

УДК 634.37:58.032:581.132

DOI: 10.25684/0513-1634-2023-149-157-165

ВЛИЯНИЕ ГИДРОТЕРМИЧЕСКОГО СТРЕССА НА ВОДНЫЙ РЕЖИМ И СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ У ЛИСТОПАДНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *FICUS* L.

Оксана Анатольевна Гребенникова, Руслана Адольфовна Пилькевич

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт. Никита, спуск Никитский, 52
E-mail: oksanagrebennikova@yandex.ru

Представлены результаты исследований содержания фотосинтетических пигментов и их соотношения в листьях генотипов рода *Ficus* L. в условиях контролируемого обезвоживания. Показано участие хлорофиллов и каротиноидов в защитных реакциях этих растений при гидротермическом стрессе. Так, у засухоустойчивых генотипов при возрастании уровня водного дефицита в условиях различных сочетаний температуры и влажности воздуха содержание пигментов повышается и снижается после снятия стрессового воздействия. Установлено, что резистентные генотипы на разных этапах эксперимента отличаются постоянным соотношением фотосинтетических пигментов. Данный показатель можно использовать в качестве биохимического параметра засухоустойчивости при изучении генотипов рода *Ficus*.

Ключевые слова: *Ficus*; засухоустойчивость; гидротермический стресс; водный дефицит; контролируемое обезвоживание; фотосинтетические пигменты; хлорофиллы; каротиноиды

Введение

В коллекции Никитского ботанического сада произрастают следующие листопадные виды рода *Ficus* L. – *Ficus carica* L., *F. virgata* Roxb., *F. palmata* Forsk. Климатические условия Южного берега Крыма подходят для возделывания данных видов, тем не менее, высокая вероятность наступления в летний период засухи, зачастую сопровождаемой суховеями, может отрицательно отразиться на жизнедеятельности растений [8]. Исходя из этого, вопрос устойчивости к засухе, в котором ведущую роль играют водоудерживающая способность и возобновление нормального протекания физиолого-биохимических процессов после восстановления воды, требует особого внимания. Одним из наиболее чувствительных к воздействию засушливых климатических условий является процесс фотосинтеза. Количественное содержание основных фотосинтетических пигментов, хлорофиллов и каротиноидов, определяет эффективность работы фотосинтетического аппарата листа и может служить показателем устойчивости растения к неблагоприятным условиям внешней среды. Соотношение фотосинтетических пигментов, наряду с их концентрацией, оказывают значительное влияние на процесс метаболизма [5, 7]. Некоторые исследователи полагают, что фотосинтетический потенциал растения прямо пропорционален количеству хлорофиллов в ткани листа [11]. Каротиноиды используются в качестве сигнальных молекул при взаимодействии растений с окружающей средой [12]. Также известно, что относительное содержание воды в листьях положительно коррелирует с уровнем фотосинтеза [10]. Обобщая имеющуюся информацию, следует, что для выявления адаптационной способности растения к стрессовым условиям требуется установить изменения в водном режиме и содержании фотосинтетических пигментов при воздействии негативных факторов. При работе с

литературными источниками данных об изменении содержания хлорофиллов и каротиноидов в условиях засухи у генотипов рода *Ficus* не обнаружено.

Цель наших исследований заключалась в выявлении функциональной связи содержания хлорофиллов, каротиноидов и их соотношения со степенью засухоустойчивости некоторых листопадных видов рода.

Объекты и методы

Объектом исследования послужили листопадные виды рода *Ficus*: *Ficus carica* L., *Ficus palmata* Forsk., *Ficus virgata* Roxb., произрастающие на коллекционных участках Никитского ботанического сада. Вид *F. carica* представлен сортами: 'Сары Стамбульский', 'Сабруция Розовая', 'Крымский Чёрный (Муасон)' и 'Опылитель Никитский'. Ранее была проведена оценка засухоустойчивости исследуемых генотипов. Установлено, что наиболее засухоустойчивыми являются сорта 'Сары Стамбульский', 'Сабруция Розовая' и вид *F. palmata*. Лабильной резистентностью к засухе отличается сорт 'Опылитель Никитский'. Вид *F. virgata* и сорт 'Крымский Чёрный' выявили слабую устойчивость к засухе [3].

Для оценки физиолого-биохимических параметров исследуемых объектов при контролируемом обезвоживании листьев в климатической камере MKF Binder (Германия) был проведен ряд экспериментов при различных условиях увядания (относительно мягких и имитирующих суховея). Относительно мягкие условия увядания осуществлялись при температуре воздуха 25°C и относительной влажности 50%; имитация условий, близких к действию суховея – при температуре воздуха 30°C и относительной влажности 30%.

Физиологические и биохимические показатели в листьях определяли на следующих стадиях эксперимента: полное обводнение (контрольный образец), увядание (в течение 3-4 часов) и восстановление водообеспеченности тканей листа. Оводнённость тканей листьев определяли гравиметрическим методом (высушиванием навесок в термостате при 105°C до постоянного веса); водный дефицит, водоудерживающую способность и стойкость к обезвоживанию рассчитывали с помощью соответствующих методических рекомендаций [4, 6, 9]. Концентрацию хлорофиллов и каротиноидов в листьях определяли спектрофотометрически в ацетоновых экстрактах [2]. Все анализы проводили в трёхкратной повторности. Статистическую обработку проводили с помощью программы MS Excel 2007. В таблицах представлены средние значения определений и их стандартные ошибки.

Результаты и обсуждение

Учитывая, что формирование потенциальной устойчивости к обезвоживанию существенно зависит от определенных показателей погоды летнего сезона, был проведен ряд экспериментов по реакции на гидротермический стресс листьев генотипов рода *Ficus* в контролируемых условиях увядания (относительно мягких и имитирующих суховея).

В начале летнего сезона (май-июнь) гидротермический стресс проводили в относительно мягких условиях (температура воздуха +25°C и относительная влажность воздуха 50%). В этот период оводнённость листьев исследуемых генотипов рода *Ficus* была близка к оптимальной, составляя 96-98% от полного насыщения (табл. 1). Дефицит влаги в тканях находится в пределах 4,6-8,0%.

Таблица 1

Показатели водного режима листьев изучаемых генотипов при контролируемом увядании в относительно мягких условиях

Изучаемые виды и сорта	Оводнение, % от сырого веса	Полное насыщение, % на сырой вес	Дефицит влаги, %	Потеря воды листьями за время завядания, %				Репарация площади листа, %
				1 ч	2 ч	3 ч	4 ч	
'Крымский Чёрный (Муасон)'	69,6±1,5	72,5±1,9	8,0±1,1	8,8	15,9	22,0	29,8	75
'Опылитель Никитский'	69,7±1,3	72,6±1,7	6,8±0,9	12,5	14,4	18,6	19,9	85
'Сабруция Розовая'	68,5±1,1	69,9±2,0	4,6±0,7	6,0	10,2	12,6	14,5	98
'Сары Стамбульский'	67,7±0,9	69,2±1,6	5,5±0,5	6,4	11,0	13,2	15,2	99
<i>Ficus palmata</i> Forsk.	66,7±1,0	68,7±1,8	6,0±0,8	5,3	12,0	15,2	17,4	96
<i>Ficus virgata</i> Roxb.	68,2±1,2	70,3±1,7	7,1±1,0	9,5	16,8	21,6	32,4	70

В контрольном образце, то есть в состоянии полного обводнения листьев, суммарная концентрация хлорофиллов колебалась в пределах 1,85-3,35 мкг/г сухого веса (рис. 1). Самым высоким содержанием данных пигментов отличались листья неустойчивых к засухе сортов вида *F. carica* – 'Крымский Чёрный' и 'Опылитель Никитский'. Содержание хлорофиллов было достаточно высоким и у чувствительного к засухе вида *F. virgata*. Концентрация каротиноидов в листьях изучаемых генотипов варьировала в диапазоне 0,54-0,86 мкг/г сухого веса (табл. 1). Максимальное содержание каротиноидов также было зафиксировано в листьях неустойчивых к засухе сортов вида *F. carica*.

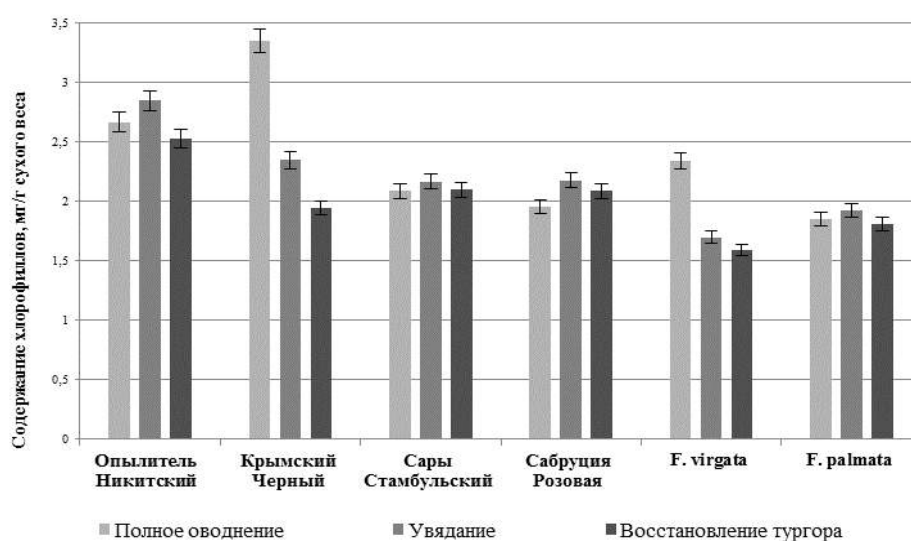


Рис. 1 Количество хлорофиллов в листьях изучаемых генотипов при контролируемом увядании в относительно мягких условиях

Поскольку на метаболические процессы растений значительное влияние оказывает соотношение фотосинтетических пигментов [7], необходимо учитывать эти показатели. В листьях изучаемых генотипов соотношение хлорофиллов к каротиноидам варьировало в диапазоне от 3,3 до 3,9, и не коррелировало со степенью засухоустойчивости (рис. 2).

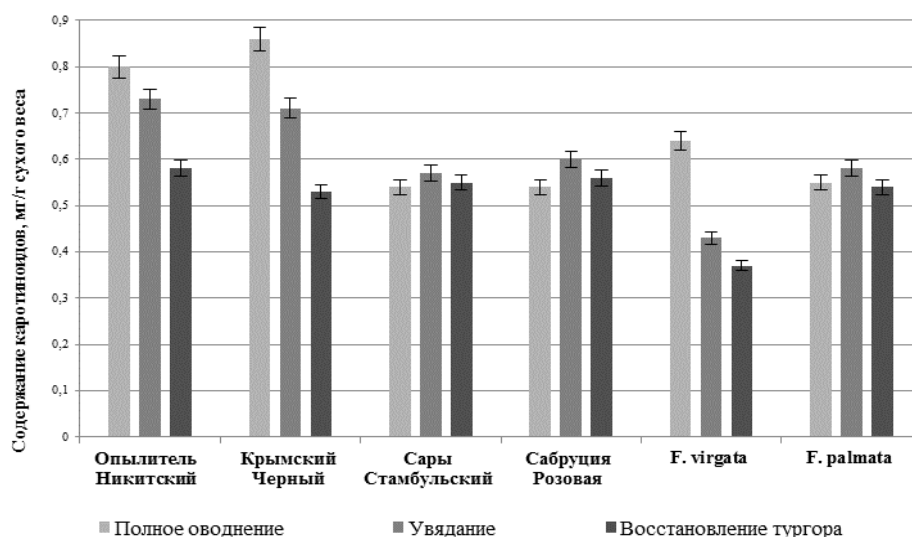


Рис. 2 Количество каротиноидов в листьях изучаемых генотипов при контролируемом увядании в относительно мягких условиях

За 4 часа в относительно мягких условиях увядания листья потеряли от 14,5 до 32,4% влаги, что не превысило уровня сублетального водного дефицита только у сортов 'Сары Стамбульский' и 'Сабруция Розовая'. Минимальные водоудерживающие силы в таких условиях наблюдались у вида *F. virgata* и сорта 'Крымский Чёрный' – их листьями было утрачено 32,4% и 29,8% влаги соответственно. Содержание хлорофиллов незначительно повысилось в листьях сортов 'Сабруция Розовая' и 'Опылитель Никитский', на 11,2 и 6,7% соответственно (табл. 2). Увеличение содержания хлорофиллов произошло, вероятно, за счет синтеза этого пигмента в ответ на стресс. Не смотря на отсутствие света в климатической камере, синтез хлорофилла в листьях протекал до стадии образования непосредственного предшественника хлорофилла – протохлорофиллида. Завершение процесса осуществлялось как быстрая фотореакция, когда листья оказывались на свету [1].

Таблица 2
Соотношение фотосинтетических пигментов в листьях изучаемых генотипов при контролируемом увядании в относительно мягких условиях

	Крымский Черный'	'Опылитель Никитский'	'Сары Стамбульский'	'Сабруция Розовая'	<i>Ficus palmata</i> Forsk.	<i>Ficus virgata</i> Roxb.
Полное оводнение	3,90	3,33	3,84	3,64	3,35	3,65
Увядание	3,33	3,90	3,79	3,64	3,33	3,94
Восстановление тургора	3,68	4,39	3,83	3,76	3,32	4,26

В листьях сорта 'Сары Стамбульский' и вида *F. palmata* содержание хлорофиллов достоверно не изменилось, тогда как у незасухоустойчивых генотипов: сорта 'Крымский Чёрный' и вида *F. virgata* – понизилось, на 29,9 и 27,4% соответственно. Концентрация каротиноидов в листьях исследуемых генотипов изменилась разнонаправленно: понизилась на 8,7-32,8% у неустойчивых к засухе генотипов, достоверно не изменилась у сорта 'Сары Стамбульский' и вида *F. palmata* и повысилась на 11,1% у сорта 'Сабруция Розовая'. Повышение концентрации каротиноидов в листьях происходило, предположительно, за счет перехода этих соединений в свободное состояние из гликозидов каротиноидов и каротин-протеиновых комплексов. Не смотря на отличия в изменении количества пигментов, их соотношение значимо не изменилось в листьях засухоустойчивых генотипов – сортов 'Сары Стамбульский', 'Сабруция Розовая' и вида *F. palmata*. В листьях неустойчивых генотипов соотношение пигментов изменилось неоднозначно. В листьях сорта 'Опылитель Никитский' и вида *F. virgata* соотношение суммы хлорофиллов и каротиноидов повысилось на 17,1 и 7,9% соответственно, а у сорта 'Крымский Чёрный' – понизилось на 14,6%. Изменения в соотношении пигментов в листьях неустойчивых генотипов могут сигнализировать о повреждении фотосинтетического аппарата и влиять на нормальное течение метаболических процессов растения (табл. 3).

Таблица 3

Показатели водного режима листьев изучаемых генотипов в условиях контролируемого увядания, имитирующих суховей

Изучаемые виды и сорта	Оводнение, % от сырого веса	Полное насыщение, % на сырой вес	Дефицит влаги, %	Потеря воды листьями за время завядания, %			Репарация площади листа, %
				1 ч	2 ч	3 ч	
'Крымский Чёрный (Муасон)'	67,4±2,0	74,1±1,9	12,7±1,0	14,1	24,4	36,0	55
'Опылитель Никитский'	67,1±1,3	73,3±1,7	9,1±0,9	14,0	19,1	25,8	75
'Сабруция Розовая'	68,4±1,7	73,5±2,0	4,7±0,6	13,1	16,2	19,6	97
'Сары Стамбульский'	66,5±1,0	72,3±1,6	6,3±0,7	13,0	15,7	20,0	95
<i>Ficus palmata</i> Forsk.	65,7±1,9	71,0±1,8	7,1±0,8	12,8	17,9	21,2	90
<i>Ficus virgata</i> Roxb.	66,8±0,9	73,8±1,7	16,0±0,9	15,1	20,7	27,9	65

После восстановления водоснабжения у сортов 'Сары Стамбульский' и 'Сабруция Розовая' количество восстановленной площади листовой поверхности достигло 98-99%. Достаточно высокую репарационную способность проявили листья вида *F. palmata* (96%). У менее выносливых генотипов уровень репарации составил 70-85%. Содержание хлорофиллов в листьях большинства исследуемых генотипов понизилось на 6,2-17,0%, за исключением устойчивых к засухе сортов 'Сабруция Розовая' и 'Сары Стамбульский', в листьях которых концентрация данных пигментов практически не изменилась. Содержание каротиноидов в листьях изучаемых генотипов

понижилось на 6,7-25,4%, за исключением сорта 'Сары Стамбульский', в листьях которого содержание данных пигментов достоверно не изменилось. Минимальное понижение концентрации каротиноидов было зафиксировано у устойчивых к засухе генотипов. Соотношение пигментов после снятия стрессового воздействия в листьях сортов 'Сары Стамбульский', 'Сабруция Розовая' и вида *F. palmata* осталось практически на том же уровне, повысившись у сортов 'Крымский Чёрный', 'Опылитель Никитский' и вида *F. virgata* на 10,5, 12,6 и 8,1% соответственно.

Полученные результаты продемонстрировали, что листья вида *F. virgata* не восстановились после увядания в относительно мягких условиях, а в листьях сортов 'Крымский Чёрный' и 'Опылитель Никитский' произошли существенные изменения в содержании и соотношении фотосинтетических пигментов, что может привести к нарушению в работе фотосинтетического аппарата. Засухоустойчивые генотипы к данным условиям адаптировались.

В периоды экстремального воздействия засушливых факторов (июль-август) с максимальной вероятностью наступления засухи, сопровождаемой суховеем, контролируемое завядание проводили в условиях, имитирующих суховея (температура воздуха +30°C и относительная влажность воздуха 30%). В этот период содержание воды в листьях снизилось до 90,5-93,0% от состояния полного насыщения. Водный дефицит варьировал в широком диапазоне: от 4,7% у сорта 'Сабруция Розовая' до 16,0% у вида *F. virgata* (табл. 3).

В состоянии полного обводнения листьев суммарное содержание хлорофиллов варьировало в более узких пределах, чем в начале летнего сезона, составляя 2,33-3,01 мкг/г сухого веса (рис. 3). Максимальное количество хлорофиллов накапливали листья неустойчивых к засухе генотипов – сортов 'Крымский Чёрный', 'Опылитель Никитский' и вида *F. virgata*. Концентрация каротиноидов в листьях изучаемых генотипов составляла 0,59-0,69 мкг/г сухого веса, также варьируя в более узком диапазоне по сравнению с показателями мая-июня (рис. 4). Максимальное содержание каротиноидов было зафиксировано в листьях вида *F. virgata*. Соотношение хлорофиллов и каротиноидов в листьях изучаемых растений колебалось в пределах 3,8-4,7 и было выше у неустойчивых генотипов (табл. 4). По сравнению с первой половиной летнего периода, в пигментном комплексе листьев изучаемых генотипов доля каротиноидов снизилась (рис. 3).

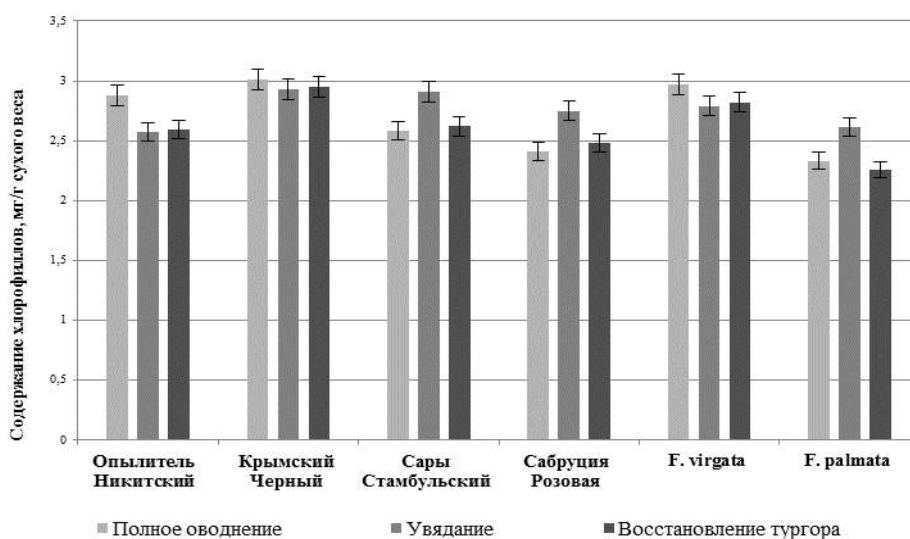


Рис. 3 Количество хлорофиллов в листьях изучаемых генотипов в условиях контролируемого увядания, имитирующих суховея

После увядания в условиях, имитирующих засухей, через 3 часа потеря влаги листьями устойчивых к действию гидротермического стресса сортов 'Сары Стамбульский' и 'Сабруция Розовая' составила не более 20%. Самую слабую способность удерживать влагу проявил сорт 'Крымский Чёрный' – его листья утратили до 36% воды. Содержание хлорофиллов в листьях исследуемых генотипов изменилось разнонаправленно: повысилось на 12,0-14,1% у засухоустойчивых генотипов, практически не изменилось у сорта 'Крымский Чёрный' и понизилось у вида *F. virgata* и сорта 'Опылитель Никитский', на 6,1 и 10,8% соответственно. Концентрация каротиноидов в листьях изучаемых генотипов изменилась аналогично: повысилась у резистентных генотипов, на 9,8-11,5%, и понизилась у чувствительных к засухе генотипов, на 9,2-17,4%. Соотношение суммы хлорофиллов и каротиноидов в листьях засухоустойчивых генотипов – сортов 'Сары Стамбульский', 'Сабруция Розовая' и вида *F. palmata* значимо не изменилось. Лабильный к засухе сорт 'Опылитель Никитский' также продемонстрировал стабильность этого показателя. В листьях сортов 'Крымский Чёрный' и вида *F. virgata* соотношение хлорофиллов и каротиноидов повысилось на 7,3 и 12,9% соответственно (рис. 4).

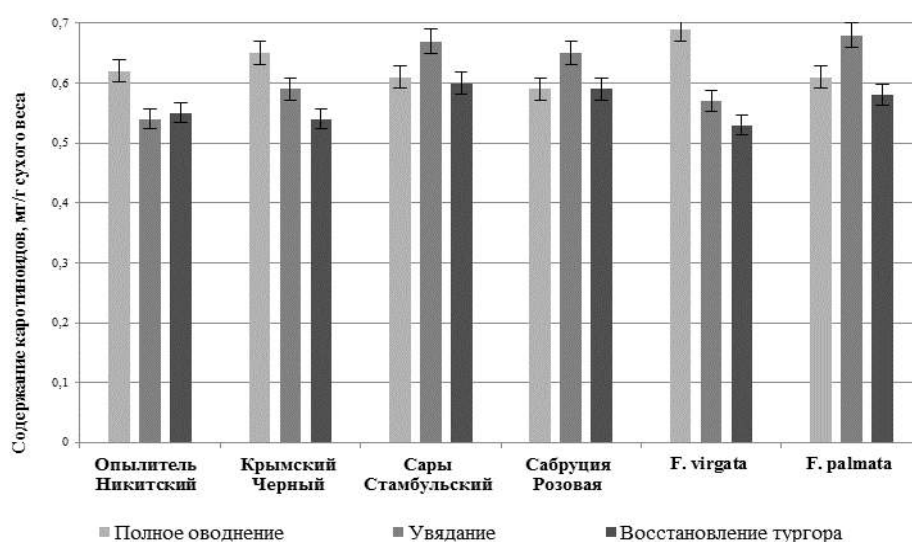


Рис. 4 Количество каротиноидов в листьях изучаемых генотипов в условиях контролируемого увядания, имитирующих засухей

После восстановления водообеспечения у сортов 'Сары Стамбульский' и 'Сабруция Розовая' количество восстановленной ткани листа достигло 95-97%. Минимальный уровень тургесцентности показал сорт 'Крымский Чёрный' – репарация тканей листа составила не более 55%. Также неудовлетворительное восстановление тургора (65%) было отмечено у листьев вида *F. virgata*. После снятия стрессового воздействия суммарная концентрация хлорофиллов в листьях резистентных генотипов: сортов 'Сары Стамбульский', 'Сабруция Розовая' и вида *F. palmata* понизилась на 9,0, 9,8 и 13,4% соответственно. В листьях неустойчивых генотипов: сортов 'Опылитель Никитский', 'Крымский Чёрный' и вида *F. virgata* концентрация хлорофиллов осталась на прежнем уровне. Содержание каротиноидов в листьях изучаемых генотипов понизилось на 7,0-14,7%, за исключением сорта 'Опылитель Никитский', в листьях которого не произошло значимого изменения уровня пигментов. В листьях сортов 'Сары Стамбульский', 'Сабруция Розовая' и вида *F. palmata* концентрация каротиноидов после снятия стрессового воздействия достигла значений,

зафиксированных в контрольном варианте, а именно в состоянии полного обводнения. Соотношение фотосинтетических пигментов после восстановления тургора в листьях резистентных генотипов – сортов 'Сары Стамбульский', 'Сабруция Розовая' и вида *F. palmata* – по-прежнему практически не изменилось. Данный показатель повысился в листьях сорта 'Крымский Чёрный' и вида *F. virgata* на 9,2 и 8,8% соответственно. В листьях сорта 'Опылитель Никитский' в соотношении пигментов произошли противоположные изменения – понижение на 8,5% (табл. 4).

Таблица 4

Соотношение фотосинтетических пигментов в листьях изучаемых генотипов в условиях контролируемого увядания, имитирующих суховеи

	'Крымский Чёрный'	'Опылитель Никитский'	'Сабруция Розовая'	'Сары Стамбульский'	<i>Ficus palmata</i> Forsk.	<i>Ficus virgata</i> Roxb.
Полное обводнение	4,66	4,64	4,07	4,21	3,79	4,33
Увядание	5,00	4,81	4,22	4,33	3,87	4,89
Восстановление тургора	5,46	4,40	4,18	4,34	3,89	5,32

Результаты эксперимента выявили, что листья сортов 'Крымский Чёрный', 'Опылитель Никитский' и вида *F. virgata* не восстанавливаются после влияния стрессовых условий, воспроизводящих засуху с суховеем, а листья сортов 'Сары Стамбульский', 'Сабруция Розовая' и вида *F. palmata* способны адаптироваться к воздействию суховеино-засушливых факторов.

Заключение

Выявлено, что при развитии гидротермического стресса в разных условиях увядания в листьях засухоустойчивых генотипов содержание хлорофиллов и каротиноидов повышается, а после снятия стрессового воздействия – снижается. Полученные результаты свидетельствуют о вовлечении фотосинтетических пигментов в защитные реакции листопадных видов рода *Ficus* при гидротермическом стрессе.

Установлено, что резистентные генотипы на протяжении всего эксперимента характеризуются постоянным соотношением хлорофиллов к каротиноидам в листьях, что даёт основания для использования данного показателя в качестве биохимического маркера засухоустойчивости генотипов рода *Ficus* при гидротермическом стрессе.

Благодарности

Исследования выполнены на оборудовании ЦКП «Физиолого-биохимические исследования растительных объектов» (ФБИ РО) ФГБУН "НБС-ННЦ" (Ялта, Россия).

Список литературы

1. Беляева О.Б., Литвин Ф.Ф. Пути образования пигментных форм на заключительной фотохимической стадии биосинтеза хлорофилла // Успехи биологической химии. – 2009. – Т. 49. – С. 319-340.
2. Гавриленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание. М.: Высшая школа, 1975. 392 с.
3. Гребенникова О.А., Пилькевич Р.А. Сравнительная оценка физиолого-биохимических параметров некоторых видов и сортов *Ficus* в условиях летнего дефицита влаги на Южном берегу Крыма // Учёные записки Крымского федерального

университета им. В. И. Вернадского. Биология. Химия. – 2020. – Том 6 (72). – № 3. – С. 63-74.

4. Еремеев Г.Н. Отбор засухоустойчивых сортов и подвоев плодовых растений: метод. указания / Г.Н. Еремеев, А.И. Лищук. – Ялта, 1974. – 18 с.

5. Киселёва Н.С. Оценка адаптационной способности различных генотипов груши по морфоанатомическому и физиологическому состоянию листьев // Сельскохозяйственная биология. – 2009. – № 3. – С. 34-38.

6. Кушниренко М.Д., Курчатова Г.П., Крюкова Е.В. Методы оценки засухоустойчивости плодовых растений. – Кишинев: Штиинца, 1975. – 20 с.

7. Пахарькова Н.Б., Гетте И.Г., Андреева Е.Б., Масенцова И.В. Сезонные изменения пигментного состава растений разных систематических групп на территории заповедника «Столбы» // Вестник КрасГАУ. – 2014. – №8. – С.139-143.

8. Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ильницкий О.А. Экологический мониторинг Южного берега Крыма. – Симферополь: ИТ Ариал, 2015. – 161 с.

9. Физиологические и биофизические методы в селекции плодовых культур. Методические рекомендации / под ред. А.И. Лищука. – М., 1991. – 67 с.

10. Colom M.R., Vazzana C. Photosynthesis and PSII functionality of drought-resistant and drought-sensitive weeping lovegrass plants // Environ. Exp. Bot. – 2003. – Vol. 49. – P. 135-144.

11. Schlemmer M.R., Francis D.D., Shanahan J.F. and Schepers J.S. Remotely measuring chlorophyll content in corn leaves with differing nitrogen levels and relative water content. // Agron. J. – 2005. – Vol. 97. – P.106-112.

12. Walter M.H., Strack D. Carotenoids and their cleavage products: biosynthesis and functions // Nat. Prod. Rep. – 2011. – Vol. 28. – P.663-692.

Статья поступила в редакцию 09.10.2023 г.

Grebennikova O.A., Pilkevich R.A. The effect of hydrothermal stress on the water regime and the content of photosynthetic pigments in deciduous representatives of *Ficus* L. genus // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2023. – № 149. – P. 157-165

The results of studies of the content of photosynthetic pigments, as well as their ratio in the leaves of *Ficus* species and cultivars under conditions of controlled dehydration, are presented. The participation of chlorophylls and carotenoids in defense reactions under hydrothermal stress has been shown: in drought-resistant genotypes, with an increase in the level of water deficit under conditions of various combinations of temperature and air humidity, the content of pigments increases, decreasing after the removal of stress. It has been established that resistant genotypes at different stages of the experiment differ in a constant ratio of photosynthetic pigments. It is possible to use this indicator as a biochemical parameter of drought resistance of *Ficus* genotypes under hydrothermal stress.

Key words: *Ficus* L.; drought resistance; hydrothermal stress; water deficit; controlled dehydration; photosynthetic pigments; chlorophylls; carotenoids