УДК 634.8:581.1

UDC 634.8:581.1

DOI 10.30679/2219-5335-2020-6-66-237-249

DOI 10.30679/2219-5335-2020-6-66-237-249

ИЗМЕНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ И СОСТАВА УГЛЕВОДОВ В ЛОЗЕ ВИНОГРАДА С РАЗЛИЧНОЙ УСТОЙЧИВОСТЬЮ К НИЗКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ В ПЕРИОД ВЫНУЖДЕННОГО ПОКОЯ*

CHANGES OF SOME PHOTOSYNTHETIC PARAMETERS AND CARBOHYDRATES IN GRAPES OF VARIOUS RESISTANCE TO LOW TEMPERATURES DURING THE INDUCED DORMANCY*

Савченко Татьяна Викторовна[1]
д-р биол. наук
зав. лабораторией фотосинтетического окисления воды

Федорович Святослав Валерьевич[2]
младший научный сотрудник лаборатории физиологии и биохимии растений

Сундырева Мария Андреевна[2],
канд. с.-х. наук
зав. лабораторией физиологии и биохимии растений

[1]*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Федеральный исследовательский центр «Пущинский научный центр биологических исследований Российской академии наук», Санкт-Петербург, Россия*

[2]*Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия», Краснодар, Россия*

Savchenko Tatyana Viktorovna[1]
Dr Sci. Biol.
Head of Photosynthetic Water Oxidation Laboratory

Fedorovich Svyatoslav Valerevich[2]
Junior Research Associate of Plant Physiology and Biochemistry Laboratory

Sundyreva Maria Andreyevna[2],
Cand. Agr. Sci.
Head of Plant Physiology and Biochemistry Laboratory

[1]*Federal State Budgetary Institution Federal Research Center "Pushchino Scientific Center for Biological Research of the Russian Academy of Sciences", Saint-Petersburg, Russia*

[2]*Federal State Budgetary Institution «North-Caucasian Federal Scientific Center for Horticulture, Viticulture, Winemaking», Krasnodar, Russia*

* Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант 18-04-00079 А.

* This work was carried supported by the Russian Foundation for Basic Research, grant No. 18-04-00079 A.

Период зимовки и выход из состояния покоя имеют большое значение для последующей жизнедеятельности растений винограда. Состояние вынужденного покоя характеризуется рядом специфических физиологических и биохимических изменений. Целью данного исследования было изучение фотосинтетических показателей, углеводного состава хлорофиллсодержащих тканей лозы винограда при выходе растений из состояния покоя. Исследования проводили в феврале и марте. Материалом для исследования послужили гибриды винограда ТАНА 33 (внутривидовой гибрид *V. vinifera*), ТАНА 42 (межвидовой гибрид *V. vinifera* и *V. murensis*), ТАНА 68 (межвидовой гибрид *V. vinifera* и американских видов). ТАНА 42 и ТАНА 68 являются морозостойкими гибридами, а ТАНА 33 - неморозостойким. В результате были получены данные о содержании в лозе углеводов и фотосинтетических пигментов, активности фотохимических реакций и содержании малонового диальдегида (МДА). Исследования показали, что в период выхода растений винограда из состояния покоя проявлялись физиологические различия между гибридами с разной морозостойкостью. Понижение температуры воздуха до незначительных минусовых значений в этот период слабо повлияло на проявление окислительного стресса у морозостойких гибридов, а для неморозостойкой формы было характерно устойчивое повышение МДА. Результаты анализов показали, что содержание пигментов в лозе не может служить индикатором сортовой устойчивости к низким температурам, однако этот параметр тесно связан с реакцией растений на температурные изменения. Эффективный квантовый выход ФС II в зимний период был существенно ниже у неморозостойкого гибрида, однако после начала сокодвижения различия между гибридами отсутствовали. Этот показатель тесно связан с температурными изменениями. Адаптация неустойчивого к морозу винограда, вероятно, происходила за счет

The wintering period and exit from dormancy are of great importance for the subsequent vital activity of grape plants. Induced dormancy is characterized by a number of specific physiological and biochemical changes. The aim of this study was to characterize the photosynthetic parameters, the carbohydrate composition of chlorophyll-containing vine tissue in the period of exit from dormancy. Studies were conducted on grape hybrids of TANA 33 (intraspecific hybrid *V. vinifera*), TANA 42 (interspecific hybrid *V. vinifera* and *V. amurensis*), TANA 68 (interspecific hybrid of *V. vinifera* and American varieties). TANA 42 and TANA 68 are non-freeze-sensitive hybrids, and TANA 33 is freeze-sensitive hybrid. The studies were carried out in February and March. Content of carbohydrates, photosynthetic pigments, the photochemical activity and the content of MDA in the vines were obtained. Physiological differences between grape hybrids with different freeze resistance during the induced dormancy were revealed. The lowering of the air temperature to moderate negative values have had a weak influence the manifestation of oxidative stress in non-freeze-sensitive hybrids, and a steady increase in the content of MDA was observed in freeze-sensitive TANA 33. The content of photosynthetic pigments in the vines cannot serve as an indicator of freeze-tolerance but this parameter was closely associated with the temperature changes. The effective quantum yield of PS II in February was significantly lower for the freeze-sensitive TANA 33, however, the differences between the varieties disappeared after the onset of sap flow. The quantum yield of PS II was depended on the temperature changes. The adaptation of non-tolerant grapes probably accompanied трансформации запасных углеводов в сумму растворимых, что не характерно для устойчивых форм.

with the transformation of starch into soluble carbohydrates, which was not typical for frost-resistant varieties.

Ключевые слова: ВИНОГРАД, ЛОЗА, МЕТАБОЛИЗМ, ВЫНУЖДЕННЫЙ ПОКОЙ, ПИГМЕНТЫ, УГЛЕВОДЫ

Key words: GRAPES, VINE, METABOLISM, INDUCED DORMANCY, PIGMENTS, CARBOHYDRATES

Введение. Одной из важнейших задач является сохранение виноградных растений в период зимовки. Обеспечить их сохранность можно несколькими путями: созданием специальных условий зимовки, либо же выведением различных холодоустойчивых сортов. Как в первом, так и во втором случае важно понимать особенности метаболических процессов в растении в состоянии покоя и при выходе из него. Большое значение для нормального возобновления вегетации имеет устойчивость растений к понижению и колебаниям температур в период вынужденного покоя.

Углеводы в метаболизме растений занимают центральное место, обеспечивая их энергией, пластическим материалом и участвуя в защитных реакциях, главным образом в качестве осмолитов. Как правило, большая часть глюкозы накапливается в ягодах в период вегетации [1]. Процесс накопления углеводов в ягодах весьма важен для общего метаболизма растения и является видовым и сортовым признаком [2]. Разница в концентрации углеводов объясняется эффективностью фотосинтеза и транспорта фотоассимилятов, активностью ферментов гексокиназ, кислотной инвертазы и сахарозофосфатсинтазы [3].

Помимо образования углеводов фотосинтетический аппарат выполняет регуляторную функцию [4]. Чрезмерное образование АФК контролирует антиоксидантная система, в том числе каротиноиды. Изменения пигментного состава и активности фотосинтетического аппарата растения непосредственно связаны с изменением факторов окружающей среды и являются индикатором развития стрессового состояния [5, 6, 7].

Известно, что в зимующих органах многолетних растений содержится хлорофилл. Фотосинтетические процессы в основном протекают в хлорофиллсодержащих тканях кортекса побега, из-за чего этот тип фотосинтеза можно назвать «кортикулярным» [8]. Кортикулярный фотосинтез может оказывать влияние на накопление углерода в тканях растения [9, 10]. Процесс кортикулярного фотосинтеза слабо изучен, некоторые его аспекты до сих пор остаются загадкой. Показатели, относящиеся к фотосинтетической деятельности в лозе, могут отражать физиологическое состояние растения в «безлиственный» период.

Объекты и методы исследований. Объектами исследования являлись гибриды винограда: ТАНА 33 (внутривидовой гибрид *V. vinifera*), ТАНА 42 (межвидовой гибрид *V. vinifera* и *V. amurensis*), ТАНА 68 (межвидовой гибрид *V. vinifera* и американских видов). Наиболее устойчивым к морозам гибридом является ТАНА 42, наименее устойчивым – ТАНА 33. Исследования проводили в период выхода растений из состояния покоя.

Для определения содержания углеводов применялся антроновый метод с использованием фотоэлектроколориметра [11]. Определение содержания пигментов проводили в ацетоновом экстракте спектрофотометрическим методом по Лихтенталеру [12]. Определение квантового выхода фотоситемы 2 (ФС2) – методом PAM-флуориметрии полевым PAM-флуориметром Fluor Pen 100 на хлоренхимных тканях обкладки лозы, для чего удаляли одревесневшую корку [13]. Определение содержания МДА проводили спектрофотометрическим методом по реакции с тиобарбитуровой кислотой [14]. Данные статистически обрабатывались в программе Excel 2016.

Обсуждение результатов. Температурные условия в период вынужденного покоя винограда были достаточно мягкими, однако имели место резкие перепады температур, что повлияло на изменения физиолого-биохимических показателей лозы винограда. Содержание малонового диальдегида (МДА) является косвенным показателем перекисного окисления липидов в мембранных комплексах при стрессовом воздействии [14]. Корреляции между содержанием МДА и изменением температуры в исследуемый период выявлено не было. Однако после понижения температуры до минусовых значений (19 февраля) у неустойчивого гибрида наблюдалось резкое повышение содержания МДА.

Данный температурный режим позволил проявиться сортовым различиям. У неустойчивого сорта воздействие умеренно низких температур привело к окислительному стрессу, в то время как у более морозостойких форм изменения были незначительными. Наиболее морозостойкая форма ТАНА 42 отличалась самым низким базовым содержанием МДА (рис. 1).

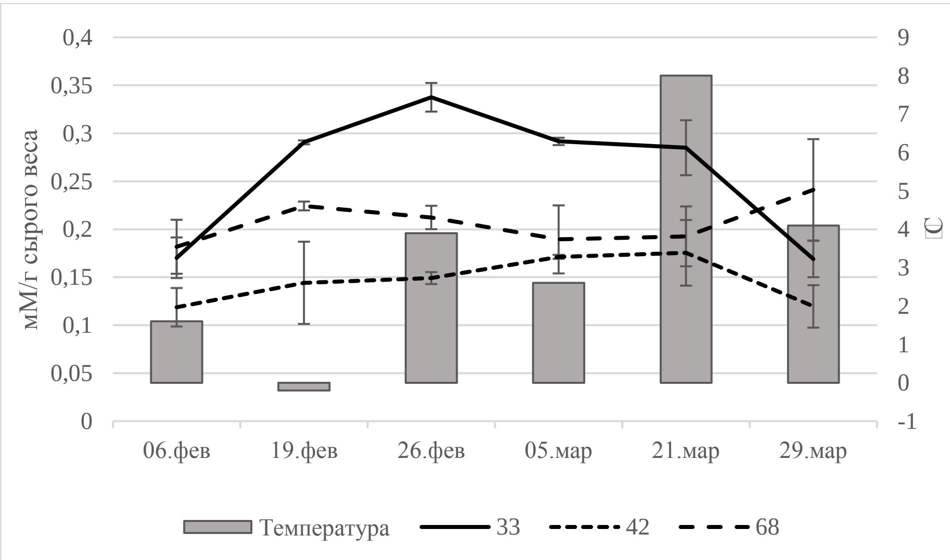


Рис.1. Динамика содержания МДА в лозе винограда

Содержание хлорофиллов часто связано с развитием стрессового состояния растений [15]. Температура оказывала прямое воздействие на содержание хлорофилла А: коэффициент корреляции составил 0,76; 0,79; 0,64 для гибридов ТАНА 33, ТАНА 42 и ТАНА 68, соответственно (рис. 2).

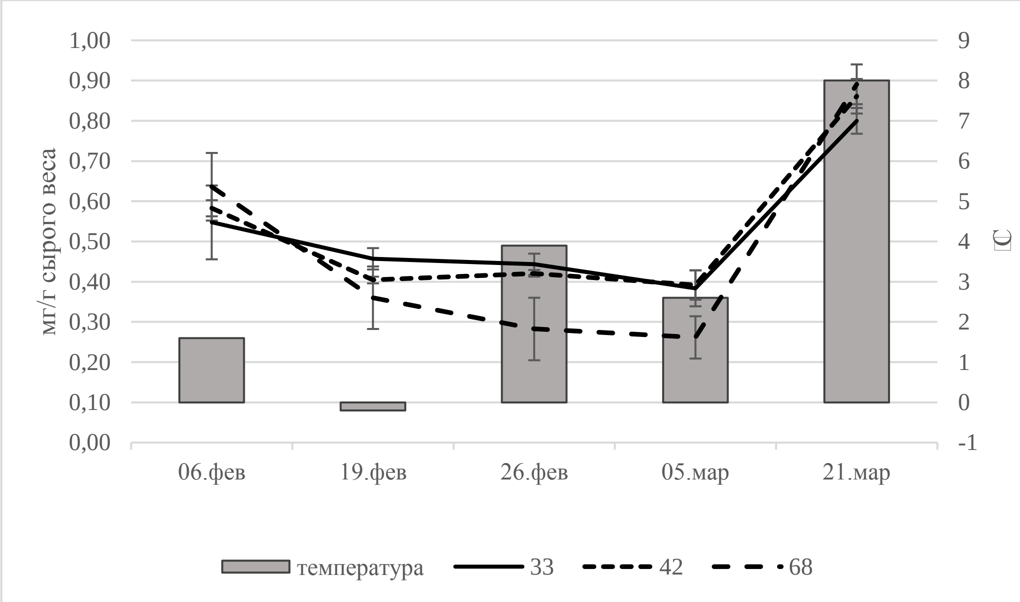


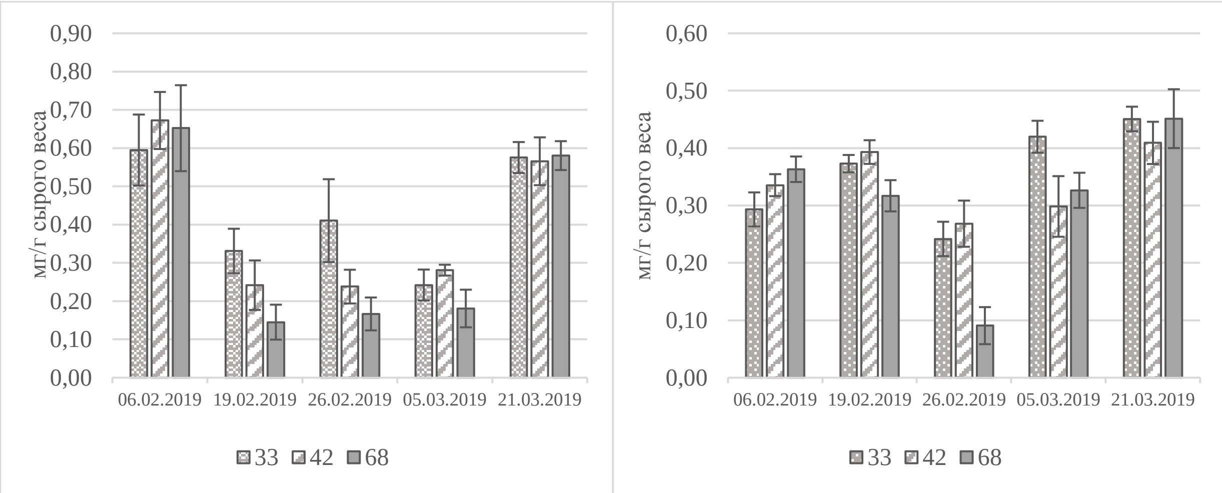
Рис. 2. Влияние температуры на содержание хлорофилла А в лозе винограда

После понижения температуры до минусовых значений (19 февраля) у гибридов ТАНА 42 и ТАНА 33 увеличение содержания хлорофилла А происходило быстрее, чем у гибрида ТАНА 68. Учитывая, что морозостойкость ТАНА 42 и 68 сходна, а у ТАНА 33 существенно ниже, то можно сделать вывод, что содержание хлорофилла А в лозе не может служить индикатором сортовой устойчивости к низким температурам, однако этот показатель заметно изменялся даже при незначительных изменениях температуры окружающей среды в период выхода растений из состояния покоя.

В контроле развития окислительного стресса могут участвовать хлорофилл Б и различные каротиноиды [16, 17]. Известно, что мутанты, лишенные хлорофилла Б, испытывают сильный окислительный стресс, в первую очередь из-за высокой продукции синглетного кислорода [18, 19].

Установлено, что содержание хлорофилла Б не было связано с погодными изменениями: после понижения температуры в феврале оно снижалось и восстанавливалось только к концу марта.

Динамика содержания хлорофилла Б в лозе винограда была сходной с таковой у хлорофилла А, однако амплитуда его снижения была большей, что может быть связано с трансформацией хлорофилла Б в хлорофилл А для поддержания функционирования фотосистем [20] или укорочением антенных комплексов (рис. 3). Максимальное снижение хлорофилла Б выявлено у двух более устойчивых форм ТАНА 68 и ТАНА 42, характеризующихся меньшими значениями МДА. Данное направление требует дальнейших исследований.



Хлорофилл Б Каротиноиды

Рис. 3. Содержание хлорофилла Б и каротиноидов в лозе винограда

Каротиноиды в составе светособирающего комплекса (ССК) выполняют ряд важных функций, таких как сбор квантов света, нефотохимическое тушение флуоресценции, диссипация избыточной энергии, стабилизация ССК и фотосистем (ФС) [21]. Содержание каротиноидов в лозе винограда было сходным у изучаемых сортов. В их динамике заметен один спад, произошедший через неделю после заморозков, с последующим восстановлением до высоких значений. Для винограда ТАНА 33 характерно более существенное и быстрое восстановление количества каротиноидов, что может быть обусловлено необходимостью удаления избытка АФК, образовавшихся при понижении температуры. Данный компонент фотосинтетического аппарата, вероятнее всего, не связан с сортовой морозостойкостью.

Эффективный квантовый выход ФС2 (QY) – наиболее популярный и важный параметр, рассчитываемый как соотношение числа квантов, используемых в фотохимических превращениях, к общему числу поглощенных квантов фотосинтетически активной радиации (ФАР) [22]. Снижение квантового выхода фотосинтеза в стрессовых условиях может быть связано с нарушением функционирования цикла Кальвина-Бенсона и изменением состояния мембран [11].

Исследования эффективности квантового выхода в хлорофиллсодержащих тканях имеет большое значение, так как зачастую лишь этот показатель может отражать физиологическое состояние растения [23]. В феврале выражен сниженный QY у наименее устойчивой гибридной формы ТАНА 33. В марте, с началом сокодвижения (5 марта), показатель QY менялся у изучаемых растений винограда в зависимости от колебаний температур, однако сортовые различия сглаживались (рис. 4).

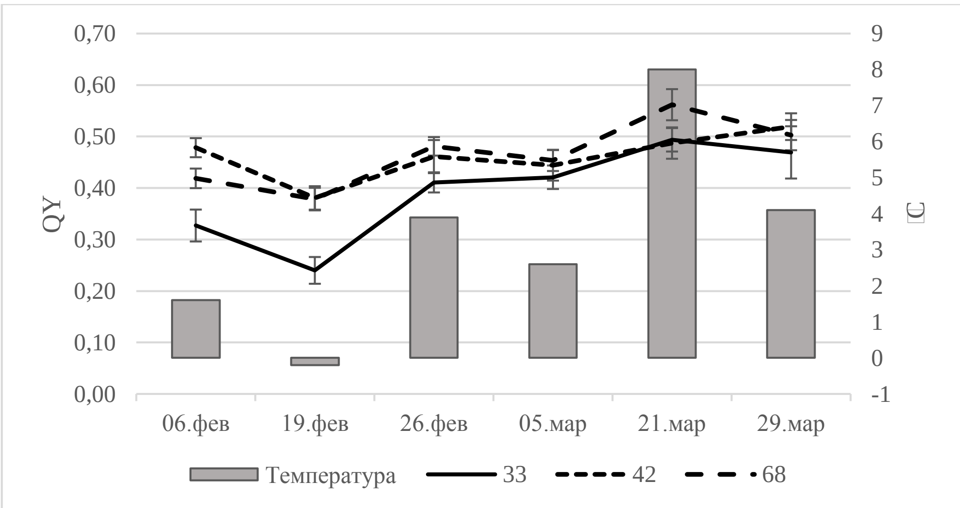
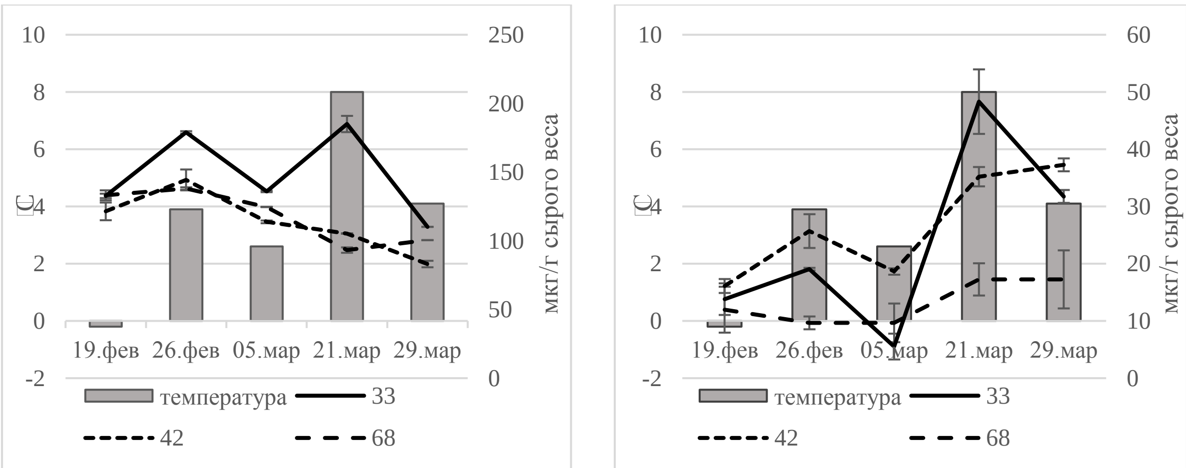


Рис. 4. Влияние температуры на квантовый выход фотохимических реакций в лозе винограда

Углеводы занимают центральное место в метаболизме растений. Они обеспечивают ряд важнейших функций, таких как энергетическая и защитная. В период вегетации содержание углеводов в ассимиляционных тканях высоко, затем углеводы в виде крахмальных зёрен откладываются в плодах, зимующих надземных органах и корнях. При включении крахмала в метаболические процессы, в том числе связанные с защитой от стрессовых воздействий, происходит его расщепление до олиго- и моносахаридов, таким образом, в лозе можно обнаружить различные формы углеводов [24]. Растворимые углеводы быстро включаются в метаболизм растения в качестве источника энергии или протекторных соединений, главным образом осмолитов [25].

Динамика содержания растворимых углеводов в лозе была связана с температурными изменениями у неустойчивого к морозу гибрида ТАНА 33, а для более устойчивых форм ТАНА 42 и ТАНА 68 такая взаимосвязь не проявлялась. Динамика содержания крахмала у всех гибридов коррелировала с погодными изменениями: понижение температуры воздуха провоцировало распад крахмала в тканях растения, а повышение – его образование (рис. 5).



Содержание растворимых углеводов в лозе винограда

Содержание крахмала в лозе винограда

Рис. 5. Содержание углеводов в лозе винограда

В целом, в период выхода растений винограда из состояния покоя неморозостойкий гибрид ТАНА 33 отличался высокой положительной корреляцией с температурными колебаниями содержания растворимых углеводов и большим их содержанием, чем устойчивые формы. В противоположность этому лоза морозостойких гибридов ТАНА 68 и ТАНА 42 содержала меньшее количество растворимых углеводов, а изменение этого параметра не было связано с динамикой температур. Таким образом, адаптация неустойчивого к морозу винограда происходила за счет трансформации запасных углеводов в сумму растворимых, а для устойчивых форм, вероятно, характерен иной механизм приспособления.

Выводы. В период выхода растений винограда из состояния покоя проявлялись физиологические отличия между гибридами с разной морозостойкостью. Понижение температуры до незначительных минусовых значений в этот период слабо повлияло на проявление окислительного стресса у морозостойких гибридов, а у неустойчивой к морозу формы спровоцировало стойкий рост содержания МДА в тканях. Наиболее морозостойкая форма ТАНА 42 отличалась самым низким базовым уровнем МДА, что может быть признаком устойчивости генотипа.

Адаптация неустойчивого к морозу винограда может происходить за счет трансформации запасных углеводов в сумму растворимых, а для устойчивых форм характерен иной механизм приспособления.

Содержание пигментов в тканях растений меняется в зависимости от условий окружающей среды. Высокая степень корреляции между температурой окружающей среды и содержанием хлорофилла А подтверждает этот факт. Содержание хлорофилла Б и каротиноидов в тканях растений винограда не было связано с температурными изменениями в данный период. Максимальное снижение хлорофилла Б при колебаниях температуры было выявлено у двух более устойчивых форм ТАНА 68 и ТАНА 42, характеризующихся меньшими значениями МДА. Это может свидетельствовать о большей «адаптабильности», функциональной пластичности форм 68 и 42.

Особенности изменения пигментного состава у изучаемых гибридов с различной морозостойкостью показали, что их содержание в лозе не может служить индикатором сортовой устойчивости к низким температурам. Определение квантового выхода фотохимических реакций в ФС II выявило существенные отличия в зимний период между различными по морозостойкости гибридами.

Литература

1. Conde C., Agasse A., Glissant D., Tavares R., Gero´ s H., Delrot S. Pathways of Glucose Regulation of Monosaccharide Transport in Grape Cells. // Plant Physiology. 2006. Vol. 141, P. 1563-1577.
2. Ben-Hong Wu., Huai-Feng Liu., Le Guan. Carbohydrate metabolism in grape cultivars that differ in sucrose accumulation // J. Vitis. 2011.Vol 50. № 2. P. 51-57.
3. Bashir S., Kaurl N., Arora N. Changes in the activities of sugars and sugar metabolic enzymes in grape berries during development // Applied Science and Technology. 2017. № 25. P. 1-6.
4. Muñoz P., Sergi M.B. Photo-Oxidative Stress during Leaf, Flower and Fruit Development. // Plant Physiology. 2018. Vol. 176, P. 1004-1014.
5. Хелдт Г. В. Биохимия растений. М: Бином. Лаборатория знаний, 2014. 471 с.
6. Ramel F., Ksas B., Akkari E., Mialoundama A.S., Monnet F., Krieger-Liszkay A., Ravanat J.L., Mueller M. J., Bouvier F., Havaux M. Light-Induced Acclimation of the Arabidopsis chlorina1 Mutant to Singlet Oxygen // The Plant Cell. 2013. № 25. P. 1445-1462.
7. Kumar R., Berwal M.K., Saroj P.L. Morphological, Physiological, Biochemical and Molecular Facet of Drought Stress in Horticultural Crops. // International Journal of Bioresource and Stress Management. 2019. Vol. 10. № 5. P. 545-560.
8. Pfanz H., Aschan G. The existence of bark photosynthesis in woody plants and its significance for the overall carbon gain. An eco-physiological approach // Progress in Botany. 2001. V. 62. P. 477-510.
9. Alieta E., Pinkard E.A., O'grady A.P., Worledge D., Warren C.R. Role of corticular photosynthesis following defoliation in Eucalyptus globulus. // Plant, Cell and Environment. 2009. № 32. P. 1004-1014.
10. Cernusak L.A., Hutley L.B. Stable Isotopes Reveal the Contribution of Corticular Photosynthesis to Growth in Branches of Eucalyptus miniate. // Plant Physiology. 2011. Vol. 155, P. 515-523.
11. Воробьев Н.В. Определение содержания сахарозы, фруктозы и глюкозы в растительных тканях с помощью антронового реактива. Бюллетень НТИ ВНИИ риса. Краснодар. 1985. Вып.33. С. 11-13.
12. Lichtenthaler H.K., Buschmann C. Extraction of Photosynthetic Tissues: Chlorophylls and Carotenoids // Current Protocols in Food Analytical Chemistry. 2001. P. F4.2.1-F4.2.6.

13. Гольцев В.Н., Каладжи М.Х., Кузманова М.А., Аллахвердиев С.И. Переменная и замедленная флуоресценция хлорофилла а – теоретические основы и практическое приложение в исследовании растений. М.: Институт компьютерных исследований, 2014. 220 с.

14. Молекулярно-генетические и биохимические методы в современной биологии растений / под ред. Вл.В. Кузнецова, В.В. Кузнецова, Г.А. Романова. М.: Бином, 2012. 487 с.

15. Беляева О.А. Светозависимый биосинтез хлорофилла. М.: Бином, 2009. 232 с.

16. Avenson T.J., Ahn T.K., Zigmantas D., Niyogi K.K., Li Z., Ballottari M., Bassi R., Fleming G.R. Zeaxanthin radical formation in minor light-harvesting complexes of higher plant antenna. // J. Biol. Chem. 2008. № 283. P. 3550-3558.

17. Ballottari M., Mozzo M., Girardon J., Hienerwadel R., Bassi R. Chlorophyll triplet quenching and photoprotection in the higher plant monomeric antenna protein Lhcb5. // J. Phys. Chem. B. 2013. Vol. 117. № 38. P. 11337-11348.

18. Da Llosto L., Cazzaniga S., Havaux M., Bassi R. Enhanced photoprotection by protein-bound vs free xanthophyll pools: a comparative analysis of chlorophyll b and xanthophyll biosynthesis mutants. // Molecular Plant. 2010. № 3. P. 576-593.

19. Ramel F., Ksas B., Akkari E., Mialoundama A.S., Monnet F., Krieger- Liszkay A., Ravanat J.L., Mueller M.J., Bouvier F., Havaux M. Light induced acclimation of the Arabidopsis chlorina1 mutant to singlet oxygen. // The Plant Cell. 2013. № 25. P. 1445-1462.

20. Rüdiger W. Biosynthesis of chlorophyll b and the chlorophyll cycle // Photosynthesis Research. 2002. № 74. P. 187-193.

21. Frank H.A., Cogdell R.J. Carotenoids in Photosynthesis // Photochemistry and Photobiology. 1996. Vol. 63. № 3. P. 257-264.

22. Genty B., Briantais J.M., Baker N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. // Biochim. Biophys. Acta. 1989. Vol. 990. № 1. P. 87-92.

23. Динамика фотохимической активности фотосистемы II при формировании семян Brassica Nigra L / Г.Н. Смоликова [и др.] // Вестник Санкт-Петербургского университета. 2015. Сер 3. № 3. С. 53-65.

24. Santelia D., Lunn J. E. Transitory Starch Metabolism in Guard Cells: Unique Features for a Unique Function. // Plant Physiology. 2017. Vol. 174. P. 539-549.

25. Lunn J.E., Delorg I., Figueroa C.M., Dijck P.V., Stitt M. Trehalose metabolism in plants. // Plant J. 2014. № 79. P. 544-567.

References

1. Conde C., Agasse A., Glissant D., Tavares R., Gero´ s H., Delrot S. Pathways of Glucose Regulation of Monosaccharide Transport in Grape Cells. // Plant Physiology. 2006. Vol. 141, P. 1563-1577.

2. Ben-Hong Wu., Huai-Feng Liu., Le Guan. Carbohydrate metabolism in grape cultivars that differ in sucrose accumulation // J. Vitis. 2011.Vol 50. № 2. P. 51-57.

3. Bashir S., Kaurl N., Arora N. Changes in the activities of sugars and sugar metabolic enzymes in grape berries during development // Applied Science and Technology. 2017. № 25. P. 1-6.

4. Muñoz P., Sergi M.B. Photo-Oxidative Stress during Leaf, Flower and Fruit Development. // Plant Physiology. 2018. Vol. 176, P. 1004-1014.

5. Heldt G. V. Biohimiya rastenij. M: Binom. Laboratoriya znanij, 2014. 471s.

6. Ramel F., Ksas B., Akkari E., Mialoundama A.S., Monnet F., Krieger-Liszkay A., Ravanat J.L., Mueller M. J., Bouvier F., Havaux M. Light-Induced Acclimation of the Arabidopsis chlorina1 Mutant to Singlet Oxygen // The Plant Cell. 2013. № 25. P. 1445-1462.

7. Kumar R., Berwal M.K., Saroj P.L. Morphological, Physiological, Biochemical and Molecular Facet of Drought Stress in Horticultural Crops. // International Journal of Bioresource and Stress Management. 2019. Vol. 10. № 5. P. 545-560.
8. Pfanz H., Aschan G. The existence of bark photosynthesis in woody plants and its significance for the overall carbon gain. An eco-physiological approach // Progress in Botany. 2001. V. 62. P. 477-510.
9. Alieta E., Pinkard E.A., O'grady A.P., Worledge D., Warren C.R. Role of corticular photosynthesis following defoliation in Eucalyptus globulus. // Plant, Cell and Environment. 2009. № 32. P. 1004-1014.
10. Cernusak L.A., Hutley L.B. Stable Isotopes Reveal the Contribution of Corticular Photosynthesis to Growth in Branches of Eucalyptus miniate. // Plant Physiology. 2011. Vol. 155, P. 515-523.
11. Vorob'ev N.V. Opredelenie soderzhaniya saharozy, fruktozy i glyukozy v rastitel'nyh tkanyah s pomoshch'yu antronovogo reaktiva. Byulleten' NTI VNII risa. Krasnodar. 1985. Vyp. 33. C. 11-13.
12. Lichtenthaler H.K., Buschmann C. Extraction of Photosynthetic Tissues: Chlorophylls and Carotenoids // Current Protocols in Food Analytical Chemistry. 2001. P. F4.2.1-F4.2.6.
13. Gol'cev V.N., Kaladzhi M.H., Kuzmanova M.A., Allahverdiev S.I. Peremennaya i zamedlennaya fluorescenciya hlorofilla a – teoreticheskie osnovy i prakticheskoe prilozhenie v issledovanii rastenij. M.: Institut komp'yuternyh issledovanij, 2014. 220 s.
14. Molekulyarno-geneticheskie i biohimicheskie metody v sovremennoj biologii rastenij / pod red. Vl.V. Kuznecova, V.V. Kuznecova, G.A. Romanova. M.: Binom, 2012. 487 s.
15. Belyaeva O.A. Svetozavisimyj biosintez hlorofilla. M.: Binom, 2009. 232 s.
16. Avenson T.J., Ahn T.K., Zigmantas D., Niyogi K.K., Li Z., Ballottari M., Bassi R., Fleming G.R. Zeaxanthin radical formation in minor light-harvesting complexes of higher plant antenna. // J. Biol. Chem. 2008. № 283. P. 3550-3558.
17. Ballottari M., Mozzo M., Girardon J., Hienerwadel R., Bassi R. Chlorophyll triplet quenching and photoprotection in the higher plant monomeric antenna protein Lhcb5. // J. Phys. Chem. B. 2013. Vol. 117. № 38. P. 11337-11348.
18. Da Llosto L., Cazzaniga S., Havaux M., Bassi R. Enhanced pho-toprotection by protein-bound vs free xanthophyll pools: a comparative analysis of chlorophyll b and xanthophyll biosynthesis mutants. // Molecular Plant. 2010. № 3. P. 576-593.
19. Ramel F., Ksas B., Akkari E., Mialoundama A.S., Monnet F., Krieger- Liszkay A., Ravanat J.L., Mueller M.J., Bouvier F., Havaux M. Light induced acclimation of the Arabidopsis chlorina1 mutant to singlet oxygen. // The Plant Cell. 2013. № 25. P. 1445-1462.
20. Rüdiger W. Biosynthesis of chlorophyll b and the chlorophyll cycle // Photosynthesis Research. 2002. № 74. P. 187-193.
21. Frank H.A., Cogdell R.J. Carotenoids in Photosynthesis // Photochemistry and Photobiology. 1996. Vol. 63. № 3. P. 257-264.
22. Genty B., Briantais J.M., Baker N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence // Biochim. Biophys. Acta. 1989. Vol. 990. № 1. P. 87-92.
23. Dinamika fotohimicheskoj aktivnosti fotosistemy II pri formirovanii semyan Brassica Nigra L / G.N. Smolikova [i dr.] // Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. 2015. Ser. 3. № 3. C. 53-65.
24. Santelia D., Lunn J. E. Transitory Starch Metabolism in Guard Cells: Unique Features for a Unique Function. // Plant Physiology. 2017. Vol. 174. P. 539-549.
25. Lunn J.E., Delorg I., Figueroa C.M., Dijck P.V., Stitt M. Trehalose metabolism in plants. // Plant J. 2014. № 79. P. 544-567.