

Научная статья

УДК 582.475.4:631.524.6

DOI: 10.37482/0536-1036-2026-1-64-77

## Динамика фотосинтетического пигментного комплекса сосны обыкновенной в связи с климатическими факторами на Европейском Севере

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

**Н.А. Прожерина**, *канд. биол. наук, ст. науч. сотр.*; ResearcherID: [A-5917-2013](https://orcid.org/0000-0002-5067-7007),  
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5067-7007>

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

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

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лавёрова УрО РАН, просп. Никольский, д. 20, г. Архангельск, Россия, 163020; [tarkse@yandex.ru](mailto:tarkse@yandex.ru)<sup>✉</sup>, [pronad1@yandex.ru](mailto:pronad1@yandex.ru), [aviatorov8@mail.ru](mailto:aviatorov8@mail.ru), [julja-a30@rambler.ru](mailto:julja-a30@rambler.ru)

---

Поступила в редакцию 05.10.24 / Одобрена после рецензирования 26.12.24 / Принята к печати 27.12.24

---

**Аннотация.** Более высокую чувствительность к климатическим изменениям среди древесных пород имеют хвойные, в частности, сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Целью работы является оценка динамики содержания фотосинтетических пигментов в хвое сосны обыкновенной в связи с изменением климатических факторов в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги. Исследование проводили в кустарничково-сфагновых сосняках на болотных торфяных почвах в устье р. Северной Двины. На постоянных пробных площадях в период с 1998 по 2019 гг. у 20–50 деревьев сосны отбирали образцы 1-летней хвои, у которой фотометрическим методом определяли содержание хлорофиллов и каротиноидов. Изучение сезонной динамики показателей фотосинтетического пигментного комплекса хвои сосны, проведенное в 2013–2016 гг., показало, что содержание зеленых пигментов начинает существенно снижаться только при наступлении морозов в ноябре. Положительная температура в сентябре–октябре способствует синтезу хлорофиллов, что может негативно сказаться на закаливании деревьев перед зимовкой. В осенне-зимний период наблюдается активное накопление в хвое каротиноидов, что следует рассматривать как адаптивную реакцию, направленную на развитие устойчивости фотосинтетического аппарата сосны к меняющимся условиям среды. В мае–июне 1998–2019 гг. установлено сходство в динамике среднемесячной температуры воздуха и содержания хлорофилла *a* и каротиноидов в хвое. Для этого промежутка времени отмечена положительная корреляция концентрации хлорофилла *a* с температурой воздуха. Таким образом, в начале и в период активной вегетации в условиях северной тайги положительная температура оказывает стимулирующее действие на формирование фотосинтезирующего аппарата хвои сосны. В условиях избыточного увлажнения за 20 лет количество осадков не оказало значительного влияния на содержание фотосинтетических пигментов в хвое сосны.

**Ключевые слова:** *Pinus sylvestris* L., динамика фотосинтетических пигментов, климатические факторы, температура, количество осадков, избыточное увлажнение

**Благодарности:** Исследование выполнено в рамках госзадания ФИЦ комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лавёрова УрО РАН (проект № FUUW-2025-0003, № ГР 125021902596-8).

**Для цитирования:** Тарханов С.Н., Прожерина Н.А., Пинаевская Е.А., Аганина Ю.Е. Динамика фотосинтетического пигментного комплекса сосны обыкновенной в связи с климатическими факторами на Европейском Севере // Изв. вузов. Лесн. журн. 2026. № 1. С. 64–77. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2026-1-64-77>

Original article

## Dynamics of the Photosynthetic Pigment Complex of Scots Pine in Relation to Climatic Factors in the European North

**Sergei N. Tarkhanov**<sup>✉</sup>, Doctor of Biology, Laboratory Chief, Chief Research Scientist;

ResearcherID: [ABG-7237-2020](https://orcid.org/0000-0001-9037-8995), ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9037-8995>

**Nadezhda A. Prozherina**, Candidate of Biology, Senior Research Scientist;

ResearcherID: [A-5917-2013](https://orcid.org/0000-0002-5067-7007), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5067-7007>

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

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

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

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6069-8979>

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, prosp. Nikolskiy, 20, Arkhangelsk, 163020, Russian Federation; [tarkse@yandex.ru](mailto:tarkse@yandex.ru)<sup>✉</sup>, [pronad1@yandex.ru](mailto:pronad1@yandex.ru), [aviatorov8@mail.ru](mailto:aviatorov8@mail.ru), [julja-a30@rambler.ru](mailto:julja-a30@rambler.ru)

---

Received on October 5, 2024 / Approved after reviewing on December 26, 2024 / Accepted on December 27, 2024

---

**Abstract.** Among tree species, conifers, in particular Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) have a higher sensitivity to climate change. The aim of the work has been to assess the dynamics of photosynthetic pigments in connection with changes in climatic factors under conditions of constant excessive moistening in the soils of the northern taiga. The research has been conducted in dwarf shrub-shpagnun pine forests on bog peat soils at the mouth of the Northern Dvina River. In the period from 1998 to 2019, samples of 1-year-old needles have been collected from 20–50 pine trees in permanent sample plots, and the chlorophyll and carotenoid content has been determined using the photometric method. A study of the seasonal dynamics of the photosynthetic pigment complex of pine needles conducted in 2013–2016 has shown that the content of green pigments begins to decrease significantly only with the onset of frost in November. The positive temperature in September and October promotes the synthesis of chlorophylls, which can negatively affect the process of hardening trees before overwintering. In the autumn-winter period, there is an active accumulation of carotenoids in the needles, which should be considered as an adaptive response aimed at developing the resistance of the pine photosynthetic apparatus to changing environmental conditions. In May–June 1998–2019, a similarity has been found in the dynamics of the average monthly air temperature and the content of chlorophyll *a* and carotenoids in the needles. During this period, a positive correlation has been observed between the concentration of chlorophyll *a* and the air temperature. Thus, at the beginning and during the active growing season in the northern taiga, positive temperatures have a stimulating effect on the formation of the photosynthetic apparatus of pine needles. In conditions of excessive moistening over a 20-year period, the amount

of precipitation has not had a significant effect on the content of photosynthetic pigments in pine needles.

**Keywords:** *Pinus sylvestris* L., dynamics of photosynthetic pigments, climatic factors, temperature, amount of precipitation, excessive moistening

**Acknowledgements:** The study was carried out within the framework of the state assignment for the N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (project no. FUUW-2025-0003, no. GR 125021902596-8).

**For citation:** Tarkhanov S.N., Prozherina N.A., Pinaevskaya E.A., Aganina Yu.E. Dynamics of the Photosynthetic Pigment Complex of Scots Pine in Relation to Climatic Factors in the European North. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2026, no. 1, pp. 64–77. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2026-1-64-77>

### Введение

Изменение климата оказывает влияние на лесные экосистемы, что обуславливает необходимость разработки стратегии ведения лесного хозяйства в новых условиях. Согласно расчетам, выполненным для Пятого оценочного доклада МГЭИК [17], в XXI в. в северных широтах прогнозируется наиболее сильное потепление, связанное с увеличением осадков. Изменение глобальной приземной температуры в конце XXI в., вероятно, превысит 1,5–2,0 °C по сравнению с периодом 1850–1900 гг. Потепление климата на территории России более значительно, чем глобальное. По сведениям Росгидромета [3], средний для России линейный тренд к повышению температуры в 1976–2012 гг. составил 0,043 °C в год. Наиболее быстро (0,052 °C в год) температура растет на европейской территории России. Более выраженное потепление наблюдается в зимний и весенний периоды – до 0,4 °C за 10 лет (зимой – над континентом, весной – в высоких широтах) [10]. В Архангельской области с 1966 г. наблюдается устойчивое повышение средней температуры воздуха [5]. В целом по стране тренд годовых сумм осадков положительный (0,8 мм в месяц за 10 лет). Наименьшее увеличение суммы годовых осадков отмечается в европейской части, Приамурье и Приморье (на 0,5 мм в месяц за 10 лет). В этих регионах осадки явно увеличиваются лишь весной (на 1,5 мм в месяц), а летом – уменьшаются (на 0,8 мм в месяц за 10 лет) [8]. Данные Росгидромета показывают, что на севере страны ожидается повышение количества осадков как в зимний, так и в летний периоды [6]. По прогнозу специалистов в области глобальной экологии, Европейский Север (Баренц-регион) может оказаться эпицентром климатических изменений. Зона гидротермического оптимума сместится к северу. Анализ температурных данных за 1814–2014 гг., полученных метеостанцией «Архангельск», показал тренд на увеличение среднегодовой температуры воздуха с 0,4 °C в XIX в. до 1,0 °C в XX в. При этом наблюдался рост температуры по всем сезонам.

Древесные породы имеют различную отзывчивость на изменения факторов окружающей среды. Многие авторы приходят к выводу о большей чувствительности хвойных деревьев к климатическим изменениям по сравнению с лиственными [19, 28]. При оценке влияния климатических изменений на древесную растительность рассматриваются как краткосрочные, так и долгосрочные эффекты [24, 25]. Долгосрочные отклики в лесных экосистемах связаны не только с термическими изменениями, но и с изменениями режима увлажнения, инсоляции, распространения патогенов и другими факторами. Долгосрочные

изменения в лесных экосистемах могут сопровождаться физиологическими и генетическими перераспределениями у всех видов [24] и растянуться по времени на несколько поколений [15, 26, 29]. В связи с генетическими изменениями виды должны пройти «эволюционную адаптацию» [20]. При устойчивом потеплении следует ожидать повышения продуктивности лесов за счет сдвигов в продолжительности вегетационного периода и сроков роста деревьев, усиления их фотосинтетической активности [15, 25], с другой стороны, возможно снижение производительности в результате уменьшения уровня осадков и возникновения засухи [22].

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, в т. ч. климатическими. Географическое положение и климат района влияют на соотношение форм фотосинтетических пигментов растений. Варьирование структурно-функциональных параметров фотосинтетического аппарата растений связано с их адаптацией к климату [30].

Зеленые пигменты и каротиноиды обуславливают работу фотосинтезирующего аппарата растений. Их содержание и соотношение в хвое коррелируют с резистентностью и могут выступать индикатором устойчивости к неблагоприятным факторам среды [7]. У хвойных пород наблюдается сезонная реорганизация фотосинтезирующей системы хлоропластов, количественные и качественные изменения пигментного фонда хвои [9, 14, 23, 27]. Известно, что адаптация пигментного аппарата происходит путем трансформации светособирающего пигментного комплекса [21]. В условиях высокой инсоляции часто наблюдается повышение доли каротиноидов, выполняющих в данных условиях функцию защиты от фотоингибирования [18]. Поскольку считается, что хлорофилл *b* находится в пигмент-белковых светособирающих комплексах фотосистемы II, то изменение соотношения хлорофиллов *a/b* может быть связано с изменением ее функционирования [16]. Во влажных местообитаниях, где корневые системы древесных растений затоплены поверхностными водами с низким содержанием кислорода, листья имеют значительно меньше пластидных пигментов и более низкую физиологическую активность, чем в лесорастительных условиях с более дренированными почвами [1].

Цель исследования – оценка динамики содержания фотосинтетических пигментов в хвое сосны обыкновенной в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги в связи с изменением климатических факторов.

#### *Объекты и методы исследования*

Объектом исследования была сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), произрастающая в условиях постоянного избыточного увлажнения на верхних торфяных почвах северной тайги в устье р. Северной Двины (рис. 1).

В период с 1998 по 2019 гг. на постоянных пробных площадях в сосняках кустарничково-сфагновых у 20–50 деревьев сосны возрастом 80–100 лет отбирали образцы хвои (не менее 20 1-летних побегов с 1 дерева). В лабораторных условиях в 1-летней хвое фотометрически устанавливали содержание фотосинтетических пигментов [11]. Измеряли оптическую плотность раствора для определения концентрации: хлорофилла *a* – при длине волны 665 нм, хло-

рофилла  $b$  – 649 нм, каротиноидов – 440,5 нм, соответствующих максимуму поглощения пигментами в растворителе (96%-м этаноле). Рассчитывали концентрацию пигментов в вытяжке по формулам [11]. Климатические факторы – температуру воздуха и количество осадков оценивали по данным метеостанции «Архангельск», находящимся в открытом доступе на сайтах Северо-Евразийского климатического центра [13] и «Гисметео» [4].

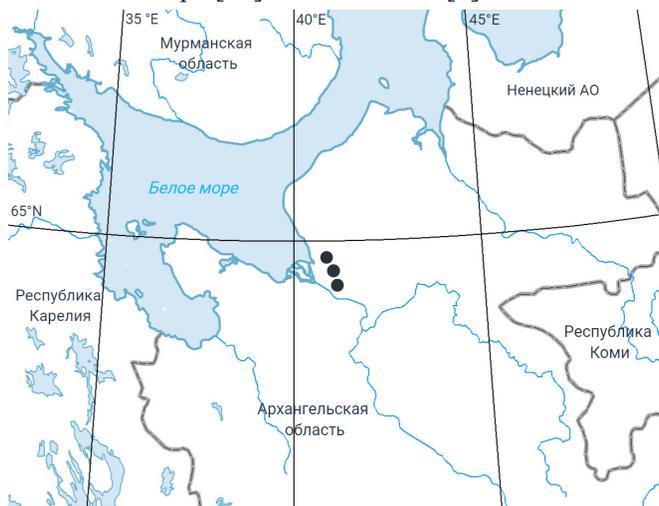
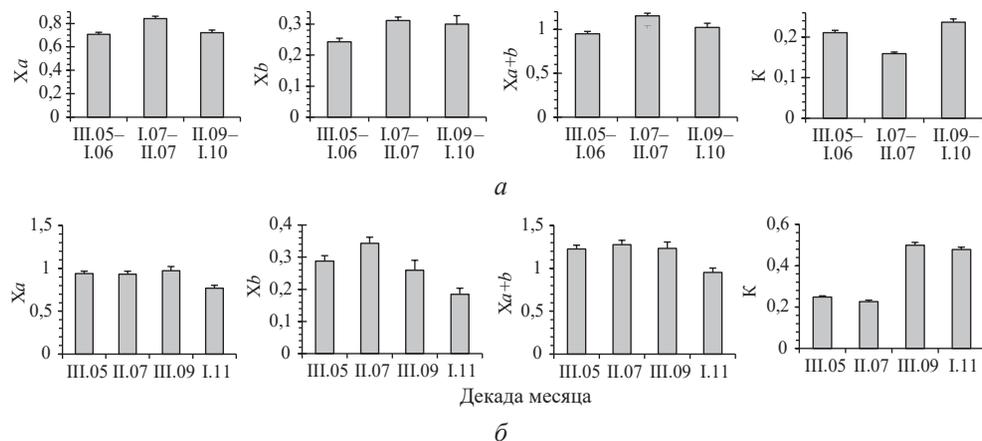


Рис. 1. Карта-схема расположения пробных площадей

Fig. 1. The schematic map showing the location of sample plots

### Результаты исследования и их обсуждение

Согласно полученным результатам (рис. 2), в 2013 г. наблюдались существенные различия между содержанием в 1-летней хвое хлорофилла  $a$  ( $0,84 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ), хлорофилла  $b$  ( $0,31 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ) и суммарным содержанием хлорофиллов  $a$  и  $b$  ( $1,15 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ) в июле и их концентрацией в конце мая – начале июня ( $0,71$ ,  $0,24$  и  $0,95 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$  соответственно), а также содержанием хлорофилла  $a$  ( $0,72 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ) в конце сентября – начале октября. Содержание каротиноидов существенно увеличилось осенью ( $0,24 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ) по сравнению с весенне-летним периодом ( $0,16$ – $0,21 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ). Различия показателей достоверны на 5%-м уровне значимости (табл. 1).



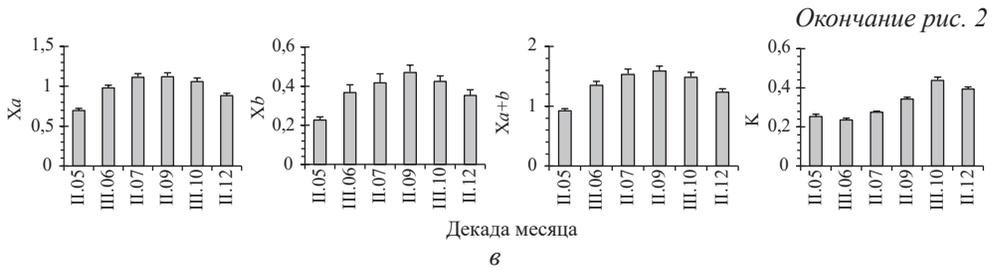


Рис. 2. Сезонная динамика показателей фотосинтетического пигментного комплекса (среднее значение с ошибкой по 2 декадам) 1-летней хвои сосны: *a* – 2013 г.; *б* – 2015 г.; *в* – 2016 г. *Xa*, *Xb*, *K* – содержание хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов соответственно,  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$  сухой массы

Fig. 2. The seasonal dynamics of the photosynthetic pigment complex indices (average value with error over 2 decades) of 1-year pine needles: *a* – 2013; *б* – 2015; *в* – 2016. *Xa*, *Xb*, *K* – content of chlorophylls *a*, *b* and carotenoids, respectively,  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$  dry weight

Таблица 1

**Достоверность различий показателей фотосинтетических пигментов  
в 1-летней хвое сосны ( $t_{0,05} = 2,10$ ;  $q_{s0,05} = 2,10$ )  
The reliability of differences in photosynthetic pigment indices  
in 1-year-old pine needles ( $t_{0,05} = 2.10$ ;  $q_{s0,05} = 2.10$ )**

Год	Сравниваемые периоды (декада месяца)	Показатель	<i>Xa</i>	<i>Xb</i>	<i>Xa+b</i>	<i>K</i>
2013	III.05–I.06	t	<b>5,01</b>	<b>4,25</b>	<b>5,04</b>	<b>7,03</b>
	I.07–II.07	$q_s$	<b>3,84</b>	<b>3,32</b>	<b>3,96</b>	<b>5,42</b>
	III.05–I.06	t	0,47	1,82	1,30	<b>2,71</b>
	III.09–I.10	$q_s$	0,02	1,58	0,86	<b>2,32</b>
	I.07–II.07	t	<b>3,94</b>	0,35	<b>2,31</b>	<b>9,07</b>
	III.09–I.10	$q_s$	<b>3,30</b>	0,27	2,06	<b>8,41</b>
2015	III.05	t	0,14	<b>2,13</b>	0,73	<b>2,23</b>
	II.07	$q_s$	0,12	1,76	0,59	1,97
	III.05	t	0,60	0,81	0,06	<b>17,28</b>
	III.09	$q_s$	0,48	0,66	0,05	<b>15,02</b>
	III.05	t	<b>3,87</b>	<b>4,10</b>	<b>4,10</b>	<b>18,05</b>
	I.11	$q_s$	<b>3,10</b>	<b>3,63</b>	<b>3,39</b>	<b>14,64</b>
	II.07	t	0,67	<b>2,29</b>	0,48	<b>17,81</b>
	III.09	$q_s$	0,55	1,95	0,39	<b>15,22</b>
	II.07	t	<b>3,43</b>	<b>5,87</b>	<b>4,45</b>	<b>18,46</b>
	I.11	$q_s$	<b>2,76</b>	<b>5,08</b>	<b>3,66</b>	<b>16,31</b>
	III.09	t	<b>3,44</b>	2,07	<b>3,08</b>	1,22
	I.11	$q_s$	<b>2,70</b>	1,82	<b>2,48</b>	1,08
2016	II.05	t	<b>6,77</b>	<b>3,26</b>	<b>5,49</b>	1,10
	III.06	$q_s$	<b>6,38</b>	<b>3,53</b>	<b>5,73</b>	0,87
	II.05	t	<b>9,19</b>	<b>3,95</b>	<b>7,02</b>	1,59
	II.07	$q_s$	<b>8,62</b>	<b>3,48</b>	<b>6,30</b>	1,53
	II.05	t	<b>8,80</b>	<b>6,41</b>	<b>8,55</b>	<b>5,99</b>
	II.09	$q_s$	<b>8,25</b>	<b>5,60</b>	<b>7,75</b>	<b>5,13</b>
	II.05	t	<b>6,98</b>	<b>5,99</b>	<b>6,98</b>	<b>10,19</b>
	III.10	$q_s$	<b>7,86</b>	<b>6,52</b>	<b>7,98</b>	<b>10,82</b>
II.05	t	<b>4,47</b>	<b>3,72</b>	<b>4,49</b>	<b>8,86</b>	

Окончание табл. 1

Год	Сравниваемые периоды (декада месяца)	Показатель	Xa	Xb	Xa+b	K
2016	П.12	q <sub>s</sub>	<b>4,09</b>	<b>3,23</b>	<b>3,99</b>	<b>7,53</b>
	Ш.06	t	<b>2,70</b>	0,83	1,76	<b>3,77</b>
	П.07	q <sub>s</sub>	<b>2,85</b>	0,88	1,96	<b>2,95</b>
	Ш.06	t	<b>2,69</b>	1,94	<b>2,50</b>	<b>9,00</b>
	П.09	q <sub>s</sub>	<b>2,65</b>	<b>2,23</b>	<b>2,63</b>	<b>7,92</b>
	Ш.06	t	1,43	1,15	1,38	<b>12,96</b>
	Ш.10	q <sub>s</sub>	1,09	1,02	1,13	<b>14,13</b>
	Ш.06	t	<b>2,19</b>	0,30	1,28	<b>12,18</b>
	П.12	q <sub>s</sub>	1,76	0,29	1,06	<b>9,90</b>
	П.07	t	0,13	0,91	0,56	<b>6,53</b>
	П.09	q <sub>s</sub>	0,27	0,78	0,57	<b>5,73</b>
	П.07	t	0,92	0,11	0,45	<b>11,23</b>
	Ш.10	q <sub>s</sub>	<b>2,13</b>	0,15	1,09	<b>12,38</b>
	П.07	t	<b>4,78</b>	1,21	<b>3,04</b>	<b>10,21</b>
	П.12	q <sub>s</sub>	<b>4,36</b>	1,32	<b>3,05</b>	<b>8,62</b>
	П.09	t	1,00	1,02	1,07	<b>5,99</b>
	Ш.10	q <sub>s</sub>	<b>2,19</b>	1,43	1,98	<b>5,88</b>
	П.09	t	<b>4,66</b>	<b>2,59</b>	<b>3,95</b>	<b>3,87</b>
П.12	q <sub>s</sub>	<b>3,80</b>	<b>2,38</b>	<b>3,32</b>	<b>3,07</b>	
Ш.10	t	<b>3,25</b>	1,74	<b>2,72</b>	<b>2,60</b>	
П.12	q <sub>s</sub>	<b>3,79</b>	1,51	<b>2,75</b>	<b>2,24</b>	

Примечание: t – критерий Стьюдента;  $t_{0,05} - t$  на 5%-м уровне значимости; q<sub>s</sub> – критерий Тьюки;  $q_{s0,05} - q_s$  на 5%-м уровне значимости; Xa, Xb, K – содержание хлорофиллов a, b и каротиноидов соответственно, мг·г<sup>-1</sup> сухой массы. Полужирным шрифтом выделены достоверные различия показателей.

В июле 2015 г. содержание хлорофилла b (0,34 мг·г<sup>-1</sup>) в 1-летней хвое существенно превышало этот показатель осенью (0,26 мг·г<sup>-1</sup>). Количество хлорофилла a (0,77 мг·г<sup>-1</sup>) и сумма хлорофиллов a и b (0,95 мг·г<sup>-1</sup>) значительно снизились в начале ноября, когда установилась отрицательная температура воздуха (в среднем за месяц этот показатель в 2015 г. составил -3,4 °C). Различия показателей ноября с концом мая – началом июня (хлорофилл a – 0,94 мг·г<sup>-1</sup>; сумма хлорофиллов a и b – 1,23 мг·г<sup>-1</sup>), а также с июлем (хлорофилл a – 0,93 мг·г<sup>-1</sup>; хлорофиллов a и b – 1,28 мг·г<sup>-1</sup>) и концом сентября (хлорофилл a – 0,97 мг·г<sup>-1</sup>; сумма хлорофиллов a и b – 1,23 мг·г<sup>-1</sup>) достоверны. Концентрация каротиноидов осенью 2015 г. существенно увеличилась (0,50 мг·г<sup>-1</sup>) по сравнению с весенне-летним периодом (0,23–0,25 мг·г<sup>-1</sup>). Минимальный уровень каротиноидов наблюдался в июле (0,23 мг·г<sup>-1</sup>).

В мае 2016 г. содержание хлорофиллов a (0,70 мг·г<sup>-1</sup>), b (0,23 мг·г<sup>-1</sup>), суммы хлорофиллов a и b (0,92 мг·г<sup>-1</sup>) в 1-летней хвое было значительно меньше по сравнению с летним (хлорофилл a – 0,98–1,11 мг·г<sup>-1</sup>; b – 0,37–0,42 мг·г<sup>-1</sup>; хлорофиллов a и b – 1,35–1,53 мг·г<sup>-1</sup>), осенним (хлорофилл a – 1,06–1,12 мг·г<sup>-1</sup>; хлорофилл b – 0,42–0,47 мг·г<sup>-1</sup>; сумма хлорофиллов a и b – 1,48–1,59 мг·г<sup>-1</sup>) периодами и началом зимы (хлорофилл a – 0,88 мг·г<sup>-1</sup>; хлорофилл b – 0,35 мг·г<sup>-1</sup>; сумма хлорофиллов a и b – 1,23 мг·г<sup>-1</sup>). Различия показателей достоверны на 5%-м уровне значимости.

В сосняках сфагновых и кустарничково-сфагновых на верховых торфяных почвах северной тайги в мае–июне почвенно-грунтовые воды обычно близко к поверхности, что создает особенно неблагоприятные условия для корней древесных растений. В этих условиях в почвенной воде содержится менее  $2 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$  кислорода. Это отрицательно сказывается на синтезе фотосинтетических пигментов в хвое сосны [2]. В декабре, с наступлением морозов (средняя за этот месяц температура воздуха в 2016 г. составила  $-7,2 \text{ }^\circ\text{C}$ ) содержание хлорофилла *a* ( $0,88 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ) и суммарное содержание хлорофиллов *a* и *b* ( $1,23 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ) существенно понизилось по сравнению с летним (хлорофилл *a* –  $1,11 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ; сумма хлорофиллов *a* и *b* –  $1,53 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ) и осенним (хлорофилл *a* –  $1,06$ – $1,12 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ; сумма хлорофиллов *a* и *b* –  $1,48$ – $1,59 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ) периодами. Исключением стало незначительное снижение суммарного содержания хлорофиллов *a* и *b* в декабре сопоставительно с июнем ( $1,35 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ). Увеличение количества в хвое сосны зеленых пигментов в условиях избыточного увлажнения почв в северной и средней тайге Европейского Севера России главным образом обусловлено повышением температуры воздуха и почвы в летний период [12, 27]. По сведениям [2], в сосняках кустарничково-сфагновых северной и средней тайги Европейского Севера России максимум фотосинтетических пигментов в хвое сосны наблюдается в конце лета – начале осени. Зимой и весной хлорофилла (особенно хлорофилла *b*) в хвое сосны в этих условиях меньше. Содержание каротиноидов в осенне-зимний период ( $0,34$ – $0,44 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ) оказалось существенно больше, чем в весенне-летний ( $0,24$ – $0,27 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ). Осеннее увеличение уровня каротиноидов в хвое связано со снижением температуры воздуха, повышением уровня почвенно-грунтовых вод, способствующим корневой гипоксии и гипотермии [27]. Влияние фактора «сезон» на содержание хлорофиллов и каротиноидов в 1-летней хвое сосны в разные годы подтверждается 1-факторным дисперсионным анализом (табл. 2).

Таблица 2

**Влияния фактора «сезон» на содержание фотосинтетических пигментов в 1-летней хвое сосны ( $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$  сухой массы) по результатам 1-факторного дисперсионного анализа**  
**The effects of the “season” factor on the content of photosynthetic pigments in 1-year-old pine needles ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$  dry weight) based on the results of a one-way analysis of variance**

Показатель	Хлорофилл <i>a</i>	Хлорофилл <i>b</i>	Сумма хлорофиллов <i>a</i> и <i>b</i>	Каротиноиды
<i>2013 г. (<math>F_{0,05} = 3,06</math>)</i>				
F	13,67	4,03	8,81	43,73
$\eta^2 \pm S_{\eta^2}$	$0,164 \pm 0,012$	$0,055 \pm 0,014$	$0,113 \pm 0,013$	$0,386 \pm 0,009$
<i>2015 г. (<math>F_{0,05} = 2,72</math>)</i>				
F	6,20	8,84	6,86	213,78
$\eta^2 \pm S_{\eta^2}$	$0,197 \pm 0,032$	$0,259 \pm 0,029$	$0,213 \pm 0,031$	$0,894 \pm 0,04$
<i>2016 г. (<math>F_{0,05} = 2,29</math>)</i>				
F	20,90	6,38	14,56	65,42
$\eta^2 \pm S_{\eta^2}$	$0,480 \pm 0,023$	$0,220 \pm 0,035$	$0,392 \pm 0,027$	$0,743 \pm 0,011$

Примечание: F – критерий Фишера;  $F_{0,05}$  – критерий F на 5%-м уровне значимости;  $\eta^2 \pm S_{\eta^2}$  – влияние фактора с ошибкой.

Если рассматривать сезонную динамику содержания фотосинтетических пигментов в 1-летней хвое сосны в течение 3 лет, можно отметить следующее. При повышенной температуре (по сравнению со среднемноголетней) осенью, о чем свидетельствуют данные табл. 3, суммарное содержание зеленых пигментов существенно не различается по сравнению с летним периодом. Концентрация хлорофиллов начинает существенно снижаться только в ноябре, когда наступают морозы. Теплая осень способствует синтезу зеленых пигментов в хвое, однако это может отрицательно сказаться на процессах закаливания при подготовке сосны к перезимовке. Анализ сезонной динамики концентрации каротиноидов в 2013 и 2015–2016 гг. свидетельствует о значительном увеличении их содержания в осенний и зимний периоды по сравнению с весенне-летним ( $t = 2,71-18,46$ ;  $t_{0,05} = 2,01-2,09$ ). Повышение уровня каротиноидов осенью–зимой направлено на усиление их защитной роли и развитие устойчивости фотосинтетического аппарата сосны к неблагоприятным условиям среды.

Таблица 3

**Метеорологические показатели (в сентябре–октябре)  
района исследования (метеостанция «Архангельск»)  
The meteorological indicators (in September–October)  
of the study area (“Arkhangelsk” weather station)**

Год	Температура воздуха, °С	Сумма осадков, мм
<i>2013 г.</i>		
Сентябрь	8,4/7,9	14/69
Октябрь	2,6/1,5	102/63
<i>2015 г.</i>		
Сентябрь	10,6/7,9	71/69
Октябрь	3,1/1,5	52/63
<i>2016 г.</i>		
Сентябрь	9,0/7,9	41/69
Октябрь	3,0/1,5	22/63

Примечание: В числителе среднемесячная температура воздуха и месячная сумма осадков соответственно; в знаменателе – среднемноголетние значения.

Анализ динамики содержания фотосинтетических пигментов в 1-летней хвое и основных метеорологических параметров в начале и в период активной вегетации в мае–июне по годам (1998–2019 гг.) показал следующее. Выявлено определенное сходство в динамике средней температуры воздуха и содержания хлорофилла *a* и каротиноидов в хвое сосны в мае–июне на протяжении 2 десятилетий, однако в отношении концентрации хлорофилла *b* этого отметить нельзя (рис. 3).

Между средней температурой воздуха и содержанием хлорофилла *a* в 1-летней хвое в мае–июне текущего года установлена слабая положительная (коэффициент корреляции равен 0,49), но достоверная ( $t = 2,23$ ;  $t_{0,05} = 2,12$ ) связь. Коэффициент детерминации линейной регрессии ( $R^2$ ) составляет 0,245 (рис. 4). В динамике количества осадков и содержания пигментов в хвое в мае–июне схождения не наблюдается. Корреляции содержания суммы хлорофиллов, а также каротиноидов с количеством осадков в мае–июне текущего года не установлены при критических значениях *t*-критерия. Из-за постоянного избытка влаги в этот период определяющую роль в синтезе фотосинтетических пигментов играет температура, а не осадки.

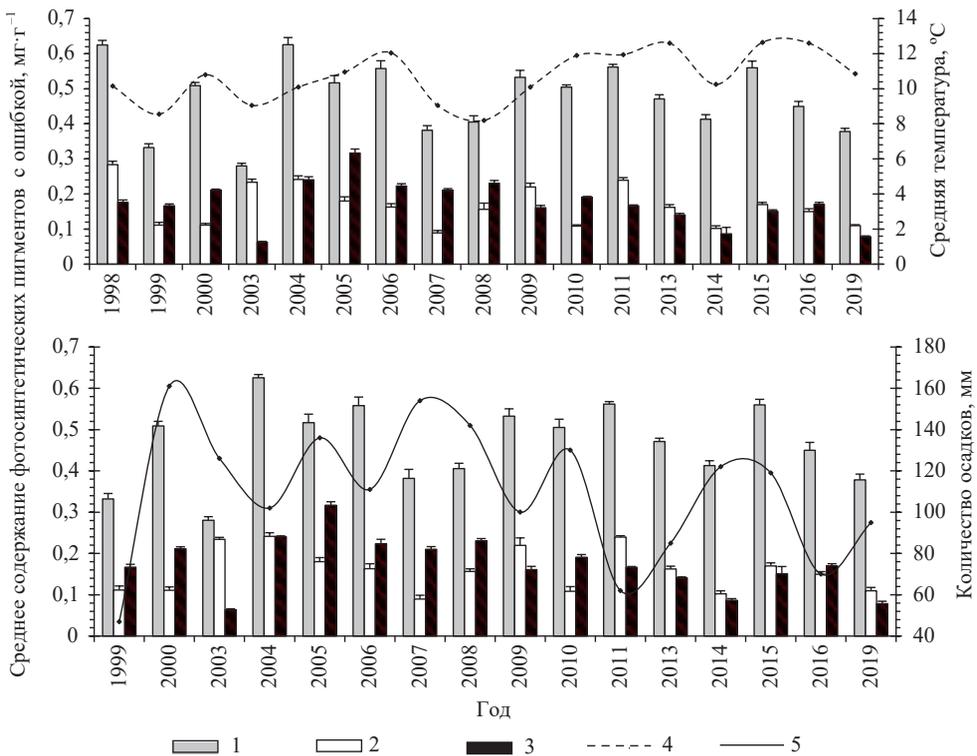


Рис. 3. Динамика метеорологических показателей (май–июнь) и содержания фотосинтетических пигментов в 1-летней хвое сосны: 1 – хлорофилл *a*; 2 – хлорофилл *b*; 3 – каротиноиды; 4 – температура; 5 – осадки

Fig. 3. The dynamics of meteorological indicators (May–June) and the content of photosynthetic pigments in 1-year-old pine needles: 1 – chlorophyll *a*; 2 – chlorophyll *b*; 3 – carotenoids; 4 – temperature; 5 – precipitation

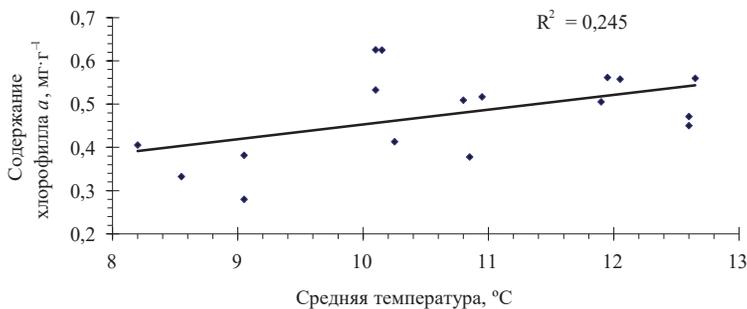


Рис. 4. Тренд линейной регрессии содержания хлорофилла *a* в 1-летней хвое и средней температуры воздуха в мае–июне текущего года (за период с 1998 по 2019 гг.)

Fig. 4. The linear regression trend of chlorophyll *a* content in 1-year-old needles and the average air temperature in May–June of the current year (for the period from 1998 to 2019)

Это соответствует результатам, полученным другими авторами [12], которые указывают на летнее повышение содержания зеленых пигментов в хвое сосны и линейную связь концентрации хлорофилла с температурой воздуха и почвы в течение вегетации в сфагновых типах лесах.

### Заключение

Мониторинг метаболических реакций у древесных растений необходим для понимания процессов адаптации и прогнозирования функционирования лесных экосистем в изменяющихся условиях внешней среды. Структурно-функциональная перестройка ассимиляционного аппарата в связи с сезонным развитием обеспечивает устойчивость деревьев при воздействии стрессовых факторов.

Изучение сезонной динамики фотосинтетического пигментного комплекса 1-летней хвои сосны показало, что при положительной температуре в осенний период количество зеленых пигментов существенно не снижается. Значительное уменьшение их содержания наблюдается только при наступлении морозов в ноябре–декабре. Повышенная температура (по сравнению со среднемноголетней) осенью стимулирует синтез хлорофиллов в хвое, что может негативно отразиться на закаливании деревьев перед перезимовкой. Вместе с тем с октября при положительной температуре наблюдается значительный рост концентрации каротиноидов, что рассматривается как адаптивная реакция, направленная на предотвращение фотодинамической деструкции и развитие устойчивости фотосинтетического аппарата к неблагоприятным условиям зимы в северных широтах. Роль низкомолекулярных неферментативных антиоксидантов в этот период усиливается.

Для мая–июня 1998–2019 гг. установлено сходство в годичной динамике среднемесячной температуры воздуха и содержания хлорофилла *a* и каротиноидов в 1-летней хвое. В условиях избыточного увлажнения за 20-летний период количество осадков не оказало значительного влияния на содержание фотосинтетических пигментов в хвое сосны. Можно предположить, что вследствие повышенной увлажненности почв северной тайги в начале вегетации и в ее активную фазу температура оказывает значимое влияние на фотосинтетическую активность хвои сосны. Динамика содержания фотосинтетических пигментов хвои сосны может быть одним из критериев оценки устойчивости сосновых насаждений и разработки стратегии ведения лесного хозяйства на избыточно увлажненных почвах северной тайги в условиях изменения климата.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Веретенников А.В. Влияние временного избыточного увлажнения на физиологические процессы древесных растений. М.: Наука, 1964. 87 с.  
Veretennikov A.V. *The Effect of Temporary Excess Moisture on the Physiological Processes of Woody Plants*. Moscow, Nauka Publ., 1964. 87 p. (In Russ.).
2. Веретенников А.В. Метаболизм древесных растений в условиях корневой аноксии. Воронеж: Воронежский ун-т, 1985. 152 с.  
Veretennikov A.V. *Metabolism of Woody Plants under Conditions of Root Anoxia*. Voronezh, Voronezh University Publ., 1985. 152 p. (In Russ.).
3. Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2014. 59 с.  
*The Second Assessment Report of the Russian Hydrometeorological Service on Climate Change and its Impacts on the Territory of the Russian Federation*. Moscow, Rosgidromet Publ., 2014. 59 p. (In Russ.).
4. Гисметео. Режим доступа: <http://gismeteo.ru/diary/3915/> (дата обращения: 31.10.22).

- Gismeteo*. Available at: <http://gismeteo.ru/diary/3915/> (accessed 31.10.22). (In Russ.).
5. Грищенко И.В. Климат Архангельской области. Архангельск: Типография А4, 2017. 203 с.
- Grishchenko I.V. *Climate of the Arkhangelsk Region*. Arkhangelsk, A4 Print. House, 2017. 203 p. (In Russ.).
6. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2021 год. Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (Росгидромет). М., 2022. 110 с.
- Report on Climate Characteristics in the Territory of the Russian Federation for 2021. Federal Service for Hydrometeorology and Environmental Monitoring (Roshydromet)*. Moscow, 2022. 110 p. (In Russ.).
7. Есичев А.О. Корреляция признаков пигментного состава хвои представителей рода лиственница (*Larix* Mill.) в дендропарке Сергачского лесничества Нижегородской области // Изв. вузов. Лесн. журн. 2018. № 3. С. 43–53.
- Esichev A.O. Correlation of Characteristics of the Needle Pigment Combination of Representatives of the Genus Larch (*Larix* Mill.) in the Arboretum of the Sergachsky Forestry in the Nizhny Novgorod Region. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2018, no. 3, pp. 43–53. (In Russ.). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.3.43>
8. Замолодчиков Д.Г., Краев Г.Н. Влияние изменений климата на леса России: зафиксированные воздействия и прогнозные оценки // Устойчивое лесопользование. 2016. № 4(48). С. 23–31.
- Zamolodchikov D.G., Kraev G.N. The Impact of Climate Change on Russian Forests: Recorded Impacts and Projected Estimates. *Ustojchivoye lesopol'zovanie*, 2016, no. 4(48), pp. 23–31. (In Russ.).
9. Маслова Т.Г., Мамушина Н.С., Шерстнева О.А., Буболо Л.С., Зубкова Е.К. Структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата у зимневегетирующих хвойных растений в различные сезоны года // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 5. С. 672–681.
- Maslova T.G., Mamushina N.S., Sherstneva O.A., Bubolo L.S., Zubkova E.K. Seasonal Structural and Functional Changes in the Photosynthetic Apparatus of Evergreen Conifers. *Fiziologiya rastenii* = Russian Journal of Plant Physiology, 2009, vol. 56, pp. 607–615. <https://doi.org/10.1134/S1021443709050045>
10. Мохов И.И., Елисеев А.В., Демченко П.Ф., Хон В.Ч., Акперов М.Г., Аржанов М.М., Карпенко А.А., Тихонов В.А., Чернокульский А.В., Сигаева Е.В. Климатические изменения и их оценки с использованием глобальной модели ИФА РАН // Докл. Рос. акад. наук. 2005. Т. 402, № 2. С. 243–247.
- Mokhov I.I., Eliseev A.V., Demchenko P.F., Khon V.Ch., Akperov M.G., Arzhanov M.M., Karpenko A.A., Tikhonov V.A., Chernokul'skij A.V., Sigaeva E.V. Climate Change and its Assessments Using the Global Model of the Institute of Atmospheric Physics of the Russian Academy of Sciences. *Doklady Rossijskoj akademii nauk*, 2005, vol. 402, no. 2, pp. 243–247. (In Russ.).
11. Практикум по физиологии растений / под ред. Н.Н. Третьякова, Т.В. Карнауковой, Л.А. Паничкина и др. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Агропромиздат, 1990. 271 с.
- Tutorial in Plant Physiology*. Ed. by N.N. Tretyakov, T.V. Karnaukhova, L.A. Panichkin et al. 3rd ed., revised and enlarged. Moscow, Agropromizdat Publ., 1990. 271 p. (In Russ.).
12. Тужилкина В.В. Пигментный комплекс хвои сосны в лесах Европейского северо-востока // Лесоведение. 2012. № 4. С. 16–23.
- Tuzhilkina V.V. Pigment Complex of Pine in Phytocenoses of the European North-East. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2012, no. 4, pp. 16–23. (In Russ.).
13. Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. Северо-Евразийский Климатический центр. Режим доступа: <http://seakc.meteoinfo.ru/> (дата обращения: 31.10.22).

*Federal Service for Hydrometeorology and Environmental Monitoring. North Eurasia Climate Centre.* (In Russ.).

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

Yatsko Ya.N., Dymova O.V., Golovko T.K. Pigment Complex of Winter and Evergreen Plants in the Middle Taiga Subzone of the European North-East. *Botanicheskij zhurnal*, 2009, vol. 94, no. 12, pp. 1812–1820. (In Russ.).

15. Beaulieu J., Rainville A. Adaptation to Climate Change: Genetic Variation is Both a Short- and a Long-Term Solution. *The Forestry Chronicle*, 2005, vol. 81, no. 5, pp. 704–709. <https://doi.org/10.5558/tfc81704-5>

16. Björkman O. Responses to Different Quantum Flux Densities. *Physiological Plant Ecology I. Encyclopedia of Plant Physiology*. Berlin, Heidelberg, Springer Publ., 1981, vol. 12, pp. 57–107. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-68090-8\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-642-68090-8_4)

17. *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Ed. by R.K. Pachauri, L.A. Meyer. Switzerland, Geneva, IPCC, 2014. 151 p.

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

19. Dyderski M.K., Paž S., Frelich L.E., Jagodziński A.M. How Much Does Climate Change Threaten European Forest Tree Species Distributions? *Global Change Biology*, 2018, vol. 24, iss. 3, pp. 1150–1163. <https://doi.org/10.1111/gcb.13925>

20. Huang J.-G., Bergeron Y., Berninger F., Zhai L., Tardif J.C., Denneler B. Impact of Future Climate on Radial Growth of Four Major Boreal Tree Species in the Eastern Canadian Boreal Forest. *PLoS One*, 2013, vol. 8, iss. 2, art. no. e56758. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056758>

21. Ivanov L.A., Ivanova L.A., Ronzhina D.A., Yudina P.K. Changes in the Chlorophyll and Carotenoid Contents in the Leaves of Steppe Plants along a Latitudinal Gradient in South Ural. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2013, vol. 60, pp. 812–820. <https://doi.org/10.1134/S1021443713050075>

22. Kapeller S., Lexer M.J., Geburek T., Hiebl J., Schueler S. Intraspecific Variation in Climate Response of Norway Spruce in the Eastern Alpine Range: Selecting Appropriate Provenances for Future Climate. *Forest Ecology and Management*, 2012, vol. 271, pp. 46–57. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.01.039>

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

24. Rehfeldt G.E., Tchebakova N.M., Milyutin L.I., Parfenova E.I., Wykoff W.R., Kouzmina N.A. Assessing Population Responses to Climate in *Pinus sylvestris* and *Larix* spp. of Eurasia with Climate-Transfer Models. *Eurasian Journal of Forest Research*, 2003, vol. 6, iss. 2, pp. 83–98.

25. Rehfeldt G.E., Tchebakova N.M., Parfenova Ye.I., Wykoff W.R., Kouzmina N.A., Milyutin L.I. Intraspecific Responses to Climate in *Pinus sylvestris*. *Global Change Biology*, 2002, vol. 8, iss. 9, pp. 912–929. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00516.x>

26. Savolainen O., Bokma F., García-Gil R., Komulainen P., Repo T. Genetic Variation in Cessation of Growth and Frost Hardiness and Consequences for Adaptation of *Pinus sylvestris* to Climatic Changes. *Forest Ecology and Management*, 2004, vol. 197, iss. 1–3, pp. 79–89. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.05.006>

27. Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A., Aganina Y.E. Adaptive Responses of Morphological Forms of the Pine (*Pinus sylvestris* L.) under Stressful Conditions of the Northern Taiga (in the Northern Dvina Basin). *Contemporary Problems of Ecology*, 2018, vol. 11, pp. 377–387. <https://doi.org/10.1134/S1995425518040091>

28. Vejputsková M., Cihák T. Climate Response of Douglas Fir Reveals Recently Increased Sensitivity to Drought Stress in Central Europe. *Forests*, 2019, vol. 10, no. 2, art. no. 97. <https://doi.org/10.3390/f10020097>

29. Villeneuve I., Lamhamedi M.S., Benomar L., Rainville A., DeBlois J., Beaulieu J., Bousquet J., Lambert M-C., Margolis H. Morpho-Physiological Variation of White Spruce Seedlings from Various Seed Sources and Implications for Deployment under Climate Change. *Frontiers in Plant Science*, 2016, vol. 7, art. no. 1450. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01450>

30. Yudina P.K., Ivanova L.A., Ronzhina D.A., Zolotareva N.V., Ivanov L.A. Variation of Leaf Traits and Pigment Content in Three Species of Steppe Plants Depending on the Climate Aridity. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2017, vol. 64, pp. 410–422. <https://doi.org/10.1134/S1021443717020145>

**Конфликт интересов:** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов

**Conflict of interest:** The authors declare that there is no conflict of interest