



doi: 10.15407/ukrbotj75.01.84

Вміст пігментів ксантофілового ряду в рослинах різних ярусів широколистяного лісу

Олена ОНОЙКО, Наталія МИХАЙЛЕНКО, Олександр СИВАШ, Катерина ДОВБИШ

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна
membrana@ukr.net

Onoiko O., Mykhaylenko N., Syvash O., Dovbysh K. **Xanthophyll pigment content in the plants from different levels of the deciduous forest.** Ukr. Bot. J., 2018, 75(1): 84–93.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

Abstract. Xanthophyll composition and content in the leaves of broad-leaved forest plants including shade-requiring and shade-tolerant herbaceous plants (*Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis*, *Asarum europaeum*, *Aegopodium podagraria*) and plants from the shrub layer (*Padus avium*, *Corylus avellana*, *Euonymus europaeus*) were studied. Plants were gathered in midsummer from areas differing 2–3 times in illumination intensity. It was determined that violaxanthin content in the leaves of *P. avium* and *C. avellana* diminished with the increase in insolation, that can be caused by violaxanthin cycle functioning. On the contrary, violaxanthin to zeaxanthin transformation in herbaceous plants was obviously suppressed, since violaxanthin content was higher under greater light intensity. Lutein content in the leaves of plants from the shrub layer and *C. majalis* did not depend on growth conditions. Higher by 10–15% lutein content in the leaves of *P. multiflorum* and *A. europaeum* from more shady areas may be the outcome of the necessity to maintain the structural stability of photosystem II light-harvesting complex. The progressive loss of lutein by the leaves of plants from the shrub layer and especially of *A. europaeum* may be caused by the functioning of the auxiliary xanthophyll cycle, namely the lutein cycle. Together with the violaxanthin cycle, it stimulates energy dissipation inside light-harvesting antenna complexes thus assisting in protecting the photosynthetic apparatus from photoinhibition. The content of neoxanthin, that performs mainly light-harvesting function, was increased in the plants from the shrub layer under restricted illumination. The content of all xanthophyll pigments mainly decreased in time. The dynamic changes in xanthophyll content display the role of these pigments in modulation of the activity of the photosynthetic apparatus. Higher content of certain xanthophyll pigments in plants from more shady areas of broad-leaved forest may be necessary for effective absorption of the restricted amount of photons.

Keywords: lutein, violaxanthin, neoxanthin, carotenoids, herbaceous plants, shrubs, photosynthesis, forest

Вступ

Ксантофіли – один з двох основних класів каротиноїдів, які, на відміну від каротинів, містять атоми кисню у вигляді гідроксильних і/або епоксидних і/або оксогруп. Ксантофіли (лютеїн, віолаксантин, неоксантин та ін.) у великій кількості наявні в листках вищих рослин і беруть участь як у захопленні світлової енергії у синьо-фіолетовій ділянці спектра, так і в захисті фотосинтетичного апарату від надлишку енергії при підвищеній інсоляції (Bilger, Björkman, 1990; Kiriziy et al., 2014). Хоча спектральні характеристики різних ксантофілів дуже схожі у видимій ділянці спектра, проте якісний склад ксантофілів у рослин майже

всіх таксонів практично однаковий (Cunningham, Gantt, 1998), що свідчить про певну участь кожного з ксантофілів у забезпеченні функціонування фотосинтетичного апарату.

Важливу роль відіграють ксантофіли, задіяні в оборотних реакціях ксантофілових циклів, з яких головним є віолаксантиновий цикл (ВЦ). При низькому освітленні ксантофіли ВЦ виконують переважно світлозбиральну функцію, а при високому – допомагають розсіяти надлишкову енергію і захистити рослину від фотоінгібування (Frank et al., 1994; Demmig-Adams, Adams, 1996). Відомо, що при яскравому сонячному освітленні рослини розсіюють у формі тепла від 50 до 70% енергії поглинутих квантів, тому саме теплова дисипація енергії відіграє ключову роль у захисті фотосинтетичного апарату. Функціонування ВЦ

© О. ОНОЙКО, Н. МИХАЙЛЕНКО, О. СИВАШ,
К. ДОВБИШ, 2018

також допомагає підготувати рослину до зміни дня і ночі.

У природних умовах формування та розвиток рослин неминує відбувається за змін інтенсивності та спектрального складу світла. Довготривалі й короточасні відповіді фотосинтетичного апарату забезпечують аклімацию та адаптацию рослин по відношенню до флуктуацій світла (Bukhov, 2004). Вони пов'язані зі змінами в експресії генів та призводять до побудови нового фотосинтетичного апарату в широкому сенсі, включаючи зміни структури листка й хлоропластів (Niinemets, Valladares, 2004; Oguchi et al., 2005), вмісту та якісного складу хлорофілових і каротиноїдних пігментів (Anderson, 1986; Syvash, Zolotareva, 2013), метаболічного стану рослинної клітини (Syvash et al., 2001; Mukhaylenko et al., 2004), а також зміни відносної кількості реакційних центрів двох фотосистем (Lichtenthaler et al., 2007) і розмірів фотосинтетичних антен (Torchiy et al., 2005; Melis, 2009).

З'ясування мінливості структурних і функціональних показників фотосинтетичного апарату, які характеризують пристосування лісових видів до екологічних умов зростання, є необхідним етапом при розробці заходів щодо моніторингу стану лісових ценозів. У попередніх роботах ми дослідили хлорофілазну активність (Fomishyna et al., 2009), вміст хлорофілів (Syvash et al., 2016), стан фотосинтетичного апарату (Dovbysh et al., 2006) і морфологічні ознаки (Vloshyna et al., 2008) деяких видів лісових рослин. На сьогодні існує чимало відомостей про вміст каротиноїдів у лісових рослин, в тому числі й за різних умов освітлення. Проте досі бракує даних щодо мінливості вмісту ксантофілів у рослин різних видів, поєднаних спільним місцем зростання, для яких рівень освітлення залежить переважно від знаходження рослини на тому чи іншому ярусі.

Отже, метою даного дослідження було охарактеризувати вміст ксантофілових пігментів у листках рослин різних ярусів широколистяного лісу.

Матеріали та методи

Листки збирали в околицях Києва (50°17' пн. ш. і 30°32' сх. д.) на території ботанічного заказника загальнодержавного значення "Лісники" у межах кленово-ясеново-вільхового лісу (Didukh et al., 2000) у середині літа об 11–12-й годині за місцевим

часом (GMT+3). У дослідженнях використовували рослини трав'яного ярусу: *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Convallaria majalis* L., *Asarum europaeum* L. і *Aegopodium podagraria* L. Щільність потоку фотонів на поверхні листків визначалася в природних умовах за допомогою приладу LI-250 lightmeter ("LI-COR", США), вона становила в середині дня 18–21 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Серед рослин, які потребують вищого рівня освітлення, досліджувалися рослини чагарникового ярусу: *Padus avium* Mill., *Corylus avellana* L. і *Euonymus europaeus* L. Щільність потоку фотонів на поверхні листків цих рослин в середині дня становила 150–220 мкмоль·м⁻²·с⁻¹.

Листки рослин трав'яного ярусу відбирали з інтервалом у 3 тижні (03.07.2013 і 24.07.2013), чагарникового ярусу – у 2 тижні (17.07.2014 і 31.07.2014). Листки поміщали в темні поліетиленові пакети з охолоджувальними елементами та доставляли в лабораторію. Аналіз проводили на день збору листків.

Пігментний склад листків аналізували, як описано раніше (Fomishyna et al., 2009; Syvash et al., 2016). Пігменти екстрагували ацетоном з додаванням СаСО₃ і розділяли методом паперової хроматографії, використовуючи суміш гексану й етанолу в співвідношенні 16:1 (за об'ємом). Смуги ксантофілів (лютеїн, віолаксантин, неоксантин) екстрагували з хроматограм 96%-вим етанолом. Вміст окремих пігментів визначали в етанольних екстрактах на спектрофотометрі СФ-46, використовуючи коефіцієнти екстинкції, наведені Х. Ліхтенталером і К. Бушманном (Lichtenthaler, Buschmann, 2001). Вміст пігментів співвідносили з одиницею маси сухої речовини.

Дослідження проводили в 3–4-разовій повторності. Дані статистично обробляли за допомогою програм Microsoft Office Excel і Statistica. Визначали середні значення та їхні стандартні відхилення. При порівнянні вибірок використовували *t*-критерій Стьюдента, розбіжності вважали достовірними при $p \leq 0,05$.

Результати

Рослини трав'яного й чагарникового ярусів відбирали з двох ділянок лісу, умовно позначених як "верхня" й "нижня", при цьому середня добова освітленість нижньої ділянки була в 2–3 рази нижчою, ніж верхньої.

Таблиця 1. Вміст лютеїну в листках трав'яних рослин з різних ділянок широколистяного лісу

Table 1. Lutein content (mg/g dry matter) in the leaves of herbaceous plants from different areas of the deciduous forest

Вид	Ділянка	Дата збору	
		03.07.2013	24.07.2013
		Вміст, мг/г сухої речовини	
<i>Polygonatum multiflorum</i>	верхня	0,555±0,021	0,627±0,006
	нижня	0,611±0,009	0,634±0,016
<i>Convallaria majalis</i>	верхня	0,748±0,035	0,735±0,015
	нижня	0,712±0,036	0,722±0,035
<i>Asarum europaeum</i>	верхня	0,575±0,012	0,415±0,009
	нижня	0,663±0,023	0,384±0,012
<i>Aegopodium podagraria*</i>	нижня	0,608±0,029	0,663±0,027

* Вид траплявся тільки на нижній ділянці (так само у табл. 2, 3).

Таблиця 2. Вміст віолаксантину в листках трав'яних рослин з різних ділянок широколистяного лісу

Table 2. Violaxanthin content (mg/g dry matter) in the leaves of herbaceous plants from different areas of the deciduous forest

Вид	Ділянка	Дата збору	
		03.07.2013	24.07.2013
		Вміст, мг/г сухої речовини	
<i>Polygonatum multiflorum</i>	верхня	0,103±0,004	0,068±0,001
	нижня	0,076±0,002	0,054±0,011
<i>Convallaria majalis</i>	верхня	0,140±0,006	0,079±0,002
	нижня	0,129±0,006	0,058±0,002
<i>Asarum europaeum</i>	верхня	0,102±0,002	0,085±0,002
	нижня	0,116±0,003	0,061±0,002
<i>Aegopodium podagraria</i>	нижня	0,124±0,006	0,113±0,004

Таблиця 3. Вміст неоксантину в листках трав'яних рослин з різних ділянок широколистяного лісу

Table 3. Neoxanthin content (mg/g dry matter) in the leaves of herbaceous plants from different areas of the deciduous forest

Вид	Ділянка	Дата збору	
		03.07.2013	24.07.2013
		Вміст, мг/г сухої речовини	
<i>Polygonatum multiflorum</i>	верхня	0,143±0,005	0,121±0,003
	нижня	0,131±0,003	0,098±0,003
<i>Convallaria majalis</i>	верхня	0,196±0,007	0,150±0,003
	нижня	0,209±0,009	0,109±0,004
<i>Asarum europaeum</i>	верхня	0,142±0,004	0,104±0,003
	нижня	0,151±0,005	0,073±0,04
<i>Aegopodium podagraria</i>	нижня	0,148±0,007	0,156±0,006

Рослини трав'яного ярусу

На початку дослідження рослини *Polygonatum multiflorum*, *Asarum europaeum* і *Aegopodium podagraria* містили приблизно однакову кількість лютеїну й неоксантину. *Convallaria majalis* характеризувався вищим вмістом ксантофілів усіх класів (табл. 1–3).

У листках *Polygonatum multiflorum* і *Asarum europaeum* вміст лютеїну був вищим у рослин, що зростали на більш затіненій нижній ділянці, а у *Convallaria majalis* вміст лютеїну в рослин з різних ділянок не відрізнявся (табл. 1). Через три тижні різниця у вмісті лютеїну в рослин з верхньої і нижньої ділянок зникала і в *Polygonatum multiflorum* – за рахунок певного зростання вмісту лютеїну на більш освітленій верхній ділянці. У *C. majalis* і *A. podagraria* за три тижні вміст лютеїну в листках майже не змінювався. В *A. europaeum*, на противагу, листки втрачали до 30–40% лютеїну, причому значніше зниження його вмісту спостерігалось на затіненій нижній ділянці.

На початку експерименту розбіжності у вмісті віолаксантину в рослин окремих видів з різних ділянок лісу не дозволили виявити загальних закономірностей (табл. 2). Так, у *P. multiflorum* його вміст на нижній ділянці був меншим на чверть, в *A. europaeum* – дещо більшим, а в *C. majalis* – залишався на одному рівні. Навпаки, за три тижні вміст віолаксантину в усіх рослин на нижній ділянці ставав меншим у порівнянні з верхньою.

За три тижні вміст віолаксантину знижувався в листках усіх видів рослин: найбільше – в *Convallaria majalis*, найменше – в *Aegopodium podagraria*. У тіньюлюбної рослини *Asarum europaeum* на верхній ділянці вміст віолаксантину знижувався незначно (на 17%), однак у *A. europaeum*, що зростав на нижній ділянці, та в *C. majalis* на обох ділянках він зменшувався вдвічі, а в *P. multiflorum* – приблизно на третину.

Вміст неоксантину в рослин з різних ділянок спочатку мало відрізнявся (табл. 3). За три тижні він не змінювався лише в *A. podagraria*, а в інших рослин – сильно знижувався, причому набагато значніше – на нижній ділянці (у *C. majalis* і *A. europaeum* – приблизно вдвічі).

Рослини чагарникового ярусу

На початку експерименту максимальний вміст усіх ксантофілових пігментів серед рослин чагарникового ярусу був зафіксований у *Padus avium* (табл. 4–6).

Вміст лютеїну в рослин з різних ділянок не змінювався (табл. 4). Найнижчим він був у *Corylus avellana*. На відміну від трав'яних рослин, за два тижні вміст лютеїну в листках знижувався в усіх видів рослин чагарникового ярусу в середньому на 10–15%.

Листки *Euonymus europaeus* містили однакову кількість віолаксантину незалежно від віку та ділянки зростання (табл. 5). У листках інших двох деревних рослин, на противагу трав'яним рослинам, вміст віолаксантину був істотно вищим на нижній ділянці: на 28% – у *Padus avium* і на 40–45% – у *Corylus avellana*. За два тижні вміст віолаксантину в *P. avium* і *C. avellana* знижувався приблизно на 10% – менш істотно, ніж у трав'яних рослин *Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis* і *Asarum europaeum*.

На початку дослідження більший вміст неоксантину в листках рослин чагарникового ярусу спостерігався на нижній, більш затіненій, ділянці (табл. 6). Подібна тенденція була відзначена і для вмісту віолаксантину. За два тижні в усіх рослин він також знижувався: на 8–10% – на верхній ділянці та на 13–19% – на нижній.

Отже, за два тижні у трьох досліджених рослин чагарникового ярусу вміст неоксантину в листках помітно знижувався, а в *Padus avium* і *Corylus avellana* – спостерігалось також зниження вмісту лютеїну та віолаксантину.

Для трав'яних рослин порівняно з деревними був властивий вищий вміст ксантофілів у цілому та їхніх окремих класів. З часом у більшості видів рослин з обох ділянок сумарний вміст ксантофілів мав тенденцію до зниження (рисунок). У листках *Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis* і *Asarum europaeum*, які зростали на більш освітленій верхній ділянці, вміст ксантофілів з часом ставав вищим, ніж у листках рослин, зібраних з більш затіненої нижньої.

Обговорення

Рослини нижніх ярусів широколистяного лісу зазвичай перебувають в умовах глибокого затінення. В густому лісі кількість світла, що надходить до рослин на різних ярусах, може змінюватися до 50 разів (Valladares, 2003; Anten, 2005). У нашому випадку, в місцях відбору рослин трав'яного ярусу щільність потоку фотонів фотосинтетично активної радіації складала менше 5% потоку, що падав на верхівки крон дерев лісу.

Таблиця 4. Вміст лютеїну в листках рослин чагарникового ярусу з різних ділянок широколистяного лісу

Table 4. Lutein content (mg/g dry matter) in the leaves of plants from the shrub layer from different areas of the deciduous forest

Вид	Ділянка	Дата збору	
		17.07.2014	31.07.2014
Вміст, мг/г сухої речовини			
<i>Padus avium</i>	верхня	0,506±0,017	0,439±0,019
	нижня	0,528±0,011	0,455±0,014
<i>Corylus avellana</i>	верхня	0,423±0,006	0,350±0,009
	нижня	0,404±0,017	0,339±0,017
<i>Euonymus europaeus</i>	верхня	0,462±0,008	0,455±0,009
	нижня	0,475±0,018	0,431±0,018

Таблиця 5. Вміст віолаксантину в листках рослин чагарникового ярусу з різних ділянок широколистяного лісу

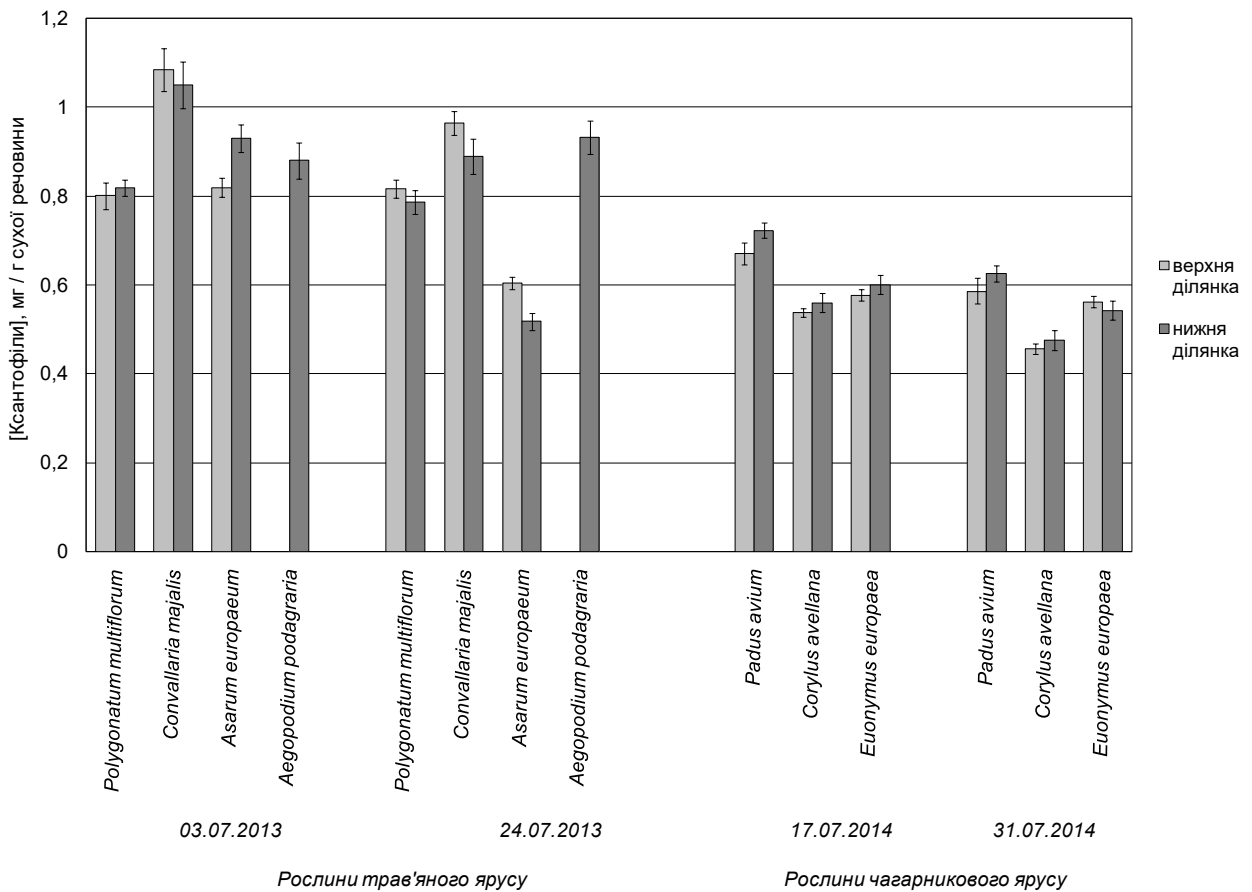
Table 5. Violaxanthin content (mg/g dry matter) in the leaves of plants from the shrub layer from different areas of the deciduous forest

Вид	Ділянка	Дата збору	
		17.07.2014	31.07.2014
Вміст, мг/г сухої речовини			
<i>Padus avium</i>	верхня	0,061±0,002	0,054±0,003
	нижня	0,078±0,002	0,069±0,002
<i>Corylus avellana</i>	верхня	0,038±0,001	0,035±0,001
	нижня	0,055±0,002	0,049±0,002
<i>Euonymus europaeus</i>	верхня	0,039±0,001	0,038±0,001
	нижня	0,037±0,001	0,040±0,002

Таблиця 6. Вміст неоксантину в листках рослин чагарникового ярусу з різних ділянок широколистяного лісу

Table 6. Neoxanthin content (mg/g dry matter) in the leaves of plants from the shrub layer from different areas of the deciduous forest

Вид	Ділянка	Дата збору	
		17.07.2014	31.07.2014
Вміст, мг/г сухої речовини			
<i>Padus avium</i>	верхня	0,103±0,004	0,093±0,005
	нижня	0,116±0,003	0,101±0,003
<i>Corylus avellana</i>	верхня	0,077±0,001	0,071±0,002
	нижня	0,101±0,004	0,087±0,004
<i>Euonymus europaeus</i>	верхня	0,076±0,002	0,069±0,002
	нижня	0,089±0,003	0,072±0,003



Сумарний вміст ксантофілів у листках рослин з різних ділянок широколистяного лісу
 Total xanthophyll content in the leaves of plants from different areas of the deciduous forest

За умов низької інтенсивності світла, коли не задіяні жодні процеси дисипації енергії, світло утилізується повністю, при цьому спостерігається максимальна ефективність фотосинтезу. Затінення рослин викликає закономірні перебудови фотосинтетичного апарату. Відповідь хлоропластів на зменшення потоку фотонів включає, як правило, зниження співвідношення хлорофілів a/b та зростання вмісту світлозбиральних комплексів фотосистем I і II (СЗК I і СЗК II), а також зменшення вмісту комплексу цитохромів $b_6 f$, Rubisco та АТФазної активності (Bailey et al., 2001). Листки, що перебувають за умов низької освітленості, зазвичай містять більше таких пігментів, як хлорофіл b , лютеїн і неоксантин (Leong, Anderson, 1984; Anderson, 1986; Lichtenthaler, Burkart, 1999). Однак вміст каротиноїдів часто підвищується і за високої інсоляції, коли вони виконують функцію захисту від фотоінгібування (Syvash et al., 2016).

Загалом, ефективність роботи пігментної системи залежить від відповідності її структури та функцій кліматичним і/або екологічним умовам, передусім умовам освітлення.

Деякі ксантофіли можуть брати участь в оборотних світлозалежних реакціях ксантофілових циклів. Як вже нами зазначалося, ключовим і найрозповсюдженишим є віолаксантиновий цикл, виявлений практично в усіх вищих рослин і евкаріотичних водоростей. Він являє собою циклічні ензиматичні взаємоперетворення віолаксантину і зеаксантину, які відбуваються через проміжний продукт – антераксантин. Молекули першого виступають у ролі світлозбирального пігменту, тоді як молекули зеаксантину, вбудовуючись у структуру світлозбирального комплексу (СЗК), змінюють його конформацію на таку, яка забезпечує ефективне розсіювання поглинутої хлорофілом надлишкової світлової

енергії (Navaux et al., 2000). Функціонування ВЦ дозволяє уникнути фотоінгібування внаслідок збільшення нефотохімічного гасіння (Bilger, Björkman, 1990; Niyogi, 1999). Показана також роль ВЦ у захисті молекул ліпідів від окисної деградації та модуляції фізичних властивостей тилакоїдної мембрани (Gruszecki, Strzałka, 2005; Ladygin, Shirshikova, 2006). До 80% пігментів ВЦ локалізуються в мінорних субодинацях СЗК фотосистеми II (поліпептиди CP₂₉, CP₂₆ і CP₂₄) і лише 20% – у головному периферійному комплексі СЗК II (Gilmore, 1997; Morosinotto et al., 2003; Ladygin, Shirshikova, 2006). Реакції ВЦ протікають у тилакоїдних мембранах хлоропластів. За високої інтенсивності світла, коли підвищується інтенсивність фотосинтезу й рН у тилакоїдному люмені знижується, активується локалізований у люмені, кодований геном *VdeI* ензим віолаксантиндеєпоксидаза (оптимум рН 5,2) (Morosinotto et al., 2003). Прикріплюючись до тилакоїдної мембрани, віолаксантиндеєпоксидаза каталізує швидке (протягом кількох хвилин) відновлення епоксидних груп віолаксантину з використанням аскорбату як відновника. Двоетапне відновлення віолаксантину призводить до утворення зеаксантину, який виконує фотопротекторну функцію. При перетворенні віолаксантину в зеаксантин кількість спряжених подвійних зв'язків у полієновому ланцюгу збільшується з 9 до 11, зумовлюючи вищу реакційну здатність зеаксантину по відношенню до окисних агентів і вільних радикалів (Ladygin, Shirshikova, 2006). При зниженні інтенсивності освітлення переважає набагато повільніша (від одної до кількох годин) зворотна реакція, яку каталізує кодована геном *Zep1* зеаксантинепоксидаза (оптимум рН 7,5), міцно прикріплена до стромального боку тилакоїдної мембрани. Епоксидация, яка протікає з використанням НАДФН і O₂, призводить до утворення віолаксантину (Demmig-Adams, Adams, 2006).

Отже, при яскравішому освітленні внаслідок функціонування ВЦ вміст віолаксантину знижується (Gilmore, 1997). У наших дослідах таке зниження спостерігалось у рослин чагарникового ярусу *Padus avium* і *Corylus avellana*, які зростали на більш освітленій верхній ділянці. Навпаки, у трав'яних рослин з верхньої ділянки вміст віолаксантину переважно був вищим, ніж з нижньої. Ймовірно, в тіньовитривалих рослин

Polygonatum multiflorum і *Convallaria majalis* перша реакція деєпоксидации віолаксантину не активна, проте, на відміну від рослин трав'яного ярусу, в *Padus avium* і *Corylus avellana* при підвищеному освітленні можлива активація ВЦ. Раніше було показано, що інтенсивність реакцій ксантофілового циклу корелює зі ступенем світлолюбності рослин (Fomishyna, 2009; Syvash et al., 2016).

Загальною тенденцією для досліджених видів рослин є втрата віолаксантину з часом. У рослин чагарникового ярусу вона менш виражена, ніж у трав'яних рослин, за винятком *Euonymus europaeus* – тіньлюбної рослини, для якої характерне нижче співвідношення хлорофілів *a/b*, ніж для *P. avium* і *C. avellana* (Syvash et al., 2016). Можливо, впродовж липня відбувається розростання листків рослин деревного ярусу лісу, зменшується мерехтіння світла та зникають локальні світлові плями. Як наслідок, у рослин нижчих ярусів знижується потреба в гнучкому й швидкому реагуванні на зміни рівня освітлення та вміст віолаксантину знижується до мінімально необхідної кількості. Менша варіабельність вмісту віолаксантину в рослин чагарникового ярусу може бути генетично обумовленою і надавати їм можливість вегетувати як під покривом лісу, так і на відкритих ділянках (Syvash et al., 2016).

Головним за вмістом ксантофіловим пігментом листків є лютеїн. Його вміст у рослин трав'яного й чагарникового ярусів лісу в основному мало залежав від умов зростання, за винятком *Polygonatum multiflorum* і *Asarum europaeum* на початку липня. Вищий на 10–15% вміст лютеїну в листках цих рослин з більш затінених ділянок може бути зумовлений підвищеним вмістом СЗК II, кожна мономерна субодинаця якого містить дві молекули цього пігменту. Встановлено, що кінці обох молекул лютеїну утворюють водневі зв'язки з поліпептидними петлями білків СЗК II на протилежних боках фотосинтетичної мембрани, а полієнові ланцюги молекул лютеїну X-подібно перехрещуються, забезпечуючи структурну стабільність комплексу (Ladygin, Shirshikova, 2006).

Втрата з часом лютеїну листками рослин чагарникового ярусу і особливо *A. europaeum* може бути викликана, окрім згаданого вище зниження потреби рослин у ксантофілових пігментах, також і функціонуванням допоміжного ксантофілового циклу – лютеїнового, який включає переходи між лютеїном і його моноепоксидною формою –

лютеїн-5,6-епоксидом. Цей ензиматичний цикл, на теперішній час виявлений лише у деяких рослин, відіграє важливу роль поряд з ВЦ у стимулюванні дисипації енергії всередині світлозбиральних комплексів антени, і таким чином допомагає захистити фотосинтетичний апарат від фотоінгібування (Matsubara et al., 2007). При адаптації до зниженого освітлення в СЗК повільно накопичується лютеїн-5,6-епоксид, який разом зі збільшенням розміру антени дозволяє ефективно спрямовувати енергію світла на фотосистему II. Коли тіньові листки раптово потрапляють на яскраве світло (наприклад, при утворенні просвіту в кроні), паралельно зі швидким обміном віолаксантину на зеаксантин відбувається обмін лютеїн-5,6-епоксиду в СЗК на лютеїн, що викликає сильне розсіювання надлишкової світлової енергії. Вважають, що функціонування лютеїнового циклу забезпечують ті самі ензими, що й ВЦ (Ladygin, Shirshikova, 2006). Швидке перетворення лютеїн-5,6-епоксиду на лютеїн може являти один з найбільш ранніх кроків у довгостроковій адаптації до сонячного світла, ефективно перетворюючи світлозбиральні центри на фотопротекторні. Причиною можливої епоксидації лютеїну в нашому досліді, вірогідно, є зменшення надходження сонячної радіації до рослин нижніх ярусів, обумовлене розростанням поверхні листків рослин верхніх ярусів лісу. Активність лютеїнового циклу може обумовлювати також виявлені нами значніше падіння вмісту лютеїну в *Asarum europaeum* за 3 тижні на затіненій нижній ділянці та зростання його вмісту в *Polygonatum multiflorum* на більш освітленій верхній ділянці для підсилення фотозахисної функції.

Неоксантин – ксантофіл, який на додаток до восьми спряжених подвійних зв'язків має аленовий зв'язок – синтезується з віолаксантину і виконує в основному світлозбиральну функцію. Ефективність перенесення енергії квантів світла від неоксантину до хлорофілу *a* є найбільшою серед усіх ксантофілів і становить 85% порівняно з 62% для лютеїну і 54% для віолаксантину (Ladygin, Shirshikova, 2006). Неоксантин є невід'ємним структурним компонентом СЗК тилакоїдних мембран. Його вміст у тіньовитривалих рослин трав'яного ярусу, що ростуть при освітленості не більше 5% від повної, як і вміст віолаксантину, був вищим при більшому освітленні верхньої ділянки наприкінці липня (табл. 3).

Аналогічно віолаксантину, вищий вміст неоксантину в листках рослин чагарникового ярусу спостерігався на більш затіненій нижній ділянці. Домінуючою функцією цих двох ксантофілів є передача енергії поглинутих квантів світла на хлорофіл *a*, отже, їхній підвищений вміст може бути зумовлений необхідністю в ефективному збиранні світла.

Усі досліджені рослини, окрім *Aegopodium podagraria*, з часом втрачали неоксантин, причому сильніше – на нижній ділянці. Вочевидь, згадане раніше зниження потреби в інших класах ксантофілів спостерігається і для неоксантину.

Таким чином, вміст ксантофілових пігментів у рослин нижчих ярусів широколистяного лісу активно реагує на зміни світлового режиму в природних умовах лісового біоценозу.

Висновки

1. Адаптації рослин чагарникового ярусу до умов освітлення може брати участь віолаксантиновий цикл, про що свідчить зменшення вмісту віолаксантину в напрямку світлового градієнту. У тіньовитривалих і тіньюлюбних рослин трав'яного ярусу пряма реакція віолаксантинового циклу має бути пригніченою, оскільки вміст віолаксантину більший при вищій інсоляції рослин.

2. Більший вміст окремих класів ксантофілів на менш освітленій ділянці широколистяного лісу може бути необхідним для забезпечення ефективного поглинання обмеженої кількості фотонів.

3. Зниження вмісту ксантофілів за 2–3 тижні липня може бути зумовлене остаточним формуванням листяного покриву рослин верхніх ярусів та, як наслідок, меншими флуктуаціями світлового потоку. Отже, в рослин чагарникового і, особливо, трав'яного ярусів зменшується потреба в координуванні світлозбиральної й фотопротекторної функцій, та вміст ксантофілів знижується до кількості, мінімально необхідної для забезпечення належної структури й ефективного функціонування фотосинтетичного апарату.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Anderson J.M. Photoregulation of the composition, function, and structure of thylakoid membranes. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1986, 37: 93–136. doi: 10.1146/annurev.pp.37.060186.000521.
- Anten N.P.R. Optimal photosynthetic characteristics of individual plants in vegetation stands and implications for species coexistence. *Ann. Bot.*, 2005, 95(3): 495–506. doi: 10.1093/aob/mci048.
- Bailey S., Walters R.G., Jansson S., Horton P. Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: the existence of separate low light and high light responses. *Planta*, 2001, 213(5): 794–801. doi: 10.1007/s004250100556.
- Bilger W., Björkman O. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynth. Res.*, 1990, 25(3): 173–185. doi: 10.1007/BF00033159.
- Bukhov N.G. Dynamic light regulation of photosynthesis (A review). *Russ. J. Plant Physiol.*, 2004, 51(6): 742–753. doi: 10.1023/B:RUPL.0000047822.66925.bf.
- Cunningham F.X., Gantt E. Genes and enzymes of carotenoid biosynthesis in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1998, 49: 557–583. doi: 10.1146/annurev.arplant.49.1.557.
- Demmig-Adams B., Adams W.W. 3rd. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends Plant Sci.*, 1996, 1(1): 21–26. doi: 10.1016/S1360-1385(96)80019-7.
- Demmig-Adams B., Adams W.W. 3rd. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation. *New Phytologist*, 2006, 172(1): 11–21. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01835.x.
- Didukh Ya.P., Iermolenko V.M., Kryzhanivska O.T., Popovych S.Yu., Serebriakov V.V., Tkachenko V.S., Heluta V.P., Parchuk G.V., Rodina V.V., Fitsailo T.V. *Ecological path (methodology, organization, description of the model path Lisnyky*. Kyiv: Phytosociocentre, 2000, 88 pp. [Дідух Я.П., Єрмоленко В.М., Крижанівська О.Т., Попович С.Ю., Серебряков В.В., Ткаченко В.С., Гелюта В.П., Парчук Г.В., Родіна В.В., Фіцайло Т.В. *Екологічна стежка (методика, організація, характеристика модельної стежки "Лісники")*. Київ: Фітосоціоцентр, 2000, 88 с.]
- Dovbysh K.P., Vasylenko S.M., Syvash O.O., Topchiy N.M. *Ukr. Bot. J.*, 2006, 63(3): 411–421. [Довбиш К.П., Васильченко С.М., Сиваш О.О., Топчий Н.М. Фотосинтетичні характеристики *Acer platanoides* L., *A. campestre* L., *A. tataricum* L. у природних умовах за різних світлових режимів. *Укр. бот. журн.*, 2006, 63(3): 411–421].
- Fomishyna R.N., Syvash O.O., Zakharova T.O., Zolotareva O.K. *Ukr. Bot. J.*, 2009, 66(1): 94–102. [Фомішина Р.М., Сиваш О.О., Захарова Т.О., Золотарьова О.К. Роль хлорофілази в адаптації рослини до умов освітлення. *Укр. бот. журн.*, 2009, 66(1): 94–102].
- Frank H.A., Cua A., Chynwat V., Young A., Gosztola D., Wasielewski M.R. Photophysics of the carotenoids associated with the xanthophyll cycle in photosynthesis. *Photosynth. Res.*, 1994, 41(3): 389–395. doi: 10.1007/BF02183041.
- Gilmore A.M. Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. *Physiol. Plant*, 1997, 99(1): 197–209. doi: 10.1111/j.1399-3054.1997.tb03449.x.
- Gruszecki W.I., Strzałka K. Carotenoids as modulators of lipid membrane physical properties. *Biochim. Biophys. Acta*, 2005, 1740(2): 108–115. doi: 10.1016/j.bbadis.2004.11.015.
- Havaux M., Bonfils J.-P., Lütz C., Niyogi K.K. Photodamage of the photosynthetic apparatus and its dependence on the leaf developmental stage in the *npq1* *Arabidopsis* mutant deficient in the xanthophyll cycle enzyme violaxanthin de-epoxidase. *Plant Physiol.*, 2000, 124(1): 273–284. doi: 10.1104/pp.124.1.273.
- Kiriziy D.A., Stasik O.O., Priadkina G.A., Shadchina T.M. Assimilyatsiya CO₂ i mekhanizmy ee regulyatsii (Assimilation of CO₂ and mechanisms of its regulation). In: *Photosynthesis*. Kyiv: Logos, 2014, vol. 2, 478 pp. [Киризий Д.А., Стасик О.О., Прядкина Г.А., Шадчина Т.М. Ассимиляція CO₂ і механізми її регуляції. В кн.: *Фотосинтез*. Київ: Логос, 2014, т. 2, 478 с.]
- Ladygin V.G., Shirshikova G.N. *J. Gen. Biology (Zhurnal obshchey byolohiyi)*, 2006, 67(3): 163–189. [Ладигин В.Г., Ширшикова Г.Н. Современные представления о функциональной роли каротиноидов в хлоропластах эукариот. *Журн. общ. биологии*, 2006, 67(3): 163–189].
- Leong T.-Y., Anderson J.M. Adaptation of the thylakoid membranes of pea chloroplasts to light intensities. I. Study on the distribution of chlorophyll-protein complexes. *Photosynth. Res.*, 1984, 5(2): 105–115. doi: 10.1007/BF00028524.
- Lichtenthaler H.K., Burkart S. Photosynthesis and high light stress. *Bulg. J. Plant Physiol.*, 1999, 25(3–4): 3–16.
- Lichtenthaler H.K., Buschmann C. Chlorophylls and carotenoids: measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. In: *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. Eds R.E. Wrolstad, T.E. Acree, H. An, E.A. Decker, M.H. Penner, D.S. Reid, S.J. Schwartz, C.F. Shoemaker, P. Sporns. New York: John Wiley & Sons, Inc., 2001, pp. F4.3.1-F4.3.8. doi: 10.1002/0471142913.faf0403s01.
- Lichtenthaler H.K., Ač A., Marek M.V., Kalina J., Urban O. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. *Plant Physiol. Biochem.*, 2007, 45(8): 577–588. doi: 10.1016/j.plaphy.2007.04.006.
- Matsubara S., Morosinotto T., Osmond C.B., Bassi R. Short- and long-term operation of the lutein-epoxide cycle in light-harvesting antenna complexes. *Plant Physiol.*, 2007, 144(2): 926–941. doi: 10.1104/pp.107.099077.
- Melis A. Solar energy conversion efficiencies in photosynthesis: Minimizing the chlorophyll antennae to

- maximize efficiency. *Plant Sci.*, 2009, 177(4): 272–280. doi: 10.1016/j.plantsci.2009.06.005.
- Morosinotto T., Caffarri S., Dall'Osto L., Bassi R. Mechanistic aspects of the xanthophyll dynamics in higher plant thylakoids. *Physiol. Plant.*, 2003, 119(3): 347–354. doi: 10.1034/j.1399-3054.2003.00213.x.
- Mykhaylenko N.F., Syvash O.O., Tupik N.D., Zolotareva O.K. Exogenous hexoses cause quantitative changes of pigment and glycerolipid composition in filamentous cyanobacteria. *Photosynthetica*, 2004, 42(1): 105–110. doi: 10.1023/B:PHOT.0000040577.30424.d1.
- Niinemets Ü., Valladares F. Photosynthetic acclimation to simultaneous and interacting environmental stresses along natural light gradients: optimality and constraints. *Plant Biol.*, 2004, 6(3): 254–268. doi: 10.1055/s-2004-817881.
- Niyogi K.K. Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 1999, 50: 333–359. doi: 10.1146/annurev.arplant.50.1.333.
- Oguchi R., Hikosaka K., Hirose T. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. *Plant Cell Environ.*, 2005, 28(7): 916–927. doi: 10.1111/j.1365-3040.2005.01344.x.
- Syvash O.O., Mykhaylenko N.F., Zolotareva O.K. *Ukr. Bot. J.*, 2001, 58(1): 121–127. [Сиваш О.О., Михайленко Н.Ф., Золотарева О.К. Цукри як ключова ланка в регуляції метаболізму фотосинтезуючих клітин. *Укр. бот. журн.*, 2001, 58(1): 121–127].
- Syvash O.O., Zolotareva E.K. *Bull. Kharkiv Natl. Agrar. Univ. Ser. Biology*, 2013, 3(30): 6–17. [Сиваш А.А., Золотарева Е.К. Катаболизм хлорофилла в растениях. *Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту.* Сер. Біологія, 2013, 3(30): 6–17].
- Syvash O.O., Fomishyna R.N., Zakharova T.O., Zolotareva E.K. *Bull. Kharkiv Natl. Agrar. Univ. Ser. Biology*, 2016, 2(38): 75–83. [Сиваш А.А., Фомишина Р.Н., Захарова Т.О., Золотарева Е.К. Хлорофиллазная активность и пигментный состав листьев растений разных ярусов широколиственного леса. *Вісн. Харків. нац. аграр. ун-ту.* Сер. Біологія, 2016, 2(38): 75–83].
- Topchiiy N.M., Sytnik S.K., Syvash O.O., Zolotareva O.K. The effect of additional red irradiation on the photosynthetic apparatus of *Pisum sativum*. *Photosynthetica*, 2005, 43(3): 451–456. doi: 10.1007/s11099-005-0072-4.
- Valladares F. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. *Progress in Botany*, 2003, 64: 439–471. doi: 10.1007/978-3-642-55819-1_17.
- Voloshyna N.Yu., Topchiiy N.M., Bilyavska N.O., Didukh Ya.P. *Rep. Natl. Acad. Sci. Ukraine*, 2008, 8: 153–159. [Волошина Н.Ю., Топчій Н.М., Білявська Н.О., Дідух Я.П. Морфологічні ознаки та стан фотосинтетичного апарату листків *Acer platanoides* і *A. tataricum* з різних рівнів крони. *Доп. НАН України*, 2008, 8: 153–159].

Рекомендує до друку
І.В. Косаківська

Надійшла 18.11.2017

Онойко О., Михайленко Н., Сиваш О., Довбиш К.
Вміст пігментів ксантофілового ряду в рослинах різних ярусів широколистяного лісу. Укр. бот. журн., 2018, 75(1): 84–93.

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна

Досліджено склад і вміст ксантофілів у листках рослин широколистяного лісу: тіньолюбних і тіньовитривалих видів трав'яного (*Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis*, *Asarum europaeum*, *Aegopodium podagraria*) та чагарникового ярусу (*Padus avium*, *Corylus avellana*, *Euonymus europaeus*). Рослини збирали в середині літа з ділянок, що відрізнялися за інтенсивністю освітлення в 2–3 рази. Встановлено зменшення вмісту віолаксантину в листках *P. avium* і *C. avellana* з підвищенням інсоляції, що може бути обумовлене функціонуванням віолаксантинового циклу. Навпаки, в рослин трав'яного ярусу перетворення віолаксантину на зеаксантин, вочевидь, пригнічене, оскільки вміст віолаксантину був більшим при вищій інтенсивності світла. Вміст лютеїну в листках рослин чагарникового ярусу і *C. majalis* не залежав від умов зростання рослин. Вищий на 10–15% вміст лютеїну в листках *P. multiflorum* і *A. europaeum* з більш затінених ділянок може бути зумовлений необхідністю підтримання структурної стабільності світлозбирального комплексу фотосистеми II. Втрата лютеїну з часом листками рослин чагарникового ярусу і, особливо, *A. europaeum* може бути спричинена функціонуванням допоміжного ксантофілового циклу – лютеїнового, який разом із віолаксантиновим бере участь у стимулюванні дисипації енергії всередині світлозбиральних комплексів антени і, таким чином, допомагає захистити фотосинтетичний апарат від фотоінгібування. Вміст неоксантину, який виконує переважно світлозбиральну функцію, у рослин чагарникового ярусу був підвищеним при обмеженому освітленні. Вміст усіх ксантофілових пігментів переважно знижувався з часом. Динаміка змін у вмісті ксантофілів відображає роль цих пігментів у модуляції активності фотосинтетичного апарату. Більший вміст окремих класів ксантофілів у рослин з менш освітленої ділянки широколистяного лісу може бути необхідним для забезпечення ефективного поглинання обмеженої кількості фотонів.

Ключові слова: лютеїн, віолаксантин, неоксантин, каротиноїди, трав'яний ярус, чагарниковий ярус, фотосинтез, ліс

Онойко Е., Михайленко Н., Сиваш А., Довбыш Е.
Содержание пигментов ксантофиллового ряда в растениях разных ярусов широколиственного леса. Укр. бот. журн., 2018, 75(1): 84–93.

Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України
ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина

Исследованы состав и содержание ксантофиллов в листьях растений широколиственного леса: тенелюбивых и теневыносливых растений травяного (*Polygonatum multiflorum*, *Convallaria majalis*, *Asarum europaeum* и *Aegopodium podagraria*) и кустарникового яруса (*Padus avium*, *Corylus avellana* и *Euonymus europaeus*). Растения собирали в середине лета с участков, отличающихся по интенсивности освещения в 2–3 раза. Установлено уменьшение содержания виолаксантина в листьях *P. avium* и *C. avellana* с повышением инсоляции, что может быть обусловлено функционированием виолаксантинового цикла. У растений травяного яруса, напротив, преобразование виолаксантина в зеаксантин, очевидно, подавлено, поскольку содержание виолаксантина было большим при более высокой интенсивности света. Содержание лютеина в листьях растений кустарникового яруса и *C. majalis* не зависело от условий произрастания растений. Больше на 10–15% содержание лютеина в листьях *P. multiflorum* и *A. europaeum* с более затененных участков может быть обусловлено необходимостью поддержания структурной стабильности светособирающего комплекса фотосистемы II. Потеря лютеина со временем листьями растений кустарникового яруса и, особенно, *A. europaeum* может быть вызвана функционированием вспомогательного ксантофиллового цикла – лютеинового, который наряду с виолаксантиновым принимает участие в стимуляции диссипации энергии внутри светособирающих комплексов антенны и, таким образом, помогает защитить фотосинтетический аппарат от фотоингибирования. Содержание неоксантина, выполняющего главным образом светособирающую функцию, в листьях растений кустарникового яруса увеличивалось при ограниченном освещении. Содержание всех ксантофилловых пигментов преимущественно снижалось с течением времени. Динамика изменений в содержании ксантофиллов отражает роль этих пигментов в модуляции активности фотосинтетического аппарата. Больше содержание отдельных классов ксантофиллов у растений с менее освещенного участка широколиственного леса может быть необходимым для обеспечения эффективного поглощения ограниченного количества фотонов.

Ключевые слова: лютеин, виолаксантин, неоксантин, каротиноиды, травяной ярус, ярус кустарников, фотосинтез, лес