Устьичная проводимость (g_s) для водяных паров в ранние утренние часы составляла 0.2 и 0.3 моля H₂O/м² с у Т- и С-растений, соответственно, и снижалась существенно в течение всего светового дня. С прекращением видимого поглощения CO₂ отмечали тенденцию к повышению этого показателя. Листья С- и Т-растений отличались по эффективности использования воды при фотосинтезе (WUE). В ранние утренние часы величина WUE, характеризующая соотношение скорости Pn и E, у листьев С-растений была выше на 45%, чем у листьев Т-растений, что обусловлено больше разницей в фотосинтетической активности, чем в интенсивности транспирации. К полудню, со снижением скорости Pn и увеличением E, величина WUE у С-растений уменьшалась в 4 раза, у листьев Т-растений, сохраняющих более стабильный фотосин-

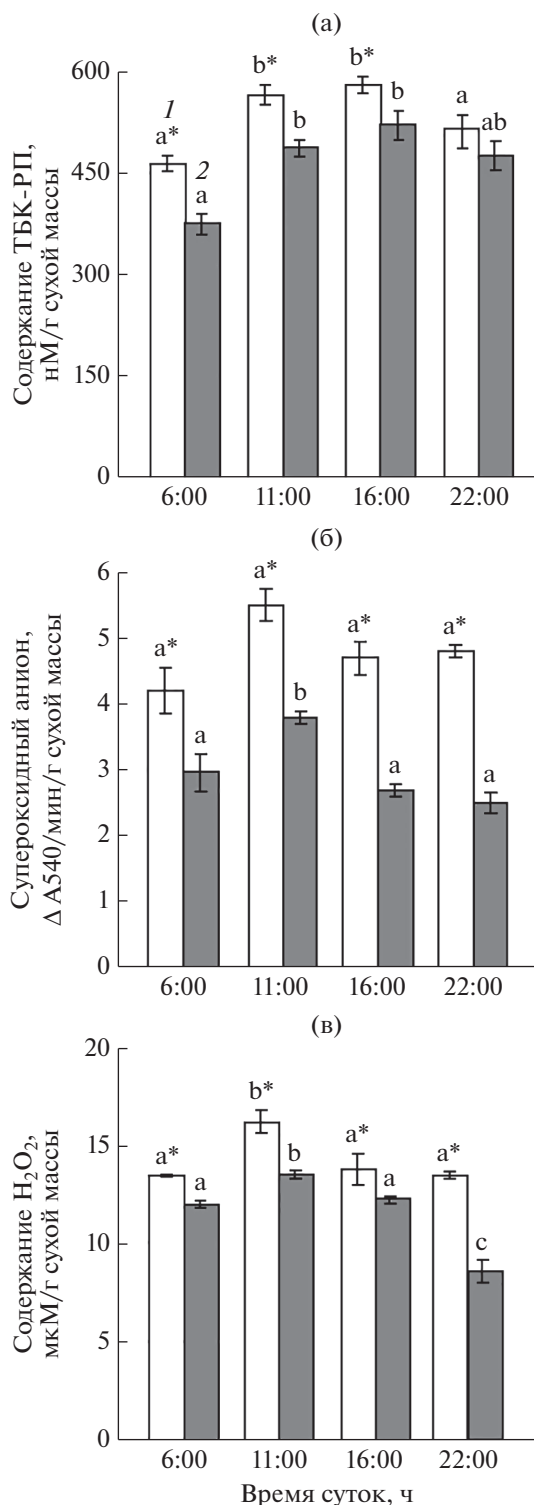


Рис. 2. Суточная динамика содержания продуктов перекисного окисления липидов (а), супероксид-анион радикала (б) и H₂O₂ (в) в листьях *Plantago media*. 1 – С-растения, 2 – Т-растения. Латинские буквы обозначают статистически значимые изменения величины показателя в течение суток, звездочкой отмечены достоверные различия между С- и Т-растениями в разное время суток (ANOVA, критерий Дункана, $n = 3$, $P \leq 0.05$).

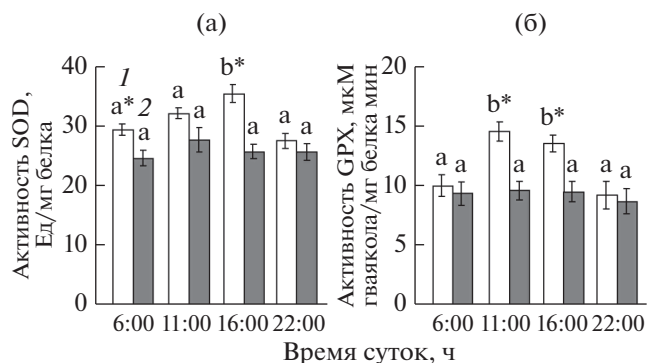


Рис. 3. Суточная динамика активности супероксид-дисмутазы (а) и гваяколовой пероксидазы (б) в листьях *Plantago media*. 1 – С-растения, 2 – Т-растения. Латинские буквы обозначают статистически значимые изменения величины показателя в течение суток, звездочкой отмечены достоверные различия между С- и Т-растениями в разное время суток (ANOVA, критерий Дункана, $n = 3$, $P \leq 0.05$).

тез, в 1.7 раза. Во второй половине дня отмечали повышение WUE у обоих типов растений в 3.6 раза, что было больше связано со снижением скорости транспирации, чем с изменением Pn.

Показатели флуоресценции хлорофилла

Результаты полевых измерений максимальной фотохимической эффективности ФСII листьев С- и Т-растений *P. media* показали, что в ранние утренние часы величина F_v/F_m составляла около 0.8 отн. ед. (рис. 4). Днем значения F_v/F_m были на 10–25% ниже и составляли 0.62 и 0.71 отн. ед. у С- и Т-растений, соответственно. С наступлением сумерек величина F_v/F_m возросла до 0.8 отн. ед.

В дневной период, на фоне высокой освещенности и температуры воздуха значительная часть световой энергии, поглощенной листьями С-растений, рассеивалась в виде теплового излучения. Показатель нефотохимического тушения флуоресценции (NPQ) был равен 2.3–2.6 отн. ед. При этом величина реального квантового выхода (Φ_{PSII}) не превышала 0.22 отн. ед. У листьев Т-растений, получающих в 5–10 раз меньше света, величина Φ_{PSII} была в 3 раза больше, а NPQ в 5 раз меньше, чем у С-растений. Скорость транспорта электронов (ETR) через ФСII С-растений в дневные часы при высокой освещенности была в 3 раза выше по сравнению с Т-растениями и составляла 80–100 мкмоль/м² с.

Дыхание и вовлечение энергетически малоэффективного альтернативного пути

Листья Т-растений дышали интенсивней, чем листья С-растений, особенно в первой половине

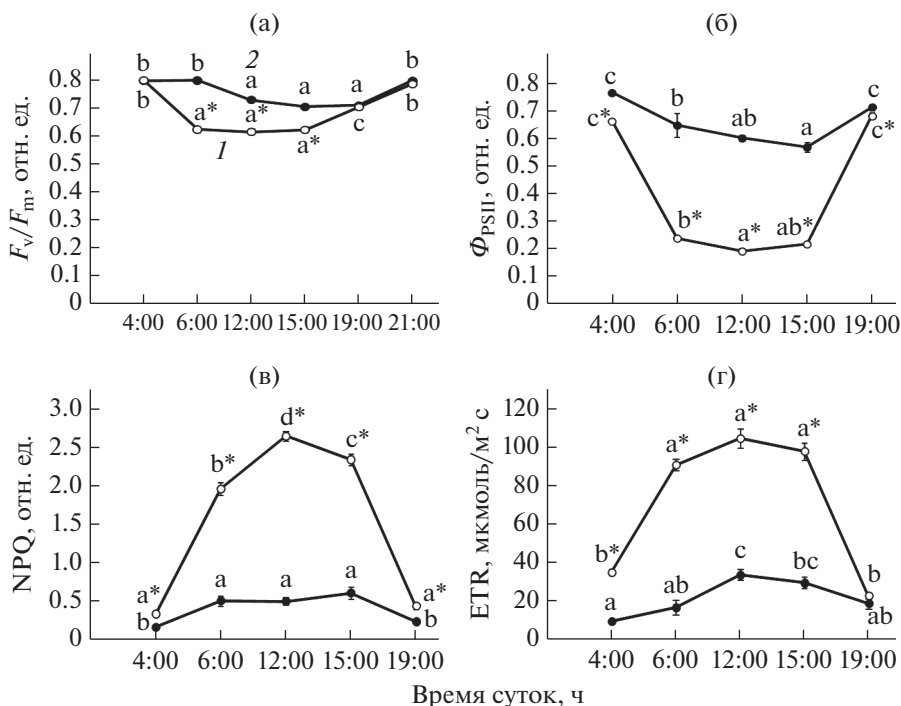


Рис. 4. Суточная динамика изменений максимального (а) и реального (б) квантового выхода ФСП, коэффициента нефотохимического тушения (в) и скорости транспорта электронов (г) в ФСП листьев *Plantago media*. 1 – С-растения, 2 – Т-растения. Разные латинские буквы обозначают статистическую значимость различий изменения показателей в течение суток, звездочкой отмечены статистически значимые различия показателей между С- и Т-растениями в разное время суток (ANOVA, критерий Дункана, $n = 30-50$, $P \leq 0.05$).

дня (табл. 4). К концу дня различия в скорости поглощения O_2 в листьях растений, произрастающих в разных условиях, заметно сглаживались, но оставались статистически значимыми. Снижение

дыхательной активности листьев было сильнее выражено у Т-растений. В ночные часы они поглощали O_2 с интенсивностью вдвое более низкой, чем в утреннее время.

Таблица 4. Суточная динамика общего (V_t), цитохромного (V_{cyt}), альтернативного (V_{alt}) и остаточного дыхания (V_{res}) листьев *Plantago media* из местообитаний с высокой (С-растения) и низкой освещенностью (Т-растения), $nmol\ O_2/g$ сухой массы мин

Параметр	Время суток, ч			
	6	10	14	22
	С-растения			
V_t	$1399 \pm 126^{b*}$	$1483 \pm 95^{b*}$	$1116 \pm 33^{a*}$	$1035 \pm 36^{a*}$
V_{cyt}	$606 \pm 111^{b*}$	$364 \pm 71^{a*}$	$276 \pm 27^{a*}$	$421 \pm 41^{ab*}$
V_{alt}	$582 \pm 51^{ab*}$	865 ± 49^c	$704 \pm 32^{b*}$	445 ± 79^a
V_{res}	$211 \pm 42^{bc*}$	$254 \pm 9^{c*}$	$135 \pm 8^{a*}$	169 ± 22^{ab}
V_{cyt}/V_{alt}	1.1 ± 0.3^b	$0.4 \pm 0.1^{a*}$	$0.4 \pm 0.1^{a*}$	1.1 ± 0.3^b
	Т-растения			
V_t	2413 ± 190^b	2533 ± 148^b	1534 ± 62^a	1275 ± 49^a
V_{cyt}	1137 ± 192^b	1159 ± 123^b	689 ± 44^a	594 ± 36^a
V_{alt}	857 ± 78^b	887 ± 96^b	536 ± 13^a	471 ± 30^a
V_{res}	419 ± 47^{bc}	486 ± 57^c	309 ± 17^{ab}	209 ± 20^a
V_{cyt}/V_{alt}	1.4 ± 0.4^a	1.4 ± 0.3^a	1.3 ± 0.1^a	1.3 ± 0.1^a

Примечание. Разные надстрочные символы обозначают статистическую значимость различий изменения показателей в течение суток, звездочкой отмечены статистически значимые различия показателей между С- и Т-растениями (ANOVA, критерий Дункана, $P \leq 0.05$).

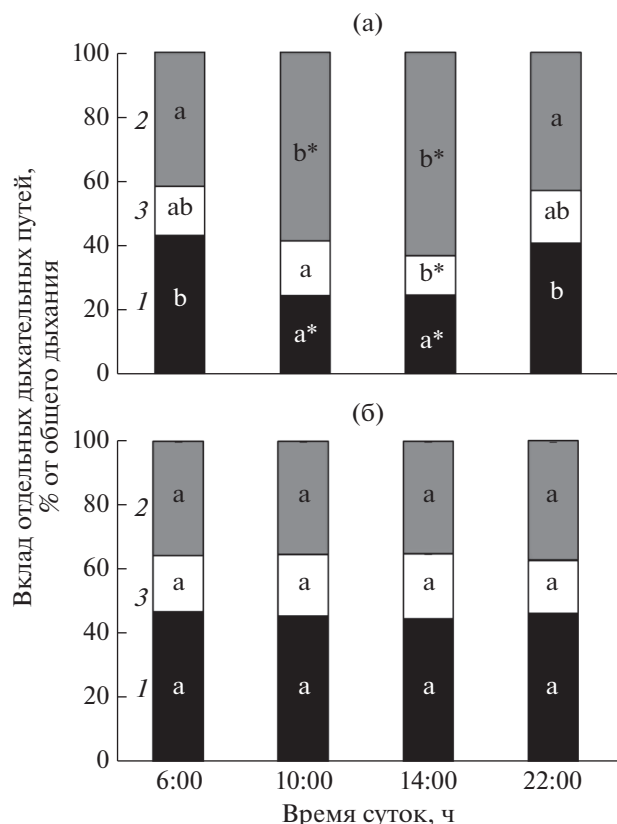


Рис. 5. Суточная динамика относительного вклада цитохромного (1), альтернативного (2) и остаточного (3) дыхания в общее поглощение O_2 листьев С-растений (а) и Т-растений *Plantago media* (б). Разные латинские буквы обозначают статистически значимые изменения величины показателя в течение суток, звездочкой отмечены достоверные различия между С- и Т-растениями в разное время суток (ANOVA, критерий Дункана, $n = 4-6$, $P \leq 0.05$).

Скорость дыхания по цитохромному пути (V_{cyt}) в листьях С-растений в дневные часы была в среднем в 1.5 раза меньше, чем утром и вечером, а вклад цитохромного пути (ЦП) в общее дыхание не превышал 25% (рис. 5). Динамика изменения скорости дыхания по альтернативному пути (V_{alt}) имела противоположный характер. Величина V_{alt} возрастала в дневные часы, вклад альтернативного пути (АП) в общее дыхание достигал 60%. У листьев Т-растений динамика изменения V_{cyt} была сходна с таковой для V_i . Вклад ЦП в общее поглощение O_2 варьировал около 45%. Величина V_{alt} изменялась в сходной манере, а вклад АП в общее дыхание составлял в среднем 35%. Независимо от условий произрастания растений, на долю остаточного дыхания (V_{res}) приходилось в среднем 15–17% общего поглощения O_2 .

Несмотря на существенные изменения скорости дыхания, соотношение $V_{\text{cyt}}/V_{\text{alt}}$ в листьях Т-растений в течение суток оставалось практиче-

ски постоянным и составляло 1.3 (табл. 4). Подавление скорости цитохромного дыхания и увеличение альтернативного в дневные часы приводило к тому, что у листьев С-растений величина соотношения $V_{\text{cyt}}/V_{\text{alt}}$ днем снижалась до 0.4 и была в 2.5 раза меньше, чем утром и вечером.

ОБСУЖДЕНИЕ

Нами исследованы микроклиматические условия в природных местообитаниях (рис. 1) и функциональные показатели, характеризующие энергопластический обмен растений *P. media*, длительно адаптированных к разному уровню инсоляции. Под прямыми солнечными лучами на открытом склоне юго-восточной экспозиции воздух прогревался сильнее, а относительная влажность воздуха была заметно ниже, чем в пологе травостоя, где обитали Т-растения.

Листья С-растений получали на порядок больше света, чем Т-растений, и отличались по суточной динамике и активности фотосинтеза (табл. 3). Максимальные величины нетто-поглощения CO_2 у листьев С-растений отмечали в утреннее время при умеренной освещенности, температуре и сравнительно высокой относительной влажности воздуха. Значительное подавление P_n в дневные часы при высокой плотности светового потока и повышенной температуре было обусловлено снижением устьичной проводимости, что подтверждается наличием статистически значимой положительной связи между этими показателями ($r = 0.68$, $P < 0.01$). Очевидно, что листья С-растений не могли полностью реализовать в фотосинтезе доступную им световую энергию из-за необходимости экономить воду. В этих условиях закрытие устьиц, необходимое для предотвращения потери воды при транспирации, ограничивает диффузию CO_2 в клетки мезофилла. Временное повышение транспирации в околополуденные часы (10–12 ч) мы связываем с повышением освещенности и температуры листьев. Анализ совокупности данных суточных измерений показывает, что зависимость E от g_s была слабой, но статистически значимой ($r = 0.32$, $P < 0.05$).

Листья Т-растений активно фотосинтезировали в первой половине дня, однако скорость P_n у них была существенно ниже, чем у С-растений, видимо из-за слабого поступления ФАР. Анализ показал, что зависимость P_n от g_s у листьев Т-растений была довольно слабой ($r = 0.29$, $P < 0.01$). В то же время имела место корреляция между E и g_s ($r = 0.46$, $P < 0.05$).

В целом, полевые исследования показали, что устьичная проводимость листьев *P. media* снижалась в течение светлого периода суток и была в 1.5–2 раза выше у С-растений, чем у Т-растений. Изменения скорости видимого фотосинтеза и

транспирации в той или иной мере коррелировали с g_s . Полученные нами значения g_s , E и P_n и диапазон их изменения под воздействием внешних факторов согласуются с имеющимися в литературе данными для видов рода *Plantago* [24, 25]. Показано, что скорость P_n растений *P. major* снижалась с 8 до 1.5 мкмоль CO_2/m^2 с при уменьшении водного потенциала почвы от -0.05 до -0.2 МПа [24]. При нормальном водоснабжении максимум P_n наблюдался при температуре около $20^\circ C$. Повышение температуры до $35^\circ C$ приводило к существенному подавлению фотосинтеза, от 8 до 2 мкмоль CO_2/m^2 с. В опытах с растениями *P. depressa*, выращиваемыми в контролируемых условиях, величины g_s , E и P_n листьев изменялись в зависимости от водоснабжения в пределах 0.13–0.19 моль H_2O/m^2 с, 2.7–4.1 ммоль H_2O/m^2 с и 4.1–7.4 мкмоль CO_2/m^2 с, соответственно [25].

Снижение потенциальной и реальной фотохимической эффективности ФСII С-растений на фоне подавления ассимиляции CO_2 свидетельствует о стрессорном эффекте сочетанного воздействия высокого уровня освещенности и супероптимальной температуры на ФСА [4, 26]. Изменения этих показателей у затененных растений были выражены гораздо слабее. Эффекты избыточной инсоляции на фотохимическую эффективность ФСА (рис. 4) и ассимиляцию CO_2 (табл. 3) были обратимыми и не вызывали хронического фотоингибирования листьев С-растений, что может быть обусловлено наличием эффективной системы защиты и репарации белковых структур ФСII [27, 28].

Одним из основных механизмов защиты ФСА растений от перевосстановления ЭТЦ и генерации избыточного количества АФК считают нефотохимическое тушение энергии возбуждения [29, 30]. Согласно полученным нами данным, величина NPQ листьев С-растений была в 4–5 раз больше, чем Т-растений. В развитии NPQ выделяют несколько компонент, наиболее значима компонента, отражающая участие виолаксантинового цикла (ВКЦ) [31]. Индикатором состояния ВКЦ служит уровень дезоксидации пигментов цикла (DEPS). Ранее нами было показано, что величина DEPS у листьев С-растений *P. media* в полуденное время достигала 70%, тогда как у Т-растений была в 1.5 раза меньше [32]. Это указывает на роль теплового рассеивания поглощенной световой энергии в предотвращении развития ФОС и деструкции ФСА С-растений в условиях высокого притока ФАР и теплового излучения. Использование энергии ФАР в процессе фотосинтетической фиксации CO_2 сопряжено с линейным транспортом электронов в ЭТЦ хлоропластов, поддерживающим генерацию НАДФН и АТФ. Значительное уменьшение скорости нетто-ассимиляции CO_2 в

листьях С-растений *P. media* в дневные часы (табл. 3) сокращает потребление АТФ и восстановления в цикле Кальвина-Бенсона, что по принципу обратной связи может влиять и на эффективность использования поглощенной световой энергии в первичных процессах фотосинтеза. Данные на рис. 4б свидетельствуют о низкой фотохимической эффективности ФСII в дневные часы.

Сопоставление интенсивности нетто-поглощения CO_2 (табл. 3) и скорости транспорта электронов через ФСII (рис. 4г) показывает, что трехкратное увеличение ETR у С-растений к 12 ч (в сравнении с ранним утром) сопровождается снижением P_n за этот же период на 65%. Полученные данные позволяют предположить, что соотношение линейного (сопряженного с фиксацией CO_2) транспорта электронов и тока электронов на альтернативные акцепторы у С-растений сдвигалось в пользу альтернативных путей (циклический транспорт электронов в ФСII, псевдоциклический транспорт электронов, фотодыхание). Для Т-растений отмечена сходная, хотя и значительно менее выраженная тенденция.

Сопоставление параметров газообмена, показателей флуоресценции хлорофилла и углеводного статуса листьев наводит на мысль о возможном биохимическом ограничении фотосинтеза. Как известно, сигналом для подавления фотосинтеза может служить увеличение соотношения крахмал/глюкоза [33]. По нашим данным (табл. 2) величина этого соотношения у С-растений была в 2–3 раза больше, чем у Т-растений. Вполне вероятно, что повышенное накопление крахмала в листьях С-растений является следствием снижения их экспортной функции под воздействием внешних условий (высокая инсоляция в сочетании с повышением температуры и дефицитом влаги).

Мы выявили, что листья Т-растений характеризовались более высокой дыхательной активностью и величиной соотношения V_{cyt}/V_{alt} , особенно в дневные часы. Вклад АП в дыхание листьев Т-растений не превышал 35%, что типично для растений в нормальных условиях, тогда как у С-растений достигал 65% (рис. 5). Вовлечение энергетически мало эффективного АП способствует снижению восстановленности пула убинона при насыщении ЦП, регулирует баланс между углеводным метаболизмом и электронным транспортом, на сильном свету способствует разгрузке ЭТЦ хлоропластов, окисляя восстановительные эквиваленты, поступающие из хлоропластов прямо в митохондрии в условиях ограниченной ассимиляции CO_2 [9, 10, 12, 34, 35]. Можно полагать, что вовлечение АП дыхания на фоне дневной депрессии нетто-поглощения CO_2 в листьях С-растений *P. media* оптимизирует состояние энергетических пулов хлоропластов (АТФ, НАДФН) и углеродный баланс фотосинтезирую-

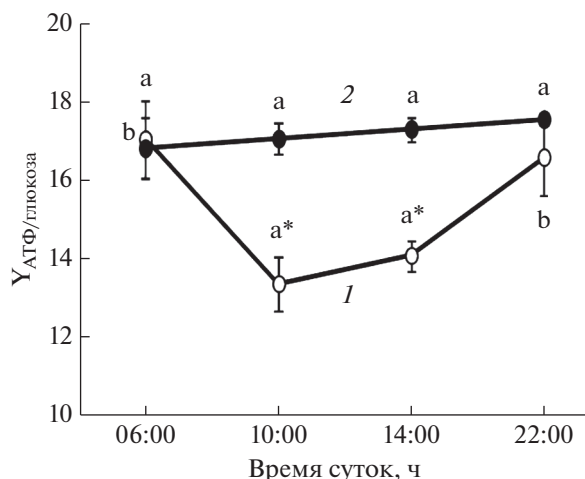


Рис. 6. Энергетическая эффективность дыхания ($Y_{ATF/глюкоза}$, моль АТФ/моль глюкозы) в листьях С-растений (1) и Т-растений (2) *Plantago media*. Разные латинские буквы обозначают статистическую значимость различий изменения показателя в течение суток, звездочкой отмечены достоверные различия между С- и Т-растениями в разное время суток (ANOVA, критерий Дункана, $n = 4-6$, $P \leq 0.05$).

щих клеток, уменьшает опасность избыточной генерации АФК.

Однако вовлечение АП снижает энергетическую эффективность дыхания (ЭЭД), поскольку ток электронов через АОХ минует два участка сопряжения с генерацией мембранного потенциала и синтеза АТФ [10]. Согласно расчетам, представленным в работе Amthor [17], выход АТФ при полном окислении моля глюкозы ($Y_{ATF/глюкоза}$) в дыхании по основному (цитохромному) пути составляет 29 молей (ранее считалось 36 молей), а при дыхании по АП — 11 молей. Мы использовали эту информацию для оценки ЭЭД листьев *P. media*. Величина коэффициента $Y_{ATF/глюкоза}$ с учетом вовлечения АП в дыхание для листьев Т-растений составила около 18 и не изменялась в течение суток (рис. 6). Величина $Y_{ATF/глюкоза}$ для листьев С-растений в ранние утренние часы и поздно вечером близка к таковой для Т-растений, а в дневные часы была на 25% ниже. Полученные нами абсолютные величины следует рассматривать как приблизительные, хотя бы уже потому, что общее поглощение O_2 измеряли при стандартной температуре 20°C, и оно включало остаточную компоненту, не связанную с митохондриальным дыханием. Тем не менее, полученные величины отражают закономерные различия в ЭЭД С- и Т-растений. Очевидно, что снижение ЭЭД листьев не является критичным для жизнеспособности С-растений *P. media*, адаптированных к действию избыточной освещенности. Это согласуется с мнением О.А. Семихатовой [36] о том, что целью эволюционных изменений биоэнергетики живых организмов яв-

ляется достижение максимальной энергетической эффективности, а временные ее снижения необходимы для сохранения гомеостаза при воздействии неблагоприятных факторов среды.

Важно отметить, что снижению ЭЭД листьев С-растений в дневные часы (рис. 6) соответствовало повышение показателя NPQ (рис. 4), что свидетельствует о синхронном изменении активности процессов тепловой диссипации энергии в хлоропластах и митохондриях. Вопрос о сопряженности фотосинтеза и дыхания неоднократно поднимался в работах О. А. Семихатовой [36, 37]. Говоря о тесном взаимодействии фотосинтеза и дыхания, она, в первую очередь, обращала внимание на тот факт, что оба процесса способны поставлять необходимые растительным клеткам АТФ, НАД(Ф)Н и метаболиты. С позиций современных знаний можно расширить смысл этого утверждения, дополнив его функцией дыхания как процесса, участвующего в защите ФСА и создающего более благоприятные условия для функционирования фотосинтеза.

Хлоропластные и митохондриальные ЭТЦ являются основным источником АФК в фототрофных клетках. По сравнению с Т-растениями листья С-растений содержали больше O_2^- и H_2O_2 . В условиях высокой освещенности и ограничения ассимиляции CO_2 происходит снижение регенерации НАД(Ф)Н в цикле Кальвина-Бенсона, что приводит к перевосстановлению фотосинтетической ЭТЦ и повышению утечки электронов на O_2 с образованием O_2^- в реакции Меллера. Супероксидный анион-радикал дисмутирует в H_2O_2 самопроизвольно или с участием SOD [11]. В высоких концентрациях O_2^- и H_2O_2 способны ингибировать ферменты цикла Кальвина-Бенсона в хлоропластах и цикла Кребса в митохондриях, а также являются источниками мощного окислителя — гидроксильного радикала (HO^\bullet) [11, 38]. Основной мишенью HO^\bullet в клетке являются полиненасыщенные жирные кислоты, поэтому неудивительно, что листья С-растений отличались более высокой активностью процессов липопероксидации по сравнению с листьями Т-растений. С другой стороны, АФК и продукты ПОЛ являются важными компонентами клеточной сигнализации и могут модулировать транскрипционные ответы на уровне клетки и ткани для формирования защитных механизмов и повышения устойчивости растений [38, 39]. Клетки растений вооружены антиоксидантной системой для поддержания уровня АФК, позволяющего эффективно осуществлять ретроградную передачу сигналов. В наших исследованиях активность антиоксидантных ферментов (SOD и GPX), контролирующих накопление O_2^- и H_2O_2 , совпадала с суточной динамикой накопления АФК и была выше в листьях С-растений.

Итак, нами выявлено, что долговременная адаптация *P. media* к разным эколого-ценотическим условиям приводит к формированию фенотипов с определенными физиолого-биохимическими свойствами, обеспечивающими поддержание энергетического и окислительно-восстановительного баланса клеток фотосинтезирующих тканей и органов. Фотосинтетический аппарат растений хорошо интегрирован во внутриклеточные процессы, адекватно реагирует на изменения факторов внешней среды и надежно защищен от ФОС. Синхронная активация механизмов диссипации энергии в хлоропластах и митохондриях уменьшает эффективность использования энергии, предотвращает избыточную генерацию активных кислородных радикалов в ЭТЦ и тормозит развитие ФОС. Наши результаты показывают, что временное снижение энергетической эффективности дыхания не критично для растений и вносит вклад в повышение функциональной пластичности и устойчивости.

Работа выполнена в рамках темы госбюджетных НИОКТР “Фотосинтез, дыхание и биоэнергетика растений и фототрофных организмов (физиолого-биохимические, молекулярно-генетические и экологические аспекты)” (№ 122040600021-4).

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. Sultan S.E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history // Trends Plant Sci. 2000. V. 5. P. 537. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01797-0](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01797-0)
2. Foyer C.H., Lelandais M., Kunert K.J. Photooxidative stress in plants // Physiol. Plant. 1994. V. 92. P. 696. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1994.tb03042.x>
3. Takahashi S., Murata N. How do environmental stresses accelerate photoinhibition? // Trends Plant Sci. 2008. V. 13. P. 178. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.01.005>
4. Li Z., Wakao S., Fischer B.B., Niyogi K.K. Sensing and responding to excess light // Annu. Rev. Plant Biol. 2009. V. 60. P. 239. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.58.032806.103844>
5. Raven J.A. The cost of photoinhibition // Physiol. Plant. 2011. V. 142. P. 87. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01465.x>
6. Ruban A.V. Nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching: mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage // Plant Physiol. 2016. V. 170. P. 1903. <https://doi.org/10.1104/pp.15.01935>
7. Lysenko V., Guo Y., Chugueva O. Cyclic electron transport around photosystem II: Mechanisms and methods of study // Am. J. Plant Physiol. 2017. V. 12. P. 1. <https://doi.org/10.3923/ajpp.2017.1.9>
8. Shameer S., Ratcliffe R.G., Sweetlove L.J. Leaf energy balance requires mitochondrial respiration and export of chloroplast NADPH in the light // Plant Physiol. 2019. V. 180. P. 1947. <https://doi.org/10.1104/pp.19.00624>
9. Chadee A., Alber N.A., Dahal K., Vanlerberghe G.C. The complementary roles of chloroplast cyclic electron transport and mitochondrial alternative oxidase to ensure photosynthetic performance // Front. Plant Sci. 2021. V. 12. P. 2069. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.748204>
10. Millenaar F.F., Lambers H. The alternative oxidase: in vivo regulation and function // Plant Biol. 2003. V. 5. P. 2. <https://doi.org/10.1055/s-2003-37974>
11. Sharma P., Jha A.B., Dubey R.S., Pessarakli M. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions // J. Bot. 2012. V. 2012. P. 1. <https://doi.org/10.1155/2012/217037>
12. Vanlerberghe G.C., Dahal K., Alber N.A., Chadee A. Photosynthesis, respiration and growth: A carbon and energy balancing act for alternative oxidase // Mitochondrion. 2020. V. 52. P. 197. <https://doi.org/10.1016/j.mito.2020.04.001>
13. Yoshida K., Terashima I., Noguchi K. Up-regulation of mitochondrial alternative oxidase concomitant with chloroplast overreduction by excess light // Plant Cell Physiol. 2007. V. 48. P. 606. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcm033>
14. Zhang D.W., Xu F., Zhang Z.W., Chen Y.E., Du J.B., Jia S.D., Yuan S., Lin H.Y. Effects of light on cyanide-resistant respiration and alternative oxidase function in *Arabidopsis* seedlings // Plant Cell Environ. 2010. V. 33. P. 2121. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02211.x>
15. Zakhochiy I.G., Shadrin D.M., Pylina Ya.I., Chadin I.F., Golovko T.K. Genetic differentiation of two phenotypes of *Plantago media* L. in South Timan // Ecol. Genet. 2020. V. 18. P. 148. <https://doi.org/10.17816/ecogen15605>
16. 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.
17. Amthor J.S. The McCree–de Wit–Penning de Vries–Thornley respiration paradigms: 30 years later // Ann. Bot. 2000. V. 86. P. 1. <https://doi.org/10.1006/anbo.2000.117516>
18. Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation // Arch. Biochem. Biophys. 1968. V. 125. P. 189. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(68\)90654-1](https://doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1)
19. Bellincampi D., Dipierro N., Salvi G., Cervone F., De Lorenzo G. Extracellular H₂O₂ induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the auxin-regulated *rolB* gene expression in tobacco leaf explants // Plant Physiol. 2000. V. 122. P. 1379. <https://doi.org/10.1104/pp.122.4.1379>
20. Chaitanya K.S.K., Naithani S.C. Role of superoxide, lipid peroxidation and superoxide dismutase in mem-

- brane perturbation during loss of viability in seeds of *Shorea robusta* Gaertn.f. // *New Phytol.* 1994. V. 126. P. 623.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb02957.x>
21. *Beauchamp C., Fridovich I.* Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels // *Anal. Biochem.* 1971. V. 44. P. 276.
[https://doi.org/10.1016/0003-2697\(71\)90370-8](https://doi.org/10.1016/0003-2697(71)90370-8)
 22. *Maehly A.C., Chance B.* The assay of catalases and peroxidases // *Methods Biochem. Anal.* 1954. V. 1. P. 357.
<https://doi.org/10.1002/9780470110171.ch14>
 23. *Bradford M.M.* A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // *Anal. Biochem.* 1976. V. 72. P. 248.
[https://doi.org/10.1016/0003-2697\(76\)90527-3](https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3)
 24. *Mudrik V., Kosobrukhov A., Knyazeva I., Pigulevskaya T.* Changes in the photosynthetic characteristics of *Plantago major* plants caused by soil drought stress // *Plant Growth Regul.* 2003. V. 40. P. 1.
<https://doi.org/10.1023/A:1023009025426>
 25. *Li Z., Bai W., Zhang L., Li L.* Increased water supply promotes photosynthesis, C/N ratio, and plant amino acid accumulation in the medicinal plant *Plantago depressa* Willd. // *Photosynthetica.* 2016. V. 4 P. 551.
<https://doi.org/10.1007/s11099-016-0222-x>
 26. *Murata N., Takahashi S., Nishiyama Y., Allakhverdiev S.I.* Photoinhibition of photosystem II under environmental stress // *Biochim. Biophys. Acta. Bioenerg.* 2007. V. 1767. P. 414.
<https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2006.11.019>
 27. *Murata N., Allakhverdiev S.I., Nishiyama Y.* The mechanism of photoinhibition in vivo: re-evaluation of the roles of catalase, α -tocopherol, non-photochemical quenching, and electron transport // *Biochim. Biophys. Acta.* 2012. V. 1817. P. 1127.
<https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2012.02.020>
 28. *Murchie E.H., Harbinson J.* Non-photochemical fluorescence quenching across scales: from chloroplasts to plants to communities // *Non-Photochemical Quenching and Energy Dissipation in Plants, Algae and Cyanobacteria* / Eds. Demmig-Adams B., Garab G., Adams III W., Govindjee. Dordrecht: Springer Netherlands. 2014. P. 553.
https://doi.org/10.1007/978-94-017-9032-1_25
 29. *Ruban A.V., Johnson M.P., Duffy C.D.P.* The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna // *Biochim. Biophys. Acta.* 2012. V. 1. P. 167.
<https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2011.04.007>
 30. *Murchie E.H., Ruban A.V.* Dynamic non-photochemical quenching in plants: from molecular mechanism to productivity // *Plant J.* 2020. V. 101. P. 885.
<https://doi.org/10.1111/tpj.14601>
 31. *Johnson M.P., Davison P.A., Ruban A.V., Horton P.* The xanthophyll cycle pool size controls the kinetics of non-photochemical quenching in *Arabidopsis thaliana* // *FEBS Lett.* 2008. V. 582. P. 262.
<https://doi.org/10.1016/j.febslet.2007.12.016>
 32. *Golovko T., Dymova O., Zakhochiy I., Dalke I., Tabalenkova G.* Photoprotection by carotenoids of *Plantago media* photosynthetic apparatus in natural conditions // *Acta Biochim. Pol.* 2012. V. 59. P. 145.
 33. *Nebauer S.G., Renau-Morata B., Guardiola J.L., Molina R.* Photosynthesis down-regulation precedes carbohydrate accumulation under sink limitation in *Citrus* // *Tree Physiol.* 2011. V. 31. P. 169.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpq103>
 34. *Pu X., Lv X., Tan T., Fu F., Qin G., Lin H.* Roles of mitochondrial energy dissipation systems in plant development and acclimation to stress // *Ann. Bot.* 2015. V. 116. P. 583.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcv063>
 35. *Selinski J., Scheibe R., Day D.A., Whelan J.* Alternative oxidase is positive for plant performance // *Trends Plant Sci.* 2018. V. 23. P. 588.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.03.012>
 36. *Семихатова О.А.* Энергетика дыхания растений в норме и при экологическом стрессе. Л.: Наука, 1990. 72 с.
 37. *Семихатова О.А., Заленский О.В.* Сопряженность процессов фотосинтеза и дыхания // *Физиология фотосинтеза.* 1982. С.130.
 38. *Foyer C.H.* Reactive oxygen species, oxidative signaling and the regulation of photosynthesis // *Environ. Exp. Bot.* 2018. V. 154. P. 134.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.05.003>
 39. *Noctor G., Foyer C.H.* Intracellular redox compartmentation and ROS-related communication in regulation and signaling // *Plant Physiol.* 2016. V. 171. P. 1581.
<https://doi.org/10.1104/pp.16.00346>