

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПАРАМЕТРОВ ИНДУКЦИИ ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ ХЛОРОФИЛЛА *a* ДЛЯ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОЙ НАГРУЗКИ

© 2015 г. Д.И. Орехов, О.В. Яковлева*, С.Н. Горячев*,
Ф.Ф. Протопопов* **, А.А. Алексеев**

Российский университет дружбы народов, 113093, Москва, Подольское шоссе, 8/5;

*Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова,
119892, Москва, ул. Ленинские горы, 1, стр. 24;

**Физико-технический институт Северо-Восточного федерального университета им. М.К. Аммосова,
677000, Якутск, ул. Кулаковского, 48

E-mail: oyakov@biophys.msu.ru.

Поступила в редакцию 28.10.14 г.

Методом регистрации кинетики индукции флуоресценции хлорофилла *a* проведена оценка физиологического состояния листьев липы сердцевидной (*Tilia cordata*), березы бородавчатой (*Betula pendula*) и туи западной (*Thuja occidentalis*) в городских условиях. Обнаружена различная чувствительность растений к неблагоприятным условиям произрастания. Определены наиболее чувствительные параметры JIP-теста флуоресценции PI_{ABS} , F_V/F_0 , F_V/F_M , R_{fd} для использования в качестве индикаторов физиологического состояния городских фитоценозов. Сформулированы рекомендации по применению метода в мониторинговых исследованиях.

Ключевые слова: растения, фотосинтез, мониторинг, флуоресценция хлорофилла, JIP-тест.

В условиях нарастающей антропогенной нагрузки проблема охраны окружающей среды привлекает внимание исследователей во всем мире. Состояние растений может служить надежным критерием загрязнения среды, так как чувствительность растений ко многим загрязнениям часто значительно выше, чем у человека и животных [1,2]. В клетках вегетативных органов растений загрязнения на начальных стадиях вызывают серьезные изменения в физиолого-биохимических процессах, особенно в хлоропластах, где протекает процесс фотосинтеза. Происходит разрушение клеточных мембран и отключение фотосинтетических электрон-транспортных процессов, приводящих к выделению кислорода [3,4]. Причина повреждения ассимиляционных органов растений выхлопными газами может заключаться в том, что многие из них являются сильными окислителями. Накопление выхлопных газов клетками растений, преимущественно в хлоропластах, ведет к окислительному разрушению клеточных мембран и других структур, нарушению использования световой энергии при фотосинтезе, что в свою

очередь ведет к развитию «фотодинамических» окислительных процессов. Нарушение фотосинтеза резко снижает способность растений оздоравливать окружающую среду и противостоять антропогенным воздействиям.

Поскольку растения являются индикаторами благополучного состояния окружающей среды, а физиологическое состояние растения определяется способностью его фотосинтетического аппарата поглощать и преобразовывать энергию света в процессе жизнедеятельности, задача поиска методов, характеризующих состояние фотосинтетического аппарата на каждом этапе преобразования энергии света, остается наиболее актуальной [5–7]. Высокая чувствительность фотосинтетического аппарата к повреждающим воздействиям позволяет использовать методы, основанные на измерении параметров флуоресценции хлорофилла *a* для экологических исследований [4,8–12]. Традиционно, для определения эффективности преобразования энергии в фотосинтетическом аппарате растения используют относительную переменную флуоресценцию F_V/F_M , характеризующую эффективность фотохимического преобразования энергии в фотосистеме II (ФС II) [13–15]. Однако в последнее время для экологических исследований предложено использование

Сокращения: ФС II – фотосистема II, ФС I – фотосистема I.

параметров, рассчитываемых по кинетикам индукции флуоресценции хлорофилла *a* [6,9,16], с учетом распределения потоков поглощенной энергии в ФС II. Кинетика световой индукции переменной флуоресценции (*OJIP*), измеренная *in vivo* в миллисекундном диапазоне, характеризуется тремя восходящими фазами: *OJ*, *JI* и *IP* и последующей фазой снижения флуоресценции, отражающими в основном кинетику перехода центров ФС II из открытого состояния с окисленным акцептором Q_A в закрытое состояние с восстановленными акцепторами. Анализ нарастания индукции флуоресценции с помощью JIP-теста позволяет выявить основные характеристики первичных процессов фотосинтеза, характеризующие состояние растения в данных условиях [6,7,10]. Измерение индукционных кривых флуоресценции с высоким разрешением занимает всего несколько секунд и может быть проведено на листьях растений без нарушения их целостности.

Целью работы явилось исследование параметров кривых индукции флуоресценции для растений, произрастающих в городских условиях, и определение наиболее чувствительных параметров, которые можно было бы использовать в качестве индикаторных в экологическом мониторинге.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования являлись древесные растения – береза бородавчатая (*Betula pendula* Roth.), липа сердцевидная (*Tilia cordata* Mill.) и туя западная (*Thuja occidentalis* L.). В качестве контрольных объектов служили деревья, произрастающие на незагрязненной территории Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. Опытными объектами являлись деревья, произрастающие в условиях загрязнения: на Дмитровском шоссе вблизи автобусной остановки, а также деревья, произрастающие в районе ТЭЦ-21 г. Москвы. Измерения проводили на листьях однолетних побегов ветвей нижнего яруса. Для измерений использовали листья не менее 10 побегов.

Параметры индукционных кривых флуоресценции хлорофилла регистрировали на импульсном портативном флуориметре модели FluorPen FP 100 Max-LM (Photon System Instruments, Чехия). Измерения проводили неинвазивным способом на листьях. Специальный зажим обеспечивал плотный контакт с объектом измерения. Перед измерением образцы выдерживали в темноте в течение 10 мин. Регистрировали индукцию флуоресценции с высоким временным разрешением (0,01 мс). Индукцион-

ные кривые флуоресценции хлорофилла *a* инициировали красным светом ($\lambda = 650$ нм) интенсивностью $3000 \text{ мкЭм}^{-2}\text{с}^{-1}$. Все измерения проводили в 10 повторениях.

Для проведения количественного анализа характеристик первичных процессов фотосинтеза на основе параметров кинетической кривой индукции флуоресценции использовали «JIP-тест», основанный на теории потоков, отражающей баланс между притоком и оттоком энергии для системы фотосинтетических пигментов и описывающей судьбу поглощенной фотосинтезирующим объектом энергии [6,10]. Измеряли параметры кинетической кривой индукции флуоресценции: интенсивность флуоресценции при 50 мкс (F_0), 300 мкс ($F_{300 \text{ мкс}}$), 2 мс (F_J), 30 мс (F_I), максимальное значение флуоресценции (F_M) и значение стационарного уровня флуоресценции при длительном освещении (F_s).

Измеряемые величины использовали для расчета следующих параметров:

$F_V = F_M - F_0$ – максимальная переменная флуоресценция;

F_V/F_M – максимальный квантовый выход первичной фотохимической реакции в открытых реакционных центрах ФС II: $F_V/F_M = \Phi_{P_0} = TR_0/ABS$;

F_V/F_0 – показатель эффективности первичной фотохимической реакции (эффективности переноса электронов до Q_A), зависящий от соотношения активных и неактивных реакционных центров ФС II: $F_V/F_0 = \Phi_{P_0}/(1 - \Phi_{P_0})$;

Φ_{E_0} – квантовая эффективность переноса электрона от Q_A^- (при $t = 0$): $\Phi_{E_0} = ET_0/ABS = (TR_0/ABS) \cdot (ET_0/TR_0) = \Phi_{P_0} \cdot \psi_0 = [1 - (F_0/F_M)] \cdot (1 - V_J)$;

Φ_{D_0} – квантовая эффективность рассеяния энергии: $\Phi_{D_0} = 1 - \Phi_{P_0} = (F_0/F_M)$;

M_0 – параметр, который отражает усредненный начальный наклон относительной переменной флуоресценции; величина M_0 пропорциональна скорости восстановления Q_A в условиях, когда Q_B и пул пластохинонов находятся преимущественно в окисленном состоянии (отражает скорость закрывания реакционных центров ФС II и максимальную скорость восстановления Q_A): $M_0 = 4 \times (F_{300 \text{ мкс}} - F_0)/(F_M - F_0)$;

ABS/RC – поток энергии, поглощаемый одним активным реакционным центром, характеризует относительный размер антенны: $ABS/RC = (TR_0/RC)/(TR_0/ABS) = M_0/V_J(1/\Phi_{P_0}) = (M_0/V_J)/[(F_M - F_0)/F_M]$;

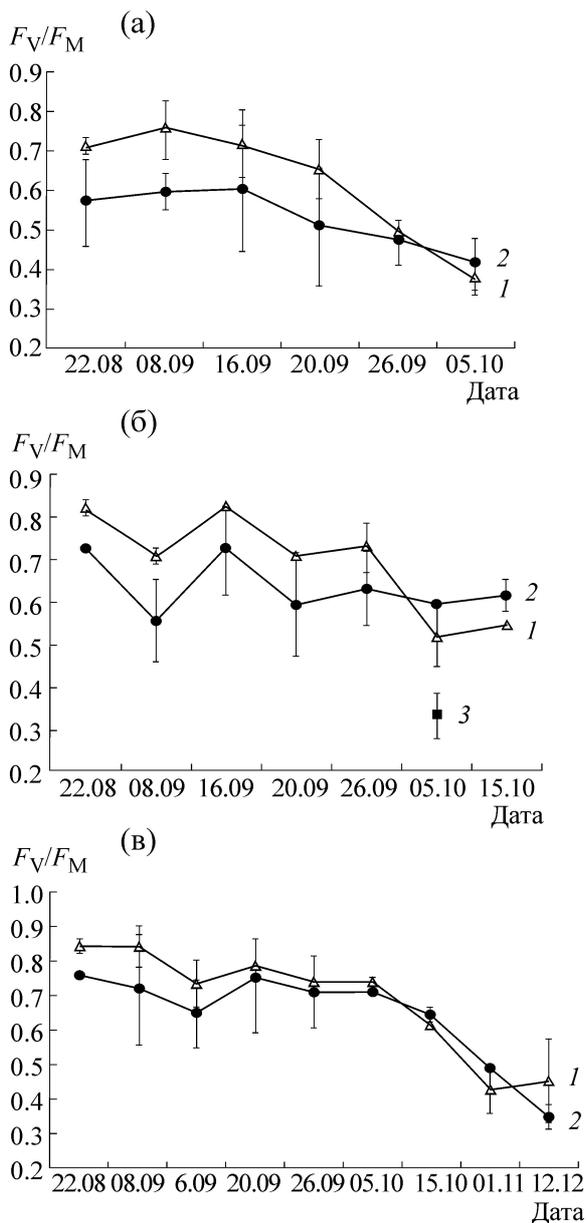


Рис. 1. Сезонные изменения максимального выхода переменной флуоресценции F_v/F_M в листьях растений: (а) – липа (*Tilia cordata*), (б) – береза (*Betula pendula*), (в) – туя (*Thuja occidentalis*): 1 – ботанический сад, 2 – центральная городская магистраль, 3 – вблизи ТЭЦ.

DI_0/RC – общее количество энергии, рас-
сеиваемой одним реакционным центром в виде
тепла, флуоресценции или переноса к другой
фотосистеме при $t = 0$: $DI_0/RC = ABS/RC -$
 TR_0/RC ;

PI_{ABS} – индекс производительности – пока-
затель функциональной активности ФС II, от-
несенный к поглощаемой энергии: $PI_{ABS} =$
 $(RC/ABS) * (\varphi_{P_0}/(1 - \varphi_{P_0})) * (\psi/(1 - \psi_0)) = [1 -$
 $(F_0/F_M)] / (M_0/V_J) * [(F_M - F_0)/F_0] * [(1 - V_J)/V_J]$;

$R_{fd} = (F_M - F_s)/F_s$ – коэффициент жизнен-
ности ФС II (коэффициент относительного
уменьшения флуоресценции) определяется зна-
чением максимальной флуоресценции F_M и зна-
чением стационарного уровня флуоресценции
при длительном освещении F_s . Этот параметр
характеризует взаимодействие светозависимых
реакций с реакциями темновой фазы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что для характеристики физио-
логического состояния деревьев многие иссле-
дователи используют абсолютную величину и
среднестатистический разброс максимальной
эффективности запасаения энергии света ФС II
(F_v/F_M) [8,13]. В нашу задачу входил поиск
наиболее информативных параметров, получен-
ных при регистрации кривых индукции флуо-
ресценции хлорофилла растений, которые мож-
но было бы использовать в качестве инди-
каторных в экологическом мониторинге на про-
тяжении летне-осеннего периода. В ряде работ
было показано, что при переходе древесных
растений из активного состояния в летний пе-
риод в состояние зимнего покоя уменьшается
скорость фотосинтетического транспорта элек-
тронов в результате блокирования транспорта
электронов между фотосистемой I (ФС I) и
ФС II [17,18]. Это уменьшение может прояв-
ляться в виде снижения относительного выхода
переменной флуоресценции хлорофилла F_v/F_M .
На рис. 1 представлены изменения макси-
мального квантового выхода переменной флуо-
ресценции хлорофилла (F_v/F_M) в листьях ис-
следованных растений в летне-осенний период
в зависимости от места произрастания. Оче-
видно, что средние значения F_v/F_M ниже, а
стандартное отклонение больше у образцов из
неблагоприятных условий, что свидетельствует
об их худшем физиологическом состоянии. Осо-
бенно это отмечается для берез вблизи ТЭЦ
(рис. 1б, кривая 3). Многочисленные исследо-
вания подтверждают, что этот параметр, изме-
ренный в адаптированных к темноте растениях,
отражает потенциальную квантовую эффек-
тивность ФС II и может быть использован в ка-
честве надежного индикатора фотохимической
активности фотосинтетического аппарата
[8,13,14]. Для большинства растений при пол-
ном развитии в нестрессовых условиях макси-
мальное значение этого параметра равно 0,8
[24,25].

Его понижение означает, что перед измере-
нием растение было подвержено влиянию стрес-
са, который повредил фотосинтетические функ-
ции, что привело к снижению эффективности

переноса электронов. Это часто наблюдается в растениях, которые подвергаются воздействию различных стрессовых факторов, в частности воздействию яркого света. Изменение значения параметра F_V/F_M считается наиболее чувствительным индикатором, характеризующим влияние фотоингибирования [26].

В результате анализа было выявлено, что липа входит в покой раньше березы и туи и, кроме того, обладает более выраженной чувствительностью к загрязнению. Уменьшение параметра F_V/F_M у растений, произрастающих при антропогенной нагрузке, составляет в летнее время (август) в среднем у липы – 20%, березы – 12%, туи – 10%.

Так как чувствительность всех деревьев к загрязнениям наиболее выражена в теплый период года (рис. 1), эффекты влияния загрязнений на кинетику световой индукции флуоресценции у листьев приведены только в этот период. На рис. 2 представлены кинетические кривые индукции флуоресценции листьев после включения света, нормированные по уровню O , в виде F_t/F_0 . Из рисунка видно, что в кинетике индукции флуоресценции в ответ на свет высокой интенсивности в наших исследованиях у всех деревьев (приведены типичные кривые) четко выражены фазы индукции флуоресценции (OJ , J , I , P), отражающие постепенное восстановление переносчиков между фотосистемами. Начальный уровень флуоресценции O соответствует интенсивности флуоресценции хлорофилла при «открытых» реакционных центрах ФС II (F_0), когда все Q_A окислены. Во время фазы O – J постепенно восстанавливается Q_A и в точке J наступает динамическое равновесие между процессами восстановления и окисления Q_A , фаза J – I отражает нарастание флуоресценции хлорофилла a , связанное, главным образом, дальнейшим накоплением восстановленного Q_A , обусловленным снижением его реокисления в результате восстановления акцепторов Q_B и пула хинонов [6]. Как видно из рис. 2, у растений, растущих вдоль трасс, форма кривой O – J – I – P изменяется. Кривые индукции флуоресценции листьев из неблагоприятных условий произрастания характеризуются сниженным максимальным значением флуоресценции F_M , что может свидетельствовать о снижении фотосинтетической активности. Кроме того, у этих растений уменьшался уровень переменной флуоресценции F_V , что указывает на снижение содержания фотохимически активных центров ФС II на единицу поверхности листьев. Снижение амплитуды J – I – P -фазы может свидетельствовать о нарушении переноса электронов через ФС II.

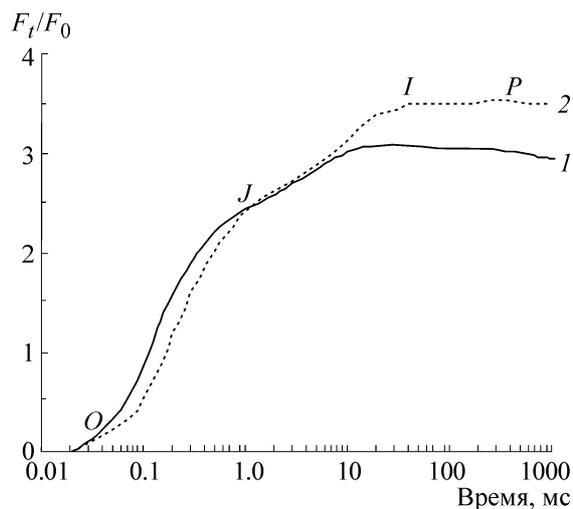


Рис. 2. Индукционные кривые флуоресценции листьев, нормированные на F_0 : туя (*Thuja occidentalis*): 1 – ботанический сад, 2 – центральная городская магистраль.

Обработка полученных индукционных кривых по стандартной процедуре JIP -теста [6] позволила выявить значительные изменения параметров у листьев всех трех пород растений из загрязненных мест по сравнению с контролем (см. таблицу). У листьев растений из загрязненных мест показатель F_V/F_0 , зависящий от соотношения активных и неактивных реакционных центров ФС II, уменьшался более значительно у липы – на 29%, у березы и туи примерно на 20%. Этот параметр определяется после темновой адаптации, отражает эффективность использования энергии возбуждения в ФС II и равен соотношению констант скоростей первичной фотохимической реакции (k_p) и общей скорости нефотохимических потерь (k_n) [6]. При действии стрессов, модифицирующих комплекс выделения кислорода, происходит нарастание нефотохимических потерь, что связано с формированием тушащих флуоресценцию состояний пигмента реакционного центра ФС II ($P680^+$). В этом случае параметр характеризует изменения в эффективности расщепления воды (выделения кислорода) в ФС II и ингибирование фотосинтетического электронного транспорта. Этот комплекс считается очень чувствительной частью фотосинтетической электрон-транспортной цепи. Было показано, что значение этого параметра может снижаться во время засухи [19]. В наших исследованиях снижение F_V/F_0 могло быть связано с уменьшением доступа воды к корням растений из-за ограничений площади лунок полива асфальтовым покрытием.

Параметры *JIP*-теста индукции флуоресценции для липы березы и туи, произрастающих в различных экологических условиях

Параметр	Липа (ботанический сад)	Липа (шоссе)	Береза (ботанический сад)	Береза (шоссе)	Туя (ботанический сад)	Туя (шоссе)
F_V/F_M	0,712 ± 0,019	0,570 ± 0,110 (80%)	0,824 ± 0,018	0,728 ± 0,004 (88%)	0,844 ± 0,015	0,756 ± 0,021 (90%)
F_V/F_0	3,100 ± 0,412	2,200 ± 0,370 (71%)	2,600 ± 0,254	2,100 ± 0,20 (81%)	3,300 ± 0,227	2,7 ± 0,354 (82%)
M_0	1,919 ± 0,275	2,015 ± 0,347 (105%)	1,963 ± 0,137	2,225 ± 0,120 (113%)	1,527 ± 0,007	1,748 ± 0,093 (114%)
Φ_{E_0}	0,250 ± 0,044	0,116 ± 0,023 (46%)	0,194 ± 0,031	0,111 ± 0,011 (57%)	0,231 ± 0,022	0,214 ± 0,020 (90%)
Φ_{D_0}	0,288 ± 0,019	0,367 ± 0,17 (127%)	0,275 ± 0,019	0,372 ± 0,004 (135%)	0,255 ± 0,014	0,244 ± 0,021 (110%)
PI_{ABS}	0,384 ± 0,026	0,187 ± 0,024 (49%)	0,223 ± 0,024	0,184 ± 0,014 (83%)	2,444 ± 0,098	1,895 ± 0,216 (78%)
ABS/RC	4,601 ± 0,286	4,125 ± 0,779 (105%)	3,715 ± 0,155	4,305 ± 0,171 (116%)	2,977 ± 0,091	3,236 ± 0,209 (108%)
DI_0/RC	1,041 ± 0,154	1,785 ± 0,312 (171%)	1,026 ± 0,115	1,603 ± 0,082 (156%)	0,761 ± 0,021	0,787 ± 0,011 (113%)
R_{fd}	1,250 ± 0,272	1,100 ± 0,224 (88%)	0,850 ± 0,164	0,810 ± 0,127 (95%)	0,900 ± 0,497	0,700 ± 0,088 (78%)

Примечание. В скобках указано значение параметра в процентах по отношению к контролю (ботанический сад).

Эффективность электронного транспорта (Φ_{E_0}) от Q_A^- снижалась у растений из загрязненных мест: у липы уменьшилась на 54%, березы – на 43% и на 7% у туи. Скорость восстановления первичного хинонного акцептора электронов Q_A , характеризуемая параметром M_0 , увеличивалась значительно у липы и березы. Эти изменения связывают с нарушением транспорта электронов между Q_A и Q_B . Предполагают, что при индукции флуоресценции хлорофилла, вызванной светом высокой интенсивности, увеличение сигнала во время перехода $O-J$ отражает накопление Q_A^- как в Q_B -восстанавливающих центрах ФС II, так и в Q_B -невосстанавливающих центрах ФС II. Естественно предположить, что у листьев растений из загрязненных мест увеличивается количество Q_B -невосстанавливающих центров ФС II, неспособных восстанавливать пул хинонов.

Как видно из таблицы, параметр ABS/RC , характеризующий относительный размер антенны на реакционный центр, увеличился у липы, березы и туи, что коррелирует с уменьшением количества активных центров в условиях загрязнений [23].

В то же время квантовая эффективность рассеяния энергии у липы и березы возросла

на 27 и 35% соответственно, а у туи – на 10% по сравнению с контролем.

В результате расчетов получили также, что индекс производительности (PI_{ABS}) – комплексный показатель функциональной активности ФС II, учитывающий перечисленные параметры, меньше у деревьев, произрастающих вдоль магистрали: у липы – на 51%, березы – на 17%, туи – на 22% ниже, чем у контрольных растений. Этот параметр зависит от эффективности поглощения световой энергии (ABS), захвата энергии возбуждения (TR_0) и ее использования в электронном транспорте (ET_0) [6,10]. Таким образом, обнаружили, что у растений, которые подвергались антропогенному воздействию происходит значительное уменьшение эффективности использования поглощенной энергии, и, соответственно, уменьшение параметра PI_{ABS} вследствие увеличения доли закрытых реакционных центров ФС II, восстановленности пула хинонов и снижения вероятности окисления восстановленного Q_A^- пулом хинонов.

Кроме перечисленных параметров, нами был использован параметр медленной индукции флуоресценции $R_{fd} = (F_M - F_S)/F_S$ – коэффициент жизнеспособности (витальности) ФС II (или коэффициент относительного уменьшения флуоресценции), характеризующий взаимодействие све-

тозависимых реакций, использующих ФАР, с реакциями темновой фазы [10]. При изменении освещенности уровень коэффициента жизнениности можно рассматривать как меру потенциальной активности фотосинтеза. Значение этого параметра уменьшается при нарушении баланса между фотохимическими реакциями и скоростью ферментативных реакций, протекающих в хлоропластах стромы [20]. Кроме того, обнаружена положительная линейная корреляция между значениями R_{fd} и интенсивностью фотосинтетической ассимиляции CO_2 , но только тогда, когда устьица остаются открытыми [21]. В результате воздействия различных стрессов, как правило, наблюдается рост F_s при относительно постоянной величине F_M , тем самым уменьшается разница $F_M - F_s$ и, следовательно, понижается величина R_{fd} . После темновой адаптации достижение стационарного состояния на индукционной кривой флуоресценции хлорофилла (уровень F_s) занимает около 3–5 мин. При этом наступает равновесие между образованием АТФ и НАДФН в фотохимических реакциях и ферментативными реакциями, использующими эти молекулы в темновой фазе. Любое нарушение фотосинтетических реакций, например под влиянием стрессовых факторов, задерживает достижение стационарного состояния F_s . В наших экспериментах коэффициент жизнениности ФС II R_{fd} значительно уменьшался у растений произрастающих вблизи шоссе. У липы этот параметр уменьшился на 12%, у березы – на 5% и у туи – на 22%. Уменьшение этого параметра свидетельствует о нарушении баланса между скоростями фотохимических реакций в тилакоидах и ферментативных реакций в хлоропластах стромы [22].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение следует отметить, что изучение физиологического состояния листьев деревьев, произрастающих в неблагоприятных городских условиях с использованием импульсного портативного флуориметра позволило выявить наиболее чувствительные параметры индукции флуоресценции хлорофилла и рекомендовать их для использования в том случае, когда внешних признаков физиологического неблагополучия растений еще не наблюдается. Это параметр Φ_{E_0} , отражающий квантовую эффективность переноса электрона от Q_A^- ; параметр F_V/F_0 , – показатель эффективности первичной фотохимической реакции, зависящий от соотношения активных и неактивных реакционных центров ФС II, и параметр PI_{ABS} , характеризующий эффективность поглощения

световой энергии (ABS), захвата энергии возбуждения (TR_0) и ее использования в электронном транспорте (ET_0). Параметр PI_{ABS} характеризует общий поток световой энергии от поглощения до утилизации в реакционном центре и является одним из самых информативных. Высокая чувствительность этих параметров флуоресценции растений к действию стрессов отмечалась ранее в ряде работ [9,10,16]. Использование этих параметров индукции флуоресценции хлорофилла a , полученных при регистрации индукционных кривых, может быть рекомендовано для оценки функциональной активности фотосинтетического аппарата растений и раннего обнаружения ее изменения в условиях антропогенной нагрузки, когда экологическая обстановка не является критической. При этом следует отметить, что современные приборы позволяют проводить эти исследования неинвазивным способом на листьях в естественных условиях. При этом квантовый выход фотосинтеза можно оценивать за очень короткое время (несколько секунд). Эта методика особенно полезна при массовых флуориметрических исследованиях для биомониторинга и отбора устойчивых к загрязнению растений (проведение скрининга).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Л. К. Казаков, Д. Н. Маторин, А. Д. Маторин и Е. С. Славин, Изв. РАН. Сер. География, № 4, 93 (1999).
2. C. Hermans, M. Smeyers, R. M. Rodrigues, et al., J. Plant Physiol. **160** (1), 81 (2003).
3. В. В. Фомин и др., Физиология растений **48** (5), 760 (2001).
4. A. J. Clark, et al., Environmental Pollution. **109**, 501 (2000).
5. L. Fors, C. Critchley, and J. J. S. Van Rensen, Photosynth. Res. **78**, 17 (2003).
6. R. J. Strasser, A. Srivastava, and M. Tsimilli-Michael, in: *Advances in Photosynthesis and Respiration*, By eds. Papageorgiou G and Govindjee Vol. 19; *Chlorophyll Fluorescence a Signature of Photosynthesis* (Kluwer Academic Publishers, the Netherlands, 2004), pp. 321–362.
7. Д. Н. Маторин и А. Б. Рубин, *Флуоресценция хлорофилла высших растений и водорослей* (ИКИ-РХД, М.-Ижевск, 2012).
8. О. В. Яковлева, Е. В. Талипова, Г. П. Кукарских и др., Биофизика **50** (6), 1112 (2005).
9. А. А. Волгушева, О. В. Яковлева, Г. П. Кукарских и др., Биофизика **56** (1) 105 (2011).
10. В. Н. Гольцев, М. Х. Каладжи, М. А. Кузманова и С. И. Аллахвердиев, *Современные проблемы фотосинтеза* (М.-Ижевск, ИКИ-РХД, 2014).
11. E. N. Murchie1 and T. Lawson, J. Experim. Botany **64** (13), 3983 (2013).

12. Bulychev, V. A. Osipov, D. N. Matorin, and W. J. Vredenberg, *J. Bioenerg. Biomembr.* **45** (1), 37 (2013).
13. П. С. Венедиктов, С. Л. Волгин, Ю. В. Казимирко и др., *Биофизика* **44** (6), 1037 (1999).
14. П. С. Венедиктов, Ю. В. Казимирко, Т. Е. Кренделева и др., *Экология*, № 5, 338 (2000).
15. D. Lazar, *Funct. Plant. Biol.* **33**, 9 (2006).
16. Kalaji, H. Govindjee, Goltsev V., et al., *Photosynth. Res.* **114**, 69 (2012).
17. T. V. Ortoidze, D. N. Matorin, and P. S. Venediktov, *Biochem. Physiol. Pflanzen.* **183** (4), 301 (1988).
18. А. А. Алексеев, Д. Н. Маторин, В. А. Осипов и П. С. Венедиктов, *Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология*, № 4, 28 (2007).
19. A. A. F. DeAlmeida and M. Maestri, *Photosynthetica.* **32** (2), 161 (1996).
20. J. Croxdale and K. Omasa, *Plant Physiol.* **93**, 1078 (1990).
21. Lichtenthaller, in *Chloroplast Development* (Elsevier/North Holland, 2004), pp. 513–524.
22. W. E. Pereira, D. L. de Siqueira, C. A. Martinez, and M. Puiatti, *J. Plant Physiol.* **157** (5), 513 (2000).
23. W. W. I. Adams, B. Demmig-Adams, T. N. Rosenstiel, and V. Ebbert, *Photosynth. Res.* **67**, 51 (2001).
24. O. Björkman and B. Demmig, *Planta* **170**, 489 (1987).
25. G. Angelini, P. Ragni, D. Esposito, et al., XVII, Supplement 1, 1st International Workshop on Space Radiation Research and 11th Annual NASA Space Radiation Health Investigators' Workshop. (2001).
26. J. He, C. W. Chee, and C. J. Goh, *Plant Cell Environ.* **19** (11), 1238 (1996).

The Use of the Parameters of Chlorophyll *a* Fluorescence Induction for Assessment of Plant State under Anthropogenic Load

D.I. Orehov*, **O.V. Yakovleva****, **S.N. Goryachev****,
F.F. Protopopov *****, and **A.A. Alekseev*****

*Russian Peoples' Friendship University, Podolskoe shosse 8/5, Moscow, 113093 Russia

**Department of Biology, Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory 1/24, Moscow, 119892 Russia

***Physico-Technical Institute, Ammosov Northeast Federal University, ul. Kulakovskogo 48, Yakutsk, 677000 Russia

The technique for recording of chlorophyll *a* fluorescence induction kinetics has been used for assessment of the physiological state of leaves of tillet (*Tilia cordata*), pendent white birch (*Betula pendula*), American arborvitae (*Thuja occidentalis*) in urban environments. Different sensitivity of plants to adverse growing conditions was observed. The most sensitive JIP test parameters such as PI_{ABS} , F_V/F_0 , F_V/F_M , R_{fd} are determined to be used as indicators of the physiological state of urban phytocenosis. Recommendations for the application of this technique in monitoring studies are given.

Key words: plants, photosynthesis, monitoring, chlorophyll fluorescence, JIP-test