

Научная статья

УДК 631.524.6:582.475.4

DOI: 10.37482/0536-1036-2026-4-123-132

Пигментный комплекс ассимиляционного аппарата интродуцентов в Вологодской области

А.А. Карбасников¹, канд. с.-х. наук, доц.; ResearcherID: [JXM-3724-2024](https://orcid.org/0009-0001-9739-3562),
ORCID: <https://orcid.org/0009-0001-9739-3562>

Е.Б. Карбасникова^{1✉}, д-р с.-х. наук, доц.; ResearcherID: [AAH-6250-2021](https://orcid.org/0000-0003-2850-9362),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2850-9362>

О.С. Залывская², д-р с.-х. наук, доц.; ResearcherID: [AAV-4901-2020](https://orcid.org/0000-0002-7520-6295),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7520-6295>

¹Вологодская государственная молочнохозяйственная академия им. Н.В. Верещагина, г. Вологда, Россия; alex-karbon@yandex.ru, helen15@yandex.ru✉

²Северный (Арктический) федеральный университет им. М.В. Ломоносова, г. Архангельск, Россия; o.zalyvskaya@narfu.ru

Поступила в редакцию 08.04.25 / Одобрена после рецензирования 04.07.25 / Принята к печати 05.07.25

Аннотация. Фотосинтез является одним из самых чувствительных к изменению факторов среды процессов. Древесные растения, выращиваемые вне их природных ареалов, испытывают интродукционный стресс. Аклиматизация интродуцентов сопровождается для них структурными и физиолого-биохимическими изменениями, которые обеспечивают возможность прохождения фотосинтеза в нетипичных условиях. Главными фоторецепторами являются хлорофиллы и каротиноиды, а их количественный и качественный составы выступают как надежные диагностические признаки состояния интродуцентов в новой среде. Цель исследования заключается в установлении изменений в пигментном комплексе ассимиляционного аппарата хвойных деревьев североамериканской флоры при интродукции в бореальную зону Европейского Севера. Объектами исследования стали популяции интродуцентов *Picea pungens* Engelm., *Pinus contorta* Douglas ex Loudon. и *Thuja occidentalis* L., произрастающие в дендрологическом саду Вологодской государственной молочнохозяйственной академии. Территория дендрологического сада расположена в типичном умеренно континентальном климате, характеризующемся неустойчивым режимом погоды. Показано, что содержание и хлорофиллов, и каротиноидов находится в границах оптимальных значений. У интродуцентов отмечено снижение количества фотосинтетических пигментов по сравнению с местными видами. Сумма пигментов изменяется от 1,35 до 1,81 мг/г сырого веса. Отношение содержания фотосинтетических пигментов у интродуцированных растений стремится к условной физиологической норме. Наиболее близки к оптимальным показатели *Picea pungens* и *Thuja occidentalis*. У остальных изучаемых видов растений отклонение составляет не более 6 %, что способствует успешной адаптации к новым экологическим условиям. Для всех проанализированных пород соотношение хлорофиллов не превышает оптимальных значений, что свидетельствует о прохождении адаптации и минимальности интродукционного стресса. Полученные результаты подтверждают пластичность фотосинтетического аппарата североамериканской дендрофлоры и ее способность приспосабливаться к экологическим условиям бореальной зоны, что делает возможным дальнейшее культивирование вида в условиях Европейского Севера.



Ключевые слова: фотосинтез, пигменты, ассимиляция, адаптация, интродукционный стресс, фотосистема, *Picea pungens* Engelm., *Pinus contorta* Douglas ex Loudon., *Thuja occidentalis* L., Вологодская область

Для цитирования: Карбасников А.А., Карбасникова Е.Б., Залывская О.С. Пигментный комплекс ассимиляционного аппарата интродуцентов в Вологодской области // Изв. вузов. Лесн. журн. 2026. № 4. С. 123–132. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2026-4-123-132>

Original article

The Pigment Complex of the Assimilation Apparatus of Introduced Species in the Vologda Region

*Aleksandr A. Karbasnikov*¹, Candidate of Agriculture, Assoc. Prof.;

ResearcherID: JXM-3724-2024, ORCID: <https://orcid.org/0009-0001-9739-3562>

Elena B. Karbasnikova^{1✉}, Doctor of Agriculture, Assoc. Prof.; ResearcherID: [AAH-6250-2021](https://orcid.org/0000-0003-2850-9362), ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2850-9362>

*Olga S. Zalyvskaya*², Doctor of Agriculture, Assoc. Prof.; ResearcherID: [AAV-4901-2020](https://orcid.org/0000-0002-7520-6295), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7520-6295>

¹Vologda State Dairy Farming Academy named after V.N. Vereshchagin, Vologda, Russia; alex-karbon@yandex.ru, helen15@yandex.ru✉

²Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov, Arkhangelsk, Russia; o.zalyvskaya@narfu.ru

Received on April 8, 2025 / Approved after reviewing on July 4, 2025 / Accepted on July 5, 2025

Abstract. Photosynthesis is one of the processes most sensitive to changes in environmental factors. Woody plants cultivated outside their natural ranges experience introduction stress. The acclimatization of introduced species is associated with structural, physiological and biochemical changes that ensure the possibility of photosynthesis under abnormal environmental conditions. The primary photoreceptors are chlorophylls and carotenoids, and their quantitative and qualitative compositions serve as a reliable diagnostic marker of the state of introduced species in a new environment. The study aims at detecting changes in the pigment complex of the photosynthetic apparatus of coniferous trees native to North America following their introduction into the boreal zone of Northern Europe. The study focused on populations of the introduced species *Picea pungens* Engelm., *Pinus contorta* Douglas ex Loudon, and *Thuja occidentalis* L. growing in the arboretum of the Vologda State Dairy Farming Academy named after V.N. Vereshchagin. The arboretum is located in a region with a typical moderate continental climate, with unstable weather patterns. The research results have shown that the levels of both chlorophylls and carotenoids fall within the optimal range. Introduced species were found to have lower levels of photosynthetic pigments compared to native species. The pigment content ranges from 1.35 to 1.81 mg/g of fresh weight. The ratio of photosynthetic pigments in introduced plants tends toward a conventional physiological norm. The values for *Picea pungens* and *Thuja occidentalis* are the closest to optimal. Among the other plant species studied, the deviation does not exceed 6 %, which contributes to their successful adaptation to new environmental conditions. The chlorophyll ratio for all the analyzed species does not exceed optimal values, which indicates adaptation occurrence and minimal introduction stress. The results

confirm the adaptability of the photosynthetic apparatus of North American tree species and their ability to adapt to the ecological conditions of the boreal zone, making it possible to grow these species in the European North.

Keywords: photosynthesis, pigments, assimilation, adaptation, introduction stress, photosystem, *Picea pungens* Engelm., *Pinus contorta* Douglas ex Loudon., *Thuja occidentalis* L., Vologda region

For citation: Karbasnikov A.A., Karbasnikova E.B., Zalyvskaya O.S. The Pigment Complex of the Assimilation Apparatus of Introduced Species in the Vologda Region. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2026, no. 4, pp. 123–132. (In Russ.).

<https://doi.org/10.37482/0536-1036-2026-4-123-132>

Введение

Фотосинтез чрезвычайно чувствительный к внешним воздействиям процесс, происходящий в растительных клетках. На него особенно влияют инсоляционный и температурный режимы, обеспеченность влагой, плодородие почв, уровень загрязнения и т. д. От состояния фотосинтетического аппарата растений в конечном итоге зависит эффективность ассимиляции ими углекислого газа.

Древесные растения, выращиваемые вне природных ареалов, испытывают интродукционный стресс, который отражается на многих процессах жизнедеятельности таких растений. Прохождение адаптации в новых природно-климатических условиях обеспечивает для них возможность развития и роста. В ходе акклиматизации интродуцированных видов наблюдаются структурные и биохимические модификации, обеспечивающие оптимальное функционирование фотосинтетического аппарата. Это в значительной мере определяется уровнем морфофизиологической пластичности фотосинтетического аппарата [1, 4, 5, 8, 19, 21].

Эффективность работы фотосинтетических пигментов во многом зависит от соответствия их состава экологическим условиям роста и развития. Фотосинтетическая активность может снижаться в результате изменения оптических свойств хвои и нарушения теплового баланса [1, 4, 19, 21]. Трансформация данного физиологического процесса является ответной реакцией растения на интродукционный и антропогенный стресс.

Главными фоторецепторами являются хлорофиллы и каротиноиды, а их количественный и качественный составы выступают в качестве надежного диагностического признака состояния интродуцентов в новой среде. Лучший индикатор благоприятности природных условий для интродуцента – соответствие его пигментного аппарата пигментному аппарату аборигенных видов [8, 13, 18].

Анализ публикаций [2, 3, 6, 9, 12, 15] свидетельствует о высоком внимании ученых к интродуцентам североамериканской дендрофлоры, которая представляет интерес для различных хозяйственных сфер человека. Этому способствует их экологическая пластичность, устойчивость к неблагоприятным климатическим условиям, вредителям и болезням, распространенным у растений Европейского Севера России.

Высокий полиморфизм ели колючей (*Picea pungens* Engelm.) и туи западной (*Thuja occidentalis* L.) позволяет широко использовать эти виды в озеленении. Кроме того, они имеют высокую толерантность к поллютантам, в отличие

от многих местных пород, особенно хвойных. Они универсальны в использовании в насаждениях северных городов [4, 12].

Сосна скрученная (*Pinus contorta* Douglas ex Loudon.) имеет большую скорость роста как в высоту, так и по диаметру ствола. Ее древесина может выступать в качестве сырья для целлюлозно-бумажной промышленности и рекомендована рядом исследователей для плантационного выращивания [6].

Цель исследования заключается в установлении изменений пигментного комплекса ассимиляционного аппарата хвойных деревьев североамериканской флоры при интродукции в бореальную зону Европейского Севера.

Объекты и методы исследования

Исследование проведено в дендрологическом саду Вологодской государственной молочнохозяйственной академии, на территории которого произрастают популяции интродуцентов ели колючей, сосны скрученной и туи западной (табл. 1). Деревья сохранили габитус, присущий им в условиях естественного ареала, достигли возраста плодоношения, имеют ежегодные приросты. В качестве контроля выбраны аборигенные виды: ель обыкновенная (*Picea abies* (L.) H.Karst) и сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), произрастающие на том же объекте.

Таблица 1

Средние биометрические показатели исследуемых популяций
Average biometric parameters of the studied populations

Вид	Возраст, лет	Диаметр		Высота, м
		ствола, см	кроны, м	
Ель обыкновенная	25	19	6,5	15,5
Ель колючая	16	9	3,0	3,7
Сосна обыкновенная	24	24	7,5	14,8
Сосна скрученная	22	22	6,6	13,8
Туя западная	24	17	3,0	6,3

Дендрологический сад расположен в типичном умеренно континентальном климате, характеризующемся неустойчивым режимом погоды. Средняя температура января составляет $-11,5^{\circ}\text{C}$, июля $-16,9^{\circ}\text{C}$. Основными лимитирующими факторами являются низкие температуры зимнего периода (в январе и декабре температура может опускаться ниже -40°C) и их резкие перепады (до 15°C), короткий вегетационный сезон, незначительная продолжительность светового дня, которая в конце декабря–начале января составляет менее 6 ч, а также низкое почвенное плодородие (преобладают подзолистые почвы).

На 15 модельных деревьях каждой древесной породы в средней части кроны отбирали 2-летнюю хвою в 15 повторностях. Сразу после сбора хвои проводили лабораторные исследования. Отбор образцов осуществляли в начале июля. Экстракт получали экстракцией 1 г хвои этиловым спиртом. Оптическую плотность определяли с помощью фотоэлектроколориметра. Предварительно строили калибровочную кривую на основе серий стандартных растворов. Измерение концентрации хлорофиллов проводили с использованием красного светофильтра. Содержание пигментов рассчитывали по формулам:

$$C_a = 13,6A_{665} - 5,76A_{649};$$

$$C_b = 25,8A_{649} - 7,6A_{665};$$

$$C_{кар} = 4,695A_{440} - 0,268(C_a + C_b),$$

где C_a , C_b , $C_{кар}$ – концентрации хлорофилла a , хлорофилла b и каротиноидов соответственно, мг/л; A – экспериментальные значения оптической плотности, измеренные при соответствующих длинах волн (665, 649 и 440 нм).

После установления концентрации пигмента рассчитывали его количество в образце [1, 13, 14, 19, 20]. Для обработки данных методом описательной статистики использовали пакет программ Microsoft Office Excel.

Результаты исследования и их обсуждение

Одним из критериев функционирования ассимиляционного аппарата и воздействия на него факторов окружающей среды служит количественное содержание фотосинтетических пигментов в хвое.

Реакционные центры и светособирающие комплексы высших растений содержат хлорофиллы a и b , способные поглощать солнечное излучение с различными длинами волн [14]. Ключевую роль в преобразовании световой энергии в химическую играет хлорофилл a . Хлорофилл b выполняет вспомогательную функцию, собирая энергию и передавая ее хлорофиллу a . Содержание хлорофилла b оказывает влияние на скорость роста и накопление биомассы растения. Недостаточное количество данного пигмента может приводить к замедлению процессов цветения [7, 22]. Нормой является уровень хлорофиллов в границах 0,5–3,0 мг/г сырого веса.

Каротиноиды выполняют роль фотопротекторных агентов, предохраняя молекулы хлорофилла от фотоокислительного повреждения и способствуя рассеиванию избыточной энергии, поглощаемой молекулами хлорофилла [16]. Каротиноидов в растении должно быть 0,1–0,5 мг/г сырого веса [11, 16]. Количественный состав пигментов в фотосинтетическом аппарате хвойных видов, культивируемых в дендрологическом саду Вологодской государственной молочнохозяйственной академии, представлен в табл. 2.

Таблица 2

Содержание пигментов (мг/г сырого веса) в фотосинтетическом аппарате исследуемых видов
Pigment content (mg/g fresh weight) in the photosynthetic apparatus of the studied species

Вид	Хлорофилл		Каротиноиды	Сумма
	a	b		
Ель обыкновенная	0,88±0,028	0,49±0,012	0,35±0,017	1,72±0,038
Ель колючая	0,85±0,027	0,37±0,023	0,28±0,011	1,50±0,036
Сосна обыкновенная	0,93±0,026	0,47±0,018	0,36±0,012	1,76±0,039
Сосна скрученная	0,74±0,028	0,32±0,068	0,29±0,018	1,35±0,058
Туя западная	0,82±0,028	0,45±0,028	0,34±0,013	1,61±0,052

В целом содержание и хлорофиллов и каротиноидов находится в границах оптимума. У интродуцентов отмечено снижение количества фотосинтетических пигментов, что может свидетельствовать о некотором подавлении фотосинтеза. Самые высокие показатели получены для аборигенных видов.

Уровень статистической значимости приведенных результатов $p \leq 0,05$, что подтверждает достоверность данных.

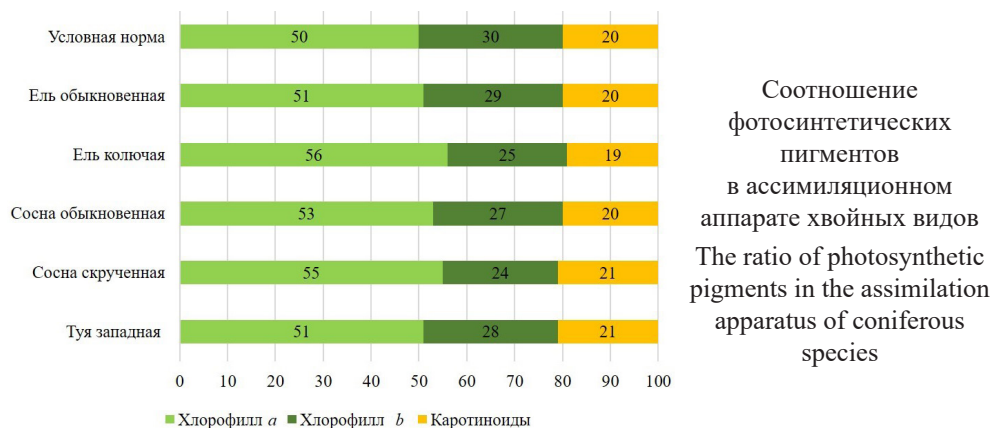
При сравнении ели колючей и ели обыкновенной наименьшей разницей характеризуется содержание хлорофилла *a* – 3,5 %; количество хлорофилла *b* и каротиноидов отличается значительно больше – 24 и 20 % соответственно. Сумма хлорофиллов и каротиноидов у ели колючей меньше на 12 %.

При сравнении результатов анализа пигментного состава хвои сосны обыкновенной и сосны скрученной также отмечается различное содержание пигментов. Больше всего несходство прослеживается в содержании хлорофилла *b* и составляет 32 %; хлорофилла *a* и каротиноидов у сосны скрученной на 20 % меньше, чем у сосны обыкновенной. Сосна является светолюбивой древесной породой, и уменьшение количества хлорофилла *a* может существенно повлиять на ее развитие. Сумма пигментов у сосны скрученной ниже на 25 % по сравнению с аборигенным видом. Это самое большое снижение показателя среди исследуемых растений.

В бореальной флоре нет представителя рода туи западной, поэтому ее мы сравнивали с обоими местными видами. Больше всего количественный состав пигментов данной породы соответствует ели обыкновенной, что связано с ее отношением к свету. Содержание хлорофиллов и каротиноидов различается незначительно – менее чем на 10 %. В сопоставлении с сосной обыкновенной наибольшая разница в содержании хлорофилла *a* – 15 %, что объясняется теневыносливостью вида. Содержание хлорофилла *b* ниже на 6 %, каротиноидов – выше на 6 %.

Количественное содержание пигментов не является фактором, лимитирующим фотосинтез. Их состав может претерпевать изменения в зависимости от факторов внешней среды и особенностей вида растения. На показатели также могут повлиять сроки сбора материала.

Для эффективного фотосинтеза существенное значение имеет соотношение фотосинтетических пигментов. Оно зависит от абиотических факторов среды, в значительной мере от освещенности [5, 7, 8]. Оптимальным является соотношение 50 % хлорофилл *a* + 30 % хлорофилл *b* + 20 % каротиноиды [8, 10]. Способность древесных растений изменять уровень пигментов для осуществления фотосинтеза в новых для них условиях свидетельствует о пластичности фотосинтетического аппарата. Относительное содержание фотосинтетических пигментов в ассимиляционной системе исследуемой дендрофлоры представлено на рисунке.



Результаты анализа указывают на то, что соотношение фотосинтетических пигментов у аборигенных видов и интродуцентов приближается к условной норме. Наиболее близкими к нормативным показателям являются значения для ели обыкновенной и туи западной. У остальных видов отклонение составляет не более 6 %, что позволяет поддерживать высокую продуктивность фотосинтеза и способствует их успешной адаптации к новым экологическим условиям.

При интродукционном стрессе особенно значимы каротиноиды. Они способны стабилизировать мембраны хлоропластов и белки антенных комплексов, тем самым выполняя защитные функции. В связи с этим важно поддержание нормального уровня каротиноидов в составе пигментного комплекса. Уровень каротиноидов у исследуемых видов соответствует оптимальному. У аборигенных видов он совпадает с нормой, тогда как у интродуцентов различие составляет около 1 %.

Влияние факторов внешней среды на состояние ассимиляционного аппарата в большей степени можно оценить по так называемому показателю стресса, который определяется соотношением хлорофиллов *a* и *b* [10, 11]. Это отношение характеризует активность хлорофилла *a*, и чем больше значение, там интенсивнее фотосинтез. Обычные для зеленых листьев значения данного показателя составляют 2,5–3,0 [11, 17]. Соотношение хлорофиллов очень изменчиво и зависит от интенсивности освещенности растения – чем она выше, тем больше значение.

Отношение суммы хлорофиллов *a+b* и каротиноидов – более информативный показатель жизненного состояния растений. В нормальных зеленых листьях эти значения находятся в пределах от 3 до 8 [9, 11] (табл. 3).

Таблица 3

Соотношение фотосинтетических пигментов исследуемых видов
The ratio of photosynthetic pigments in the studied species

Вид	Хлорофиллы <i>a</i> и <i>b</i>	Хлорофилл <i>a+b</i> и каротиноиды
Ель обыкновенная	1,8±0,1	3,9±0,3
Ель колючая	2,3±0,3	4,4±0,4
Сосна обыкновенная	2,0±0,2	3,9±0,3
Сосна скрученная	2,3±0,3	3,6±0,3
Туя западная	1,8±0,1	3,7±0,2

Соотношение содержания пигментов хлорофиллов *a* и *b* наименьшее у ели обыкновенной и туи западной (1,8). Для теневыносливых видов такое значение не является критичным, а может считаться особенностью фотосистемы. Учитывая оптимальность соотношения пигментов, можно считать, что фотосинтез идет у этих видов эффективно. Ни для одной исследуемой породы соотношение хлорофиллов не превышает верхнюю границу нормы, это свидетельствует о прохождении адаптации и минимальности интродукционного стресса.

Приспособленность фотосинтетического аппарата к условиям Европейского Севера подтверждается и отношением суммы зеленых пигментов к желтым. Показатель близок к нижней границе нормы. Наибольшее значение получено для ели колючей.

Заключение

Результаты исследования показали, что в условиях дендрологического сада Вологодской государственной молочнохозяйственной академии соотношения фотосинтетических пигментов у аборигенных видов и интродуцентов приближаются к условно установленным оптимальным значениям.

Это подтверждает, что даже в условиях интродукционного стресса основные механизмы фотосинтеза сохраняются, обеспечивая необходимую продуктивность растений и помогая им адаптироваться к новым условиям среды. Особенно важным показателем является соотношение хлорофиллов *a* и *b*, которое отражает протекание фотосинтеза и может служить индикатором стресса. Установлено, что это соотношение не превышает верхней границы нормы, что свидетельствует о минимальной степени интродукционного стресса.

Исследуемые виды североамериканской дендрофлоры характеризуются широким спектром экологической толерантности. Благодаря пластичности фотосинтетического аппарата сосна скрученная, ель колючая и туя западная способны обеспечивать при интродукции достаточный уровень фотосинтетической активности.

Полученные результаты подтверждают способность изучаемых североамериканских видов успешно адаптироваться к экологическим условиям бореальной зоны, что делает возможным их дальнейшее культивирование в условиях Европейского Севера.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Аганина Ю.Е., Тарханов С.Н. Изменчивость биохимических показателей и адаптация краснопыльниковой и желтопыльниковой форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в условиях избыточного увлажнения // Изв. СамНЦ РАН. 2016. Т. 18, № 2. С. 10–14.

Aganina Yu.E., Tarkhnov S.N. Variability of Biochemical Indicators and Adaptation of f. (var.) *erythranthera* Sanio and f. (var.) *sulfuranthera* Kozubow Forms of the Pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Conditions of Excess Humidification. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2016, vol. 18, no. 2, pp. 10–14. (In Russ.).

2. Бабина С.З., Сродных Т.Б., Нагитмов З.Я. Перспективность использования на Среднем Урале декоративных сортов ели колючей (*Picea pungens* Engelm.) // Леса России и хозяйство в них. 2023. № 2. С. 57–66.

Babina S.Z., Srodnykh T.B., Nagitmov Z.Ya. The Prospects of Using Decorative Varieties of Prickly Spruce (*Picea pungens* Engelm.) in the Middle Urals. *Forests of Russia and economy in them*, 2023, no. 2, pp. 57–66. (In Russ.).

<https://doi.org/10.51318/FRET.2023.75.12.007>

3. Бабич Н.А., Андропова М.М. Сосна скрученная – перспективный интродуцент для озеленения малых северных городов // Изв. вузов. Лесн. журн. 2014. № 6. С. 155–160.

Babich N.A., Andronova M.M. Lodgepole Pine – a Perspective Introduced Species for Greening of Northern Smaller Cities. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2014, no. 6, pp. 155–160. (In Russ.).

4. Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П., Котынова М.Ю. Сезонный характер содержания пигментов в хвое туи западной в условиях Нижегородской области // Тр. С.-Петербурга. науч.-исследоват. ин-та лесн. хоз-ва. 2022. № 3. С. 38–58.

Besschetnova N.N., Besschetnov V.P., Kotynova M.Y. Seasonal Character of the Pigment Content in the Needles of Northern White-Cedar in the Conditions of the Nizhny Novgorod Region. *Proceedings of the Saint Petersburg Forestry Research Institute*, 2022, no. 3, pp. 38–58. (In Russ.). <https://doi.org/10.21178/2079-6080.2022.3.38>

5. Дымова О.В., Головки Т.К. Фотосинтетические пигменты в растениях природной флоры таежной зоны европейского северо-востока России // Физиология растений. 2019. Т. 66, № 3. С. 198–206.

Dymova O.V., Golovko T.K. Photosynthetic Pigments in Native Plants of the Taiga Zone at the European Northeast Russia. *Fiziologiya rastenii* = Russian Journal of Plant Physiology, 2019, vol. 66, no. 3, pp. 198–206. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0015330319030035>

6. Корчагов С.А., Грибов С.Е., Хамитов Р.С. Опыт выращивания сосны скрученной (*Pinus contorta*) в Вологодской области // Лесн. вестн. 2020. Т. 24, № 3. С. 60–65.

Korchagov S.A., Gribov S.E., Khamitov R.S. Pine Shore (*Pinus contorta*) Growing Experiment in Vologda Region. *Forestry Bulletin*, 2020, vol. 24, no. 3, pp. 60–65. (In Russ.). <https://doi.org/10.18698/2542-1468-2020-3-60-65>

7. Кулькова А.В., Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П. Сезонные изменения пигментного состава хвои представителей рода ель в Нижегородской области // Изв. С.-Петербург. лесотехн. акад. 2021. Вып. 235. С. 22–39.

Kulkova A.V., Besschetnova N.N., Besschetnov V.P. Seasonal Changes in the Pigment Composition of Needles of Representatives of the Genus Spruce in the Nizhny Novgorod Region. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhniceskoj Akademii*, 2021, iss. 235, pp. 22–39. (In Russ.). <https://doi.org/10.21266/2079-4304.2021.235.22-39>

8. Маракеев О.А. Экологическая физиология растений: фотосинтез и свет: текст лекций. Ярославль: Ярославск. гос. ун-т, 2005. 95 с.

Marakaev O.A. *Ecological Plant Physiology: Photosynthesis and Light: Lectures*. Yaroslavl, Yaroslavl State University Publ., 2005. 95 p. (In Russ.).

9. Маслова Т.Г., Мамушина Н.С., Зубкова Е.К., Шерстнева О.А., Тютерева Е.В. Фотосинтез и пигменты пластид вечнозеленых растений-интродуцентов (хвойных и покрытосеменных) в годичном цикле в связи с проблемой зимостойкости // Ботаника: история, теория, практика: тр. Междунар. науч. конф. СПб.: СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2014. С. 131–135.

Maslova T.G., Mamushina N.S., Zubkova E.K., Sherstneva O.A., Tyutereva E.V. Photosynthesis and Plastid Pigments of Introduced Evergreen Plants (Conifers and Angiosperms) in the Annual Cycle Due to the Issue of Winter Hardiness. *Botany: History, Theory, Practice: Proceedings of the International Scientific Conference*. Saint Petersburg, SPbEU «LETI» Publ., 2014, pp. 131–135. (In Russ.).

10. Мокронос А.Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. М.: Академия, 2006. 445 с.

Mokronosov A.T., Gavrilenko V.F., Zhigalova T.V. *Photosynthesis. Physiological, Ecological and Biochemical Perspectives*. Moscow, Academia Publ., 2006. 445 p. (In Russ.).

11. Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования / под ред. Н.В. Баженовой, Т.Г. Масловой, И.А. Поповой, О.Ф. Поповой, Д.И. Сапожникова, З.М. Эйдельман. М.; Л.: Наука, 1964. 123 с.

Plastid Pigments of Green Plants and Methods for Their Study. Ed. by N.V. Bazhenova, T.G. Maslova, I.A. Popova, O.F. Popova, D.I. Sapozhnikov, and Z.M. Eidelman. Moscow, Nauka Publ., 1964. 123 p. (In Russ.).

12. Сарбаева Е.В. Биологические особенности туи западной (*Thuja occidentalis* L.) в условиях городской среды: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2005. 22 с.

Sarbaeva E.V. *Biological Features of the White Cedar (Thuja occidentalis L.) in an Urban Environment*: Cand. Biol. Sci. Diss. Abs. Nizhny Novgorod, 2005. 22 p. (In Russ.).

13. Саяткина М.Ю. Анализ особенностей пигментного комплекса листьев ясеня обыкновенного лесостепной зоны // International Journal of Humanities and Natural Sciences. 2022. Т. 4-1(67). С. 22–24.

Sautkina M.Yu. Analysis of the Features of the Pigment Complex of the Leaves of the Common Ash in the Forest-Steppe Zone. *International Journal of Humanities and Natural Sciences*, 2022, vol. 4-1(67), pp. 22–24. (In Russ.). <https://doi.org/10.24412/2500-1000-2022-4-1-22-24>

14. Титова М.С. Реакция пигментной системы сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. на загрязнение окружающей среды // Вестн. КрасГАУ. 2013. № 10. С. 122–126.

Titova M.S. Pine (*Pinus sylvestris* L.) Pigmental System Reaction on the Environmental Pollution. *Vestnik KrasGAU* = Bulletin of KSAU, 2013, no. 10, pp. 122–126. (In Russ.).

15. Тишкина Е.А., Абрамова Л.П. Состояние фотосинтетических пигментов в интродукционных популяциях можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) // Изв. ОГАУ. 2018. № 2(70). С. 83–87.

Tishkina Ye.A., Abramova L.P. The Condition of Photosynthetic Pigments in the Introduction Populations of Common Juniper (*Juniperus communis* L.). *Izvestia Orenburg State Agrarian University*, 2018, no. 2(70), pp. 83–87. (In Russ.).

16. Тютерева Е.В., Дмитриева В.А., Войцеховская О.В. Хлорофилл *b* как источник сигналов, регулирующих развитие и продуктивность растений // С.-х. биол. 2017. Т. 52, № 5. С. 843–855.

Tyutereva E.V., Dmitrieva V.A., Voitsekhovskaja O.V. Chlorophyll *b* as a Source of Signals Steering Plant Development (Review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* = Agricultural Biology, 2017, vol. 52, no. 5, pp. 843–855. (In Russ.).

<https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.5.843rus>

17. Ягодин В.И., Холькина Ю.И. Основы химии и технологии переработки древесной зелени. Л.: Ленингр. ун-т, 1981. 224 с.

Yagodin V.I., Kholkina Y.I. *Fundamentals of Chemistry and Technology of Wood Green Waste Processing*. Leningrad, Leningrad University Publ., 1981. 224 p. (In Russ.).

18. Katahata S., Naramoto M., Kakubari Y., Mukai Y. Photosynthetic Acclimation to Dynamic Changes in Environmental Conditions Associated with Deciduous Overstory Phenology in *Daphniphyllum humile*, an evergreen Understory Shrub. *Tree Physiology*, 2005, vol. 25, iss. 4, pp. 437–445. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.4.437>

19. Li Y., He N., Hou J., Xu L., Liu C., Zhang J., et al. Factors Influencing Leaf Chlorophyll Content in Natural Forests at the Biome Scale. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2018, vol. 6, art. 64. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00064>

20. Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. Determination of Total Carotenoids and Chlorophylls *a* and *b* of Leaf Extracts in Different Solvents. *Biochemical Society Transactions*, 1983, vol. 11, iss. 5, pp. 591–592. <https://doi.org/10.1042/bst0110591>

21. Sautkina M.Yu. Comparative Assessment of the Quantitative Content of the Main Photosynthetic Pigments in the Leaves of the English Oak of the Field–Protective Forest Strips. *Journal of Agriculture and Environment*, 2022, vol. 1(21), pp. 1–4. <https://doi.org/10.23649/jae.2022.1.21.18>

22. Voitsekhovskaja O.V., Tyutereva E.V. Chlorophyll *b* in Angiosperms: Functions in Photosynthesis, Signaling and Ontogenetic Regulation. *Journal of Plant Physiology*, 2015, vol. 189, pp. 51–64. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.09.013>

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The authors declare no conflict of interest