

DOI 10.31029/vestdnc90/3

УДК 577.34; 577.12

## ИЗУЧЕНИЕ ФЛУОРЕСЦЕНТНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ПИГМЕНТНОГО СОСТАВА *HEDYSARUM DAGHESTANICUM* RUPR. EX BOISS.

Е. В. Пиняскина<sup>1</sup>, ORCID: 0000-0003-0956-7110

А. А. Магомедова<sup>2</sup>, ORCID: 0009-0009-3606-1204

<sup>1</sup>Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского  
федерального исследовательского центра РАН, Махачкала, Россия

<sup>2</sup>Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

## STUDY OF FLUORESCENCE INDICATORS AND PIGMENT COMPOSITION OF *HEDYSARUM DAGHESTANICUM* RUPR. EX BOISS.

E. V. Pinyaskina<sup>1</sup>, ORCID: 0000-0003-0956-7110

A. A. Magomedova<sup>2</sup>, ORCID: 0009-0009-3606-1204

<sup>1</sup>Precaspian Institute of Biological Resources of the  
Daghestan Federal Research Centre of RAS, Makhachkala, Russia

<sup>2</sup>Daghestan State University, Makhachkala, Russia

Аннотация. Проведены флуоресцентные исследования узколокального эндемика Дагестана *Hedysarum daghestanicum* Rupr. ex Boiss. Выявлены особенности функционирования фотосинтетического аппарата в условиях интенсивной абиотической нагрузки, рассчитаны дополнительные фотосинтетические параметры: коэффициент максимальной утилизации световой энергии ( $\alpha$ ), минимальное насыщающее излучение ( $I_k$ ), а также индексы и параметры фотоингибирования ( $I_b$ ,  $\beta$ ). Анализ пигментного состава показал превалирование хлорофилла *a* (Хл *a*) относительно Хл *b* в 3,2 раза, суммарное соотношение хлорофиллов ( $a + b$ ) к каротиноидам ~5,21. Показано, что копеечник дагестанский сохраняет высокую активность фотосинтеза за счет интенсификации электронного транспорта и минимизации потерь (как регулируемых, так и нерегулируемых). Проведенные комплексные исследования показали высокую адаптивность *Hedysarum daghestanicum* к абиотическим факторам: ксеро-мезофит, растущий в условиях сильной инсоляции и недостатка влаги, обладает структурной пластичностью фотосистем и имеет комплекс специфических физиологических адаптаций к абиотическим стресс факторам (сильной инсоляции и недостатка влаги), предотвращающих деструкцию клеток или их органелл.

Abstract. Fluorescent studies of the narrowly local endemic of Daghestan *Hedysarum daghestanicum* Rupr. ex Boiss. have been carried out. Features of the functioning of the photosynthetic apparatus under conditions of intense abiotic load have been revealed, additional photosynthetic parameters have been calculated: the coefficient of maximum utilization of light energy ( $\alpha$ ), minimum saturating radiation ( $I_k$ ), as well as indices and parameters of photoinhibition ( $I_b$ ,  $\beta$ ). The analysis of the pigment composition shows the prevalence of Chlorophyll *a* (Chl *a*) relative to Chl *b* by 3,2 times, the total ratio of Chlorophylls ( $a + b$ ) to Carotenoids ~5,21. It has been shown that the *Hedysarum daghestanicum* plant maintains high photosynthetic activity due to the intensification of electron transport and minimization of losses (both regulated and unregulated). Comprehensive studies have shown the high adaptability of *Hedysarum daghestanicum* to abiotic factors: xero-mesophyte, growing in conditions of strong insolation and lack of moisture, has structural plasticity of photosystems and has a set of specific physiological adaptations to abiotic stress factors (strong insolation and lack of moisture), preventing destruction of cells or their organelles.

Ключевые слова: копеечник дагестанский, ПАМ флуорометрия, флуоресценция, фотосинтез, хлорофилл.

Keywords: *Hedysarum daghestanicum*, PAM fluorometry, fluorescence, photosynthesis, chlorophyll.

### Введение

Современные тенденции всестороннего изучения дикорастущей флоры связаны с решением ряда проблем как в области биотехнологических и фармакологических исследований (как источников биологически активных веществ, обладающих выраженной фармакологической активностью), так и для сохранения биологического разнообразия. Особое внимание уделяется сохранению узколокальных эндемиков, таких как копеечник дагестанский (*Hedysarum daghestanicum*). На сегодняшний день известно более 300 видов рода *Hedysarum* (распространены в Азии, Европе, Северной Африке и Северной Америке), свыше 100 из них произрастают на территории Российской Федерации. В основном это одно- и двулетние травянистые растения, невысокие кустарники или

полукустарники. Фитопрепараты на основе рода *Hedysarum* с давних пор широко используются для лечения различных заболеваний как в народной (тибетской, китайской), так и официальной медицине, являясь важными компонентами множества лекарственных препаратов.

На сегодняшний день исследование биохимического состава копеечника дагестанского (*Hedysarum daghestanicum*) показало наличие тритерпеновых соединений, флавоноидов, сапонинов, полифенольных соединений, лейкоантоцианов, дубильных веществ, ксантонов (мангиферина) [1, 2]. Однако комплексных исследований копеечника дагестанского, включающих определение количественного и качественного состава фотосинтезирующих пигментов, а также флуоресцентных исследований не проводилось. Измерение и анализ флуоресцентных параметров растений позволил бы не только диагностировать физиологическое состояние растений [3], но и проследить конкретные изменения в различных участках фотосинтетического аппарата. *Hedysarum L. daghestanicum* является мезо-ксерофитом – растет на сухих известняковых, каменистых горных склонах (высотный градиент для данного вида – в диапазоне от 320 до 1500 м) [1, 4] под давлением целого комплекса абиотических факторов: недостаток воды, дневные и ночные температурные перепады, на фоне повышенной инсоляции, разреженности воздуха и укороченного вегетационного периода. Анализ флуоресцентных характеристик растения позволил бы выяснить механизм действия абиотических факторов и оценить адаптационные возможности растения [5]. В этой связи фотосинтетические характеристики могут рассматриваться как показатель общего состояния растительного организма, а исследования флуоресценции хлорофилла (ФлХ) максимально информативны для экологического мониторинга, начиная с отдельных растений и заканчивая состоянием экосистем [6–8].

#### Объекты и методы исследований

Объект исследований – копеечник дагестанский (*Hedysarum L. Daghestanicum*), род – *Hedysarum*, семейство *Fabaceae*, порядок *Fabales*, подкласс *Rosidae*, класс *Magnoliopsida*, отдел *Magnoliophyta*. Узколокальный эндемик, занесен в Красную книгу Российской Федерации и Республики Дагестан. Общая численность оценивается порядка 3000–5000 экземпляров. Это стержнекорневой каудексовый многоглавый базисимподиальный травянистый поликарпик с монокарпическими побегам полурозеточного типа. Собран в Карабудахкентском районе (1100 м над уровнем моря, трасса Губден – Урма, 42°32'22,6"– 47°23'34"). Сбор растительного материала проводился в середине августа 2022 г. (конец вегетационного периода).

Определение флуоресцентных показателей проводили в 8 биологических повторностях на сформированных листьях растений импульсным флуорометром MINI-PAM (Walz, Германия), как описано [6]. Физиологически значимые параметры рассчитаны по следующим формулам:  $Y(II) = (F_m' - F_0')/F_m'$ ;  $Y(NPQ) = 1 - Y(II) - 1/(NPQ + 1 + qL(F_m/F_0 - 1))$ ;  $Y(NO) = 1/(NPQ + 1 + qL(F_m/F_0 - 1))$ , где  $F_m$  и  $F_0$  – максимальная и фоновая флуоресценции адаптированном к темноте листом,  $F_m'$  и  $F_0'$  – максимальная фоновая флуоресценции адаптированным к свету листом,  $qL$  – коэффициент фотохимического тушения –  $qL = (F_m' - F_0)/(F_m' - F_0') \times F_0'/F_0$  [9].

Содержание хлорофиллов  $a$  и  $b$  определяли спектрофотометрически. Концентрацию фотосинтезирующих пигментов в вытяжке (мкг/мл) рассчитывали по формулам [10] для определения хлорофиллов и каротиноидов в 100% ацетоне.

Полученные данные обрабатывали методами корреляционного и однофакторного дисперсионного анализа с уровнем значимости  $p < 0,05$  в среде Microsoft Excell 2016 (Microsoft, USA). На гистограммах и в таблицах результаты представлены в виде средних значений ( $M$ )  $\pm$  стандартная ошибка ( $m$ ). Различия считали достоверными при значениях  $p < 0,05$ .

#### Результаты и обсуждение

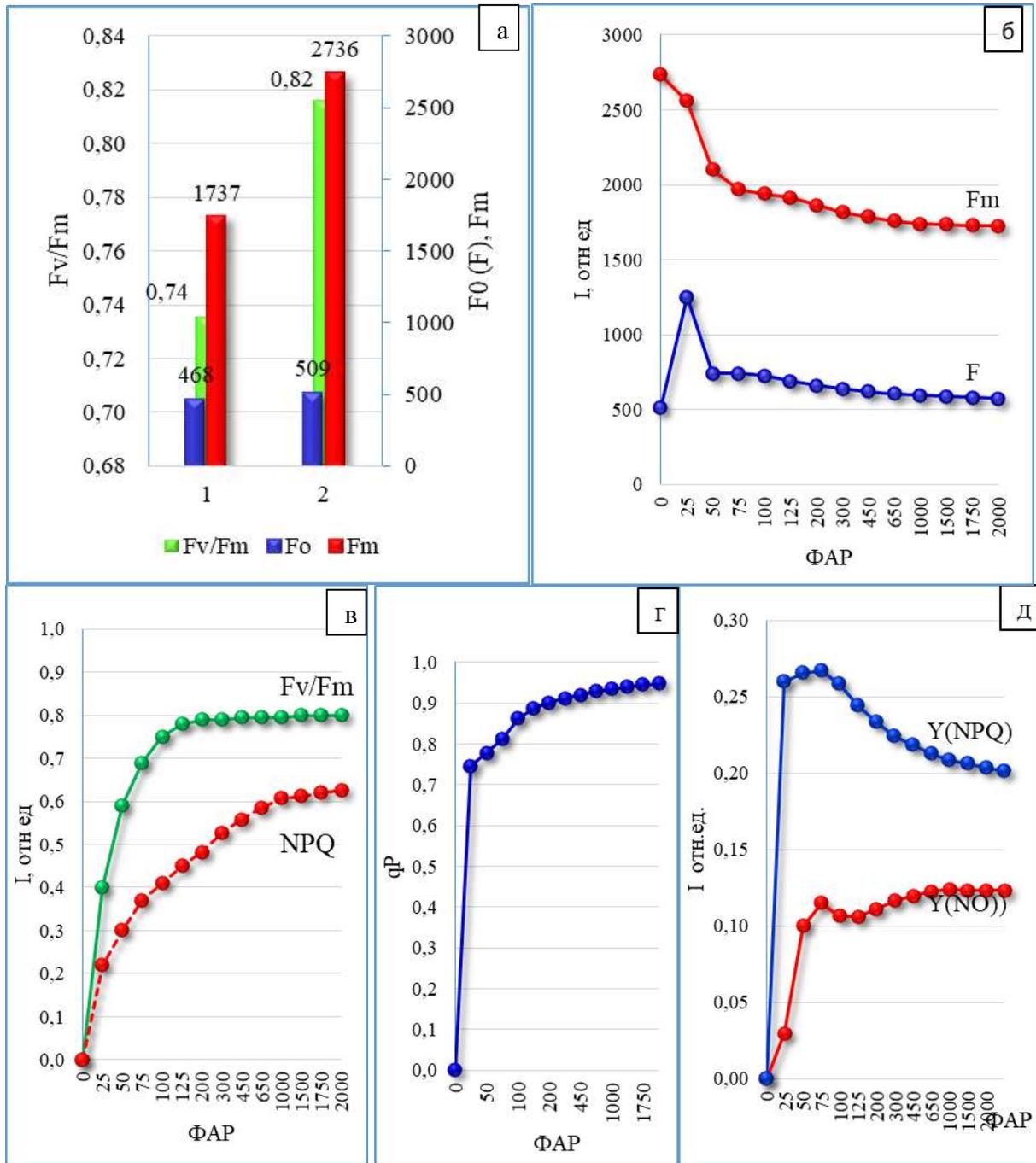
Исследовали флуоресцентные параметры копеечника дагестанского как при темновой адаптации (для определения потенциальных возможностей растения), так и в естественных условиях

(измеренные на свету, дающие информацию о текущем адаптационном состоянии фотосинтеза) [8]. Данные о стартовых значениях квантовых выходах фоновой и максимальной флуоресценций растений представлены на рис. 1а. Видно, что стартовые значения фоновой и максимальной флуоресценции, так же как и квантового выхода фотосинтеза, у темно-адаптированных образцов (рис. 1а (2)) выше относительно соответствующих параметров свето-адаптированных (рис. 1(1)) на 8,1, 56,5 и 9,2%. Снижение уровня  $F_m'$  (свето-адаптированных образцов) относительно  $F_m$  (темно-адаптированных) связано с интенсификацией нефотохимического тушения на постоянном свету [11]. Невысокие показатели  $F_m'$  у растений могут быть связаны либо с интенсификацией фотохимических реакций, либо с процессами тушения флуоресценции – фотохимическом ( $qP$ ) и нефотохимическом ( $qN$ ) [12–14]. С увеличением интенсивности насыщающего света квантовый выход максимальной флуоресценции ( $F_m$ ) снижается в 2,6 раза, а  $F_0$  к концу измерения стабилизируется на уровне начальных значений (рис. 1б). Поскольку значения  $F_0$  фиксируются до начала первичных фотохимических процессов, отражая постоянную составляющую флуоресценции, не зависящую от фотохимических реакций [7, 8, 11], отмеченная стабилизация ( $F_0$ ) у образцов связана с адаптацией растений к высокогорным абиотическим факторам – усилению стрессовой нагрузки. [6, 7]. Изменение значения  $F_m$  может быть связано со снижением эффективности фотохимических реакций (фотосинтетической фиксации  $CO_2$ ) и высвечиванием избыточной энергии в виде флуоресценции, т.к. «насыщенные» электронами реакционные центры переходят в «закрытое» состояние [8]. Поскольку флуоресценция хлорофилла является конкурентным процессом по отношению к другим путям реализации энергии, ее уровень отражает изменения эффективности альтернативных путей использования энергии поглощенных квантов света (электронного транспорта и тепловой диссипации) [3, 4], мы исследовали кинетику различных параметров флуоресценции. Необходимо отметить, что уровень флуоресценции во многом зависит от окислительно-восстановительного состояния первичного акцептора хинонной природы  $Q_A$ , наличия или отсутствия фотоповреждения протеинов, а также степени дезоксидации ксантофиллов, входящих в состав ФС2 [8, 11]. Увеличение квантового выхода флуоресценции связано с образованием первичной ион-радикальной пары  $P680^+Feo^-$ . Через ряд промежуточных реакций переноса электронов в итоге образуется «закрытое» состояние реакционного центра и вся энергия возбужденных состояний хлорофилла излучается в виде флуоресценции или диссипирует в тепло.

Известно, что скорость транспорта электронов в ФС2 связана с высоко энергетичными электронами свето-зависимых реакций и продуктами фотосинтеза, которые в свою очередь зависят от состояния растения и воздействия различных внешних факторов [12]. Относительная скорость нециклического электронного транспорта по ETR у растений увеличивается в 1,5 раза, что позволяет поддерживать фотосинтез на необходимом уровне.

Максимальный квантовый выход фотосинтеза ФС2 ( $F_v/F_m$ ) связан со скоростью линейного переноса электронов и, следовательно, указывает на общую эффективность фотосинтеза. В здоровых листьях значение  $F_v/F_m$  обычно близко к 0,84 у большинства видов растений, а более низкое значение указывает на то, что доля реакционных центров ФС2 повреждена или инактивирована (фотоингибирование), что обычно наблюдается у растений в состоянии стресса. В нашем случае максимальный квантовый выход фотосинтеза ( $F_v/F_m$ ) весьма высок (рис. 1в) и приближается к теоретически возможному ~0,84 [8], что указывает на высокую адаптацию копеечника к абиотическим факторам. Потери избыточной энергии в виде максимальной флуоресценции не велики, часть избыточной энергии диссипирует в тепло (рис. 1в) – т.н. нефотохимическое тушение, в то время, как основная часть поглощенного света идет на фотохимию (рис. 1г). Увеличение  $NPQ$  у исследуемых образцов связано с генерацией протонного градиента в тилакоидной мембране, который снижает скорость электронного транспорта через цитохромный  $b_6/f$  комплекс, а восстановление пластохинонового пула способствует перераспределению энергии

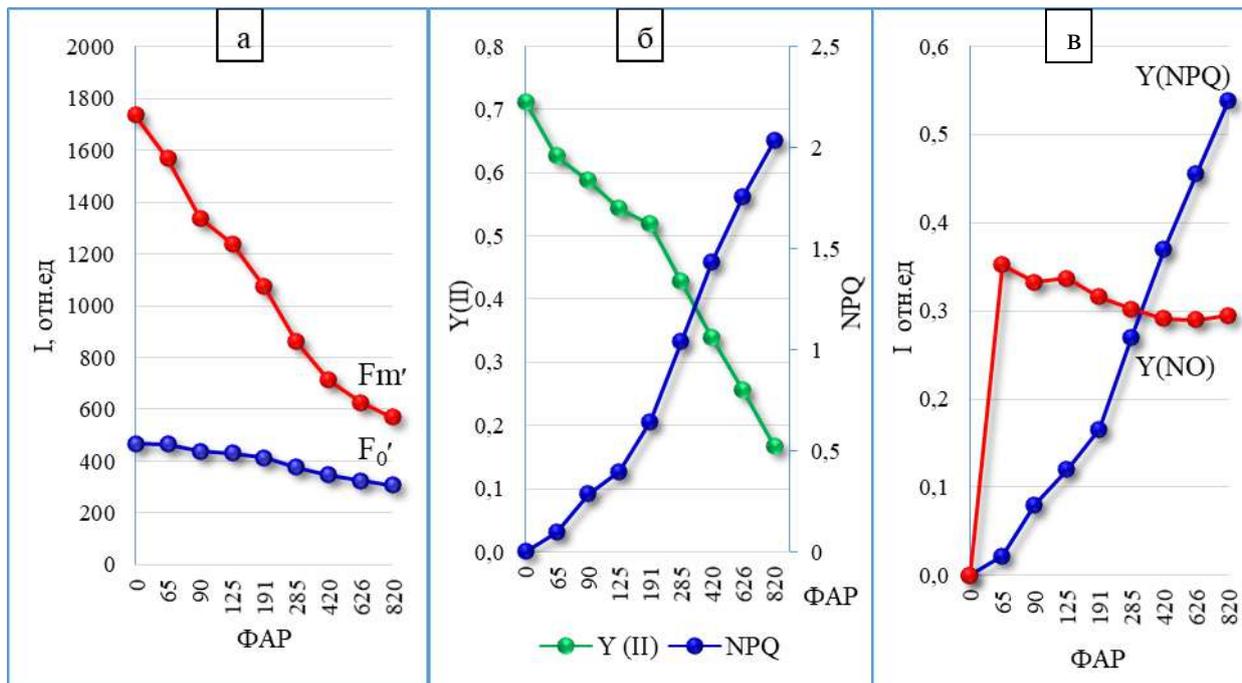
между двумя типами фотосистем в пользу ФС1 (переход состояний). Изменения интенсивности тепловой диссипации направлены на компенсацию лимитирования электронного транспорта путем безопасной утилизации той части энергии возбуждения, которая не может быть использована для фотохимии [3].



**Рис. 1.** а – Стартовые значения квантовых выходов фоновой ( $F_0$ )/( $F_0$ ), максимальной флуоресценции ( $F_m$ )/( $F_m$ ) и фотосинтеза ( $F_v/F_m$ )/( $Y(II)$ ): 1 свето-адаптированных образцов; 2 – темно-адаптированных образцов; б – дозозависимые световые кривые темно-адаптированных образцов максимальной эффективности фотосинтеза ( $F_v/F_m$ ); в – максимальная эффективность фотосинтеза ( $F_v/F_m$ ) и нефотохимического тушения ( $NPQ$ ) темно-адаптированных образцов; г – относительная скорость электронного транспорта ( $ETR$ ); д – регулируемые и нерегулируемые потери световой энергии темно-адаптированных образцов. По оси абсцисс – ФАР, мкмоль/м<sup>2</sup>с, по оси ординат – интенсивность, отн. ед.

Дальнейшее распределение световой энергии можно проследить по дополнительным квантовым выходам ФС2 [13]. Согласно полученным данным (рис. 1д), потоки избыточной энергии хорошо регулируются (за счет работы ДрН и зеаксантин-зависимых механизмов) и избыточная энергия возбуждения безопасно рассеивается на уровне антенны [8], потенциальный уровень регулируемых потерь ( $Y(NPQ)$ ) составляет 20%, не регулируемых ( $Y(NO)$ ) – 12%. Все приведенные значения флуоресцентных параметров получены на темно-адаптированных образцах (для оценки взаимодействия фотохимических реакций в световой фазе фотосинтеза и эффективности биохимических реакций в период темновой фазы) и характеризуют высокую адаптивность *Hedysarum daghestanicum* к абиотическим факторам.

Поскольку потенциальные возможности копеечника дагестанского определены, для оценки степени адаптации растения необходимо провести мониторинг растения по фотосинтетическим параметрам на свету. Видно, что характер кривых свето-адаптированных образцов (рис. 2а) сходен с таковым темно-адаптированных (рис. 1б) (общая тенденция снижения флуоресценции при увеличении интенсивности излучения). Эффективный фотохимический квантовый выход ФС2 был ниже максимального ( $F_v/F_m$ ), что связано с диссипацией части энергии возбуждения в РЦ и фотосинтетической антенне (тушением за счет нефотохимических процессов) [3, 14, 15]. Параметры квантовых выходов  $F_0'$ ,  $F_m'$  и  $Y(II)$  ниже соответствующих у темно-адаптированных ( $F_0$ ,  $F_m$  и  $F_v/F_m$ ) (рис. 1а (1) и (2)), однако уровень эффективности преобразования энергии ( $Y(II)$ ) довольно высок (рис. 1а(1)), что указывает на высокую адаптацию растений к абиотическим факторам.



**Рис. 2.** Световые кривые свето-адаптированных образцов: а – квантовые выходы фоновой ( $F_0'$ ) и максимальной флуоресценции ( $F_m'$ ); б – эффективности фотосинтеза ( $Y(II)$ ); в – дополнительные квантовые выходы свето-адаптированных образцов:  $Y(NO)$  и  $Y(NPQ)$ . По оси абсцисс – ФАР,  $\mu\text{моль}/\text{м}^2\text{с}$ , по оси ординат – интенсивность, отн. ед.

Чтобы оценить фотохимию ФС2 по флуоресценции, важно определить тушение флуоресценции, которое является результатом как фотохимических, так и нефотохимических процессов. С увеличением интенсивности светового потока фотохимическое использование энергии возбуждения света (фотохимическое тушение) падает, а доля открытых реактивационных центров снижается с 71 до 17%, параллельно, по экспоненте, усиливается нефотохимическое тушение (NPQ)

(рис. 2а). Дополнительные квантовые выходы ФС2 свето-адаптированных образцов представлены на рис. 2в. Видно, что изначально преобладают нерегулируемые потери энергии возбуждения ( $Y(NO)$ ) – кривая стремительно достигает высоких значений и выходит на плато насыщения (30% от максимального уровня), т.о. избыточная энергия возбуждения достигает реакционных центров, приводя к снижению эффективности работы акцепторов, индукции АФК и повреждению ФС2 в целом. Однако уровень регулируемых потерь ( $Y(NPQ)$ ), растущий экспоненциально к концу измерения (регулируемые нефотохимические потери), превышает уровень нерегулируемых потерь почти в 2 раза. Высокое значение  $Y(NPQ)$ , с одной стороны, указывает на избыточную плотность потока фотонов, а с другой стороны, показывает высокую фотозащитную способность копеечника за счет диссипации избыточной энергии возбуждения в тепло. При насыщающей интенсивности света высокие значения соотношения  $Y(NPQ)/Y(NO)$  отражают субоптимальную мощность фотозащитных реакций [12].

Исходя из некоторых показателей быстрых световых кривых можно рассчитать дополнительные фотосинтетические параметры, представленные в таблице. Максимальная потенциальная скорость переноса насыщенных электронов ( $ETR_{mPot}$ , которая наблюдалась бы в отсутствие фотоингибирования) в 6 раз превышает  $ETR_m$ , что в совокупности с высоким коэффициентом ингибирования свидетельствует о наличии сильного давления абиотических факторов (см. таблицу).

Дополнительные параметры световой кривой *Hedysarum daghestanicum* ( $M \pm m$ ,  $n = 9$ )

Параметры	$\alpha$ , electrons	$ETR_m$ , $\mu\text{mol}$ electrons/ $\text{m}^2 \cdot \text{s}$	$I_k$ , $\mu\text{mol}$ photons/ $\text{m}^2 \cdot \text{s}$	$\beta$ , electrons	$ETR_{mPot}$ Отн. ед.	$I_b$ , $\mu\text{E}/\text{m}^2 \text{ c}$
Значения	0,48±0,02	42,2±1,4*	88,7±12,5*	0,52±0,09*	258,9±14,4*	497±11,3*

Примечание: \* – различие по сравнению с контролем статистически достоверно при  $p < 0,05$ .

Известно, что фотосинтетические механизмы и, в частности, комплекс ФС2 восприимчивы к сильному свету – эффекты интенсивного света приводят к фотоповреждению (фотоингибированию). В живых организмах фотоповрежденный ФС2 обычно быстро восстанавливается, и, как следствие, степень фотоингибирования представляет собой баланс между скоростями фотоповреждения и восстановления ФС2 [8].

Поскольку одним из показателей адаптивности растения является соотношение Хл  $a/b$ , отражающее долю хлорофилла, связанного светособирающими комплексами и являющегося показателем функциональной пигментной оснащенности и свето-адаптации фотосинтетического аппарата, был проведен качественный и количественный анализ фотосинтезирующих пигментов *Hedysarum L. Daghestanicum*. Установлено, что содержание Хл  $a$  превалирует и составляет 64%, Хл  $b = 20\%$ , Кар = 16%. Соотношение Хл  $a/b \approx 3,22$ , а суммарное соотношение хлорофиллов ( $a+b$ ) к каротиноидам  $\approx 5,5$  (рис. 3).

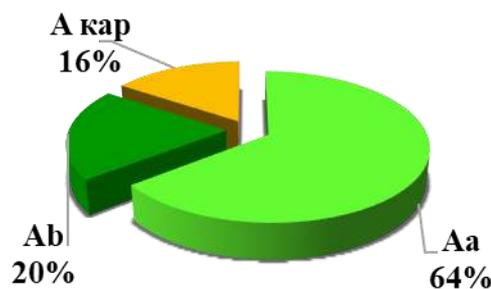


Рис. 3. Процентное соотношение пигментов *Hedysarum L. Daghestanicum*

Согласно литературным данным, в условиях высокой инсоляции наблюдается увеличение количества не только свето-собирающих комплексов, но и комплексов ETR, АТФ-синтазных комплексов, а также ферментов цикла Кальвина-Бенсона [10]. Такие изменения имеют адаптивное значение, поскольку увеличение фотосинтетической способности снижает восприимчивость к фотоповреждениям. Количественные корректировки в фотосинтетическом аппарате улучшают производительность фотосинтетического аппарата, позволяя более эффективно использовать доступный свет или другие ограниченные ресурсы, обеспечивая конкурентное преимущество растению за счет уменьшения фотоокислительного повреждения [10].

Для выживания в горах растения используют несколько стратегий, которые в совокупности включают в себя процессы, направленные на минимизацию амплитуды изменений абиотических параметров окружающей среды, предотвращающих разрушение клеток или их органелл, прежде чем пагубные последствия отразятся на клеточном и молекулярном уровне [8, 11]. Проведенные комплексные исследования показали, что копеечник дагестанский обладает фотосинтетической пластичностью и имеет комплекс специфических физиологических адаптаций к абиотическим стресс факторам (сильной инсоляции и недостатка влаги), предотвращающих деструкцию клеток или их органелл.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Имачуева Д.Р., Серебряная И.Н. Современное состояние изученности растений рода Копеечник (*Hedysarum* L.) флоры Кавказа // Фармация и фармакология. 2016. № 6. С. 4–32.
2. Имачуева Д.Р., Серебряная Ф.К. Использование метода капиллярного электрофореза при определении количественного содержания мангиферина в траве видов рода копеечник (*Hedysarum caucasicum* M. Vieb., *Hedysarum grandiflorum* Pall., *Hedysarum daghestanicum* Rupr. ex Boiss.) флоры Северного Кавказа // Разработка и регистрация лекарственных средств. 2021. Т. 10, № 1. С. 90–96.
3. Переменная и замедленная флуоресценция хлорофилла *a* – теоретические основы и практическое приложение в исследовании растений / В.Н. Гольцев, М.Х. Каладжи, М.А. Кузманова, С.И. Аллахвердиев. Москва; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2014. 220 с.
4. Зубаурова Ш.М. Диагностика состояния популяций *Hedysarum daghestanicum* Boiss. ex Rupr. // Современные проблемы науки и образования. 2015. № 3. С. 564.
5. Molecular Mechanisms of Stress Resistance of Photosynthetic Machinery / V.D. Kreslavski, A.A. Zorina, D.A. Los, I.R. Fomina, S.I. Allakhverdiev // Molecular Stress Physiology of Plants. Springer India, 2013. С. 21–51.
6. Фотосинтетическая активность *Cerasus vul. Mill.* по высотному градиенту / Е.В. Пиняскина, М.Х.-М. Магомедова, А.Т. Маммаев, М.Ю. Алиева // Естественные и технические науки. 2020. № 7 (145). С. 60–63.
7. Chlorophyll Fluorescence Characteristics and Rapid Light Response Curves of Alpine Rhododendron Species across Elevation Gradients / Y. Liu, F. Liu, B. Long, X. Zhou, Xue Zhang, Y. Zhang, W. Wang and S. Shen // Horticultural Science and Technology. 2019. Vol. 37. P. 463–472.
8. Chlorophyll *a* fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions / M.H. Kalaji, A. Jajoo, A. Oukarroum, M. Brestic, M. Zivcak, I.A. Samborska, M.D. Cetner, I. Lukasik, V. Goltsev, R.J. Ladle // Acta Physiologiae Plantarum. 2016. N 38. P. 102–113.
9. New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes / D. Kramer, G. Johnson, O. Kiirats, G. Edwards // Photosynthesis Research. 2004. Vol. 79. P. 209–218.
10. Lichtenthaler H., Buschmann C. Chlorophylls and carotenoids: Measurements and characterization by UV-Vis spectroscopy // Food Analytical Chemistry: Pigments, Colorants, Flavors, Texture and Bioactive Food Components. 2005. N 1. P. 171–178.
11. Adams W., Demmig-Adams B. In Chlorophyll *a* fluorescence: a signature of photosynthesis I Advances in photosynthesis and respiration / Ed. by G. Papageogiou, Govindjee (Springer, Dordrecht). 2004. P. 583–604.
12. Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany, 1999. P. 1–165.

13. *Genty B., Briantais J., and Baker N.* The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence // *Biochimica et Biophysica Acta*. 1989. Vol. 990. P. 87–92.

14. *Vetaas O., Grytnes J.* Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the himalayan elevation gradient in Nepal // *Global Ecol. Biogeogr.* 2002. Vol. 11. P. 291–301.

15. *Elevation-Related Variation in Leaf Stomatal Traits as a Function of Plant Functional / R. Wang, G. Yu, N. He, Q. Wang, F. Xia, N. Zhao* // Type: Evidence from Changbai Mountain, China. *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9 (12). e115395.

Поступила в редакцию 05.08.2023 г.

Принята к печати 28.11.2023 г.

\* \* \*

**Пиняскина Елена Владимировна**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского федерального исследовательского центра РАН; 367000, Республика Дагестан, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45; e-mail: elpin1@yandex.ru

**Elena V. Pinyaskina**, Candidate of Biology, senior researcher, Precaspian Institute of Biological Resources of the Daghestan Federal Research Centre of RAS; 45, M. Gadzhiev st., Makhachkala, Republic of Daghestan, 367000; e-mail: elpin1@yandex.ru

**Магомедова Аминат Алиевна**, магистр, Дагестанский государственный университет, 367000, Республика Дагестан, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 43а; e-mail: amimag15@mail.ru

**Aminat A. Magomedova**, master, Daghestan State University; 43a, M. Gadzhiev st., Makhachkala, Republic of Daghestan, 367000; e-mail: amimag15@mail.ru