

ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ХВОЕ ИНТРОДУКЦИОННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *JUNIPERUS COMMUNIS* L.

© 2018 Е.А. Тишкина, Л.А. Семкина

Ботанический сад Уральского отделения РАН, г. Екатеринбург

Статья поступила в редакцию 29.10.2018

Проведены комплексные исследования состояния растений можжевельника обыкновенного в созданных интродукционных популяциях. Объекты исследования находятся в зоне южной тайги 57° 30' с.ш. и 63° 43' в.д. Наряду с морфологическими показателями исследованы условия произрастания – определены типы почв и основные минеральные элементы. В течение трех лет изучена сезонная динамика содержания хлорофиллов и каротиноидов в хвое можжевельника в “ботанической” и “лесопарковой” популяциях, отличающихся по уровню структурированности почв и влагообеспеченности. В типичных условиях Среднего Урала (2014) содержание зеленых пигментов достигает максимума в августе с постепенным снижением к осени. Среднегодовые показатели накопления хлорофиллов в растениях лесопарковой популяции в 2016 г. выше и составили 3,01 против 2,5 мг/г. 2015 год был влажным, сумма осадков от нормы +160%, в связи с этим содержание хлорофиллов в августе составило в лесопарковой популяции 3,1, в ботанической 2,8, а в 2016 году аномально сухом и жарком – соответственно 2,37 и 2,65 мг/г. В 2016г. максимальное накопление пигментов отмечено в марте за счет увеличения образования хлорофилла *a*, т.к. уже в марте произошло расхождение пластид, выход из состояния покоя и начало наступления вегетационного периода. В стрессовых ситуациях возрастает содержание хлорофилла *b*, который участвует в светособирающем комплексе фотосистемы II, стабилизирует пигментный комплекс и является приспособительной особенностью *Juniperus communis* L. По сравнению с другими вечнозелеными видами хвойных соотношение хлорофилла *a/b* оказалось более низким, в среднем от 0,94 до 2,21 в то время как у других видов это соотношение от 2,5 до 3. Содержание хлорофиллов в хвое чутко реагирует на изменения погодных условий и условий местообитания растений. Сезонная динамика хлорофиллов и каротиноидов в хвое *Juniperus communis* L. подчиняется общим закономерностям, свойственным для вечнозеленых хвойных растений.

Ключевые слова: можжевельник обыкновенный, интродукционные популяции, хлорофиллы, каротиноиды, почвенные условия.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботанического сада УрО РАН

ВВЕДЕНИЕ

Можжевельник обыкновенный вечнозеленый широкоареальный вид - встречается почти на всех континентах, и должен обладать высокой амплитудой изменчивости, тем не менее, является труднокультивируемым видом. В ботаническом саду был опыт по выращиванию можжевельника, выращено около тысячи экземпляров из семян, собранных в Режевском районе Свердловской области. Растения находились в питомнике вблизи соснового древостоя – условия соответствовали естественному ареалу, но в течение 10-15 лет они все-таки постепенно все

погибли. В практике декоративного садоводства отобрано много форм, которые хорошо размножаются зеленым черенкованием и широко используются в озеленении. В 2007 году были созданы интродукционные популяции.

Исследованию структурно-функциональных особенностей фотосинтетического аппарата хвойных видов и влиянию неблагоприятных условий среды посвящено немало работ [1, 2]. Выявлены сезонные изменения накопления фотосинтетических пигментов у ели сибирской, сосны обыкновенной и др. видов [3, 4]. Вместе с тем, следует отметить, что исследования фотосинтетического аппарата можжевельника обыкновенного в различных местообитаниях и в культуре является до сих пор мало изученным. При интродукционных перемещениях происходят изменения физиологических функций, пластичности, содержания хлорофиллов и каротиноидов – главных фоторецепторов фотосинтезирующей клетки [5].

Цель исследования – изучение изменений накопления пластидных пигментов в хвое

Тишкина Елена Александровна, кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник лаборатории экологии древесных растений.

E-mail: elena.tlob1@yandex.ru

Семкина Лидия Александровна, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии древесных растений.

E-mail: lidia.semkina@botgard.uran.ru

Juniperus communis L. при различных конstellациях факторов внешней среды в течение трех летнего наблюдения.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Первая интродукционная «лесопарковая» популяция создана в 2007 году из семян, собранных в Государственном Башкирском заповеднике, вблизи лесопарка им. Лесоводов России в разреженном сосновом древостое. Сеянцы выращены в закрытом грунте на участке группы новых плодовых и декоративных культур в Ботаническом саду УрО РАН при участии А.П. Кожевникова и в 3-х летнем возрасте высажены на постоянное место. Вторая «ботаническая» интродукционная популяция находится в заповедной части Ботанического сада УрО РАН г.Екатеринбурга. Растения выращены из черенков, взятых в 2000 году в Шалинском районе Свердловской области. У каждой особи можжевельника проводили замеры высоты, диаметра кроны в двух взаимно перпендикулярных направлениях, диаметра их корневой шейки и угла отхождения боковых ветвей. Для определения объема кроны использовали формулу объема пирамиды [6].

Кроме морфологических особенностей для оценки состояния растений можжевельника обыкновенного использовали показатель накопления в хвое фотосинтетических пигментов. Для исследования брали не менее трех навесок хвои 2-летнего возраста с южной стороны кроны на высоте 1,3 м у пяти экземпляров. Определение хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов проводили прямым спектрофотометрированием на спектрофотометре Odyssey DR/2500 (НАСН, США) в период с января по декабрь 2014-2016 г. Спектрофотометрирование проводили в кювете с толщиной слоя 1 см при длине волны 644, 662 и 440 нм в трех повторностях [7]. Рассчитывали концентрацию пигментов в вытяжке по стандартным формулам [8].

Типы почв идентифицированы по классификации почв СССР [9] с дополнением, изложенным в учебном пособии «Антропогенные почвы» [10]. Почвы на обоих участках – лесные, бурые, оподзоленные, маломощные, среднесуглинистые. В лесопарке почвы рыхлые с порозностью 63 %, рН 6,2-6,4 и являются благоприятными для произрастания, в ботаническом саду почвы более плотные с порозностью 52%, с довольно низкой рН – 5,3-5,4. Химический анализ почв выполнен в лаборатории почвоведения на кафедре лесоводства в УГЛТУ общепринятыми методами. Почвы в лесопарке им. Лесоводов России по содержанию доступного калия во всех горизонтах -7,1 мг/на 100г. почвы, доступного фосфора – 8,7 и отнесены к среднеобеспечен-

ным. В почвах ботанического сада доступный калий составляет 5,7, а фосфор – 2,7.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Растения, растущие вблизи лесопарка, хорошо развиваются и имеют форму дерева, высотой от 1,4 до 2,25 м, с проекцией кроны от 0,104 до 0,237 м². Растения можжевельника обыкновенного в ботаническом саду страдают от недостатка питательных веществ и влаги, т.к. некоторые из них оказались под пологом крупной березы. Хотя их высота почти не отличается, но идет разрастание нижних побегов вширь, поэтому проекция кроны колеблется от 0,141 до 3,2 м² (табл.1). Исследования показали, что фотосинтетические пигменты чувствительны к перепадам температур и влаги, и хорошо отражают состояние растений. В течение трех лет прослежена динамика содержания хлорофиллов и каротиноидов. 2014 год был типичным по погодным условиям Среднего Урала, и максимальное накопление пигментов отмечено в августе с постепенным снижением к концу вегетационного периода (рис.1), такая же закономерность получена для растений ботанического сада г.Сыктывкара [11].

По данным Н.В. Герлинг [12] в растущей хвое можжевельника обыкновенного в ельнике чернично-сфагновом концентрация зеленых пигментов и каротиноидов увеличивалась с июня по июль. В период обильных осадков в августе наблюдалось заметное снижение содержания хлорофиллов, при этом содержание каротиноидов продолжало возрастать до конца вегетационного сезона. С окончанием дождливого периода количество хлорофиллов восстановилось до прежнего уровня.

При изменении освещенности, влажности воздуха, почвы и температурного режима содержание пигментов в хлоропластах подвержено изменениям. 2015 и 2016 годы оказались аномальными, особенно 2016 – очень жарким и сухим, 2015 г. был влажным, сумма осадков составляла от нормы +160%, в связи с этим содержание хлорофиллов в августе составило в лесопарковой популяции 3,1, в ботанической 2,8, а в 2016 году аномально сухом и жарком – соответственно 2,37 и 2,65 мг/г. (табл.2). В 2015 г. и 2016 г. максимальное накопление пигментов в хвое ботанической популяции отмечено в марте, т.к. в 2015 г. отмечено более высокие температуры (превышение 1,8°C) и высокая инсоляция (рис. 2).

В зимний период происходят нарушения субмикроскопических структур в хлоропластах, и обычно до марта сохраняется плотный пластидный конгломерат [13]. Но в эти аномальные годы уже в марте произошло расхождение

Таблица 1. Морфологические показатели модельных особей можжевельника обыкновенного

№ п/п	Высота, м	Объем кроны, м ³	Площадь проекции кроны, м ²
Лесопарк им. Лесоводов России			
1	1,9	0,114	0,180
2	1,4	0,082	0,177
3	1,75	0,073	0,126
4	2,25	0,178	0,237
5	1,7	0,059	0,104
среднее ($\bar{X} \pm m_x$)	1,8±0,14	0,11±0,02	0,16±0,02
Ботанический сад УрО РАН			
1	1,88	0,443	0,708
2	1,41	0,418	0,890
3	1,82	1,94	3,203
4	1,6	0,075	0,141
5	2,13	0,451	0,635
среднее ($\bar{X} \pm m_x$)	1,77±0,12	0,67±0,33	1,22±0,54

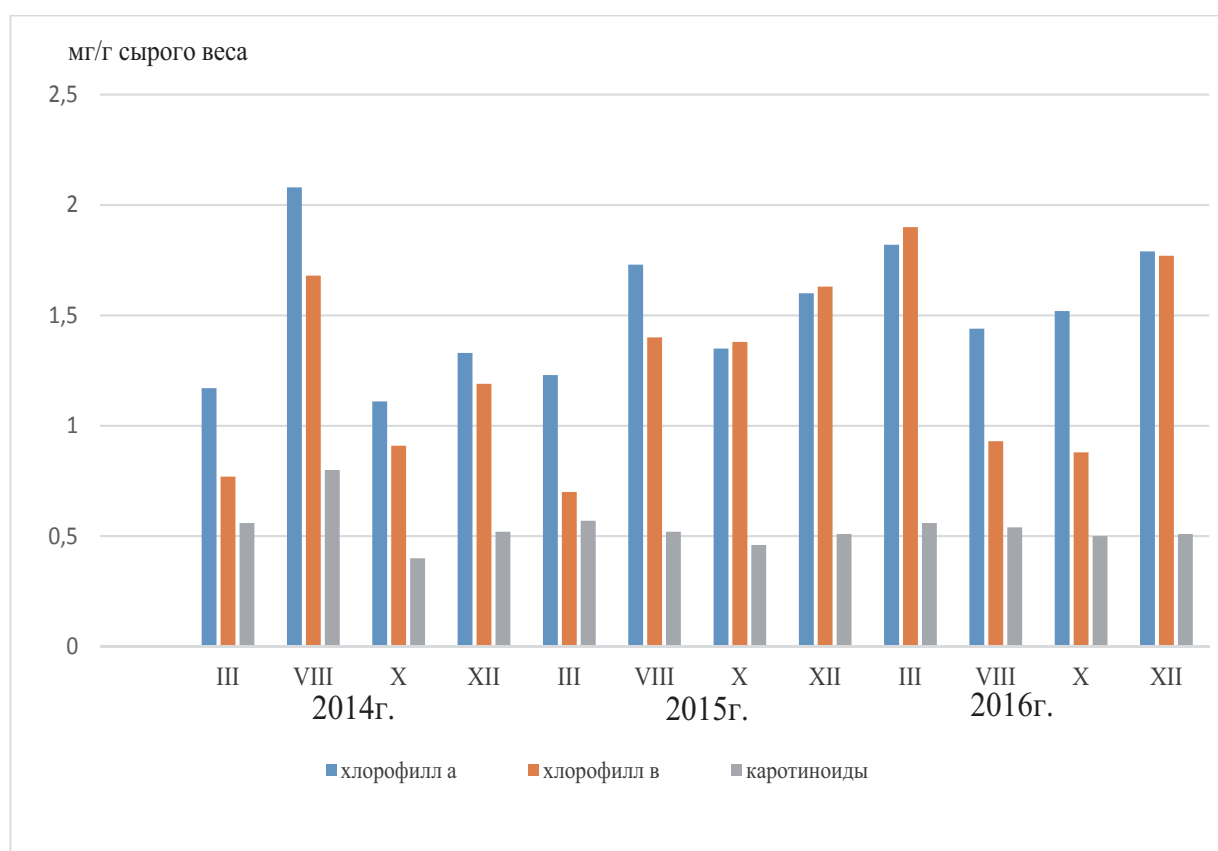


Рис. 1. Сезонная динамика накопления пигментов в хвое можжевельника обыкновенного в лесопарковой интродукционной популяции:
по вертикали – накопление пигментов, мг/г сырого вещества;
по горизонтали – месяц: III- март, VIII – август, X – октябрь, XII – декабрь

Таблица 2. Характеристика погодных условий в годы исследования в г. Екатеринбурге

Месяцы	Средняя температура воздуха, °С			Отклонение среднемесячной температуры от нормы, °С			Сумма осадков, мм			Сумма осадков от нормы, %		
	годы											
	2014	2015	2016	2014	2015	2016	2014	2015	2016	2014	2015	2016
Февраль	-14,8	-6	-4,1	-3,7	+5,1	+7	33	5	6	165	25	30
Март	-1,3	-2	-3,5	+2,5	+1,8	+0,3	34	7	21	162	33	100
Июль	+14,4	+15,4	+20,2	-4,6	-3,6	+1,2	114	119	31	127	132	34
Август	+17,2	+13,3	+23	+1,3	-2,6	+7,1	72	117	24	99	160	33
Сентябрь	+9,1	+11,4	+11,2	-0,7	+1,6	+1,4	14	29	57	24	50	98
Октябрь	-1,5	+0,1	+0,8	-4,9	-3,3	-2,6	81	72	35	208	185	90
Ноябрь	-5,7	-7,4	-10,5	+0,1	-1,6	-4,7	19	30	56	58	91	170
Декабрь	-8,5	-7,3	-15,3	+2,5	+3,7	4,3	20	40	26	74	148	96

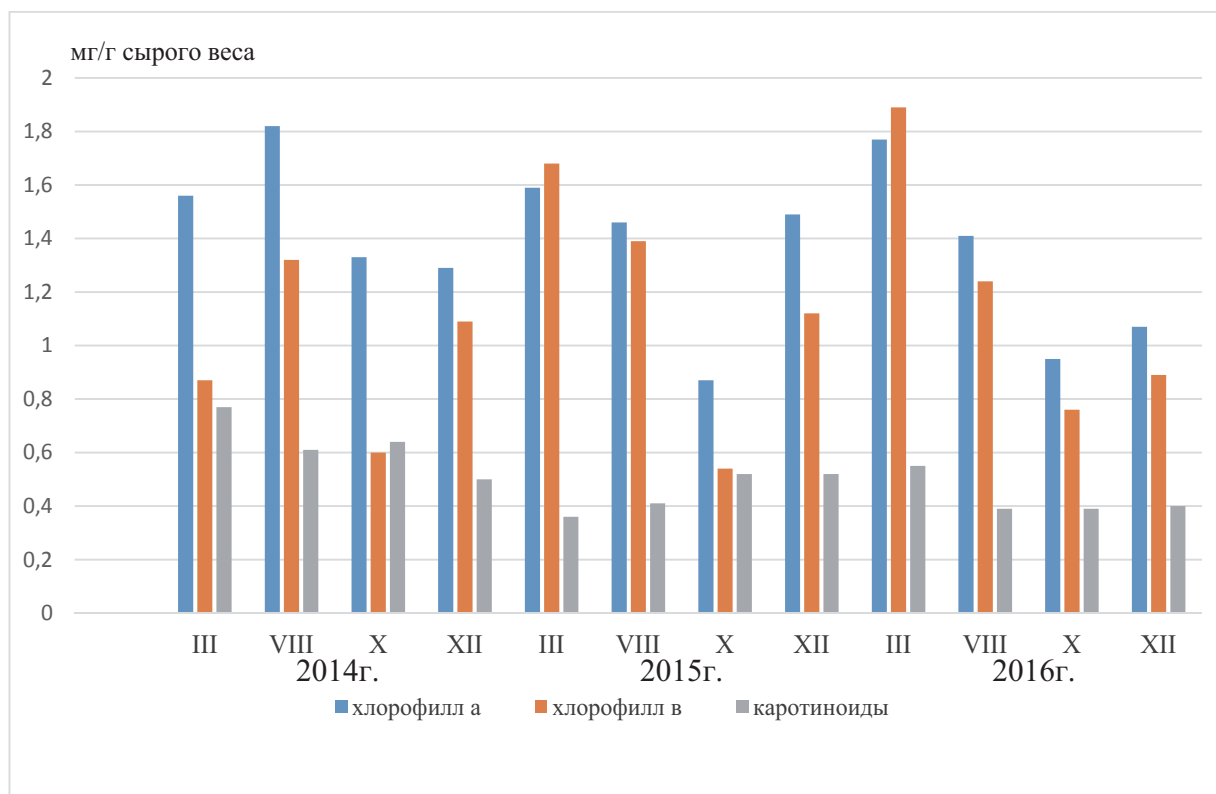


Рис. 2. Сезонная динамика накопления пигментов в хвое можжевельника обыкновенного в ботанической интродукционной популяции:
 по вертикали – накопление пигментов, мг/г сырого вещества;
 по горизонтали – месяц: III- март, VIII – август, X – октябрь, XII – декабрь

пластид, выход из состояния покоя и начало наступления вегетационного периода. При рассмотрении сезонной динамики прослеживается прямая зависимость от погодных условий по накоплению хлорофилла *a* и *b*.

Особенно следует заметить, что в стрессовых ситуациях возрастает содержание хлорофилла *b* в марте, который участвует в светособирающем

комплексе фотосистемы II и приспособлении растений. Хлорофилл *b* необходим для образования и поддержания многотилакоидных гран хлоропластов для осуществления эффективного фотосинтеза [14]. Аномально жаркое лето, засушливая весна и дефицит влаги 2016г. привело к интенсивному иссушению корнеобитаемого горизонта почвы в местообитаниях можжевель-

Таблица 3. Сезонная динамика накопления пигментов в интродукционных популяциях можжевельника обыкновенного

Интродукционные популяций	Время сбора образцов	Хлорофиллы, мг/г сырого вещества					
		a+b			a:b		
		2014	2015	2016	2014	2015	2016
Лесопарковая	Март	1,94	1,93	3,72	1,52	1,76	0,96
	Август	3,76	3,13	2,37	1,23	1,24	1,54
	Октябрь	2,02	2,73	2,40	1,22	0,98	1,73
	Декабрь	2,52	3,37	3,56	1,11	0,98	1,01
	среднее	2,56	2,79	3,01	1,27	1,24	1,31
Ботаническая	Март	2,43	3,27	3,66	1,79	0,95	0,94
	Август	3,14	2,85	2,65	1,38	1,05	1,14
	Октябрь	1,93	1,41	1,71	2,21	1,61	1,25
	Декабрь	2,38	2,61	1,96	1,18	1,33	1,20
	среднее	2,47	2,54	2,50	1,64	1,24	1,13

ника, что явилось лимитирующим фактором для накопления хлорофиллов в хвое. Поэтому минимальное значение хлорофилла *a* и *b* в августе 2016г. характеризуется для обоих интродукционных популяций можжевельника. Среднегодовые показатели накопления хлорофиллов выше в лесопарковой популяции в течение трех лет – 2,56; 2,79; 3,01 уровень накопления хлорофиллов в ботанической популяции ниже – 2,47; 2,54; 2,50 мг/г (табл.3). Это согласуется с более низкими показателями минерального питания и влагообеспеченности. Сезонная динамика содержания пигментов в хвое можжевельника не отличается от ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. и ели колючей *Picea pungens*, Engl. у которых количество пигментов снижается в период интенсивных ростовых процессов [15].

Можжевельник отличается от других видов хвойных тем, что на многих этапах развития содержание хлорофилла *b* превышает содержание хлорофилла *a*, поэтому соотношение хлорофиллов более низкое и колеблется от 0,94 до 2,21. Согласно исследованиям С.А. Мамаева [16] для сосны обыкновенной данный показатель равен 2,69-2,80. Максимального значения соотношения компонентов хлорофиллов достигалось у однолетней хвои в августе-сентябре (3,18-3,33).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши исследования показали, что содержание хлорофиллов в хвое можжевельника обыкновенного является хорошим диагностическим показателем состояния растений. Образование хлорофиллов зависит от антропогенных воздействий [17], условий местообитания – равнинные и горные [18] и погодных условий. Содержа-

ние хлорофиллов у растений, произрастающих в равнинных экологически чистых ценопопуляциях более высокое, а в горных – более низкое. В зависимости от температуры и влажности содержание пигментов значительно уменьшилось – от 3,76 до 2,37 мг/г в 2016 г. Адаптационной особенностью можжевельника обыкновенного в стрессовых ситуациях является повышенное образование хлорофилла *b*, тем самым, стабилизируя состояние пигментного комплекса. Сезонная динамика хлорофиллов и каротиноидов в хвое *Juniperus communis* L. подчиняется общим закономерностям, свойственным для вечнозеленых хвойных растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Иванов Л.А., Орлова И.М. К вопросу о зимнем фотосинтезе наших хвойных // Ж.. русс. бот. о-ва. 1931. Т.16. №2-3. С.139-157.
2. Правдин Л.Ф., Щербина К.Г. Динамика содержания хлорофилла в хвое и жирность семян сосны обыкновенной разного географического происхождения // Вопросы лесоводства и лесоведения. Красноярск: Тр. ин-та леса и древесины, 1961. Т.2. С.90-98.
3. Тужилкина В.В. Пигментный комплекс хвои сосны в лесах европейского Северо-Востока // Лесоведение. 2012. №4. С.16-23.
4. Титова М.С. Особенности фотосинтезирующей активности хвои интродуцированных видов *Picea* A. Dietr. в дендрарии горнотаежной станции // Фундаментальные исследования. 2013. №11. С.128-132.
5. Тарчевский И.А., Андрианова И.А. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы // Физиология растений. 1980. Т.27. Вып.2. С.390-395.
6. Семечковые культуры (яблоня, груша, айва) / Красова Н.Г., Жданов В.В., Долматов Е.А., Можар Н.В.

- // Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур. Орел: ВНИИСПК, 1999. С. 253–299.
7. Годнев Т.Н. Хлорофилл, его строение и образование в растении. Минск: Изд-во АНБССР, 1963. 319 с.
 8. Крючков В.А., Булатова И.К. Практикум по физиологии древесных растений. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2006. 248с.
 9. Егоров В.В., Иванова Е.Н., Фридланд В.М. [и др.]. Классификация и диагностика почв СССР М.: Колос, 1977. 225 с.
 10. Антропогенные почвы: генезис, география, рекультивация / М.И. Герасимова, М.Н. Строгонова, И.В. Можарова, Т.В. Прокофьева. Смоленск: Ойкумена, 2003. 268 с.
 11. Яцко Я.Н., Дымова О.В., Головки Т.К. Пигментный комплекс зимне - и вечнозеленых растений в подзоне средней тайги европейского северо-востока // Бот. журн. 2009. Т.94. №12. С. 1812-1820.
 12. Герлинг Н.В. Структура и фотосинтез хвои видов р. *Juniperus* на Северо-Востоке европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2010. 20 с.
 13. Овсянников А.Ю., Семкина Л.А. Сезонные изменения активности фотосистемы II и локализация хлоропластов в клетках хвои растений рода *Picea* (*Pinaceae*) // Бот. журн. 2014. Т.99. №9. С.977-988.
 14. Тютерева Е.В., Иванова А.Н., Войцеховская О.В. К вопросу о роли хлорофилла в онтогенетических адаптациях растений // Успехи соврем. биол. 2014. Т.134. №3. С.249-356.
 15. Овсянников А.Ю. Сезонная структурно-функциональная трансформация фотосинтетического аппарата хвои *Picea pungens* Engl. и *P. obovata* Ledeb. на территории Ботанического сада УрО РАН (г.Екатеринбург): Автореф. дисс... канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 2015. 24 с.
 16. Мамаев С.А. Сезонная и возрастная динамика содержания хлорофилла *a* и *b* в хвое сосны // Физиология и экология древесных растений. Свердловск: Тр. Института биологии Уральского филиала АН СССР, 1965. Вып.43. С.37-41.
 17. Тишкина Е.А., Семкина Л.А. Влияние антропогенных воздействий на устойчивость ценопопуляций *JUNIPERUS COMMUNIS* L. на Среднем Урале // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле. 2016. Т.26. Вып.1. С.79-84.
 18. 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.

PECULIARITIES OF SEASONAL DYNAMICS IN NEEDLE PHOTOSYNTETIC PYGMENTS IN INTRODUCED *JUNIPERUS COMMUNIS* L. POPULATIONS

© 2018 E.A. Tishkina, L.A. Semkina

Russian Academy of Siences, Ural Brauch: Institute Botanic Garden, Yekaterinburg

We have made complex studies into the state of the state of *Juniperus communis* L. in the created populations of introduced plants. The objects of the study are in the south taiga zone 57° 30' N.L. and 63° 43' E.L. Alongside morphological indices growth conditions – soil types and the main mineral elements – have been srudied seasonal dynamics in the content of chlorophylls and carotinoids in *Juniperus communis* L. needles have been investigated during three years in «botanic» and «park forest» populations with different levels of soil structuredness and moisture supply. In typical conditions of the Middle Urals (2014) the green pygment content is maximum in august and is gradually lover towards autumn. Annual means for chlorophyll accumulation in a park – forest population in 2016 were higher – 3.01 against 2.5 mg/year. 2015 was damp and precipitation total was +160 % against the standard, therefore, chlorophyll content in august was 3.1 in the park – forest population, 2.8 in the botanical garden population, in the abnormally dry and hot 2016 – 2.37 and 2.65 mg/year accordingly. In 2016 maximum pigment accumulation was observed in march due to increased chlorophyll *b* acculation because of plastid divergence, dormancy release and the beginning of the vegetation period yet in march. In stress situation, there was an increased level of chlorophyll *b*, a participant of the light – harvesting complex of the photosystem II and an adaptive peculiarity of *Juniperus communis* L. Compared to other evergreen coniferous species, the chlorophyll *a/b* ratio was lower, averagely 0.94 to 2.21 while in other species the ratio was 2.5 to 3. Chlorophyll content was very sensitive to changes in weather and habitat conditions. Seasonal dynamics in *Juniperus communis* L., needles followed regularities typical of evergreen coniferous plants.

Keywords: *Juniperus communis* L, introduced population, chlorophyll, carotinoids, soil conditions.