

Научная статья

УДК 582.475.2:631.524.6

DOI: 10.37482/0536-1036-2026-4-96-109

Изменчивость фотосинтетического пигментного комплекса ели с разной формой семенных чешуй в северной подзоне тайги Архангельской области

С.Н. Тарханов[✉], д-р биол. наук, зав. лаб., гл. науч. сотр.; ResearcherID: [ABG-7237-2020](https://orcid.org/0000-0001-9037-8995),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9037-8995>

Е.А. Пинаевская, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.; ResearcherID: [ABB-6293-2020](https://orcid.org/0000-0003-1877-1412),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1877-1412>

Ю.Е. Аганина, канд. биол. наук, науч. сотр.; ResearcherID: [ABB-6305-2020](https://orcid.org/0000-0002-6069-8979),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6069-8979>

А.С. Пахов, мл. науч. сотр.; ResearcherID: [HRB-3337-2023](https://orcid.org/0000-0002-2362-8840),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2362-8840>

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лавёрова УрО РАН, г. Архангельск, Россия; tarkse@yandex.ru[✉], aviatorov8@mail.ru, julja-a30@rambler.ru, aleksander.pakhoff@yandex.ru

Поступила в редакцию 03.04.25 / Одобрена после рецензирования 18.06.25 / Принята к печати 21.06.25

Аннотация. Территория Архангельской области входит в зону интрогрессивной гибридизации ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) на Русской равнине. Форма семенных чешуй у многих видов семейства Pinaceae содержит большой объем генетической информации, свойственной как виду, так и его формам. Целью исследования стало выявление особенностей сезонной динамики показателей фотосинтетического пигментного комплекса у ели сибирской и ели гибридной с преобладанием признаков ели сибирской в северной тайге Архангельской области. Научные работы проводили в ельниках черничного типа на слабоподзолистых суглинистых почвах на моренных суглинках, типичных для северной тайги вблизи устья р. Северной Двины (64°30' с. ш. 41°00' в. д.). На постоянных пробных площадях промаркировали 10 деревьев ели сибирской и 10 деревьев ели гибридной с преобладанием признаков ели сибирской, выделенных по форме семенных чешуй. В 2023 г. у них отбирали образцы 1-летней «теневой» хвои из нижней части кроны в разные календарные периоды. Спектрофотометрическим методом определяли содержание в хвое хлорофиллов и каротиноидов, а также рассчитывали долю хлорофиллов в светособирающем комплексе. В результате у ели сибирской и ели гибридной с преобладанием признаков ели сибирской выявлено сходство в динамике относительных показателей фотосинтетического пигментного комплекса 1-летней хвои. Вместе с тем показано, что в летний и осенний сезоны вплоть до завершения вегетации и при подготовке к перезимовке у исследованных елей происходит накопление зеленых пигментов, причем более активно – у гибридной формы. При этом защитная роль каротиноидов возрастает. Диапазон изменений доли хлорофиллов в светособирающем комплексе ели сибирской и ели гибридной с преобладанием признаков ели сибирской с мая по ноябрь в среднем по месяцам составляет 55–62 %, что обусловлено адаптацией их фотосинтетического аппарата к экологическим условиям высоких широт.



Ключевые слова: ель, форма семенных чешуй, ель сибирская, *Picea obovata* Ledeb., ель гибридная с преобладанием признаков ели сибирской, хлорофилл, каротиноиды, Архангельская область, северная тайга, фотосинтетический пигментный комплекс, сезонная динамика показателей пигментного комплекса

Финансирование: Исследование выполнено в рамках госзадания ФИЦКИА УрО РАН «Исследование устойчивости лесных экосистем на приарктических территориях Европейского Севера России» (проект FUUW-2025-0003, регистрационный номер – 125021902596-8).

Для цитирования: Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А., Аганина Ю.Е., Пахов А.С. Изменчивость фотосинтетического пигментного комплекса ели с разной формой семенных чешуй в северной подзоне тайги Архангельской области // Изв. вузов. Лесн. журн. 2026. № 4. С. 96–109. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2026-4-96-109>

Original article

Variability of the Photosynthetic Pigment Complex in Spruce Trees with Different Seed Scale Shapes in the Northern Taiga of the Arkhangelsk Region

Sergei N. Tarkhanov[✉], Doctor of Biology, Chief of Laboratory, Chief Research Scientist; ResearcherID: [ABG-7237-2020](https://orcid.org/0000-0001-9037-8995), ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9037-8995>

Ekaterina A. Pinaevskaya, Candidate of Biology, Senior Research Scientist;

ResearcherID: [ABB-6293-2020](https://orcid.org/0000-0003-1877-1412), ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1877-1412>

Yuliya E. Aganina, Candidate of Biology, Research Scientist; ResearcherID: [ABB-6305-2020](https://orcid.org/0000-0002-6069-8979), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6069-8979>

Aleksandr S. Pakhov, Junior Research Scientist; ResearcherID: [HRB-3337-2023](https://orcid.org/0000-0002-2362-8840), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2362-8840>

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia; tarkse@yandex.ru[✉], aviatorov8@mail.ru, julja-a30@rambler.ru, aleksander.pakhoff@yandex.ru

Received on April 3, 2025 / Approved after reviewing on June 18, 2025 / Accepted on June 21, 2025

Abstract. Terrain of the Arkhangelsk region is part of the introgressive hybridization zone of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) and European spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) on the East European Plain. In many species of the Pinaceae family, the shape of the seed scales contains a wealth of genetic information specific to both the species and its varieties. The research aimed at determining the seasonal dynamics of the photosynthetic pigment complex in Siberian spruce and hybrid spruce with a predominance of Siberian spruce traits in the northern taiga of the Arkhangelsk Region. The field studies were carried out in blueberry spruce forests on low-podzolic loamy soils overlying morainic loams, typical in the northern taiga near the mouth of the Northern Dvina River (64°30' N, 41°00' E). We have labelled 10 Siberian spruce trees and 10 hybrid spruce trees with a predominance of Siberian spruce traits, determined by the seed scale shape at the permanent trial plots. Samples of annual (shadow) needles were harvested from the lower part of the crown at various times of the year in 2023. Spectroscopic methods allowed us to determine the chlorophyll and carotenoid content in

pine needles and to calculate the proportion of chlorophylls in the light-harvesting complex. The results revealed similarities in the dynamics of relative parameters of the photosynthetic pigment complex in annual needles of Siberian spruce and hybrid spruce with a predominance of Siberian spruce traits. Meanwhile, the research shows that during the summer and fall seasons, right up until the end of the growing season and as they prepare for winter dormancy, the spruce trees studied accumulate green pigments, with the hybrid form exhibiting this process more actively. This increases the protective role of carotenoids. The range of variation in the proportion of chlorophylls in the light-harvesting complex of Siberian spruce and hybrid spruce with a predominance of Siberian spruce traits from May to November averages 55–62 % per month, which is due to the adaptation of their photosynthetic apparatus to the ecological conditions of high latitudes.

Keywords: spruce, seed scale shape, Siberian spruce, *Picea obovata* Ledeb., hybrid spruce with a predominance of Siberian spruce traits, chlorophyll, carotenoids, Arkhangelsk region, northern taiga, photosynthetic pigment complex, seasonal dynamics of pigment complex parameters

Funding: The research was carried out as part of the state assignment of the N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences titled “Study of the Forest Ecosystems Resilience in Subarctic Regions of the Russian European North” (Project FUUW-2025-0003, Registration No. 125021902596-8).

For citation: Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A., Aganina Yu.E., Pakhov A.S. Variability of the Photosynthetic Pigment Complex in Spruce Trees with Different Seed Scale Shapes in the Northern Taiga of the Arkhangelsk Region. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2026, no. 4, pp. 96–109. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2026-4-96-109>

Введение

Территория Архангельской области входит в зону интрогрессивной гибридизации ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и ели сибирской (*P. obovata* Ledeb.), которая занимает широкую полосу Русской равнины – от Уральских гор до Среднерусской возвышенности [8, 9, 11, 12, 29]. Гибридные формы были описаны ранее – *P. fennica* Regel (Ком.), *P. uralensis* Terl., *P. medioxima* Nyl., *P. uwarowii* Kaufm [13]. Они объединены под общим названием – ель финская (*P. fennica* Regel).

Форма семенных чешуй у многих видов семейства Pinaceae содержит большой объем генетической информации, характерной как для вида, так и для его форм, и является надежным критерием определения таксономического положения растения. В северной тайге Архангельской области наиболее распространены ель сибирская и ель гибридная с преобладанием признаков ели сибирской, различающиеся по типу семенных чешуй. В северной тайге вблизи устья р. Северной Двины их встречаемость примерно одинакова [19]. Это соответствует ранее приведенным данным П.П. Попова [10] и И.Ю. Коропачинского с соавт. [5].

Изменение содержаний хлорофиллов и каротиноидов, а следовательно, и их соотношений, является показателем основного метаболизма растений и может служить критерием устойчивости вида к условиям среды [2, 18, 27]. Пигментный состав хвои ели в значительной степени определяется наследственными факторами [1]. Сравнительная оценка сезонной динамики фотосинтетических пигментных комплексов ели сибирской и ели гибридной с преоб-

ладанием признаков ели сибирской в северной тайге Архангельской области ранее не проводилась.

Цель работы – выявление особенностей сезонной динамики показателей фотосинтетического пигментного комплекса ели сибирской и ели гибридной с преобладанием признаков ели сибирской в северной тайге Архангельской области.

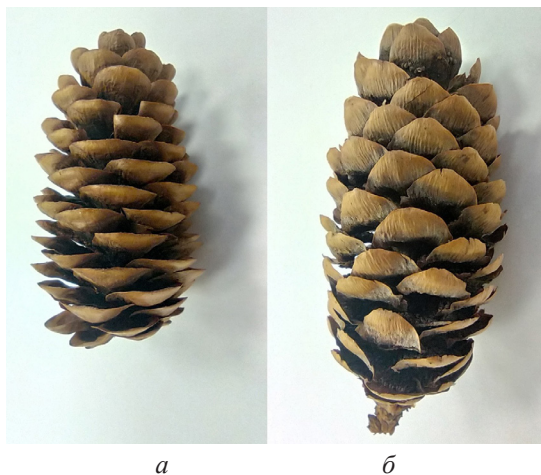
Объекты и методы исследования

Исследование было проведено в ельниках черничного типа на слабо-подзолистых суглинистых почвах на моренных суглинках, типичных для северной тайги вблизи устья р. Северной Двины (64°30' с. ш. 41°00' в. д.). Эти почвы характеризуются сильной кислотностью верхних горизонтов, степень насыщенности основаниями в верхних минеральных горизонтах составляет 7–17 %, в других – 28–57 %. В перегнойно-аккумулятивном горизонте содержание гумуса составляет от 3,5 до 7,5 %, азота – от 0,08 до 0,26 %, подвижных фосфора и калия – относительно низкое [17]. Биологически активная температура (более 10 °С) подзолистых почв в северотаежных ельниках наблюдается в течение очень короткого периода и только в лесной подстилке. В 20-сантиметровом слое почва не прогревается. Водный режим относительно благоприятный. Влажность почвы в течение всего вегетационного периода близка или равна наименьшей влагоемкости, но может повышаться в весенний и осенний периоды, когда становится выше наименьшего показателя из-за таяния снега и повышенного количества осадков [4].

На постоянных пробных площадях, заложенных стандартными методами (ГОСТ 16128–70. Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки) в ельнике черничном, проводили в 2023 г. маркировку 10 деревьев ели сибирской и 10 деревьев ели гибридной с преобладанием признаков ели сибирской, выделенных по типу семенных чешуй, согласно Л.Ф. Правдину [13] (рис. 1). Состав древостоя – 8Е1Б10С+С. Древостой ели – разновозрастный, средний возраст: 150 лет (1-е поколение) и 80 лет (2-е поколение). Средняя высота соответственно составляет 20 и 14 м, диаметр ствола на высоте 1,3 м – 22 и 13 см. Класс бонитета – IV. Сомкнутость крон древостоя – 0,6. Подрост представлен в основном елью – 3 тыс. шт./га в удовлетворительном состоянии, реже – березой и осинкой. В подлеске встречаются рябина, шиповник, можжевельник, редко – малина.

Рис. 1. Формы семенных чешуй:
а – ель сибирская; б – ель гибридная
с преобладанием признаков ели
сибирской

Fig. 1. Seed scale shapes: а – Siberian
spruce; б – hybrid spruce with
a predominance
of Siberian spruce traits



а

б

Травяно-кустарничковый ярус с общим проективным покрытием 0,5–0,7 представлен черникой, брусникой, седмичником, кислицей обыкновенной, майником двулистным, ожикой волосистой, грушанкой круглолистной, костяникой, плаунами, а в «окнах» – вейником наземным, геранью лесной, чиной весенней. В мохово-лишайниковом ярусе с общим проективным покрытием 0,8–0,9 господствуют зеленые мхи, в понижениях фрагментарно присутствуют кукушкин лен и сфагнумы.

Образцы 1-летней хвои у исследованных деревьев отбирали до начала роста побегов (май), в период активного роста (июль), его завершения (август), окончания вегетации (сентябрь–октябрь) и перед перезимовкой (ноябрь). В лабораторных условиях спектрофотометрическим методом определяли содержание фотосинтетических пигментов (хлорофиллов и каротиноидов) в хвое [14]. Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по формуле [16].

Результаты исследования и их обсуждение

Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов, а следовательно, и их соотношений, является показателем основного метаболизма растений и может служить критерием устойчивости вида к условиям среды [2, 18, 27]. Результатом новообразования пигментов выступает развитие адаптивных реакций у растений [3, 20–22, 26, 31]. Между елью сибирской и близкой к ней гибридной формой нами выявлены существенные различия содержания хлорофиллов a и b , а также каротиноидов в 1-летней хвое в период окончания вегетации (сентябрь) и содержания хлорофиллов a и b перед перезимовкой (ноябрь). Эти показатели значимо выше у гибридной ели по сравнению с елью сибирской (табл. 1, рис. 2).

Таблица 1

Достоверность различий показателей фотосинтетического пигментного комплекса 1-летней хвои ели сибирской и ели гибридной с преобладанием признаков ели сибирской ($t_{0,05} = 2,26$)

Reliability of difference in parameters of the photosynthetic pigment complex in annual needles between Siberian spruce and hybrid spruce with a predominance of Siberian spruce traits ($t_{0,05} = 2.26$)

Декада месяца	X_a	X_b	X_{a+b}	K	$X_{a+b} + K$	X_a / X_b	X_{a+b} / K	ССК
III.05	0,21	0,16	0,20	0,05	0,18	0,14	0,24	0,14
I.07	0,07	0,04	0,04	0,54	0,12	0,05	1,86	0,04
I.08	0,79	0,86	0,81	0,76	0,80	0,57	0,12	0,59
I.09	2,93	2,71	2,93	2,67	2,90	0,19	1,46	0,17
I.10	1,87	1,83	1,90	1,71	1,88	1,13	1,38	1,10
I.11	2,38	2,68	2,48	2,13	2,43	1,40	1,96	1,35

Примечание: $t_{0,05}$ – t-критерий на 5%-м уровне значимости; ССК – доля хлорофиллов светособирающего комплекса.

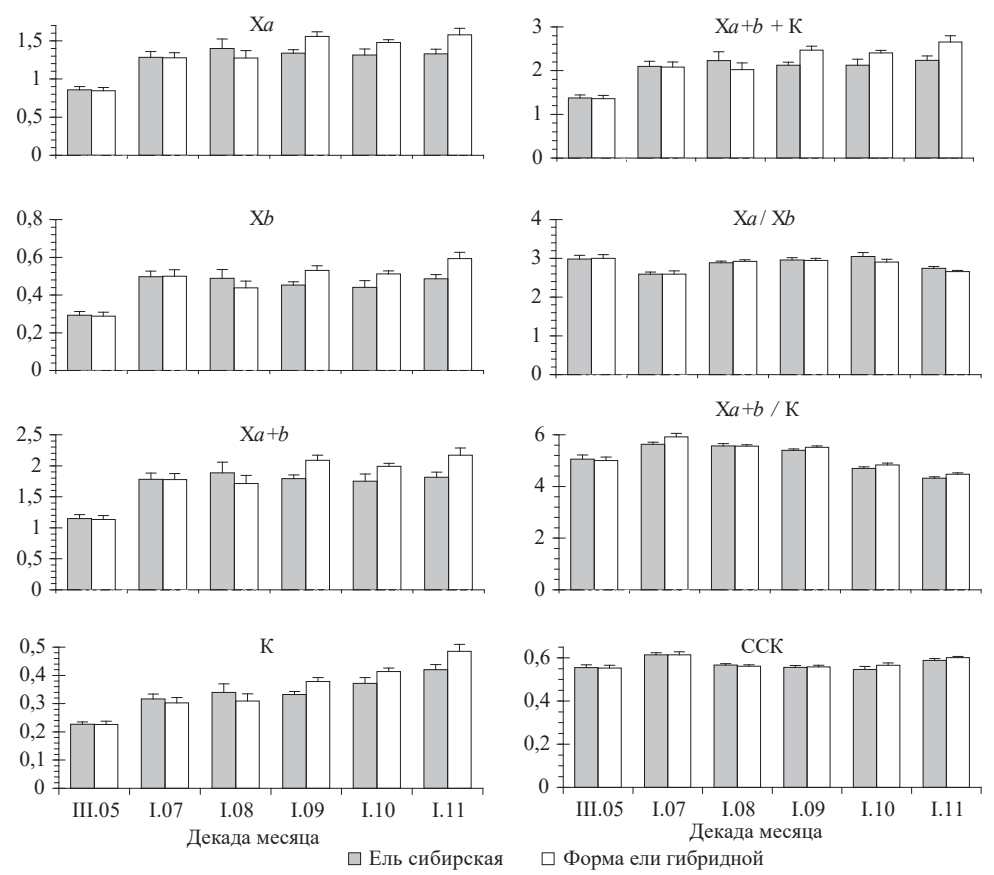


Рис. 2. Сезонная динамика показателей (среднее значение с ошибкой) фотосинтетического пигментного комплекса 1-летней хвои ели сибирской и ели гибридной с преобладанием признаков ели сибирской: Xa , Xb , K – содержание хлорофиллов a и b и каротиноидов соответственно, $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ сухой массы

Fig. 2. Seasonal trends in parameters (mean values with standard error) of the photosynthetic pigment complex in annual needles of Siberian spruce and hybrid spruce with a predominance of Siberian spruce traits: Xa , Xb , K – content of chlorophylls a , b and carotenoids, respectively, $\text{mg} \times \text{g}^{-1}$ dry weight

Среднемесячная температура воздуха в сентябре 2023 г. была значительно выше среднего многолетнего показателя (табл. 2). По-видимому, образование фотосинтетических пигментов у гибридной формы ели в большей степени связано с повышением температуры по сравнению с елью сибирской.

Таблица 2

Месяц	Температура воздуха, °C		Сумма осадков, мм	
	среднемесячная (2023 г.)	среднемноголетняя	месячная (2023 г.)	среднемноголетняя
Май	10,5	6,0	20	46
Июнь	12,0	12,4	61	62
Июль	16,8	15,6	100	64
Август	16,2	13,6	34	67

Окончание табл. 2

Месяц	Температура воздуха, °С		Сумма осадков, мм	
	среднемесячная (2023 г.)	среднемноголетняя	месячная (2023 г.)	среднемноголетняя
Сентябрь	13,0	7,9	83	69
Октябрь	1,8	1,5	75	63
Ноябрь	–5,9	–4,1	56	51

При теплой погоде в октябре у гибридной формы ели содержание фотосинтетических пигментов также было больше, чем у ели сибирской, хотя статистически эти различия незначимы. Вероятно, ель гибридная сильнее реагирует на повышение температуры в осенний период.

Наши данные показывают, что ель сибирская и ель гибридная с преобладанием признаков ели сибирской имеют схожий характер сезонной динамики относительных показателей фотосинтетического пигментного комплекса. Ритмика в динамике абсолютных показателей хлорофиллов и каротиноидов у них нарушается в августе–сентябре, поскольку у ели сибирской их содержание в сентябре повышается по сравнению с августом, а у гибридной формы, напротив, понижается. Минимальное содержание хлорофиллов *a* и *b* у них наблюдается в мае (до начала роста побегов). В сезонной динамике содержания каротиноидов в 1-летней хвое у ели сибирской можно отметить тенденцию постепенного повышения с мая по ноябрь. Минимальное содержание каротиноидов у ели сибирской и ели гибридной с преобладанием признаков ели сибирской наблюдается также в мае и существенно отличается от содержания в другие месяцы (табл. 3).

Таблица 3

Достоверность различия показателей фотосинтетического пигментного комплекса 1-летней хвои ели сибирской и ели гибридной с преобладанием признаков ели сибирской по сезонам ($t_{0,05} = 2,26$; $q_{s0,05} = 2,26$)
Reliability of difference in parameters of the photosynthetic pigment complex in annual needles between Siberian spruce and hybrid spruce with a predominance of Siberian spruce traits by seasons ($t_{0,05} = 2.26$; $q_{s0,05} = 2.26$)

Сравниваемые периоды (декада месяца)	Показатель	Xa	Xb	Xa+b	K	Xa+b + K	Xa/Xb	Xa+b/K	ССК
<i>Ель сибирская</i>									
III.05–I.07	t	5,03	5,82	5,36	4,64	5,30	3,54	3,21	3,57
	q _s	4,26	4,84	4,50	4,41	4,51	3,14	2,83	3,13
III.05–I.08	t	4,11	3,83	4,05	3,56	3,99	0,93	2,80	0,80
	q _s	3,49	3,63	3,55	3,23	3,51	1,32	3,65	0,95
III.05–I.09	t	7,91	6,19	7,58	8,05	7,75	0,19	1,99	0,08
	q _s	6,60	5,37	6,38	7,26	6,54	0,17	1,94	0,07
III.05–I.10	t	4,99	3,62	4,62	6,43	4,91	0,46	2,05	0,45
	q _s	4,02	2,98	3,75	5,56	4,01	0,38	1,79	0,38
III.05–I.11	t	6,34	6,34	6,46	9,56	7,06	2,25	4,30	2,20
	q _s	5,16	5,13	5,24	8,36	5,78	2,01	3,74	1,96
I.07–I.08	t	0,79	0,16	0,53	0,66	0,55	4,04	0,57	3,94
	q _s	0,74	0,17	0,51	0,67	0,53	3,98	0,47	3,83

Продолжение табл. 3

Сравниваемые периоды (декада месяца)	Показатель	Xa	Xb	$Xa+b$	K	$Xa+b + K$	Xa/Xb	$Xa+b/K$	ССК
I.07–I.09	t	0,63	1,34	0,09	0,78	0,19	4,53	2,43	4,43
	q_s	0,53	1,10	0,07	0,63	0,16	3,58	1,94	3,48
I.07–I.10	t	0,26	1,26	0,19	2,01	0,14	3,91	9,08	4,05
	q_s	0,20	1,00	0,15	1,56	0,11	4,25	10,47	4,48
I.07–I.11	t	0,46	0,33	0,25	4,06	0,87	2,00	13,95	1,99
	q_s	0,37	0,27	0,20	3,35	0,70	2,25	15,46	2,22
I.08–I.09	t	0,45	0,71	0,53	0,23	0,48	1,03	1,67	0,98
	q_s	0,43	0,69	0,50	0,21	0,46	0,90	1,65	0,84
I.08–I.10	t	0,58	0,82	0,65	0,86	0,42	1,45	8,06	1,36
	q_s	0,57	0,79	0,63	0,85	0,41	1,52	7,12	1,44
I.08–I.11	t	0,51	0,06	0,39	2,25	0,03	2,15	12,54	2,15
	q_s	0,46	0,05	0,35	2,19	0,03	1,85	12,29	1,86
I.09–I.10	t	0,28	0,34	0,30	1,67	0,00	0,73	8,04	0,62
	q_s	0,17	0,22	0,19	1,04	0,00	0,80	5,72	0,70
I.09–I.11	t	0,14	1,15	0,21	4,13	0,90	2,88	14,16	2,83
	q_s	0,12	0,94	0,18	3,50	0,74	3,17	19,94	3,11
I.10–I.11	t	0,16	1,08	0,43	1,73	0,65	2,70	4,48	2,73
	q_s	0,14	0,93	0,38	1,64	0,58	2,47	3,65	2,44
<i>Ель гибридная с преобладанием признаков ели сибирской</i>									
III.05–I.07	t	5,50	5,23	5,49	3,39	5,20	3,17	4,85	3,22
	q_s	5,78	5,76	5,86	3,54	5,54	3,46	5,12	3,64
III.05–I.08	t	4,07	3,62	3,97	2,99	3,82	0,77	3,70	0,63
	q_s	2,92	2,60	2,86	2,04	2,73	0,83	3,36	0,58
III.05–I.09	t	9,71	7,60	9,19	8,44	9,15	0,49	3,46	0,38
	q_s	8,32	6,31	7,78	7,40	7,79	0,44	3,02	0,33
III.05–I.10	t	11,32	8,24	10,76	10,99	11,04	0,80	1,13	0,76
	q_s	10,64	9,21	10,57	9,94	10,66	0,96	1,13	0,92
III.05–I.11	t	7,73	7,69	7,77	9,60	8,14	3,35	3,60	3,47
	q_s	8,03	8,72	8,25	9,93	8,61	4,59	3,48	5,13
I.07–I.08	t	0,03	1,24	0,39	0,23	0,29	3,47	2,52	3,47
	q_s	0,02	1,06	0,32	0,17	0,24	3,32	2,22	3,38
I.07–I.09	t	3,15	0,75	2,43	3,22	2,57	3,53	2,83	3,53
	q_s	2,92	0,67	2,21	3,01	2,34	3,09	2,88	3,20
I.07–I.10	t	2,68	0,32	1,96	4,85	2,49	2,71	7,28	2,77
	q_s	2,38	0,26	1,66	4,17	2,11	2,82	6,34	2,88
I.07–I.11	t	2,80	1,96	2,58	5,90	3,15	0,73	10,10	0,89
	q_s	2,52	1,62	2,24	5,42	2,78	0,67	8,34	0,83
I.08–I.09	t	2,50	2,18	2,43	2,40	2,43	0,38	0,49	0,35
	q_s	2,22	1,83	2,12	2,19	2,14	0,31	0,43	0,29

Окончание табл. 3

Сравниваемые периоды (декада месяца)	Показатель	X_a	X_b	X_{a+b}	K	$X_{a+b} + K$	X_a/X_b	X_{a+b}/K	ССК
I.08–I.10	t	1,99	1,88	1,99	3,69	2,29	0,20	7,68	0,31
	q_s	2,06	1,72	1,99	3,88	2,31	0,16	8,24	0,25
I.08–I.11	t	2,37	3,19	2,60	5,01	3,01	4,99	12,90	5,10
	q_s	2,95	4,12	3,29	6,66	3,85	4,41	10,50	4,50
I.09–I.10	t	1,12	0,66	1,03	1,87	0,56	0,47	7,43	0,55
	q_s	0,79	0,45	0,70	1,31	0,38	0,40	7,77	0,48
I.09–I.11	t	0,20	1,53	0,58	3,81	1,11	4,62	12,83	4,76
	q_s	0,22	1,67	0,65	4,05	1,25	5,54	10,60	5,78
I.10–I.11	t	1,07	2,20	1,42	2,62	1,65	2,94	3,87	3,00
	q_s	0,96	2,20	1,32	2,22	1,50	2,69	3,10	2,75

Примечание: t – критерий Стьюдента; q_s – критерий Тьюки.

Пониженное в период вегетации содержание каротиноидов, особенно в мае, обусловлено увеличением их расхода на обеспечение фотохимических функций зеленых пигментов [24]. У гибридной формы ели наблюдается существенное увеличение содержания каротиноидов в октябре–ноябре. Это повышает устойчивость фотосинтетического аппарата деревьев при подготовке к перезимовке. У ели сибирской значимый рост содержания каротиноидов в хвое отмечается только в ноябре по сравнению с маем, июлем и сентябрем. В летний и осенний периоды вплоть до завершения вегетации и подготовки к перезимовке у ели сибирской и ели гибридной с преобладанием признаков ели сибирской наблюдается накопление хлорофиллов a и b . Причем более активный синтез зеленых пигментов осенью происходит у гибридной формы. По-видимому, фотосинтетический аппарат ели сибирской проявляет меньшую чувствительность к повышению температуры в осенний сезон.

Изменения в пигментном комплексе являются неотъемлемой частью сложного процесса адаптации растений, позволяющего уменьшить количество поглощенной энергии, которая не используется для фотосинтеза [28]. В условиях сезонного климата функционирование фотозащитных механизмов вызывает заметные изменения в количественном и качественном составе фотосинтетических пигментов [18, 23, 32]. По нашим данным, в сезонной динамике соотношения хлорофиллов a и b у ели сибирской и ели гибридной можно отметить наибольшую величину этого показателя в мае. Вероятно, избыток осадков в июле (в 1,6 раза выше нормы) более негативно отразился на синтезе хлорофилла a , что привело к снижению его доли по отношению к хлорофиллу b , особенно у ели сибирской. Динамика соотношения хлорофиллов a и b у ели сибирской и ели гибридной схожа и связана с адаптацией фотосинтетического аппарата к условиям сезонного климата. Хлорофилл b содержится в пигмент-белковых ССК фотосистемы II [6, 7, 15, 25, 30], поэтому изменение соотношения хлорофиллов a и b может быть связано со сдвигом ее функционирования.

У ели сибирской и ели гибридной с преобладанием признаков ели сибирской максимума соотношение суммы хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов достигает в июле, а минимума – в ноябре. У ели сибирской в июле этот показатель существенно выше по сравнению с маем, октябрем, ноябрем, а в августе – по сравнению с октябрем и ноябрем. У гибридной ели соотношение суммы хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов в мае ощутимо меньше, чем в июле, августе, сентябре и ноябре. В июле этот показатель – значимо больше по сравнению с маем, сентябрем, октябрем и ноябрем, а в августе и сентябре – существенно больше, чем в октябре и ноябре (табл. 4). Характер сезонной динамики соотношения суммы хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов у ели сибирской и ели гибридной с преобладанием признаков ели сибирской схожий. Наблюдается повышение показателя в летние месяцы и сентябре, характеризовавшемся температурой воздуха гораздо выше нормы, а уменьшение – в октябре–ноябре, в основном за счет роста содержания в хвое каротиноидов. Защитная роль каротиноидов при подготовке фотосинтетического аппарата ели к перезимовке в условиях сезонного климата возрастает.

Изменение соотношения хлорофиллов *a/b* и суммы хлорофиллов и каротиноидов свидетельствует о перестройке ССК [3, 32]. Амплитуда колебаний доли хлорофиллов, локализованных в ССК, у ели сибирской и ели гибридной с преобладанием признаков ели сибирской с мая по ноябрь незначительна и в среднем по месяцам составляет 55–62 %. В сезонной динамике этого показателя выявлены 2 максимума: летний в июле и осенний в ноябре. У ели сибирской в июле количество пигментов существенно выше, чем в мае, августе, сентябре и октябре, а в ноябре – в сентябре и октябре. У гибридной формы ели наблюдаются значительные различия соотношений пигментов между июлем и другими месяцами (кроме ноября), а также между ноябрем и другими месяцами (кроме июля).

Двухфакторный анализ ANOVA подтверждает надежность влияния типа семенных чешуй на содержание хлорофиллов *a* и *b* и сезона на все показатели фотосинтетического пигментного комплекса ели.

Таблица 4

Результаты двухфакторного анализа ANOVA влияния сезона и формы семенных чешуй на фотосинтетический пигментный комплекс 1-летней хвои
Results of two-way ANOVA of the influence of season and seed scale shapes on the photosynthetic pigment complex of annual needles

Детерминируемый признак	Сезон ($F_{0,05} = 2,30$)		Форма семенных чешуй ($F_{0,05} = 3,93$)		Совместный фактор ($F_{0,05} = 2,30$)	
	F	P	F	P	F	P
<i>Xa</i>	19,21	<0,001	3,96	0,049	2,21	0,059
<i>Xb</i>	17,67	<0,001	4,02	0,048	2,14	0,066
<i>Xa + b</i>	19,21	<0,001	3,96	0,049	2,21	0,059
K	33,22	<0,001	2,76	0,100	2,05	0,078
<i>Xa + b + K</i>	20,49	<0,001	3,79	0,054	2,20	0,060
<i>Xa/ Xb</i>	11,30	<0,001	0,55	0,458	0,49	0,786
<i>Xa + b / K</i>	65,58	<0,001	3,84	0,053	0,87	0,503
ССК	12,38	<0,001	0,55	0,458	0,43	0,830

Примечание: $F_{0,05}$ – F-критерий на 5%-м уровне значимости; P – уровень значимости.

Заключение

В летний и осенний периоды до завершения вегетации и при подготовке к перезимовке у ели сибирской и ели гибридной с преобладанием признаков ели сибирской в северной тайге Архангельской области наблюдается накопление хлорофиллов *a* и *b*. Причем более активный синтез зеленых пигментов в условиях теплой осени происходит у гибридной формы. По-видимому, фотосинтетический аппарат ели сибирской проявляет меньшую чувствительность по сравнению с гибридной формой ели при повышении температуры в осенний сезон. Динамика относительных величин отношения хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* и суммы хлорофиллов *a* и *b* к каротиноидам у них схожа. Максимально соотношение хлорофиллов *a* и *b* в мае, перед началом роста побегов. Отмечено повышение этого показателя в летние месяцы, а также в условиях теплого сентября, а уменьшение – в октябре–ноябре, особенно при наступлении морозов перед перезимовкой, в основном за счет накопления в хвое каротиноидов. Защитная роль каротиноидов перед перезимовкой возрастает.

Диапазон изменения доли хлорофиллов, локализованных в светособирающих комплексах ели сибирской и ели гибридной с преобладанием признаков ели сибирской, с мая по ноябрь в среднем по месяцам узкий и составляет 55–62 %, что обусловлено адаптацией фотосинтетического пигментного комплекса к экологическим условиям высоких широт. В сезонной динамике этого показателя выделены 2 максимума – в июле и ноябре.

Состав и свойства пигментов фотосинтетического аппарата могут использоваться в качестве дополнительного критерия при селекции ели по признаку устойчивости к экстремальным факторам среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П., Еришов П.В. Генотипическая обусловленность пигментного состава хвои плюсовых деревьев ели европейской // Изв. вузов. Лесн. журн. 2019. № 1. С. 63–76.

Besschetnova N.N., Besschetnov V.P., Ershov P.V. Genotypic Conditionality of Plus Tree Needle Pigment Composition of Norway Spruce. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2019, no. 1, pp. 63–76. (In Russ.). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.1.63>

2. Есичев А.О. Корреляция признаков пигментного состава хвои представителей рода лиственница (*Larix* Mill.) в дендропарке Сергачского лесничества Нижегородской области // Изв. вузов. Лесн. журн. 2018. № 3. С. 43–53.

Esichev A.O. Correlation of Characteristics of the Needle Pigment Combination of Representatives of the Genus Larch (*Larix* Mill.) in the Arboretum of the Sergachsky Forestry in the Nizhny Novgorod Region. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2018, no. 3, pp. 43–53. (In Russ.). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.3.43>

3. Иванов Л.А., Ронжина Д.А., Юдина П.К., Золотарева Н.В., Калашикова И.В., Иванова Л.А. Сезонная динамика содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных и лесных растений на уровне вида и сообщества // Физиология растений. 2020. Т. 67, № 3. С. 278–288.

Ivanov L.A., Ronzhina D.A., Yudina P.K., Kalashnikova I.V., Ivanova L.A., Zolotareva N.V. Seasonal Dynamics of the Chlorophyll and Carotenoid Content in the Leaves of Steppe and Forest Plants on Species and Community Level. *Fiziologiya rastenii* = Russian Journal of Plant Physiology, 2020, vol. 67, no. 3, pp. 278–288. (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0015330320030112>

4. Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / под ред. К.С. Бобковой, Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 337 с.

Virgin Spruce Forest of the North: Biodiversity, Structure, Functions. Ed. by K.S. Bobkova, E.P. Galenko. Saint Petersburg, Nauka Publ., 2006. 337 p. (In Russ.).

5. Коропачинский И.Ю., Потемкин О.Н., Рудиковский А.В., Кузнецова Е.В. Поллиморфизм и структура популяций ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на северном пределе распространения вида // Сиб. экол. журн. 2012. Т. 19, № 2. С. 175–184.

Koropachinskiy I.Y., Potemkin O.N., Rudikovskiy A.V., Kuznetsova E.V. Polymorphism and Structure of Populations of Siberian Spruce (*Picea obovata* Ledeb.) at the Northern Limits of the Species Distribution. *Sibirskij Ekologicheskij Zhurnal* = Contemporary Problems of Ecology, 2012, vol. 19, no. 2, pp. 175–184. (In Russ.).

6. Маслова Т.Г., Мамушина Н.С., Шерстнева О.А., Буболо Л.С., Зубкова Е.К. Структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата у зимневегетирующих хвойных растений в различные сезоны года // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 5. С. 672–681.

Maslova T.G., Mamushina N.S., Sherstneva O.A., Bubolo L.S., Zubkova E.K. Structural and Functional Changes in the Photosynthetic Apparatus of Winter-Vegetating Coniferous Plants in Different Seasons. *Fiziologiya rastenij* = Russian Journal of Plant Physiology, 2009, vol. 56, no. 5, pp. 672–681. (In Russ.).

7. Петров К.А., Софронова В.Е., Бубякина В.В., Перк А.А., Татарина Т.Д., Пonomarev А.Г., Чепалов В.А., Охлопкова Ж.М., Васильева И.В., Максимов Т.Х. Древесные растения Якутии и низкотемпературный стресс // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 6. С. 866–874.

Petrov K.A., Sofronova V.E., Bubyakina V.V., Perk A.A., Tatarinova T.D., Ponomarev A.G., Chepalov V.A., Okhlopko Zh.M., Vasilieva I.V., Maksimov T.Kh. Woody Plants of Yakutia and Low-Temperature Stress. *Fiziologiya rastenij* = Russian Journal of Plant Physiology, 2011, vol. 58, pp. 1011–1019. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1021443711060148>

8. Попов П.П. Ель европейская и сибирская: структура, интерградация и дифференциация популяционных систем. Новосибирск: Наука, 2005. 230 с.

Popov P.P. *European and Siberian Spruce: Structure, Intergradation and Differentiation of Population Systems*. Novosibirsk, Nauka Publ., 2005. 230 p. (In Russ.).

9. Попов П.П. Формовая структура и таксономическая принадлежность промежуточных популяций ели европейской и сибирской // Лесоведение. 2007. № 4. С. 59–67.

Popov P.P. Form Structure and Taxonomic Affiliation of Intermediate Populations of European and Siberian Spruce. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2007, no. 4, pp. 59–67. (In Russ.).

10. Попов П.П. Фенотипическое разнообразие семенных чешуй северодвинских популяций ели и их таксономическая интерпретация // Ботанич. журн. 2010. Т. 95, № 5. С. 647–656.

Popov P.P. The Phenotypic Diversity of Cone Scales in the Northern Dvina Spruce Populations, and Their Taxonomic Interpretation. *Botanicheskij zhurnal*, 2010, vol. 95, no. 5, pp. 647–656. (In Russ.).

11. Попов П.П. Распространение особей промежуточной формы в популяциях елей европейской и сибирской // Сиб. лесн. журн. 2018. № 4. С. 13–19.

Popov P.P. The Distribution of Individuals of Intermediate Form in the Populations of Norway and Siberian Spruces. *Sibirskij lesnoj zhurnal* = Siberian Journal of Forest Science, 2018, no. 4, pp. 13–19. (In Russ.). <https://doi.org/10.15372/SJFS20180402>

12. Попов П.П., Казанцева М.Н., Арефьев С.П. Фенотипическая структура популяций ели на Европейском Севере России // Изв. вузов. Лесн. журн. 2021. № 2. С. 9–20.

Popov P.P., Kazantseva M.N., Arefyev S.P. Phenotypic Structure of Spruce Populations in the European North of Russia. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2021, no. 2, pp. 9–20. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2021-2-9-20>

13. Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 178 с.
Pravdin L.F. *European Spruce and Siberian Spruce in the USSR*. Moscow, Nauka, Publ., 1975. 178 p. (In Russ.).
14. Практикум по физиологии растений / под ред. Н.Н. Третьякова, Т.В. Карнауковой, Л.А. Паничкина, Н.В. Пильщиковой, В.Г. Земского, Л.В. Можаяева, А.Е. Петрова-Спиридонова, Я.М. Геллермана, М.Н. Кондратьева, М.И. Калинкевич, Е.Е. Крастиной, К.И. Каменской. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Агропромиздат, 1990. 271 с.
Workshop on Plant Physiology. Ed. by N.N. Tretyakov, T.V. Karnaukhova, L.A. Panichkin, N.V. Pilshchikova, V.G. Zemskiy, L.V. Mozhaev, A.E. Petrov-Spiridonov, Ya.M. Gellerman, M.N. Kondratyev, M.I. Kalinkievich, E.E. Krastina, K.I. Kamenskaya. Moscow, Agropromizdat Publ., 1990. 271 p. (In Russ.).
15. Придача В.Б., Туманик Н.В., Семин Д.Е. Влияние абиотических факторов на содержание азота, пигментный комплекс и параметры водного обмена хвои *Pinus sylvestris* (Pinaceae) на посттехногенных землях // Растит. ресурсы. 2024. Т. 60, № 3. С. 63–79.
Pridacha V.B., Tumanik N.V., Semin D.E. Abiotic Impacts on Nitrogen Content, Pigment Complex and Water Exchange Parameters of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) Needles on Post-Industrial Lands. *Rastitel'nyye resursy* = Vegetation Resources, 2024, vol. 60, no. 3, pp. 63–79. (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0033994624030042>
16. Розенцвет О.А., Шуйская Е.В., Богданова Е.С., Нестеров В.Н., Иванова Л.А. Структура хлоренхимы и липидный профиль мембран в листьях галофитов сем. Chenopodiaceae с разным типом фотосинтеза // Физиология растений. 2022. Т. 69, № 1. С. 68–79.
Rozentsvet O.A., Bogdanova E.S., Nesterov V.N., Shuyskaya E.V., Ivanova L.A. Structure of Chlorenchyma and the Profile of Membrane Lipids in Leaves of Halophytic Chenopodiaceae Species with Different Types of Photosynthesis. *Fiziologiya rastenii* = Russian Journal of Plant Physiology, 2022, vol. 69, no. 1, pp. 68–79. (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0015330322010171>
17. Скляр Г.А., Шарова А.С. Почвы лесов Европейского Севера. М.: Наука, 1970. 271 с.
Sklyarov G.A., Sharova A.S. *Soils of Forests of the European North*. Moscow, Nauka Publ., 1970. 271 p. (In Russ.).
18. Софронова В.Е., Чепалов В.А., Дымова О.В., Головко Т.К. Роль пигментной системы вечнозеленого кустарничка *Ephedra monosperma* в адаптации к климату центральной Якутии // Физиология растений. 2014. Т. 61, № 2. С. 266–274.
Sofronova V.E., Chepalov V.A., Dymova O.V., Golovko T.K. The Role of Pigment System of an Evergreen Dwarf Shrub *Ephedra Monosperma* in Adaptation to the Climate of Central Yakutia. *Fiziologiya rastenii* = Russian Journal of Plant Physiology, 2014, vol. 61, no. 2, pp. 266–274. (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S001533031401014X>
19. Тарханов С.Н. Популяционная изменчивость ели финской по форме семенных чешуй на севере Архангельской области // Лесоведение. 2019. № 3. С. 208–214.
Tarkhanov S.N. Population Variability of Finnish Spruce from the Seed Scale Forms in Northern Arkhangelsk Oblast. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2019, no. 3, pp. 208–214. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0024114819020116>
20. Титова М.С. Содержание фотосинтетических пигментов в хвое *Picea abies* и *Picea koraiensis* // Вестник ОГУ. 2010. № 12(118). С. 9–12.
Titova M.S. Content of Photosynthetic Pigments in Needles of *Picea abies* and *Picea koraiensis*. *Vestnik of the Orenburg State University*, 2010, no. 12(118), pp. 9–12. (In Russ.).
21. Тишкина Е.А., Семкина Л.А., Григорьев А.А. Экологическая пластичность пигментного комплекса хвои в горных и равнинных ценопопуляциях можжевельника обыкновенного // Лесоведение. 2021. Т. 4, № 4. С. 354–362.
Tishkina E.A., Semkina L.A., Grigoriev A.A. Ecological Plasticity of *Juniperus communis* L. Needles Pigment Complex in Highland and Lowland Coenopopulations.

Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science, 2021, vol. 4, no. 4, pp. 354–362. (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0024114821040100>

22. Тужилкина В.В. Фотосинтетические пигменты хвои ели сибирской в средне-таежных лесах Европейского Северо-Востока России // Сиб. лесн. журн. 2017. № 1. С. 65–73.

Tuzhilkina V.V. Photosynthetic Pigments of Siberian Spruce Needles in the Middle Taiga Forests of the European North-East of Russia. *Sibirskij lesnoj zhurnal* = Siberian Journal of Forest Science, 2017, no. 1, pp. 65–73. (In Russ.). <https://doi.org/10.15372/SJFS20170107>

23. Яцко Я.Н., Дымова О.В., Головко Т.К. Пигментный комплекс зимне- и вечнозеленых растений в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока // Ботан. журн. 2009. Т. 94, № 12. С. 1812–1820.

Yatsko Ya.N., Dymova O.V., Golovko T.K. Pigment Complex of Ever- And Wintergreen Plants in the Middle Taiga Subzone of the European North-East. *Botanicheskii zhurnal* = Botanical Journal, 2009, vol. 94, no. 12, pp. 1812–1820. (In Russ.).

24. Aguil S., Ahmad S.H., Reshi Z.Ah., Mahmooduzzafar N., Iqbal M. Physiological and Biochemical Response of *Albizia lebbek* (L.) Benth. to Coal Smoke Pollution. *Pollution Research*, 2003, vol. 22, no. 4, pp. 489–493.

25. Dall'Osto L., Lico C., Alric J., Giuliano G., Havaux M., Bassi R. Lutein is Needed for Efficient Chlorophyll Triplet Quenching in the Major LHCII Antenna Complex of Higher Plants and Effective Photoprotection *in vivo* under Strong Light. *BMC Plant Biology*, 2006, vol. 6, art. 32. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-6-32>

26. Demmig-Adams B., Adams W.W., III. Photoprotection in an Ecological Context: The Remarkable Complexity of Thermal Energy Dissipation. *New Phytologist*, 2006, vol. 172, iss. 1, pp. 11–21. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01835.x>

27. Johnson M.P., Havaux M., Triantaphylides Ch., Ksas B., Pascal A.A., Robert B., et al. Elevated Zeaxanthin Bound to Oligomeric LHCII Enhances the Resistance of Arabidopsis to Photooxidative Stress by a Lipid Protective, Antioxidant Mechanism. *Journal of Biological Chemistry*, 2007, vol. 282, iss. 31, pp. 22605–22618. <https://doi.org/10.1074/jbc.M702831200>

28. Oquist G., Huner N.P.A. Photosynthesis of Overwintering Evergreen Plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, vol. 54, pp. 329–355. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.54.072402.115741>

29. Popov P.P. Form Structure and Geographic Differentiation of Spruce Populations in Northwestern Russia. *Russian Journal of Ecology*, 2010, vol. 41, no. 5, pp. 378–385. <https://doi.org/10.1134/S1067413610050036>

30. Sofronova V.E., Antal T.K., Dymova O.V., Golovko T.K. Photoprotective Mechanisms in Photosystem II of *Ephedra monosperma* During Development of Frost Tolerance. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2014, vol. 61, no. 6, pp. 751–759. <https://doi.org/10.1134/S1021443714060181>

31. Sofronova V.E., Dymova O.V., Golovko T.K., Chepalov V.A., Petrov K.A. Adaptive Changes in Pigment Complex of *Pinus sylvestris* Needles upon Cold Acclimation. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2016, vol. 63, no. 4, pp. 433–442. <https://doi.org/10.1134/S1021443716040142>

32. Verhoeven A. Sustained Energy Dissipation in Winter Evergreens. *New Phytologist*, 2014, vol. 201, iss. 1, pp. 57–65. <https://doi.org/10.1111/nph.12466>

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов

Conflict of interest: The authors declare no conflict of interest