

**СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПИГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА ХВОИ СОСНЫ СИБИРСКОЙ
В УСЛОВИЯХ ВЫСОТНОЙ ПОЯСНОСТИ ЗАПАДНОГО САЯНА*****Н. В. Пахарькова, И. В. Масенцова, Г. А. Сорокина, И. Г. Гетте, А. А. Калабина, Е. Е. Позднякова**Сибирский федеральный университет
Российская Федерация, 660041, г. Красноярск, просп. Свободный, 79/10

На территории природного парка «Ергаки» была заложена трансекта с четырьмя пробными площадями, пересекающая верхнюю границу леса при переходе от горно-таежного к гольцово-тундровому поясу. На высоте более 1630 м над уровнем моря древесная растительность представлена стланиковыми формами *Pinus sibirica* высотой до 1 м. Линия передовых деревьев, имеющих типичную для сосны сибирской стволовую форму, проходит между высотами 1630 и 1550 м над уровнем моря, а верхняя граница леса – между 1550 и 1500. Ниже 1500 м расположен смешанный мелкотравный пихтово-кедровый лес с преобладанием *Pinus sibirica*, а ниже 1450 – смешанный крупнотравный кедрово-пихтовый лес с преобладанием *Abies sibirica*. В ходе исследования пространственно-временной изменчивости пигментного комплекса хвои сосны сибирской в условиях высотной поясности Западного Саяна были выявлены как общие тенденции сезонной динамики хлорофиллов и каротиноидов, так и особенности пигментного состава хвои деревьев сосны сибирской, произрастающих на разной высоте над уровнем моря. Высокое отношение ССК/ХБК, характерное для растений верхней пробной площади, свидетельствует об их малой продуктивности, а низкое отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам – о стрессоустойчивости в отношении сочетания низкой температуры и высокой освещенности. Естественный отбор выше границы леса, по-видимому, направлен на выживание не высокопродуктивных особей сосны сибирской, а стрессоустойчивых медленно растущих стланиковых форм, которые, создавая микрокуртины, могут стать основой для появления стволовых форм сосны сибирской.

Ключевые слова: сосна сибирская, *Pinus sibirica*, хвоя, хлорофилл, каротиноиды, светособирающий комплекс (ССК), хлорофилл-белковый комплекс (ХБК).

Conifers of the boreal area. 2024, Vol. XLII, No. 2, P. 22–29**SEASONAL CHANGES IN THE PIGMENT COMPLEX OF SIBERIAN PINE NEEDLES
IN THE CONDITIONS OF THE HIGH-ALTITUDE ZONE OF THE WESTERN SAYAN****N. V. Pakharkova, I. V. Masentsova, G. A. Sorokina, I. G. Gette, A. A. Kalabina, E. E. Pozdnyakova**Siberian Federal University
79/10 Svobodny prosp., Krasnoyarsk, 660041, Russian Federation

A transect with four test areas was laid on the territory of the Ergaki Natural Park, crossing the upper border of the forest during the transition from the mountain taiga to the goltsovo-tundra zone. At the altitude of more than 1,630 m above sea level, woody vegetation is represented by *Pinus sibirica* krummholz forms up to 1 m high. The line for trees with typical Siberian pine trunk shape runs between altitudes of 1,630 and 1,550 m above sea level, and the upper line is between 1,550 and 1,500. Below 1500 m, there is a mixed small-grass forest with a predominance of *Pinus sibirica*, and below 1450, there is a mixed large-grass forest with a predominance of *Abies sibirica*. During the study of the spatial and temporal variability of the pigment complex of Siberian pine needles in the conditions of the high-altitude zone of the Western Sayan, both general trends in the seasonal dynamics of chlorophylls and carotenoids and features of the pigment composition of the needles of Siberian pine trees growing at different heights above sea level were revealed. The high LHC/CPC ratio characteristic of plants of the upper sample area indicates their low productivity, and the low ratio of the amount of chlorophylls to carotenoids indicates stress resistance in relation to a combination of low temperature and high illumination. Natural selection above the forestline, apparently, is aimed at the survival not of highly productive Siberian pine individuals, but of stress-resistant slow-growing krummholz forms, which, by creating microcourtines, can become the basis for the emergence of stem forms of Siberian pine.

Keywords: Siberian pine, *Pinus sibirica*, needles, chlorophyll, carotenoids, light-harvesting complex (LHC), chlorophyll-protein complex (CPC).

* Исследование выполнено при поддержке гранта РНФ 23-24-00251 «Внутрипопуляционная изменчивость экофизиологических признаков деревьев сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в условиях изменения климата».

ВВЕДЕНИЕ

Наблюдающееся в последние десятилетия изменение климата [21] приводит к трансформации лесных экосистем, сдвигу как широтных [33], так и высотных [29; 31] границ ареалов лесообразующих видов хвойных. Отмечено, что повышение температуры весеннего периода приводит к смещению начала вегетации хвойных на более ранние сроки [1], а зимне-весенние оттепели вызывают усыхание хвои [30]. Не только температура, но и осадки могут в разные периоды года являться лимитирующим фактором и приводить к снижению продуктивности хвойных лесов, в частности, сосны сибирской [23].

В пределах вида [7], и даже в пределах одной популяции [13] существуют особи, в разной степени приспособленные к перенесению действующих стресс-факторов. Особенно часто такие экземпляры встречаются на границе распространения вида. Поскольку для высокогорных районов характерно большое экологическое разнообразие, на верхней границе леса проявляются адаптивные изменения на уровне как морфологических и анатомических особенностей, так и ряда физиологических функций и биохимических процессов [10]. В последние годы проведено немало исследований сезонных изменений структуры фотосинтетического аппарата хвойных [11; 14; 38], пигментного состава хвои [22; 35], функциональных изменений в ассимилирующих тканях [3; 4; 26], но остается открытым вопрос понимания механизмов устойчивости тех экземпляров сосны сибирской, которые успешно растут и развиваются выше границы леса в суровых условиях горных экосистем.

Изменения пигментного комплекса хвои являются хорошим индикаторным признаком акклимационных стратегий ассимиляционного аппарата растений. Соотношение хлорофиллов а и b и каротиноидов свидетельствуют о приспособлении хвойных к условиям среды. В работах, выполненных на видах флоры арктических территорий (о. Шпицберген, о. Врангель) и таежной зоны Республики Коми, показано, что различия в содержании и соотношении хлорофиллов и каротиноидов определяются жизненной формой, широтным ареалом и эколого-ценотическими условиями [16; 27]. Для разных северных регионов показано увеличение относительного содержания каротиноидов в ряду бореальные–гипоарктические–арктоальпийские виды [5; 6; 8; 16; 24].

Целью данной работы являлось определение пространственно-временной изменчивости пигментного комплекса хвои сосны сибирской в условиях высотной поясности Западного Саяна.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На территории природного парка «Ергаки» (Ермаковский район Красноярского края) была заложена трансекта, пересекающая верхнюю границу леса при переходе от горно-таежного к гольцово-тундровому поясу. Средняя температура января в районе исследований составляет $-17,7^{\circ}\text{C}$, июля $-13,2^{\circ}\text{C}$. Годовое количество осадков около 1200 мм, при этом в среднем 440 мм приходится на летние месяцы [20]. Вдоль

трансекты выделены четыре пробных площади (ПП), со следующими координатами их центральных точек: ПП1 – $\text{N } 52^{\circ}50'40.4''$ $\text{E } 93^{\circ}16'24.2''$ абсолютная высота 1636 м; ПП2 – $\text{N } 52^{\circ}50'26.3''$ $\text{E } 93^{\circ}16'26.9''$ абсолютная высота 1558 м; ПП3 – $\text{N } 52^{\circ}50'17.2''$ $\text{E } 93^{\circ}16'21.0''$ абсолютная высота 1505 м; ПП4 – $\text{N } 52^{\circ}50'14.6''$ $\text{E } 93^{\circ}15'28.4''$ абсолютная высота 1455 м.

На ПП1 древесная растительность представлена стланиковыми формами *Pinus sibirica* высотой до 1 м, которые образуют микрокуртины. Диаметр стволов 3–5 см. На ПП2 отмечено редколесье *Pinus sibirica*. Сомкнутость крон 0,1. Древостой однородный, формула древостоя К10. Высота деревьев до 5 м, диаметр стволов 8–12 см. ПП3 – смешанный мелкотравный пихтово-кедровый лес с преобладанием *Pinus sibirica*. Сомкнутость крон 0,4. Формула древостоя 6К4П. Высота деревьев сосны сибирской до 15 м. Диаметр стволов 15–20 см. ПП4 – смешанный крупнотравный кедрово-пихтовый лес с преобладанием *Abies sibirica*. Сомкнутость крон 0,7. Формула древостоя 6П4К. Высота деревьев сосны сибирской до 15 м. Диаметр стволов 15–20 см. Линия передовых деревьев, имеющих типичную для сосны сибирской стволовую форму, проходит между ПП1 и ПП2, а верхняя граница леса – между ПП2 и ПП3. ПП4 расположена в нижней части склона на выположенном участке, а ПП3, так же как ПП2 и ПП1, на склоне южной экспозиции.

В качестве объектов исследования были выбраны молодые деревья сосны сибирской второго класса возраста. В пределах каждой пробной площади было промаркировано по 20 типичных экземпляров сосны сибирской, с каждого из них срезано по три побега. Таким образом, общее количество растительных образцов составило 240 штук, отбор проб был произведен в феврале, апреле, июле и ноябре 2023 года.

Для определения пигментного состава использовали хвою второго года жизни с боковых побегов второго порядка. Количественное определение пигментов проводили в спиртовой вытяжке на спектрофотометре SPEKOL 1300 AnalytikJenna AG при длинах волн, соответствующих максимумам поглощения определяемых пигментов в данном растворителе [37]. При определении сухой массы хвою сушили в сушильном шкафу при температуре 95°C , взвешивание до постоянной массы проводили на аналитических весах ГОСМЕТР ВЛ-124В-С с погрешностью $\pm 0,5$ мг.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для хвойных растений, произрастающих выше границы леса, основными рисками являются высокая интенсивность солнечной радиации в начале лета, вызывающая фотоингибирование фотосинтеза при низких положительных температурах, и более короткий вегетационный период. В зависимости от пигментного состава хвои, структурных особенностей фотосинтетического аппарата, интенсивности фотосинтеза и других параметров, растения оказываются в разной степени устойчивыми к таким угрозам.

Пигменты растений отличаются по локализации, выполняемым функциям и роли в процессах поглощения и трансформации энергии в ходе фотосинтеза.

Согласно современным представлениям, все первичные процессы трансформации световой энергии, в том числе и флуоресценция, связаны с мембранами тилакоидов хлоропластов, представляющих из себя жидкие кристаллы со встроенными белковыми комплексами: хлорофилл-белковые комплексы фотосистемы 1 (ХБК-1), фотосистемы 2 (ХБК-2) и светособирающий хлорофилл-белковый комплекс (ССК). Характерной чертой большинства зеленых растений является дифференциация хлоропластов на область гран, стромы. Область гран обогащена комплексами фотосистемы 2 и светособирающим хлорофилл *a/b* белковым комплексом, тогда как тилакоиды стромы – фотосистемой 1 и системой синтеза АТФ [25].

К основным фотосинтезирующим пигментам высших растений можно отнести два близких друг к другу по химическому составу хлорофиллов – *a* и *b*, основой химического строения которых является пиррольное кольцо. Хлорофилл *a* входит в состав всех основных хлорофилл-белковых комплексов, выполняя функции светосбора и преобразовании солнечной энергии в энергию химических связей. Весь хлорофилл *b* зеленых растений по данным Дж. Торнберга сосредоточен в светособирающем комплексе (ССК), поэтому данная форма хлорофилла может служить маркером формирования самого комплекса [36].

Каротиноиды также выполняют ряд важных функций в процессе фотосинтеза: антенную (дополнительные пигменты в процессе поглощения солнечной энергии), защитную (тушители триплетного хлорофилла и синглетного кислорода) и фотопротекторную (предохраняют реакционный центр фотосистемы от мощных потоков энергии при высоких интенсивностях света и стабилизируют липидную фазу тилакоидных мембран, защищая ее от перекисления).

На рисунке представлены данные сезонных изменений содержания фотосинтетических пигментов в хвое сосны сибирской, произрастающей на различной высоте над уровнем моря.

Минимальное содержание хлорофиллов в хвое *Pinus sibirica* на всех пробных площадях зафиксировано зимой (февраль), максимальное – летом (июль), что согласуется с данными других авторов [12; 35]. Однако количественные значения на разных пробных площадях весьма отличаются. По содержанию хлорофилла *a* в хвое (рис. 1, А) обнаружены статистически достоверные различия ($p \geq 0,95$) в феврале и апреле для ПП1 относительно остальных пробных площадей, в июле – между всеми пробными площадями, в ноябре – для всех пробных площадей, кроме ПП3–ПП4. По содержанию хлорофилла *b* (рис. 1Б) в зимне-весенний период получены достоверные различия ($p \geq 0,95$) также для ПП1 по сравнению с остальными пробными площадями, в летний период – для всех, кроме ПП1–ПП2, осенью – для всех, кроме ПП2–ПП3. Нужно отметить, что наибольшее содержание хлорофиллов отмечено в хвое деревьев сосны сибирской, входящих в состав лесных фитоценозов (ПП3 и ПП4), а минимальное – для расположенных выше границы леса (ПП2 и, особенно, ПП1). Для верхней пробной площади ПП1 эта закономерность прослеживается в течение всего года, для остальных – в период актив-

ной вегетации. На пробных площадях ПП2–ПП4 количественные различия в содержании хлорофиллов в хвое деревьев сосны сибирской обусловлены, скорее всего, условиями освещения. Для *Pinus sibirica*, произрастающих на ПП1 выше линии передовых деревьев и представленных только стланными формами, сниженное количество хлорофилла, возможно, является адаптационным признаком.

Содержание каротиноидов (рис. 1, В) в хвое увеличивается при переходе от зимнего к весеннему периоду, несколько снижается летом, и вновь возрастает осенью. Однако более показательным является не количество каротиноидов как таковое, а отношение суммы хлорофиллов *a* и *b* к каротиноидам. В частности, воздействие ультрафиолетового излучения может фиксироваться по уменьшению отношения содержания хлорофиллов и каротиноидов [2]. Механизмы, предотвращающие это повреждение с участием каротиноидов, включают дезактивацию возбужденных состояний хлорофиллов реакционных центров и светособирающих комплексов, активных форм кислорода и высвобождение избыточно поглощенной световой энергии [28]. Минимальные значения отношения суммы хлорофиллов к каротиноидам характерны как раз для хвои с ПП1 (см. таблицу). Низкая температура воздуха, характерная для гольцового пояса, в сочетании с сильной солнечной радиацией является типичной ситуацией, в которой может произойти торможение или частичное разрушение фотосинтетического аппарата избыточной энергией. В зимне-весенний период это также может свидетельствовать о разном уровне потенциальной готовности хвои деревьев, произрастающих на различной высоте над уровнем моря, к возобновлению фотосинтетической деятельности.

В свою очередь, энергетика растения зависит от соотношения хлорофилл-белковых комплексов. Светособирающий комплекс может выполнять важные структурно-образовательные (формирование гран), энергетические и регуляторные функции (распределение потоков энергии между хлорофилл-белковыми комплексами). Кроме того, согласно подтвержденной концепции У. Шрайбера и П. Армонда [34] структура ССК и его связь с мембранами тилакоидов определяет температурную устойчивость фотосинтетического аппарата и может служить её показателем. Расчет доли хлорофиллов в ССК от их суммы производили с учетом того, что весь хлорофилл *b* находится в ССК и соотношение хлорофиллов *a/b* в ССК равно 1.2.

Проведенные расчеты по распределению пигментов между основными хлорофилл-белковыми комплексами показали, что на данной ПП1 в зимний период практически все пигменты включены в состав ССК (см. таблицу). Доля пигментов, включенных в ССК в хвое деревьев с верхней пробной площади, остается более высокой по сравнению с аналогичным показателем для других пробных площадей в течение всего периода исследований.

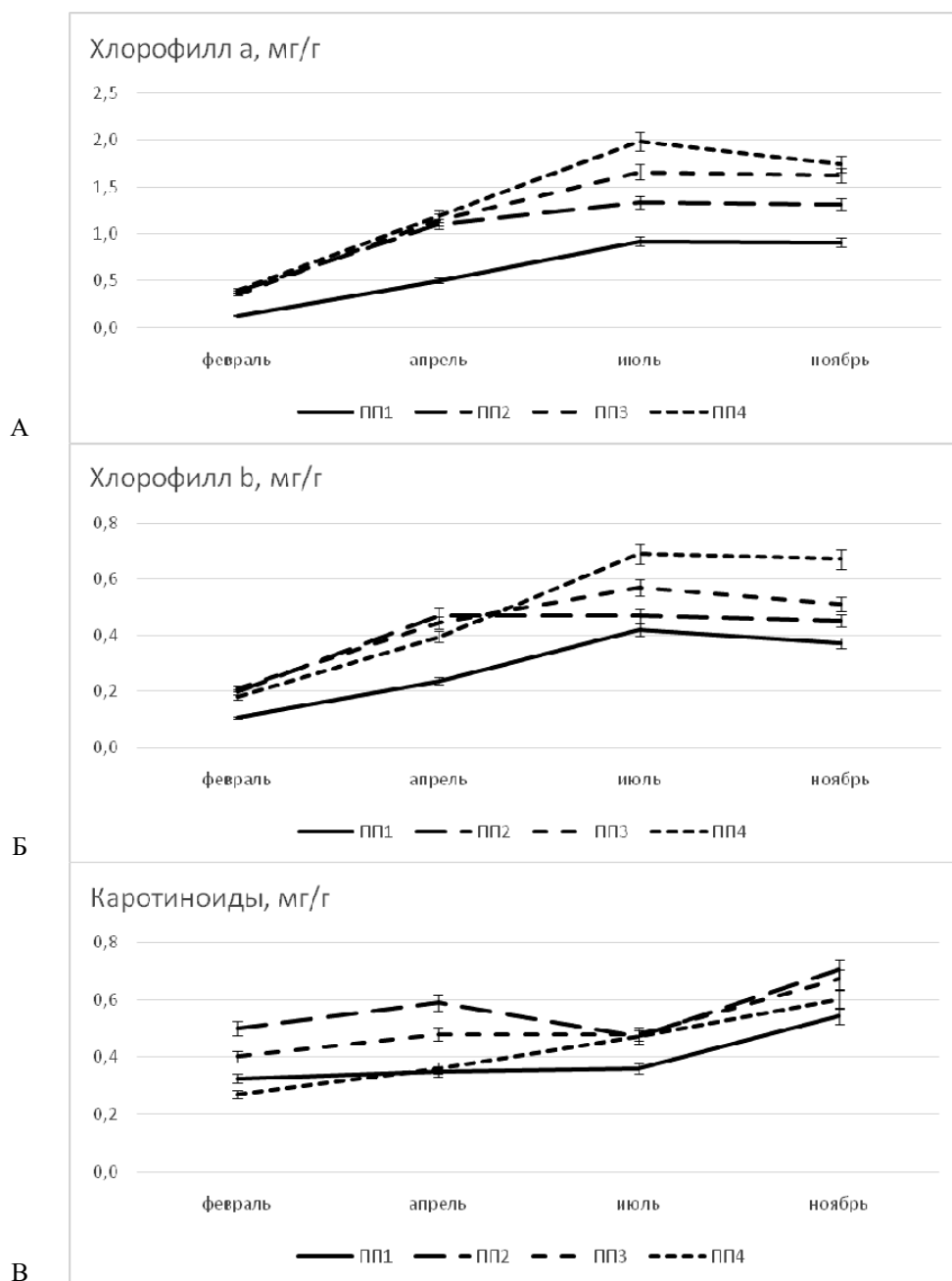
Считается, что чем выше отношение ССК/ХБК, тем менее продуктивным является растение, тем меньше мембранных компонентов энергопреобразующей системы содержат его хлоропласты [9; 18]. Более низкие значения отношения ССК/ХБК в актив-

ном состоянии отмечены для сосны сибирской, расположенной на ПП3 и ПП4, которые характеризуются, по-видимому, наиболее благоприятными условиями для произрастания растений данного вида на изученной трассе.

В условиях арктических территорий, высокогорья и среднегорья важным компонентом пигментного комплекса являются каротиноиды. На верхней пробной площади в зимний период суммарное содержание хлорофиллов ниже содержания каротиноидов – их отношение меньше единицы. В ходе сезонных изменений повышенное содержание каротиноидов на ПП1 относительно содержания хлорофиллов, в отличие от других пробных площадей, сохраняется в течение всего вегетационного периода (см. таблицу). Аналогичные данные показаны в работах ряда авторов.

Наиболее высокие значения содержания желтых пигментов были обнаружены у высокогорных растений Памира, пустынь Кара-Кум и Гоби, что связано с высокой освещенностью и обилием УФ-лучей [15; 19].

Полученные результаты о росте доли каротиноидов относительно суммарного содержания хлорофиллов хорошо вписываются в концепцию о защитной роли каротиноидов в структуре фотосинтетического аппарата. Поглощая излишнюю энергию от хлорофилла, каротиноиды способны ее дезактивировать в виде тепловой энергии. Каротиноиды действуют как фильтры и, накапливаясь в покровных тканях растений, поглощают избыточные количества синего и ближнего ультрафиолетового света, которые могут оказывать ингибирующее действие на функциональную активность фотосинтетического аппарата [12; 32].



Сезонная динамика содержания хлорофилла а (А), хлорофилла b (Б) и каротиноидов (В) в хвое *Pinus sibirica*

Пигментный состав хвои *Pinus sibirica*

	Пробная площадь	Отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам	ССК, мг/г	ССК, доля %	ХБК, мг/г	ССК/ХБК
февраль	ПП1	0,72	0,23	100	0	–
	ПП2	1,16	0,44	75	0,15	2,93
	ПП3	1,41	0,46	82	0,10	4,60
	ПП4	2,13	0,40	69	0,18	2,22
апрель	ПП1	2,11	0,52	71	0,22	2,36
	ПП2	2,66	1,04	66	0,53	1,96
	ПП3	3,33	0,98	61	0,62	1,58
	ПП4	4,37	0,87	55	0,71	1,23
июль	ПП1	3,72	0,92	69	0,42	2,19
	ПП2	3,83	1,03	57	0,77	1,34
	ПП3	4,65	1,25	56	0,98	1,28
	ПП4	5,68	1,52	57	1,15	1,32
ноябрь	ПП1	2,37	0,82	64	0,46	1,78
	ПП2	2,50	1,00	56	0,77	1,30
	ПП3	3,18	1,13	53	1,01	1,12
	ПП4	4,02	1,48	61	0,94	1,57

В работе Масловой с сотр. показано, что у исследованных вечнозеленых растений, как хвойных, так и покрытосеменных, адаптированных в ходе интродукции к произрастанию в высоких широтах, отсутствует процесс фотодеструкции пигментных комплексов в условиях зимы, так как они обладают системой защиты фотосинтетического аппарата пластид клеток мезофилла. Основу этой системы составляют каротиноиды – пигменты виолаксантинового цикла, родоксантин, зеаксантин и лютеин [17].

Таким образом, можно отметить, что выше границы леса выживают стрессоустойчивые медленно растущие стланиковые формы сосны сибирской, имеющие пониженное содержание хлорофиллов *a* и *b* и высокие значения ССК/ХБК в течение всего года. Повышенное содержание каротиноидов на верхней пробной площади (ПП1) относительно содержания хлорофиллов, в отличие от других пробных площадей, также сохраняется в течение всего вегетационного периода

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выше границы леса хвойные растения часто подвергаются различным стрессовым воздействиям, что в сочетании с высокой освещенностью часто приводит к фотоингибированию фотосинтеза и фотоповреждению клеток хвои. В ходе исследования пространственно-временной изменчивости пигментного комплекса хвои сосны сибирской в условиях высотной поясности Западного Саяна было выявлено увеличение концентрации хлорофиллов *a* и *b* при переходе от состояния зимнего покоя к периоду активного метаболизма. При этом минимальное содержание фотосинтетических пигментов отмечается для пробной площади, расположенной в верхней части склона (абсолютная высота 1636 м). Как показывает анализ литературы, чувствительность к стрессу усиливается при высоких освещенностях. Это связано с тем, что любой стресс (водный дефицит, низкая температура и др.), вызывая различные метаболические нарушения,

затрагивает энергетику растения. В результате растение начинает корректировать приход и использование световой энергии как наиболее простой и экономичный путь адаптации для коррекции метаболизма. Высокое отношение ССК/ХБК, характерное для растений верхней пробной площади, свидетельствует об их малой продуктивности, а низкое отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам – о стрессоустойчивости в отношении сочетания низкой температуры и высокой освещенности.

Естественный отбор выше границы леса, по-видимому, направлен на выживание не столько продуктивных особей сосны сибирской, сколько стрессоустойчивых медленно растущих стланиковых форм, которые, создавая микрокуртины, могут стать основой для появления стволовых форм сосны сибирской.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

1. Анализ изменений сроков сезонных явлений у древесных растений заповедника Столбы в связи с климатическими факторами / Т. М. Овчинникова, В. А. Фомина, Е. Б. Андреева [и др.] // Хвойные бореальной зоны. 2011. Т. 28, № 1-2. С. 54–59.
2. Бендер О. Г., Зотикова А. П., Велисевич С. Н. Особенности водного обмена и состояния пигментного комплекса хвои кедрового сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в горах Северо-Восточного Алтая // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2009. № 3(7). С. 63–72.
3. Бендер О. Г. Структурные и функциональные особенности хвои кедрового сибирского и кедрового стланика в условиях юга западной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2019. № 18. С. 467–471.
4. Влияние условий произрастания сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) на процессы фотосинтеза и транспирации / А. П. Глинушкин, С. М., Хамитова, Н. А. Бабиц, Е. В. Думачева [и др.] // Хвойные бореальной зоны. 2022. Т. 40, № 5. С. 361–368.

5. Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики (Хибинский горный массив) / Л. М. Лукьянова, Т. Н. Локтева, Т. М. Булычева. Апатиты : Изд-во Кольский филиал АН СССР, 1986. 128 с.
6. Герасименко Т. В., Попова И. А., Александрова Н. М. К характеристике фотосинтетического аппарата фотосинтеза растений арктической тундры (о. Врангеля) // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 5. С. 669–679.
7. Генетическое разнообразие кедров сибирского при интродукции на Южном Урале и в Башкирском Предуралье / Шигапов З. Х., Путенихина К. В., Шигапова А. И. [и др.] // Сибирский лесной журнал. 2016. № 5. С. 137–146.
8. Головкин Т. К., Яцко Я. Н., Дымова О. В. Сезонные изменения состояния фотосинтетического аппарата трех бореальных видов хвойных растений в подзоне средней тайги на европейском северо-востоке // Хвойные бореальной зоны. 2013. Т. 30, № 1–2. С. 73–78.
9. Зарубина Л. В., Хамитов Р. С., Пилипко Е. Н. Особенности формирования пигментного фонда в хвое елового подроста в березняках черничных в зависимости от светового режима в условиях Архангельской области // The Scientific Heritage. 2021. № 75-4(75). С. 8–12.
10. Зотикова А. П., Бендер О. Г. Структура и функция ассимиляционного аппарата кедров сибирского в горах Центрального Алтая // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2009. № 2 (1). С. 80–89.
11. Котеева Н. К. Особенности сезонной ритмики ультраструктуры клеток апикальной меристемы побега и мезофиллы хвои *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Ботанический журнал. 2002. № 87 (11). С. 50–60.
12. Маслова Т. Г., Марковская Е. Ф., Слемнев Н. Н. Функции каротиноидов в листьях высших растений (обзор) // Журнал общей биологии. 2020. Т. 81, № 4. С. 297–310.
13. Пахарькова Н. В., Кузьмина Н. А., Кузнецова Г. В., Кузьмин С. Р. Диагностика устойчивости представителей рода *Pinus* к периодическим повышениям температуры в зимне-весенний период // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2019. № 227. С. 88–106.
14. Плюснина С. Н., Тужилкина В. В. Структурно-функциональная характеристика фотосинтетического аппарата подростов *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока // Ботанический журнал. 2021. № 106 (11). С. 1072–1084.
15. Попова О. Ф., Слемнев Н. Н., Попова И. А., Маслова Т. Г. Содержание пигментов пластид у растений пустынь Гоби и Каракумы // Ботанический журнал. 1984. Т. 69, № 3. С. 334–344.
16. Растения и лишайники Западного Шпицбергена: экология, физиология / Е. Ф. Марковская, Н. Ю. Шмакова. Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2017. 270 с.
17. Структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата у зимневегетирующих хвойных растений в различные сезоны года / Т. Г. Маслова, Н. С. Мамушина, О. А. Шерстнева, Л. С. Буболо [и др.] // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 4. С. 672–681.
18. Рубин А. Б., Венедиктов П. С., Кренделева Т. Е. Регуляция первичных стадий фотосинтеза при изменении физиологического состояния растений // Фотосинтез и продукционный процесс. М. : Наука, 1988. С. 29–39.
19. Разнообразие фотосинтетического аппарата растений: анализ биологических, экологических и эволюционных рядов / Н. Н. Слемнев, С. Н. Шереметьев, Т. Г. Маслова, [и др.] // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 11. С. 1377–1396.
20. Справочно-информационный портал «Погода и климат» 2004-2023 [Электронный ресурс]. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/>.
21. Тихонова И. В., Корец М. А. Изменчивость метеорологических условий произрастания хвойных пород в Средней Сибири с 1960 г. // Лесоведение. 2021. № 2. С. 173–186.
22. Тужилкина В. В., Цепордей И. С., Данилин И. М. Пигментный комплекс хвои сосны в лесах европейского Северо-Востока // Лесоведение. 2012. № 4. С. 16–23.
23. Усольцев В. А., Цепордей И. С., Данилин И. М. Прогнозирование биомассы кедровых сосен Северной части Азии при изменении климата // Хвойные бореальной зоны. 2022. Т. 40, № 5. С. 410–423.
24. Шмакова Н. Ю., Лукьянова Л. М., Ермолаева О. В. Фотосинтетический аппарат растений Хибин // Ботанический журнал. 2011. Т. 96, № 2. С. 273–278.
25. Andersson B., Haehnel W. Location of Photosystem 1 and Photosystem 2 reaction centres in different thylakoid regions of stacked chloroplasts // FEBS Lett. 1982. Vol. 146, № 1, P. 13–17.
26. Bag P., Chukhutsina V., Zhang Z., et al. Direct energy transfer from photosystem II to photosystem I confers winter sustainability in Scots Pine // Nature Communications. 2020. № 11. P. 6388.
27. Dymova O., Dalke I., Golovko T. Pigment characteristics of the plants of northern ecosystems and their correlation with photosynthetic activity // Photosynthetic Pigments – Chemical Structure, Biological Function and Ecology. Syktyvkar : Komi SC UB RAS, 2014. P. 221–236.
28. Gilmore A. M. Mechanistic aspects of xanthophyll cycle dependent photoprotection in higher plant chloroplast and leaves // Physiol. Plant. 1997. Vol. 99, № 2. P. 197–209.
29. Kharuk V. I., Im S. T., Petrov I. A. Alpine ecotone in the Siberian Mountains: vegetation response to warming // Journal of Mountain Science. 2021. № 18 (12). P. 3099–3108.
30. Pakharkova, N. V., Heilmeyer, H., Gette, I. G., et al. Quantitative characteristics of the phases of winter dormancy of conifer species at a site in Central Siberia // Revista Brasileira de Botanica. 2016. № 39 (4). P. 1005–1014.
31. Pakharkova N., Borisova I., Sharafutdinov R., Gavrikov V. Photosynthetic pigments in Siberian pine and fir under climate warming and shift of the timberline // Forests. 2020. № 11 (1). P. 63.
32. Ruban A. V. Evolution under the sun: optimizing light harvesting in photosynthesis // Journal of Experimental Botany. 2015. Vol. 66, № 1. P. 7–23.
33. Shiyatov S. G., Hantemirov R. M., Schwein-gruber F. H., et al. Potential long-chronology develop-

ment on the Northwest Siberian Plain: early results // *Dendrochronologia*. 1996. № 14. P. 13–29.

34. Schreiber U., Armond P. A. Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in isolated chloroplasts and related heat damage at the pigment level // *BBA*, 1978, Vol. 502, № 1. P. 138–151.

35. Sofronova V. E., Dymova O. V., Golovko T. K., et al. Adaptive Changes in Pigment Complex of *Pinus sylvestris* Needles upon Cold Acclimation // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2016. № 63 (4). P. 433–442.

36. Thornber J. P. Chlorophyll-proteins: light-harvesting and reaction Centre components of plants // *Annual Rev. Pl. Physiol*. 1975. Vol. 26. P. 127–158

37. Wintermans, J. E. G.; De Mots, A. Spectrophotometric Characteristics of chlorophyll a and b and their phaeophytins in ethanol // *Biochimica et Biophysica Acta*. 1965, № 109. P. 448–453.

38. Zagirova S. V. Structure and CO₂ Exchange in the Needles of *Pinus sylvestris* and *Abies sibirica* // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2001. № 48 (1). P. 23–28.

REFERENCES

1. Analiz izmenenij srokov sezonnyh yavlenij u drevesnyh rastenij zapovednika Stolby v svyazi s klimaticheskimi faktorami / T. M. Ovchinnikova, V. A. Fomina, E. B. Andreeva [i dr.] // *Hvojnye boreal'noj zony*. 2011. T. 28, No. 1–2. S. 54–59.

2. Bender O. G., Zotikova A. P., Velisevich S. N. Osobennosti vodnogo obmena i sostoyaniya pigmentnogo kompleksa hvoi kedra sibirskogo (*Pinus sibirica* Du Tour) v gorah Severo-Vostochnogo Altaya // *Vestnik Tomsogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*. 2009. No. 3(7). S. 63–72.

3. Bender O. G. Strukturnye i funkcional'nye osobennosti hvoi kedra sibirskogo i kedrovogo stlanika v usloviyakh yuga zapadnoj Sibiri // *Problemy botaniki Yuzhnoj Sibiri i Mongolii*. 2019. No. 18. S. 467–471.

4. Vliyanie uslovij proizrastaniya sosny kedrovoy sibirskoj (*Pinus sibirica* Du Tour) na processy fotosinteza i transpiracii / A. P. Glinushkin, S. M., Hamitova, N. A. Babich, E. V. Dumacheva [i dr.] // *Hvojnye boreal'noj zony*. 2022. T. 40, No. 5. S. 361–368.

5. Gazoobmen i pigmentnaya sistema rastenij Kol'skoj Subarktiki (Hibinskij gornyj massiv) / L. M. Luk'yanova, T. N. Lokteva, T. M. Bulycheva. Apatity : Izd-vo Kol'skij filial AN SSSR, 1986. 128 s.

6. Gerasimenko T. V., Popova I. A., Aleksandrova N. M. K karakteristike fotosinteticheskogo apparata fotosinteza rastenij arkticheskoy tundry (o. Vrangelya) // *Botanicheskij zhurnal*. 1989. Vol. 74, No. 5. S. 669–679.

7. Geneticheskoe raznoobrazie kedra sibirskogo pri introdukcii na Yuzhnom Urale i v Bashkirskom Predural'e / Shigapov Z. H., Putenihina K. V., Shigapova A. I. [i dr.] // *Sibirskij lesnoj zhurnal*. 2016. No. 5. S. 137–146.

8. Golovko T. K., Yacko Ya. N., Dymova O. V. Sezonnye izmeneniya sostoyaniya fotosinteticheskogo apparata trekh boreal'nyh vidov hvojnyh rastenij v podzone srednej tajgi na evropejskom severo-vostoke // *Hvojnye boreal'noj zony*. 2013. T. 30, No. 1–2. S. 73–78.

9. Zarubina L. V., Hamitov R. S., Pilipko E. N. Osobennosti formirovaniya pigmentnogo fonda v hvoe

elovogo podrosta v bereznyakah chernichnyh v zavisimosti ot svetovogo rezhima v usloviyakh Arhangel'skoj oblasti // *The Scientific Heritage*. 2021. No. 75-4(75). S. 8–12.

10. Zotikova A. P., Bender O. G. Struktura i funkciya assilyacionnogo apparata kedra sibirskogo v gorah Central'nogo Altaya // *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya : Biologiya*. 2009. No. 2 (1). S. 80–89.

11. Koteeva N. K. Osobennosti sezonnoj ritmiki ul'trastrukturny kletok apikal'noj meristemy pobega i mezofilla hvoi *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // *Botanicheskij zhurnal*. 2002. No. 87 (11). S. 50–60.

12. Maslova T. G., Markovskaya E. F., Slemnev N. N. Funkcii karotinoidov v list'yah vysshih rastenij (obzor) // *Zhurnal obshchej biologii*. 2020. T. 81, No. 4. S. 297–310.

13. Pahar'kova N. V., Kuz'mina N. A., Kuznecova G. V., Kuz'min S. R. Diagnostika ustojchivosti predstavitelej roda *Pinus* k periodicheskim povyseniyam temperatury v zimne-vesennij period // *Izvestiya Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii*. 2019. No. 227. S. 88–106.

14. Plyusnina S. N., Tuzhilkina V. V. Strukturno-funkcional'naya harakteristika fotosinteticheskogo apparata podrosta *Pinus sylvestris* (Pinaceae) v podzone srednej tajgi evropejskogo Severo-Vostoka // *Botanicheskij zhurnal*. 2021. No. 106 (11). S. 1072–1084.

15. Popova O. F., Slemnev N. N., Popova I. A., Maslova T. G. Soderzhanie pigmentov plastid u rastenij pustyni Gobi i Karakumy // *Botanicheskij zhurnal*. 1984. T. 69, No. 3. S. 334–344.

16. Rasteniya i lishajniki Zapadnogo Shpicbergena: ekologiya, fiziologiya / E. F. Markovskaya, N. Yu. Shmakova. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2017. 270 s.

17. Strukturno-funkcional'nye izmeneniya fotosinteticheskogo apparata u zimnevegetiruyushchih hvojnyh rastenij v razlichnye sezony goda / T. G. Maslova, N. S. Mamushina, O. A. Sherstneva, L. S. Bubolo [i dr.] // *Fiziologiya rastenij*. 2009. Vol. 56, No. 4. S. 672–681.

18. Rubin A. B., Venediktov P. S., Krendeleva T. E. Regulaciya pervichnyh stadij fotosinteza pri izmenenii fiziologicheskogo sostoyaniya rastenij // *Fotosintez i produkcionnyj process*. M. : Nauka, 1988. S. 29–39.

19. Raznoobrazie fotosinteticheskogo apparata rastenij: analiz biologicheskikh, ekologicheskikh i evolyucionnyh ryadov / N. N. Slemnev, S. N. Sheremet'ev, T. G. Maslova [i dr.] // *Botanicheskij zhurnal*. 2012. Vol. 97, No. 11. S. 1377–1396.

20. Spravochno-informacionnyj portal «Pogoda i klimat» 2004–2023 [Elektronnyj resurs]. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/>.

21. Tihonova I. V., Korec M. A. Izmenchivost' meteorologicheskikh uslovij proizrastaniya hvojnyh porod v Srednej Sibiri s 1960 g. // *Lesovedenie*. 2021. No. 2. S. 173–186.

22. Tuzhilkina V. V., Cepordej I. S., Danilin I. M. Pigmentnyj kompleks hvoi sosny v lesah evropejskogo Severo-Vostoka // *Lesovedenie*. 2012. No. 4. S. 16–23.

23. Usol'cev V. A. Prognozirovanie biomassy kedrovyyh sosen Severnoj chasti Azii pri izmenenii klimata // *Hvojnye boreal'noj zony*. 2022. Vol. 40, № 5. S. 410–423.

24. Shmakova N. Yu., Luk'yanova L. M., Ermolaeva O. V. Fotosinteticheskij apparat rastenij Hibirin // *Botanicheskij zhurnal*. 2011. Vol. 96, No. 2. S. 273–278.

25. Andersson B., Haehnel W. Location of Photosystem 1 and Photosystem 2 reaction centres in different thylakoid regions of stacked chloroplasts // FEBS Lett. 1982. Vol. 146, No. 1, P. 13–17.
26. Bag P., Chukhutsina V., Zhang Z., et al. Direct energy transfer from photosystem II to photosystem I confers winter sustainability in Scots Pine // Nature Communications. 2020. No. 11. P. 6388.
27. Dymova O., Dalke I., Golovko T. Pigment characteristics of the plants of northern ecosystems and their correlation with photosynthetic activity // Photosynthetic Pigments – Chemical Structure, Biological Function and Ecology. Syktyvkar : Komi SC UB RAS, 2014. P. 221–236.
28. Gilmore A. M. Mechanistic aspects of xanthophyll cycle dependent photoprotection in higher plant chloroplast and leaves // Physiol. Plant. 1997. Vol. 99, No. 2. P. 197–209.
29. Kharuk V. I., Im S. T., Petrov I. A. (2021) Alpine ecotone in the Siberian Mountains: vegetation response to warming // Journal of Mountain Science, 18 (12): 3099–3108
30. Pakharkova N., Borisova I., Sharafutdinov R., Gavrikov V. Photosynthetic pigments in Siberian pine and fir under climate warming and shift of the timberline // Forests. 2020. No. 11 (1). P. 63.
31. Pakharkova N. V., Heilmeyer H., Gette I. G. et al. Quantitative characteristics of the phases of winter dormancy of conifer species at a site in Central Siberia // Revista Brasileira de Botanica. 2016. No. 39 (4). P. 1005–1014.
32. Ruban A. V. Evolution under the sun: optimizing light harvesting in photosynthesis // Journal of Experimental Botany. 2015. Vol. 66, No. 1. P. 7–23.
33. Shiyatov S. G., Hantemirov R. M., Schweingruber F. H., et al. Potential long-chronology development on the Northwest Siberian Plain: early results // Dendrochronologia. 1996. No. 14. P. 13–29.
34. Schreiber U., Armond P. A. Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in isolated chloroplasts and related heat damage at the pigment level // BBA, 1978, Vol. 502, No. 1. P. 138–151.
35. Sofronova V. E., Dymova O. V., Golovko T. K., et al. Adaptive Changes in Pigment Complex of *Pinus sylvestris* Needles upon Cold Acclimation // Russian Journal of Plant Physiology. 2016. No. 63 (4). P. 433–442.
36. Thornber J. P. Chlorophyll-proteins: light-harvesting and reaction Centre components of plants // Annual Rev. Pl. Physiol. 1975. Vol. 26. P. 127–158.
37. Wintemans J. E. G.; De Mots A. Spectrophotometric Characteristics of chlorophyll a and b and their phaeophytins in ethanol // Biochimica et Biophysica Acta. 1965, No. 109. P. 448–453.
38. Zagirova S. V. Structure and CO₂ Exchange in the Needles of *Pinus sylvestris* and *Abies sibirica* // Russian Journal of Plant Physiology. 2001. No. 48 (1). P. 23–28.

© Пахарькова Н. В., Масенцова И. В.,
Сорокина Г. А., Гетте И. Г.,
Калабина А. А., Позднякова Е. Е., 2024

Поступила в редакцию 20.11.2023
Принята к печати 15.04.2024