

## Сезонная динамика фотосинтетических пигментов в побегах очитков (Sedoideae)

Т. И. Фомина<sup>✉</sup>

Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

<sup>✉</sup>E-mail: [fomina-ti@yandex.ru](mailto:fomina-ti@yandex.ru)

**Аннотация.** Устойчивость и продуктивность растений в условиях культуры зависят от величины фонда фотосинтетических пигментов. Очитки представляют собой ценные декоративные, медоносные и лекарственные растения, перспективные для всестороннего изучения. **Цель** исследования – определить содержание хлорофиллов и каротиноидов в побегах 8 видов очитков в течение вегетационного периода. **Методы.** Исследование выполнено в Центральном сибирском ботаническом саду (Новосибирск) в 2021 г. Объектами послужили представители подсемейства Sedoideae, относящиеся к родам *Aizopsis*, *Hylotelephium* и *Sedum*. Определяли концентрации хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов в свежесобранном сырье с использованием спектрофотометрического метода. Показатели рассчитывали на абсолютно сухую массу сырья. **Результаты.** Установлено наибольшее содержание пигментов весной в фазу начала вегетации: 110,6–590,8 мг% хлорофиллов и 42,1–112,8 мг% каротиноидов. Летом при замедлении ростовых процессов в фазу цветения фонд пигментов был невысоким при соответствующих значениях показателей в диапазоне 31,6–233,0 мг% и 9,8–90,6 мг%. Осенью в побегах очитков, перезимовывающих с зелеными листьями, концентрация как хлорофиллов, так и каротиноидов кратно повысилась относительно фазы цветения, обеспечивая накопление ассимилятов при подготовке к периоду покоя. Межвидовая вариабельность соотношения пигментов в течение сезона отражала различную степень теневыносливости видов, составив 1,5–3,0 для хлорофиллов *a/b* и 0,9–5,3 для хлорофиллов/каротиноидов. **Научная новизна.** Получены данные по количественному содержанию фотосинтетических пигментов у очитков. Результаты подтверждают литературные сведения о низком пигментном фонде этой группы растений, обусловленном функциональными особенностями сукулентной жизненной формы. Показано, что уровень содержания хлорофиллов и каротиноидов имеет видовую специфику при адаптации к условиям лесостепи Западной Сибири.

**Ключевые слова:** *Aizopsis*, *Hylotelephium*, *Sedum*, очитки, хлорофиллы *a* и *b*, каротиноиды

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках государственного задания по проекту АААА-А21-121011290025-2 «Анализ биоразнообразия, сохранение и восстановление редких и ресурсных видов растений с использованием экспериментальных методов». Автор благодарит старшего научного сотрудника лаборатории фитохимии ЦСБС СО РАН Татьяну Абдулхаиловну Кукушкину за выполнение фитохимических анализов.

**Для цитирования:** Фомина Т. И. Сезонная динамика фотосинтетических пигментов в побегах очитков (Sedoideae) // Аграрный вестник Урала. 2024. Т. 24, № 12. С. 1705–1713. DOI: <https://doi.org/10.32417/1997-4868-2024-24-12-1705-1713>.

**Дата поступления статьи:** 20.05.2024, **дата рецензирования:** 16.09.2024, **дата принятия:** 30.09.2024.

## Seasonal dynamics of photosynthetic pigments in the shoots of the stonecrops (Sedoideae)

T. I. Fomina ✉

Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

✉E-mail: fomina-ti@yandex.ru

**Abstract.** The sustainability and productivity of plants under the culture depend on the stock of photosynthetic pigments. The stonecrops represent valuable ornamental, honey-bearing and medicinal plants promising for comprehensive study. **The purpose** of the study was to determine the content of chlorophylls and carotenoids in 8 species of the stonecrops during the growing season. **Methods.** The study was carried out in the Central Siberian Botanical Garden (Novosibirsk) in 2021. The objects were representatives of *Aizopsis*, *Hylotelephium*, and *Sedum* from the Sedoideae subfamily. The concentrations of chlorophylls *a* and *b*, as well as carotenoids, were determined in freshly harvested raw materials using the spectrophotometric method. The indicators were calculated on an absolutely dry weight of raw materials. **Results.** The highest pigment contents 110.6–590.8 mg% of chlorophylls and 42.1–112.8 mg% of carotenoids were found in the spring at the vegetation start. In summer, when growth processes slowed down during the flowering phase, the pigment stock decreased to according values of 31.6–233.0 mg% and 9.8–90.6 mg%. In autumn the concentrations of both chlorophylls and carotenoids in the green-wintering shoots increased significantly relative to the flowering phase, that ensured the accumulation of assimilates for the dormant period. The interspecific variability of the pigment ratio during the growing season reflect a different degree of shade tolerance, that is 1.5–3.0 for chlorophylls *a/b* and 0.9–5.3 for chlorophylls/carotenoids. **Scientific novelty.** Data on the quantitative content of photosynthetic pigments in the stonecrops were obtained. The results confirmed the literature data on the low pigment content for Sedoideae, due to the functional characteristics of the succulent life form. We have shown that the level of chlorophylls and carotenoids has specific features when adapting to the conditions of the forest-steppe of Western Siberia.

**Keywords:** *Aizopsis*, *Hylotelephium*, *Sedum*, stonecrops, chlorophylls *a* и *b*, carotenoids

**Acknowledgments.** The study was carried out within the framework of the state assignment for the project AAAA-A21-121011290025-2 “Analysis of biodiversity, conservation and restoration of rare and resource plant species using experimental methods”. The author thanks the senior researcher of the phytochemistry laboratory of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences Tatyana Abdulkhailovna Kukushkina for performing phytochemical analyses.

**For citation:** Fomina T. I. Seasonal dynamics of photosynthetic pigments in the shoots of the stonecrops (Sedoideae). *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2024; 24 (12): 1705–1713. DOI: <https://doi.org/10.32417/1997-4868-2024-24-12-1705-1713>. (In Russ.)

**Date of paper submission:** 20.05.2024, **date of review:** 16.09.2024, **date of acceptance:** 30.09.2024.

### Постановка проблемы (Introduction)

Устойчивость и продуктивность растений в меняющихся условиях внешней среды зависят от интенсивности биохимических процессов, в первую очередь фотосинтеза. Поглощение света и защиту фотосинтетического аппарата от избыточного излучения осуществляет пигментный комплекс – хлорофиллы *a* и *b*, каротиноиды, локализованные в ассимилирующих тканях зеленых органов. Суммарный пигментный фонд характеризует потенциальные возможности фотосинтетического аппарата в формировании биомассы [1; 2]. Его величина зависит от многих факторов, включая таксономическое положение, жизненную форму, условия местообитания [3–5]. Известно, что количественное содер-

жание хлорофиллов и каротиноидов варьирует на видовом уровне в зависимости от погодных факторов и фазы развития, однако имеющиеся сведения малочисленны и касаются различных групп растений [6–8].

Важным показателем состояния фотосинтетического аппарата является соотношение хлорофиллов и каротиноидов, весьма чувствительное к изменению окружающей среды [9]. Считается, что концентрация пигментов в единице массы листа отражает приспособление к локальным условиям освещения, а вариации соотношения пигментов – адаптацию к меняющимся условиям вегетационного периода [7]. Пигментный состав служит дополнительным индикатором условий местообитания и

приспособленности растений к изменению гидротермического режима. С другой стороны, даже в одинаковых условиях местообитания виды растений различаются по содержанию и соотношению фотосинтетических пигментов, что свидетельствует о видоспецифичном характере этих показателей [5; 6]. Имеются данные о большей насыщенности пигментами видов местной флоры по сравнению с экзотами [10].

Представители семейства Crassulaceae (толстянковые), подсемейства Sedoideae (очитковые) распространены по всему Северному полушарию, а также заходят в Африку и Южную Америку. В процессе эволюции эти растения адаптировались к дефициту влаги, сильной инсоляции и высокой температуре. Ряд анатомо-морфологических признаков и такие физиологические параметры, как низкое содержание фотосинтетических пигментов, САМ-тип фотосинтеза, обеспечивают адаптацию фотосинтетического аппарата толстянковых к неблагоприятным факторам среды, в том числе к пониженным температурам [11]. Это отражается на функциональном состоянии растений, благоприятном для процессов роста и репродукции.

Очитки представляют интерес как отличные медоносы и лекарственные растения, также они могут служить доступным, легко возобновляемым источником различных биологически активных веществ [12; 13]. Благодаря декоративности, суккулентности и специфическим метаболическим свойствам очитки являются ценным материалом в технологиях городского озеленения [14; 15]. Большинство их используются в качестве почвопокровных растений. Способность к формированию устойчивого и высо-

кодекоративного покрытия обусловлена в конечном счете активностью пигментного комплекса очитков.

**Цель** исследования – определить содержание хлорофиллов и каротиноидов в побегах 8 видов очитков в течение вегетационного периода.

#### Методология и методы исследования (Methods)

Исследование выполнено в Центральном сибирском ботаническом саду (г. Новосибирск) в 2021 году. Объектами послужили виды очитков (Sedoideae), принадлежащих к родам *Aizopsis* (живучник): *A. aizoon* (L.) Grulich (ж. живучий), *A. hybrida* (L.) Grulich (ж. гибридный), *A. kurilensis* (Vorosh.) S. B. Gontch. (ж. курильский); *Hylotelephium* Н. Ohba (очитник) – *H. ewersii* (Ledeb.) Н. Ohba (о. Эверса); *Sedum* L. (очиток): *S. album* L. (о. белый), *S. hispanicum* L. (о. испанский), *S. rupestre* L. (о. скальный), *S. spurium* М. Bieb. (о. ложный). Названия таксонов приведены в соответствии с международной базой данных [16].

Виды представлены в составе биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН – USU 440534 «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте». Они принадлежат к одной жизненной форме – травянистых поликарпиков с ассимилирующими побегами суккулентного типа, но различаются по фенологическому развитию. *A. hybrida*, *A. kurilensis*, виды *Sedum* вегетируют от снега и до снега, перезимовывая с зелеными листьями. *A. aizoon* и *H. ewersii* также рано отрастают, но у первого вида вегетация заканчивается осенью при относительно теплой погоде, у второго – с наступлением сильных заморозков (таблица 1). Очитки дружно вступают в фазу цветения в третьей декаде июня, лишь *H. ewersii* зацветает в позднелетний период – в первой декаде августа.

Таблица 1

#### Фенологическое развитие очитков в Центральном сибирском ботаническом саду

Вид	Начало вегетации	Начало цветения	Конец цветения	Конец вегетации
<i>Aizopsis aizoon</i>	29.04 ± 2	22.06 ± 2	24.07 ± 7	18.09 ± 4
<i>A. hybrida</i>	27.04 ± 2	22.06 ± 2	17.07 ± 1	01.11 ± 3*
<i>A. kurilensis</i>	26.04 ± 4	29.06 ± 2	29.09 ± 3	01.11 ± 3
<i>Hylotelephium ewersii</i>	29.04 ± 2	04.08 ± 3	30.09 ± 4	12.10 ± 3
<i>S. album</i>	26.04 ± 2	28.06 ± 1	12.08 ± 3	01.11 ± 3
<i>S. hispanicum</i>	26.04 ± 2	25.06 ± 2	20.08 ± 3	01.11 ± 3
<i>S. rupestre</i>	24.04 ± 3	26.06 ± 3	09.07 ± 2	01.11 ± 3
<i>S. spurium</i>	26.04 ± 1	30.06 ± 1	04.08 ± 6	01.11 ± 3

Примечание. Среднемноголетняя дата установления снежного покрова.

Table 1

#### Phenological development of the stonecrops in the Central Siberian Botanical Garden

Species	Vegetation start	Flowering start	Flowering end	Vegetation end
<i>Aizopsis aizoon</i>	29.04 ± 2	22.06 ± 2	24.07 ± 7	18.09 ± 4
<i>A. hybrida</i>	27.04 ± 2	22.06 ± 2	17.07 ± 1	01.11 ± 3*
<i>A. kurilensis</i>	26.04 ± 4	29.06 ± 2	29.09 ± 3	01.11 ± 3
<i>Hylotelephium ewersii</i>	29.04 ± 2	04.08 ± 3	30.09 ± 4	12.10 ± 3
<i>S. album</i>	26.04 ± 2	28.06 ± 1	12.08 ± 3	01.11 ± 3
<i>S. hispanicum</i>	26.04 ± 2	25.06 ± 2	20.08 ± 3	01.11 ± 3
<i>S. rupestre</i>	24.04 ± 3	26.06 ± 3	09.07 ± 2	01.11 ± 3
<i>S. spurium</i>	26.04 ± 1	30.06 ± 1	04.08 ± 6	01.11 ± 3

Note. The average long-term date of snow cover.

Растения очитков выращиваются в ботаническом саду на среднем агрофоне, включающем внесение в почву при посадке органоминеральной смеси, мульчирование поверхности торфом, регулярные прополки и рыхление почвы в междурядьях в течение вегетационного периода. Увлажнение естественное, поливы проводятся лишь на молодых посадках до укоренения деленок. Очитки размещаются на делянках свободной планировки экспозиции «Вальс цветов», где, кроме посадок травянистых многолетников имеются отдельно растущие деревья и кустарники.

Сезон 2021 года выдался теплым и умеренно сухим. Средняя температура летних месяцев составляла +18,0 °С, при этом температурный фон мая и октября превышал норму на 4 °С и 1,4 °С соответственно. С мая по сентябрь выпало 237 мм осадков против нормы 276 мм, при этом июнь был дождливым, а июль засушливым.

Фитохимическому анализу подвергали свежесобранные побеги очитков в фазу начала вегетации (третья декада мая), летом в фазу массового цветения растений (первая половина июля, для *H. ewersii* – третья декада августа) и в фазу окончания вегетации у зимнезеленых видов (конец октября). Содержание пигментов определяли в ацетоново-этанольном экстракте спектрофотометрическим методом. Навеску растительного сырья 0,1 г растирали в ступке до однородной массы, затем добавляли последовательно 0,1 г кальция карбоната для нейтрализации органических кислот, 1 мл диметилформамида для устойчивости пигментов и 2 г натрия сульфата безводного. Экстракцию каротиноидов проводили ацетоном (40 мл – 1 раз, далее по 10 мл 2 раза), затем 96-процентным этанолом (по 5 мл 3 раза) для извлечения ликопина, после чего экстрагировали ацетоном до обесцвечивания [17]. Оптическую плотность раствора измеряли при длинах волн, соответствующих максимумам поглощения хлорофилла *a* (662 нм), хлорофилла *b* (644 нм) и каротиноидов (440,5 нм) на спектрофотометре СФ-56.

Расчет концентрации пигментов (мг/дм<sup>3</sup>) проводили по формулам:

$$C_a = 9,784D_{662} - 0,99D_{644},$$

$$C_b = 21,426D_{644} - 4,65D_{662},$$

$$C_{кар} = 4,695D_{440,5} - 0,268 \times (5,134D_{662} + 20,436D_{644}),$$

где  $C_a$  – концентрация хлорофилла *a*;

$C_b$  – концентрация хлорофилла *b*;

$C_{кар}$  – концентрация каротиноидов;

$D$  – оптическая плотность извлечения.

Содержание пигментов (мг/г) определяли по формуле:

$$X = CV_1 V_3 / MV_2 \times 1000,$$

где  $C$  – концентрация пигмента, мг/дм<sup>3</sup>;

$V_1$  – объем исходного извлечения, мл;

$V_2$  – объем исходного извлечения, взятый для разбавления, мл;

$V_3$  – объем разбавленного извлечения, мл;

$M$  – масса навески, г.

Определение содержания пигментов проводили в трех аналитических повторностях. Результаты представлены в виде средней арифметической с ошибкой  $M \pm m_x$ .

### Результаты (Results)

В условиях Западной Сибири начало вегетации очитков приходится на третью декаду апреля. Большинство исследованных видов представляют собой зимнезеленые растения, поэтому на момент сбора сырья в третьей декаде мая их побеги имели как перезимовавшие, так и вновь развившиеся листья. У летнезеленых видов *A. aizoon*, *H. ewersii* к этому времени произошло отрастание и сформировались молодые побеги текущего сезона.

Весной, в период активных ростовых процессов, суммарная концентрация хлорофиллов в листьях и стеблях очитков варьировала от 110,6 мг% до 590,8 мг% (см. рис. 1). При этом содержание хлорофилла *a* составляло 73,4–422,7 мг%, а на долю вспомогательного хлорофилла *b* приходилось 28–34 % от общего содержания зеленых пигментов. Количество каротиноидов в побегах очитков колебалось в пределах 42,1–112,8 мг%. Соотношение хлорофиллов *a* и *b* равнялось 2,0–2,5. Соотношение хлорофиллов и каротиноидов варьировало от 2,6 до 5,2. Наибольшая величина пигментного фонда в фазу отрастания определена для *A. aizoon*, *S. spurium*, наименьшая – для *S. hispanicum*, *S. rupestre*.

Содержание хлорофиллов и каротиноидов рассматривается как показатель эффективности фотосинтеза. Как правило, при увеличении суммарного количества хлорофиллов возрастает уровень фотосинтетической активности, и наоборот. Каротиноиды при воздействии неблагоприятных факторов внешней среды выполняют функцию защиты зеленых пигментов от процессов фотоокисления, тем самым поддерживая эффективную работу фотосинтеза.

В летний период с замедлением ростовых процессов в фазу цветения величина пигментного фонда существенно уменьшилась у всех видов (таблица 2). Наиболее высокие показатели определены для *A. aizoon*: 233,0 мг% хлорофиллов и 90,6 мг% каротиноидов. У *Hylotelephium ewersii* суммарная концентрация хлорофиллов также была сравнительно высокой. В то же время содержание фотосинтетических пигментов у видов *Sedum* отличалось крайне низкими показателями, не превышая 40,8 мг% для хлорофиллов и 17,0 мг% для каротиноидов. Ранее [18] было показано, что летнезеленые листья существенно уступают перезимовавшим по суммарному содержанию пигментов, и это подтверждается нашими данными для зимнезеленых видов *Aizopsis* и особенно *Sedum*.

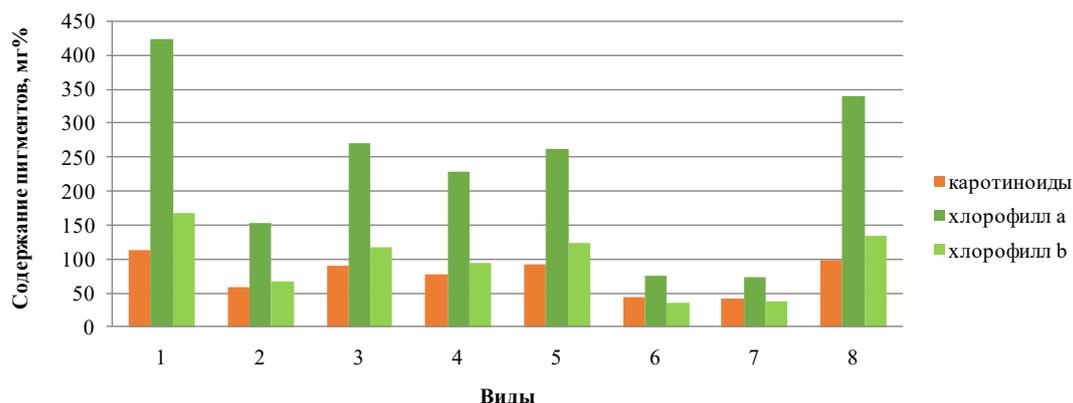


Рис. 1. Содержание пигментов в побегах очитков в фазу начала вегетации, мг% на абсолютно сухую массу сырья: 1 – *Aizopsis aizoon*, 2 – *A. hybrida*, 3 – *A. kurilensis*, 4 – *Hylotelephium ewersii*, 5 – *Sedum album*, 6 – *S. hispanicum*, 7 – *S. rupestre*, 8 – *S. spurium*

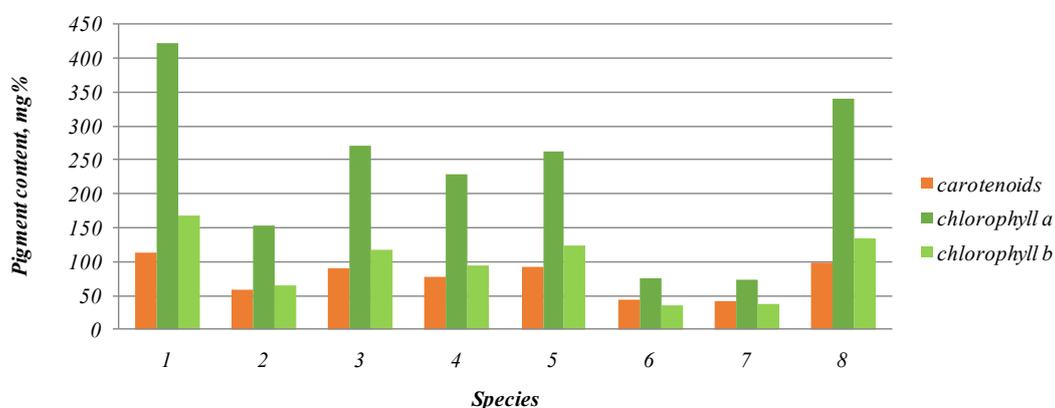


Fig. 1. The pigment content in the stonecrops at the vegetation start, mg% on absolute dry weight: 1 – *Aizopsis aizoon*, 2 – *A. hybrida*, 3 – *A. kurilensis*, 4 – *Hylotelephium ewersii*, 5 – *Sedum album*, 6 – *S. hispanicum*, 7 – *S. rupestre*, 8 – *S. spurium*

Таблица 2  
Содержание пигментов в побегах очитков в фазу цветения

Вид	Каротиноиды, мг%	Хлорофилл a, мг%	Хлорофилл b, мг%	Хлорофиллы a + b	Хлорофиллы a/b	Хлорофиллы/каротиноиды
<i>Aizopsis aizoon</i>	90,6 ± 1,1	159,5 ± 3,1	73,5 ± 1,3	233,0	2,2	2,6
<i>A. hybrida</i>	43,7 ± 0,7	23,7 ± 0,3	15,6 ± 0,4	39,3	1,5	0,9
<i>A. kurilensis</i>	49,8 ± 0,6	47,9 ± 0,5	24,2 ± 0,6	72,1	2,0	1,4
<i>Hylotelephium ewersii</i>	49,0 ± 0,8	151,9 ± 2,3	69,4 ± 1,0	221,3	2,2	4,5
<i>Sedum album</i>	9,8 ± 0,1	18,9 ± 0,3	12,7 ± 0,2	31,6	1,5	3,2
<i>S. hispanicum</i>	15,5 ± 0,2	24,5 ± 0,4	13,9 ± 0,3	38,4	1,8	2,5
<i>S. spurium</i>	17,0 ± 0,2	27,3 ± 0,4	13,5 ± 0,4	40,8	2,0	2,4

Примечание. У *S. rupestre* фаза цветения отсутствовала.

Table 2  
The pigment content in the stonecrops during the flowering

Species	Carotenoids, mg%	Chlorophyll a, mg%	Chlorophyll b, mg%	Chlorophylls a + b	Chlorophylls a/b	Chlorophylls/carotenoids
<i>Aizopsis aizoon</i>	90.6 ± 1.1	159.5 ± 3.1	73.5 ± 1.3	233.0	2.2	2.6
<i>A. hybrida</i>	43.7 ± 0.7	23.7 ± 0.3	15.6 ± 0.4	39.3	1.5	0.9
<i>A. kurilensis</i>	49.8 ± 0.6	47.9 ± 0.5	24.2 ± 0.6	72.1	2.0	1.4
<i>Hylotelephium ewersii</i>	49.0 ± 0.8	151.9 ± 2.3	69.4 ± 1.0	221.3	2.2	4.5
<i>Sedum album</i>	9.8 ± 0.1	18.9 ± 0.3	12.7 ± 0.2	31.6	1.5	3.2
<i>S. hispanicum</i>	15.5 ± 0.2	24.5 ± 0.4	13.9 ± 0.3	38.4	1.8	2.5
<i>S. spurium</i>	17.0 ± 0.2	27.3 ± 0.4	13.5 ± 0.4	40.8	2.0	2.4

Note. *S. rupestre* had no flowering phase.

Таблица 3

## Содержание пигментов в зимнезеленых побегах очитков в конце вегетации

Вид	Каротиноиды, мг%	Хлорофилл a, мг%	Хлорофилл b, мг%	Хлорофиллы a + b	Хлорофиллы a/b	Хлорофиллы/ каротиноиды
<i>Aizopsis hybrida</i>	33,0 ± 0,8	57,8 ± 1,7	26,1 ± 0,7	83,9	2,2	2,5
<i>A. kurilensis</i>	24,8 ± 0,6	75,0 ± 1,8	25,2 ± 0,6	100,2	3,0	4,0
<i>S. album</i>	45,0 ± 1,7	151,5 ± 3,1	85,7 ± 2,1	237,2	1,8	5,3
<i>S. hispanicum</i>	58,4 ± 1,1	150,7 ± 3,3	57,2 ± 1,3	207,9	2,6	3,6
<i>S. rupestre</i>	54,9 ± 1,4	136,2 ± 3,4	58,3 ± 1,6	194,5	2,3	3,5
<i>S. spurium</i>	56,0 ± 1,4	135,8 ± 2,9	53,7 ± 1,5	189,5	2,5	3,4

Table 3

## The pigment content in the green-wintering shoots of the stonecrops at the vegetation end

Species	Carotenoids, mg%	Chlorophyll a, mg%	Chlorophyll b, mg%	Chlorophylls a + b	Chlorophylls a/b	Chlorophylls/ carotenoids
<i>Aizopsis hybrida</i>	33.0 ± 0.8	57.8 ± 1.7	26.1 ± 0.7	83.9	2.2	2.5
<i>A. kurilensis</i>	24.8 ± 0.6	75.0 ± 1.8	25.2 ± 0.6	100.2	3.0	4.0
<i>S. album</i>	45.0 ± 1.7	151.5 ± 3.1	85.7 ± 2.1	237.2	1.8	5.3
<i>S. hispanicum</i>	58.4 ± 1.1	150.7 ± 3.3	57.2 ± 1.3	207.9	2.6	3.6
<i>S. rupestre</i>	54.9 ± 1.4	136.2 ± 3.4	58.3 ± 1.6	194.5	2.3	3.5
<i>S. spurium</i>	56.0 ± 1.4	135.8 ± 2.9	53.7 ± 1.5	189.5	2.5	3.4

Интенсивность инсоляции считается основным климатическим фактором, влияющим на пигментный фонд [7; 9]. Летом локальные условия освещения иные, чем весной, вследствие развитого травяного покрова и полога из сопутствующих кустарников и деревьев. Это запускает адаптивную реакцию перераспределения фотосинтетических пигментов у видов с различной степенью теневыносливости. Считается, что она обусловлена изменением ультраструктуры хлоропластов и направлена на защиту и поддержание интенсивности фотосинтеза.

Для всех видов очитков в сравнении с фазой начала вегетации отмечено снижение соотношения хлорофиллов *a* и *b* до 1,5–2,2, а также еще более весомое снижение соотношения хлорофиллов и каротиноидов – до 0,9–4,5. Смещение пропорций пигментов в пользу фоторегуляторов – хлорофилла *b* и каротиноидов – обусловлено адаптацией растений к условиям притенения. При этом пополнение пигментного фонда в летний период по-прежнему осуществлялось в основном за счет синтеза хлорофилла *a*. Межвидовые различия по содержанию пигментов в фазу цветения достигали наиболее высоких значений – в 7 раз по хлорофиллам и в 9 раз по каротиноидам.

Общий фонд пигментов у очитков в конце октября включал 83,9–237,2 мг% хлорофиллов и 24,8–58,4 мг% каротиноидов (таблица 3). Соотношение хлорофиллов *a* и *b* варьировало от 1,8 до 3,0 и по диапазону значений было наибольшим в сезоне. Соотношение хлорофиллов и каротиноидов от 2,5 до 5,3 отмечалось на одном уровне с фазой начала

вегетации, но значительно превышало показатели для фазы цветения.

У большинства видов содержание фотосинтетических пигментов осенью снизилось относительно весенних значений с максимумом до 60 %. При этом у *S. hispanicum* и *S. rupestre*, напротив, количество хлорофиллов повысилось в 1,5–2 раза, а количество каротиноидов – на 30 %. Изменение соотношения пигментов, как и их количества, отражает видовую реакцию на варьирование внешних условий и различный уровень метаболической активности, обусловленный фотосинтезом, в разные фазы сезонного развития. В период окончания вегетации межвидовая вариабельность величины пигментного фонда характеризовалась трехкратными, наименьшими в сезоне, значениями.

Ранее показана прямая корреляция содержания зеленых и желтых пигментов со среднесуточной температурой воздуха и обратная – с длиной светового дня [5]. В таких противоположных тенденциях осенних факторов осуществляется динамика фотосинтетических пигментов. В сравнении с фазой цветения содержание хлорофиллов в зимующих побегах видов *Aizopsis* и *Sedum* значительно возросло в связи с накоплением ассимилятов при подготовке к периоду покоя. У видов *Sedum* также существенно повысился уровень каротиноидов (на 70–78 %), тогда как у *A. kurilensis*, напротив, вдвое снизился. При снижении уровня инсоляции в осенний период возрастает роль каротиноидов как светосборщиков, но их различная динамика обусловлена видовыми особенностями, в том числе неодинаковой степенью теневыносливости очитков.

**Обсуждение и выводы (Discussion and Conclusion)**

Показатели содержания хлорофиллов и каротиноидов свидетельствуют о различном уровне биохимической активности очитков в течение сезона, обусловленном адаптацией фотосинтетического аппарата к переменным погодным условиям. Накопление пигментов у исследованных видов происходило неравномерно. Весной величина пигментного фонда была максимальной, что обеспечило раннее начало фотосинтеза у зимнезеленых видов *Sedum*, *A. hybrida* и *A. kurilensis*, а также активный рост побегов летнезеленых видов *A. aizoon* и *Hylotelephium ewersii*.

Летом с замедлением ростовых процессов и изменением условий освещения концентрации хлорофиллов и каротиноидов существенно снизились. При этом межвидовая вариабельность показателей в фазу цветения была наибольшей, отражая различную степень теневыносливости очитков. Диапазон значений для соотношения хлорофиллов *a* и *b* составил 1,5–2,2, тогда как фотосинтетическая активность светолюбивых растений в норме равна 2,2–3,0 [18]. Судя по соотношению хлорофиллов и каротиноидов, среди изученных видов более светолюбив *A. hybrida* (0,9), а более теневынослив *H. ewersii* (4,5). В конце вегетации отмечено значительное повышение содержания хлорофиллов у зимнезеленых видов, связанное с накоплением ассимилятов при подготовке к периоду покоя. В то же время динамика каротиноидов у видов *Aizopsis* и *Sedum* была разнонаправленной.

Среди исследованных очитков наибольший пигментный фонд, обеспечивающий высокую интенсивность фотосинтеза, свойствен *A. aizoon* – виду с самым коротким сезонным циклом. Он завершается полным отмиранием побегов в середине сентября. У поздноцветущего *H. ewersii* также поддерживается сравнительно высокий уровень фотосинте-

тических пигментов в течение сезона. Зимнезеленые виды *Aizopsis* и особенно *Sedum* компенсируют низкую биохимическую активность длительным периодом вегетации, позволяющим аккумулировать пластические вещества для перезимовки и раннего возобновления вегетации следующей весной.

Полученные данные подтверждают литературные сведения о низком уровне фотосинтетических пигментов у очитков, связанном с приспособлением к неблагоприятным факторам среды. Это обстоятельство рассматривается как адаптивный признак для защиты от фотодеструкции в стрессовых условиях (высокая инсоляция, дефицит влаги, недостаток тепла), которые оказывают давление в континентальном климате. В то же время низкое содержание хлорофилла свидетельствует о высокой гелиофильности видов, к числу которых принадлежат очитки [7; 11].

Результаты исследования позволяют также сделать заключение о видоспецифичном характере содержания, соотношения пигментов и изменения этих показателей в течение сезона. Касательно очитков ранее было показано, например, что относительный уровень засухоустойчивости у этих растений связан со степенью деградации фотосинтетических пигментов [14]. Большая толерантность к водному стрессу коррелирует с низкой деградацией пигментов, особенно каротиноидов, и этот показатель может использоваться в качестве биохимического маркера для отбора устойчивых к водному стрессу экотипов.

Высокая межвидовая вариабельность по содержанию пигментов в одинаковых условиях произрастания при интродукции в лесостепи Западной Сибири, вероятно, связана с различным происхождением исследованных видообразцов и проявлением разных жизненных стратегий.

**Библиографический список**

1. Маслова Т. Г., Марковская Е. Ф., Слемнев Н. Н. Функции каротиноидов в листьях высших растений (обзор) // Журнал общей биологии. 2020. Т. 81, № 4. С. 297–310. DOI: 10.31857/S0044459620040065.
2. Wang P., Grimm B. Connecting chlorophyll metabolism with accumulation of the photosynthetic apparatus // Trends in Plant Science. 2021. Vol. 26, No. 5. Pp. 484–495. DOI: 10.1016/j.tplants.2020.12.005.
3. Дымова О. В., Головки Т. К. Фотосинтетические пигменты в растениях природной флоры таежной зоны европейского северо-востока России // Физиология растений. 2019. Т. 66, № 3. С. 198–206. DOI: 10.1134/S0015330319030035.
4. Зубкова Т. В., Масина Т. А. Влияние экологических условий выращивания на фотосинтетический потенциал декоративных растений // АгроЭкоИнфо: Электронный научно-производственный журнал. 2021. № 1. DOI: 10.51419/20211115.
5. Калмыкова Е. В., Мельник К. А., Кузьмин П. А. Видовые различия в содержании фотосинтетических пигментов у растений аридных территорий юга России // Аграрный вестник Урала. 2023. № 03 (232). С. 32–42. DOI: 10.32417/1997-4868-2023-232-03-32-42.
6. Голубева Е. И., Червякова А. А., Шамова Н. Ю., Зимин М. В., Тимохина Ю. И. Видовые и фитоценоотические особенности пигментного состава растений Севера // Проблемы региональной экологии. 2019. № 1. С. 6–12. DOI: 10.24411/1728-323X-2019-11006.

7. Иванов Л. А., Ронжина Д. А., Юдина П. К., Золотарева Н. В., Калашникова И. В., Иванова Л. А. Сезонная динамика содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных и лесных растений на уровне вида и сообщества // Физиология растений. 2020. Т. 67, № 3. С. 278–288. DOI: 10.31857/S0015330320030112.
8. Моисеева Е. А., Кравченко И. В., Шепелева Л. Ф., Бордей Р. Х. Накопление фотосинтетических пигментов и вторичных метаболитов в листьях галеги (*Galega orientalis* Lam.) сорта Гале в зависимости от возраста травостоя и агротехнологии при интродукции в зоне средней тайги Западной Сибири // Сельскохозяйственная биология. 2022. Т. 57, № 1. С. 44–65. DOI: 10.15389/agrobiology.2022.1.44rus.
9. Esteban R., Barrutia O., Artetxe U., Fernandez-Marin B., Hernandez A., Garcia-Plazaola J. I. Internal and external factors affecting photosynthetic pigment composition in plants: a meta-analytical approach // New Phytologist. 2015. Vol. 206. Pp. 268–280. DOI: 10.1111/nph.13186.
10. Есичев А. О., Бессчетнова Н. Н., Бессчетнов В. П. Видоспецифичность пигментного состава хвойных представителей рода лиственница // Хвойные boreальной зоны. 2021. Т. XXXIX, № 4. С. 313–321.
11. Головки Т. К., Далькэ И. В., Бачаров Д. С. Мезоструктура и активность фотосинтетического аппарата трех видов сем. Crassulaceae в холодном климате // Физиология растений. 2008. Т. 55, № 5. С. 671–680.
12. Canli K., Bozyel M. E., Benek A., Yetgin A., Akata I., Altuner E. M. Screening of in vitro antimicrobial activity of *Sedum hispanicum* ethanol extract and determination of its biochemical composition // Fresenius Environmental Bulletin. 2021. Vol. 30, No. 11A. Pp. 12614–12619.
13. Фомина Т. И., Кукушкина Т. А. Содержание биологически активных веществ в надземной части некоторых очитковых (*Sedoideae*) // Химия растительного сырья. 2022. № 4. С. 191–197. DOI: 10.14258/jcrpm.20220411265.
14. Koźmińska A., Hassan M. A., Wiszniewska A., Hanus-Fajerska E., Boscaiu M., Vicente O. Responses of succulents to drought: Comparative analysis of four *Sedum* (*Crassulaceae*) species // Scientia Horticulturae. 2019. Vol. 243. Pp. 235–242. DOI: 10.1016/j.scienta.2018.08.028.
15. Matsuoka T., Tsuchiya K., Yamada S., Lundholm J., Okuro O. Value of *Sedum* species as companion plants for nectar-producing plants depends on leaf characteristics of the *Sedum* // Urban Forestry & Urban Greening. 2019. Vol. 39. Pp. 35–44. DOI: 10.1016/j.ufug.2019.02.003.
16. WFO (2022): World Flora Online. V. 2022.07. URL: <http://www.worldfloraonline.org> (дата обращения: 15.04.2024).
17. Храмова Е. П., Боголюбова Е. В., Кукушкина Т. А., Шалдаева Т. М., Зверева Г. К. Фитохимическая характеристика и антиоксидантные свойства *Trifolium pannonicum* Jacq. сорта Премьер в лесостепи Западной Сибири // Химия растительного сырья. 2020. № 2. С. 149–158. DOI: 10.14258/jcrpm.2020026023.
18. Чукуриди С. С., Савенко А. В., Грекова И. В. Декоративность листьев красивоцветущих кустарников рода *Weigela* Thunb. и рода *Philadelphus* L. В связи с динамикой фотосинтетических пигментов в условиях города Краснодара // Экологический Вестник Северного Кавказа. 2022. Т. 18, № 1. С. 67–72.

**Об авторе:**

**Татьяна Ивановна Фомина**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия; ORCID 0000-0003-4724-2480; AuthorID 164898. E-mail: [fomina-ti@yandex.ru](mailto:fomina-ti@yandex.ru)

**References**

1. Maslova T. G., Markovskaya E. F., Slemnev N. N. Functions of carotenoids in leaves of higher plants (an overview). *Journal of General Biology*. 2020; 81 (4): 297–310. DOI: 10.31857/S0044459620040065. (In Russ.)
2. Wang P., Grimm B. Connecting chlorophyll metabolism with accumulation of the photosynthetic apparatus. *Trends in Plant Science*. 2021; 26 (5): 484–495. DOI: 10.1016/j.tplants.2020.12.005.
3. Dymova O. V., Golovko T. K. Photosynthetic pigments in native plants of the taiga zone at the European Northeast Russia. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2019; 66 (3): 384–392. DOI: 10.1134/S1021443719030038.
4. Zubkova T. V., Masina T. A. The influence of environmental growing conditions on the photosynthetic potential of ornamental plants. *AgroEcoInfo*. 2021; 1. DOI: 10.51419/20211115. (In Russ.)
5. Kalmykova E. V., Melnik K. A., Kuzmin P. A. Species differences in the content of photosynthetic pigments in plants of arid territories of the South of Russia. *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2023; 03 (232): 32–42. DOI: 10.32417/1997-4868-2023-232-03-32-42. (In Russ.)
6. Golubeva E. I., Chervyakova A. A., Shmakova N. Y., Zimin M. V., Timokhina Y. I. Specific and phytocenotic peculiarities of the pigment structure of the plants of the North. *Regional Environmental Issues*. 2019; 1: 6–12. DOI: 10.24411/1728-323X-2019-11006. (In Russ.)
7. Ivanov L. A., Ronzhina D. A., Yudina P. K., Zolotareva N. V., Kalashnikova I. V., Ivanova L. A. Seasonal dynamics of the chlorophyll and carotenoid content in the leaves of steppe and forest plants on species and com-

munity level. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2020; 67 (3): 453–462. DOI: 10.1134/S1021443720030115. (In Russ.)

8. Moiseeva E. A., Kravchenko I. V., Shepeleva L. F., Bordey R. Kh. Accumulation of photosynthetic pigments leaves and secondary metabolites in leaves of Galega (*Galega orientalis* Lam.) cv. Gale depending on stand age and agrotechnologies during introduction in the middle taiga of Western Siberia. *Agricultural Biology*. 2022; 57 (1): 44–65. DOI: 10.15389/agrobiol.2022.1.44rus. (In Russ.)

9. Esteban R., Barrutia O., Artetxe U., Fernandez-Marin B., Hernandez A., Garcia-Plazaola J. I. Internal and external factors affecting photosynthetic pigment composition in plants: a meta-analytical approach. *New Phytologist*. 2015; 206: 268–280. DOI: 10.1111/nph.13186.

10. Esichev A. O., Besschetnova N. N., Besschetnov V. P. Species-specificity of the pigment composition of needles of representatives of the genus *Larch*. *Conifers of the Boreal Area*. 2021; XXXIX (4): 313–321. (In Russ.)

11. Golovko T. K., Dalke I. V., Bacharov D. S. Mesostructure and activity of photosynthetic apparatus for three Crassulacean species grown in cold climate. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2008; 55 (5): 603–612. DOI: 10.1134/S1021443708050038. (In Russ.)

12. Canli K., Bozyel M. E., Benek A., Yetgin A., Akata I., Altuner E. M. Screening of in vitro antimicrobial activity of *Sedum hispanicum* ethanol extract and determination of its biochemical composition. *Fresenius Environmental Bulletin*. 2021; 30 (11A): 12614–12619.

13. Fomina T. I., Kukushkina T. A. Content of biologically active substances in the aboveground part of some stonecrops (*Sedoideae*). *Chemistry of Plant Raw Material*. 2022; 4: 191–197. DOI: 10.14258/jcprm.20220411265. (In Russ.)

14. Koźmińska A., Hassan M. A., Wiszniewska A., Hanus-Fajerska E., Boscaiu M., Vicente O. Responses of succulents to drought: Comparative analysis of four *Sedum* (Crassulaceae) species. *Scientia Horticulturae*. 2019; 243: 235–242. DOI: 10.1016/j.scienta.2018.08.028.

15. Matsuoka T., Tsuchiya K., Yamada S., Lundholm J., Okuro O. Value of *Sedum* species as companion plants for nectar-producing plants depends on leaf characteristics of the *Sedum*. *Urban Forestry & Urban Greening*. 2019; 39: 35–44. DOI: 10.1016/j.ufug.2019.02.003.

16. WFO (2022): World Flora Online. V. 2022.07 [Internet] [cited 2024 Apr 15]. Available from: <http://www.worldfloraonline.org>.

17. Khramova E. P., Bogolyubova E. V., Kukushkina T. A., Shaldaeva T. M., Zvereva G. K. Phytochemical study of *Trifolium pannonicum* Jacq. in the forest-steppe of Western Siberia. *Chemistry of Plant Raw Material*. 2020; 2: 149–158. DOI: 10.14258/jcprm.2020026023. (In Russ.)

18. Chukuridi S. S., Savenko A. V., Grekova I. V. Decorative leaves of flowering shrubs of the genus *Weigela* Thunb. and the genus *Philadelphus* L. due to the dynamics of photosynthetic pigments in the conditions of Krasnodar. *The North Caucasus Ecological Herald*. 2022; 18 (1): 67–72. (In Russ.)

#### **Author's information:**

**Tatyana I. Fomina**, candidate of biology, senior researcher, Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia; ORCID 0000-0003-4724-2480; AuthorID 164898. E-mail: [fomina-ti@yandex.ru](mailto:fomina-ti@yandex.ru)