

УДК 581.1:633.72

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПИГМЕНТЫ, КАК ЭЛЕМЕНТ ФОРМИРОВАНИЯ АДАПТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ ЧАЯ

Платонова Н. Б., Белоус О. Г.

*Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт цветоводства и субтропических культур», Сочи, Россия
E-mail: oksana191962@mail.ru*

Цель исследований – определить количественное содержание хлорофиллов и каротиноидов в новых перспективных формах чая, как в динамике, так и в сортовом разрезе. Объекты – 3-х листовые побеги (флеша) чая новых форм; контроль – сорт Колхида. Отмечены закономерности в накоплении пигментов, связанные с особенностями биологии *C. sinensis*. Определена динамика пигментного комплекса, ее зависимость от гидротермических факторов. Практически все новые формы чая являются устойчивыми к гидротермическим стрессорам, в их флешах соотношение суммы хлорофиллов к каротиноидам ниже (2,81 – 3,09 мг/г), чем в контрольном сорте Колхиде (3,15±0,13 мг/г сухого веса).

Ключевые слова: чай; флеша; хлорофилл; каротиноиды; засуха; адаптивность.

ВВЕДЕНИЕ

Родина растений чая (*Camellia sinensis* (L.) Kuntze) – тропические и субтропические горные леса Юго-Восточной Азии (Индокитай) [1]. В настоящее время во влажных субтропиках России, где осадков в среднем выпадает 1534 мм, чай успешно выращивается в промышленных масштабах [2, 3]. Несмотря на оптимальное количество осадков, в период сбора чайного листа (весной и летом) дожди выпадают редко, испарение при высоких температурах происходит энергично, что обуславливает частые и продолжительные засухи. В стрессовых гидротермических условиях у растений включаются адаптационные механизмы, которые в том числе, затрагивают изменения в составе и количестве фотосинтетических пигментов, что влияет на накопление растением биомассы, его продуктивность и качественные показатели. Во Всероссийском научно-исследовательском институте цветоводства и субтропических культур на протяжении многих лет на маточно-коллекционном участке чайной плантации проводятся исследования по изучению продуктивности и качественных показателей перспективных сортов и мутантных форм чая [4–7]. В связи с тем, что в лимитирующих условиях эффективность работы фотосинтетического аппарата, обусловленная особенностями пигментного комплекса является одним из важнейших показателей адаптивного потенциала растений, нами при изучении новых форм чая начаты многоплановые исследования по выявлению закономерностей формирования компонентов его антиоксидантной системы,

немаловажным компонентом которой являются каротиноиды. Цель одного из этапов исследования заключается в определении количественного содержания хлорофиллов и каротиноидов в новых перспективных формах чая, как в динамике, так и в сортовом разрезе, в аспекте изучения формирования ими защитных приспособительных механизмов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования – 3-х листовые побеги (флешы) растений *C. sinensis* новых форм N 3823, N 582, N 855 и N 2264, выращиваемых на опытном коллекционно-маточном участке института в пос. Уч-Дере (Лазаревский р-он, г. Сочи). Контроль – сорт Колхида. Отбор флешей осуществляли в 3-кратной полевой повторности в период с мая по август 2017–2018 гг. Определение фотосинтетических пигментов проводили в 3-х кратной лабораторной повторности в лаборатории физиологии и биохимии растений ВНИИЦиСК (Сочи). Использовали спектрофотометрический метод определения содержания хлорофилла и каротиноидов с экстракцией пигментов 96 %-м этанолом и использованием расчетных формул Смита и Бенитеза. Оптическую плотность экстрагированных пигментов измеряли на спектрофотометре ПЭ-5400ВИ, производитель – ООО «ЭКРОСХИМ» (Россия) при длине волны для хлорофиллов а и b – 665 и 649 нм, для каротиноидов – 440,5 нм в кюветках с толщиной слоя 10 мм.

Статистическая обработка экспериментальных данных проводилась с использованием пакета ANOVA в STATGRAPHICS Centurion XV (версия 15.1.02, StatPoint Technologies) и MS Excel 2007. Статистический анализ включал одномерный дисперсионный анализ (метод сравнения средних с использованием дисперсионного анализа, t-критерий). Статистически значимой принята значимость различия между средними значениями при $p < 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В зоне влажных субтропиков России наиболее засушливый период совпадает с периодом активной вегетации – июнь и август. Погодные условия в последние годы существенно отличаются от многолетней нормы, как по уровню выпавших осадков, так и по температуре воздуха. Так, дефицит осадков в мае – августе в среднем составляет 28,5 – 87,0 мм; абсолютный максимум температур находится в пределах 35,5 (в июне) – 32,3 (август) °С, в то время, как среднемесячная температура в среднем $22,3 \pm 1,2$ °С.

Одним из показателей реакции растений на изменение гидротермических условий выращивания является количественное содержание хлорофилла и каротиноидов – главных фоторецепторов фотосинтезирующей клетки [8, 9]. Стрессовые факторы, в том числе, отсутствие осадков и высокие положительные температуры существенно повышают вероятность фотоокислительного повреждения в хлоропластах [10–18]. Только изучив пигментную систему растений можно полностью выявить биологические и адаптивные возможности культуры.

Как показали исследования, проведенные нами ранее, значимым фактором, оказывающим влияние на пигментный комплекс растений чая является количество осадков, в связи с чем, в статье мы приводим данные только по этому фактору.

Динамика накопления суммы хлорофиллов в свежесобранной флешей чая, представлена на рисунке 1. Как видно из рисунка, большее количество зеленых пигментов накапливается в мае, затем в июне в жизни чайного растения наступает затухание ростовых процессов – чайный куст как бы отдыхает после активной вегетации, отмечаемой в мае. Данный период совпадает с началом засухи, которая в отдельные годы может продолжаться около трех – четырех недель. Это характеризуется существенным спадом содержания хлорофиллов (НСР ($p \leq 0,05$) = 0,12).

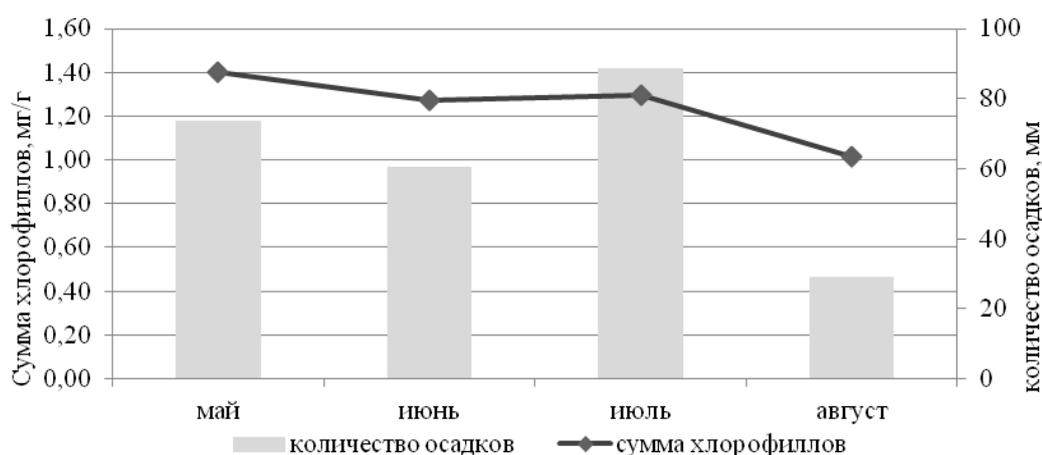


Рис. 1. Динамика накопления хлорофиллов 3-х листной флешью *Camellia sinensis*; (НСР ($p \leq 0,05$) = 0,12)

В июле после непродолжительных дождей ливневого характера, не перекрывающих дефицит воды в почве, ростовые процессы в чае возобновляются, но менее активно, чем в мае. Идет нарастание новых флешей, зеленые пигменты усиленно синтезируются в листовых пластинках, что проявляется в увеличении их количества. В августе засуха усиливается, что сказывается не только на угнетении ростовых процессов, но и на существенно более низком накоплении зеленой группы пигментов (НСР ($p \leq 0,05$) = 0,12).

Участие пигментного аппарата в адаптации чайного растения напрямую связана с каротиноидами (см. рис. 2).

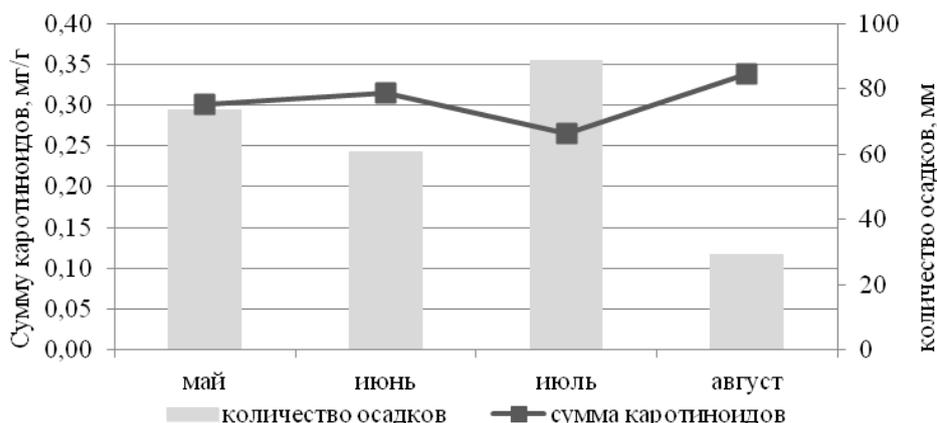


Рис. 2. Динамика накопления каротиноидов 3-х листной флешью *Camellia sinensis*; (НСР ($p \leq 0.05$) = 0.10)

Как видно из рисунка 2, незначительное увеличение количества каротиноидов совпадает с периодом засухи и естественным июньским затуханием ростовых процессов. В августе, при значительном водном дефиците отмечается резкое увеличение синтеза каротиноидов, что связано с продолжением засушливого периода, сопровождаемого повышением температуры воздуха до 30 °С и более градусов, и снижением атмосферной влажности до 50–60 %, что является для чайного растения даже более ощутимым стрессором, чем недостаток влаги почвенной.

Выявленные закономерности являются общими для всех растений чая. Однако в содержании фотосинтетических пигментов проявляются и генотипические особенности (см. табл. 1).

Таблица 1

Содержание пигментов в 3-х листных флешах *Camellia sinensis*, (M±m)

Сорт/форма	Содержание пигментов в мг/г сырого веса				
	Хл. а	Хл. b	Хл.а / Хл.б	Σкар.	Σхлор./Σкар
св. 'Колхида'	0,88±0,15	0,31±0,09	3,15±0,20	0,30±0,06	3,92±0,79
форма № 3823	0,73±0,19	0,28±0,08	2,81±0,23	0,29±0,06	3,55±0,54
форма № 582	0,73±0,26	0,26±0,10	2,96±0,34	0,27±0,09	3,65±0,36
форма № 855	0,69±0,14	0,24±0,08	3,36±0,21	0,26±0,05	3,62±0,48
форма № 2264	0,73±0,11	0,26±0,06	3,09±0,14	0,27±0,04	3,63±0,34
НСР ($p \leq 0,05$)	0,11*	0,05*	0,84	0,04	0,21*

Примечание. М – среднее арифметическое, ± m – стандартная ошибка, * $p < 0,05$ при сравнении с контролем.

Основным фотосинтезирующим пигментом является хлорофилл а [19–21]. Значительное накопление в листьях хлорофилла а характерно для контрольного сорта Колхида. В то время как изучаемые мутантные формы содержат хлорофилла а существенно ниже (см. табл. 1). Содержание хлорофилла b свидетельствует об уровне приспособленности растений к низкой освещенности [19–21]. Для растений чая это не актуально, так как выращивается культура на открытых пространствах и обрезка шпалеры стимулирует рост листьев на верхней её части. Но часто плотно сомкнутая шпалера ограничивает открытое для солнечных лучей пространство, и многие листья боковых поверхностей оказываются в тени. В данном случае, повышенное содержание хлорофилла b предпочтительно для фотосинтезирующей деятельности листьев данного яруса. Нами отмечена та же закономерность, что и с хлорофиллом а: больше хлорофилла b накапливается контрольным сортом; причем различия существенны или на границе существенности, как в случае с формами № 3823 и 2264. Важным является не только содержание того, или иного пигмента, но и их соотношение. Во всех изученных нами растениях чая соотношение а/б находится в пределах от 2,81 мг/г до 3,36 мг/г, и отличия между формами несут незначительно (см. табл. 1).

Соотношение суммы хлорофиллов к каротиноидам – более информативный признак, так как указывает на степень приспособленности растений к неблагоприятным условиям [21]. Чем меньше соотношение – тем устойчивость сорта выше. По указанному показателю все новые формы чая можно классифицировать как достаточно устойчивые, в их флешах соотношение суммы хлорофиллов к каротиноидам существенно ниже, чем в сорте Колхиде (см. табл. 1).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Отмечены закономерности в накоплении пигментов, связанные с особенностями биологии *C. sinensis*. Определена динамика пигментного комплекса, ее зависимость от гидротермических факторов: наибольшее количество зелёных пигментов синтезируется листьями в начале активной вегетации (май), в засушливый период (июнь и август) повышается синтез каротиноидов, приводящий к существенному снижению соотношения суммы хлорофилла к сумме каротиноидов.

В содержании фотосинтетических пигментов проявляются генотипические особенности. Значительное накопление в листьях зелёной группы пигментов характерно для контрольного сорта Колхида (содержание хлорофилла а составляет в среднем 0,88 мг/г, хлорофилла b – 0,31 мг/г).

Практически все новые формы чая являются устойчивыми к гидротермическим стрессорам. В их флешах соотношение суммы хлорофиллов к каротиноидам ниже (2,81 – 3,09 мг/г), чем в контрольном сорте Колхиде (3,92 мг/г).

Список литературы

1. Senderson G. W. The chemistry of tea and tea manufacturing / G. W. Senderson //Structural and functional aspect of Phytochemistry. – Vol. 5. – Academic Press. Inc New York and London. – 1972. – P. 247–316. – <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-612405-7.50015-1>
2. Рындин А. В. 50 лет в субтропиках России: от опытной станции до научно-исследовательского института / А. В. Рындин, О. Г. Белоус, Н. М. Гутиева, З. В. Притула // Субтропическое и декоративное садоводство. – 2017. – № 62. – С. 36–48 – ISSN: 2225-3068
3. Туов М. Т. Итоги изучения перспективных гибридов чая в субтропиках Российской Федерации / М. Т. Туов, А. В. Рындин //Субтропическое и декоративное садоводство. – 2011. – № 44. – С. 101–109. – ISSN: 2225-3068
4. Туов М. Т. Эколого-физиологическая характеристика гибридов чая в условиях влажных субтропиков России / М. Т. Туов, О. Г. Белоус, З. В. Притула // Субтропическое и декоративное садоводство. – 2011. – № 44. – С. 109–114. – ISSN: 2225-3068
5. Belous, O. Physiological foundations of sustainability *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze and *Corylus pontica* C. Koch. in the conditions of humid subtropics of Russia / O. Belous, N. Platonova // American Journal of Plant Sciences. Special Issue on Plants in Extreme Environment. – 2018. – Vol. 09, No. 09. – P. 1771–1780. – <https://doi.org/10.4236/ajps.2018.99129>
6. Белоус О. Г. Устойчивость пигментов листьев чая к дефициту влаги и повышенным температурам / О. Г. Белоус // Вестник РАСХН. . – 2008. – №5– С. 44–46. – ISSN: 0869-3730
7. Белоус О. Г. Влияние микроэлементов на интенсивность фотосинтеза растений чая в зоне влажных субтропиков России / О. Г. Белоус // Современные проблемы науки и образования. – 2011. – №5. – С. 109–115. – ISSN: 2070-7428
8. Титова М.С. Динамика фотосинтезирующей активности хвои *Picea ajanensis* и *Picea Smithiana* в условиях зелёной зоны г. Уссурийска / М. С. Титова, Н.Г. Розломий // Живые и биокосные системы. – 2015. – № 12. – URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue-12/article-4> (дата обращения: 27.05.2019)
9. Федотова Ю. К. К вопросу о содержании основных пигментов фотосинтетического аппарата у *Geranium sanguineum* флоры Центрального Предкавказья / Ю. К. Федотова // Вестн. Москов. гос. обл. ун-та. Сер. Естественные науки. – 2009 – № 1 – С. 81–84. – ISSN: 2072-8352
10. Трунов Ю. В. Влияние минерального питания на фотосинтетическую активность листьев яблони в условиях центрального Черноземья / Ю. В. Трунов, А. И. Кузин, Е. М. Цуканова, Н. С. Вязьмикина // Плодоводство и ягодоводство России. – 2012. – Т. 35. – С. 187–193.
11. Еремченко О. З. Содержание пигментов в растениях *Lepidium sativum* в условиях хлоридно-натриевого засоления и ощелачивания / О. З. Еремченко, М. Г. Кусакина, Е. В. Лузина // Вестник ПГУ. Биология. – 2014. – №1. – С. 30–35. – ISSN 1994-9952
12. Николаева М. К. Влияние засухи на содержание хлорофилла и активность ферментов антиоксидантной системы в листьях трех сортов пшеницы, различающихся по продуктивности / М. К. Николаева, С. Н. Маевская, А. Г. Шугаев, Н. Г. Бухов // Физиология растений – 2010 – № 1. – С. 94–102. – ISSN: 0015-3303
13. Foyer C. H. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signaling / C. H. Foyer, G. Noctor // New Phytology. – 2000. – Vol. 146. – P. 359–388. – <https://doi.org/10.1155/2012/217037>
14. Mittler R. Oxidative stress, Antioxidants and Stress Tolerance / R. Mittler // Trends Plant Sci. – 2002. – Vol. 7. – P. 405–410. – [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02312-9)
15. Belous O. Photosynthetic Pigments of Subtropical Plants. In book: Photosynthesis - from its evolution to future improvements in photosynthetic efficiency using nanomaterials. Edit.: Ph.D. Juan Cristobal Garcia-Canedo and Gema Lorena / O. Belous, K. Klemeshova, V. Malyarovskaya – London: IntechOpen Limited, UNITED KINGDOM, 2018. – P. 31–52 (113 p.). – ISBN 978-1-78923-786-3. – <https://doi.org/10.5772/intechopen.75193>.
16. Son K. H. Growth, photosynthetic and antioxidant parameters of two lettuce cultivars as affected by red, green, and blue light-emitting diodes / K. H. Son, M. M. Oh //Horticulture, Environment and Biotechnology. – 2015. – Vol. 56. – P. 639–653. – <http://link.springer.com/article/10.1007%Fs13580-015-1064-3>

17. Kaur G. Molecular responses to drought stress in plants / G. Kaur, B. Asthir // *Biologia Plantarum* – 2017. – Vol. 61 (2). – P. 201–209. <https://doi.org/10.1007/s10535-016-0700-9>
18. Krasensky J. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks / J. Krasensky, C. Jonak // *Journal of Experimental Botany*. – Vol. 63(4). – P. 1593–1608. – <https://doi.org/10.1093/jxb/err460>
19. Bukhov N. G. Energy dissipation in photosynthesis: does the quenching of chlorophyll fluorescence originate from antenna complexes of photosystem II or from the reaction center / N. G. Bukhov, U. Heber, C. Wiese, V. A. Shuvalov // *Planta*. – 2001. – Vol. 212. – P. 749–75. – <https://doi.org/10.1007/s004250000486>
20. Pogson B. J. The roles of carotenoids in photosystem II of higher plants // *Photosystem II: the light-driven water: plastoquinone oxidoreductase* / B. J. Pogson, H. M. Rissler, H. A. Frank – Springer-Verlag. – 2005. – P. 515–537. – https://doi.org/10.1007/1-4020-4254-X_24
21. Ладыгин В. Г. Современные представления о функциональной роли каротиноидов в хлоропластах эукариот / В. Г. Ладыгин, Г. Н. Шишикова // *Журн. общ. биологии*. – 2006. – Т. 67. – С. 163–189. – ISSN (PRINT): 0044-4596

PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS AS AN ELEMENT OF FORMATION OF TEA PLANTS ADAPTABILITY

Platonova N. B., Belous O. G.

*Federal State Budgetary Scientific Institution «Russian Research Institute of Floriculture and Subtropical Crops», Sochi, Russia
E-mail: oksana191962@mail.ru*

Within limiting conditions, the efficiency of the photosynthetic apparatus, due to the peculiarities of the pigment complex is one of the most important indicators of the adaptive potential of plants, so it is important to conduct multi-faceted studies to identify formation patterns of the antioxidant system of new forms of tea, in which carotenoids are an important component. The objective is to determine the quantitative content of chlorophylls and carotenoids in new promising forms of tea, both in dynamics and in varietal section.

Objects of research was 3-leaf shoots (flushes) of new forms of tea; control – Colchida variety. The samples determined the content of chlorophyll and carotenoids with the extraction of pigments by 96 % ethanol; calculation - according to the Smith and Benitez formulas. The optical density of the extracted pigments was measured on a spectrophotometer PE-5400BI, manufacturer – LLC "AKROCHEM" (Russia) at the wavelength for chlorophyll a & b – 665 and 649 nm for carotenoids – 440.5 nm in cuvettes with a layer thickness of 10 mm.

The dynamics of the accumulation of photosynthetic pigments in the freshly collected tea flash was researched. The total amount of chlorophylls in May in the whole culture is 1.40 ± 0.10 mg/g dry weight. The decrease in chlorophyll content in June (1.27 ± 0.15 mg/g) occurs against the background of biologically conditioned attenuation of growth processes coinciding with the onset of drought (in humid subtropics of Russia it is June – August). The drought that continues in August causes an even more significant (LSD ($p \leq 0.05$))

= 0.12) decrease in the amount of green pigments in tea flushes. In the dry period significantly (LSD ($p \leq 0.05$) = 0.10) increases the synthesis of carotenoids (0.32 – 0.34 mg/g), this leads to a decrease in the ratio of chlorophylls to carotenoids, indicating the degree of adaptation of plants to adverse conditions. The revealed regularities are common for the culture; however, in the content of photosynthetic pigments are manifested and genotypic features. Almost all new forms of tea are resistant to hydrothermal stressors. The ratio of chlorophylls to carotenoids in the flushes is lower (2.81 – 3.09 mg/g) than in the control start of Colchida (3.15=0.13 mg/g dry weight).

The regularities in the accumulation of pigments associated with the features of the biology of *C. sinensis* are noted. The dynamics of the pigment complex and its dependence on hydrothermal factors are determined.

Keywords: tea, flushes; chlorophyll; carotenoids; drought; adaptability.

References

1. Senderson G. W. The chemistry of tea and tea manufacturing. Structural and functional aspect of Phytochemistry. *Academic Press. Inc New York and London*, **5**, 247 (1972).
2. Ryndin A. V., Belous O. G., Gutiyeva N. M., Pritula Z. V. 50 years in the Russian subtropics: from functioning as an experimental station till becoming the research institute. *Subtropical and ornamental horticulture*, **62**, 36 (2017)
3. Tuov M. T., Ryndin A. V. Results of the study of promising tea hybrids in the subtropics of the Russian Federation. *Subtropical and ornamental horticulture*, **44**, 101 (2011)
4. Tuov M. T., Belous O. G., Pritula Z. V. Ecological-and-physiological characteristics of the hybrids of tea in the conditions of damp subtropics of Russia. *Subtropical and ornamental horticulture*, **44**, 109 (2011)
5. Belous O., Platonova N. Physiological foundations of sustainability *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze and *Corylus pontica* C. Koch. in the conditions of humid subtropics of Russia. *American Journal of Plant Sciences. Special Issue on Plants in Extreme Environment*, **9(9)**, 1771 (2018).
6. Belous O. G. Resistance of tea leaf pigments to moisture deficiency and high temperatures. *Vestnik RASKhN - Vestnik of the Russian agricultural sciences*, **5**, 44 (2008)
7. Belous O. G. Effect of trace elements on the intensity of tea plants photosynthesis in the humid subtropical zones of Russia. *Modern problems of science and education*, **5**, 109 (2011)
8. Titova M. S., Rozlomi N. G. Dynamics of photosynthetic activity of needles *Picea ajanensis* and *Picea Smithiana* in the green zone of Ussuriysk. *Zhivye i biokosnye sistemy*. e-print jbks.ru/archive/issue-12/article-4 (2015)
9. Fedotova Yu. K. On the question of the main pigments content of the photosynthetic apparatus in *Geranium sanguineum* flory of the Central office. *Bulletin of the Moscow state regional University. Natural Sciences*, **1**, 81 (2009)
10. Trunov Yu. V., Kuzin A. I., Tsukanova E. M., Vyaz'mikina N. S. Influence of mineral nutrition on photosynthetic activity of Apple leaves in Central Chernozem region. *Pomiculture and small fruits culture in Russia*, **35**, 187 (2012)
11. Eremchenko O. Z., Kusakina M. G., Luzina E. V. Pigment content in *Lepidium sativum* plants under conditions of sodium chloride salinization and alkalization. *Bulletin of Perm University. Biology*, **1**, 30 (2014)
12. Nikolaeva M. K., Maevskaia S. N., Shugaev A. G., Bukhov N. G. Effect of drought on chlorophyll content and antioxidant enzyme activities in leaves of three wheat cultivars varying in productivity. *Russian Journal of Plant Physiology*, **1**, (94) 2010
13. Foyer C. H., Noctor G. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signaling. *New Phytology*, **146**, 359 (2000)
14. Mittler R. Oxidative stress, Antioxidants and Stress Tolerance. *Trends Plant Sci*, **7**, 405 (2002)

15. Belous O., Klemeshova K., Malyarovskaya V. Photosynthetic Pigments of Subtropical Plants. In book: *Photosynthesis - from its evolution to future improvements in photosynthetic efficiency using nanomaterials*. 113 p. (London: IntechOpen Limited, UNITED KINGDOM, 2018).
16. Son K. H, Oh M. M. Growth, photosynthetic and antioxidant parameters of two lettuce cultivars as affected by red, green, and blue light-emitting diodes. *Horticulture, Environment and Biotechnology*, **56**, 639 (2015)
17. Kaur G., Asthir B. Molecular responses to drought stress in plants. *Biologia Plantarum*, **61(2)**, 201 (2017).
18. Krasensky J., Jonak C. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks. *Journal of Experimental Botany*, **63(4)**, 1593 (2012)
19. Bukhov N. G., Heber U., and Wiese C., Shuvalov V. A. Energy dissipation in photosynthesis: does the quenching of chlorophyll fluorescence originate from antenna complexes of photosystem II or from the reaction center. *Planta*, **212**, 749 (2001)
20. Pogson B. J., Rissler H. M., Frank H. A. The roles of carotenoids in photosystem II of higher plants // Photosystem II: the light-driven water: plastoquinone oxidoreductase. *Springer-Verlag*, **1**, 515 (2005)
21. Ladygina V. G., Shirshikova G. N. Current understanding of the functional role of carotenoids in eukaryotic chloroplasts. *Journal of General biology*, **67**, 163 (2006)