УДК 581.132. 1. 541.144: 582.475.4

Структура и функция ассимиляционного аппарата кедра сибирского в горах Центрального Алтая

А.П. Зотикова*, О.Г. Бендер

Институт мониторинга климатических
и экологических систем СО РАН,
634055 Россия, Томск, пр. Академический 10/3 ¹

Received 3.03.2009, received in revised form 10.03.2009, accepted 17.03.2009

Исследовали морфометрические параметры, содержание фотосинтетических пигментов и функциональную активность хлоропластов двухлетней хвои кедра сибирского (*Pinus sibirica* Di Tour), произрастающего в центральной части Горного Алтая на высотах 1570, 1710, 1900 и 2000 м над уровнем моря. С подъемом в горы отмечено уменьшение длины и ассимиляционной поверхности, а также массы хвои. На высотах 2000 и 1900 м наблюдали сильные некрозы и хлорозы хвои. Выявлено уменьшение содержания хлорофиллов и каротиноидов по высотному профилю, что, вероятно, связано с ограничением их биосинтеза при низкой температуре и деструкцией в экстремальных природных условиях. В хвое деревьев, произрастающих в верхней части горного профиля снижалась активность электрон-транспортных реакций на уровне фотосистемы 2 и активность нециклического фотофосфорилирования, а также сопряжение вышеуказанных процессов. Снижение исследованных фотосинтетических параметров на верхней границе леса, возможно, является предельным адаптационным потенциалом, позволяющим кедру сибирскому сохранять нормальную жизнедеятельность и минимальную способность к репродукции.

Ключевые слова: *Pinus sibirica*, высокогорье, морфология хвои, фотосинтетические пигменты, функциональная активность хлоропластов.

Введение

Кедр сибирский, благодаря высокой экологической пластичности, занимает обширный ареал, являясь одним из немногочисленных представителей древесных растений на верхней границе леса в центральной части Горного Алтая. Условия высокогорья Алтая характеризуются комплексом неблагоприятных факторов: снижением парциального давления CO_2 и O_2 , повышением доз озона и ультрафиолета, резкими перепадами темпе-

ратур, уменьшением вегетационного периода и др. Сумма температур, будучи главным условием развития растений в верхней части гор, по сравнению с предгорьем снижается более чем в два раза, почти на 60 дней уменьшается продолжительность вегетационного периода (Модина, 1997; Севастьянов, 1998). Кроме того, горы Южной Сибири характеризуются определенными закономерностями радиационного режима: возможная радиация (прямая и суммарная) с высотой возрастает, а

* Corresponding author E-mail address: zotik.05@mail.ru

¹ © Siberian Federal University. All rights reserved

действительная – уменьшается. Уменьшение действительной радиации с высотой происходит за счет возрастания облачности и, как следствие этого, сокращения часов солнечного сияния (Садовнича, 1985). Указанные выше факторы, несомненно, оказывают определенное влияние на формирование и жизнедеятельность растительных организмов. Для высокогорных районов характерно большое экотипическое разнообразие, связанное с высотой, увлажнением, экспозицией и крутизной склона, что предполагает разнообразие адаптивных изменений на уровне как морфологических и структурных параметров, так и основных физиологических функций.

В качестве критериев приспособляемости древесных растений к условиям обитания важны процессы фотосинтеза, которые чувствительны к внешним воздействиям, с другой стороны, ассимиляционная деятельность листового аппарата растений является первичным метаболическим процессом, эффективность которого в значительной мере определяет ростовые и репродуктивные процессы. Поэтому фотосинтетические характеристики могут рассматриваться как некоторый индикатор общего состояния растительного организма. Кроме того, для изучения механизмов устойчивости важно было проследить изменение определенных параметров в связи с постепенным усилением стрессовых факторов по высотному градиенту.

Целью настоящей работы стало выявление изменений хвои на уровне морфологии, а также пигментного комплекса и функциональной активности хлоропластов кедра сибирского, произрастающего в условиях высокогорья.

Методика

Объекты исследования. Эксперименты проводили в течение трех лет в центральной

части Горного Алтая в районе Семинского хребта. Пробы брали с плодоносящих деревьев кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) 60-80-летнего возраста со среднестатистическими показателями роста и развития, произрастающих на различных высотах. Для всех анализов отбирали средний образец из 4-5 женских ветвей из верхней части кроны с четырех деревьев каждой пробной площади. Отбор проб хвои проводился на пробных площадях, расположенных на высотах: 1570, 1670, 1900 и 2000 метров над уровнем моря.

Определение фотосинтетических пигментов. Для определения пигментов пробу свежего растительного материала фиксировали 96 %-ным этиловым спиртом. Вытяжки разводили таким образом, чтобы величина оптической плотности конечного раствора не превышала 0,6 ед. Содержание пигментов определяли спектрофотометрически (Spectrophotometer UV-1601PC Shimadzu) по величине оптической плотности при 665, 649 и 440 нм (Шлык, 1971). Долю хлорофилла, входящего в светособирающий комплекс (ССК), рассчитывали с учетом соотношения хлорофилл *a*/ хлорофилл *b*, равного для ССК 1,2 (Рубин и др., 1988).

Определение функциональной активности хлоропластов. Хлоропласты изолировали из хвои по методике (West, Wiskich, 1968), модифицированной для хвойных растений (Зотикова и др., 1987). Хвою растирали в среде выделения следующего состава: 0,05 М трис-НСl-буфер pH 8,0, 0,4 М сахароза, 1 мМ ЭДТА, 1 мМ MgCl₂, 0,5 % бычий альбумин. Функциональную активность хлоропластов определяли спектрофотометрически с использованием феррицианида калия (Гавриленко, Жигалова, 2003). Реакционная смесь содержала: 100 мкМ трис, pH 7,4, 10 мкМ NaCl, 10 мкМ MgCl₂, 3 мкМ K₃Fe(CN)₆, 4 мкМ

АДФ, $10 \text{ мМ КН}_2\text{РО}_4$. Реакции измеряли при освещении кюветы белым светом интенсивностью 150 Вт/м^2 . Скорости нециклического фотофосфорилирования оценивали по убыли неорганического фосфора, который определяли методом Лоури (Гавриленко, Жигалова, 2003).

Данные обработаны статистически с помощью компьютерных программ *Excel* и *Statistica*. В таблицах и на рисунках приведены средние арифметические значения из четырех биологических повторностей и их стандартные ошибки.

Результаты

С увеличением высоты произрастания кедр сибирского наблюдали снижение характеристик вегетативного развития дерева. Длина и поверхность хвои уменьшались на 10–25 %. Одновременно отмечалось снижение сырой массы хвои: так, на высоте 2000 м это снижение достигало 25 % по сравнению с высотой 1570 м над уровнем моря (табл. 1).

Аналогично морфологическим параметрам, как свидетельствуют данные рис. 1, в хвое кедр было отмечено уменьшение по высотному профилю содержания хлорофиллов и каротиноидов в расчете на 1 г сырой массы хвои. Количество пластидных пигментов было самым низким на высотах 1900 и 2000 м в начале июля, что, вероятно, связано с более поздними сроками развития пигментного комплекса у кедр на верхних пробных площадях по сравнению с нижними. Снижение касалось количества как хлорофилла *a*, так и хлорофилла *b*, приблизительно в 2 раза, а каротиноидов – в 1,5. Наименьшую разницу между характеристиками пигментного фонда по высотному градиенту отмечали в конце июля. В сентябре различия между верхними и нижними точками наблюдений не превышали 1,5. Отношение хлорофиллы/кароти-

ноиды было заметно ниже на высотах 2000 и особенно 1900 м, чем на 1710 и 1570 м над уровнем моря, что свидетельствует в пользу повышения доли каротиноидов в пигментном фонде, несмотря на их низкое содержание (табл. 2). Размеры светособирающих комплексов (ССК) и хлорофилл-белковых комплексов фотосистем (ХБК) также варьировали, как по высотному профилю, так и по срокам сбора. На верхних пробных площадях величина ССК и ХБК была минимальной в начале вегетационного периода, затем она возрастала, но так и не достигала значений, наблюдаемых на нижних высотах (табл. 2).

Трехлетние исследования реакций фотовосстановления феррицианида калия и нециклического фотофосфорилирования выявили также определенную специфику в осуществлении первичных фотохимических процессов у деревьев в зависимости от высоты произрастания. Как видно из табл. 3, снижение скорости фотовосстановления феррицианида и нециклического фотофосфорилирования с увеличением высоты произрастания деревьев происходило в течение всего вегетационного сезона. Наиболее высокой фотохимической активностью обладали хлоропласты, выделенные из деревьев, произрастающих на высоте 1710 м. На высотах 1900 и 2000 м активность реакции Хилла и нециклического фотофосфорилирования в хлоропластах была понижена от 20 до 50 % и более по сравнению с нижними пробными площадями (1710 и 1570 м). Отметим, что с подъемом в горы снижались не только скорости выше исследованных процессов, но также их сопряжение, о чем свидетельствует уменьшение отношения $P/2e$ (отношение скорости нециклического фотофосфорилирования к скорости реакции Хилла) на верхних пробных площадях (табл. 3). Таким образом, результаты наших наблюдений указывают на подавление рабо-

Таблица 1. Морфометрические показатели двухлетней хвои кедров сибирского, произрастающего на различных высотах Семинского хребта Горного Алтая

Высота над уровнем моря, м	Длина, мм	Площадь поперечного сечения, мм ²	Площадь поверхности, мм ²	Масса 1 хвоинки, мг
1570	58,3±0,6	0,44±0,02	171,4±3,2	35,9±0,9
1710	55,2±0,8	0,39±0,02	160,5±3,6	33,2±0,6
1900	49,7±0,7	0,37±0,02	151,9±2,6	30,5±1,7
2000	45,2±0,5	0,34±0,01	129,7±2,3	26,5±0,3

Хлорофилл а

Хлорофилл b

Сумма каротиноидов

Рис. 1. Динамика накопления фотосинтетических пигментов в двухлетней хвое кедров сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) на разных высотах произрастания в условиях Горного Алтая, мг/г сухой массы

Таблица 2. Характеристика пигментного комплекса двухлетней хвои кедров сибирского, произрастающего на различных высотах Семинского хребта в Горном Алтае, относительные величины

Показатель	Дата взятия проб	Высота над уровнем моря, м			
		1570	1710	1900	2000
ССК	1.07.	0,77±0,03	0,75±0,02	0,35±0,02	0,43±0,01
	26.07.	0,70±0,02	0,84±0,03	0,54±0,03	0,55±0,01
	9.09.	0,83±0,02	0,88±0,05	0,57±0,02	0,60±0,04
ХБК	1.07.	0,23±0,01	0,31±0,02	0,12±0,01	0,15±0,01
	26.07.	0,31±0,01	0,39 ±0,01	0,26±0,01	0,24±0,01
	9.09.	0,50±0,01	0,390,01	0,29±0,01	0,23±0,02
Хлорофилл а/ хлорофилл b	1.07.	1,84±0,03	2,12±0,07	1,98±0,06	1,97±0,08
	26.07.	2,15±0,05	2,11±0,09	2,25±0,09	2,16±0,04
	9.09.	2,50±0,01	2,18±0,09	2,31±0,05	2,05±0,12
Хлорофиллы/ каротиноиды	1.07.	4,30±0,07	5,59±0,04	2,92±0,07	3,48±0,11
	26.07.	4,61±0,08	4,98±0,08	3,79±0,12	3,95±0,02
	9.09.	4,02±0,06	4,68±0,12	3,62±0,11	3,67±0,10

Примечание: ССК – размер светособирающего комплекса хлоропластов; ХБК – размер хлорофилл-белковых комплексов фотосистем фотосинтеза.

Таблица 3. Зависимость фотохимической активности хлоропластов двухлетней хвои кедров сибирского от высоты произрастания деревьев в районе Семинского хребта Горного Алтая

Высота над уровнем моря, м	Даты взятия проб	Скорость реакции Хилла, мкМ феррицианида/мг хлорофилла час	Скорость нециклического фотофосфорилирования, мкМ фосфора / мг хлорофилла час	P / 2e
1570	30.06	484,1±8,5	426,2±10,2	0,88
	30.07	456,8±11,1	428,5±6,4	0,94
1710	30.06	546,4±9,7	437,1±8,5	0,88
	30.07	596,3±19,5	560,5±18,1	0,94
1900	30.06	384,5±8,3	285,3±11,8	0,74
	30.07	335,8±7,8	256,6±12,4	0,74
2000	30.06	323,0±10,5	257,6±7,2	0,80
	30.07	363,3±3,3	242,3±11,8	0,75

ты фотосистемы II в хлоропластах двухлетней хвои кедров по высотному градиенту.

В разные сроки исследования функциональная активность хлоропластов варьировала внутри пробной площади значительно меньше, чем по высотному профилю. Однако наименьшая скорость исследованных первичных фотохимических реакций, как и содержание пигментов, были отмечены в конце августа в хвое деревьев, произрастающих на высоте 2000 м (табл. 3).

Кроме того, в процессе наблюдений обнаружена сильная зависимость активности фотохимических реакций на уровне ФС II от резкого спада температуры (рис. 2). Внезап-

ное понижение температуры воздуха с 20-22 до 2 °С, что часто происходит в Горном Алтае, вызывало снижение активности исследованных первичных фотохимических реакций более чем в 2 раза на высоте как 2000, так и 1710 м над уровнем моря. При этом низкая температура способствовала также уменьшению сопряжения транспорта электронов с процессами фотофосфорилирования, на высоте 2000 м это отношение снизилось с 0,82 до 0,71, на высоте 1710 м – с 0,96 до 0,87.

Обсуждение

Анализ полученных данных свидетельствует о снижении с подъемом в горы у кедров

Рис. 2. Влияние резкого перепада температуры воздуха на функциональную активность хлоропластов двухлетней хвои кедров сибирского, произрастающего в Горном Алтае: Хл – хлорофилл; Фц – феррицианид; Ф – фосфор; НЦФФ – нециклическое фотофосфорилирование

сибирского как размеров ассимиляционного аппарата, так и его функциональной активности. На высотах 2000 и 1900 м наблюдали сильные некрозы и хлорозы хвои. Следует отметить, что содержание фотосинтетических пигментов в двухлетней хвое кедров на всех пробных площадях в горных условиях было значительно ниже по сравнению с деревьями, произрастающими в равнинных условиях вблизи г. Томска (Воробьева и др., 2000). На развитие фотосинтетического аппарата у деревьев, произрастающих в горах, оказывает влияние комплекс факторов, и трудно сказать, какой из них определяющий, но, судя по нашим результатам, температурный, несомненно, является одним из главнейших. Согласно градиенту температуры воздуха в Горном Алтае (Севастьянов, 1998) и данным метеостанции Онгудай среднемесячная температура июля на высоте 1600 м составляет приблизительно 14 °С, на высоте 2000 м она приближается к 9 °С. Среднегодовая температура

воздуха на верхней границе произрастания равна минус 5 °С. Отмеченное снижение содержания хлорофилла, вероятно, можно объяснить температурным ограничением их биосинтеза, а также процессами фотовыветивания пигментов из-за жесткого светового режима и других неблагоприятных факторов. Кроме того, пониженное развитие пигментного комплекса в хвое анализируемых деревьев (рис. 1) может быть следствием сокращения периода вегетации в горах.

По литературным данным, растения экстремальных районов (пустыни, арктические тундры, высокогорья), как правило, также отличаются пониженным содержанием пластидных пигментов в расчете на единицу веса листа (Попова и др., 1989). С подъемом в горы характерно уменьшение хлорофиллов в листьях для высокогорий Альп, Памира, Гималаев (Tranguillini, 1979; James et al., 1994). Относительно количества каротиноидов в высокогорье имеются сведения как о снижении

(Maslova, Popova, 1993), так и о повышении с увеличением высоты произрастания растения (Todaria, 1988). Это, по-видимому, обусловлено видоспецифичностью и большим разнообразием условий произрастания в горах. По данным В.И. Пьянкова и А.В. Кондрачук (2003), характер изменений структурных компонентов листа и их количества обусловлен типом строения мезофилла, типом жизненной формы, экологических особенностей и высотных пределов обитания видов. Повышение доли каротиноидов в пигментном комплексе хвои связано с защитной функцией – предотвращением фотоповреждений, вероятность которых в горах возрастает вследствие сильной инсоляции, повышенных доз озона и ультрафиолета.

Снижение содержания пигментов в двухлетней хвое кедра сибирского (рис. 2) и, как следствие этого, небольшое уменьшение функциональной активности хлоропластов (табл. 3) в высокогорье в конце июля, возможно, связано с активным ростом и развитием ассимиляционного аппарата хвои текущего года. В экстремальных условиях произрастания и короткого вегетационного периода растение, скорей всего, вынуждено распределять ограниченные метаболические возможности в сторону доминирующего в данный момент физиологического процесса. Зависимость накопления фотосинтетических пигментов от ростовых процессов у ели сибирской и сосны обыкновенной в условиях Севера была отмечена другими авторами (Тужилкина, Веретенников, 1981).

Фотосинтетические процессы у деревьев в условиях высокогорья большинство авторов изучали по измерению интенсивности газообмена. Тодария (Todaria, 1988), обобщая литературные данные по высокогорным растениям, отмечает, что для большинства видов травянистых растений наиболее характерным

было повышение интенсивности фотосинтеза до определенного высотного предела. Имеются данные как о повышении, так и о понижении ассимиляционной деятельности древесных растений, измеренной по активности газообмена (Tranguillini, 1979; Todaria, 1988). На хвое сосны было показано (Pisek, Winkler, 1958), что интенсивность газообмена листового аппарата днем на высотной границе леса существенно ниже, чем у растений, растущих в равнинных условиях. Одной из причин этого снижения, по мнению авторов, может быть уменьшение содержания хлорофилла на больших высотах.

Проведенные нами исследования показали, что на верхних пробных площадях одновременно с уменьшением содержания зеленых пигментов и размеров ССК И ХБК снижается функциональная активность хлоропластов в хвое кедра. По-видимому, наиболее уязвимым местом тилакоидов хлоропластов при воздействии различных экстремальных факторов внешней среды являются центры биосинтеза пигментов и звенья электрон-транспортной цепи на уровне РЦ ФС II (реакционных центров фотосистемы II). Активность фотостановления феррицианида и нециклического фотофосфорилирования дает основание предполагать о различиях в организации фотосистем и содержании реакционных центров фотосистемы II с изменением высоты произрастания кедра. Растения из неблагоприятных местообитаний с низкой скоростью роста характеризуются пониженным фотосинтезом и медленным включением углерода в биомассу акцепторов. Это связано с накоплением защитных соединений в листьях и, возможно, низкой метаболической активностью органов потребления ассимилятов.

Ю.Л. Цельникер с соавторами (Tselniker, Chetverikov, 1988) сделала вывод о том, что в хвое деревьев ели и сосны, произрастающих

в Московской области, количество РЦ ФС I и ФС II было тесно связано с температурой воздуха и почвы. Исследование функциональной активности хлоропластов хвои сосны обыкновенной при низких температурах показало подавление реокисления первичного акцептора ФС II и трансформацию некоторой части светособирающего хлорофилла *a* в фотосинтетически неактивный хлорофилл (Ottander et al., 1995). Австрийские исследователи (Tausz et al., 1995), наблюдая повреждения хвои ели на возвышенностях (снижение содержания пигментов, увеличение % хромосомных аберраций, повышение содержания антиоксидантов), считают, что главным источником воздействия является озон. Не стоит исключать и отрицательное влияние повышенной ультрафиолетовой радиации на фотосинтетический аппарат в горах. Имеется большое количество публикаций по влиянию данного фактора на растения, особенно в экспериментальных условиях. Было показано, что виды альпийских местообитаний не располагают генетически фиксированной меньшей чувствительностью к УФ-В облучению по сравнению с видами, произрастающими в низинах, но обладают лучшей способностью адаптироваться (Rau, Hofmann, 1993).

По данным О.В. Заленского (1977), значимость циклического и нециклического фотофосфорилирования меняется в зависимости от интенсивности света и температуры. При их оптимальных для вида значениях увеличивается энергетический вклад реакций нециклического фотофосфорилирования. Циклическое фотофосфорилирование наиболее стабильно, и его энергия вместе с энергией дыхания используется на поддержание структур. Интерпретируя полученные данные по функциональной активности хлоропластов кедров сибирского с этой точки зрения, можно полагать, что верхняя граница произрастания этого вида наряду с ограничением ряда физиологических процессов обусловлена также невозможностью образования достаточного количества энергетических компонентов, в частности снижением нециклического фотофосфорилирования.

Таким образом, в горных условиях Алтая с увеличением высоты произрастания кедров сибирского уменьшаются размеры ассимиляционного аппарата, снижается содержание фотосинтетических пигментов и уменьшается функциональная активность хлоропластов на уровне фотосистемы II.

Работа выполнена при поддержке Программы СО РАН 6.3.1.16 «Структура разнообразия в экосистемах бореальных лесов: динамические и функциональные аспекты», интеграционного проекта СО и УрО РАН № 53 и гранта РФФИ № 07-04-00593.

Список литературы

- Вознесенская Е.В. (1996) Структура фотосинтетического аппарата у представителей древесных форм высокогорий Восточного Памира // Физиология растений. 43. № 3: 391-398.
- Воробьева Н.А., Гришин А.И., Зотикова А.П., Матвиенко Г.Г., Романовский О.А., Харченко О.В. (2000) Применение эффекта лазерно-индуцированной флуоресценции для дистанционного исследования фотосинтетического аппарата растений // Оптика атмосферы и океана. 13. №2: 539-542.
- Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. (2003) Большой практикум по фотосинтезу. М.: Академия, 256 с.

Заленский О.В. (1977) Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза //XXXVII Тимирязевские чтения. Л.: Наука, 56 с.

Зотикова А.П., Ананьев Г.М., Аллахвердиев С.И., Ганаго И.Б., Симонова Е.И. (1987) Спектральные и функциональные свойства хлоропластов проростков сосны, выращенных на свету и в темноте //Физиология растений. 34. Вып.3: 445-451.

Модина Т.Д. (1997) Климаты Республики Алтай. Новосибирск: Изд-во Новосибирского пед. ун-та. 177 с.

Попова И.А., Маслова Т.Г., Попова О.Ф. (1989) Особенности пигментного аппарата растений различных ботанико-географических зон //Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений. Л.: Наука, с.115–140.

Пьянков В.И., Кондрачук А.В. (2003) Основные типы структурных перестроек мезофилла листа растений Восточного Памира при адаптации к высокогорным условиям //Физиология растений. 50. № 1: 34-42.

Рубин А.Б., Венедиктов П.С, Кренделева Т.Е., Пашенко В.З. (1988) Регуляция первичных стадий фотосинтеза при изменениях физиологического состояния растений //Фотосинтез и продукционный процесс /Под ред. А.А. Ничипоровича. М.: Наука, с. 29-39.

Садовничая Е.А. (1985) Радиационный режим горных лесов Сибири. Новосибирск: Наука, 123 с.

Севастьянов В.В. (1998) Климат высокогорных районов Алтая и Саян. Томск: Изд-во ТГУ, 201 с.

Тужилкина В.В., Веретенников А.В. (1981) Пигменты хвои сосны и ели //Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов европейского Севера. Л.: Наука, с. 108-119.

Шлык А.А. (1971) Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев //Биохимические методы в физиологии. М.: Наука, с. 154–170.

James J.C., Grace J., Hoad S.P. (1994).Growth and photosynthesis of *Pinus sylvestris* at its altitudinal limit in Scotland. Journal of Ecology. 82: 297-306.

Maslova T.G., Popova I.A. (1993) Adaptive properties of the plant pigment systems. Photosynthetica. 29 (2): 195-203.

Ottander C., Campbel D., Oguist G. (1995) Seasonal changes in photosystem II organisation and pigment composition in *Pinus sylvestris*. Planta. 197: 176-183.

Pisek A., Winkler E. (1958) Assimilationsvermoege n und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* Link) in verschiedener Hoehenlage und der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. Planta. 51: 518-543.

Rau W., Hofmann H. (1993) Sensitivitaet gegen UV-B Strahlung von Pflanzen verschiedener Arten der gleichen Gattung aus unterschiedlichen Hohenstufen der Alpen. Wetter und Leben. 45, № 4: 5-16.

Tausz M., Muller M., Bermadinger-Stabentheier E., Grill D. (1995) Physiologische Methoden als Ergaenzung zur Streßdiagnose an Fichten. Osterr Forstztg. 106, № 11: S. 38-49.

Todaria N.P. (1988) Ecophysiology of Mountain Plants: 1 Photosynthesis. Acta Physiol. Plant. 10, № 3: 199-226.

Tranquillini W. (1979) Physiological ecology of the alpine timberline: tree existence at high altitudes with special references to the European Alps. New York: Springer-Verlag., 137p.

Tselniker Y.L., Chetverikov A.G. (1988) Dynamics of chlorophyll content and amounts of reaction centres of photosystems 1 and 2 in *Pinus silvestris* L. and *Picea abies* Karst. needles during a year. *Photosynthetica*. 22. № 4: 483-490.

West K.R., Wiskich I.T. (1968) Photosynthetic control by isolated pea chloroplast. *Biochem. J.* 109. № 2: 527-540.

Structure and Function of Siberian Stone Pine Assimilation Apparatus in Central Altai Mountains

Albina P. Zotikova and Olga.G. Bender

*Institute for Monitoring of Climatic and Ecological Systems,
Siberian Branch of Russian Academy of Science
10/3 Akademicheskoy, Tomsk, 634055 Russia*

Needle morphology, photosynthetic pigment contents and chloroplast functional activity were measured in the four Siberian Stone pine stands: the subalpine (1570 and 1700 m asl) and the timberline (1900 and 2000 m asl). At the high altitudes the length, assimilation surfaces and mass needles were decreased. At the timberline the needles had necrotic and chlorotic areas. Chlorophyll (a+b) and carotenoid contents, chloroplast functional activity at the level of photosystem II: the Hill reaction rate and noncyclic photophosphorylation were decreased with increasing elevation. Probably, reduced pigment contents and low activity of photosynthetic process were induced by low temperature and photooxidation. Due to morphological and physiological adaptation Siberian Stone pine trees supported growth and reproduction ability.

Key words: Pinus sibirica, altitude, needle morphology, pigment contents, chloroplast functional activity.