

Научная статья
УДК 631.524.8:582.475.4
EDN FDUGKQ
DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2024.3.01

Сезонная адаптация фотосинтетического пигментного комплекса сосны обыкновенной с разным типом апофиза семенных чешуй в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги

Сергей Николаевич Тарханов¹

доктор биологических наук

Екатерина Александровна Пинаевская²

кандидат биологических наук

Юлия Евгеньевна Аганина³

Александр Сергеевич Пахов⁴

Аннотация. В статье рассматриваются вопросы адаптивных изменений содержания хлорофиллов и каротиноидов в хвое у форм сосны обыкновенной с «плоским» (*f. plana* Christ) и «выпуклым» (*f. gibba* Christ) типом апофиза семенных чешуй в сосняках кустарничково-сфагновых в устье Северной Двины. Показано, что жаркая и сухая погода в июле 2018 г. оказала отрицательное влияние на синтез зеленых пигментов в хвое как у сосны с «плоским», так и с «выпуклым» типом апофиза, что может быть связано с депрессией фотоассимиляции в этих условиях. Благоприятный температурный режим осенью 2014 г. и в 2018 г. способствовал накоплению зеленых пигментов в хвое деревьев разных форм. При среднемесячной температуре воздуха в июне–июле 2014 г., близкой к средним многолетним показателям, осеннее повышение общего содержания зеленых пигментов было менее значительно по сравнению с 2018 г. Увеличение величины соотношения хлорофиллов *a* и *b* в хвое текущего года в августе–сентябре 2018 г. свидетельствует о негативном воздействии факторов внешней среды на светособирающие комплексы (ССК) хлоропластов хвои сосны в условиях постоянного избыточного увлажнения почв. Содержание хлорофилла *a*, сумма хлорофиллов *a* и *b* и общее содержание фотосинтетических пигментов в хвое в конце вегетационных периодов 2014 и 2018 г. у формы с «выпуклым» апофизом существенно больше по сравнению с формой с «плоским» апофизом. У сосны с разным типом апофиза выявлено существенное снижение содержания хлорофилла *a*, суммы хлорофиллов *a* и *b* и общего содержания фотосинтетических пигментов в хвое вновь образованных побегов при значительном понижении температуры воздуха в ноябре (до -1 °С) по сравнению с октябрём, что способствует уменьшению поглощенной солнечной энергии перед перезимовкой. Как у формы с «плоским», так и с «выпуклым» типом апофиза содержание каротиноидов резко возрастает в конце сентября и октябре–ноябре по сравнению с другими месяцами. Перед зимой их доля по отношению к зеленым пигментам максимальна, что приводит к усилению защитных реакций деревьев этих форм в условиях сезонного климата.

¹ Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН, заведующий лабораторией приарктических лесных экосистем (Архангельск, Российская Федерация), tarkse@yandex.ru

² Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН, старший научный сотрудник лаборатории приарктических лесных экосистем (Архангельск, Российская Федерация), aviatorov8@mail.ru

³ Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН, младший научный сотрудник лаборатории приарктических лесных экосистем (Архангельск, Российская Федерация), julja-a30@rambler.ru

⁴ Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН, младший научный сотрудник лаборатории приарктических лесных экосистем (Архангельск, Российская Федерация), aleksander.pakhoff@yandex.ru

Ключевые слова: *Pinus sylvestris L.*, формы с «плоским» и «выпуклым» апофизом, хвоя вновь образованных побегов, фотосинтетические пигменты (хлорофиллы *a* и *b*, каротиноиды), сезонная динамика, постоянное избыточное увлажнение почв.

Для цитирования: Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А., Аганина Ю.Е., Пахов А.С. Сезонная адаптация фотосинтетического пигментного комплекса сосны обыкновенной с разным типом апофиза семенных чешуй в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги. – Текст : электронный // Лесохозяйственная информация. 2024. № 3. С. 21–33. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2024.3.01. <https://elibrary.ru/fdugkq>.

Original article

EDN FDUGKQ

DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2024.3.01

Seasonal Adaptation of Photosynthetic Pigment Complex of Scots Pine with Different Types of Seed Scale Apophysis in Conditions of Constant Excessive Moisture in Soils of Northern Taiga

Sergey N. Tarkhanov¹

Doctor of Biological Sciences

Ekaterina A. Pinaevskaya²

Candidate of Biological Sciences

Yuliya E. Aganina³

Aleksandr S. Pakhov⁴

Abstract. The article deals with the adaptive changes in the content of chlorophylls and carotenoids in conifers of pine species with «flat» (*f. plana* Christ) and «convex» (*f. gibba* Christ) types of seed scale apophysis in shrubby-sphagnum pine forests of the Northern Dvina estuary. It is shown that hot and dry weather in July 2018 had a negative effect on the synthesis of green pigments in the needles of both pine trees with «flat» and «convex» apophysis types, which may be related to the depression of photoassimilation in these conditions. A favourable temperature regime in autumn in both 2014 and 2018 promoted the accumulation of green pigments in the conifers of trees of different forms. With the average monthly air temperature in June-July 2014 close to the long-term average, the autumn increase in total green pigments was less significant compared to 2018. The increase in the value of chlorophyll a and b ratio in the current year's conifers in August-September 2018 indicates the negative impact of environmental factors on the LHC of pine needle chloroplasts under conditions of constant excessive soil moisture. The content of chlorophyll a, the sum of chlorophylls a and b and the total content of photosynthetic pigments in conifers at the end of the growing season 2014 and 2018 in the form with «convex» apophysis is significantly higher compared to the form with «flat» apophysis. In pine trees with different types of apophysis, a significant decrease in the content of chlorophyll a, the sum of chlorophylls a and b and the total content of photosynthetic pigments in the conifers of newly formed shoots was revealed at a significant decrease in air temperature in November (up to -1 °C) compared to October, which contributes to a decrease in the absorbed solar energy before overwintering. In both forms with «flat» and «convex» types of apophysis, the content of carotenoids sharply increases in late September and October-November compared to other months. Before winter, their share in relation to green pigments is maximal, which leads to strengthening of defence reactions of trees of these forms under seasonal climate conditions.

Key words: *Pinus sylvestris* L., forms with «flat» and «convex» apophysis, needles of newly formed shoots, photosynthetic pigments (chlorophylls a and b, carotenoids), seasonal dynamics, permanent excessive soil moisture.

For citation: Tarkhanov S., Pinaevskaya E., Aganina Yu., Pakhov A. Seasonal Adaptation of Photosynthetic Pigment Complex of Scots Pine with Different Types of Seed Scales Apophysis under Conditions of Constant Excessive Moisture in Soils of the Northern Taiga. – Text : electronic // *Forestry Information*. 2024. № 3. P. 21–33. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2024.3.01. <https://elibrary.ru/fdugkq>.

¹ N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Head of Laboratory of Ecology of Subarctic Forest Ecosystems (Arkhangelsk, Russian Federation), tarkse@yandex.ru

² N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Senior Researcher of Laboratory of Subarctic Forest Ecosystems (Arkhangelsk, Russian Federation), aviatorov8@mail.ru

³ N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Junior Researcher of Laboratory of Subarctic Forest Ecosystems (Arkhangelsk, Russian Federation), julja-a30@rambler.ru

⁴ N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Junior Researcher of Laboratory of Subarctic Forest Ecosystems (Arkhangelsk, Russian Federation), aleksander.pakhoff@yandex.ru

Введение

Растения используют ряд стратегий для адаптации метаболизма к изменению условий внешней среды. Амплитуда варьирования метаболических признаков зависит от экстремальности воздействия факторов [1]. Изменение соотношения форм пигментов позволяет оценить адаптационные возможности растений [2]. Содержание и соотношения хлорофиллов и каротиноидов зависят от вида, жизненной формы, принадлежности к географической и эколого-ценотической группам [3]. Пигментный состав хвои в довольно высокой степени наследственно обусловлен [1, 4, 5]. Наиболее надежными морфологическими маркерами наследственных форм у древесных растений являются признаки генеративных органов. Они обладают низкими уровнями экологической и географической изменчивости, стабильны во всех метамерах кроны деревьев и во времени [1, 6–9]. Считается, что в этом случае в процессе онтогенеза признак независим по отношению к формирующим его условиям, а развитие его

определяется преимущественно генотипом особи [10]. Этот подход широко применяется в последние годы в исследованиях фенотипической структуры популяций хвойных видов. К числу альтернативных дискретных вариаций морфологических признаков (присутствие особей только одной вариации признака) у видов семейства Pinaceae можно отнести тип развития семенных чешуй шишек [4].

Цель работы – изучение сезонной динамики показателей фотосинтетического пигментного комплекса у форм сосны обыкновенной с разным типом апофиза семенных чешуй в условиях избыточного увлажнения почвы.

Объекты и методы исследований

Исследования проведены в северотаежных разновозрастных сосняках кустарничково-сфагновых в устье Северной Двины (рис. 1). Почвы представлены сфагновым или пушице-сфагновым торфом с низкой степенью разложения.

Эти почвы имеют сильноокислую реакцию среды (рН солевой суспензии 2,6–3,2), высокую обменную и гидролитическую кислотность, очень низкую степень насыщенности основаниями (11–14%). Содержание золы в верхнем торфе составляет 2–4%. Торф верхних горизонтов характеризуется низкой объемной массой, высокой полевой влажностью, близкой к полной влагоемкости (90–94%) [11]. В сосняках такого типа большую часть теплого периода уровень почвенно-грунтовых вод находится в непосредственной близости от поверхности почвы и только эпизодически, после длительных сухих периодов, снижается до 25–30 см. Средняя продолжительность подтопления верхнего 10-сантиметрового слоя почвы составляет 64 сут [12].

Лесоводственно-геоботаническое описание и определение таксационных показателей древостоев осуществляли общепринятыми методами [11, 13–15]. Состав древостоя – 10С, средний возраст – 100 лет, средняя высота – 10 м, средний диаметр ствола – 11 см, сомкнутость крон – 0,4, класс бонитета – Va. Подрост представлен сосной,

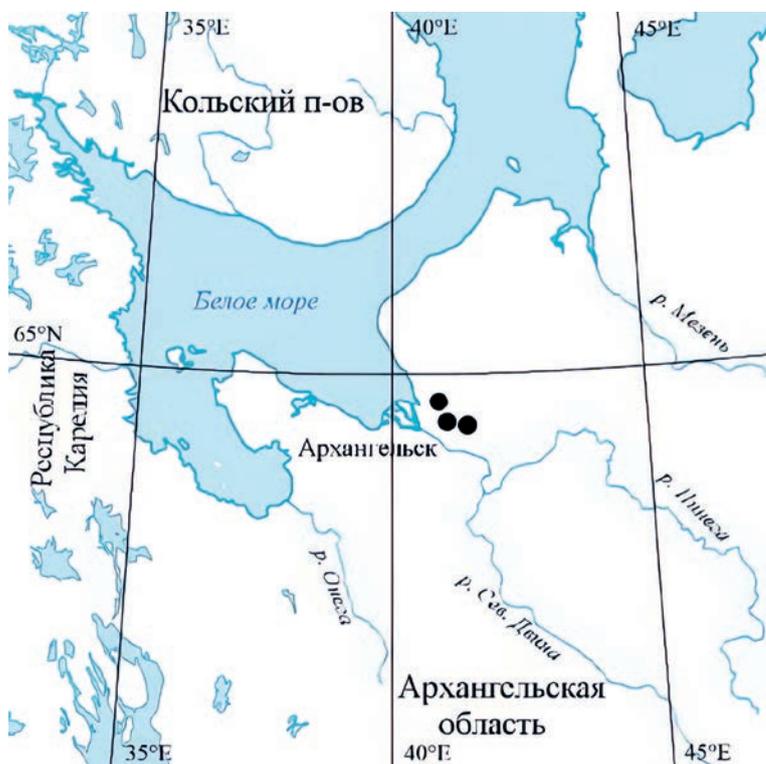


Рис. 1. Карта-схема районов исследований

а подлесок – карликовой березой. Травяно-кустарничковый ярус характеризуется преобладанием багульника, клюквы, кассандры, подбела, голубики. Из трав иногда встречается пушица, морощка. Моховой покров представлен сфагновыми мхами.

Объекты исследований – деревья сосны обыкновенной двух форм, выделенных по типу апофиза семенных чешуй («выпуклого» – *f. gibba* Christ и «плоского» – *f. plana* Christ). Для определения содержания фотосинтетических пигментов у одних и тех же 10 деревьев каждой формы в 2014 г. отбирали образцы однолетней хвои и в 2018 г. – хвои текущего года. В лабораторных условиях спектрофотометрическим

методом (с использованием спектрофотометра NanoDrop 2000C) устанавливали содержание в хвое фотосинтетических пигментов [16]. Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по формуле [17]: $[(1,2 \text{ хл } b + \text{ хл } b) / \Sigma(\text{ хл } a + \text{ хл } b)]$.

Результаты и обсуждение

В результате наблюдений, проведенных в вегетационный период 2014 г., установлено, что у форм с разным типом апофиза семенных чешуй содержание в однолетней хвое хлорофиллов *a* и *b*, а также каротиноидов в сентябре

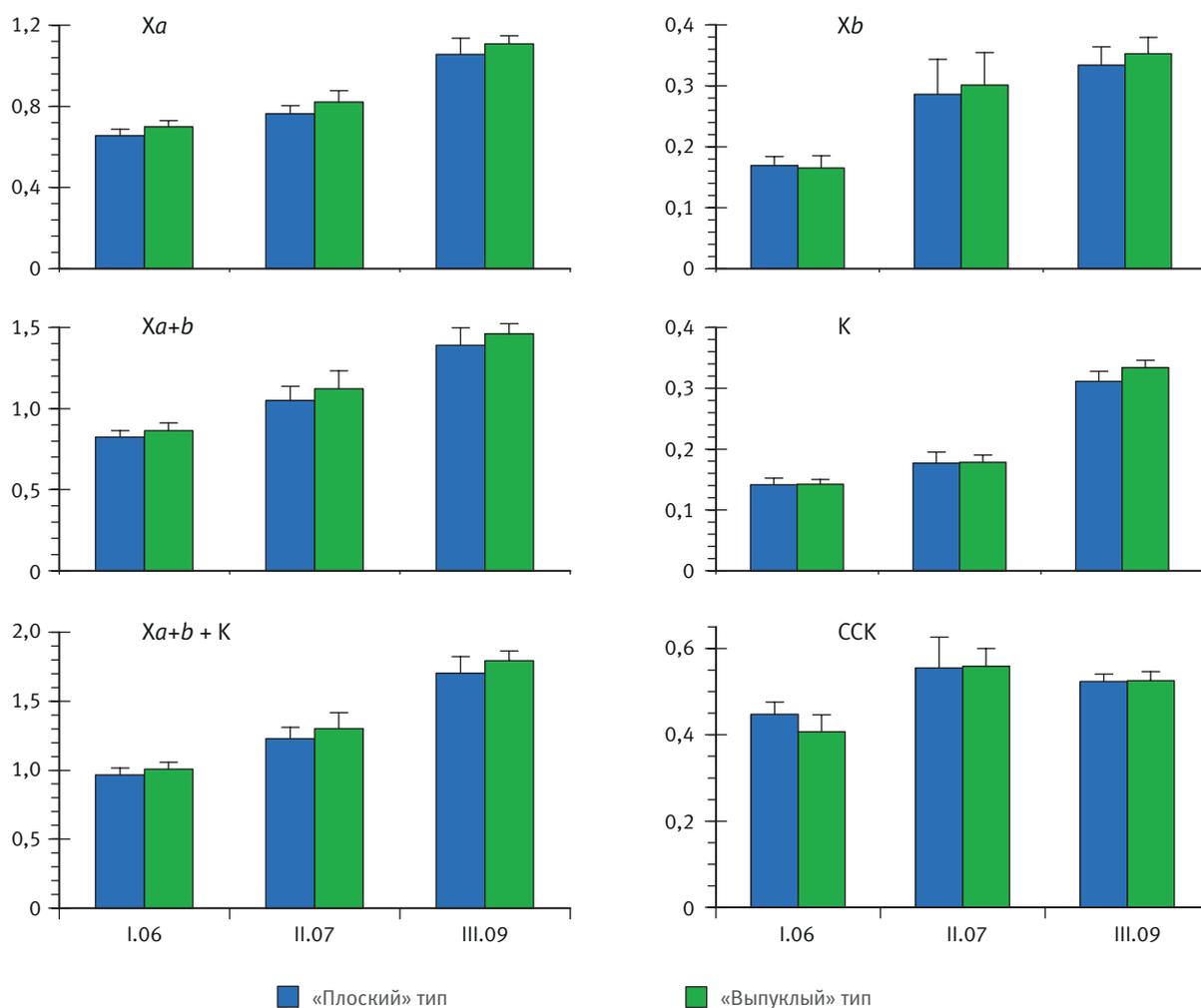


Рис. 2. Сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов (среднее значение с ошибкой) в хвое у форм сосны с разным типом апофиза (наблюдения 2014 г.): *Xa*, *Xb* – содержание хлорофиллов *a* и *b*, мг · г⁻¹ сухой массы; *K* – содержание каротиноидов, мг · г⁻¹ сухой массы; ССК – доля хлорофиллов светособирающего комплекса; I.06...III.09 – декада месяца

было значительно выше, чем в июне и июле ($t = 2,30-13,00$; $t_{0,05} = 2,26$) (рис. 2). Доля хлорофиллов ССК у обеих форм в июле и сентябре значительно повысилась (52–56%) по сравнению с июнем (41–45%) ($t = 2,32-2,62$; $t_{0,05} = 2,26$). Содержание в хвое хлорофиллов a и b , каротиноидов и общее содержание фотосинтетических пигментов в однолетней хвое у формы с «выпуклым» апофизом было существенно выше по сравнению с формой с «плоским» апофизом ($t = 2,80-5,44$; $t_{0,05} =$

2,26) только в сентябре, когда наблюдалось их максимальное накопление.

В октябре 2018 г. содержание хлорофилла a и сумма хлорофиллов a и b в хвое вновь образованных побегов у форм с «плоским» апофизом были существенно больше, чем в июле и сентябре ($t = 2,30-3,87$; $t_{0,05} = 2,26$) (рис. 3). У формы с «выпуклым» типом апофиза содержание в хвое текущего года хлорофилла a , хлорофилла b , сумма хлорофиллов a и b в октябре значительно выше по сравнению с июлем, августом, сентябрем

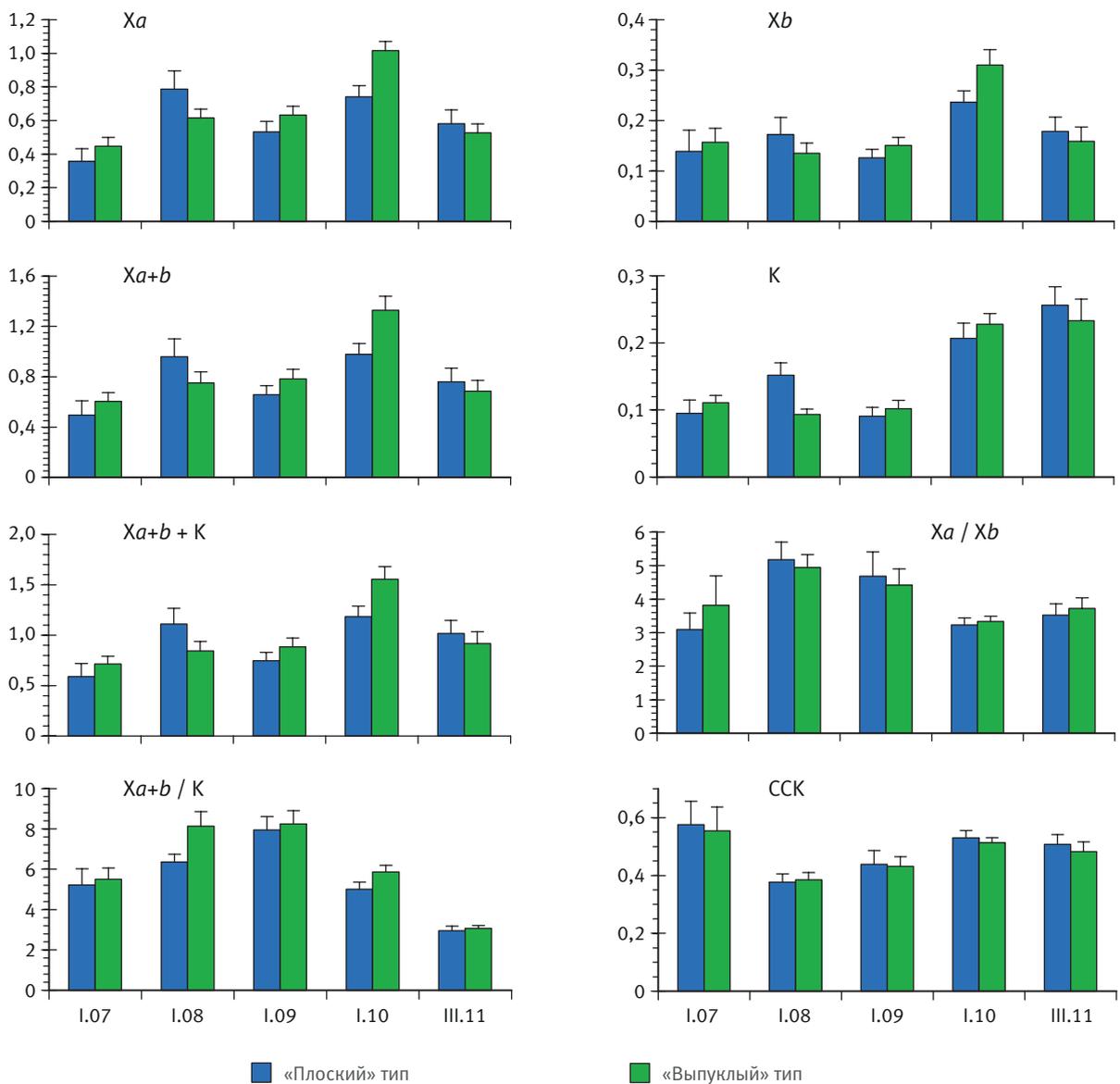


Рис. 3. Сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов (среднее значение с ошибкой) в хвое у форм сосны с разным типом апофиза (наблюдения 2018 г.): X_a , X_b – содержание хлорофиллов a и b , $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сухой массы; K – содержание каротиноидов, $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сухой массы; ССК – доля хлорофиллов светособирающего комплекса; I.07...III.11 – декада месяца

и ноябрем ($t = 4,00-5,46$; $t_{0,05} = 2,26-2,36$). Можно отметить значительные колебания показателей фотосинтетического пигментного комплекса хвои по месяцам.

Концентрация каротиноидов у деревьев обеих форм резко возрастала в октябре–ноябре по сравнению с другими месяцами ($t = 3,14-7,63$; $t_{0,05} = 2,26-2,78$). Наибольшие величины отношений содержания хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* и суммы хлорофиллов к каротиноидам наблюдались в августе–сентябре. Причем различия этих показателей между августом и октябрём, а также сентябрём и ноябрём достоверны на 5%-м уровне значимости ($t = 2,44-7,54$; $t_{0,05} = 2,26$) у деревьев обеих форм. В ноябре величина отношения суммы хлорофиллов к каротиноидам минимальна и существенно уступает этому показателю в другие месяцы при принятых уровнях значимости *t*-критерия. Наибольшая доля хлорофиллов ССК у обеих форм наблюдалась в июле, а наименьшая – в августе; причем различия по этому показателю между августом и октябрём, а также августом и ноябрём достоверны на 5%-м уровне значимости ($t = 2,34-4,15$; $t_{0,05} = 2,26$). Однофакторный дисперсионный анализ показал, что влияние фактора «сезон» на содержание фотосинтетических пигментов и их относительные показатели в хвое, образованной в текущем году, у форм с разным типом апофиза было достоверно при критических значениях *F*-критерия ($F = 2,61-16,12$; $F_{0,05} = 2,60-2,61$).

У формы с «выпуклым» типом апофиза содержание в хвое хлорофилла *a*, суммарное содержание хлорофиллов *a* и *b* и общая сумма пигментов в октябре существенно больше по сравнению с формой с «плоским» типом апофиза ($t = 2,30-2,57$; $t_{0,05} = 2,26$). Анализ подтвердил влияние фактора «форма апофиза» на содержание хлорофилла *a*, сумму хлорофиллов *a* и *b*, а также общую сумму пигментов в октябре ($F = 5,35-6,74$; $F_{0,05} = 4,45$). Существенные различия содержания в хвое каротиноидов между формами в этот период не наблюдались ($t < t_{0,05}$).

Ранее установлено [18, 19], что погодные условия оказывают существенное влияние на динамику абсолютных и относительных

показателей фотосинтетического пигментного комплекса разных форм сосны в условиях длительного избыточного увлажнения почв. По данным метеостанции «Архангельск», среднемесячная температура воздуха в районе исследований в июне и июле 2014 г. была близка (соответственно 12,2 °С и 15,6 °С) к средним многолетним показателям (соответственно 12,4 °С и 15,6 °С). Количество осадков в июне (72 мм) практически соответствовало норме (62 мм), а в июле было гораздо ниже (10 мм) среднего многолетнего показателя (64 мм). Сентябрь 2014 г. выдался теплее (10,5 °С) обычного (7,9 °С), а количество осадков (56 мм) было ниже нормы (69 мм). Среднемесячная температура воздуха в июне 2018 г. (12,1 °С) почти соответствовала норме (12,4 °С), а в июле значительно превышала (19,4 °С) среднемноголетнее значение (15,6 °С). Количество осадков в этот месяц было более чем в 2 раза ниже (31 мм) среднемноголетнего показателя (64 мм). Жаркая и сухая погода в июле оказала негативное влияние на накопление зеленых пигментов в хвое 2018 г. формирования, что способствовало снижению общей суммы фотосинтетических пигментов у деревьев обеих форм. Известно, что содержание зеленых пигментов в неблагоприятный период года уменьшается в результате окислительной дегградации части хлорофилла [20–23]. Согласно ранее полученным результатам [24] на Северном и Приполярном Урале при жаркой и сухой погоде наблюдалась депрессия фотоассимиляции у лиственницы сибирской, которая сопровождалась снижением проводимости устьиц хвои. По-видимому, подобная реакция на действие стрессовых факторов свойственна и сосне обыкновенной. Уменьшение фонда зеленых пигментов у хвойных вечнозеленых растений является характерным адаптивным признаком [22].

В августе 2018 г. среднемесячная температура воздуха (15,3 °С) превышала норму (13,6 °С) незначительно, а сумма осадков (118 мм) – в 1,8 раза (67 мм). Сентябрь 2018 г. был теплее (10,7 °С) обычного (7,9 °С), а осадков (56 мм) выпало ниже нормы (69 мм). Среднемесячная

температура воздуха в октябре 2018 г. (3,5 °C) была в 2,3 раза выше среднего многолетнего показателя (1,5 °C), а количество осадков (67 мм) – близко к норме (63 мм).

Благоприятный температурный режим в сентябре 2014 г. и августе–октябре 2018 г. способствовал накоплению фотосинтетических пигментов в хвое текущего года в этот период у деревьев обеих форм, особенно у формы с «выпуклым» апофизом. Однако это негативно влияет на процесс закаливания сосны. Уменьшение содержания хлорофилла в хвое наблюдалось при значительном понижении температуры воздуха (до -1 °C) в ноябре, что повышало адаптационную способность разных форм сосны при наступлении отрицательных температур перед перезимовкой. Известно, что снижение уровня хлорофилла способствует уменьшению количества поглощенной световой энергии [25]. При этом одновременно повышается роль таких каротиноидов, как лютеин и неоксантин, которые выполняют специфические фотопротекторные функции в антенных пигмент-белковых комплексах на фоне постепенного снижения способности растений к поглощению избыточной (тушению) синглетной энергии возбужденного хлорофилла [22].

С продвижением на север отмечается увеличение относительного содержания каротиноидов, что указывает на повышение их защитной роли [3]. Таким образом, можно полагать, что протекторные функции каротиноидов в условиях северной тайги усиливаются. Значительное увеличение содержания каротиноидов в октябре–ноябре в хвое вновь образованных побегов сосны свидетельствует о повышении их защитной роли перед перезимовкой в условиях сезонного климата. Каротиноиды в антенном комплексе выполняют защитную функцию, связанную с тушением возбужденных триплетных состояний хлорофилла и активных форм кислорода [26, 27]. Их пониженное содержание в летний период и в начале сентября, о чем свидетельствуют наши данные, связано с их усиленным расходом на поддержание фотохимической роли хлорофилла в условиях стрессового воздействия [28, 29].

Изменения в пигментном фонде отражают структурно-функциональную реорганизацию фотосинтетического аппарата и являются неотъемлемой составляющей процесса закаливания растений [30]. Это имеет адаптивное значение для выживания растений, зимующих с зелеными листьями, так как позволяет снизить количество поглощенной и не используемой на фотосинтез энергии [20]. Изменение величин отношений хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* и суммы хлорофиллов *a* и *b* к каротиноидам отражает перестройку ССК [30–32]. Увеличение величины соотношения хлорофиллов *a* и *b* в августе–сентябре при избыточном увлажнении почвы, как показали наши данные, свидетельствует об отрицательном влиянии внешней среды на ССК хлоропластов хвой сосны, так как известно, что в этих условиях негативному воздействию стрессовых факторов наиболее подвержен светособирающий хлорофилл *a/b*-белковый комплекс [33]. Поскольку считается, что хлорофилл *b* находится в пигмент-белковых ССК ФС II, то изменение соотношения хлорофиллов *a/b* может быть связано с изменением ее функционирования [34]. Амплитуда колебаний доли хлорофиллов, локализованных в ССК, связана с адаптацией фотосинтетического аппарата разных форм сосны к экологическим условиям в северных широтах. Следовательно, в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги лимиты этого показателя у форм сосны с разным типом апофиза близки.

Заключение

Исследования показали, что жаркая и сухая погода в июле 2018 г. оказала негативное влияние на синтез зеленых пигментов в хвое как у сосны с «плоским», так и с «выпуклым» типом апофиза семенных чешуй, что может быть связано с депрессией фотоассимиляции в этих условиях. При среднемесячной температуре воздуха в июне–июле 2014 г., близкой к средним многолетним значениям, осеннее повышение общего содержания зеленых пигментов было менее значительно по сравнению с 2018 г. Благоприятный

температурный режим осенью 2014 и 2018 г. способствовал накоплению зеленых пигментов в хвое деревьев разных форм, однако это негативно отразилось на процессе их закаливания. Увеличение величины отношения хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* в хвое текущего года в августе–сентябре 2018 г. свидетельствует об отрицательном воздействии факторов внешней среды на ССК хлоропластов хвои сосны в условиях постоянного избыточного увлажнения почв. Содержание хлорофилла *a*, сумма хлорофиллов *a* и *b* и общее содержание фотосинтетических пигментов в хвое в конце вегетационных периодов 2014 и 2018 г. у формы с «выпуклым» апофизом существенно больше по сравнению с формой с «плоским» апофизом. Снижение содержания хлорофилла в хвое вновь образованных побегов как у сосны с «плоским», так и с «выпуклым» типом апофиза

наблюдается только при значительном понижении температуры воздуха (до -1°C) в ноябре. Это приводит к уменьшению количества поглощенной световой энергии перед перезимовкой и имеет адаптивный характер. У форм с «плоским» и «выпуклым» типом апофиза содержание каротиноидов резко возрастает в конце сентября и октябре–ноябре по сравнению с другими месяцами. Перед зимой их доля по отношению к зеленым пигментам максимальна, что приводит к усилению защитных реакций деревьев этих форм в условиях сезонного климата.

Состав и свойства пигментов фотосинтетического аппарата представляют интерес для практической селекции, как дополнительный показатель при отборе перспективных форм, адаптивных к экстремальным факторам среды и изменению климата.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН (№ ГР 122011400384-2).

Список источников

1. Мамаев, С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале) / С.А. Мамаев. – Москва : Наука, 1972. – 284 с.
2. Тишкина, Е.А. Экологическая пластичность пигментного комплекса хвои в горных и равнинных ценопопуляциях можжевельника обыкновенного / Е.А. Тишкина, Л.А. Семкина, А.А. Григорьев // Лесоведение. – 2021. – Т. 4. – № 4. – С. 354–362.
3. Дымова, О.В. Фотосинтетические пигменты в растениях природной флоры таежной зоны Европейского северо-востока России / О.В. Дымова, Т.К. Головки // Физиология растений. – 2019. – Т. 66. – № 3. – С. 198–206.
4. Молотков, П.И. Селекция лесных пород / П.И. Молотков, И.Н. Патлай, Н.И. Давыдов ; под ред. П.И. Молоткова. – Москва : Лесная промышленность, 1982. – 224 с.
5. Бессчетнова, Н.Н. Генотипическая обусловленность пигментного состава хвои плюсовых деревьев ели европейской / Н.Н. Бессчетнова, В.П. Бессчетнов, П.В. Ершов // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2019. – № 1. – С. 63–76.
6. Правдин, Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция / Л.Ф. Правдин. – Москва : Наука, 1964. – 191 с.
7. Попов, П.П. Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири / П.П. Попов // Лесоведение. – 1999. – № 1. – С. 68–73.
8. Путенихин, В.П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / В.П. Путенихин. – Красноярск : Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 2000. – 48 с.
9. Абдуллина, Д.С. Дифференциация популяций сосны обыкновенной по фенотипическим признакам на северо-восточном пределе ареала / Д.С. Абдуллина, И.В. Петрова // Аграрный вестник Урала. – 2012. – № 9. – С. 34–36.
10. Видякин, А.И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) / А.И. Видякин // Экология. – 2001. – № 3. – С. 197–202.
11. Паршевников, А.Л. Руководство по полевому исследованию лесных почв / А.Л. Паршевников. – Архангельск : АИЛиЛХ, 1974. – 45 с.
12. Изотов, В.Ф. Влияние осушения на условия произрастания лесов Северной подзоны тайги / В.Ф. Изотов // Лесное хозяйство. – 1969. – № 1. – С. 3–36.
13. Анучин, Н.П. Лесная таксация / Н.П. Анучин. – Москва : Лесная промышленность, 1982. – 552 с.
14. Полевая геоботаника. – Т. 3 / Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина ; под общ. ред. Е.М. Лавренко. – Москва-Ленинград : Наука, 1964. – 531 с.
15. Сукачев, В.Н. Методические указания к изучению типов леса / В.Н. Сукачев, С.В. Зонн. – Москва : АН СССР, 1961. – 144 с.
16. Практикум по физиологии растений / Н.Н. Третьяков, Т.В. Карнаухова, Л.А. Паничкин [и др.] ; под ред. Н.Н. Третьякова. – Москва : Агропромиздат, 1990. – 271 с.
17. Пигментный комплекс растений природной флоры европейского северо-востока / Т.К. Головки, И.В. Далькэ, О.В. Дымова [и др.] // Известия Коми научного центра УрО РАН. – 2010. – № 1(1). – С. 39–146.
18. Тарханов, С.Н. Адаптивные реакции морфологических форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в стрессовых условиях северной тайги (на примере Северо-Двинского бассейна) / С.Н. Тарханов, Е.А. Пинаевская, Ю.Е. Аганина // Сибирский экологический журнал. – 2018. – № 4. – С. 425–437.
19. Тарханов, С.Н. Адаптация и морфологическое состояние разных форм сосны в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги / С.Н. Тарханов, Е.А. Пинаевская, Ю.Е. Аганина // Лесоведение. – 2022. – № 1. – С. 72–84. DOI: 10.31857/S0024114821060103.
20. Ogust, G. Photosynthesis of overwintering evergreen plants / G. Ogust, N.P.A. Huner // Annual Review of Plant Biology. – 2003. – Vol. 54. – P. 329–355.

21. Структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата у зимневегетирующих хвойных растений в различные сезоны года / Т.Г. Маслова, Н.С. Мамушина, О.А. Шерстнева [и др.] // Физиология растений. – 2009. – Т. 56. – № 5. – С. 672–681.
22. Яцко, Я.Н. Пигментный комплекс зимне- и вечнозеленых растений в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока / Я.Н. Яцко, О.В. Дымова, Т.К. Головки // Ботанический журнал. – 2009. – Т. 94. – № 12. – С. 1812–1820.
23. Древесные растения Якутии и низкотемпературный стресс / К.А. Петров, В.Е. Софронова, В.В. Бубякина [и др.] // Физиология растений. – 2011. – Т. 58. – № 6. – С. 866–874.
24. Загирова, С.В. Структура содержания пигментов и фотосинтез хвои лиственницы сибирской на Северном и Приполярном Урале / С.В. Загирова // Лесоведение. – 2014. – № 3. – С. 3–10.
25. Софронова, В.Е. Адаптивные изменения пигментного комплекса хвои *Pinus sylvestris* при закаливании к низкой температуре / В.Е. Софронова, О.В. Дымова, Т.К. Головки // Физиология растений. – 2016. – Т. 63. – № 4. – С. 461–471.
26. Quenching of chlorophyll fluorescence by triplets in solubilized light-harvesting complex II (LHCII) / R. Schodel, K. Irrgang, J. Voigt [et al.] // Biophysical Journal. – 1999. – Vol. 76. – Is. 4. – P. 2238–2248.
27. Scheer, H. The pigments / H. Scheer // Light-harvesting antennas in photosynthesis : eds. B.R. Green, W.W. Parson. – Dordrecht-Boston-London : Kluwer Acad. Publ., 2003. – Vol. 13. – P. 29–81.
28. Siefferman-Harms, D. The light – harvesting and protecting functions of carotenoids in photosynthetic membranes / D. Siefferman-Harms // Physiologia Plantarum. – 1987. – Vol. 69. – P. 561–568.
29. Physiological and biochemical response of *Albizia lebbek* (L.) Benth. to coal smoke pollution / S. Aguil, S.H. Ahmad, Z. Reshi [et al.] // Pollution Research. – 2003. – Vol. 22. – Is. 4. – P. 489–493.
30. Роль пигментной системы вечнозеленого кустарничка *Ephedra monosperma* в адаптации к климату центральной Якутии / В.Е. Софронова, В.А. Чепалов, О.В. Дымова [и др.] // Физиология растений. – 2014. – Т. 61. – № 2. – С. 266–274.
31. Verhoeven, A. Sustained energy dissipation in winter evergreens / A. Verhoeven // New Phytologist. – 2014. – Vol. 201. – Is. 1. – P. 57–65.
32. Сезонная динамика содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных и лесных растений на уровне вида и сообщества / Л.А. Иванов, Д.А. Ронжина, П.К. Юдина [и др.] // Физиология растений. – 2020. – Т. 67. – № 3. – С. 278–288.
33. Крамер, П.Д. Физиология древесных растений / П.Д. Крамер, Т.Т. Козловский. – Москва : Лесная промышленность, 1983. – 464 с.
34. Bjorkman, O. Responses to different quantum flux densities / O. Bjorkman // Encyclopedia of Plant Physiology. Physiological Plant Ecology I. Responses to the Physical environment ; eds. O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, H. Ziegler. – Berlin : Springer-Verlag, 1981. – Vol. 12. – P. 57–107.

References

1. Mamaev, S.A. Formy vnutrividovoj izmenchivosti drevesnyh rastenij (na primere semejstva Pinaceae na Urale) / S.A. Mamaev. – Moskva : Nauka, 1972. – 284 s.
2. Tishkina, E.A. Ekologicheskaya plastichnost' pigmentnogo kompleksa hvoi v gornyh i ravninnyh cenopopulyacijah mozhzhevel'nika obyknovenogo / E.A. Tishkina, L.A. Semkina, A.A. Grigor'ev // Lesovedenie. – 2021. – Т. 4. – № 4. – С. 354–362.
3. Dymova, O.V. Fotosinteticheskie pigmenty v rasteniyah prirodnoj flory taezhnoj zony Evropejskogo severovostoka Rossii / O.V. Dymova, T.K. Golovko // Fiziologiya rastenij. – 2019. – Т. 66. – № 3. – С. 198–206.

4. Molotkov, P.I. Selekcija lesnyh porod / P.I. Molotkov, I.N. Patlaj, N.I. Davydov ; pod red. P.I. Molotkova. – Moskva : Lesnaya promyshlennost', 1982. – 224 s.
5. Besschetnova, N.N. Genotipicheskaya obuslovlennost' pigmentnogo sostava hvoi plyusovyh derev'ev eli evropejskoj / N.N. Besschetnova, V.P. Besschetnov, P.V. Ershov // Izvestiya vysshih uchebnyh zavedenij. Lesnoj zhurnal. – 2019. – № 1. – S. 63–76.
6. Pravdin, L.F. Sosna obyknovennaya. Izmenchivost', vnutrividovaya sistematika i selekcija / L.F. Pravdin. – Moskva : Nauka, 1964. – 191 s.
7. Popov, P.P. Geograficheskaya izmenchivost' formy semennyh cheshuj eli v Vostochnoj Evrope i Zapadnoj Sibiri / P.P. Popov // Lesovedenie. – 1999. – № 1. – S. 68–73.
8. Putenihin, V.P. Populyacionnaya struktura i sohranenie genofonda hvoynyh vidov na Urale : avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk / V.P. Putenihin. – Krasnoyarsk : Institut lesa im. V.N. Sukacheva SO RAN, 2000. – 48 s.
9. Abdullina, D.S. Differenciacija populyacij sosny obyknovЕННОj po fenotipicheskim priznakam na severo-vostochnom predele areala / D.S. Abdullina, I.V. Petrova // Agrarnyj vestnik Urala. – 2012. – № 9. – S. 34–36.
10. Vidyakin, A.I. Feny lesnyh drevesnyh rastenij: vydelenie, masshtabirovanie i ispol'zovanie v populyacionnyh issledovaniyah (na primere *Pinus sylvestris* L.) / A.I. Vidyakin // Ekologiya. – 2001. – № 3. – S. 197–202.
11. Parshevnikov, A.L. Rukovodstvo po polevomu issledovaniyu lesnyh pochv / A.L. Parshevnikov. – Arhangel'sk : AILiLH, 1974. – 45 s.
12. Izotov, V.F. Vliyanie osusheniya na usloviya proizrastaniya lesov Severnoj podzony tajgi / V.F. Izotov // Lesnoe hozyajstvo. – 1969. – № 1. – S. 3–36.
13. Anuchin, N.P. Lesnaya taksaciya / N.P. Anuchin. – Moskva : Lesnaya promyshlennost', 1982. – 552 s.
14. Polevaya geobotanika. – T. 3 / E.M. Lavrenko, A.A. Korchagina ; pod obshch. red. E.M. Lavrenko. – Moskva-Leningrad : Nauka, 1964. – 531 s.
15. Sukachev, V.N. Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa / V.N. Sukachev, S.V. Zonn. – Moskva : AN SSSR, 1961. – 144 s.
16. Praktikum po fiziologii rastenij / N.N. Tretyakov, T.V. Karnauhova, L.A. Panichkin [i dr.] ; pod red. N.N. Tretyakova. – Moskva : Agropromizdat, 1990. – 271 s.
17. Pigmentnyj kompleks rastenij prirodnoj flory evropejskogo severo-vostoka / T.K. Golovko, I.V. Dal'ke, O.V. Dymova [i dr.] // Izvestiya Komi nauchnogo centra UrO RAN. – 2010. – № 1(1). – S. 39–146.
18. Tarhanov, S.N. Adaptivnye reakcii morfologicheskikh form sosny (*Pinus sylvestris* L.) v stressovyh usloviyah severnoj tajgi (na primere Severo-Dvinskogo bassejna) / S.N. Tarhanov, E.A. Pinaevskaya, Yu.E. Aganina // Sibirskij ekologicheskij zhurnal. – 2018. – № 4. – S. 425–437.
19. Tarhanov, S.N. Adaptaciya i morfologicheskoe sostoyanie raznyh form sosny v usloviyah postoyannogo izbytochnogo uvlazhneniya pochv severnoj tajgi / S.N. Tarhanov, E.A. Pinaevskaya, Yu.E. Aganina // Lesovedenie. – 2022. – № 1. – S. 72–84. DOI: 10.31857/S0024114821060103.
20. Ogust, G. Photosynthesis of overwintering evergreen plants / G. Ogust, N.P.A. Huner // Annual Review of Plant Biology. – 2003. – Vol. 54. – P. 329–355.
21. Strukturno-funkcional'nye izmeneniya fotosinteticheskogo apparata u zimnevegetiruyushchih hvoynyh rastenij v razlichnye sezony goda / T.G. Maslova, H.C. Mamushina, O.A. Sherstneva [i dr.] // Fiziologiya rastenij. – 2009. – T. 56. – № 5. – S. 672–681.
22. Yacko, Ya.N. Pigmentnyj kompleks zimne- i vечноzelenyh rastenij v podzone srednej tajgi evropejskogo Severo-Vostoka / Ya.N. Yacko, O.V. Dymova, T.K. Golovko // Botanicheskij zhurnal. – 2009. – T. 94. – № 12. – S. 1812–1820.
23. Drevesnye rasteniya Yakutii i nizkotemperaturnyj stress / K.A. Petrov, V.E. Sofronova, V.V. Bubyakina [i dr.] // Fiziologiya rastenij. – 2011. – T. 58. – № 6. – S. 866–874.
24. Zagirova, S.V. Struktura sodержaniya pigmentov i fotosintez hvoi listvennicy sibirskoj na Severnom i Pripolyarnom Urale / S.V. Zagirova // Lesovedenie. – 2014. – № 3. – S. 3–10.

25. Sofronova, V.E. Adaptivnye izmeneniya pigmentnogo kompleksa hvoi *Pinus sylvestris* pri zakalivanii k nizkoj temperature / V.E. Sofronova, O.V. Dymova, T.K. Golovko // *Fiziologiya rastenij*. – 2016. – T. 63. – № 4. – S. 461–471.
26. Quenching of chlorophyll fluorescence by triplets in solubilized light-harvesting complex II (LHCII) / R. Schodel, K. Irrgang, J. Voigt [et al.] // *Biophysical Journal*. – 1999. – Vol. 76. – Is. 4. – P. 2238–2248.
27. Scheer, H. The pigments / H. Scheer // *Light-harvesting antennas in photosynthesis* : eds. B.R. Green, W.W. Parson. – Dordrecht-Boston-London : Kluwer Acad. Publ., 2003. – Vol. 13. – P. 29–81.
28. Siefferman-Harms, D. The light – harvesing and protecting functions of carotenoids in photosynthetic membranes / D. Siefferman-Harms // *Physiogia Plantarum*. – 1987. – Vol. 69. – P. 561–568.
29. Physiological and biochemical response of *Albizzia lebbek* (L.) Benth. to coal smoke pollution / S. Aguil, S.H. Ahmad, Z. Reshi [et al.] // *Pollution Research*. – 2003. – Vol. 22. – Is. 4. – R. 489–493.
30. Rol' pigmentnoj sistemy vechnozelenogo kustarnichka *Ephedra monosperma* v adaptacii k klimatu central'noj Yakutii / V.E. Sofronova, V.A. Chepalov, O.V. Dymova [i dr.] // *Fiziologiya rastenij*. – 2014. – T. 61. – № 2. – S. 266–274.
31. Verhoeven, A. Sustained energy dissipation in winter evergreens / A. Verhoeven // *New Phytologist*. – 2014. – Vol. 201. – Is. 1. – P. 57–65.
32. Sezonnaya dinamika sodержaniya hlorofillov i karotinoidov v list'yah stepnyh i lesnyh rastenij na urovne vida isoobshchestva / L.A. Ivanov, D.A. Ronzhina, P.K. Yudina [i dr.] // *Fiziologiya rastenij*. – 2020. – T. 67. – № 3. – S. 278–288.
33. Kramer, P.D. *Fiziologiya drevesnyh rastenij* / P.D. Kramer, T.T. Kozlovskij. – Moskva : Lesnaya promyshlennost', 1983. – 464 s.
34. Bjorkman, O. Responses to different quantum flux densities / O. Bjorkman // *Encyclopedia of Plant Physiology. Physiological Plant Ecology I. Responses to the Physical environment* ; eds. O.L. Lange, P.S. Nobel, S.V. Osmond, H. Ziegler. – Berlin : Springer-Verlag, 1981. – Vol. 12. – P. 57–107.