

УДК 582.475-145:581.132.1 (470.1- 924.82)

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПИГМЕНТЫ ХВОИ ЕЛИ СИБИРСКОЙ В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЛЕСАХ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

В. В. Тужилкина

*Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
167982, Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28*

E-mail: tuzhilkina@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 27.01.2016 г.

Исследованы сезонные изменения содержания и соотношения хлорофиллов, каротиноидов в хвое ели сибирской *Picea obovata* Ledeb., произрастающей в черничных, чернично- и долгомошно-сфагновых типах леса в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока России. Установлено, что наибольшее количество хлорофиллов в хвое накапливается в конце лета и осенью, наименьшее – зимой и определяется лесорастительными и экологическими условиями. Выявлена функциональная перестройка пигментного аппарата у хвои в ельниках на болотно-подзолистых почвах. Показано влияние эдафических факторов среды на пигментный комплекс хвои ели. Переувлажнение почвы, наблюдаемое в отдельные периоды вегетации в заболоченных типах леса, приводит к подавлению синтеза пигментов в хвое. Выявлена линейная зависимость содержания хлорофиллов в хвое от температуры почвы в течение вегетации как в черничных, так и в заболоченных типах еловых сообществ. В течение вегетации фонд желтых пигментов в хвое ели подвержен меньшим колебаниям. Зимой отмечено увеличение относительного содержания каротиноидов, выполняющих защитную роль фотосинтетического аппарата от повреждения низкими температурами. Характер сезонной динамики каротиноидов в отличие от хлорофиллов у ели в еловых фитоценозах на автоморфных и на болотно-подзолистых почвах средней тайги идентичен. Хвоя ели сибирской характеризуется довольно стабильным накоплением фотосинтетических пигментов, относящихся к светособирающему комплексу.

Ключевые слова: *ель сибирская Picea obovata Ledeb., хлорофилл, каротиноиды, хвоя, тайга, Север.*

DOI: 10.15372/SJFS20170107

ВВЕДЕНИЕ

Хвойным древесным растениям принадлежит ведущая роль в формировании лесных биоценозов на европейском Северо-Востоке России. Еловые экосистемы функционируют в широком диапазоне условий их произрастания. В условиях Севера они испытывают значительное влияние неблагоприятных экологических факторов. Состояние органов и растения в целом определяется разными адаптационными механизмами, существующими на всех уровнях организации биологических систем. Известно, что одним из биохимических показателей реакции растений на изменение факторов внешней среды, степени их адаптации к новым экологическим условиям является содержание хлорофиллов и

каротиноидов – главных фоторецепторов фотосинтезирующей клетки. Поэтому исследования пигментного комплекса ассимиляционных органов, наиболее чувствительных к изменениям окружающей среды, часто используют в качестве показателя реакции растений (Тарчевский, Андрианова, 1980; Тарханов и др., 2004; Судачкова и др., 2009; Тужилкина, 2009).

Еловые леса на территории Республики Коми занимают 16.2 млн га, половина из них приходится на заболоченные типы сообществ (Бобкова, 1987; Леса..., 1999). В условиях средней тайги зеленомошная группа типов ельников занимает 47.6 %, на долю долгомошной приходится 36.8 % площади еловых лесов этой подзоны. Ельники региона на 80 % представлены спелыми и перестойными древостоями (Коренные

еловые леса..., 2006). Исследования пигментной системы ели в регионе проведены в основном в ельниках зеленомошной группы типов, развитых на автоморфных подзолистых почвах (Ладанова, Тужилкина, 1992). Данные по динамике пигментов хвои ели в еловых сообществах на болотно-подзолистых почвах европейского Севера отсутствуют, хотя они представляют научный интерес при изучении функционирования и устойчивости лесных экосистем в широком диапазоне условий существования.

Цель работы – изучение сезонной динамики содержания и соотношения хлорофиллов, каротиноидов в хвое ели в зависимости от условий произрастания.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в подзоне средней тайги на территории Чернамского (62°00' с. ш. и 50°20' в. д.) и Ляльского (62°17' с. ш. и 50°40' в. д.) лесозоологических стационаров Института биологии Коми научного центра УрО РАН. Районы проведения исследований расположены на границе прохладного и умеренно прохладного районов (Агроклиматические ресурсы..., 1973), что определяет относительную суровость их природных и климатических условий. Климат умеренно континентальный с преобладанием холодной и пасмурной погоды с повышенным или избыточным количеством атмосферных осадков в летнее время.

По данным метеостанции Усть-Вымь, средняя годовая температура воздуха для Чернамского и Ляльского лесозоологических стационаров составляет 0,3 °С, средняя температура января – 15 °С, июля + 16,6 °С. Период с температурой выше 10 °С длится 90–105 дней, сумма активных температур составляет 1300–1400 °С. Сумма осадков, выпадающих за год, составляет 600–700 мм, из них 340 мм выпадает в летний период. Их годовое количество превышает суммарное испарение, коэффициент увлажнения равен 1,6.

Почвенный покров на территории лесных стационаров представлен подзолистыми и болотно-подзолистыми почвами (Биопродукционный процесс..., 2001). По данным И. В. Забоевой (1975), ельники зеленомошной группы типов леса произрастают на относительно дренированных элементах рельефа на типичных подзолистых, а заболоченные ельники – на болотно-подзолистых почвах, занимая пологие склоны и понижения. Почвы большинства типов еловых фитоценозов характеризуются низкими температурами, относительно благоприятным водным режимом, большой кислотностью, слабой обеспеченностью доступными формами азота, фосфора и калия.

Изучали деревья ели *Picea obovata* Ledeb., произрастающие в разновозрастных ельниках: черничном влажном, приуроченном к пониженному участку на торфянисто-подзолисто-глеевой, иллювиально-гумусово-железистой почве; долгомошно-сфагновом, занимающем пологий склон, формирующемся на торфянисто-подзолисто-глеевой иллювиально-гумусовой почве в условиях начинающегося заболачивания; чернично-сфагновом на плоском водораздельном пространстве, развитом на торфянисто-подзолисто-глеевой, супесчаной, подстилаемой суглинками почвах и черничных свежих на типичных подзолистых суглинистых почвах (Бобкова, 1987; Коренные еловые леса..., 2006). Фитоценоз ельника чернично-сфагнового входит в динамический ряд заболачивания ельников черничных. Древоостой в исследуемых фитоценозах сформированы елью сибирской *Picea obovata* Ledeb., сосной обыкновенной *Pinus sylvestris* L., березой повислой *Betula pendula* Roth, березой пушистой *Betula pubescens* Ehrh, редко встречаются пихта сибирская *Abies sibirica* Ledeb. и осина *Populus tremula* L. Краткая таксационная характеристика древоостоев экспериментальных участков приведена в табл. 1.

Исследования проводили в 1981–1983, 1999, 2005, 2012 гг., различавшихся по погодным условиям. Вегетационный период 1981 г. был

Таблица 1. Таксационная характеристика древоостоев еловых лесов

Тип леса	Состав древоостая	Возраст, лет	Средние для ели		Класс бонитета
			высота, м	диаметр, см	
Черничный влажный	7Е2Б1С	70–180	14	16	IV
Долгомошно-сфагновый	7Е2Б1С	70–180	14	15	V
Чернично-сфагновый	9Е1Б+С	106–200	16	20	V
Черничный	3Е3С3Ос1Б	70–130	17	17	IV

теплым и влажным, за исключением прохладного мая. В летний и осенний периоды температура воздуха превышала на 3–4 °С среднемноголетнюю, количество осадков выпало выше нормы. Лето 1982 г. характеризовалось холодной погодой со значительным количеством осадков, а в 1983 г. при повышенном количестве осадков температура воздуха была ниже среднемноголетней нормы. Летний период 1999 г. характеризовался теплым засушливым летом. В начале июня погода была неустойчивая с возвратом холодов и заморозками до – 3 °С. В июне температура воздуха превышала среднемноголетнюю на 3.1 °С, а в июле – на 1 °С. Вегетационный период 2005 г. был теплым и сухим с температурой воздуха на 4–5 °С выше среднемноголетних значений в весенний и осенний периоды, с количеством осадков меньше нормы, кроме весны. В мае выпало достаточное количество осадков (108 % от нормы). 2012 г. отличался повышенным количеством осадков в летний период, температура была близкой к среднемноголетним значениям на протяжении вегетации. Метеорологические данные приведены по данным метеостанции Усть-Вымь, расположенной в 15–30 км от исследуемого района (Справочник..., 1965; Агроклиматические ресурсы..., 1973; <http://komisc.ru/climat>).

Образцы однолетней хвои брали со средней части кроны с пяти–шести деревьев. Смешанную пробу для анализа готовили в пятикратной повторности. Содержание пигментов определяли спектрофотометрически (Шлык, 1971) на приборах: СФ-16 (ЛОМО, Россия) и UV-1700 (Shimadzu, Япония) в ацетоновой вытяжке по оптической плотности при длинах волн 662 и 644 нм (хлорофиллы) и 470 нм (каротиноиды). Долю зеленых пигментов в светособирающем

комплексе (ССК) рассчитывали по соотношению хлорофиллов *a* и *b* (Lichtenthaler, 1987). Результаты обрабатывали с использованием стандартных методов и компьютерных программ. В таблицах и на рисунках приведены средние величины со стандартной ошибкой.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования пигментного комплекса хвои ели сибирской, проведенные нами в коренных среднетаежных ельниках Республики Коми, показали, что содержание фотосинтетических пигментов в них изменяется в годичном цикле (табл. 2).

Пул зеленых пигментов в хвое наиболее высокого значения (1.80 мг/г абсолютно сухой массы) достигал в начале осени – в конце периода активной вегетации, каротиноидов (0.48 мг/г абсолютно сухой массы) – зимой в черничном типе леса (см. табл. 2, рис.1). Динамика содержания пигментов в хвое у елей, произрастающих в различных условиях, неодинакова. На содержание пигментов в ассимиляционных органах растений существенно влияют эдафические условия. Еловые насаждения исследуемых типов произрастают на сезоннопромерзающих, холодных почвах. Прогревание корнеобитаемого слоя почвы до температуры 8 °С в ельниках черничных наблюдается в начале июня, в долгомошно- и чернично-сфагновом – во второй, третьей декадах июня, а в отдельные годы – в начале июля (Бобкова, 1987; Биопродукционный процесс..., 2001; Галенко и др., 2008). Период благоприятных температур почвы для активного функционирования корней в еловых фитоценозах составляет менее 3 мес и существенно изменяется по годам. Влажность почвы в течение

Таблица 2. Сезонная динамика пигментов в хвое ели (мг/г абсолютно сухой массы)

Дата	Тип леса							
	черничный				долгомошно-сфагновый			
	Хлорофиллы <i>a + b</i>	Каротиноиды	Хл. <i>a</i> / хл. <i>b</i>	Хл./ кар.	Хлорофиллы <i>a + b</i>	Каротиноиды	Хл. <i>a</i> / хл. <i>b</i>	Хл./ кар.
01.05.1981 г.	1.09 ± 0.05	0.45 ± 0.02	2.8	2.4	–	–	–	–
04.07.1981 г.	1.18 ± 0.04	0.34 ± 0.02	2.9	3.5	1.13 ± 0.02	0.32 ± 0.01	2.8	3.5
31.07.1981 г.	1.50 ± 0.07	0.38 ± 0.02	2.6	3.9	1.47 ± 0.02	0.38 ± 0.02	2.4	3.9
02.10.1981 г.	1.57 ± 0.06*	0.46 ± 0.02*	2.0	3.4	1.60 ± 0.04*	0.43 ± 0.02*	2.0	3.7
02.02.1982 г.	0.91 ± 0.04*	0.48 ± 0.03**	2.4	1.9	1.06 ± 0.02**	0.45 ± 0.02**	2.3	2.4

Примечание. * – содержание пигментов осенью достоверно отличается от содержания весной и летом при уровне значимости $P \leq 0.05$; ** – содержание пигментов зимой достоверно отличается от содержания весной, летом и осенью при уровне значимости $P \leq 0.05$.

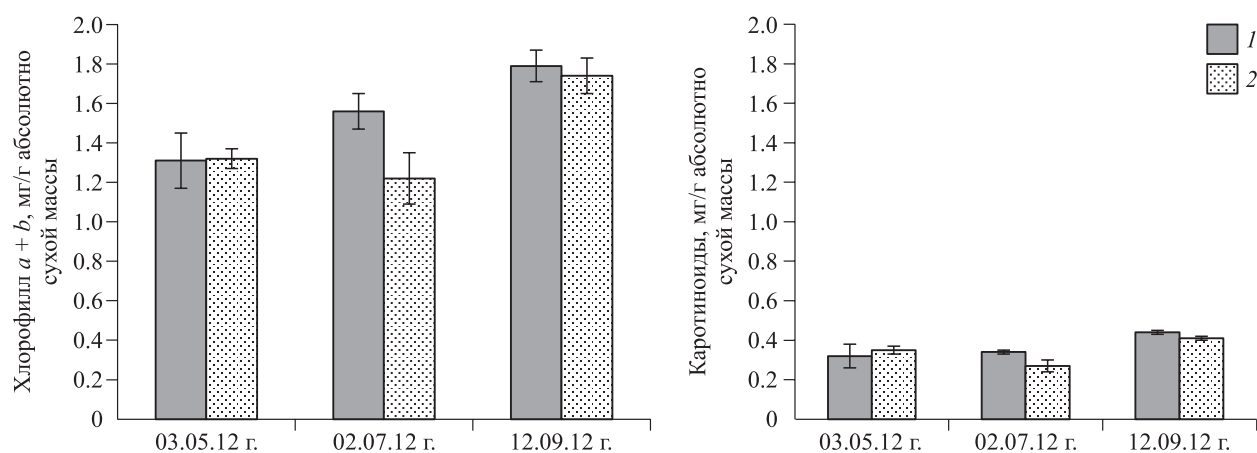


Рис. 1. Изменение содержания пигментов в абсолютно сухой массе однолетней хвои ели в течение вегетации в ельниках: 1 – черничном, 2 – чернично-сфагновом.

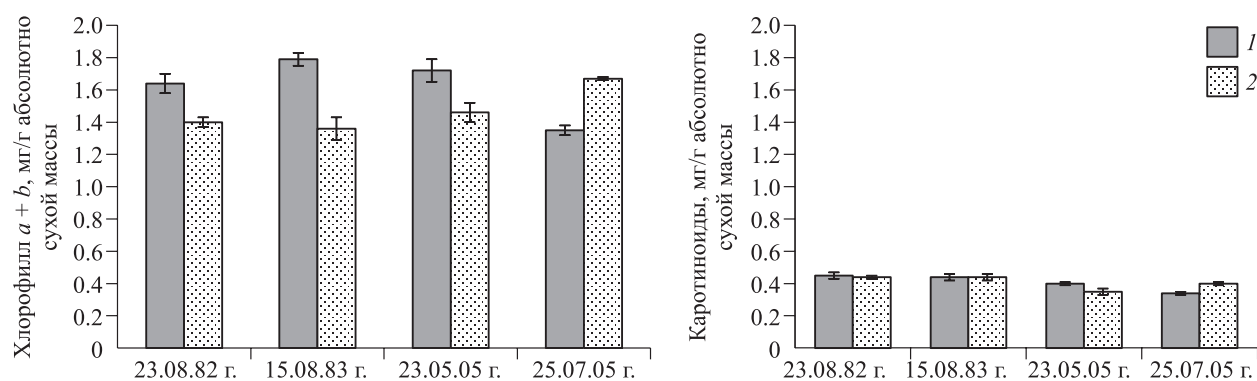


Рис. 2. Содержание фотосинтетических пигментов в различные годы в абсолютно сухой массе хвои ели в ельниках: 1 – черничном, 2 – долгомошно-сфагновом.

вегетации в ельниках различна как на типично подзолистых, так и на торфянисто-подзолистых почвах. В летне-осеннее время влагообеспеченность растений зависит от количества выпадающих осадков. В среднетаежных еловых лесах на автоморфных почвах отмечено оптимальное обеспечение влагой в течение большей части вегетационного периода, лишь в отдельные годы весной наблюдается переувлажнение верхних горизонтов почвы (Кононенко, 1975). В заболоченных ельниках на полугидроморфных почвах весной и осенью, а иногда и в летние периоды наблюдаются периодическое переувлажнение почв и анаэробизм в ризосфере, что приводит к нарушению роста корней, биохимических и физиологических процессов в них, а также обмена веществ в древесных растениях в целом (Веретенников, 1968; Веретенников, Коновалов, 1979; Бобкова, 1987). Согласно нашим исследованиям, в хвое ели сибирской аккумулируется меньше пигментов в заболоченных типах леса по сравнению с черничными. Так, в весенний

влажный период 2005 г. в отличие от 2012 г. концентрация хлорофиллов в хвое ели в ельнике чернично-сфагновом была в 1.2 раза меньше по сравнению с черничным типом (см. рис. 1 и 2). В летне-осенние периоды, отличающиеся обильными дождями (1982, 1983, 2012 гг.), в еловом фитоценозе при затоплении торфянисто-подзолисто-глеевой почвы хвоя синтезировала хлорофилла в 1.2–1.3 раза меньше, чем хвоя ельника, развитого на типичной подзолистой почве (см. рис. 1 и 2). Это, вероятно, обусловлено нарушением аэробного дыхания корней деревьев. Согласно данным из работ (Веретенников, 1968; Веретенников, Коновалов, 1979; Parelle et al., 2006; Судачкова и др., 2009), корневая гипоксия, связанная с затоплением почвы, вызывает уменьшение содержания зеленых пигментов и снижение фотосинтетической способности в листьях древесных растений.

Однако в сухой летний период 2005 г. при относительно благоприятной влажности почвы в ельнике чернично-сфагновом хвоя накапливала

Таблица 3. Параметры пигментного комплекса хвой ели в разных типах леса

Дата	Черничный			Чернично-сфагновый		
	Хл. <i>a</i> /хл. <i>b</i>	Доля хлор. в ССК, %	Хлорофилл/каротиноиды	Хл. <i>a</i> /хл. <i>b</i>	Доля хлор. в ССК, %	Хлорофилл/каротиноиды
23.08.1982 г.	2.8 ± 0.1	57	3.6 ± 0.2	2.7 ± 0.1	58	3.2 ± 0.1
15.08.1982 г.	2.6 ± 0.1	62	4.0 ± 0.1	2.4 ± 0.3	66	3.3 ± 0.1
23.05.2005 г.	2.5 ± 0.3	64	4.3 ± 0.2	2.6 ± 0.6	61	4.2 ± 0.3
25.07.2005 г.	3.4 ± 0.1	50	3.9 ± 0.1	3.1 ± 0.1	54	4.2 ± 0.1
09.09.2005 г.	2.6 ± 0.1	61	3.7 ± 0.1	2.4 ± 0.2	66	4.0 ± 0.1
03.05.2012 г.	2.3 ± 0.1	68	4.1 ± 0.3	2.5 ± 0.1	64	3.8 ± 0.2
02.07.2012 г.	2.7 ± 0.1	60	4.6 ± 0.2	3.0 ± 0.1	54	4.6 ± 0.1
12.09.2012 г.	2.7 ± 0.2	60	4.1 ± 0.2	2.7 ± 0.2	59	4.2 ± 0.1

зеленых пигментов на 21.5 % больше по сравнению с хвоей ели, произрастающей в черничном типе леса (см. рис. 2), что компенсирует их низкое содержание во влажные периоды и способствует увеличению скорости усвоения CO₂. Следует отметить, что в отдельные периоды вегетации, благоприятные для протекания физиолого-биохимических процессов в растении, хвоя ели из рассматриваемых нами типов леса существенно не отличалась по содержанию пигментов и величине соотношения хлорофиллов (см. табл. 2, 3).

Наибольшее количество хлорофиллов накапливалось в конце вегетации. На хвойных растениях в условиях средней тайги ранее нами показано увеличение содержания прочносвязанной формы хлорофилла с белковым компонентом в осенний период (Тужилкина, 1985). Повышенное количество зеленых пигментов осенью у ели и высокая прочность связи хлорофилла с белковым комплексом являются приспособительным признаком, который наряду с другими свойствами обеспечивает устойчивость фотосинтетического аппарата к низким отрицательным температурам в зимний период.

С переходом в состояние зимнего покоя наряду с передислокацией пластид и изменением ламеллярно-гранулярной системы хлоропластов (Ладанова, Тужилкина, 1992) концентрация хлорофилла снижалась на 42 % в черничных и на 34 % в заболоченных ельниках, что свидетельствует о замедлении синтеза зеленых пигментов. При этом в большой степени разрушалась окисленная форма хлорофилла. Уменьшение количества пигментов у хвойных растений зимой отмечалось и другими исследователями (Ширяева, 1967; Щербатюк и др., 1991; Ottander et al., 1995; Ensminger et al., 2004; Martz et al., 2007; Яцко и др., 2009). Снижение концентрации хлорофиллов в хвое ели, возможно, обусловлено

частичным разрушением хлорофилл-белковых комплексов под действием низкой температуры. По мнению Т. Н. Годнева, Э. В. Ходасевич (1965), фотосинтетические пигменты у хвойных в зимнее время образуются при температуре не ниже – 2 °С.

Весной в хвое происходит постепенное увеличение количества хлорофиллов до начала ростовых процессов побегов. Ранее нами было установлено летнее уменьшение содержания зеленых пигментов, связанное с оттоком строительного материала и энергии на ростовые процессы (Тужилкина, 1985).

В целом хвоя ели в условиях средней тайги отличается пониженным отношением хлорофиллов *a* к *b*, которое колебалось от 2.0 до 3.4, увеличиваясь в летние месяцы и несколько снижаясь весной и зимой, что обусловлено торможением биосинтеза зеленых пигментов в связи с неблагоприятными погодными условиями. В сухие вегетационные периоды обнаружен незначительный сдвиг в соотношении хлорофиллов в сторону увеличения. Доля хлорофиллов, локализованных в светособирающем комплексе фотосистем, составляла более 50 % от общего фонда зеленых пигментов, увеличиваясь к весне до 70 %, что способствует более эффективному использованию света.

Количество желтых пигментов подвержено сравнительно небольшим колебаниям в годовом цикле. Отмечена тенденция увеличения их количества в осенне-зимний период. Зимой регистрировали снижение величины соотношения хлорофилл/каротиноиды, что свидетельствует об увеличении в пигментном аппарате ели относительного содержания желтых пигментов, играющих защитную роль (см. табл. 2). По данным С. Ottander et al. (1995), Я. Н. Яцко и др. (2009), в феврале–марте в хвое ели, сосны и пихты обнаружено наибольшее количество пиг-

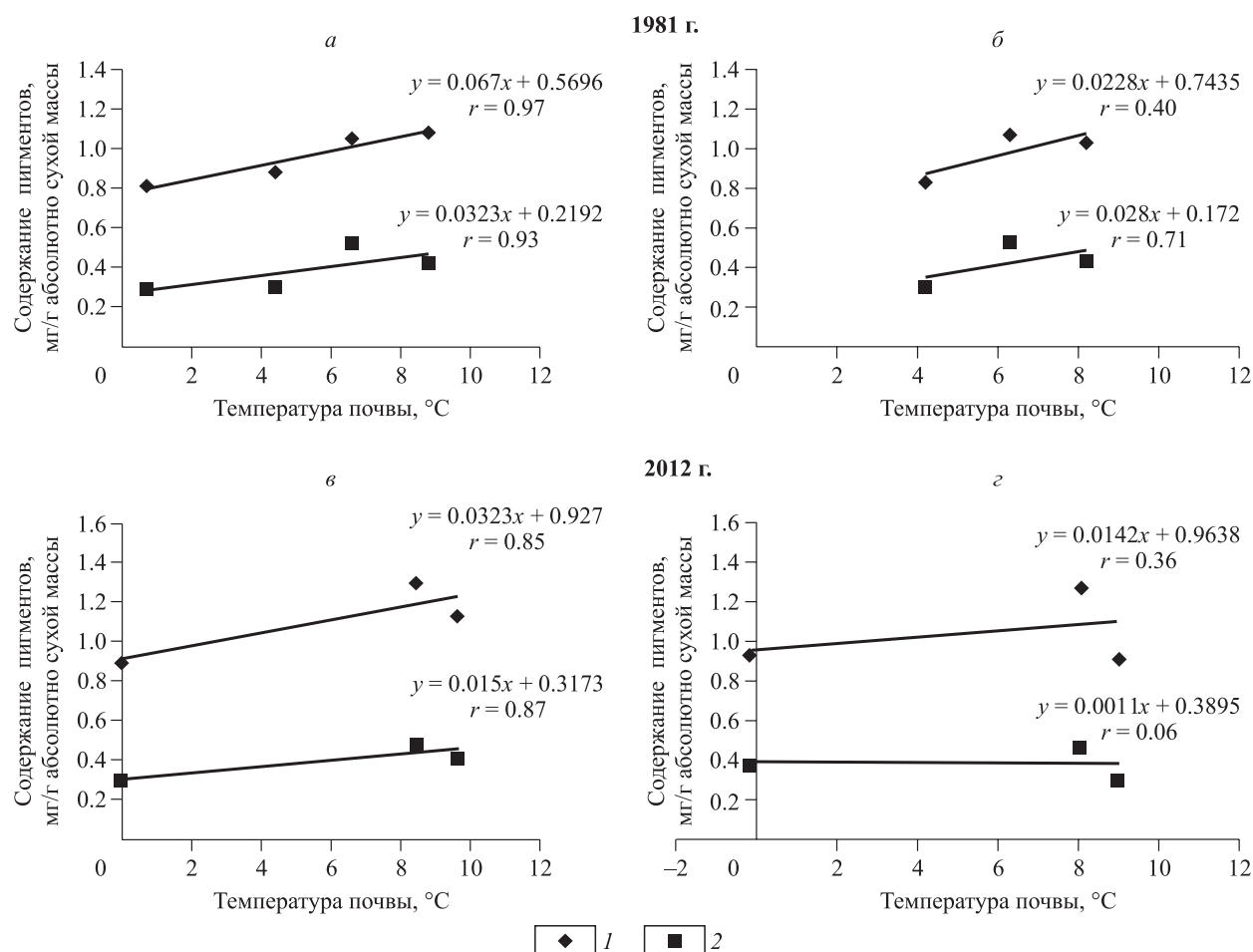


Рис. 3. Взаимосвязь содержания хлорофилла *a* (1) и хлорофилла *b* (2) с температурой корнеобитаемого слоя почвы в ельниках: черничном (а), долгомошно-сфагновом (б), черничном (в), чернично-сфагновом (з).

ментов виолаксантинового цикла, защищающих ассимиляционный аппарат от фотодинамического разрушения в условиях низких температур и избыточной инсоляции. Следует отметить, что в течение года различия по концентрации каротиноидов между черничным ельником на подзолистой почве и долгомошно-сфагновым на торфянисто-подзолисто-глеевой не превышают величин стандартных ошибок.

Известно, что большое влияние на рост, развитие и многие физиолого-биохимические процессы растений оказывает температура корнеобитаемого слоя почвы. По данным Э. П. Галенко (1983, 2013), прогревание почвы в еловых лесах средней подзоны тайги происходит почти в течение всего периода вегетации. Медленное прогревание почвы при быстром потеплении воздуха весной, а также резкое похолодание осенью, когда почва еще довольно прогрета, определенным образом оказывают влияние на всасывающую способность корней растений и на синтез фотосинтетических пигментов. Ана-

лиз зависимости изменения содержания зеленых пигментов от экологических факторов в течение вегетации показал, что у ели в среднетаежных фитоценозах содержание хлорофиллов линейно связано с температурой корнеобитаемого слоя почвы (рис. 3). Так, в вегетационный период 2012 г., характеризующийся повышенным количеством осадков в летний период, установлена тесная связь содержания зеленых пигментов с температурой почвы для обеих форм хлорофилла в черничном типе леса (см. рис. 3, в). В чернично-сфагновом типе леса у ели отмечена слабая положительная связь между содержанием хлорофилла *a* и температурой почвы (см. рис. 3, з). Что касается хлорофилла *b*, то связь между этим показателем и температурой почвы отсутствует. Это свидетельствует о том, что в черничных типах леса при переувлажнении почвы содержание зеленых пигментов в хвое ели регулируется температурой почвы, при этом на воздействие температуры реагируют оба хлорофилла (см. рис. 3). У ели в заболоченном на-

саждении пул хлорофиллов в хвое регулируется в основном влажностью и в меньшей степени – температурными условиями корнеобитаемого слоя почвы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В коренных типах лесных сообществ подзоны средней тайги европейского Северо-Востока хвоя ели сибирской накапливает хлорофиллов от 0.91 до 1.80, каротиноидов – от 0.27 до 0.48 мг/г абсолютно сухой массы. Величины и диапазон изменений количества фотосинтетических пигментов в течение года зависят от лесорастительных условий и экологических факторов среды. Наибольшее содержание зеленых пигментов у ели отмечено осенью, каротиноидов – осенью и зимой. Повышенная концентрация фотосинтетических пигментов в эти периоды является приспособительным признаком, который наряду с другими защитными механизмами обеспечивает устойчивость ассимиляционного аппарата ели к условиям Севера.

Установлена тесная связь содержания зеленых пигментов в хвое ели с температурой почвы в черничных типах сообществ и линейная положительная – в долгомошно-сфагновом ельнике, что свидетельствует о важности температуры корнеобитаемого слоя почвы для образования хлорофилла и фотосинтетической активности деревьев ели. Согласно исследованиям Г. Г. Суворовой и др. (2011), максимальные скорости фотосинтеза хвойных при экстремальных условиях регулируются концентрацией зеленых пигментов.

В заболоченных еловых лесах в отдельные периоды вегетации у хвой ели сибирской выявлена функциональная перестройка пигментного аппарата. Переувлажнение, наблюдаемое весной, а иногда и летом в ельниках чернично- и долгомошно-сфагновом на полугидроморфных почвах, подавляет процесс образования хлорофилла в хвое, что, возможно, отрицательно сказывается на усвоении углекислоты в хлоропластах и способствует снижению фотосинтетической деятельности хвой, а в итоге – продуктивности ели. Недостаток влаги в почве в сухие жаркие вегетационные периоды активизирует синтез зеленых пигментов, что компенсирует их количество во влажные годы.

Характер сезонной динамики каротиноидов в отличие от хлорофиллов у ели в черничных и заболоченных фитоценозах средней тайги идентичен.

Таким образом, исследование пигментного комплекса хвой древесных растений может рассматриваться как одно из важных звеньев при оценке фотосинтетического связывания атмосферного углерода хвойными фитоценозами и анализе жизненного состояния древостоев.

Работа выполнена по Госбюджетной теме (Рег № 115012860034) и при поддержке проекта по гранту Уральского отделения РАН (№ 15-12-4-39).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроклиматические ресурсы Коми АССР. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 135 с.
- Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера / под ред. К. С. Бобковой и Э. П. Галенко. СПб.: Наука, 2001. 278 с.
- Бобкова К. С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 156 с.
- Веретенников А. В. Физиологические основы устойчивости древесных растений к временному избытку влаги в почве. М.: Наука, 1968. 215 с.
- Веретенников А. В., Коновалов В. Н. Влияние осушения на интенсивность дыхания корней *Picea abies* Karst (Pinacea) в ельнике осоко-хвощево-сфагновом северной подзоны тайги // Ботан. журн. 1979. № 2. С. 252–254.
- Галенко Э. П. Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса европейского Севера. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. 129 с.
- Галенко Э. П., Бобкова К. С., Швецов С. П. Температурный режим почвы чернично-сфагнового ельника средней тайги // Лесн. журн. 1980. № 3. С. 19–28.
- Галенко Э. П. Формирование теплового режима почв хвойных экосистем бореальной зоны в зависимости от лесообразующей породы и типа леса // Изв. Коми научного центра УрО РАН. 2013. № 1 (13). С. 32–37.
- Годнев Т. Н., Ходасевич Э. В. О роли температурной адаптации у вечнозеленых растений в биосинтезе пигментов при отрицательной температуре // II биохим. конф. Прибалт. Республ. и БССР. Рига, Минск: АН БССР, 1965.
- Забоева И. В. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1975. 344 с.
- Кононенко А. В. Гидротермический режим подзолистых почв // Продуктивность и круговорот элементов в фитоценозах Севера. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975. С. 18–30.

- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / под ред. К. С. Бобковой и Э. П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Ладанова Н. В., Тужилкина В. В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской. Сыктывкар: Коми науч. центр УрО РАН, 1992. 97 с.
- Леса Республики Коми / под ред. Г. М. Козубова и А. И. Таскаева. М.: Дизайн. Информация. Картография, 1999. 332 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 1. Ч. II. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеиздат, 1965. 360 с.
- Суворова Г. Г., Оскорбина М. В., Копытова Л. Д., Янькова Л. С., Попова Е. В. Сезонные изменения фотосинтетической активности и зеленых пигментов у сосны обыкновенной и ели сибирской в оптимуме и экстремальных условиях увлажнения // Сиб. экол. журн. 2011. № 6. С. 851–859.
- Судачкова Н. Е., Милютин И. Л., Романова Л. И. Адаптивная реакция сосны обыкновенной на негативное воздействие абиотических факторов в ризосфере // Экология. 2009. № 6. С. 411–416.
- Тарчевский И. А., Андрианова И. А. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы // Физиол. раст. 1980. Т. 27. № 2. С. 390–395.
- Тарханов С. Н., Прожерина Н. А., Коновалов В. Н. Лесные экосистемы бассейна Северной Двины в условиях атмосферного загрязнения. Диагностика состояния. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 302 с.
- Тужилкина В. В. Состояние хлорофилл-белково-липидного комплекса хвои сосны обыкновенной и ели сибирской // Комплексные биогеоценологические исследования хвойных лесов европейского Северо-Востока. Сыктывкар: Тр. Коми филиала АН СССР. 1985. № 73. С. 26–34.
- Тужилкина В. В. Реакция пигментной системы хвойных на длительное аэротехногенное загрязнение // Экология. 2009. № 4. С. 243–248.
- Щербатюк А. С., Русакова Л. В., Суворова Г. Г., Янькова Л. С. Углекислотный газообмен хвойных Предбайкалья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. 132 с.
- Ширяева Г. А. О влиянии почвенных и температурных условий на содержание и характер динамики пигментов в хвое сосны и ели // Мат-лы к науч.-техн. конф. лесохозяйств. факультетов. Л.: ЛТА, 1967. С. 92–95.
- Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.
- Яцко Я. Н., Дымова О. В., Головкин Т. К. Пигментный комплекс зимне- и вечнозеленых растений в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока // Ботан. журн. 2009. Т. 94. № 12. С. 1812–1820.
- Ensminger I., Sveshnikov D., Campbell D. A. Intermittent low temperatures constrain spring recovery of photosynthesis in boreal Scots pine forests // Global Change Biol. 2004. V. 10. P. 1–14. <http://komisc.ru/climat>. База данных метеорологических наблюдений суточного разрешения
- Lichtenthaler N. K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. V. 148. P. 350–382.
- Martz F., Sutinen M-L., Derome K. Effects of ultraviolet (UV) exclusion on the seasonal concentration of photosynthetic and UV-screening pigments in Scots pine needles // Global Change Biol. 2007. V. 13. P. 252–265.
- Ottander C., Campbell D., Öquist G. Seasonal changes in photosystem II organization and pigment composition in *Pinus sylvestris* // Planta. 1995. V. 197. P. 176–183.
- Parelle J., Brendel O., Bodenes C. Differences morphological and physiological responses to waterlogging between two sympatric oak species (*Quercus petraea* Ma Liebl., *Quercus robur* L.) // Ann. For. Sci. 2006. V. 63. P. 849–859.

PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS OF THE SIBERIAN SPRUCE NEEDLES IN THE MIDDLE TAIGA FORESTS OF THE EUROPEAN NORTH-EAST RUSSIA

V. V. Tuzhilkina

*Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Kommunisticheskaya str., 28, Syktyvkar, Komi Republic, 167982 Russian Federation*

E-mail: tuzhilkina@ib.komisc.ru

The seasonal changes in content and ratio of chlorophylls and carotenoids in the Siberian spruce *Picea obovata* Ledeb. needles growing in bilberry, bilberry-sphagnum and polytric-sphagnum forest types in the middle taiga subzone of the European North-East were studied. The largest amount of chlorophyll in needles is accumulated towards late summer and autumn, the smallest one – in winter and is determined by forest growth and environmental conditions. A functional realignment of needle pigment of the spruce forests on boggy-podzolic soils was revealed. Edaphic environmental factors affect pigment complex of spruce needles. Excessive soil moisture content at particular vegetation periods in forest types on boggy-podzolic soils depresses pigment synthesis in needles. There exists a linear dependence of chlorophyll content in spruce needles from studied spruce communities on soil temperature during vegetation period. Yellow pigments in spruce needles was exposed to lower fluctuations during the growing season. The increase of the relative content of carotenoids having a protective role of the photosynthetic apparatus from damage by low temperatures was noted in the winter. The character of the seasonal dynamics of carotenoid in contrast to the chlorophyll in spruce studied phytocenoses was identical. Needles of Siberian spruce are characterized by stable accumulation of photosynthetic pigments belonging to the light-harvesting complex.

Keywords: *Siberian spruce Picea obovata Ledeb., chlorophyll, carotenoids, needles, taiga, north.*

How to cite: *Tuzhilkina V. V. Photosynthetic pigments of the Siberian spruce needles in the middle taiga forests of the European North-East Russia // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Siberian Journal of Forest Science). 2017. N. 1: 65–73 (in Russian with English abstract).*