

УДК 582.477:581.132.1:581.526.13

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ ПИГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА ХВОИ В ГОРНЫХ И РАВНИННЫХ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЯХ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА ОБЫКНОВЕННОГО¹

© 2021 г. Е. А. Тишкина^{a, b, *}, Л. А. Семкина^a, А. А. Григорьев^{b, c}

^aБотанический сад УрО РАН, ул. 8 Марта, 202а, Екатеринбург, 620144 Россия

^bУральский государственный лесотехнический университет, Сибирский тракт, 37, Екатеринбург, 620100 Россия

^cИнститут экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия

*E-mail: elena.mlob1@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.04.2019 г.

После доработки 12.10.2020 г.

Принята к публикации 06.04.2021 г.

Исследовано содержание фотосинтетических пигментов и соотношение их форм в хвое *Juniperus communis* L. подзоны южной тайги (окрестности озера Таватуй и сосновом лесу г. Реж), в горных среднетаежных темнохвойных лесах Южного Урала (хребет Большой Таганай) и Север Красноярского края лиственничного редколесья западной части плато Путорана. Сравнение ценопопуляций в горных и равнинных условиях позволяет оценить адаптационные возможности растений, заключающиеся в изменении соотношения форм пигментов, при этом содержание пигментного состава не зависит от возраста данных генеративных и постгенеративных особей. При сравнительной характеристике фотосинтетических пигментов внутри каждой ценопопуляции установлено, что величина корреляции зависит от географического положения района местообитания можжевельника. Таватуйская ценопопуляция находится в наиболее благоприятных микроклиматических и экологических условиях, и она отличается от других максимальным содержанием общего пигментного фонда. С увеличением высоты над уровнем моря в таганайской ценопопуляции изменяется соотношение различных форм пигментов, увеличивается содержание хлорофилла *b*, участвующего в светособирающем комплексе. В путоранской ценопопуляции отмечено самое высокое содержание каротиноидов, выполняющих функцию защиты от фотоингибирования, но самое низкое содержание зеленых пигментов. Следовательно, изменение соотношения форм пигментов определяет устойчивость растений и их выживаемость в самых суровых условиях.

Ключевые слова: *Juniperus communis* L., фотосинтетические пигменты, равнинные и горные ценопопуляции.

DOI: 10.31857/S0024114821040100

Исследования флористического разнообразия на функциональном уровне необходимы для понимания приспособления растений к условиям существования, распространения видов, прогнозирования динамики растительности при глобальном изменении климата и обострении проблем региональной экологии (Головко и др., 2010). Для характеристики функционального состояния растений наиболее информативными считаются показатели фотосинтетического аппарата (Заленский, 1977; Пьянков, Мокронос, 1993), а среди них – состав, содержание и соотношение пигментов (Любименко, 1963; Maslova, Poroova, 1993; Дымова, Головко, 2007). Пигменты занимают

центральное место в фотосинтезе, обеспечивая поглощение и запасание солнечной энергии. К настоящему времени детально исследованы спектральные свойства и биосинтез основных фотосинтетических пигментов, разработана концепция антенных комплексов и реакционных центров, выявлены фундаментальные механизмы фотосинтеза (Blankenship, 2002). Вместе с тем, значительное разнообразие таксонов растений и экологических условий их обитания определяют актуальность изучения роли пигментов в сбалансированности всех жизненных процессов. Количественное содержание и качественный состав пигментов, изменение их соотношения в листьях – важные и чувствительные показатели физиологического состояния растений и их фотосинтетического аппарата, направленности адаптивных реакций при воздействии стрессовых условий (Лукья-

¹ Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботаническому саду УрО РАН (2018 г.) и Государственного задания Институту экологии растений и животных УрО РАН (2018 г.).

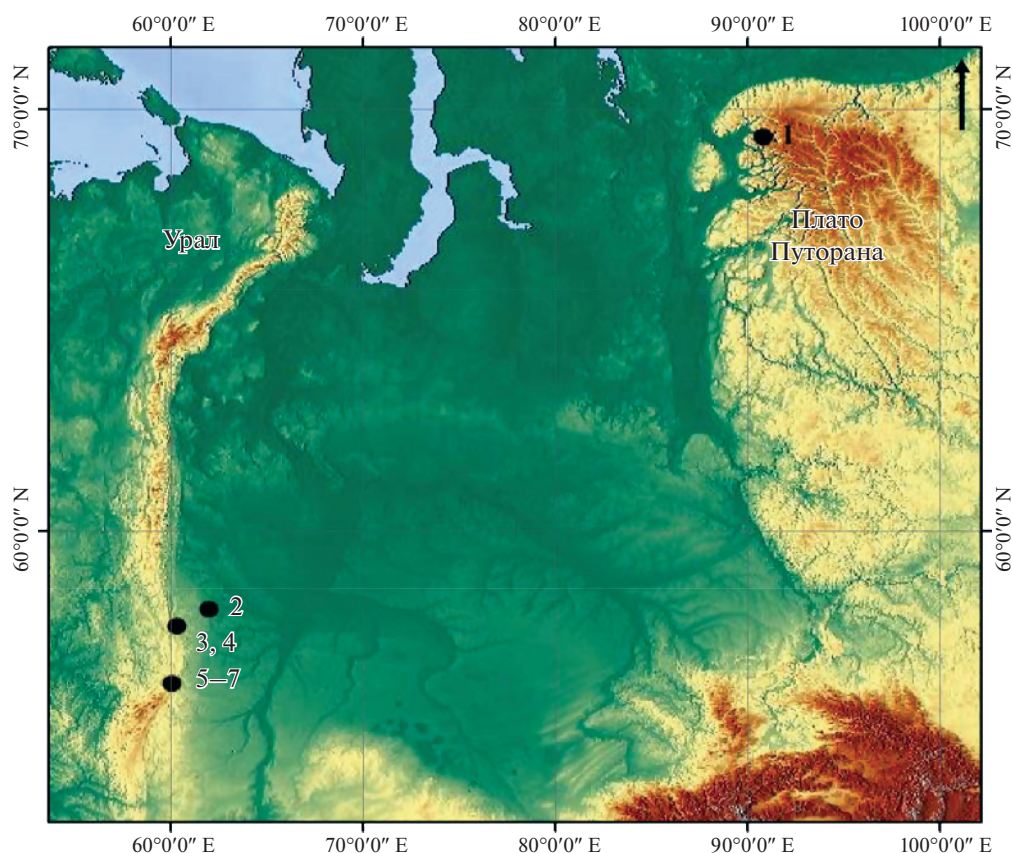


Рис. 1. Географическое положение районов исследования. Фрагменты ценопопуляций можжевельника: 1 – Путоранская, 2 – Режевская, 3, 4 – Таватуйская, 5–7 – Таганайская.

нова и др., 1986; Попова и др., 1984; Корнюшенко, 1992; Маслова и др., 1996). Исследования структурной организации фотосинтетического аппарата можжевельника обыкновенного и его сибирского подвида немногочисленны (Герлинг, 2009; Герлинг, Загирова, 2009).

Цель исследования – выявление особенности содержания пигментов в хвое *Juniperus communis* L. в равнинных и горных ценопопуляциях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования – фрагменты равнинных ценопопуляций *Juniperus communis* L. на Среднем Урале в районе светлохвойных лесов южной тайги (окрестности озера Таватуй и лесопарковая зона г. Реж) и горных ценопопуляций *Juniperus communis* L. subsp. *sibirica* на Южном Урале в подзоне горных среднетаежных темнохвойных лесов хребтовой полосы Урала (хребет Большой Таганай) (Урал и Приуралье, 1968) и в Красноярском крае (северный макросклон плато Путорана, массив Сухие горы) (рис. 1).

Расстояние между горными и равнинными объектами исследования составило 2150 км. Сбор

материала проведен с 5 июня по 13 августа 2018 г. Средние годовые показатели климата в исследованных районах представлены в табл. 1.

Для характеристики местообитания можжевельника определяли высоту над уровнем моря, тип леса или растительное сообщество, состав древостоя и сомкнутость древесного полога. Были отобраны особи *Juniperus communis* L. двух возрастных категорий: до 50 лет – молодые и свыше 100 лет – старые. Возраст определяли по методике А.А. Григорьева с соавт. (2018).

Хвою второго года отбирали в трех биологических повторностях с южной стороны кроны у пяти экземпляров можжевельника. Содержание пигментов определяли в лабораторных условиях в трех аналитических повторностях. Всего было исследовано 165 образцов. Определение хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов проводили прямым спектрофотометрированием на спектрофотометре Odyssey DR/2500 (НАСН, США) в 100%-м ацетоне. Спектрофотометрирование проводили в кювете при длине волны 644, 662 и 440 нм в трех повторностях (Годнев, 1963). Расчеты концентрации каждого пигмента в вытяжке расчи-

Таблица 1. Характеристика местообитаний можжевельника

Ценопопуляция	Номер фрагмента ценопопуляции	Тип леса, растительное сообщество	Высота над уровнем моря, м	Географические координаты	Древостой		Средние климатические характеристики								
					Состав	Сомкнутость крон	2017 г.				2018 г.				
							Среднегодовая температура, °С	Сумма осадков, мм	Высота снежного покрова, см	Средняя температура июля, °С	Средняя температура января, °С	Сумма осадков за вегетационный период, мм			
Путоранская	1	Лиственничное редколесье	600	69°25' с.ш., 90°54' в.д.	10Лц	0.2	-3.2	325	13.9	-4.3	422	12.2	11.5	-26.8	250
	2	Сосняк черничный	190	57°22' с.ш., 61°22' в.д.	10С	0.6	+2.1	202	32	1.7	474	19.2	19.5	-15.7	304
Таватуйская	3	Сосняк черничный	277	57°09' с.ш., 60°12' в.д.	10С	0.7	+2.8	243	24.3	2	453	13.2	19.8	-15.4	277
	4	Сосняк черничный													
Таганайская	5	Еловая редица	1060	55°21' с.ш., 59°54' в.д.	8Е2Б	0.1	+2.1	354	45.7	1.1	616	30.7	18.3	-15.8	332
	6	Еловое редколесье	1075		10Е	0.3									
	7	Лишайниково-гравийная горная тундра	1080		-	-									

Примечание. Состав древостоя: Лц – лиственница сибирская, С – сосна обыкновенная, Е – ель сибирская, Б – береза повислая.

тивали по стандартным формулам (Крючков, Булатова, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Можжевельник обыкновенный – очень пластичный вид, легко адаптируется в разных экотопах (Тишкина, 2009). Растения имеют на опушках и по краям лесных полян исходную форму одноствольного дерева и прямостоячего кустарника, в тундрах – прижатого к почве стланика (Салахов, 2009). В исследованных ценопопуляциях в зависимости от условий обитания выявлены различные жизненные формы можжевельника. В таватуйской ценопопуляции можжевельник имеет лишь одну форму – одноствольного деревца. По данным Н.В. Панюшкиной с соавт. (2012) одноствольные растения могут менять жизненную форму, становясь немногоствольным деревом или кустарником, переходить к вегетативному размножению и образовывать куртины. В режевской ценопопуляции жизненная форма особей представлена на 26% – одноствольным деревцем и на 74% – формой “геоксильного” кустарника. При этом форма “геоксильного” кустарника в данной ценопопуляции формировалась в результате повреждения лидерной оси одноствольного деревца (обламывание ветвей можжевельника для хозяйственных целей) и укоренения нижних ветвей. В таганайской и пудоранской ценопопуляциях на крутых склонах в тундре и на каменистых россыпях выявлена только стланиковая форма *Juniperus communis* L. subsp. *sibirica*. По литературным данным аллозимного анализа не найдено различий между древесными и кустарниковыми формами (Хантемирова, Семериков, 2009).

В горных ценопопуляциях можжевельник встречается только в полосе между границей сомкнутых лесов и редколесий, так как достаточно светолюбив и неконкурентоспособен в условиях высокой сомкнутости древесного яруса и густого подроста и подлеска. Его можно встретить только в разреженных еловых и лиственничных древостоях пудоранской и таганайской ценопопуляций. На открытых участках можжевельник подвергается снежной абразии и морозному иссушению, а аккумуляция снежных масс на склоне обеспечивает его выживание в условиях высокогорий в зимнее время года (Григорьев и др., 2018). В основных фитоценозах равнинные ценопопуляции распространены при сомкнутости крон 0.6–0.7, и с увеличением сомкнутости полога происходит угнетение можжевельника из-за недостатка света. При корреляционном анализе внутри каждой ценопопуляции обнаружена положительная связь между сомкнутостью древес-

ного полога и высотой можжевельника ($r = 0.95$, $p < 0.05$).

Успешная адаптация растительного организма к климатическим условиям в значительной степени зависит от способности его ассимиляционного аппарата адекватно менять структурные параметры для поддержания продукционного процесса (Плюснина, Загирова, 2016). Климатические показатели для произрастания пудоранской ценопопуляции (Красноярский край) являются более суровыми – средняя температура в январе 2018 г. -26.8°C , в июле $+11.5^{\circ}\text{C}$ с коротким вегетационным периодом по сравнению со Средним и Южным Уралом – 90 дней (средняя годовая температура варьирует от 1.1 до 2.8°C). Район светлохвойных лесов отличается сухостью и континентальностью (сумма осадков в 2017 г. не превышала 243 мм, а в 2018 г. – 474 мм, высота снежного покрова составляла до 32 мм в 2017 г. и до 19.2 мм в 2018 г.), при этом в районе местообитания таганайской ценопопуляции климат по сравнению с другими районами Урала более холодный и довольно влажный (сумма осадков в 2017 г. – 354 мм, в 2018 г. – 616 мм).

С увеличением географической широты в связи со снижением высоты солнцестояния уровень инсоляции уменьшается. При этом происходят изменения спектрального состава солнечной энергии и соотношения рассеянного и прямого излучения (Шульгин, 1963). Следовательно, вертикальные изменения режима солнечной радиации отражаются на пигментной системе листьев, от эффективности работы которой напрямую зависит фотосинтетическая продуктивность растений (Иванов и др., 2009).

Исследование показало, что содержание пигментного состава не зависит от возраста особей, поэтому дальнейший анализ производился по общей выборке в каждом фрагменте ценопопуляций можжевельника. Нами установлено, что содержание общего фонда пигментов в таватуйской ценопопуляции выше, чем в таганайской, режевской и пудоранской (рис. 2) (табл. 2). Это связано, во-первых, с оптимальными микроклиматическими и экологическими условиями, во-вторых, с фитоценотической защитой соснового древостоя. Низким содержанием пигментов характеризуются горные ценопопуляции можжевельника. Согласно исследованиям, Т.Г. Масловой и И.А. Поповой (Maslova, Popova, 1993) у растений, произрастающих в крайне суровых условиях, низкое содержание фотосинтетических пигментов связано с действием неблагоприятных факторов, таких как низкая температура или бедность почв. Большинство растений Восточного Памира отличается пониженным содержанием хлорофилла (Попова, 1958).

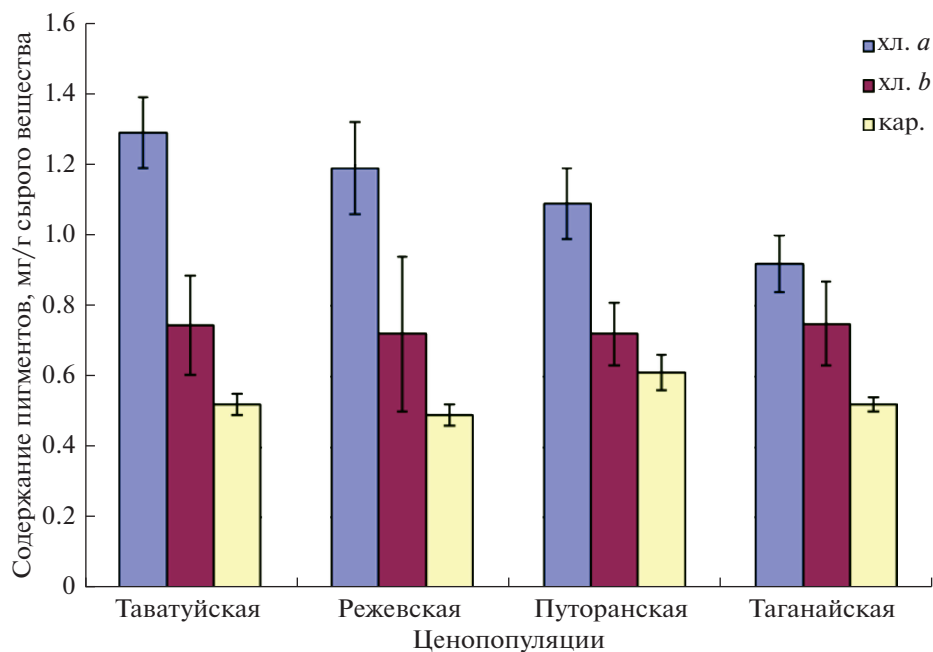


Рис. 2. Содержание фотосинтетических пигментов в горных и равнинных ценопопуляциях можжевельника: 1 – хлорофилл *a*, 2 – хлорофилл *b*, 3 – каротиноиды.

Таблица 2. Содержание хлорофиллов и каротиноидов в хвое можжевельника в горных и равнинных ценопопуляциях

Номер фрагмента ценопопуляции	Содержание пигментов (мг/г ⁻¹) сырого вещества					Соотношение	
	хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	хл. <i>a</i> + <i>b</i>	каротиноиды	сумма пигментов	хлорофилл <i>a</i> : <i>b</i>	хлорофиллы : каротиноиды
Путоранская ценопопуляция							
1	1.09 ± 0.10	0.72 ± 0.09	1.81 ± 0.19	0.61 ± 0.05	2.44 ± 0.22	1.5	3.0
$\bar{X} \pm m\bar{x}$	1.09 ± 0.10	0.72 ± 0.09	1.81 ± 0.19	0.61 ± 0.05	2.44 ± 0.22	1.5	3.0
Режевская ценопопуляция							
2	1.19 ± 0.13	0.74 ± 0.22	1.93 ± 0.35	0.49 ± 0.03	2.37 ± 0.35	1.6	3.3
$\bar{X} \pm m\bar{x}$	1.19 ± 0.13	0.72 ± 0.22	1.93 ± 0.35	0.49 ± 0.03	2.37 ± 0.35	1.6	3.3
Таватуйская ценопопуляция							
3	1.14 ± 0.05	0.72 ± 0.06	1.86 ± 0.11	0.45 ± 0.02	2.31 ± 0.12	1.6	4.1
4	1.44 ± 0.15	0.72 ± 0.22	2.16 ± 0.37	0.60 ± 0.04	2.76 ± 0.37	2	3.6
$\bar{X} \pm m\bar{x}$	1.29 ± 0.1	0.72 ± 0.14	2.03 ± 0.24	0.52 ± 0.03	2.55 ± 0.24	1.8	3.9
Таганайская ценопопуляция							
5	0.89 ± 0.09	0.62 ± 0.10	1.51 ± 0.19	0.52 ± 0.04	2.03 ± 0.21	1.5	2.8
6	0.93 ± 0.08	0.79 ± 0.15	1.72 ± 0.24	0.54 ± 0.02	2.31 ± 0.23	1.2	3.2
7	0.94 ± 0.07	0.86 ± 0.10	1.8 ± 0.17	0.51 ± 0.02	2.31 ± 0.17	1.1	3.5
$\bar{X} \pm m\bar{x}$	0.92 ± 0.08	0.76 ± 0.12	1.68 ± 0.20	0.52 ± 0.02	2.21 ± 0.20	1.2	3.2

Примечание. $\bar{X} \pm m\bar{x}$ – средняя величина со стандартной ошибкой. Во всех ячейках средняя величина со стандартной ошибкой.

По мере увеличения высоты над уровнем моря значительно повышается интенсивность света и меняется его качественный состав, а условия освещения определяют содержание и соотношение пигментов в листе (Тишкина, Семкина, 2017).

В результате исследования в таганайской ценопопуляции, в которой растения произрастают в разнообразных эколого-ценотических условиях на границе леса и тундры в амплитуде высот от 1060 до 1080 м, выявлено, что с увеличением высоты над уровнем моря увеличивается содержание хлорофиллов, при этом снижается соотношение $a : b$ с 1.5 до 1.1 и увеличивается отношение “хлорофиллы : каротиноиды” с 2.8 до 3.5 мг/г⁻¹. Подобные данные получены и другими исследователями (Иванов и др., 2013). Они утверждают, что с увеличением высоты уменьшается доля каротиноидов и увеличивается доля хлорофилла *b*. В условиях высокой освещенности достаточно небольшого количества хлорофилла для протекания фотосинтетического процесса и уменьшения опасности фотодеструкции клетки (Попова и др., 1984). Согласно нашим исследованиям в таганайской ценопопуляции содержание хлорофилла *b* является самым высоким. Анализ данных показал, что существует тесная положительная корреляция между накоплением хлорофилла *a* и *b* ($r = 0.76$, $p < 0.05$). В пигментном комплексе полифункциональную роль в адаптации растений к факторам среды выполняет хлорофилл *b* (Юдина, 2018). Мы предполагаем, что хлорофилл *b* может выполнять защитную функцию: чем больше хлорофилла *b*, тем меньше чувствительность к яркому свету.

Содержание каротиноидов различается в меньшей степени во всех ценопопуляциях можжевельника, кроме пугоранской, где максимальная концентрация каротиноидов, скорее всего, связана с устойчивостью фотосинтетического аппарата к действию резких перепадов температур в течение суток и в период вегетации. Сходные данные получены у можжевельника сибирского на Северном Урале (Герлинг, Загирова, 2009), травянистых растений на Приполярном Урале (Головки и др., 2007) и в высокогорьях Малого Кавказа (Чхубианишвили и др., 2009). А по данным В. Demtig-Adams с соавт. (1996) в условиях высокой инсоляции часто повышена доля каротиноидов, выполняющих в данных условиях функцию защиты от фотоингибирования. Накопление каротиноидов часто положительно коррелирует с содержанием хлорофиллов, так как они являются обязательными компонентами пигмент-белковых комплексов фотосистемы (ФС) I и II (Иванов и др., 2013). Во всех ценопопуляциях можжевельника обнаружена положительная связь содержания хлорофилла *a* и каротиноидов ($r = 0.51$, $p < 0.05$).

Отношение (“хлорофиллы : каротиноиды”) в хвое можжевельника в пугоранской ценопопуляции составляет 3.0, таганайской – 3.2, таватуйской – 3.8 и режевской – 3.3. Интенсивность фотосинтеза зависит не только от содержания хлорофилла *a* и хлорофилла *b*, но и от их соотношения в хлоропластах. Соотношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* варьирует от 1.2 в таганайской до 1.8 в таватуйской ценопопуляции. Содержание зеленых пигментов в хвое равнинных ценопопуляций, произрастающих под пологом средневозрастного соснового древостоя, выше, чем в горных ценопопуляциях можжевельника.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пигментный комплекс растений *Juniperus communis* L. чутко реагирует на уровень инсоляции. Сравнение ценопопуляций в горных и равнинных условиях позволяет оценить адаптационные возможности растений, заключающиеся в изменении соотношения форм пигментов, при этом содержание пигментного состава не зависит от данных возрастных категорий особей. Особую защитную роль при фотоингибировании выполняет хлорофилл *b* и каротиноиды. Наибольшее содержание хлорофилла *b* отмечено в самой высокой точке Таганая – над уровнем моря 1080 м – 0.86, а на абсолютной высоте 1060 м – 0.62 мг/г⁻¹. Самое высокое содержание каротиноидов найдено в пугоранской ценопопуляции 0.61 мг/г⁻¹ (против 0.52, 0.49, 0.52), находящейся в самых суровых условиях существования, но, тем не менее, по сумме пигментов она почти не отличается от других изученных. При сравнительной характеристике фотосинтетических пигментов внутри каждой ценопопуляции установлено, что величина корреляции зависит от географического положения района местообитания можжевельника. Экологическая пластичность фотосинтетического аппарата заключается именно в соотношении различных форм пигментов. Наименьшее содержание пигментов в высокогорной таганайской ценопопуляции (2.21) следует отнести за счет наименьшего накопления основного ассимиляционного пигмента хлорофилла *a* – 0.92 по сравнению с другими ценопопуляциями – 1.29, 1.19, 1.09 мг/г⁻¹. Таким образом, пигментный комплекс растений может служить диагностическим показателем состояния растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Герлинг Н.В., Загирова С.В. Структура и фотосинтез хвой *Juniperus sibirica* Burgsd. (Cupressaceae) на Северном Урале // Ботанический журн. 2009. № 11. С. 1672–1680.

- Герлинг Н.В. Структура и фотосинтез хвои видов р. *Juniperus* на Северо-Востоке европейской части России / Н.В. Герлинг: Автореф. дис. ... канд. биол. наук (03.02.01) Сыктывкар: Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, 2010. 20 с.
- Годнев Т.Н. Хлорофилл, его строение и образование в растении. Минск: Изд-во АН БССР, 1963. 319 с.
- Головки Т.К., Табаленкова Г.Н., Дымова О.В. Пигментный комплекс растений Приполярного Урала // Ботанический журн. 2007. Т. 92. С. 1732–1741.
- Головки Т.К., Далькэ И.В., Дымова О.В., Захожий И.Г., Табаленкова Г.Н. Пигментный комплекс растений природной флоры Европейского Северо-Востока // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2010. № 1. С. 39–46.
- Григорьев А.А., Ерохина О.В., Соковнина С.Ю., Шаламова Ю.В., Балакин Д.С. Продвижение древесно-кустарниковой растительности в горы и изменение состава тундровых сообществ (хр. Зигальга, Южный Урал) // Журн. Сибирского федерального университета. Биология. 2018. № 11(3). С. 218–236.
- Дымова О.В., Головки Т.К. Состояние пигментного аппарата растений живучки ползучей в связи с адаптацией к световым условиям произрастания // Физиология растений. 2007. Т. 54. № 1. С. 47–53.
- Заленский О.В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. Л.: Наука, 1977. 56 с.
- Иванов Л.А., Иванова Л.А., Ронжина Д.А. Закономерности изменения удельной плотности листьев у растений Евразии вдоль градиента аридности // Доклады АН. 2009. Т. 428. С. 135–138.
- Иванов Л.А., Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Юдина П.К. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале // Физиология растений. 2013. Т. 60. № 6. С. 856–864.
- Корнюшенко Г.А., Соловьева Л.В. Экологический анализ содержания пигментов в листьях горно-тундровых кустарничков // Ботанический журн. 1992. Т. 77. № 8. С. 55–77.
- Крючков В.А., Булатова И.К. Практикум по физиологии древесных растений. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, 2006. 248 с.
- Лукьянова Л.М., Марковская Е.Ф., Булычева Т.М. Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики Хибинский горный массив). Апатиты: Изд-во Кольского филиала АН СССР, 1986. 127 с.
- Любименко В.Н. Работы по фотосинтезу и пигментам растений / Отв. ред. Любинского Н.А. Киев: Изд-во АН Украинской ССР, 1963. Т. 2. 681 с.
- Маслова Т.Г., Попова И.А., Корнюшенко Г.А., Королева О.Я. Развитие представлений о функционировании виолаксантинового цикла в фотосинтезе // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 437–449.
- Панюшкина Н.В., Карасева М.А., Демаков Ю.П., Бекмансуров М.В., Карасев В.Н. Распространение и структура ценопопуляций можжевельника в Республике Марий Эл // Вестник МарГТУ. 2012. № 1. С. 24–34.
- Плюснина С.Н., Загурова С.В. Структура фотосинтетического аппарата *Betula nana* (Betulaceae) на Северном и Приполярном Урале // Ботанический журн. 2016. Т. 101. № 3. С. 261–274.
- Попова И.А. О пигментах листьев памирских растений // Ботанический журн. 1958. Т. 48. № 11. С. 1550–1561.
- Попова О.Ф., Слемнев Н.Н., Попова И.А., Маслова Т.Г. Содержание пигментов пластид у растений пустынь Гоби и Каракумы // Ботанический журн. 1984. Т. 69. С. 334–344.
- Попова И.А., Маслова Т.Г., Попова О.Ф. Особенности пигментного аппарата растений разных ботанико-географических зон // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, 1989. С. 115–130.
- Пьянков В.И., Мокронос А.Т. Основные тенденции изменения растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиология растений. 1993. Т. 40. № 4. С. 515–531.
- Салахов Н.В. Эколого-фитоценологическая приуроченность, жизненные формы и популяционная биология *Juniperus communis* L. в Республике Татарстан: Автореф. дис. ... канд. биол. наук (03.00.16). М.: Московский педагогический госуд. ун-т, 2009. 18 с.
- Тишкина Е.А. Закономерности распространения, формовое разнообразие и экологическая приуроченность *Juniperus communis* L. на Урале: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук (06.03.03). Екатеринбург: Уральский гос. лесотехн. ун.-т, 2009. 20 с.
- Тишкина Е.А., Семкина Л.А. Оценка состояния ценопопуляций можжевельника обыкновенного по содержанию фотосинтетических пигментов на Среднем и Южном Урале // Лесоведение. 2017. № 6. С. 127–132.
- Урал и Приуралье / Отв. ред. Комар И.В., Чикишев А.Г. М.: Наука, 1968. 459 с.
- Хантемирова Е.В., Семериков В.Л. Аллозимный полиморфизм разновидностей можжевельника обыкновенного // Лесоведение. 2009. № 1. С. 74–77.
- Чхубианишвили Е.И., Чанишвили Ш.Ш., Качарава Н.Ф., Бадридзе Г.Ш. Структурно-функциональные особенности листьев луговых растений в условиях высокогорий Малого Кавказа // Физиология и биохимия культурных растений. 2009. Т. 41. № 2. С. 132–139.
- Шульгин И.А. Морфофизиологические приспособления растений к свету. М.: Изд-во МГУ, 1963. 74 с.
- Юдина П.К. Структурно-функциональные параметры листьев степных растений Северной Евразии: Дис. канд. биол. наук. (03.02.01). Екатеринбург: Институт экологии растений и животных УрО РАН, 2018. 177 с.
- Blankenship R.E. Molecular Mechanisms of Photosynthesis, 2002. 321 p.
- Demmig-Adams B., Gilmore A.M., Adams W.W. In vivo function of carotenoids in higher plants // FASEB J. 1996. V. 10. P. 403–412.
- Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive Properties of the Pigment Systems // Photosynthetica. 1993. V. 29. P. 195–203.

Ecological Plasticity of *Juniperus communis* L. Needles Pigment Complex in Highland and Lowland Coenopopulations

Ye. A. Tishkina^{1,2,*}, L. A. Semkina¹, and A. A. Grigor'yev^{2,3}

¹Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Bilimbaevskaya st. 32a, Yekaterinburg, 620134 Russia

²Ural State Forest Engineering University, Sibirsky tract, 37, Yekaterinburg, 620100 Russia

³Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8-Marta st. 202, Yekaterinburg, 620144 Russia

*E-mail: elena.mlob1@yandex.ru

The content of photosynthetic pigments and the ratio of their forms has been studied in the needles of *Juniperus communis* L. of the southern taiga subzone (the vicinity of Lake Tavatui and the pine forest of the city of Rezh), in the mountainous middle taiga dark coniferous forests of the Southern Ural (the Bolshoi Taganai ridge) and larch woodlands of the western part of the plateau Putorana in the Northern Krasnoyarsk Territory. Comparing the coenopopulations in mountainous and lowland conditions makes it possible to assess the plants adaptive capabilities, such as changing the ratio of pigment forms, however the content of the pigment composition does not depend on the age of these generative and postgenerative individuals. Comparative characteristics of photosynthetic pigments within each coenopopulation revealed that the magnitude of the correlation depends on the geographical position of the juniper habitat area. The Tavatui coenopopulation is located in the most favorable microclimatic and ecological conditions, and it differs from others in the maximum content of a total pigment fund. With an increase in altitude in the Taganai coenopopulation, the ratio of different forms of pigments changes, and the content of chlorophyll *b*, an essential part of the light-harvesting complex, increases. The Putorana coenopopulation has the highest content of carotenoids, which function as protection against photoinhibition, but the lowest content of green pigments. Thus, a change in the ratio of pigment forms determines the resistance of plants and their survival in the most severe conditions.

Keywords: *Juniperus communis* L., photosynthetic pigments, lowlands and highlands coenopopulations.

Acknowledgements: The study has been conducted within the framework of the State Contract with the Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (2018) and the State Contract with the Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (2018).

REFERENCES

- Blankenship R.E., *Molecular Mechanisms of Photosynthesis*, Oxford and Malden (Massachusetts): Blackwell Science, 2002, 321 p.
- Demmig-Adams B., Gilmore A.M., Adams W.W., In vivo function of carotenoids in higher plants, *FASEB J.*, 1996, Vol. 10, pp. 403–412.
- Maslova T.G., Popova I.A., Adaptive Properties of the Pigment Systems, *Photosynthetica*, 1993, Vol. 29, pp. 195–203.
- Gerling N.V., Zagirova S.V., Struktura i fotosintez khvoi *Juniperus sibirica* (Cupressaceae) na Severnom Urале (Structure and photosynthesis of *Juniperus sibirica* (Cupressaceae) needles in the Northern Urals), *Botanicheskii zhurnal*, 2009, Vol. 94, No. 11, pp. 1672–1680.
- Gerling N.V., *Struktura i fotosintez khvoi vidov r. Juniperus na Severo-Vostoke evropeiskoi chasti Rossii. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Structure and photosynthesis of needles of species of *Juniperus* gen. in northeast of European part of Russia. Extended abstract of candidate's biol. sci. thesis), Syktyvkar: IB Komi NTs UrO RAN, 2010, 18 p.
- Godnev T.N., *Khlороfill: Ego stroenie i obrazovanie v rastenii* (Chlorophyll: The structure and genesis in plants), Minsk: Izd-vo AN BSSR, 1963, 319 p.
- Golovko T.K., Tabalenkova G.N., Dymova O.V., Pigmentnyi kompleks rastenii Pripolyarnogo Urala (Pigment apparatus of Subpolar Ural plants), *Botanicheskii zhurnal*, 2007, Vol. 92, No. 11, pp. 1732–1742.
- Golovko T.K., Dal'ke I.V., Dymova O.V., Zakhzhzhii I.G., Tabalenkova G.N., Pigmentnyi kompleks rastenii prirodnoi flory Evropeiskogo Severo-Vostoka (Pigment complex of natural flora plants of the European North-East), *Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN*, 2010, No. 1, pp. 39–46.
- Grigor'yev A.A., Erokhina O.V., Sokovnina S.Y., Shalau-mova Y.V., Balakin D.S., Prodvizhenie drevessno-kustarnikovoї rastitel'nosti v gory i izmenenie sostava tundrovyykh soobshchestv (khr. Zikal'ga, Yuzhnyi Ural) (The advance of woody and shrub vegetation to the mountains and changes in the composition of tundra communities (Poperechnaya Mountain, the Zikalga Mountain Range in the Southern Urals)), *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya*, 2018, No. 11(3), pp. 218–236.
- Dymova O.V., Golovko T.K., Pigment apparatus in *Ajuga reptans* plants as affected by adaptation to light growth conditions, *Russian J. Plant Physiology*, 2007, Vol. 54, No. 1, pp. 39–45.
- Zalenskii O.V., *Ekologo-fiziologicheskie aspekty izucheniya fotosinteza* (Ecological and physiological aspects of the photosynthesis study), Leningrad: Nauka, 1977, 56 p.
- Ivanov L.A., Ivanova L.A., Ronzhina D.A., Changes in the specific density of leaves of Eurasian plants along the aridity gradient, *Doklady Biological Sciences*, 2009, Vol. 428, No. 1, pp. 430–433.
- Ivanov L.A., Ivanova L.A., Ronzhina D.A., Yudina P.K., Changes in the chlorophyll and carotenoid contents in the leaves of steppe plants along a latitudinal gradient in South

- Ural, *Russian J. Plant Physiology*, 2013, Vol. 60, No. 6, pp. 812–820.
- Korniyushenko G.A., Solov'eva L.V., *Ekologicheskii analiz sodержaniya pigmentov v list'yakh gorno-tundrovyykh kustarnichkov* (The ecological analysis of pigment contents in leaves of the mountain-tundra dwarf-shrubs), *Botanicheskii zhurnal*, 1992, Vol. 77, No. 8, pp. 55–77.
- Kryuchkov V.A., Bulatova I.K., *Praktikum po fiziologii drevnykh rastenii* (Practical course of wooded plants physiology), Yekaterinburg: Izd-vo UrGU, 2006, 248 p.
- Luk'yanova L.M., Markovskaya E.F., Bulycheva T.M., *Gazoozhenie i pigmentnaya sistema rastenii Kol'skoi Subarktiki (Khibinskii gornyi massiv)* (Gaseous exchange and pigment system of plants in the Kola Subarctic (Khibiny mountain range)), Apatity: Izd-vo Kol'skogo filiala AN SSSR, 1986, 127 p.
- Lyubimenko V.N., *Raboty po fotosintezu i pigmentam rastenii* (Research on photosynthesis and plant pigments), Kiev: Izd-vo AN Ukrainkoi SSR, 1963, Vol. 2, 681 p.
- Maslova T.G., Popova I.A., Korniyushenko G.A., Koroleva O.Y., *Razvitie predstavlenii o funktsionirovanii violaksantinovogo tsikla v fotosintezе* (Development of understanding the functioning of the violaxanthin cycle in photosynthesis), *Fiziologiya rastenii*, 1996, Vol. 43, No. 3, pp. 437–449.
- Panyushkina N.V., Karaseva M.A., Demakov Y.P., Bekmansurov M.V., Karasev V.N., *Rasprostraneniye i struktura tsenopopulyatsii mozhzhevel'nika v Respublike Marii El* (Ground cedar cenopopulations structure and distribution in the Republic of Maru El), *Vestnik MarGTU, Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie*, 2012, No. 1, pp. 24–34.
- Plyusnina S.N., Zagirova S.V., *Struktura fotosinteticheskogo apparata Betula nana (Betulaceae) na Severnom i Pripol'yarnom Urale* (Structure of *Betula nana* (Betulaceae) photosynthetic apparatus in the Northern and Subpolar Urals), *Botanicheskii zhurnal*, 2016, Vol. 101, No. 3, pp. 261–274.
- Popova I.A., *O pigmentakh list'ev pamiirskikh rastenii* (Pigments of plant leaves in Pamir), *Botanicheskii zhurnal*, 1958, Vol. 43, No. 11, pp. 1550–1561.
- Popova O.F., Slemnev N.N., Popova I.A., Maslova T.G., *Soderzhanie pigmentov plastid u rastenii pustyn' Gobi i Karakumy* (The content of plastid pigments in the plants of Gobi and Karacum Deserts), *Botanicheskii zhurnal*, 1984, Vol. 69, No. 3, pp. 334–344.
- Popova I.A., Maslova T.G., Popova O.F., *Osobennosti pigmentnogo apparata rastenii razlichnykh botaniko-geograficheskikh zon* (Features of pigment apparatus of plants in different botanic and geographical domains), In: *Ekologo-fiziologicheskie issledovaniya fotosintezа i dykhaniya rastenii* (Eco-physiological studies of photosynthesis and plant respiration), Leningrad: Nauka, 1989, pp. 115–139.
- P'yankov V.I., Mokronosov A.T., *Osnovnye tendentsii izmeneniya rastitel'nosti Zemli v svyazi s global'nym potepleniem klimata* (The main trends in changes in the vegetation of the Earth due to global warming), *Fiziologiya rastenii*, 1993, Vol. 40, No. 4, pp. 515–531.
- Salakhov N.V., *Ekologo-fitosenoticheskaya priurochennost', zhiznennyye formy i populyatsionnaya biologiya Juniperus communis L. v Respublike Tatarstan. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Eco-phytocoenotic preference, lifeforms and population biology of *Juniperus communis* L. in the Republic of Tatarstan. Extended abstract of candidate's biol. sci. thesis), Moscow: MGPU, 2009, 18 p.
- Tishkina E.A., *Zakonomernosti rasprostraneniya, formovoye raznoobrazie i ekologicheskaya priurochennost' Juniperus communis L. na Urale. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* (Regularities in spatial patterns, diversity of forms, and environmental occurrence of *Juniperus communis* L. in Urals. Extended abstract of candidate's biol. sci. thesis), Yekaterinburg: UGLTU, 2009, 20 p.
- Tishkina E.A., Semkina L.A., *Otsenka sostoyaniya tsenopopulyatsii mozhzhevel'nika obyknovennogo po sodержaniyu fotosinteticheskikh pigmentov na Srednem i Yuzhnom Urale* (Health assessment based on photosynthetic pigments contents in cenopopulations of common juniper in Middle and Southern Ural), *Lesovedeniye*, 2017, No. 6, pp. 127–132.
- Ural i Priural'e* (Ural and Cis-Urals region), Moscow: Nauka, 1968.
- Khantemirova E.V., Semerikov V.L., *Allozimnyi polimorfizm raznovidnostei mozhzhevel'nika obyknovennogo* (Allozyme polymorphism of *Juniperus communis* L. varieties), *Lesovedeniye*, 2009, No. 1, pp. 74–77.
- Chkhubianishvili E.I., Chanishvili S.S., Kacharava N.F., Badridze G.S., *Strukturno-funktsional'nye osobennosti list'ev lugovykh rastenii v usloviyakh vysokogorii Malogo Kavkaza* (Structural and functional features of the leaves of meadow plants in the high mountains of the Caucasus Minor), *Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenii*, 2009, Vol. 41, No. 2, pp. 132–139.
- Shul'gin I.A., *Morfofiziologicheskie prispособleniya rastenii k svetu* (Plants morphophysiological adaptations to light), Moscow: Izd-vo MGU, 1963, 74 p.
- Yudina P.K., *Strukturno-funktsional'nye parametry list'ev stepnykh rastenii Severnoi Evrazii. Dis. kand. biol. nauk.* (Structural and functional parameters of the leaves of steppe plants of Northern Eurasia. Candidate's biol. sci. thesis), Ekaterinburg: Institut ekologii rastenii i zhivotnykh UrO RAN, 2018, 177 p.