

УДК 631.524.6:582.475.4

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ ХВОИ У СОСНЫ С РАЗНОЙ ФОРМОЙ АПОФИЗА СЕМЕННЫХ ЧЕШУЙ В УСЛОВИЯХ ПОСТОЯННОГО ИЗБЫТОЧНОГО УВЛАЖНЕНИЯ

© 2018 Ю.Е. Аганина, С.Н. Тарханов, Н.А. Прожерина

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики  
имени академика Н.П. Лаверова РАН, г. Архангельск

Статья поступила в редакцию 10.04.2018

Исследована изменчивость и дана сравнительная оценка содержания фотосинтетических пигментов в хвое одно-, двух- и трехлетнего возраста у форм сосны (*Pinus sylvestris* L.), выделенных по типу развития апофиза семенных чешуй (f. *gibba* Christ – «выпуклый», f. *plana* Christ – «плоский», согласно методике Л.Ф. Правдина (1964) [1], в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги низовья Северной Двины. Определены уровни индивидуальной вариабельности содержания хлорофиллов и каротиноидов, их относительных показателей в разные календарные периоды. Установлено сходство в характере сезонной динамики концентрации фотосинтетических пигментов хвои разного возраста у сосны с «выпуклой» и «плоской» формой апофиза. Формы с различным типом апофиза на болотных верховых почвах существенно не различаются по содержанию хлорофиллов и каротиноидов, их относительных величин в пигментном комплексе хвои. Это свидетельствует об общем характере их пигментообразования и сходстве адаптивных реакций на действие факторов внешней среды в условиях постоянного избыточного увлажнения. Вместе с тем у сосны с «плоской» формой апофиза весной более интенсивное накопление хлорофиллов наблюдается в двух-, трехлетней хвое по сравнению с однолетней. У сосны с «выпуклой» формой апофиза меньше концентрация каротиноидов в однолетней хвое по сравнению с хвоей старших возрастов. Формирование пигментного фонда связано со сроками прохождения фенологических фаз развития у деревьев разных форм. Различия деревьев сосны с выпуклой» формой апофиза между собой по этим показателям в начале роста имеют более выраженный характер по содержанию в однолетней хвое хлорофилла *a* и общего содержания фотосинтетических пигментов (С.У. = 19-20 %), чем у сосны с «плоской» формой апофиза (С.У. = 12 %). Сосна с «выпуклым» типом апофиза имеет более выраженную адаптивную реакцию на воздействие стрессовых факторов в условиях постоянного избыточного увлажнения почв, по сравнению с сосной с «плоским» типом апофиза. Наблюдается тенденция к уменьшению доли хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) в условиях длинного светового дня (середина мая) по сравнению с самым коротким днем (в середине декабря) у обеих форм сосны. Это связано с адаптацией фотосинтетического аппарата деревьев к световым условиям в высоких широтах.

**Ключевые слова:** сосна, форма апофиза семенных чешуй, «выпуклый» и «плоский» типы, одно-, двух-, трехлетняя хвоя, фотосинтетические пигменты, хлорофиллы, каротиноиды, светособирающий комплекс (ССК), постоянное избыточное увлажнение, северная тайга.

*Исследование выполнено при поддержке Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова РАН в рамках государственного задания (проект № 0409-2015-0141).*

Внутрипопуляционный полиморфизм определяет успех существования и воспроизводства популяции в условиях изменяющейся среды. Известно [2, 3], что популяции сосны обычно

отличаются высоким уровнем биохимического полиморфизма. Выделяются деревья с пониженным и повышенным содержанием хлорофилла. Однако сведения по внутрипопуляционной изменчивости биохимических признаков сосны фрагментарны [2, 4, 5, 6, 7]. Наиболее надежными морфологическими маркерами наследственных форм у хвойных являются цвет мужских и женских стробиллов, семян, форма семенных чешуй, шишек и некоторые другие признаки генеративных органов. Они считаются относительно стабильными признаками, характеризующимися низким уровнем экологической и географической изменчивости, стабильными во всех метамерах кроны деревьев и во

---

Аганина Юлия Евгеньевна, аспирант, младший научный сотрудник лаборатории экологии популяций и сообществ. E-mail: julja-a30@rambler.ru  
Тарханов Сергей Николаевич, доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии популяций и сообществ. E-mail: tarkse@yandex.ru  
Прожерина Надежда Александровна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии популяций и сообществ. E-mail: pronad1@yandex.ru

времени [2, 8, 9, 10]. Считается [11, 12], что в этих случаях признак независим от внешних условий в процессе онтогенеза и его развитие определяется преимущественно генотипом особи. Работы по изучению изменчивости содержания фотосинтетических пигментов у форм сосны, различающихся типом апофиза семенных чешуй шишек единичны [13], что свидетельствует о необходимости проведения дальнейших исследований в этом направлении.

На Севере растения произрастают при недостатке тепла, резких суточных и сезонных перепадах температуры, своеобразном световом режиме. В этих условиях фотосинтетическая система испытывает дополнительное напряжение, что не может не сказаться и на пигментном аппарате [14]. Во влажных местообитаниях, где корневые системы растений периодически затоплены поверхностными водами с низким содержанием кислорода, они имеют значительно меньше пластидных пигментов и более низкую физиологическую активность, чем в лесорастительных условиях с более дренированными почвами [15].

**Целью работы** является изучение изменчивости содержания фотосинтетических пигментов хвои разного возраста у форм сосны, различающихся типом апофиза семенных чешуй, в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги.

Объектами исследований являются северо-таёжные сосняки кустарничково-сфагновые на верховых болотных почвах в низовье Северной Двины. В сосняках кустарничково-сфагновых торф – сфагновый или пушице-сфагновый, низкой степени разложения. Торф имеет сильно-кислую реакцию среды (рН солевой суспензии 2,6-3,2), высокую обменную и гидролитическую кислотность, очень низкую степень насыщенности основаниями (11-14 %). Содержание зольных элементов в верхнем торфе составляет 2-4 %. Торф верхних горизонтов характеризуется низкой объёмной массой, высокой полевой влажностью, близкой к полной влагоёмкости (90-94 %).

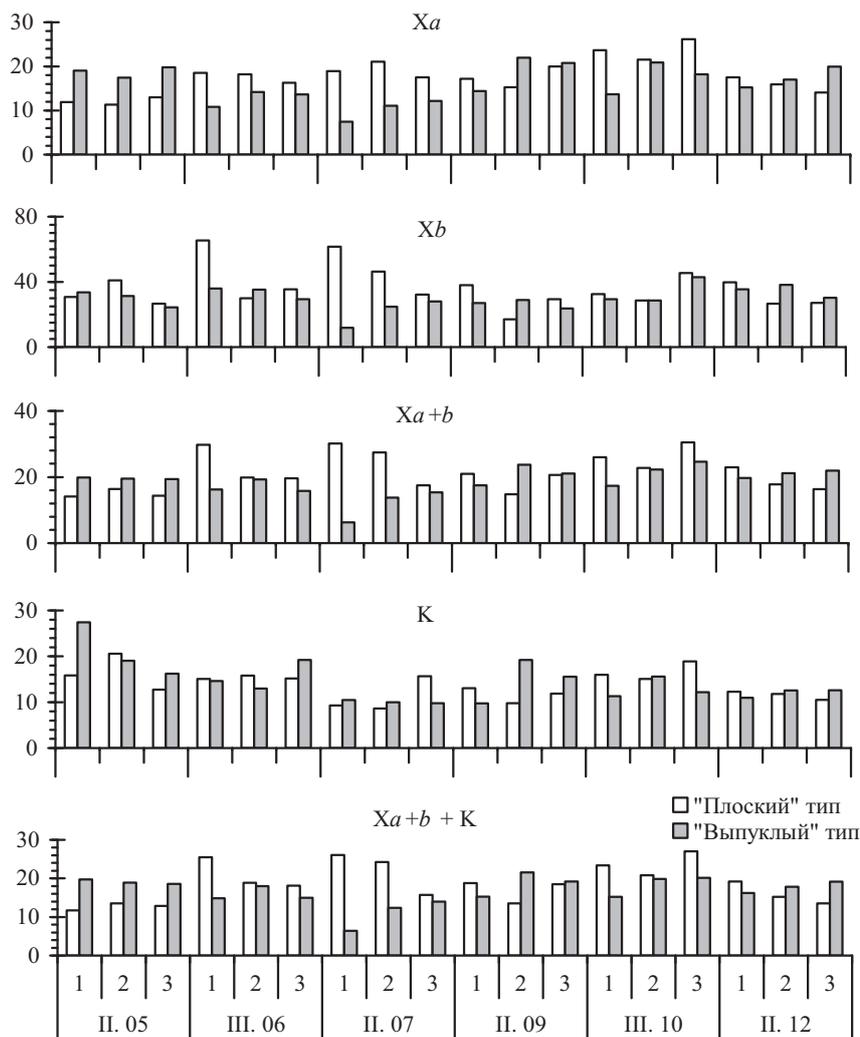
## МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Для определения биохимических признаков у форм сосны, выделенных по типу апофиза семенных чешуй (*f. gibba* Christ – «выпуклый», *f. plana* Christ – «плоский», согласно методике Л.Ф.Правдина (1964) [1], в 2016 году отбирали образцы хвои у 10 деревьев каждой формы. Учитывая сезонную изменчивость этих признаков, отбор образцов производили на одних и тех же деревьях в начале роста побегов (конец мая), в периоды активного (конец июня) и завершения (середина июля) линейного роста побегов, в период окончания вегетации (конец сентября),

перед перезимовкой (конец октября) и в зимний период (середина декабря). В лабораторных условиях спектрофотометрическим методом (на спектрофотометре NanoDrop 2000C) у разных форм сосны в хвое определяли содержание фотосинтетических пигментов [16]. Долю хлорофиллов в ССК рассчитывали по формуле [17, 18]. Уровни изменчивости признаков оценивали по эмпирической шкале С.А. Мамаева (1972) [2]. При сравнении одноимённых признаков и свойств использовали критерий *F*-Фишера и *t*-Стьюдента [19]. Дисперсионный анализ проводили с использованием пакета лицензионных программ Excel.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание и состав фотосинтетического пигментного комплекса являются показателями основного метаболизма, от которого зависит устойчивость растений к факторам внешней среды. Их динамика определяется генетическими свойствами и экологическими факторами. Ранее установлено [20], что уровни индивидуальной и эндогенной изменчивости содержания фотосинтетических пигментов в однолетней хвое деревьев сосны разных форм колеблются от низкого (*C.V.* < 12 %) до высокого (*C.V.* > 20 %). Деревья могут сильно отличаться по показателям концентрации пигментов из-за различного диапазона нормы реакции на воздействие стрессовых факторов. Уровни индивидуальной изменчивости этих показателей у форм, выделенных по типу апофиза, соответствуют этим придрержкам. Причем у обеих форм они довольно близки, хотя и различаются в разные календарные периоды (*C.V.* = 17-33 %) [13]. По данным наблюдений 2016 года, индивидуальная вариабельность параметров содержания фотосинтетических пигментов в хвое одно-, двух- и трех-летнего возраста чаще соответствует среднему (*C.V.* = 13-20 %) и повышенному (*C.V.* = 21-30 %) уровням (рис. 1). В хвое разного возраста и, особенно в различные календарные периоды, величина коэффициента вариации показателей пигментного комплекса (как у абсолютных, так и относительных) может различаться у обеих форм. Это соответствует полученным ранее данным по вариабельности содержания фотосинтетических пигментов в однолетней хвое [13]. Более изменчивым в хвое разного возраста является концентрация хлорофилла *b* (в основном высокий и очень высокий уровни, *C.V.* > 30 %), что соответствует полученным ранее данным по содержанию хлорофилла *b* в однолетней хвое у краснопыльничковой и желтопыльничковой форм [21]. В весенне-летний сезон можно отметить тенденцию повышения этого показателя у формы с «плоским» типом апофиза, по сравнению

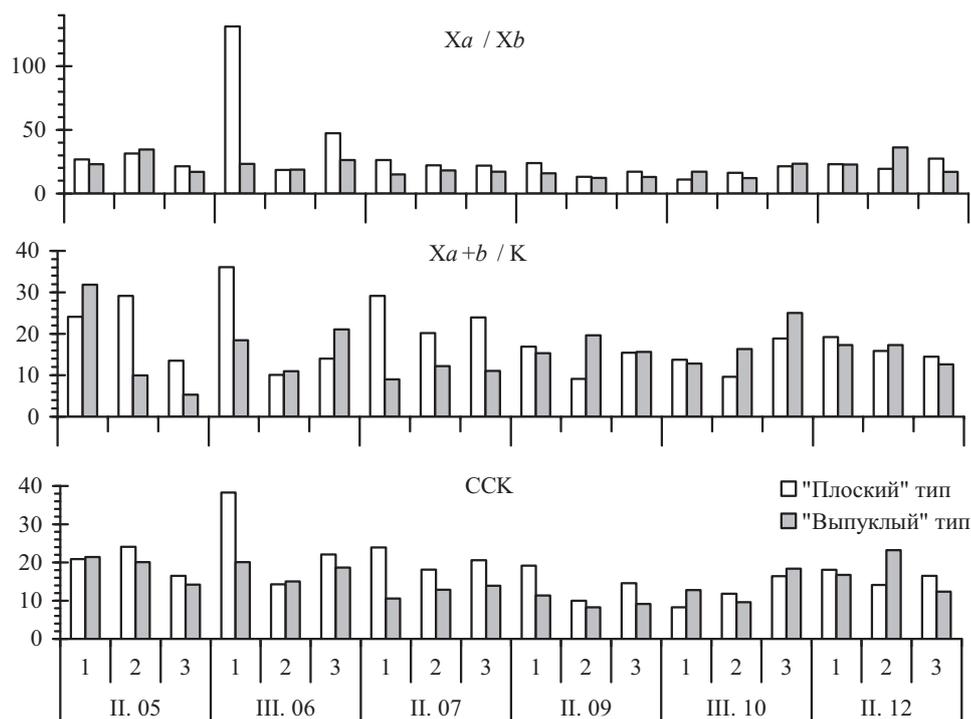


**Рис. 1.** Индивидуальная изменчивость содержания фотосинтетических пигментов (коэффициент вариации, %) в хвое разного возраста у форм сосны с разным типом апофиза семенных чешуй  
 На рис. 1 – 4:  $X_a$ ,  $X_b$  – содержание хлорофиллов  $a$  и  $b$  соответственно,  $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$  воздушно сухой массы хвои;  
 $K$  – содержание каротиноидов,  $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$  воздушно сухой массы хвои; II. 05 ... II. 12 – декада, месяц

с формой с «выпуклым» типом, а перед перезимовкой и зимой их коэффициенты индивидуальной вариации довольно схожи.

Менее вариабельным у обеих форм является концентрация в хвое разного возраста хлорофилла  $a$ , суммы хлорофиллов, каротиноидов и общего содержания фотосинтетических пигментов, чаще соответствующая среднему и повышенному уровням ( $C.V. = 13-30\%$ ). В различные календарные периоды величина коэффициента вариации этих показателей может существенно различаться при критических значениях  $F$  на принятых уровнях значимости (рис. 1). В хвое разного возраста величина коэффициента вариации концентрации хлорофиллов и каротиноидов, их общего содержания в выборках деревьев с разной формой апофиза достоверно не различается ( $F < F_{0,05}$ ). Это может объясняться индивидуальной реакцией деревьев в процессе онтогенеза на действие внешних условий (сезонных изменений, климатических, почвенно-гидрологических и других факторов).

Уровень индивидуальной изменчивости относительных показателей содержания хлорофилла  $a$  и хлорофилла  $b$ , хлорофиллов и каротиноидов, доли хлорофиллов локализованных в светособирающем пигментном комплексе (ССК) чаще средний и повышенный ( $C.V. = 13-30\%$ ) (рис. 2). Причем величина коэффициента вариации этих показателей может существенно различаться не только в разные календарные периоды, но и у хвои разного возраста ( $F > F_{0,05}$ ). Это может наблюдаться в выборках деревьев обеих форм. Между выборками деревьев разных форм также могут наблюдаться достоверные различия по величине коэффициента вариации показателей фотосинтетического комплекса хвои разного возраста ( $F > F_{0,05}$ ), однако только в сезон активной вегетации, исключая календарные периоды перед перезимовкой и зимний сезон (конец октября – декабрь). Это может быть обусловлено различной реакцией деревьев с «выпуклой» и «плоской» формой апофиза на сезонные изменения фак-



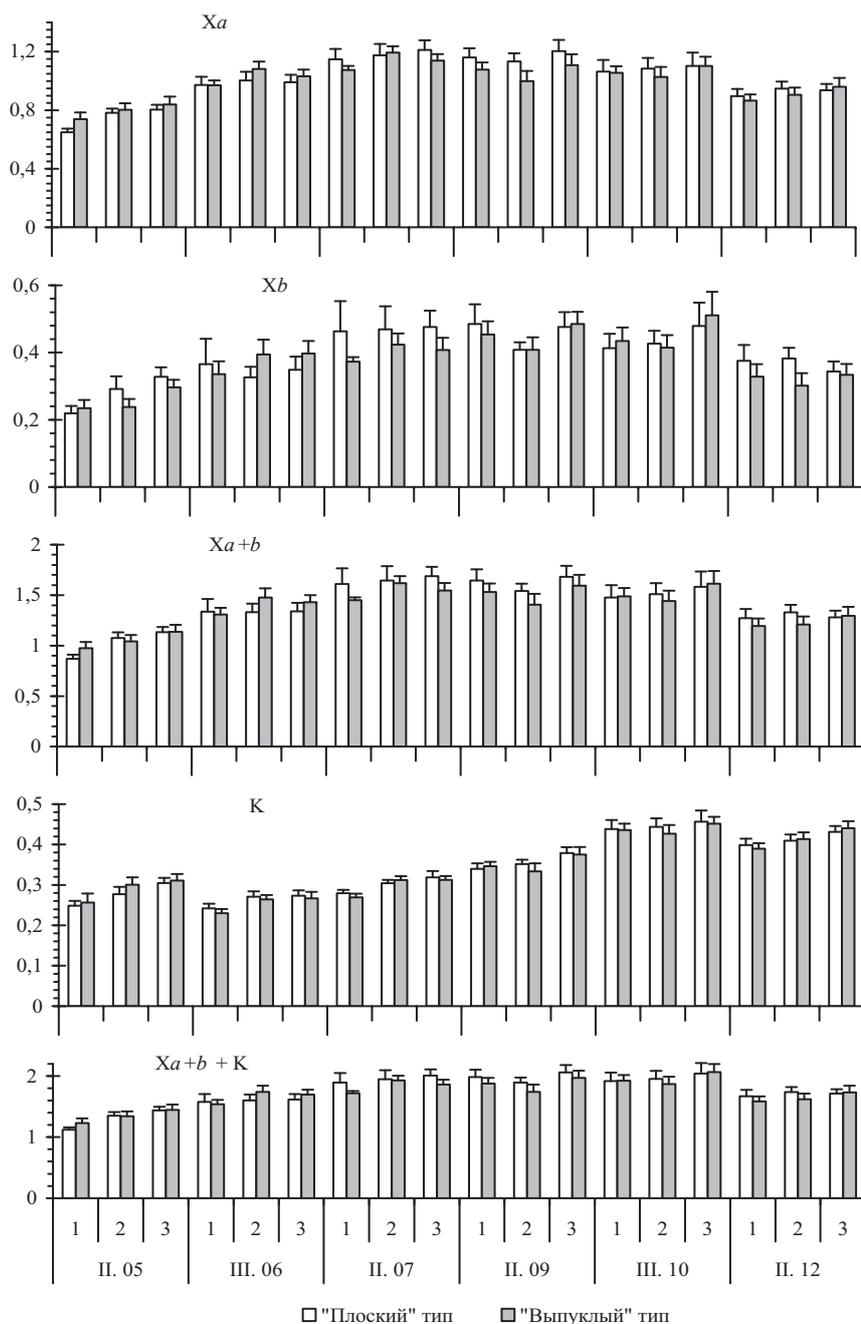
**Рис. 2.** Индивидуальная изменчивость относительных показателей содержания хлорофиллов и каротиноидов (коэффициент вариации, %) в хвое разного возраста у форм сосны с разным типом апофиза семенных чешуй  
На рис. 2 и 4: ССК – доля хлорофиллов светособирающего комплекса

торов внешней среды и фенологических фаз развития (рис. 1, рис. 2).

В начале роста побегов в длину (в середине мая) наблюдается более высокий уровень индивидуальной изменчивости концентрации в однолетней хвое хлорофилла *a* в выборках деревьев сосны с «выпуклой» формой апофиза семенных чешуй ( $C.V. = 19\%$ ) по сравнению с сосной с «плоской» формой апофиза ( $C.V. = 12\%$ ;  $F = 3,33$ ;  $F_{0,05} = 3,30$ ) и суммарного содержания фотосинтетических пигментов ( $C.V. = 20\%$  и  $C.V. = 12\%$ , соответственно;  $F = 3,43$ ;  $F_{0,05} = 3,30$ ). Различия деревьев сосны с «выпуклой» формой апофиза между собой по этим показателям в начале роста имеют более выраженный характер, нежели у сосны с «плоской» формой апофиза. В периоды активного роста (конец июня) и его завершения (середина июля) индивидуальная вариабельность содержания хлорофиллов, их относительных количеств, соотношения хлорофиллов и каротиноидов, доли общего фонда пигментов, локализованных в ССК, напротив, больше в выборке деревьев с «плоской» формой апофиза ( $F = 3,5-74,1$ ;  $p < 0,05$ ). Перед перезимовкой и в зимний период значимых различий между рассматриваемыми формами в уровнях индивидуальной изменчивости не наблюдается. По-видимому, это связано со снижением фотосинтетической способности деревьев этих форм в эти периоды, что нивелирует их индивидуальные различия.

По данным наблюдений 2016 года, выявлено общее сходство в характере сезонной динамики содержания фотосинтетических пигментов хвои одно-, двух-, и трехлетнего возраста у форм сосны с «выпуклым» и «плоским» типом апофиза семенных чешуй (рис. 3).

В связи с теплой и достаточно сухой осенью 2016 года (таблица) продолжительность летнего максимума накопления пигментов растягивается на сентябрь, несколько снижаясь только в начале зимы. Различия в концентрации хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов и общего содержания фотосинтетических пигментов (независимо от возраста хвои) между маем и другими месяцами у обеих форм сосны в большинстве случаев достоверны на принятых уровнях значимости *t*-критерия. Концентрация каротиноидов в разновозрастной хвое разных форм сосны достоверно увеличивается с мая по октябрь (*t*-критерий,  $p < 0,05$ ). С наступлением холодов в зимний период хлорофилл подвергается интенсивному разрушению. При очень низких температурах в зимний период распад хлорофилла хвойных превышает его синтез. По нашим данным перед перезимовкой хлорофилл *b* разрушается более интенсивно по сравнению с хлорофиллом *a*. Между выборками деревьев разных форм, различающихся типом формирования апофиза семенных чешуй, не обнаружено достоверных различий ( $t < t_{0,05}$ ) за весь период наблюдений (май – декабрь 2016 года) в коли-



**Рис. 3.** Сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов (среднее значение с ошибкой) в хвое разного возраста у форм сосны с разным типом апофиза семенных чешуй

честве и соотношении пигментов фотосинтетического комплекса хвои разного возраста, что свидетельствует об общем характере их пигментообразования.

Изменения соотношений пигментов – важные и чувствительные показатели физиологического состояния направленности адаптивных реакций растений в стрессовых условиях [14]. Средняя величина отношения содержания хлорофилла  $a$  к хлорофиллу  $b$  в выборках деревьев колеблется по месяцам (с мая по декабрь) от 2,3 до 3,1 (форма с «плоским» типом апофиза) и от 2,3 до 3,4 (форма с «выпуклым» типом апофиза) (рис. 4).

Известно [22], что водный стресс (в том числе и в случае насыщения почвы водой вокруг корней растений) наиболее сильно действует на светособирающий хлорофилл  $a/b$ -белковый комплекс. Ранее было установлено [20], что в сосняках сфагновой группы адаптация фотосинтезирующего аппарата деревьев сосны к воздействию внешних факторов происходит через увеличение емкости ССК. Показано [23], что увеличение величины соотношения хлорофиллов  $a$  и  $b$  свидетельствует о негативном влиянии внешней среды на ССК хлоропластов хвои. По нашим данным, доля хлорофиллов, локализованных в ССК, в среднем по месяцам

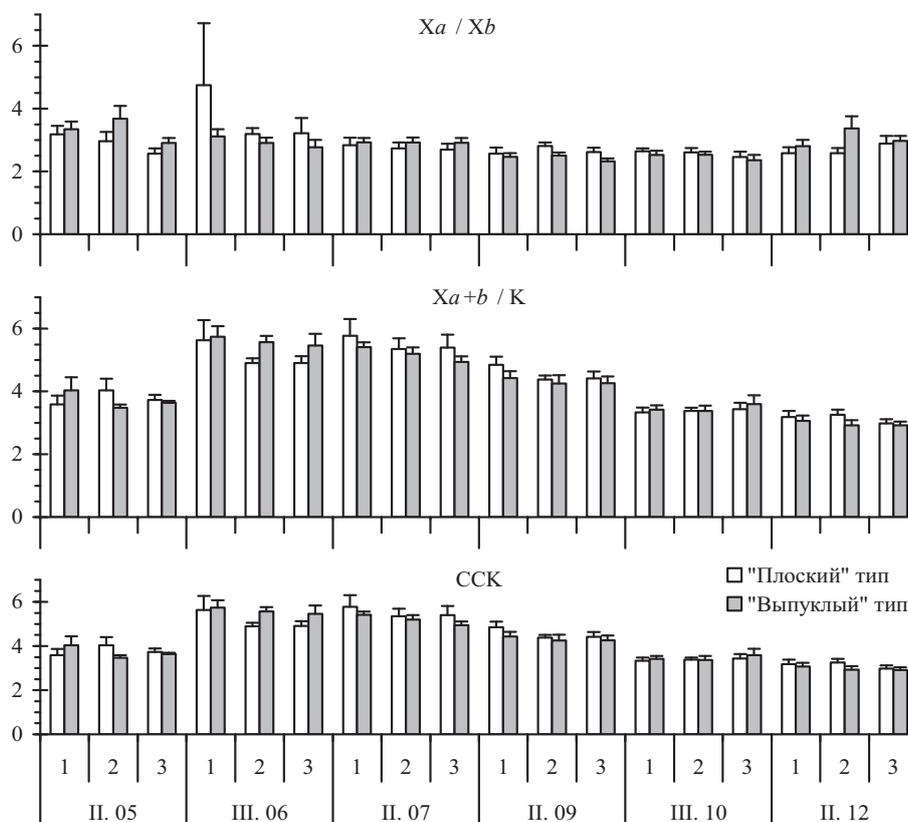
**Метеорологические показатели  
в районе исследования (2016 г.)**

| Месяц    | Среднемесячная температура воздуха, °С | Количество осадков, мм |
|----------|--|------------------------|
| Апрель   | 3,8                                    | 29,1                   |
| Май      | 11,5                                   | 22,2                   |
| Июнь     | 13,8                                   | 50,2                   |
| Июль     | 19,2                                   | 118,7                  |
| Август   | 16,1                                   | 85,1                   |
| Сентябрь | 9,0                                    | 41,1                   |
| Октябрь  | 3,0                                    | 21,7                   |
| Ноябрь   | -7,5                                   | 28,6                   |
| Декабрь  | -7,2                                   | 59                     |

(с мая по декабрь) составляет 50–60 % (сосна с «выпуклой» формой апофиза) и 53–65 % (сосна с «плоской» формой апофиза). Эта амплитуда связана с адаптацией фотосинтетического аппарата разных форм сосны к световым условиям в высоких широтах [24, 21].

Учитывая достоверные различия ( $t > t_{0,05}$ ) относительных величин концентрации хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* в мае и сентябре, мае и октябре, можно отметить более выраженную

адаптивную реакцию у сосны с «выпуклым» типом апофиза, чем у сосны с «плоским» типом апофиза на воздействие стрессовых факторов в условиях постоянного избыточного увлажнения почв. Изменение величины отношения концентрации хлорофиллов *a* и *b* к содержанию каротиноидов рассматривается как приспособительная реакция ССК фотосинтетических пигментов на условия среды. У обеих форм сосны четко выражен летний максимум этого показателя в хвое разного возраста с понижением весной, осенью и, особенно перед перезимовкой и зимой (на принятых уровнях значимости *t*-критерия). Достоверных различий относительных показателей содержания хлорофилла *a* и *b*, суммы хлорофиллов и каротиноидов в хвое разного возраста у деревьев обеих форм не выявлено. Можно отметить некоторую тенденцию к уменьшению доли хлорофиллов в ССК в условиях длинного светового дня (середина мая) по сравнению с самым коротким днем (середина декабря) у обеих форм сосны. Кроме того, у сосны с «выпуклой» формой апофиза подобная тенденция наблюдается и в весенний период по сравнению с осенним. Это связано с адаптацией фотосинтетического аппарата деревьев к световым условиям в высоких широтах. Достоверных различий между формами сосны по доле хлоро-



**Рис. 4.** Сезонная динамика относительных показателей хлорофиллов и каротиноидов (среднее значение с ошибкой) в хвое разного возраста у форм сосны с разным типом апофиза семенных чешуй

филлов в ССК не наблюдается ( $t$ -критерий,  $p > 0,05$ ). Таким образом, адаптивные реакции деревьев обеих форм сосны на действие факторов внешней среды в условиях постоянного избыточного увлажнения схожи.

Результаты дисперсионного анализа подтверждают достоверность сезонных изменений содержания фотосинтетических пигментов, относительной величины хлорофиллов и каротиноидов в хвое одно-, двух- и трехлетнего возраста ( $F = 2,40-63,93$ ;  $F_{0,05} = 2,39$  (однофакторный анализ) и  $F_{0,05} = 2,98$  (двухфакторный анализ)). В начале роста побегов (в середине мая) установлены достоверные различия одно-, двух- и трехлетней хвои по содержанию фотосинтетических пигментов в выборке деревьев с «плоской» формой апофиза семенных чешуй ( $t = 3,03-4,45$ ;  $t_{0,05} = 2,26$ ). Это подтверждается результатами двухфакторного дисперсионного анализа ( $F = 5,04-7,88$ ;  $F_{0,05} = 3,17$ ). В вегетационный и зимний сезоны методом двухфакторного дисперсионного анализа доказано влияние фактора «возраст хвои» на изменчивость содержания каротиноидов. В хвое однолетнего возраста весной существенно меньше концентрация хлорофилла  $a$ , суммы хлорофиллов  $a$  и  $b$  по сравнению с двух-, трехлетней хвоей. В выборке деревьев с «выпуклой» формой в период активного роста побегов (конец июня) и завершения роста (середина июля) в однолетней хвое существенно меньше содержание каротиноидов по сравнению с хвоей старшего возраста ( $t = 2,28-3,27$ ;  $t_{0,05} = 2,26$ ). Достоверность различий по содержанию каротиноидов в хвое разного возраста у обеих форм в связи с сезонной изменчивостью подтверждается результатами двухфакторного дисперсионного анализа ( $F = 8,10-8,89$ ;  $p < 0,001$ ), а также общего содержания фотосинтетических пигментов у формы с «выпуклым» типом апофиза ( $F = 3,89$ ;  $p < 0,05$ ).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях постоянного избыточного увлажнения почвы северной тайги индивидуальная изменчивость содержания хлорофиллов  $a$  и  $b$  и каротиноидов, их относительных величин и ССК в хвое разного возраста чаще соответствует среднему ( $C.V. = 13-20\%$ ) и повышенному ( $C.V. = 21-30\%$ ) уровням. В хвое одно-, двух-, трехлетнего возраста в различные календарные периоды коэффициенты вариации показателей пигментного комплекса у форм сосны могут различаться. В период активной вегетации между выборками деревьев сосны с «выпуклой» и «плоской» формой апофиза семенных чешуй могут наблюдаться значительные различия в уровнях индивидуальной вариабельности в содержании хлорофиллов  $a$  и  $b$ , каротиноидов и их отно-

сительных величин в пигментном комплексе. Различия деревьев сосны с «выпуклой» формой апофиза между собой по этим показателям в начале роста имеют более выраженный характер по содержанию в однолетней хвое хлорофилла  $a$  и общего содержания фотосинтетических пигментов ( $C.V. = 19-20\%$ ), чем у сосны с «плоской» формой апофиза ( $C.V. = 12\%$ ). Это может быть вызвано различиями в широте нормы реакции деревьев этих форм на сезонные изменения факторов внешней среды и фенологических фаз развития. Выявлено общее сходство в характере сезонной динамики концентрации фотосинтетических пигментов хвои одно-, двух-, трехлетнего возраста и разных форм сосны. Адаптивные реакции деревьев разных форм на действие внешних факторов в условиях постоянного избыточного увлажнения почвы схожи. Это указывает на общий характер их пигментообразования. Вместе с тем в начале роста побегов у сосны с «плоской» формой апофиза семенных чешуй в хвое двух-, трехлетнего возраста наблюдается более интенсивное накопление хлорофиллов по сравнению с однолетней хвоей. У сосны с «выпуклой» формой апофиза содержание каротиноидов в однолетней хвое в период роста побегов меньше по сравнению с хвоей старших возрастов. Формирование пигментного фонда связано со сроками прохождения фенологических фаз развития у деревьев разных форм. Можно отметить более выраженную адаптивную реакцию у сосны с «выпуклым» типом апофиза, чем у сосны с «плоским» типом апофиза на воздействие стрессовых факторов в условиях постоянного избыточного увлажнения почв, учитывая существенные различия относительных величин концентрации хлорофилла  $a$  к хлорофиллу  $b$  в весенний и осенний периоды. Наблюдается тенденция к уменьшению доли хлорофиллов в ССК в условиях длинного светового дня (середина мая) по сравнению с самым коротким днем (в середине декабря) у обеих форм сосны. Это связано с адаптацией фотосинтетического аппарата деревьев к световым условиям в высоких широтах.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 191 с.
2. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1972. 284 с.
3. Физиологические основы селекции растений / Под ред. Удовенко Г.В. СПб.: ВИР, 1995. Т. 2. С. 55-60.
4. Чернодубов А.И. Состав эфирных масел и структура популяции сосны обыкновенной // Фенетика природных популяций: Мат-лы IV Всесоюзного совещ. М.: Наука, 1990. С. 311-312.

5. Индивидуальная изменчивость метаболических показателей ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения / Е.М. Теребова, Н.А. Галибина, Т.А. Сазонова, Т.Ю. Таланова // Лесоведение. 2003. № 1. С. 73-77.
6. Тарханов С.Н. Состояние лесных экосистем в условиях атмосферного загрязнения на европейском Севере: Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук: 03.02.08. Сыктывкар, 2011. 38 с.
7. Тарханов, С.Н. Внутрипопуляционная изменчивость биохимических признаков и повреждаемость хвои у разных форм *Pinus Sylvestris* (Pinaceae) в северотаежных сфагновых сосновых лесах при аэротехногенном загрязнении // Растительные ресурсы. 2016. Т. 52. № 4. С. 79-100.
8. Попов П.П. Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири // Лесоведение. 1999. № 1. С. 68-73.
9. Путенихин В.П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: Автореф. дис. ....д-ра. биол. наук. 06.03.01. Красноярск, 2000. 48 с.
10. Абдуллина Д.С., Петрова И.В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной по фенотипическим признакам на северо-восточном пределе ареала // Аграрный вестник Урала. 2012. № 9. С. 34-36.
11. Петров С.А. О генотипической обусловленности фенотипа в популяциях древесных растений // Фенетика природных популяций: Материалы IV Всесоюзного совещания. Москва. 1990. С.214-215.
12. Видякин А.И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) // Экология. 2001. № 3. С. 197-202.
13. Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А., Анишуква Ю.Е. Морфоструктурные особенности и изменчивость биохимических признаков форм *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в условиях избыточного увлажнения почв северной тайги // Растительные ресурсы. 2014. Вып. 4. С. 63-74.
14. Пигментный комплекс растений природной флоры Европейского Северо-Востока / Т.К. Головки, И.В. Дальке, О.В. Дымова, И.Г. Захожий, Г.Н. Табаченкова // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2010. Т. 1. С. 39-46.
15. Веретенников А.В. Влияние временного избыточного увлажнения на физиологические процессы древесных растений. М.: Наука, 1964. 87 с.
16. Современные проблемы биохимии. Методы исследования / Под. ред. Чиркина А.А. Минск: Высшая школа, 2013. С. 461-462.
17. Lichenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. Vol. 148. P. 350-382.
18. Lichenthaler, H.K. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plant // J. Plant Physiol. 1996. Vol. 148. P. 4-14.
19. Свалов В.В. Вариационная статистика. М.: Лесная промышленность, 1977. 178 с.
20. Тарханов С.Н. Формы внутрипопуляционной изменчивости хвойных в условиях атмосферного загрязнения (на примере Северо-Двинского бассейна). Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2010. 230 с.
21. Аганина Ю.Е., Тарханов С.Н. Изменчивость биохимических показателей и адаптация краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в условиях избыточного увлажнения // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2016. Т. 18. № 2. С. 10-14.
22. Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений: Пер с англ. М.: Лесн. Пром-ть, 1983. 464 с.
23. Тарханов С.Н., Прожерина Н.А., Коновалов В.Н. Лесные экосистемы Северной Двины в условиях атмосферного загрязнения: диагностика состояния. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 333 с.
24. Тарханов С.Н., Бирюков С.Ю. Морфоструктура и изменчивость биохимических признаков популяций сосны (*Pinus sylvestris* L.) в стрессовых условиях устья Северной Двины // Сиб. экол. журн. 2014. № 2. С. 319-327.

**VARIABILITY OF PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS CONTENT IN NEEDLES  
OF PINE WITH DIFFERENT FORM OF SEED SCALES APOPHYSIS  
UNDER PERMANENT EXCESSIVE SOIL MOISTURE**

© 2018 Yu. E. Aganina S. N. Tarkhanov, N.A. Prozherina

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, Arkhangelsk

Variability and a comparative estimate of the photosynthetic pigments content in needles of one, two and three years old in two pine forms (*Pinus sylvestris* L.) under permanent excessive moisture of the northern taiga soils of the lower reaches of the Northern Dvina was studied. Forms of pine was distinguished by the type of development of the apophyses of the scales (f. *gibba* Christ – “convex”, f. *plana* Christ – “flat”, according to the method of L.F. Pravdin (1964). The levels of individual variability of the content of chlorophylls and carotenoids, their relative indices in different calendar periods are determined. A similarity in the character of the seasonal dynamics of the concentration of photosynthetic pigments of needles of different ages in pine with a “convex” and “flat” form of apophyses is established. Forms with different types of apophysis on peat bog soils do not differ significantly in the content of chlorophylls and carotenoids, relative values in the pigment complex of needles. This indicates the general nature of pigment formation and the similarity of adaptive reactions to environmental factors under the permanent soil moisture excess. In the spring, more intensive accumulation of chlorophylls was observed in two- and three-year-old needles compared with the one year-old needles for pine with a “flat” form of the apophyses. Concentration of carotenoids in the one-year needles was less in comparison

with the needles of older ages for pine with the “convex” form of the apophysis. The pigment formation was associated with phenological phases of development in trees of different forms. Differences of pine trees with a convex shape of apophyses at the beginning of growth were more evident in the content of chlorophyll a in the one-year-old needles and the total content of photosynthetic pigments ( $CV = 19-20\%$ ) than in the pine with the “flat” form of the apophysis ( $CV = 12\%$ ). Pine with a “convex” type of apophysis had a more definite adaptive response to stress factors under of permanent excessive soil moisture in comparison with the pine with a “flat” type of apophysis. There is a tendency to decrease the proportion of chlorophylls in the light-harvesting complex in a long light day (in May) compared to the shortest day (in December) in both forms of pine. This is due to the adaptation of the photosynthetic apparatus of trees to light conditions in high latitudes.

*Keywords:* pine, the shape of the apophyses of the seed scales, “convex” and “flat” types, one-, two-, three-year needles, photosynthetic pigments, chlorophylls, carotenoids, light harvesting complex (LHC), permanent excessive soil moisture, northern taiga.

---

*Yuliya Aganina, Postgraduate Student in Laboratory of Population Ecology. E-mail: julja-a30@rambler.ru*

*Sergej Tarkhanov, Doctor of Biology, Head of Laboratory of Population Ecology. E-mail: tarkse@yandex.ru*

*Nadezhda Prozherina, Candidate of Biology, Senior Researcher in Laboratory of Population Ecology.*

*E-mail: pronad1@yandex.ru*