

ВЛИЯНИЕ СЕЗОННЫХ И ШИРОТНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ СОЛНЕЧНОГО ИЗЛУЧЕНИЯ НА СИНТЕЗ ПЛАСТИДНЫХ ПИГМЕНТОВ

Ирина КОЛОМИЕЦ,

Государственный университет Молдовы

În lucrarea prezentată, folosind exemplul carotenoidelor și tetrapiroloilor, este fundamentată condiționalitatea de mediu a sintezei pigmentilor plastidieni. În seria omologică genului *Viola*, se arată că sinteza determinată genetic de carotenoide și tetrapiroli este o adaptare la ritmurile circadiene ale radiației solare și la variațiile caracteristicilor sale cantitative și calitative. Se încearcă extinderea ariei de predicție a legii seriei omologice a variabilității ereditare: cunoscând severitatea factorului de formare a morfologice pentru seria omologică a unei specii, se poate presupune timpul și locația formelor paralele în alte specii înrudite.

Cuvinte-cheie: carotenoizi, tetrapiroli, radiații, adaptare, radicali, duble legături, spectru.

INFLUENCE OF SEASONAL AND LATITUDE CHANGES IN SOLAR RADIATION ON THE SYNTHESIS OF PLASTID PIGMENTS

In the presented work, using the example of carotenoids and tetrapyrroles, the environmental conditionality of plastid pigment synthesis is substantiated. In the homologous series of the genus *Viola*, it is shown that the genetically determined synthesis of carotenoids and tetrapyrroles is an adaptation to the circadian rhythms of solar radiation and to variations in its quantitative and qualitative characteristics. An attempt is made to expand the area of prediction of the homological series law in hereditary variability, namely, knowing expression of the morph-forming factor for the homological series of one species, one can assume the time and location of parallel forms in other related species.

Keywords: carotenoids, tetrapyrroles, radiation, adaptation, radicals, double bonds, spectrum.

Введение

Высшие растения, насчитывающие по данным Международного союза охраны природы (IUCN) [1] около 280 тысяч видов, демонстрируют удивительное многообразие как по форме, так и по окраске цветков. В современной научной литературе по антропологии нет единого мнения по поводу ведущего цветообразующего фактора у высших растений. Учитывая тот факт, что форма и окраска венчика играют большую роль в привлечении опылителей, многие считают, что зрительный диапазон опылителя служит ведущим фактором цветообразующего признака венчиков у высших растений [2, 3]. При этом иногда упускается тот факт, что опылители, зачастую, сами являются холоднокровными, чей жизненный цикл зависит от солнечной активности, а взаимовыгодная связь цветков – опылитель есть, по сути, продукт коэволюции. К тому же для некоторых видов опыляемых цветковых растений не установлена связь между цветом, формой и типом опылителя [4, 5]. С другой стороны, имеются данные указывающие на то, что вариации пигментации венчиков внутри одного таксона и среди близкородственных таксонов могут быть обусловлены варьированием абиотических факторов: освещенности, засухи, температуры, засоленности, кислотности, обогащенности почвы азотом [6-9]. Легко заметить, что перечисленные факторы являются производными от фактора солнечной радиации. Следовательно, можно предположить, что солнечное излучение обуславливает абсорбционный диапазон природных пигментов и создает широкий ассортимент для отбора опылителям. В представленной работе делается попытка расширить доказательную базу данного утверждения. Чтобы проверить истинность данного высказывания предлагается:

- 1) проиллюстрировать зависимость между длиной волны поглощения и структурными особенностями молекулы пигмента (количеством сопряженных двойных связей и функциональных групп);
- 2) показать связь между синтезом пигментов высшими растениями и максимумами солнечного излучения;

3) проверить, соответствует ли периоду зацветания растений с детерминированной окраской венчика максимум солнечного излучения в цветовом диапазоне, комплементарном диапазону отражения пигментов, определяющих окраску венчика.

Методы и материалы

Для определения среднедневных спектров солнечного излучения для ясного неба на 20 число каждого месяца использовали таблицу солнечного склонения (таб. 1), составленную на основе усредненного значения 4-летнего цикла [10].

Таблица 1. Склонение Солнца в течение года на 20 число каждого месяца.

месяц	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
угол, °	-20	-11	-0	+11	+19	+23	+20	+12	+1	-10	-19	-23

Легенда: (+) - Солнце севернее (выше) небесного экватора; (-) – Солнце южнее (ниже) небесного экватора.

Для вычисления оптической массы атмосферы использовали таблицу Бемпорада [11]. Сезонное распределение качественных и количественных характеристик солнечного спектра на экваторе (0°) и в Молдове (48°) проводили на основе данных Технического Меморандума 82021 NASA для абсолютно чистого неба ($\alpha = 1.3$, $\beta = 0.02$) при давлении водяного пара $H_2O=20$ мм и озона $O_3 = 3.4$ мм [12].

Распределение солнечного излучения УФ -, видимого и ближнего ИК- диапазонов по месяцам (I-XII) на экваторе и в Молдове проводили на основе пакета программ Microsoft - Excel. Спектральные свойства природных пигментов определяли на основе метаанализа [13-16]. Учет распределения видов рода *Viola* по зонам произрастания и срокам цветения проводили с помощью поисковой системы Википедия <https://ru.wikipedia.org/wiki>

Результаты и обсуждени

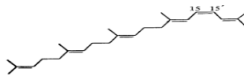
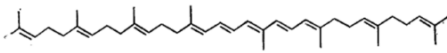
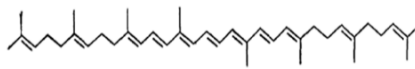
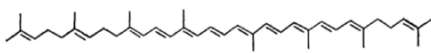
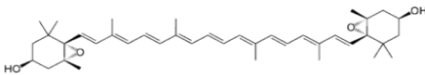
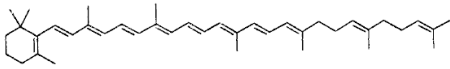
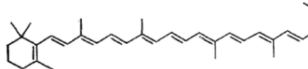
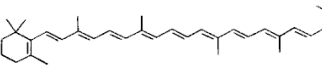
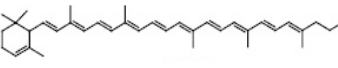
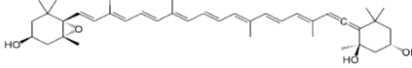
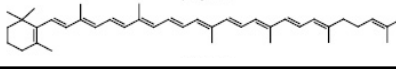
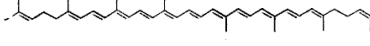
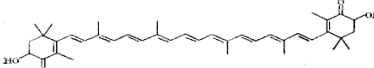
1. Влияние структурных особенностей молекулы пигмента на его спектральные характеристики.

К числу наиболее широко распространенных природных пигментов принадлежат, в первую очередь, каротиноиды, хиноны, меланины, флавоноиды, тетрапирролы, а также менее многочисленные флавины: пурины, птерины, феназины, феноксазины, беталаины и другие N-гетероциклические пигменты. По локализации и происхождению пигменты делятся на пластидные и вакуолярные. Типичными представителями пластидных пигментов являются каротиноиды и тетрапирролы. Каротиноиды представляют собой тетратерпены (C_{40} -соединения или их производные). Основная структура молекулы тетратерпенов симметрична и состоит из двух C_{20} -половин, каждая из которой построена из четырех C_5 -изопреновых фрагментов (таблица 2). Триггером синтеза каротиноидов, чей трехпиковый спектр поглощения повторяет трехпиковый спектр солнечного излучения в сине-зеленом диапазоне, является криптохром - светочувствительный белок. Криптохромы обладают значительным поглощением в ультрафиолетовой (320—390 нм), синей и зелёной (390—500 нм) областях спектра солнечного излучения. Хромофор, ответственный за поглощение каротиноидами видимого света, представляет собой систему сопряженных двойных связей. Он имеет типичный трехпиковый каротиноидный спектр поглощения с четко выраженными максимумами и минимумами.

Основная структура каротиноидов может быть модифицирована за счет присутствия на одном или обоих концах молекулы, как пятичленного, так и шестичленного кольца. Например, у группы каротиноидов: α -, β - каротина, нео-, виола-, атаксантина на обоих концах молекулы присутствует шестичленное кольцо (таблица 2.). При этом на поглощение хромофора влияет стереометрия молекулы пигмента, а именно, очень важно, чтоб все сопряженные двойные связи лежали в одной плоскости, т.е. были компланарными. При нарушении принципа компланарности, сопровождающегося изгибом молекулы (цис- изомеризация, циклизация линейных каротинов), уменьшается степень

перекрытия π -орбиталей и эффективная длина хромофора уменьшается. Это приводит к смещению максимумов поглощения в более коротковолновой диапазон. Изгиб молекулы приводит также к ослаблению тонкой структуры, т.е. к менее выраженным максимумам и минимумам в спектре пигмента. Базовые спектры поглощения каротиноидов могут в разной степени смещаться за счет присоединения к основной полиеновой π -электронной системе кислородсодержащих функциональных групп: гидрокси-, метокси-, эпокси-, кето-, альдегидной и карбоксильной. При этом метильная группа смещает спектр поглощения в коротковолновую область, карбонильная в длинноволновую. Остальные группы, например гидроксильная группа, несущественно влияют на спектр поглощения каротиноидов. Мультивариантность спектров поглощения каротиноидов усиливается и за счет процессов этерификации и гликолиза. Однако спектры поглощения каротиноидов *in vivo* и *in vitro* значительно отличаются. Белково – каротиноидные комплексы *in vivo* сдвигают спектр поглощения свободных каротиноидов *in vitro* с $\lambda_{\max} = 470$ нм до $\lambda_{\max} = 530$ -630 нм. Подобного порядка смещения наблюдаются и при использовании различных растворителей в процессе выделения каротиноидов.

Таблица 2. Влияние числа сопряженных двойных связей на длину волны поглощения и окраску каротинов.

Окраска пигмента	Структурная формула	с.д.с.	$\lambda_{\max}$ поглощения, нм		
15-цис фитоин*		3	275	285	296
Фитофлуин*		5	331	348	367
ζ -каротин*		7	378	400	425
нейроспорин**		9	414	439	467
неоксантин*		9	416	440	470
зеакаротин*		9	430	452	479
α -каротин*		10	424	448	476
β -каротин*		10	429	452	478
δ -каротин****		10	431	456	489
виолаксантин**		10	420	450	490
γ -каротин****		11	437	462	494
ликопин*		11	444	470	502
астаксантин***		13	480	525	570

Легенда : * - [13] ; ** - [14] ; ***- [15]; ****- [16] .

Упорядочив приведенный ряд каротинов (таб. 2.) по числу сопряженных двойных связей видим, что с ростом длины хромофора, увеличивается длина волны поглощения пигментов. В приведенном ряду каротиноидов наблюдается рост длины волны поглощения в направлении: 15-цисфитоин < фитофлуин < ζ -каротин < нейроспорин < неоксантин < зеакаротин < α – каротин < β – каротин < виолаксантин < ликопин < астаксантин. Такой возрастающий батохромный эффект (сдвиг максимума поглощения в длинноволновую сторону) объясняется тем, что с увеличением длины полиеновой π -электронной системы стабильность первого возбужденного состояния повышается, при этом электронное возбуждение происходит легче, оно требует меньше энергии и осуществляется светом с большей длиной волны [13].

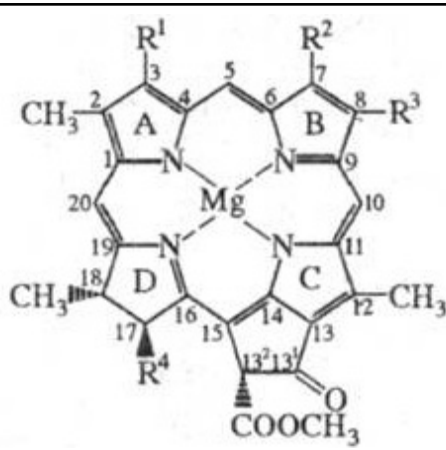
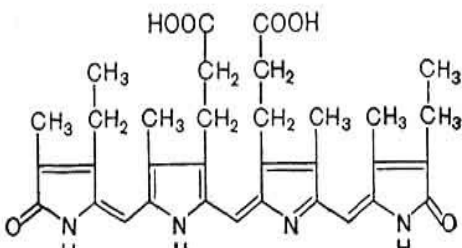
По мере увеличения длины волны поглощения, уменьшается длина волны отражения пигмента. Такой эффект может быть проиллюстрирован спектрами поглощения каротиноидов с возрастающей длиной хромофора (таб.1). Так фитоин (3 с.д.с.) и фитофлуин (5 с.д.с.), имеющий $\lambda_{\max}$ при 275, 285, 296 и 331, 348, 367 нм соответственно, бесцветны; ζ -каротин (7 с.д.с.) имеет слабое поглощение в фиолетовом участке спектра ($\lambda_{\max}$ = 378, 400 и 425 нм) и потому выглядит слегка желтоватым, а нейроспорин ($\lambda_{\max}$ = 414, 439, 467 нм), неоксантин ($\lambda_{\max}$ = 416, 440, 470 нм) и зеакаротин ($\lambda_{\max}$ = 430, 452, 479 нм) имеют 9 с.д.с., поглощают в фиолетово-синем диапазоне и принимают комплементарный к фиолетово-синему цвету насыщенный желто-оранжевый цвет. Спектры поглощения α – β – каротина и виолаксантина (10 с.д.с.) лежат в сине-голубом диапазоне и отражают в оранжево-красном диапазоне, ликопин (11 с.д.с.) сильно поглощает в сине-зеленом диапазоне при $\lambda_{\max}$ = 444, 470, 502 нм и обладает характерной оранжево-красной окраской. Астаксантин, поглощающий в сине - желтом диапазоне при $\lambda_{\max}$ = 480, 525, 570 нм, может приобретать оранжевую, пурпурную и фиолетовую окраску.

Таким образом, на примере каротиноидных пигментов можно пронаблюдать зависимость между длиной волны поглощения и структурными особенностями молекулы пигмента (количеством сопряженных двойных связей и функциональных групп). По мере увеличения количества сопряженных двойных связей в молекулярной структуре пигмента, увеличивается длина волны поглощения и уменьшается длина волны отражения пигмента.

В ряду пластидных пигментов, помимо астаксантиноподобных каротиноидов (таб. 1), пики поглощения в длинноволновом диапазоне имеют и тетрапирролы (таб. 3).

Тетрапирролы представляют собой пигменты состоящие из четырех пиррольных N-гетероциклических соединений. К ним относятся такие важные вещества, как хлорофиллы – зеленые светоулавливающие пигменты растений, цитохромы-ферменты аэробной дыхательной цепи, ответственный за перенос электронов с цитохрома с на кислород с образованием воды, а также билины – линейные тетрапирролы - хромофоры фитохрома - фоторегуляторного пигмента растений. Периферические углеродные атомы различных природных пигментов несут добавочные боковые цепи (таб.3). У природных циклических тетрапиррольных пигментов N-атомы пиррольных колец образуют хелатные комплексы с ионами металлов, например, с Mg^{2+} в хлорофиллах. Делокализация электрона распространяется по всему макроциклу, представляющему собой высокосопряженную электронную систему. На спектры поглощения тетрапирролов влияет протяженность макроцикла, поляризация, степень гидрирования и расположение заместителей в пиррольных кольцах, а также среда ионизации (кислотная или щелочная). Таким образом, на широтах, где максимум солнечного излучения смещен в длинноволновую область, как на широте Молдовы в октябре, ноябре, декабре, январе и феврале месяцах, окраску венчиков в ряду пластидных пигментов обуславливают тетрапирролы и в частности хлорофиллы. Поэтому для данных широт характерными представителями являются злаковые, растения с редуцированным венчиком, так как его функцию полностью выполняют вегетативные листья и цветковые чешуи, окрашенные в зеленый цвет. В связи с чем, возможно ветроопыляемость у злаковых появляется не только как следствие адаптации растений к пониженному количеству осадков, но и как адаптация к смещению максимума солнечного излучения в длинноволновую область диапазона. Следовательно, правомочно допущение, что генетически детерминированный синтез пигмента является адаптацией к циркадным ритмам солнечного излучения, к варьированию его количественных и качественных характеристик.

Таблица 3. Влияние числа сопряженных двойных связей (с.д.с.) и функциональных групп на длину волны поглощения и окраску тетрапирролов.

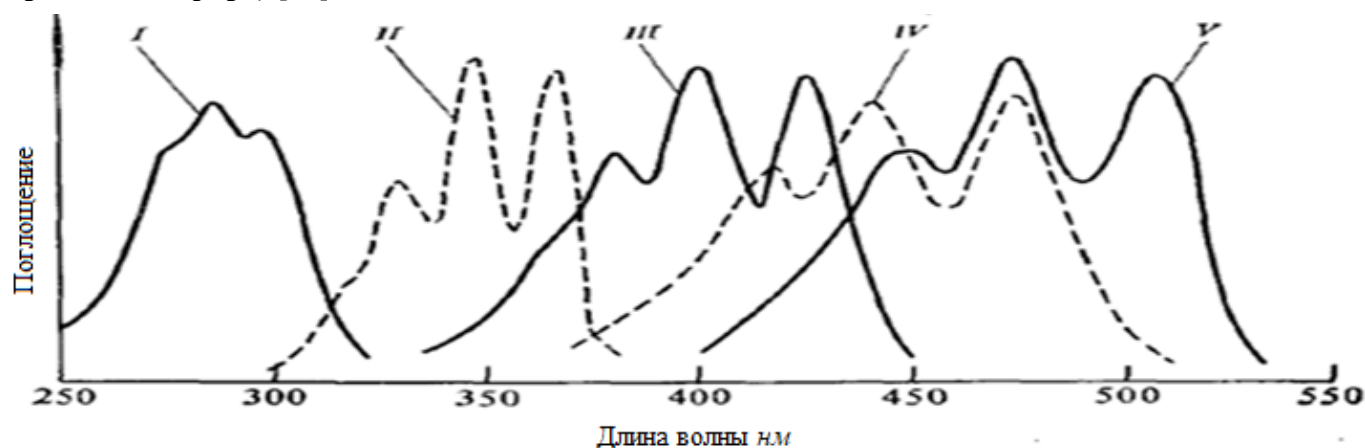
Окраска пигмента	Структурная формула	Функциональная группа	Поглощение $\lambda_{\max}$, нм	
Хлорофилл b		$R^1 = \text{CH} = \text{CH}_2$, $R^2 = \text{CHO}$, $R^3 = \text{C}_2\text{H}_5$, $R^4 = \text{CH}_2\text{CH}_2\text{C}(\text{O})\text{Y}^*$	455	641
Хлорофилл a		$R^1 = \text{CH} - \text{CH}_2$, $R^2 = \text{CH}_3$, $R^3 = \text{C}_2\text{H}_5$, $R^4 = \text{CH}_2\text{CH}_2\text{C}(\text{O})\text{Y}^*$	430	662
Хлорофилл d		$R^1 = \text{CHO}$, $R^2 = \text{CH}_3$, $R^3 = \text{C}_2\text{H}_5$, $R^4 = \text{CH}_2\text{CH}_2\text{C}(\text{O})\text{Y}^*$	447	682
Фитохром I		-	-	660
Фитохром II		-	-	730

(Y)* - эфирная группа, остаток спирта фитола $(\text{CH}_3)_2\text{CH}(\text{CH}_2)_3\text{CH}(\text{CH}_3)(\text{CH}_2)_3\text{CH}(\text{CH}_3)(\text{CH}_2)_3\text{C}(\text{CH}_3) = \text{CHCH}_2\text{OH}$.

2. Экологическая обусловленность синтеза каротиноидов у высших растений.

Детальное рассмотрение спектров поглощения ациклических каротиноидов с увеличивающейся длиной хромофора (таб. 2, рис. 1.) позволяет заметить, что с ростом числа сопряженных двойных связей в хромофоре происходит не только смещение максимумов поглощения, но и расширяется диапазон поглощения пигментов. Таким образом, что, чем длиннее хромофор, тем шире диапазон его поглощения.

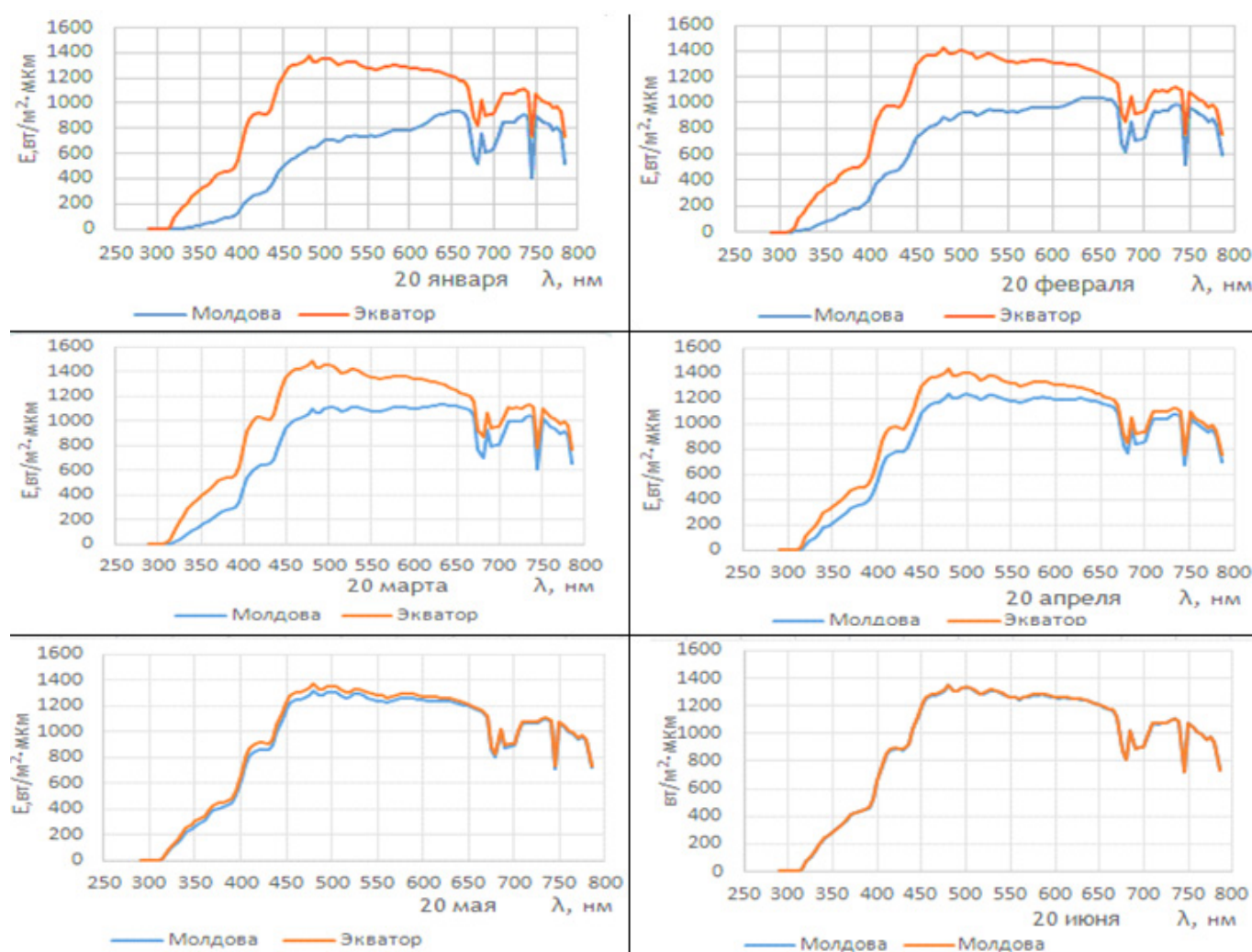
Рис. 1. Спектры поглощения света ациклическими каротиноидами с увеличивающейся длиной хромофора. I-фитоин, II-фитофлуин, III- ζ-каротин, IV-нейроспорин, V-ликопин (в петролейном эфире) [13].

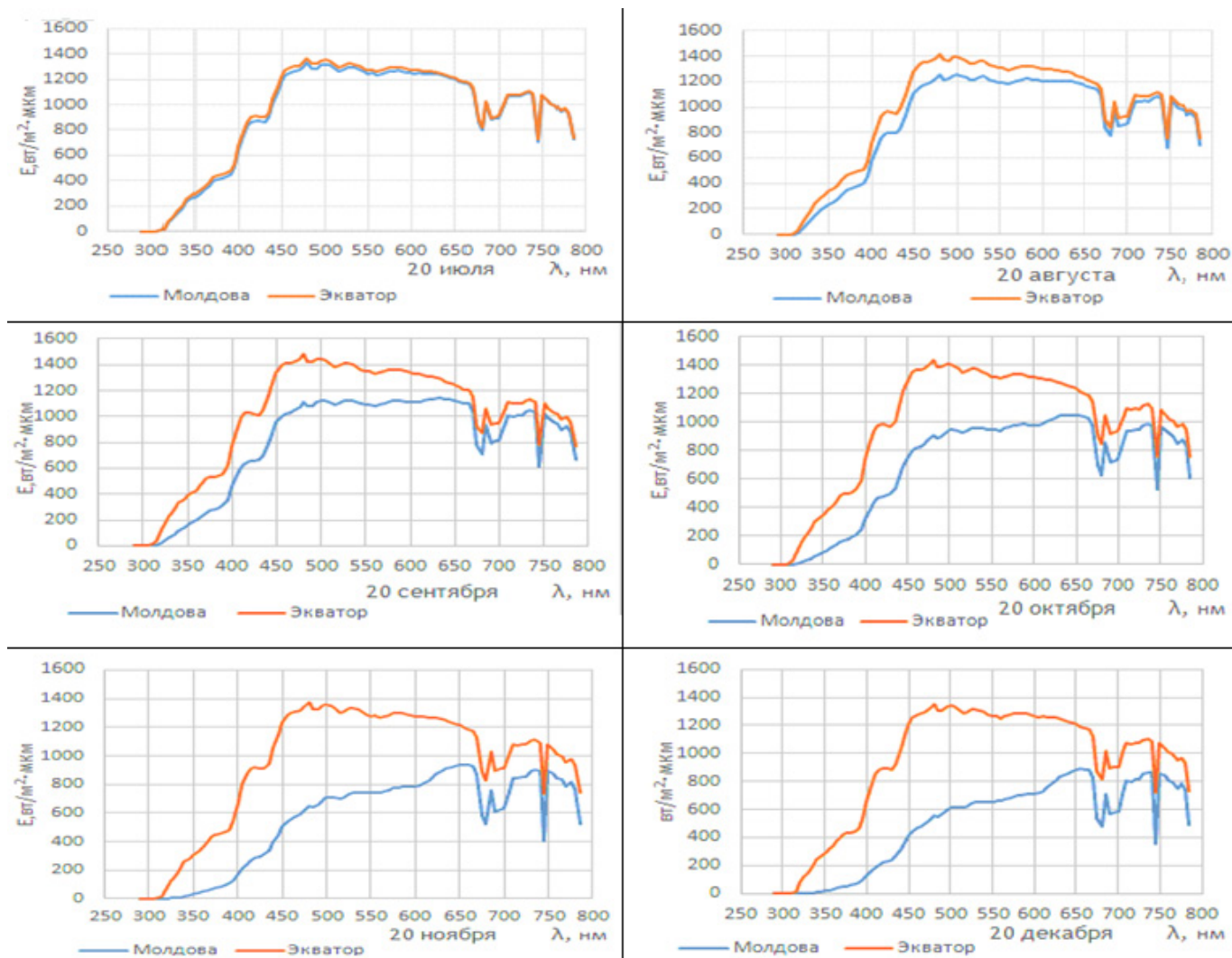


Возможно, это явление связано с энергетическим запросом растительного организма, для реализации которого нужно детерминированное количество энергии. Чем меньше энергия фотонов, тем больше их количество потребляется, тем больше интегральная площадь под спектром поглощения, шире диапазон и наоборот.

Анализ спектров распределения солнечной энергии (рис. 2) на 20 число октября, ноября, декабря, января и февраля месяцев отражает смещение максимума энергии солнечного излучения (E) в длинноволновую часть видимого спектра на широте 48° (Молдова) по отношению к нулевой широте 0° (экватор), где максимум излучения находится в коротковолновом диапазоне. Поэтому, в то время как на экваторе складываются благоприятные экологические условия для синтеза пигментов, поглощающих в УФ-, фиолетовом, синем, циановом и зеленом диапазонах (рис. 1), на широте 48° благоприятные условия для синтеза складываются для пигментов, поглощающих в желтом, оранжевом, красном, маржентовом и ИК - диапазонах. В марте – апреле и августе - сентябре на широте 48° происходит выравнивание коротковолнового и длинноволнового пиков излучения солнечного спектра за счет увеличения интенсивности коротковолнового диапазона, который в мае и июле приближается, а в июне совпадает с экваториальным распределением качественных и количественных характеристик солнечного спектра. Соответственно в этот период на широте 48° складываются благоприятные экологические условия для синтеза пигментов, поглощающих в УФ -, фиолетовом, синем, циановом и зеленом диапазонах, как у каротиноидов.

Рис. 2. Распределение солнечного излучения УФ -, видимого и ближнего ИК - диапазонов по месяцам (I-XII) на экваторе и в Молдове.





Вавилов, 1935 [17] в своем учении о гомологических рядах наследственной изменчивости писал, что виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Область предвидения закона гомологических рядов наследственной изменчивости можно значительно расширить следующим дополнением: зная выраженность формообразующего фактора для ряда форм в пределах одного вида, можно предположить время и место нахождения параллельных форм у других близкородственных видов и родов. Следовательно, зная положение максимума на электромагнитной шкале солнечного излучения в данной астрономической и географической точке, мы можем с большой долей вероятности предсказать и синтез природных пигментов с соответствующей длиной волны поглощения у доминирующих видов данной фитоцены. Хорошим примером вышесказанного служит гомологический ряд рода *Viola*. Хотя, безусловно, окраска фиалок определяется не только виолаксантином и даже не только каротиноидами и тетрапирролами.

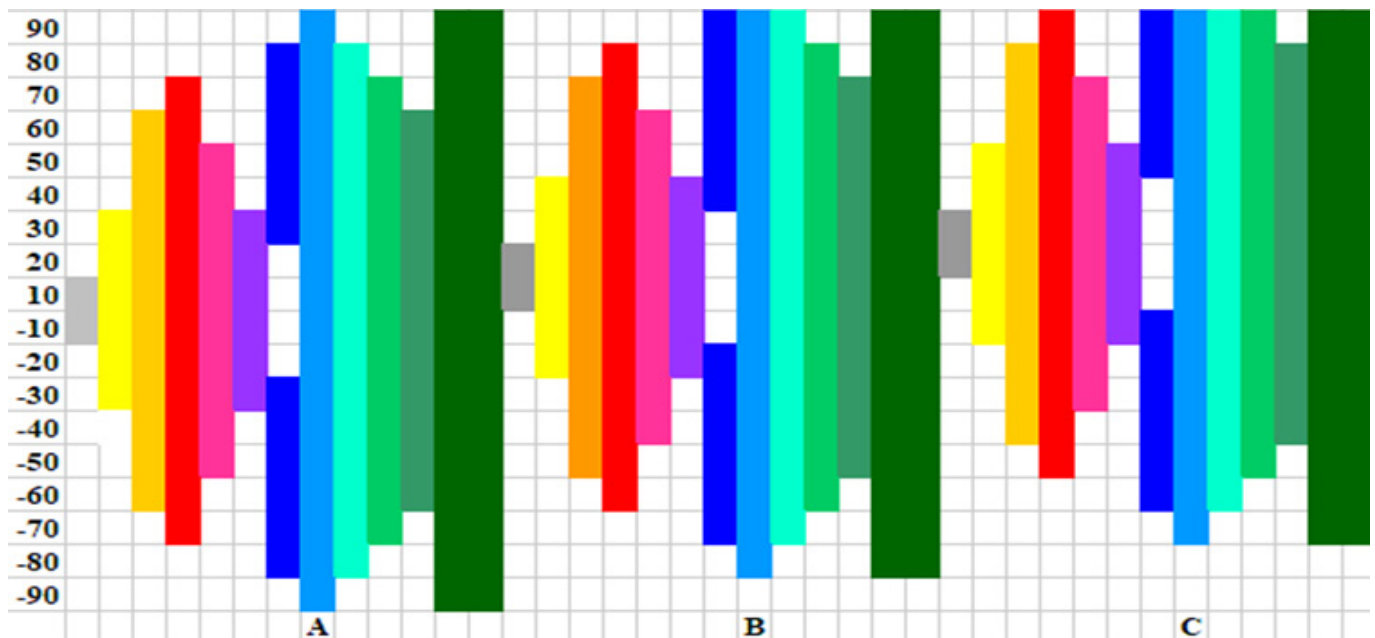
3. Сезонная предпочтительность биосинтеза каротиноидных пигментов на примере рода *Viola*.

Предполагаем, что доминирующим фактором, обуславливающим окраску венчиков и синтез соответствующих пигментов, является максимум солнечного излучения. Тогда сезонное и широтное смещение максимумов излучения будет сигналом для зацветания видов, диапазон поглощения которых соответствует спектральному максимуму солнечной энергии. Мы составили теоретически ожидаемые широтные диапазоны распространения различных окрасок для трех временных отрез-

ков продолжительностью в месяц, с 20 марта до 20 июня (Рис. 3). Данную диаграмму можно продолжить и на остальную часть года: период 20 июня -20 сентября симметричен периоду 20 марта – 20 июня, а диаграмма для холодной (для Северного полушария) половины года получается зеркальным отражением относительно линии экватора диаграммы для теплого полугодия.

Из выполненного построения следует, что в Северном полушарии в точке зимнего солнцестояния желтый и фиолетовый цвет встречается только вблизи экватора, пурпурный доходит до 20° северной широты, оранжевый до 30°, а красный до 40°. Превалирующая окраска венчиков, если бы температурный фактор не зависел от солнечной энергии, начиная от 40° и выше был бы синего, голубого и зеленого цвета. Такую картину мы и наблюдаем на широте 48° в периоды аномально теплых зим, связанных с глобальным потеплением. (В Молдове самое раннее зацветание *V. palustris* за последние 22 года наблюдалось в декабре 2002 года).

Рис. 3. Теоретически ожидаемое распределение окраски венчиков в роде *Viola* за период А - с 20 марта по 20 апреля, В - с 20 апреля по 20 мая, С - с 20 мая по 20 июня.



Таким образом, теоретически предполагаемое время и место цветения вида определяется сезонным расположением максимумов солнечного излучения на электромагнитной шкале. Понятно, что границы ареала не могут быть сплошными, так как материковая часть планеты разграничена океаническими водами, горными массивами, пустынями, ледниками, то есть в той или иной степени малопригодными для произрастания территориями. Поэтому при сопоставлении теоретически ожидаемого и фактически установленного распределения, истинным считался результат, когда фактическое распределение вида принадлежит области теоретически ожидаемого распределения (таб. 3).

Таблица 3. Проверка принадлежности фактического широтного диапазона видов рода *Viola* теоретически предполагаемому диапазону географических широт.

N	Вид	Широты северного полушария , °								
		10	20	30	40	50	60	70	80	90
Цвет		Белый								
1	<i>V. epipsila</i> Ledeb.									
2	<i>V. acuminata</i> Ledeb.									
3	<i>V. pacifica</i> Juz.									
4	<i>V. rupestris</i> F.W.Schmidt,									

5	<i>V. patrinii</i> DC. ex Ging.										
6	<i>V. canadensis</i> L.										
7	<i>V. uliginosa</i> Besser										
8	<i>V. ambigua</i> Waldst., Kit										
9	<i>V. chelmea</i> Boiss., Heldr.										
10	<i>V. yunnanensis</i> Becker, Boiss										
11	<i>V. sacculus</i> W.Becker										
12	<i>V. cornuta</i> L.										
13	<i>V. hypoleuca</i> Hayata										
14	<i>V. alba</i> Besser										
Цвет	Желтый										
15	<i>V. altaica</i> Ker., Gawl.										
16	<i>V. tenuissima</i> Chang.										
17	<i>V. praemorsa</i> Douglas ex Lindl.										
18	<i>V. arsenica</i> Beck.										
19	<i>V. cornuta</i> L.										
Цвет	Оранжевый										
20	<i>V. coronifera</i> W.Becker										
21	<i>V. arvensis</i> Murray										
22	<i>V. biflora</i> L.										
23	<i>V. persicifolia</i> Schreb.										
24	<i>V. lutea</i> Huds.										
25	<i>V. caucasica</i> Kolen. ex Rupr.										
26	<i>V. aurea</i> L.										
27	<i>V. kusnezowiana</i> Becker										
28	<i>V. uniflora</i> L.										
29	<i>V. pedunculata</i> Torr., A.Gray										
Цвет	Пурпурный										
30	<i>V. rupestris</i> F.W.Schmidt										
31	<i>V. ircutiana</i> Turcz.										
32	<i>V. lactea</i> Sm.										
33	<i>V. betonicifolia</i> Sm.										
34	<i>V. chelmea</i> Boiss., Heldr										
35	<i>V. alaica</i> Vved.										
36	<i>V. selkirkii</i> Pursh ex Goldie										
Цвет	Фиолетовый										
37	<i>V. lactea</i> Sm.										
38	<i>V. mirabilis</i> L.										
39	<i>V. raunsiensis</i> Becker, Košanin										
40	<i>V. odorata</i> L.										
41	<i>V. altaica</i> Ker., Gawl.,										
42	<i>V. ambigua</i> Waldst., Kit.										
43	<i>V. bertolonii</i> Merxm., Lippert.										

44	<i>V. brachyceras</i> Turcz									
45	<i>V. chelmea</i> Boiss., Heldr									
46	<i>V. hirtipes</i> S.Moore.									
47	<i>V. hispida</i> Lam.									
48	<i>V. incisa</i> Turcz.									
49	<i>V. riviniana</i> Rechb.									
50	<i>V. alaica</i> Vved.									
51	<i>V. allchariensis</i> Beck.									
52	<i>V. arsenica</i> Beck.									
53	<i>V. cornuta</i> L.									
54	<i>V. alba</i> Besser.									
55	<i>V. abyssinica</i> Steud.ex Oliv.									
Цвет		Синий								
56	<i>V. uliginosa</i> Besser.									
57	<i>V. collina</i> Besser.									
58	<i>V. phalacrocarpa</i> Maxim.									
59	<i>V. sachalinensis</i> H.Boissieu									
60	<i>V. dissecta</i> Ledeb.									
61	<i>V. cucullata</i> Aiton									
62	<i>V. acuminata</i> Ledeb.									
63	<i>V. dactyloides</i> Schult									
64	<i>V. altaica</i> Ker Gawl.									
65	<i>V.bertolonii</i> Merxm., W.Lippert									
66	<i>V. chelmea</i> Boiss., Heldr									
67	<i>V. hirtipes</i> S.Moore									
68	<i>V. hispida</i> Lam									
69	<i>V. cornuta</i> L.									
70	<i>V. hirta</i> L.									
Цвет		Голубой								
71	<i>V. adunca</i> Sm.									
72	<i>V. palustris</i> L									
73	<i>V. acuminata</i> Ledeb									
74	<i>V. elatior</i> Fr.									
75	<i>V. persicifolia</i> Schreb.,									
76	<i>V. cornuta</i> L.									
77	<i>V. abyssinica</i> Steud.ex Oliv.									
Цвет		Зеленый								
78	<i>V. persicifolia</i> Schreb.,									

Легенда:

	- теоретически разрешенный диапазон широт;							- теоретически запрещенный диапазон широт;
							- фактический диапазон видов с различной окраской венчиков.	

В составе группы растений с белой окраской венчика можно выделить две подгруппы: первая с широтной амплитудой от 20 до 80°, а вторая подгруппа от 20° до 50° южной широты. Сравнивая эти две подгруппы по правой границе широтного интервала, находим, что первая подгруппа имеет амплитудный диапазон сходный с голубой, циановой группой рода *Viola*, а вторая подгруппа сходна по правой границе диапазона с желтой группой. По данным Насимовича [18], белый цвет лепестков может быть обусловлен незначительным количеством пигмента. Помимо недостаточности выработки растением пигмента, обусловленной рядом стрессовых факторов, появление белоцветковости объясняется:

- 1) альбинизмом (отсутствие пигмента);
- 2) полихромизмом (окраска цветка, как правило, варьирует от белой или почти белой до какой-либо другой);
- 3) пигментной белоцветковостью, обусловленной поглощением пигмента в ультрафиолетовом или инфракрасном диапазоне (15 - цис фитоин, фитофлуин) Таким образом, несоответствие видов с белыми венчиками теоретически предполагаемому распределению может объясняться рядом объективных причин.

В ряду представленных видов обращает на себя внимание факт отсутствия экземпляров с красными венчиками. Это явление может быть обусловлено тем, что максимум солнечного излучения на экваторе находится на границе между синим (440-485нм) и голубым (485-500нм) диапазонами (рис. 2). Дополнительный цвет к синему – оранжевый, а дополнительный к голубому – красный. Поэтому адаптация происходит к обоим диапазонам и как результат – синтез пигментов, максимум поглощения которых лежит в диапазоне от 440нм до 500нм. Такими пигментами могут быть виолаксантин с длиной волны поглощения 420,450,490нм; γ -каротин, с максимумами поглощения 437,462,494нм и ликопин с пиками поглощения при 440, 470 и 502нм. Доля видов с оранжевым цветом венчика в нерандомизированной выборке видов рода *Viola* составляет около 7%, а доля видов с красными венчиками равна 0%. Для видов с желтой, оранжевой, голубой и зеленой окраской венчиков фактические широтные и сезонные границы распространения вида 100% принадлежат области их теоретически ожидаемого распределения, для пурпурного цвета на 95%, для синего цвета на 94%, для фиолетового на 86% (таб. 3). Малочисленность представителей рода *Viola* в интервале от 0° до 20° южной широты объясняется климатическими условиями пустыни Сахары, а в интервале от 80° до 90° - климатическими условиями Заполярья. Существенным недостатком выполненной работы является отсутствие конкретных данных пигментного состава представленного списка видов. Устранение данного недостатка возможно при проведении исследований широкого географического охвата.

Выводы

1. Структурные особенности каротиноидов и тетрапирролов позволяют растению избирательно поглощать солнечную энергию. Рост количества сопряженных двойных связей и функциональных групп в молекуле пигмента смещает пики поглощения в длинноволновый диапазон. Установленный факт позволяет предположить, что генетически детерминированный синтез каротиноидов и тетрапирролов является адаптацией к циркадным ритмам солнечного излучения, к широтному варьированию его количественных и качественных характеристик.

2. Анализ структурных формул произвольного ряда тетрапирролов показал, что на их спектры поглощения влияет протяженность макроцикла, поляризация, степень гидрирования и расположение заместителей в пиррольных кольцах, а также среда ионизации (кислотная или щелочная). В ряду каротиноидных пигментов прослеживается зависимость между длиной волны поглощения и структурными особенностями молекулы пигмента (количеством сопряженных двойных связей и функциональных групп).

3. На примере рода *Viola* было показано, что сезонные и географические изменения качественных характеристик солнечного спектра (смещение коротковолновой границы и распределение максимумов излучения) соответствуют изменениям в спектре отражения венчиков цветковых рас-

тений. Фактическое распределение видов рода *Viola* по широтному градиенту и периоду цветения подтвердило состоятельность теоретически ожидаемых результатов. Вероятность соответствия возрастает в ряду: для видов с фиолетовым венчиком < синим < пурпурным < желтым, оранжевым и голубым.

Литература:

1. IUCN - *International Union for Conservation of Nature. The program of the union's activities is regulated by the Code, adopted in 1979.* Available: <https://www.zoospravka.ru/article/iucn.htm>
2. WESTER, P., LUNAU, K. *Plant–Pollinator Communication.* In book: *How Plants Communicate with their Biotic Environment* v. 82, 2017, p. 225-257. DOI:10.1016/bs.abr.2016.10.004
3. NARBONA, E., WANG, H., ORTIZ, P., ARISTA, M., IMBERT, E. *Flower colour polymorphism in the Mediterranean Basin: occurrence, maintenance and implications for speciation.* *Plant Biology* nr. 10, 2016. p. 1-13. DOI: 10.1111/plb.12575 ISSN 1435-8603
4. BINKENSTEIN, JU., RENOULT JU., SCHAEFER H. *Increasing land-use intensity decreases floral colour diversity of plant communities in temperate grasslands.* *Oecologia* 2013, 173(2), p. 463- 471. DOI:10.1007/s00442-013-2627-6
5. BERGAMO, P., WOŁOWSKI, M., MARUYAMA, P., K., VIZENTIN-BUGONI, J. *Flower colour and visitation rates of *Costus arabicus* support the „bee avoidance” hypothesis for red-reflecting hummingbird-pollinated flowers.* *Functional Ecology*, 2016, 30(5), p. 710-720. DOI: 10.1111/1365-2435.12537
6. SCHAEFER, H., RUXTON, G. *Plant–Animal Communication*, Oxford: Oxford University Press, 2011, 296 pp. DOI: 10.1016/j.baae.2011.12.001
7. LACEY, E., LOVIN, M., RICHTER, S., HERINGTON, D. *Floral reflectance, color and thermoregulation: what really explains geographic variation in thermal acclimation ability of ectotherms?.* *The American Naturalist*, 2010, volume 175, nr. 3, p. 335-349. <https://www.researchgate.net/publication/282309038>
8. STAVENGA, D., LEERTOUWER, H., DUDEK, B., KOOI, C. *Coloration of flowers by flavonoids and consequences of pH dependent absorption.* *Front Plant Sci.*, 2020, 11: 600124. DOI: 10.3389/fpls.600124
9. TYSHKEVICH N. *How to change the color of garden hydrangea flowers.* *Belarus today*, 2019. Available: <https://www.sb.by/articles/igra-tsvetom.html>
10. Исмагилов, Н. *Методические указания к практическим занятиям по курсу «Метеорология и климатология»* – Казань: КФУ, 2019, 71 с.
11. ЧЖИН Е. *Методы расчета прямой, рассеянной и суммарной солнечной радиации. Инновационные научные исследования: теория, методология, практика.* XXIV Международная научно-практическая конференция. Пенза Из-во Наука и просвещение, 30, 2021, с. 14-17.
12. MECHERIKUNNEL, A., RICHMOND, J. *Spectral Distribution of Solar Radiation.* NASA –TM – 82021, 41 p.
13. БРИТТОН, Г. *Биохимия природных пигментов.* М.: Мир, 1986, 442 с. Доступно: <http://sci-lib.com/book000127.html>
14. СОЛОВЧЕНКО, А. *Экранирование видимого и УФ-излучения как фотозащитный механизм растений: дис. доктор биологических наук: 03.00.12.* 2009, 410 с. Доступно: <https://www.disscat.com/content/ekranirovanie-vidimogo-i-uf-izlucheniya-kak-fotozashchitnyi-mekhanizm-rastenii>
15. КУЛИКОВА, А. *Особенности выделения каротиноидов болгарского перца.* 74-я научно-техническая конференция учащихся, студентов и магистрантов: тезисы докладов, 17-22 апреля 2023. Минск: БГТУ, ч. 2, 2023, с. 148-149. Доступно: <https://elib.belstu.by/handle/123456789/63246>
16. КОЛДАЕВ, В. *Числовые показатели спектров поглощения каротинсодержащих экстрактов из растений.* *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*, 2021, № 2, с. 5-10. Доступно: <https://applied-research.ru/ru/article/view?id=13173>
17. ВАВИЛОВ Н. И. *Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.* Тр. Всерос. съезда по селекции и семеноводству в г. Саратове, 1920, вып. 1, с. 41-56. Доступно: <https://ru.wikipedia.org/wiki>
18. НАСИМОВИЧ, Ю. *Об альбинизме цветка и других случаях белоцветковости, обзор.* ВНИИ охраны природы Минприроды РФ. М., N 1839-B94, 1994, 56 с. Доступно: <http://temnyjles.ru/cvetok/cvet1.shtml>

Данные об авторе:

Ирина КОЛОМИЕЦ, старший научный сотрудник, Институт Экологии и Географии, Государственный университет Молдовы.

ORCID: 0009-0009-5185-435

E-mail: ikolomiec71@gmail.com

Prezentat la 23.09.2024