

УДК 581.1

## ВЛИЯНИЕ ДРОП-ВОЗДЕЙСТВИЙ НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ СВЕТОВОЙ ЭНЕРГИИ В ПРОЦЕССЕ ФОТОСИНТЕЗА У РАСТЕНИЙ ОГУРЦА

Е. Н. Икконен, Т. Г. Шибеева, Е. Г. Шерудило, А. Ф. Титов

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Исследовали видимый квантовый выход фотосинтеза в листьях растений *Cucumis sativus* L., подвергнутых ежесуточному воздействию кратковременных (2 ч) пониженных температуры до 12 °С (ДРОП) в конце ночи (ДРОП в темноте) или в начале дня (ДРОП на свету). Для оценки влияния возрастного состояния листьев на их реакцию на ДРОП листья растений подвергали данному воздействию в фазе активного роста, в зрелом состоянии или на всем протяжении роста. Результаты показали, что ДРОП-воздействия вызывают снижение эффективности использования световой энергии в фотосинтетических реакциях независимо от того, на какой фазе роста находился лист в период действия низкой температуры. Предполагается, что выявленные изменения величины видимого квантового выхода у растений огурца при действии ДРОП связаны с изменениями в пигментном комплексе. В отличие от возрастного состояния листа освещение растений в период ДРОП-воздействий существенно отразилось на степени изменения видимого квантового выхода фотосинтеза. В частности, ДРОП на свету вызывал заметно большее снижение исследованного параметра, чем ДРОП в темноте. При этом в варианте ДРОП на свету уменьшалась не только эффективность использования света фотосинтетическим аппаратом (ФСА) растений, но и скорость фотосинтеза, что не наблюдалось у растений, подвергавшихся ДРОП в темноте. Предполагается, что снижение эффективности использования световой энергии в процессе фотосинтеза является результатом инициации защитных реакций растений на низкую температуру, позволяющих им избежать повреждений ФСА.

Ключевые слова: *Cucumis sativus* L.; ежесуточное кратковременное понижение температуры; квантовый выход фотосинтеза; фаза роста листа.

### Е. N. Ikkonen, T. G. Shibaeva, E. G. Sherudilo, A. F. Titov. EFFECT OF A TEMPERATURE DROP ON THE APPARENT QUANTUM YIELD OF PHOTOSYNTHESIS IN CUCUMBER PLANTS

We studied the apparent quantum yield of photosynthesis in the leaves of cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants exposed to daily short-term (2 h) temperature drops to 12 °C in the darkness (in the end of the night) or light (at the beginning of the day). In order to assess the effect of leaf age on their response to DROP, plants were exposed to DROP treatments when the first leaf was non-mature (in the exponential growth phase) or mature, or during the entire period of leaf expansion. It was shown that DROP causes a decrease in the efficiency with which light energy is utilized in photosynthesis regardless of leaf age. It is suggested that changes in the apparent quantum yield under the influence of DROP treatments are associated with changes in the pigment composition.

Unlike leaf age, the presence of light during DROP treatments significantly affected the degree of changes in apparent quantum yield of photosynthesis. In particular, DROP in the light caused significantly greater reduction in the apparent quantum yield than DROP in the darkness. Moreover, DROP in the light reduced not only the apparent quantum yield, but also the rate of photosynthesis. DROP in the darkness did not affect the rate of photosynthesis. It is assumed that the decrease in the light use efficiency in DROP-treated plants results from the initiation of plant defense response to low temperatures that allow avoiding photosynthetic apparatus damage.

**Key words:** *Cucumis sativus* L.; daily short-term temperature drop; apparent quantum yield; leaf age.

## Введение

Эффективность использования растением света при фотосинтезе может быть выражена посредством одного из параметров световой зависимости фотосинтеза, который в отечественной литературе называется видимым квантовым выходом [Гармаш, Головко, 1997]. Он показывает количество связанного в процессе фотосинтеза  $\text{CO}_2$  на один квант падающей на растение световой энергии. Видимый квантовый выход отражает эффективность работы ФСА и влияет на скорость фотосинтеза преимущественно при малой и средней интенсивности света [Гармаш, Головко, 1997]. Поскольку рост растений происходит чаще всего при свете, не достигающем насыщающих фотосинтез значений, величина видимого квантового выхода может определять скорость их первичной продукции [Ehleringer, Björkman, 1977].

Величина видимого квантового выхода фотосинтеза не является постоянной, а меняется в зависимости от условий, в которых осуществляется фотосинтез [Ehleringer, Björkman, 1977; Гармаш, Головко, 1997; Gardiner, Krauss, 2001]. Влияние света на эффективность использования энергии в темновых реакциях фотосинтеза было показано в работе Е. В. Гармаш и Т. К. Головко [1997] на примере *Rhaponticum carthamoides*, произрастающего в контрастных условиях по уровню освещения. Продолжительное затенение растений вызывало повышение эффективности использования световой энергии при фотосинтезе, что было связано с формированием у них более мощного пигментного комплекса, чем у растений, выросших при оптимальной освещенности. Помимо света важным фактором, определяющим величину квантового выхода, является температура. Было установлено, что для  $\text{C}_3$ -растений характерно снижение данного параметра с повышением температуры листа [Ehleringer, Björkman, 1977]. Предполагается, что снижение скорости фотодыхания является основным

фактором высокой эффективности использования энергии в фотосинтетических реакциях при низкой температуре.

В естественных условиях растения часто подвергаются кратковременному действию низких температур. ФСА растений быстро реагирует на понижение температуры инициацией определенных функциональных или структурно-функциональных изменений для поддержания активности на максимально возможном уровне. Так, были выявлены определенные адаптивные изменения в ФСА у растений огурца, подвергавшихся кратковременным понижениям температуры (ДРОП-воздействия, от англ. *drop* – падение) [Икконен и др., 2015]. Однако механизмы, лежащие в основе реакции ФСА растений на ДРОП, пока не до конца ясны. В частности, не исследован вопрос о том, происходит ли под влиянием ДРОП изменение эффективности использования растениями световой энергии. При этом следует учитывать, что действие низких температур на ФСА растений существенно различается в зависимости от того, происходит оно в темноте или на свету [Hodgson, Raison, 1989; Allen, Ort, 2001]. В отличие от ночных понижений температуры низкая температура в условиях освещения может приводить к поглощению ФСА растений не используемой в фотохимических реакциях избыточной световой энергии и вызывать фотоингибирование [Allen, Ort, 2001]. Одним из путей предотвращения повреждений ФСА при этом может выступать уменьшение скорости поглощения и переноса энергии [Климов, 2008], что связано со снижением эффективности использования световой энергии при фотосинтезе.

В фотосинтетическом отклике на изменение температурных условий роста существенную роль играет фаза развития листа. Было установлено, что листья, подвергавшиеся воздействию холода только в зрелом состоянии, в меньшей степени способны к структурным перестройкам ФСА, чем листья, испытывавшие его на ранних фазах роста [Armstrong et al., 2006;

Влияние ДРОП-воздействий и температуры листа на видимый квантовый выход фотосинтеза в листьях огурца

| Вариант                | Температура листа |       |       |
|------------------------|-------------------|-------|-------|
|                        | 10 °C             | 21 °C | 37 °C |
| ДРОП <sub>I</sub>      | 104 ns            | 88*   | 87 ns |
| ДРОП <sub>II</sub>     | 96 ns             | 92 ns | 86*   |
| ДРОП <sub>III</sub>    | 94 ns             | 88*   | 89 ns |
| ДРОП <sub>IIcвет</sub> | 92 ns             | 78*   | 73*   |

*Примечание.* \*Различия средних значений с контролем достоверны при  $p < 0,05$ ; ns – различия не достоверны. Значения представлены в процентах от контроля; показатели контрольных растений приняты за 100 %.

Gorsuch et al., 2010]. Исходя из вышесказанного и учитывая, что эффективность использования энергии в темновых реакциях фотосинтеза изменяется по мере роста листа [Кайбеяйнен, 2009], мы поставили своей задачей изучение видимого квантового выхода фотосинтеза в листьях огурца, испытавших кратковременные ежесуточные понижения температуры на разных фазах роста.

### Материалы и методы

Растения огурца (*Cucumis sativus* L., гибрид Зозуля F1) выращивали в камере искусственного климата (Vötsch, Vötsch Industrietechnik GmbH, Германия) при фотопериоде 12 ч, температуре воздуха 23/20 °C день/ночь, фотосинтетически активной радиации (ФАР) 150 мкмоль/(м<sup>2</sup>с), относительной влажности воздуха 70 %. Растения ежедневно поливали полным питательным раствором (рН 6,2–6,4). В момент, когда второй лист достигал длины 1 см, часть растений ежедневно в течение 6 суток переносили в конце темнового периода на 2 ч в камеру искусственного климата (Snijders Microclima 1750; Snijders Scientific BV, Нидерланды) с температурой 12 °C, сохраняя прочие условия неизменными (вариант ДРОП<sub>I</sub>). После окончания 6-суточного ДРОП-воздействия растения данного варианта продолжали выращивать в оптимальных условиях до достижения вторым листом зрелости. Вторую часть растений переносили в условия 12 °C на 2 ч в конце темнового периода, начиная с момента, когда второй лист достигал 70 % от окончательной величины (вариант ДРОП<sub>II</sub>), и далее повторяли эту процедуру в течение 6 суток. Третью часть растений подвергали ДРОП-воздействию в течение 12 суток, со дня, когда второй лист достиг длины 1 см, и до достижения листом окончательного размера (вариант ДРОП<sub>III</sub>). Четвертую часть растений подвергали действию ДРОП на той же фазе роста второго листа, что и растения варианта ДРОП<sub>II</sub>, однако их переносили в условия температуры 12 °C в начале

светового периода (вариант ДРОП<sub>IIcвет</sub>). Контрольные растения выращивали в тех же условиях, но без ДРОП-воздействий. Когда второй лист растений достигал зрелости (для варианта ДРОП<sub>I</sub> через 6 суток, а для вариантов ДРОП<sub>II</sub>, ДРОП<sub>III</sub> и ДРОП<sub>IIcвет</sub> через сутки после окончания ДРОП-воздействий), на нем проводили измерения видимого фотосинтеза с использованием портативной фотосинтетической системы HCM-1000 (Walz, Германия) при температуре листа 10, 21 и 37 °C и ФАР 150, 60, 40 и 20 мкмоль/(м<sup>2</sup>с). Видимый квантовый выход фотосинтеза вычисляли по углу наклона световой кривой фотосинтеза, построенной по значениям скорости фотосинтеза при 60, 40 и 20 мкмоль/(м<sup>2</sup>с) ФАР [Гармаш, Головки, 1997].

В таблице и на рисунках представлены результаты в виде средних значений по двум независимым опытам (4 и более биологических повторностей в каждом варианте отдельного опыта) и их стандартных ошибок. Достоверность различий между средними значениями исследованных параметров определяли на основе дисперсионного анализа (LSD тест) с использованием программного обеспечения Statistica (v. 8.0.550.0, StatSoft, Inc.). В статье обсуждаются величины, достоверно различающиеся между собой при  $p < 0,05$ .

### Результаты и обсуждение

Проведенные исследования показали, что видимый квантовый выход фотосинтеза значительно различался по вариантам опыта и в зависимости от температуры измерения (рис. 1). Вполне очевидна тенденция понижения величины данного параметра с повышением температуры. ДРОП-воздействия вызывали снижение эффективности использования света в темновых реакциях фотосинтеза в листьях огурца, однако не во всех вариантах опыта и не при всех температурах оно было статистически достоверным (табл.). Существенно, что величина видимого квантового выхода фотосинтеза

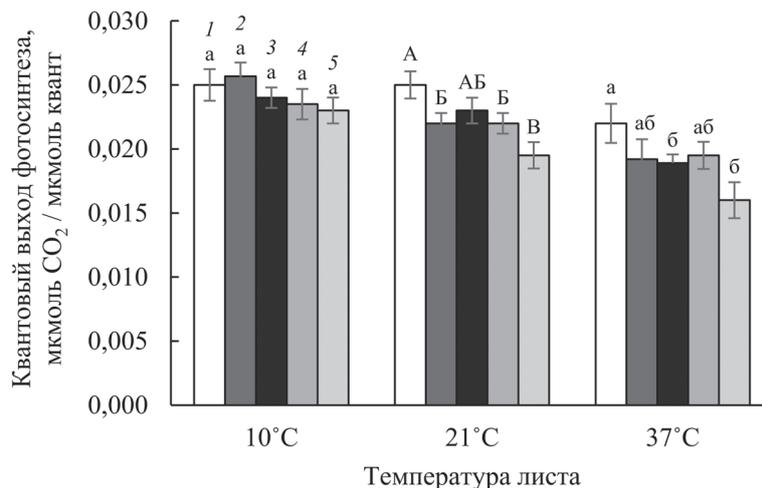


Рис. 1. Видимый квантовый выход фотосинтеза листьев огурца, не подвергавшихся (1) и подвергавшихся действию ДРОП в фазе активного роста (2, ДРОП<sub>I</sub>), в зрелом состоянии (3, ДРОП<sub>II</sub>) и в течение всего периода роста (4, ДРОП<sub>III</sub>) в темноте и действию ДРОП на свету (5, ДРОП<sub>II,свет</sub>). Здесь и на рис. 2 разные буквы указывают на достоверность различий средних значений ( $p < 0,05$ ), определенную для каждой температуры измерения

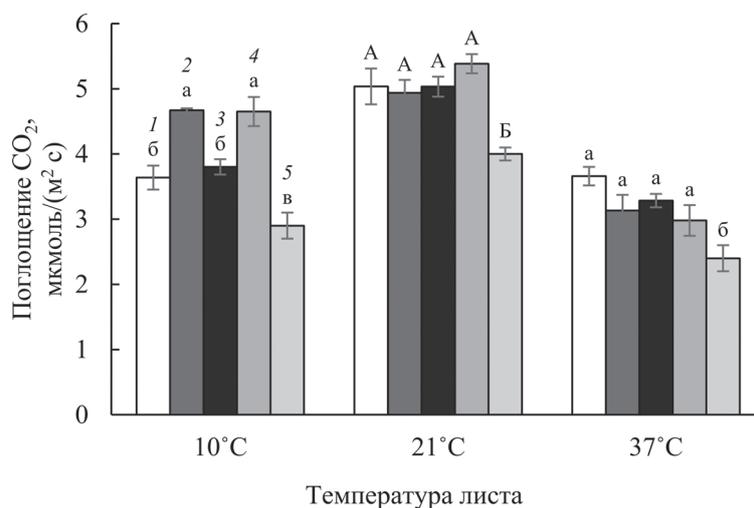


Рис. 2. Видимый фотосинтез листьев огурца, не подвергавшихся (1) и подвергавшихся действию ДРОП в фазе активного роста (2, ДРОП<sub>I</sub>), в зрелом состоянии (3, ДРОП<sub>II</sub>) и в течение всего периода роста (4, ДРОП<sub>III</sub>) в темноте и действию ДРОП на свету (5, ДРОП<sub>II,свет</sub>). Измерения выполнены при освещенности листьев 150 мкмоль/(м<sup>2</sup> с) ФАР

не различалась в вариантах ДРОП<sub>I</sub>, ДРОП<sub>II</sub> и ДРОП<sub>III</sub> при всех температурах листа. Это указывает, что фаза роста листа в период ДРОП-воздействий и увеличение продолжительности ДРОП-воздействий с 6 до 12 суток не отразились на данном показателе.

Реакция фотосинтеза растений огурца на последующее изменение температуры зависела от фазы роста листа в период ДРОП-воздействий (рис. 2). При низкой температуре (10 °С) скорость фотосинтеза в вариантах

ДРОП<sub>I</sub> и ДРОП<sub>III</sub> была на 25 % выше, чем в контроле и варианте ДРОП<sub>II</sub>, что указывает на повышение устойчивости фотосинтеза к действию пониженных температур, которое, однако, происходило только тогда, когда низкотемпературному воздействию подвергались листья растений, находящиеся в активной фазе роста. Действие ДРОП на свету (ДРОП<sub>II,свет</sub>) вызвало снижение скорости фотосинтеза относительно контроля на 25, 20 и 35 % при температурах измерения 10, 21 и 37 °С соответственно.

Действие ДРОП на свету вызывало снижение эффективности использования света при всех температурах, но в большей степени при оптимальной и высокой температуре. Следует отметить, что с повышением температуры листа степень снижения видимого квантового выхода фотосинтеза в варианте ДРОП<sub>||СВЕТ</sub> относительно контроля увеличивалась (табл.). При этом выявлено снижение величины исследуемого параметра в варианте ДРОП<sub>||СВЕТ</sub> не только относительно контроля, но также относительно варианта ДРОП<sub>||</sub>, листья которого подвергались ДРОП-воздействиям на аналогичной фазе роста.

Полученные результаты показали, что одновременное понижение видимого квантового выхода фотосинтеза и скорости фотосинтеза, вызванное ДРОП, характерно только для растений, подвергавшихся данному воздействию в условиях освещения. У растений, испытывавших понижения температуры в конце ночи, видимый квантовый выход уменьшался, скорость фотосинтеза сохранялась на уровне контроля, а при низкой температуре даже превышала его. Таким образом, уменьшение эффективности использования света на фотосинтез не обязательно сопровождается снижением скорости ассимиляции CO<sub>2</sub> растениями. Очевидно, что скорость фотосинтеза, как интегральный показатель работы ФСА растений, определяется соотносительной активностью целого комплекса составляющих его реакций и процессов. Поэтому вероятно, что снижение эффективности одних процессов, например поглощения квантов света, может, по крайней мере частично, компенсироваться активизацией других реакций ФСА.

Одним из факторов, обуславливавших изменение эффективности использования световой энергии на фотосинтез, может выступать преобразование пигментного комплекса [Гармаш, Головки, 1997], которое, отражая структурно-функциональную реорганизацию ФСА, носит при умеренном стрессе адаптивный характер и является частью процесса повышения его устойчивости к низким температурам [Savitch et al., 2002; Софронова и др., 2014]. Повышение квантового выхода фотосинтеза может сопровождаться формированием более мощного пигментного комплекса, как это было выявлено для затененных растений [Гармаш, Головки, 1997], или, напротив, его уменьшение – снижением содержания хлорофилла, как показано для растений, корни которых были подвергнуты гипоксии [Gardiner, Krauss, 2001]. Ранее нами было установлено уменьшение содержания пигментов, их доли в светособирающем

комплексе и повышение отношения хлорофилла  $a$  к  $b$  в листьях огурца под влиянием ДРОП независимо от того, на какой стадии развития находился лист во время данного воздействия [Икконен и др., 2015]. Видимо, указанные изменения пигментного состава способствовали снижению величины видимого квантового выхода у растений огурца, выявленному в настоящей работе.

Как показали полученные нами данные, кратковременные ежесуточные понижения температуры уменьшают эффективность использования световой энергии на фотосинтез в листьях огурца независимо от того, на какой фазе роста они подвергались действию ДРОП. В отличие от фазы роста листа фактор света во время ДРОП-воздействий заметно повлиял на степень снижения величины видимого квантового выхода. В листьях растений, испытывавших ДРОП в утреннее время, то есть на свету, видимый квантовый выход уменьшался в большей степени, чем в листьях, испытывавших его в конце ночи, то есть в темноте. Снижение эффективности использования световой энергии в темновых реакциях фотосинтеза у растений может быть связано с защитными реакциями растений, позволяющими им избежать отрицательного влияния на клетки и ткани листа пониженной температуры на свету. Поскольку низкие температуры снижают скорость биохимических реакций, в условиях освещенности у растений нарушается баланс между поглощением энергии и ее использованием в метаболизме [Климов, 2008]. Для защиты реакционных центров ФСII от повреждающего действия избыточной энергии в ФСА растений включается ряд механизмов, часть которых направлена на снижение эффективности переноса световой энергии к реакционным центрам, что позволяет избыточно поглощенной энергии света рассеиваться в виде тепла [Allen, Ort, 2001]. Кроме того, такие изменения, как, например, уменьшение размера или количества антенн в светособирающем комплексе [Климов, 2008], также могли повлиять на снижение эффективности использования световой энергии в фотосинтетических реакциях, выявленное в данной работе.

## Заключение

Результаты исследования видимого квантового выхода фотосинтеза, отражающего эффективность использования световой энергии ФСА, показали его зависимость от температурных условий роста растений. Кратковременные ежесуточные понижения температуры (ДРОП) вызывали снижение эффективности использования световой энергии в фотосинтетических

реакциях в листьях огурца, причем независимо от того, на какой фазе роста находился лист в период действия низкой температуры. Также определено, что освещенность растений в период действия пониженной температуры усиливала эффект ДРОП на исследованный параметр. Так, ДРОП на свету в большей степени, чем ДРОП в темноте, вызывал снижение видимого квантового выхода фотосинтеза. При этом ДРОП на свету ингибировал не только эффективность использования света ФСА растений, но и скорость фотосинтеза, что не было характерно для растений, подвергавшихся ДРОП-воздействиям в темноте. Очевидно, снижение эффективности использования световой энергии в фотосинтетических реакциях является результатом инициации ряда защитно-приспособительных реакций растений на низкую температуру, позволяющих им избежать повреждений ФСА.

Работа выполнена с использованием оборудования ЦКП НО Института биологии КарНЦ РАН в рамках государственного задания (№ темы 0221–2014–0002) и частично поддержана РФФИ (проект № 14-04-00840\_а).

## Литература

Гармаш Е. В., Головки Т. К. CO<sub>2</sub>-газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* в условиях подзоны средней тайги европейского северо-востока. Зависимость фотосинтеза и дыхания от внешних факторов // Физиология растений. 1997. Т. 44, № 6. С. 854–863.

Икконен Е. Н., Шибяева Т. Г., Титов А. Ф. Реакция фотосинтетического аппарата листа огурца на кратковременное ежесуточное понижение температуры // Физиология растений. 2015. Т. 62, № 4. С. 528–532. doi: 10.7868/S0015330315040090

Кайбейянен Э. Л. Параметры световой кривой фотосинтеза у *Salix dasyclados* и их изменение в ходе

вегетации // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 4. С. 490–499.

Климов С. В. Адаптация растений к стрессам через изменение донорно-акцепторных соотношений на разных уровнях структурной организации // Успехи современной биологии. 2008. Т. 128, № 3. С. 281–299.

Софронова В. Е., Чепалов В. А., Дымова О. В., Головки Т. К. Роль пигментной системы вечнозеленого кустарничка *Ephedra monosperma* в адаптации к климату центральной Якутии // Физиология растений. 2014. Т. 61, № 2. С. 266–274.

Allen D. J., Ort D. R. Impact of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants // TRENDS in Plant Science. 2001. Vol. 6, no 1. P. 36–42. doi: 10.1016/S1360–1385(00)01808-2

Armstrong A. F., Logan D. C., Atkin O. W. On the developmental dependence of leaf respiration: responses to short- and long-term changes in growth temperature // American Journal of Botany. 2006. Vol. 93, no. 11. P. 1633–1639. doi: 10.3732/ajb.93.11.1633

Ehleringer J., Björkman O. Quantum yields for CO<sub>2</sub> uptake in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. Dependence on temperature, CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> concentration // Plant Physiology. 1977. Vol. 59. P. 86–90. doi: http://dx.doi.org/10.1104/pp.59.1.86

Gardiner E. S., Krauss K. W. Photosynthetic light response of flooded cherrybark oak (*Quercus pagoda*) seedlings grown in two light regimes // Tree Physiology. 2001. Vol. 21. P. 1103–1111. doi: 10.1093/treephys/21.15.1103

Gorsuch P. A., Pandey S., Atkin O. K. Temporal heterogeneity of cold acclimation phenotypes in *Arabidopsis* leaves // Plant, Cell and Environment. 2010. No. 33. P. 244–258. doi: 10.1111/j.1365–3040.2009.02074.x

Hodgson R. A. J., Raison J. K. Inhibition of photosynthesis by chilling in moderate light: a comparison of sensitive and insensitive to chilling // Planta. 1989. No. 178. P. 545–552.

Savitch L. V., Leonardos E. D., Krol M. et al. Two different strategies for light utilization in photosynthesis in relation to growth and cold acclimation // Plant, Cell and Environment. 2002. No. 25. P. 761–771. doi: 10.1046/j.1365–3040.2002.00861.x

Поступила в редакцию 01.03.2016

## References

Garmash E. V., Golovko T. K. CO<sub>2</sub> gas-exchange and growth in *Rhaponticum carthamoides* under the conditions of middle taiga subzone of northeastern Europe. 1. Dependence of photosynthesis and respiration on environmental factors. *Russian Journal of Plant Physiology*. 1997. Vol. 44, no. 6. P. 737–745.

Ikkonen E. N., Shibaeva T. G., Titov A. F. Response of the photosynthetic apparatus in cucumber leaves to daily short-term temperature drops. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2015. Vol. 62, no. 4. P. 494–498. doi:10.1134/S1021443715040093

Kaipainen E. Parameters of photosynthesis light curve in *Salix dasyclados* and their changes during the growth season. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2009. Vol. 56, no. 4. P. 445–453. doi: 10.1134/S1021443709040025

Klimov S. V. Adaptacija rastenij k stressam cherez izmenenie donorno-akceptornyh otnoshenij na raznyh urovnjah strukturnoj organizacii [Adaptation of plants to stresses by changing donor-acceptor relations under different structural organization conditions]. *Uspehi sovrem. biologii [Advances in current biology]*. 2008. Vol. 128, no. 3. P. 281–299.

Sofronova V. E., Chepalov V. A., Dymova O. V., Golovko T. K. The role of pigment system of an evergreen dwarf shrub *Ephedra monosperma* in adaptation to the climate of central Yakutia. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2014. Vol. 61, no. 2. P. 246–254. doi: 10.1134/S1021443714010142

Allen D. J., Ort D. R. Impact of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants. *TRENDS in Plant Science*. 2001. Vol. 6, no. 1. P. 36–42. doi:10.1016/S1360-1385(00)01808-2

Armstrong A. F., Logan D. C., Atkin O. W. On the developmental dependence of leaf respiration: responses to short- and long-term changes in growth temperature. *American Journal of Botany*. 2006. Vol. 93, no. 11. P. 1633–1639. doi: 10.3732/ajb.93.11.1633

Ehleringer J., Björkman O. Quantum yields for CO<sub>2</sub> uptake in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. Dependence on temperature, CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> concentration. *Plant Physiology*. 1977. Vol. 59. P. 86–90. doi: 10.1104/pp.59.1.86

Gardiner E. S., Krauss K. W. Photosynthetic light response of flooded cherrybark oak (*Quercus pagoda*) seedlings grown in two light regimes. *Tree Physiology*. 2001. Vol. 21. P. 1103–1111. doi: 10.1093/treephys/21.15.1103

Gorsuch P. A., Pandey S., Atkin O. K. Temporal heterogeneity of cold acclimation phenotypes in *Arabidopsis* leaves. *Plant, Cell and Environment*. 2010. No. 33. P. 244–258. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02074.x

Hodgson R. A. J., Raison J. K. Inhibition of photosynthesis by chilling in moderate light: a comparison of sensitive and insensitive to chilling. *Planta*. 1989. No. 178. P. 545–552.

Savitch L. V., Leonardos E. D., Krol M., Jansson S., Grodzinski B., Huner N. P. A., Öquist G. Two different strategies for light utilization in photosynthesis in relation to growth and cold acclimation. *Plant, Cell and Environment*. 2002. No. 25. P. 761–771. doi: 10.1046/j.1365-3040.2002.00861.x

Received March 01, 2016

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

### Икконен Елена Николаевна

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: likkonen@gmail.com

### Шибяева Татьяна Геннадиевна

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: shibaeva@krc.karelia.ru  
тел.: (8142) 762706

### Шерудило Елена Георгиевна

старший научный сотрудник, к. б. н.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: sherudil@krc.karelia.ru

### Титов Александр Федорович

председатель КарНЦ РАН, чл.-корр. РАН, д. б. н., проф.  
Институт биологии Карельского научного центра РАН  
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,  
Россия, 185910  
эл. почта: titov@krc.karelia.ru

## CONTRIBUTORS:

### Ikkonen, Elena

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian  
Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: likkonen@gmail.com

### Shibaeva, Tatyana

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian  
Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: shibaeva@krc.karelia.ru  
tel.: (8142) 762706

### Sherudilo, Elena

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian  
Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: sherudil@krc.karelia.ru

### Titov, Alexandr

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian  
Academy of Sciences  
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia  
e-mail: titov@krc.karelia.ru