

Сезонна динаміка вмісту фотосинтетичних пігментів у листках декоративних форм *Berberis thunbergii* DC. в умовах посушливого Степу України

Іван І. Коршиков^{1✉}, Ніна І. Сушинська²

¹Донецький ботанічний сад НАН України, м. Кривий Ріг, Дніпропетровська обл., Україна, e-mail: ivivkor@gmail.com
ORCID ID0000-0002-1471-398X

²Агробіостанція – ботанічний сад Херсонського державного університету, м. Херсон, Україна, e-mail: nsushinskabotsad@gmail.com

✉ ivivkor@gmail.com

Реферат.

Мета. Аналіз сезонної динаміки вмісту й співвідношення фотосинтетичних пігментів у листках різнозабарвлених декоративних форм барбарису Тунберга (*Berberis thunbergii* DC.) в умовах посушливого Степу України. **Методи.** Об'єктом досліджень були *B. thunbergii* та його декоративні форми з різним забарвленням листків ('Red Rocket', 'Superba', 'Bagatelle', 'Golden Ring', 'Harleguin', 'Pow Wow', 'Bananza Gold', 'Aurea'), що росли в колекції ботанічного саду Херсонського державного університету. Вміст хлорофілу *a* і *b* та суми каротиноїдів вивчали у 2017–21 рр. в листках однорічних та дворічних пагонів, які щороку збирали для аналізів щомісячно, починаючи з травня по жовтень. Для визначення вмісту пігментів використовували стандартну методику (Wellburn, 1994). Вимірювання проводили за допомогою спектрофотометра СФ-2000 за довжини хвилі 665 і 649 нм — для хлорофілів *a* і *b* та 480 нм — для каротиноїдів. Статистичний аналіз виконували в програмі MS Excel 2007. **Результати.** Впродовж травня–жовтня досліджено сезонну динаміку вмісту фотосинтетичних пігментів у листках декоративних форм *B. thunbergii*. У зелено- та пурпуроволистих форм максимуми вмісту хлорофілу

та каротиноїдів здебільшого припадали на першу половину вегетації, а у жовтолистих форм — на осінні місяці. Пурпурово- та жовтолисті форми практично в усі періоди спостережень у більшості випадків поступалися зеленолистій формі за вмістом хлорофілу. З середини літа починалося зниження вмісту хлорофілу *b* у пурпурово- та зеленолистих форм. У листках дворічних пагонів у більшості варіантів експерименту вміст хлорофілу і каротиноїдів був суттєво вищим, ніж в однорічних листках. Максимальні значення співвідношення хлорофіл *a/b* та хлорофіл/каротиноїди зафіксовано в більшості форм у середині вегетації. Дефіцит вологи в ґрунті й повітрі, високі температури призводили до зниження вмісту хлорофілу та каротиноїдів, починаючи з середини вегетації, що можна розглядати як наслідки впливу довготривалої посухи. **Висновки.** З'ясовані особливості сезонної динаміки вмісту фотосинтетичних пігментів у листках різнокольорових декоративних форм *B. thunbergii* засвідчують, що їхній пігментний апарат формоспецифічно адаптується до посушливих умов Степу з надмірно високими плюсовими температурами. Оскільки хлорофіл асоційований у світлозбиральних комплексах, зменшення його вмісту в листках рослин в екстремальних умовах посухи може призводити до зниження фотосинтетичної фіксації CO₂ й пригнічення росту рослин.

Ключові слова: барбарис Тунберга, декоративні форми, каротиноїди, сезонна динаміка, умови посухи, фотосинтетичні пігменти, хлорофіл.

Seasonal dynamics of the content of photosynthetic pigments in the leaves of ornamental forms of *Berberis thunbergii* DC. in the conditions of arid Steppe of Ukraine

Ivan Korshykov^{1✉}, Nina Sushynska²

¹Donetsk Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kryvyi Rih, Dnepropetrovsk region, Ukraine, e-mail: ivivkor@gmail.com
ORCID ID0000-0002-1471-398X

²Agrobiostation – a Botanical Garden of Kherson State University, Kherson, Kherson region, Ukraine, e-mail: nsushinskabotsad@gmail.com

✉ ivivkor@gmail.com

Abstract.

Aims. Analysis of the seasonal dynamics of the content and ratio of photosynthetic pigments in the leaves of the varicolored decorative forms of Japanese

barberry (*Berberis thunbergii* DC.) in the conditions of the arid Steppe of Ukraine. **Methods.** The object of research was *Berberis thunbergii* and its decorative forms with different leaf colors ('Red Rocket', 'Superba', 'Bagatelle', 'Golden Ring', 'Harlequin', 'Pow Wow', 'Bananza Gold', 'Aurea '), growing in the collection of the botanical garden of Kherson State University. The content of chlorophyll *a* and *b* and the amounts of carotenoids were studied in the leaves of one- and two-year-old shoots, which were collected for analysis monthly, starting from May to October 2017–21. Standard methods were used to determine the pigment amount (Wellburn, 1994). Measurements were carried out using an SF-2000 spectrophotometer at wavelengths of 665 and 649 μm for chlorophylls *a* and *b* and 480 μm for carotenoids. Statistical analyses were carried out in MS Excel 2007. **Results.** During May–October, the seasonal dynamics of the content of photosynthetic pigments in the leaves of decorative forms of *B. thunbergii* were investigated. In green- and purple-leaved forms, the maximum amount of chlorophyll and carotenoids occurred in the first half of the growing season, and in yellow-leaved forms—in the autumn months. Purple- and yellow-leaved forms in almost all observation periods were in most cases inferior to green-leaved forms in terms of chlorophyll content. From the middle of summer, a decrease in the amount of chlorophyll *b* in purple- and green-leaf forms begins. The contents of chlorophyll and carotenoids in the leaves of two-year-old shoots in most variants of the experiment were significantly higher than in one-year-old leaves. The maximum values of the ratio of chlorophyll *a/b*, and chlorophyll/carotenoids were established in most forms in the middle of the growing season. Lack of moisture in the soil and air, and high temperatures lead to a decrease in the content of chlorophyll, and carotenoids in the middle of the growing season. This can be seen as the effects of prolonged drought. **Conclusions.** The established peculiarities of the seasonal dynamics of photosynthetic pigments in the leaves of colorful decorative forms of *B. thunbergii* indicate that their pigment apparatus is form-specifically adapted to the arid conditions of the Steppe with excessively high positive temperatures. Since chlorophyll is associated with light-harvesting complexes, its content decreases within the leaves of plants in extreme drought conditions, which can lead to a decrease in photosynthetic CO_2 fixation and inhibition of plant growth.

Key words: Japanese barberry, decorative forms, carotenoids, seasonal dynamics, drought conditions, photosynthetic pigments, chlorophyll.

Вступ/Introduction. Глобальне потепління (Davis et al., 2005; Hedhly et al., 2009; Yan et al., 2022) нині стає все більш очевидною реальністю в Україні, особливо в її степовій зоні. Тривалі посухи до 3-х місяців і більше в літньо-осінній періоди практично стали нормою для цієї зони в останнє десятиріччя (Vozhegova et al., 2021). Дефіцит вологи викликає довготривалий стрес у рослин, особливо інтродукованих, яких серед деревних видів степу переважна більшість. Навіть регулярні поливи рослин у період максимальних плюсових

температур не забезпечують для багатьох видів і сортів необхідні умови для їхнього стабільного росту і розвитку (Pysarenko et al., 2022). Висока сухість повітря, а звідси й посилена інтенсивність транспірації, стають критичними чинниками, які суттєво впливають на життєвий стан рослин. Тривалий водний стрес призводить до прискореного старіння листя й передчасного початку листопаду, що, своєю чергою, призводить до пригнічення росту рослин. Взагалі, адаптація рослин до наднормових кліматичних коливань значною мірою залежить від здатності їхнього асиміляційного апарату адекватно видозмінюватись відповідно до цих змін.

У листках рослин різних ботаніко-географічних зон та посушливих пустельних регіонів змінюється вміст фотосинтетичних пігментів та їхні співвідношення порівняно з рослинами зон помірного клімату (Porova et al., 1989). Сезонні зміни вмісту хлорофілу *a* й *b* та суми каротиноїдів в листках рослин, також відбуваються у ході вегетації, що пов'язують з адаптацією до абіотичних стресових факторів (Zagurskaia, 2017). Зростання врожайності нових сортів озимої пшениці селекції Інституту фізіології рослин і генетики НАН України пов'язано з підвищеним вмістом хлорофілу в листках рослин цих сортів (Priadkina & Morgun, 2016). Головними фотосинтетичними пігментами рослин є хлорофіли, які виконують світлозбиральну функцію, і каротиноїди, що передають додаткову енергію на хлорофіли та захищають їх від надлишкової інсоляції. Структура та функціонування пігментної системи листків рослин залежить від кліматичних умов (Ivanov et al., 2013; Croft & Chen 2018). Посуха, як найважливіший екологічний чинник, викликає типові симптоми окислювального стресу, що призводить до фотоокислення пігментів, *деградації* хлорофілу і відповідно зниження його вмісту в листках рослин (Arabshahi & Mobasser, 2017). В умовах посухи корені рослин можуть індукувати хімічні й гідралічні сигнали, що змінюють вуглеводний обмін клітин листків і інтенсивність фотосинтезу (Zhuk, 2011). До того ж вміст фотосинтетичних пігментів залежить від забарвлення листків, зокрема, у червонолистих рослин упродовж вегетації вміст хлорофілу був меншим, аніж у зеленолистих (Romanov, 2008).

Для досліджень впливу підвищених плюсових температур та посухи на пігментний комплекс рослин із різним кольором листків дуже сприятливим об'єктом є декоративні форми *Berberis thunbergii* DC., які характеризуються широкою палітрою забарвлення листків (Romanov, 2008; Sushynska, 2019). Цей вид невибагливий до родючості ґрунтів, достатньо зимо- та посухостійкий (Iakobchuk et al., 2013). Є повідомлення, що червонолисті форми *B. vulgaris* L., порівняно із зеленолистими відрізняються більшою посухостійкістю та меншим вмістом хлорофілу (Romanov, 2008).

Наявність червоного кольору листків вважається корисною функціональною ознакою, що свідчить про пристосованість рослин до умов конкретного середовища, зокрема до надмірної інсоляції (Hughes & Lev-Yadun, 2015; Nichelmann & Bilger, 2017). Сезонна динаміка вмісту фотосинтетичних пігментів у листках відбиває кількісні зміни їхнього фонду в ході росту рослин

та сигналізує, як чутлива сенситивна система реагує на впливи широкого спектра зовнішніх чинників. У багатьох видів деревних рослин з'ясовані відмінності щодо вмісту пігментів у листках на початку, в середині й на завершальній стадії вегетації (Baladaykin, 2014; Silkina, & Vinokurova, 2009; Zagurskaia, 2017).

Матеріали і методи/Materials and Methods. Об'єктом досліджень були рослини *Berberis thunbergii* та восьми його декоративних форм ('Red Rocket', 'Superba', 'Bagatelle', 'Golden Ring', 'Harleguin', 'Pow Wow', 'Bananza Gold', 'Aurea'), які мали різне забарвлення листків: від зеленого, жовтого до пурпурового та плямистого. Вони ростуть у колекції Агробіостанції — ботанічного саду Херсонського державного університету (ХДУ) на відкритій для сонця території, за винятком окремих зразків. Вміст хлорофілу *a* (Chl._a) і *b* (Chl._b) та суми каротиноїдів вивчали в листках однорічних і дворічних пагонів, які збирали для аналізів щомісячно, починаючи з травня по жовтень 2017–21 рр., коли ще не було видимих ознак їхнього старіння. Аналізи вмісту пігментів у листках пагонів першого і другого року життя проводили у лабораторіях Криворізького ботанічного саду НАН України.

Для визначення вмісту пігментів використовували стандартну методику: до 0,1 г подрібненого рослинного матеріалу додавали 2 мл диметилсульфоксиду (ДМСО), упродовж трьох годин витримували на водяній бані при температурі 67°C. В отриманому екстракті проводили вимірювання за допомогою спектрофотометра СФ-2000 за довжини хвилі 665 і 649 мкм — для хлорофілів *a* і *b* та 480 мкм — для каротиноїдів. Вміст пігментів (С) розраховували за запропонованими Аланом Велберном (Wellburn, 1994) формулами:

$$\text{Chlorophyll } a = 12,19 \cdot A_{665} - 3,45 \cdot A_{649}$$

$$\text{Chlorophyll } b = 21,99 \cdot A_{649} - 5,32 \cdot A_{665}$$

$$\text{Carotenoids} = (1000 \cdot A_{480} - 2,14 \cdot \text{Chl.}_a - 70,16 \cdot \text{Chl.}_b) : 220.$$

Статистичний аналіз експериментальних даних виконували в програмі MS Excel 2007. Для кожної форми розраховували достовірність відмінностей між максимумом вмісту в листках хлорофілу або каротиноїдів в один із місяців, порівняно з іншими місяцями; між листками одно- й дворічних пагонів, а також кожної форми з пурпурним чи жовтим забарвленням листків, порівняно із зеленолистими.

Результати та обговорення/Results and Discussion. Декоративні форми *B. thunbergii*, що досліджувались, суттєво відрізнялися за вмістом хлорофілу в листках одно- та дворічних пагонів упродовж вегетаційного періоду (табл. 1). З 18 варіантів дослідів у 12 випадках максимум вмісту хлорофілу приходилось на червень–липень, ще у двох — 'Red Rocket' (дворічні пагони) і 'Golden Ring' (однорічні пагони) — на травень.

Таблиця 1. Сезонна динаміка вмісту хлорофілу в листках декоративних форм *Berberis thunbergii* DC., мг/г сирої маси, 2017–21 рр.
Table 1. Seasonal dynamics of chlorophyll content in the leaves of decorative forms of *Berberis thunbergii* DC., mg/g of raw weight, 2017–21

Форма/ Form	Колір листіків/ The color of the leaves	Вік пагонів, років Age of shoots, years old	Травень/May		Червень/June		Липень/July		Вересень/September		Жовтень/October	
			хлорофіл/ chlorophyll	Хл.а/ Хл.б/ Chl.a/ Chl.b	хлорофіл/ chlorophyll	Хл.а/ Хл.б/ Chl.a/ Chl.b	хлорофіл/ chlorophyll	Хл.а/ Хл.б/ Chl.a/ Chl.b	хлорофіл/ chlorophyll	Хл.а/ Хл.б/ Chl.a/ Chl.b	хлорофіл/ chlorophyll	Хл.а/ Хл.б/ Chl.a/ Chl.b
<i>B. thunbergii</i> (вид/ species)	зелений/green	1	1,33±0,05	2,6	1,87±0,08	2,3	1,87±0,01	2,3	1,03±0,04	2,9	1,47±0,03	2,8
		2	2,19±0,03	2,3	2,53±0,21	2,1	1,55±0,07	2,3	1,28±0,01	2,6	1,44±0,03	2,9
'Red Rocket'	пурпуровий/ purple	1	–	–	1,32±0,04	2,0	1,33±0,03	2,5	1,05±0,02	2,3	1,16±0,01	2,4
		2	1,40±0,04	2,1	0,92±0,02	1,9	1,34±0,02	2,5	0,69±0,02	1,8	0,69±0,02	2,2
'Superba'	пурпуровий, гібрид/purple, hybrid	1	1,55±0,03	2,5	2,56±0,03	1,7	1,63±0,03	2,2	1,68±0,04	2,0	1,55±0,03	2,5
		2	2,07±0,05	1,9	2,85±0,02	1,9	1,99±0,01	2,4	1,40±0,01	1,9	1,21±0,02	2,5
'Bagatelle'	пурпуровий, карлик/purple, dwarf	1	–	–	1,32±0,04	2,3	1,20±0,04	2,2	0,70±0,01	2,4	0,83±0,02	2,6
		2	1,36±0,04	2,3	1,25±0,04	2,2	1,45±0,03	2,4	0,76±0,01	2,6	1,08±0,05	2,6
'Golden Ring'	пурпуровий із жовтою облямівкою/ purple with a yellow border	1	1,40±0,01	2,6	1,29±0,09	1,9	1,39±0,03	2,3	0,58±0,04	2,7	0,44±0,01	2,0
		2	1,60±0,01	2,3	1,94±0,10	2,1	1,62±0,04	2,2	0,68±0,02	2,3	0,76±0,01	2,6
'Harlequin',	пурпуровий з біло-сірими плямами/ purple with white and gray spots	1	–	–	0,62±0,01	1,5	0,96±0,05	2,1	1,32±0,03	2,3	0,39±0,02	2,4
		2	1,20±0,05	2,1	0,96±0,04	1,9	0,91±0,02	2,2	0,83±0,01	2,3	1,22±0,04	2,4
'Pow Wow'	зелено- жовтий/ green-yellow	1	–	–	0,32±0,02	3,0	0,31±0,03	3,5	0,20±0,01	9,5	1,16±0,05	2,7
		2	0,38±0,01	4,4	0,80±0,05	2,9	1,42±0,03	2,3	1,29±0,06	2,3	1,12±0,03	2,5
'Bananza Gold'	жовтий, карлик/ yellow, dwarf	1	0,19±0,01	2,4	0,10±0,01	1,5	0,55±0,01	2,6	0,46±0,03	2,4	0,95±0,03	2,8
		2	0,17±0,01	1,8	0,84±0,05	1,7	2,76±0,04	2,1	1,52±0,04	2,3	2,47±0,07	2,4
'Aurea'	жовтий/ yellow	1	–	–	0,12±0,01	2,9	0,15±0,01	1,5	0,41±0,03	2,6	0,61±0,01	2,0
		2	0,15±0,01	3,3	0,41±0,01	2,5	0,60±0,03	2,6	1,52±0,07	2,5	1,34±0,05	2,5

Найбільший показник вмісту зелених пігментів у листках пагонів першого і другого року життя був у червні у форми '*Superba*' — відповідно 2,58 мг/г та 2,85 мг/г сирової маси. У форми '*Harlequin*' з листям пурпурового забарвлення з біло-сірими плямами максимум вмісту хлорофілу відмічений у вересні–жовтні, а в листках однорічних пагонів трьох форм із наявністю жовтого кольору у листках — '*Pow Wow*', '*Bananza Gold*' і '*Aurea*' — він приходився на жовтень.

Якщо порівнювати максимальний вміст хлорофілу в листках кожної форми з його вмістом в інші місяці спостережень, то в переважній більшості варіантів вони суттєво відрізнялись. Тобто сезонна динаміка вмісту зелених пігментів у листках декоративних форм *B. thunbergii* залежала від їхнього кольору: у зелено- і пурпуричастих відбувалося підвищення вмісту хлорофілу в першій половині вегетації, а у жовтолистих — наприкінці вегетації.

Листки одно- і дворічних пагонів упродовж червня–жовтня у 7–8 декоративних форм значно відрізнялись за вмістом хлорофілу. З 31-го таких достовірно визначених варіантів у 25 або 80 % вміст зелених пігментів у листках дворічних пагонів був більшим, ніж у листках однорічних пагонів.

Це свідчить про те, що в листках дворічних пагонів більше хлоропластів, кількість яких може становити до 500000 на 1 мм² листка рослин (Croft & Chen, 2018). Очевидно, що фотосинтетичну активність, як і декоративність форм *B. thunbergii*, забезпечують більшою мірою листки дворічних, аніж однорічних пагонів. В усіх форм у всі місяці спостережень, за винятком трьох випадків, які стосувалися листків дворічних пагонів, відмічено суттєво менший вміст пігментів, порівняно із зеленолистою формою. Поліморфізм листків цих форм за кольором та вмістом у них хлорофілу можна розглядати не тільки як декоративну ознаку, але як і адаптивну, яка в червонолистих рослин спрямована на зменшення рівня світлової енергії, необхідної для асиміляції CO₂ (Lehrer & Brand, (2010).

Аналіз відношення хлорофіл *a/b* показує на не зовсім чітку тенденцію його збільшення в другій половині вегетації, порівняно з першою. Цей розрахунковий показник вказує, що втрати фонду зелених пігментів в осінній період відбуваються насамперед за рахунок хлорофілу *b*. Цей пігмент присутній у вищих рослин в антенних комплексах фотосистеми II (PSII) як легкозбиральний допоміжний і, на відміну від хлорофілу *a*, він не може функціонувати як основний донор у реакційних центрах. Зазвичай співвідношення хлорофіл *a/b* упродовж вегетації рослин становить приблизно 2,5–4,0 (Richardson et al., 2002). У листках рослин хлорофіл постійно руйнується й синтезується, а за умов стресу деградація хлорофілу *b* відбувається швидше, так як він менш стійкий (Croft & Chen, 2018).

Якщо порівнювати максимальний вміст хлорофілу в листках кожної із форм з його вмістом в інші місяці спостережень, то у переважній кількості варіантів він суттєво відрізняється за критерієм Стюдента. Відмінності сезонної динаміки вмісту зелених пігментів у різнокольорових форм *B. thunbergii*, очевидно, є наслідком їхньої генетичної неоднорідності чи варіабельності, що зумовлює зазначені властивості на рівні фотосинтетичного

апарату також і в період посухи. Ізольовані листки цих форм характеризуються різною водоутримувальною здатністю (Sushynska & Korshikov, 2019). Це складна полігенна ознака, яка реалізується через комплекс генетично зумовлених властивостей рослин (Fischer, 2011). Генетичну неоднорідність декоративних форм *B. thunbergii*, підтверджено у відповідних порівняльних дослідженнях із використанням Amplified fragment length polymorphism (AFLP) (Lubell et al., 2008).

Відомо, що довготривала посуха на початковому етапі призводить до зниження інтенсивності фотосинтезу з наступним пошкодженням клітинних структур листків рослин унаслідок утворення високотоксичних активних форм кисню. Візуальних ознак пошкодження листків декоративних форм *B. thunbergii*, що досліджувались, не було відмічено.

В умовах вегетаційного досліді при водному дефіциті в ґрунті впродовж 10 діб у прапорцевому листку озимої пшениці істотно знижувався вміст хлорофілів *a* і *b*, а у чутливого до посухи сорту сильніше зменшувався вміст хлорофілу *b*, що призводило до суттєвого збільшення відношення хлорофілів *a/b*. У цитованому досліді в листках рослин підвищувався вміст каротиноїдів (Morgun et al., 2016). В озимої пшениці виявлено тісний позитивний кореляційний зв'язок між зерною продуктивністю та вмістом хлорофілу, інтенсивністю фотосинтезу й транспірації у прапорцевих листках. Вважається, що збільшення відношення хлорофілів *a/b* на фоні загального зниження вмісту хлорофілу, пов'язані зі зменшенням світлозбиральних комплексів у тилакоїдних мембранах хлоропластів (Kochubey et al., 2014).

Пігментний апарат різних сортів одного і того ж виду може проявляти різну чутливість до дії посухи (Shmat'ko & Shvedova, 1977). Посуха по-різному впливає на вміст хлорофілу в листках різного віку озимої пшениці. Захисну дію при водному стресі виконують осмоліти — цукри, амінокислоти, амідни та пролін. У трьох сортів пшениці, що досліджувались, штучна посуха призводила до зниження вмісту хлорофілу на 13–15%, однак, співвідношення хлорофіл *a/b* при цьому не змінювалось (Nikolaeva et al., 2010).

У п'яти зелено- і пурпуроволистих декоративних форм *B. thunbergii*, що досліджувались, максимум вмісту каротиноїдів приходився на першу половину вегетації (8 у липні), а в інших чотирьох форм — на другу половину, з яких 7 — на жовтень (табл. 2). Виняток становили лише листки дворічних пагонів «*Bananza Gold*». Решта 7 варіантів припадають на чотири форми, які мають жовтий колір листків або білі плями на них. Тобто, у листках цих форм наприкінці вегетації збільшувався як вміст хлорофілу (див. табл. 1), так і каротиноїдів (табл. 2). В осінній період у багатьох видів рослин, як правило, збільшується вміст каротиноїдів в листках (Ivanov et al., 2013). Вважається, що фотосинтетичний апарат у цей період більшою мірою підпадає під фотодеструктивний вплив сонячного світла, збільшується фотозахисна та антиоксидантна роль каротиноїдів.

Таблиця 2. Сезонна динаміка каротиноїдів у листках декоративних форм *Berberis thunbergii* DC., мг/г сирої маси, 2017–21 рр.
Table 2. Seasonal dynamics of carotenoids in the leaves of decorative forms of *Berberis thunbergii* DC., mg / g of raw weight, of 2017–21

Форма/ Form	Колір листіків/ The color of the leaves	Вік пагонів, років Age of shoots, years old	Травень/May		Червень/June		Липень/July		Вересень/September		Жовтень/October	
			кароти- ноїди/ carotenoids	$\sum$ хл./ $\sum$ кар.	кароти- ноїди/ carotenoids	$\sum$ хл./ $\sum$ кар.	кароти- ноїди/ carotenoids	$\sum$ хл./ $\sum$ кар.	кароти- ноїди/ carotenoids	$\sum$ хл./ $\sum$ кар.	кароти- ноїди/ carotenoids	$\sum$ хл./ $\sum$ кар.
<i>B. thunbergii</i> (вид/species)	зелений/green	1	0,40±0,01	3,3	0,47±0,01	4,0	0,51±0,01	3,7	0,32±0,01	3,2	0,45±0,01	3,3
		2	0,66±0,01	3,3	0,58±0,01	4,4	0,53±0,03	2,9	0,40±0,02	3,2	0,49±0,01	2,9
'Red Rocket'	пурпуровий/ purple	1	–	–	0,23±0,01	5,7	0,42±0,01	3,2	0,37±0,02	2,8	0,42±0,01	2,8
		2	0,45±0,01	3,1	0,20±0,01	4,7	0,47±0,01	2,8	0,30±0,01	2,3	0,33±0,01	2,1
'Superba'	пурпуровий, гібрид/purple, hybrid	1	0,49±0,01	3,2	0,55±0,01	4,7	0,56±0,01	2,9	0,62±0,01	2,7	0,55±0,01	2,8
		2	0,64±0,01	3,2	0,72±0,01	4,0	0,63±0,01	3,2	0,50±0,01	2,8	0,46±0,01	2,6
'Bagatelle'	пурпуровий, карлик/purple, dwarf	1	–	–	0,37±0,01	3,6	0,43±0,01	2,8	0,23±0,01	3,1	0,31±0,01	2,7
		2	0,41±0,01	3,3	0,30±0,01	4,2	0,49±0,01	3,0	0,24±0,01	3,2	0,39±0,01	2,8
'Golden Ring'	пурпуровий із жовтою облямівкою/ purple with a yellow border	1	0,43±0,01	3,2	0,23±0,02	5,7	0,46±0,01	3,0	0,25±0,01	2,8	0,27±0,01	1,6
		2	0,48±0,01	3,2	0,36±0,01	5,4	0,56±0,02	2,9	0,30±0,01	2,3	0,35±0,01	2,2
'Harlequin',	пурпуровий з біло-сірими плямами/purple with white and gray spots	1	–	–	0,11±0,02	5,6	0,32±0,01	3,0	0,33±0,01	4,1	0,39±0,02	2,0
		2	0,38±0,02	3,2	0,18±0,01	5,3	0,35±0,01	2,6	0,27±0,01	3,1	0,45±0,02	2,7
'Pow Wow'	зелено-жовтий/ green-yellow	1	–	–	0,10±0,01	3,2	0,23±0,01	1,3	0,08±0,01	2,6	0,45±0,02	2,6
		2	0,27±0,01	1,4	0,17±0,01	4,8	0,43±0,02	3,3	0,38±0,01	3,4	0,46±0,01	2,5
'Bananza Gold'	жовтий, карлик/ yellow, dwarf	1	0,19±0,01	1,0	0,09±0,01	1,2	0,30±0,01	1,9	0,10±0,01	4,8	0,33±0,01	2,9
		2	0,23±0,01	0,7	0,16±0,01	5,2	0,79±0,01	3,5	0,36±0,01	4,2	0,74±0,03	3,4
'Aurea'	жовтий/yellow	1	–	–	0,05±0,01	2,5	0,19±0,01	0,8	0,18±0,01	2,3	0,29±0,01	2,1
		2	0,31±0,02	0,5	0,17±0,01	2,5	0,22±0,01	2,7	0,48±0,01	3,2	0,49±0,02	2,8

Молекули хлорофілу і каротиноїдів розташовані поблизу один від одного в скупченнях, тим самим максимізуючи захоплення світлової енергії.

Друга важлива роль каротиноїдів — це розсіювання зайвої енергії з метою захисту реакційних центрів та запобігання їх розташування (Croft & Chen, 2018).

Внаслідок порівняння вмісту каротиноїдів у листках на одно- і дворічних пагонах кожної із форм виявлено 36 достовірних розбіжностей, з яких 29 або 80,6% припадали на варіанти, коли каротиноїдів було більше в листках дворічних пагонів (див. табл. 2).

У більшості пурпурово- і жовтолистих форм вміст каротиноїдів в листках одно- і дворічних пагонів був меншим, аніж у зеленолистої форми.

Виключення в окремі місяці становили пурпуроволисті гібриди 'Superba', 'Golden Ring' та 'Bananza Gold'. Максимальні значення відношення хлорофіл/каротиноїди в переважній більшості форм виявлено у червні, яке зменшилось у липні, і така ж тенденція простежувалась в окремих форм в осінні місяці.

Висновки/Conclusions. Декоративні форми *Berberis thunbergii* відрізнялися за вмістом хлорофілу і каротиноїдів у листках залежно від їх кольору. Найвищий вміст фотосинтетичних пігментів відмічений у листках впродовж вегетації у зеленолистої форми, а найменший — у жовтолистих форм. Сезонна динаміка вмісту пігментів мала формові особливості: у зелено- і пурпуроволистих форм, як правило, у першій половині вегетації вміст пігментів був вищий, аніж у другій її частині, а у жовтолистих — навпаки. Зниження вмісту хлорофілу в листках зелено- і пурпуроволистих форм відбувався з настанням посушливого періоду з високими плюсовими температурами очевидно як реакція на дефіцит води. Підвищення вмісту каротиноїдів у рослин в кінці вегетації відбувався в основному в листках жовтолистих форм. Упродовж сезону в усіх форм змінювалися відношення хлорофіл *a/b* і хлорофіл/каротиноїди. Найбільші значення цих показників характерні, як правило, для середини вегетації рослин. Встановлені особливості сезонної динаміки фотосинтетичних пігментів у листках різнокольорових декоративних форм *B. thunbergii* свідчать, що їхній пігментний апарат може формоспецифічно адаптуватися до посушливих умов Степу з надмірно високими плюсовими температурами. Оскільки хлорофіл асоційований у світлозбиральних комплексах, зменшення його вмісту в листках рослин в екстремальних умовах посухи може призводити до зниження фотосинтетичної фіксації CO₂ й пригнічення росту рослин.

Список посилань/References.

Arabshahi, M. & Mobasser, H. R. (2017). Effect of drought stress on carotenoid and chlorophyll contents and osmolyte accumulation. *Chemistry Research Journal*. Vol. 2. No 3. P. 193–197.

Balandaykin, M. E. (2014). Dynamics and distinctions in concentration of the basic photosynthetic pigments of leaves of the birch growing in impure conditions.

Chemistry of plant raw material. Vol. 1. No 1. P. 159–164. DOI: <https://doi.org/10.14258/jcprm.1401159>. (in Russian).

Croft, Y., & Chen, J. M. (2018). Leaf pigment content. *Reference module in earth systems and environmental sciences. Comprehensive Remote Sensing*. Vol. 3. P. 117–142. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.10547-0>.

Fischer, R. A. (2011). Wheat physiology: a review of recent developments. *Crop and Pasture Science*. Vol. 62. No 2. P. 95–114. DOI: <https://doi.org/10.1071/CP10344>.

Hughes, N. M. & Lev-Yadun S. (2015). Red/purple leaf margin coloration: Potential ecological and physiological functions. *Environmental and Experimental Botany*. Vol. 119. P. 27–39. DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.05.015>.

Iakobchuk, O. M., Kolesnichenko, O. V. & Hrigoryuk, I. P. (2013). Introduction of species of family *Berberidaceae* Juss. in conditions of botanical garden of NULES of Ukraine. *Plant Introduction*. No 4. P. 31–36. (in Ukrainian).

Ivanov, L. A., Ivanova, L. A., Ronzhina, D. A., & Yudina, P. K. (2013). Changes in the chlorophyll and carotenoid contents in the leaves of steppe plants along a latitudinal gradient in South Ural. *Russian Journal of Plant Physiology*. Vol. 60. No 6. P. 812–820. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1021443713050075>.

Kochubey, S. M., Bondarenko, O. Iu. & Shevchenko, V. V. (2014). *Fotosintez [monografiia v 3-kh tomakh]*. Kiïv: Logos. T. 1: Strukturnaia organizatsiia i funktsional'nye osobennosti svetovoy fazy fotosinteza. 384 s. (in Russian).

Lehrer, J. M., & Brand, M. H. (2010). Purple-leaved Japanese Barberry (var. *atropurpurea*) Genotypes Become Visually Indistinguishable from Greenleaved Genotypes (*Berberis thunbergii* DC.) at Low Light Levels. *Journal of Environmental Horticulture*. Vol. 28. No 3. P. 187–189.

Lubel, J. D., Brand, M. H., & Lehrer, J. M. (2008). AFLP identification of *Berberis thunbergii* cultivars, inter-specific hybrids, and their parental species. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. Vol. 83. No 1. P. 55–63. DOI: <https://doi.org/10.1080/14620316.2008.11512347>.

Morgun, V. V., Stasik, O. O., Kiriziy, D. A., & Pryadkina, G. O. (2016). Relations between reactions of photosynthetic traits and grain productivity on soil drought in winter wheat varieties contrasting in their tolerance. *Plant Physiology and Genetics*. Vol. 48. No 5. P. 371–381. DOI: <https://doi.org/10.15407/frg2016.05.371>. (in Ukrainian).

Nichelmann, L. & Bilger, W. (2017). Quantification of light screening by anthocyanins in leaves of *Berberis thunbergii*. *Planta*. Vol. 246. No 6. P. 1069–1082. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00425-017-2752-2>.

Nikolaeva, M. K., Maevskaya, S. N., Shugaev, A. G., & Bukhov, N. G. (2010). Effect of drought on chlorophyll content and antioxidant enzyme activities in leaves of three wheat cultivars varying in productivity. *Russian Journal of Plant Physiology*. Vol. 57. No 1. P. 87–95. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1021443710010127>.

Popova, I. A., Maslova, T. G., & Popova, O. F. (1989). *Osobennosti pigmentnogo apparata rasteniy razlichnykh botaniko-geografichnykh zon*. *Ekologo-*

fiziologicheskie issledovaniia fotosinteza i dykhanie rasteniy. (Pod redaktsiey Semikhatovoy O.A.). Leningrad: Nauka. S. 115–139. (in Russian).

Priadkina, G. A., & Morgun, V. V. (2016). The photosynthetic pigments and winter wheat productivity. *Plant Physiology and Genetics*. Vol. 48. No 4. P. 310–323. DOI: <https://doi.org/10.15407/frg2016.04.310>. (in Russian).

Richardson, A. D., Duigan, S. P. & Berlyn, G. P. (2002). An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. *New Phytologist*. Vol. 153. No 1. P. 185–194.

Romanov, M. V. (2008). Otsenka khoziaystvenno-biologicheskikh svoystv krasnolistnykh i zelenolistnykh form nekotorykh vidov rasteniy. Avtoref. dis. ... kand. s/kh nauk. Michurinsk. 23 s. (in Russian).

Shmat'ko, I. G. & Shvedova, O. E. (1977). *Vodniy rezhim i zasukhoustoychivost' pshenitsy*. Kiev: Nauk. Dumka. 200 s. (in Russian).

Silkina, O. V., & Vinokurova, R. I. (2009). Seasonal dynamics of chlorophyll and microelement content in developing conifer needles of *Abies sibirica* and *Picea abies*. *Russian journal of plant physiology*. Vol. 56. No 6. P. 780–786. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1021443709060077>.

Sushynska, N. I., & Korshykov, I. I. (2019). The content of photosynthetic pigments in leaves of *Berberis thunbergii* forms in the Kherson region. *Chornomorski Botanical Journal*. Vol. 15. No 4. P. 362–370. DOI: <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2019-15-4-5>. (in Ukrainian).

Sushynska, N. I. (2019). Form diversity of Japanese barberry (*Berberis thunbergii* DC.) in the collection and expositions of Kherson State University. *Plant Introduction*. Vol. 84. No 4. P. 34–42. DOI: <https://doi.org/10.5281/zenodo.3566612>. (in Ukrainian).

Wellburn, A. R. (1994). The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology*. Vol. 144. No 3. P. 307–313. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(11)81192-2).

Zagurskaia, Iu.V. (2017). Seasonal dynamics of the photosynthetic pigments content in *Populus tremula* L. leaves at the adaptation on an open-pit coal mine revegetating dump. *Siberian Journal of Forest Science*. No 1. P.105–113. (in Russian with English abstract). DOI: <https://doi.org/10.15372/SJFS20170111>.

Zhuk, O. I. (2011). Formation of plant adaptive response on water deficit. *Physiology and biochemistry of cultivated plants*. Vol. 43. No 1. P. 26–37.

Yan, C., Liu, Z., Yuan, Z., Shi, X., Lock, T. R., & Kallenbach, R. L. (2022). Aridity modifies the responses of plant stoichiometry to global warming and nitrogen deposition in semi-arid steppes. *Science of The Total Environment*. Vol. 831. P. 154807. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154807>.

Hedhly, A., Hormaza, J. I., & Herrero, M. (2009). Global warming and sexual plant reproduction. *Trends in plant science*. Vol. 14. No 1. P. 30–36. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2008.11.001>.

Davis, M. B., Shaw, R. G., & Etterson, J. R. (2005). Evolutionary responses to changing climate. *Ecology*. Vol. 86. No 7. P. 1704–1714. DOI: <https://doi.org/10.1890/03-0788>.

Pysarenko, V., Pysarenko, P., Pischalenko, M., Melnichuk, V., & Yevstafieva, V. (2022). Agro-technical measures for rational use of moisture. *Bulletin of Poltava State Agrarian Academy*. Vol. 3. No 3. P. 80–89. DOI: <https://doi.org/10.31210/visnyk2022.03.10>. (in Ukrainian).

Vozhegova, R. A., Netis, I. T., Onufron, L. I., Sakhatsky, G. I., & Sharata, N. H. (2021). Climate change and aridization of the Southern Steppe of Ukraine. *Agrarian Innovations*. No 7. P. 16–20. DOI: <https://doi.org/10.32848/agrar.innov.2021.7.3>. (in Ukrainian).