

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*582.475-113.2(470.1)

**ПИГМЕНТНЫЙ КОМПЛЕКС ХВОИ СОСНЫ
В ЛЕСАХ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА***

© 2012 г. В. В. Тужилкина

*Институт биологии Коми научного центра УрО РАН,
167610 Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28.*

E-mail: tuzhilkina@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 20.08.2011 г.

Исследовали содержание и соотношение фотосинтетических пигментов в хвое сосен, произрастающих в разных типах леса в подзонах северной и средней тайги европейского северо-востока. Установлено, что пигментный фонд хвои сосны в черничных типах леса в зональном плане не изменяется. Выявлена особенность сезонной динамики содержания хлорофиллов у сосны в заболоченных типах леса. Наибольшее количество зеленых пигментов в хвое черничных сосняков накапливается осенью, а в чернично-сфагновых и сфагновых – летом. Переувлажнение, наблюдаемое весной в заболоченных типах леса, подавляет процесс образования зеленых пигментов в хвое сосны. Выявлена линейная зависимость содержания хлорофиллов от температуры почвы и воздуха в течение вегетации в хвое сосен, произрастающих в черничных и заболоченных фитоценозах.

Север, тайга, сосна, фитоценоз, хлорофилл, каротиноиды

Состояние фонда пигментов в листьях древесных растений является одним из важных показателей функционирования фотосинтетического аппарата. В природных условиях ассимиляционный аппарат растений испытывает значительное влияние различных факторов. Известно, что пигментный комплекс чутко реагирует на различные внешние воздействия и является показателем реакции растений и их адаптации к изменяющимся условиям среды [7, 8, 16, 19]. Содержание пигментов в ассимилирующих органах растений используют в качестве показателя, определяющего потенциальную фотосинтетическую продуктивность растений [17] и для оценки годичного стока углерода в растительные сообщества [6, 18, 20].

Сосновые леса на территории Республики Коми занимают 7.1 млн га, 41.8% которых приходится на заболоченные типы сообществ. Примерно такую же площадь занимает зеленомошная группа сосняков, на долю лишайниковой приходится 16.7% [2]. Исследования пигментной системы сосны в регионе проведены в основном в сосняках зеленомошной группы типов, развитых на ав-

томорфных подзолистых почвах [23]. Динамика пигментов хвои сосны в сосновых сообществах на болотно-подзолистых почвах практически не исследована. В связи с этим целью работы было изучение сезонной динамики содержания и соотношения хлорофиллов и каротиноидов в хвое сосны в зависимости от условий произрастания в зональном аспекте.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на территории Зеленоборского (64°30' с.ш. и 55° 30' в.д.), Чернамского (62°00' с.ш. и 50°20' в.д.) и Ляльского (62°17' с.ш. и 50°40' в.д.) лесозоологических стационаров Института биологии Коми НЦ УРО РАН. Районы проведения исследований расположены в умеренно-холодном и на границе прохладного и умеренно-прохладного районов [1], что определяет относительную суровость их природных и климатических условий. Климат умеренно-континентальный с преобладанием холодной и пасмурной погоды.

Зеленоборский лесозоологический стационар расположен в подзоне северной тайги. Средняя годовая температура равна – 2.2 °С, средняя температура января – 17.9 °С, июля +14.6 °С. Период активной вегетации длится 70–90 дней; сумма

* Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (№ 10-04-00067) и Программы Президиума РАН, № 16 (№ 09-П-4-10002).

активных температур за этот период составляет 1058 °С. Количество осадков в среднем за год равно 642 мм, из них 417 мм выпадает в теплый период года. Преобладают дни с переменной и сплошной облачностью.

Чернамский и Ляльский лесозоологические стационары размещены в подзоне средней тайги. Средняя годовая температура +0.3 °С, средняя температура января -15 °С, июля +16-17 °С. Период с температурой выше 10°С длится 90-105 дней, сумма активных температур составляет 1300-1400 °С. Сумма осадков, выпадающих за год составляет 600-700 мм, из них 340 мм выпадает в летний период, что превышает суммарное испарение. Коэффициент увлажнения равен 1.6.

Согласно И.В. Забоевой [9], сосняки северной тайги Республики Коми развиваются на типичных подзолистых и гумусово-железистых супесчаных на суглинках почвах. Типичные подзолистые почвы характерны для среднетаежной зоны. На песчаных почвообразующих породах под лишайниковыми сосняками развиваются железистые подзолы. Болотно-подзолистые почвы формируются под заболоченными сосняками и повсеместно занимают межувалистые понижения. Почвы большинства типов сосновых фитоценозов характеризуются низкими температурами, относительно благоприятным водным режимом, большой кислотностью, слабой обеспеченностью доступными формами азота, фосфора и калия.

Объектами изучения были деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающие в разных типах леса: черничном, чернично-сфагновом, осоково-сфагновом, лишайниковом и мшисто-лишайниковом. Таксационная характеристика древостоев приведена в табл. 1.

Сосняки черничные произрастают на иллювиально-гумусовых подзолах [2,5]. Древостои представлены сосной обыкновенной, березой повислой (*Betula pendula* Roth), березой пушистой (*Betula pubescens* Ehrh), редко встречаются ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) и в северной тайге лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.). Травяно-кустарничковый ярус образуют 20-40 видов растений, среди которых доминируют черника (*Vaccinium myrtillus* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Wild., щучка извилистая (*Avenella flexuosa* (L.) Drej). В мохово-лишайниковом ярусе преобладают *Pleurozium schreberi* (Brid) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw) Bruch et.al, *Polytrichum commune* Hedw.

Сосняки чернично-сфагновые, осоково-сфагновые и сфагновые сформированы в основном сосной обыкновенной в присутствии березы пушистой и повислой. Травяно-кустарничковый ярус образуют черника, брусника, голубика (*Vaccinium uliginosum* L.), водяника (*Empetrum nigrum* L.), кассандра (*Chamaedaphna calyculata* (L.) Moench), багульник (*Ledum palustre* L.), осока шаровидная (*Carex globularis* L.). Моховой покров представлен в основном сфагновыми мхами при участии зеленых. Встречаются лишайники из рода *Cladina*.

Северотаежные осоково-сфагновые сосняки формируются на торфяно-глеевой, иллювиально-гумусово-железистой на песках, подстилаемая суглинком почве [5]. Сосняки чернично-сфагновые и сфагновые в подзоне средней тайги развиваются на торфянисто-подзолисто-глееватой гумусово-железистой песчаной на суглинках почвах.

Сосняк лишайниковый формируется на песчаных железистых подзолах. Древесный ярус обра-

Таблица 1. Таксационная характеристика исследуемых сосновых древостоев

Тип леса	Состав	Возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Полнота	Бонитет
Северная тайга*						
Черничный	7С2Лц 1Б+Е	90	15	16	0.6	IV
Осоково-сфагновый	9С1Е+Б	70	10	11	0.5	У
Осоково-сфагновый	10С +Б	150	9	14	0.4	У
Средняя тайга						
Черничный	9С+Е	60	16	14	0.8	III
Чернично-сфагновый	10С+Б ед.Е	70	11	10	0.6	У ^а
Сфагновый	8С2Е+Б	60	16	17	0.5	IV
Лишайниковый	10С	80	16	16	0.6	IV
Мшисто-лишайниковый	10С	90	17	15	0.6	IV

*Таксационная характеристика древостоев по [2].

зует сосна обыкновенная, в напочвенном покрове преобладают лишайники *Cladina rangiferina* (L.) Nyl. и *Cladina stellaris* (Opiz.) Brodo, вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris* (L.) Hill.).

Сосняк мшисто-лишайниковый произрастает также на железистых подзолах, как и лишайниковый. Древостой состоит из деревьев сосны обыкновенной, слабо развитый травяно-кустарничковый ярус представлен брусникой, пятнами толокнянки обыкновенной (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng.), а мохово-лишайниковый ярус – *Pleurozium schreberi* (Brid) Mitt, *Polytrichum strictum* Brid., *Dicranum polyzetum* Sw., *Cladina rangiferina*, *C. arbuscula* (Wallr.).

Исследования проводили в 1982, 1983, 1995, 2008–2010 гг., которые различались по погодным условиям. Вегетационные периоды 1982 г. и 1983 г. характеризовались повышенным количеством осадков и температурой, близкой к средним многолетним данным. В летний период 1995 г. температура и осадки были близки к среднемноголетним. Вегетационный период 2008 г. характеризовался неустойчивой погодой с резкими перепадами температур и недостаточным количеством осадков летом. В весенние и летние месяцы 2009 г. отмечалась контрастная погода, холодные периоды чередовались теплыми с превышением среднемесячных температур. В целом за вегетацию осадки превысили норму. Вегетационный период 2010 г. был жарким с температурой на 3–4 °С выше среднемноголетних значений и сухим – с количеством осадков меньше нормы (230 мм).

Образцы хвои разного возраста брали со средней части кроны с пяти–шести деревьев. Смешанную пробу для анализа готовили в пятикратной повторности. Образцы фиксировали 100%-ным кипящим ацетоном [14]. Содержание пигментов определяли спектрофотометрически [22] на приборах: СФ-16 (ЛОМО, Россия) и UV-1700 (Shimadzu, Япония) в ацетоновой вытяжке по оптической плотности при длинах волн 662 и 644 нм (хлорофиллы) и 470 нм (каротиноиды) с поправками в максимумах поглощения [11]. Распределение зеленых пигментов по фотосинтетическим пулам рассчитывали по соотношению хлорофиллов *a* и *b* в светособирающем комплексе [26]. Результаты обрабатывали с использованием стандартных методов и компьютерных программ. В таблицах и на рисунках приведены средние величины со стандартной ошибкой.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные по динамике содержания фотосинтетических пигментов в хвое сосны позволили выявить заметные различия в зависимости от условий произрастания. В сосновых фитоценозах таежной зоны европейского северо-востока в 1 г сухой однолетней хвои сосны содержится 1.13–2.40 мг хлорофилла и 0.32–0.56 мг каротиноидов. Общий фонд пигментов у данного вида в географическом плане подвержен неодинаковой изменчивости. Содержание хлорофиллов и каротиноидов в сосняках черничных северной и средней тайги примерно одинаковое (табл. 2).

Таблица 2. Сезонная динамика содержания пигментов в хвое сосны, мг·г⁻¹ сухой массы

Сезон года	Тип леса					
	черничный		чернично-сфагновый		сфагновый	
	хлорофилл <i>a</i> + <i>b</i>	каротиноиды	хлорофилл <i>a</i> + <i>b</i>	каротиноиды	хлорофилл <i>a</i> + <i>b</i>	каротиноиды
	Северная тайга					
Лето	1.48±0.04	0.35±0.01	1.27±0.19	0.39±0.06	1.21±0.10	0.31±0.01
Зима	1.25±0.11	0.53±0.02	1.14±0.10	0.48±0.04	–	–
	Средняя тайга					
Весна	1.54±0.03	0.49±0.02	1.10±0.05*	0.44±0.03	–	–
Лето	1.46±0.03**	0.40±0.01	1.54±0.02	0.39±0.04	1.68±0.08*)	0.35±0.03
Осень	2.03±0.06***	0.44±0.05***	1.26±0.08*	0.42±0.01	–	–
Зима	1.13±0.05****	0.48±0.02****	–	–	–	–

Примечание: * различия по содержанию пигментов в разных типах леса достоверны при уровне значимости $P \leq 0.05$, *) содержание хлорофиллов летом в сфагновом типе леса средней тайги достоверно отличается от содержания пигментов в северной тайге.

** содержание пигментов летом достоверно отличается от их содержания весной.

*** содержание пигментов осенью достоверно отличается от содержания весной и летом.

**** содержание пигментов зимой достоверно отличается от содержания осенью.

Таблица 3. Содержание пигментов в однолетней хвое сосны в различных типах леса, мг·г⁻¹ сухой массы (июнь 1995 г.)

Тип леса	Хлорофилл			Доля хлорофилла в ССК, %	Сумма каротиноидов	Хлорофилл / каротиноиды
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a/b</i>			
Мшисто-лишайниковый	1.72± 0.04	0.67 ± 0.01	2.6	62	0.53 ± 0.03	4.5
Лишайниковый	1.09± 0.04	0.41± 0.02	2.7	61	0.37 ± 0.01	4.0
Черничный	1.27± 0.03	0.47± 0.03	2.7	59	0.41 ± 0.01	4.2
Чернично-сфагновый	0.91± 0.03	0.27 ± 0.02	3.4	51	0.35 ± 0.02	3.4

По мере продвижения от средней к северной тайге в хвое сосняков заболоченных типов сообществ концентрация зеленых пигментов снижалась в 1.2–1.4 раза. Это, вероятно, обусловлено как повышенной освещенностью хвои в кроновом пространстве в низкополнотных северотаежных древостоях, так и неблагоприятными гидротермическими условиями болотно-подзолистых почв в сосняках северной тайги [2].

Определенную роль в накоплении пигментов в растениях играют эдафические условия. Изучаемые сосновые насаждения произрастают на холодных почвах. Прогревание корнеобитаемого слоя почвы до температуры 8 °С в северной тайге наблюдается в начале июля, а в средней – в начале июня. Период активных температур почвы в сосновых фитоценозах северной тайги не превышает двух, средней – трех месяцев. Влажность почвы изучаемых типов сосновых фитоценозов различна в течение вегетации. Почвы северотаежных сосняков черничных характеризуются повышенной влажностью. В сосновых лесах средней тайги отмечается относительно благоприятный водный режим почвы. В условиях северной тайги влаги в почве достаточно для нормальной жизнедеятельности растений даже в лишайниковых типах соснового леса. В лишайниковых и мшисто-лишайниковых сосновых сообществах средней тайги в отдельные жаркие периоды вегетации влажность почвы достигает влажности завядания [2]. В заболоченных сосняках весной и осенью, а также в отдельные летние периоды наблюдается периодическое переувлажнение почв и анаэробиз ризосферы, что приводит к нарушению роста корней, биохимических и физиологических процессов в них, а также обмена веществ в древесных растениях в целом [2–4].

Сравнительная оценка фонда пигментов сосны в зависимости от лесорастительных условий свидетельствует о различном накоплении фотосинтетических пигментов. Хвоя сосны, произрастающая в мшисто-лишайниковом типе леса, содержала максимальное количество хлорофиллов

и каротиноидов в расчете на единицу сухой массы (табл. 3). По мере снижения трофности почв и изменения гидрологического режима происходит уменьшение содержания пигментов. Концентрация хлорофиллов и каротиноидов в хвое сосняка черничного была в 1.3, а лишайникового – в 1.6 раза ниже, чем мшисто-лишайникового. В заболоченных типах леса в хвое сосны обыкновенной аккумулировалось наименьшее количество пигментов.

Нами выявлены закономерности сезонных изменений количества и соотношения фотосинтетических пигментов. Динамика зеленых пигментов в течение вегетации в хвое сосны изменяется в зависимости от условий произрастания (рис.1). Весной при переувлажнении почвы хвоя сосны в чернично-сфагновом типе леса содержала хлорофилла на 27% меньше, чем в сосняке черничном. Это, вероятно, обусловлено нарушением аэробного дыхания корней деревьев. Согласно данным [3, 4, 15, 29], корневая гипоксия, связанная с затоплением, вызывает уменьшение содержания зеленых пигментов и снижение фотосинтетической способности листьев древесных растений. В сосняке черничном повышенное накопление хлорофиллов в хвое сосны обыкновенной отмечали осенью, а в заболоченных сосняках – в летний период при наиболее благоприятной влажности почвы. Так, в жаркий и сухой летний период 2010 г. в сосняке сфагновом хвоя синтезировала хлорофилла в 1.3 раза больше по сравнению с сосной, произрастающей в черничном типе леса (табл. 4). Осенью с наступлением холодной и дождливой погоды концентрация хлорофилла в заболоченных сосняках снижалась на 18% по сравнению с летним периодом. При этом величина соотношения хлорофиллов *a* и *b* снизилась с 3.2 до 2.1, что обусловлено торможением биосинтеза хлорофилла *a* в связи с неблагоприятными погодными условиями. С переходом в состояние зимнего покоя наряду с перестройкой структуры пластид [10] замедляется синтез пигментов в хвое сосны как в черничном, так и чернично-сфагновом типах леса (табл. 2),

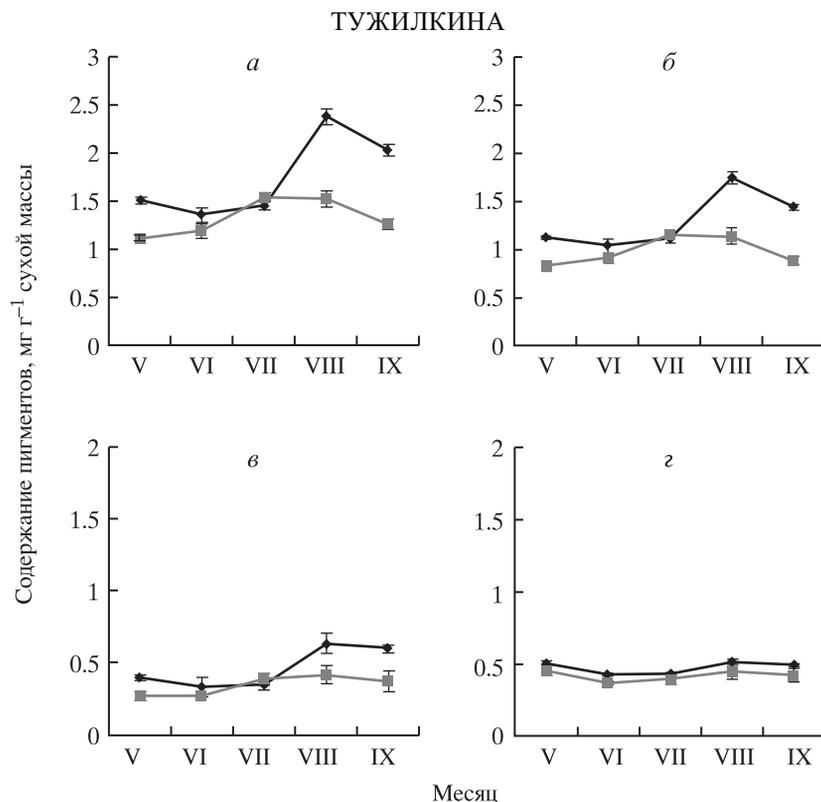


Рис. 1. Динамика суммы зеленых пигментов (а), хлорофилла а (б), хлорофилла b (в), каротиноидов (г) в однолетней хвое в сосняках: черничном (1) и чернично-сфагновом (2).

что согласуется с данными других исследователей [24, 25, 27, 28]. В целом хвоя сосны отличается пониженным соотношением хлорофиллов а и b, которое колебалось от 2.1 до 3.4, увеличиваясь в летние месяцы и несколько снижаясь осенью и зимой. Доля хлорофиллов, локализованных в светособирающем комплексе фотосистем, составляла более 50% от общего фонда зеленых

пигментов, увеличиваясь к осени до 70%, что способствует более эффективному использованию света в осенний период.

Меньшим колебаниям в течение вегетации растений подвержен фонд желтых пигментов. Отмечается тенденция уменьшения их количества в летний период, что объясняется направленностью процессов синтеза в сторону образования белков,

Таблица 4. Содержание пигментов в однолетней хвое сосны в сфагновом типе леса в течение вегетации 2010 г.

Дата	Хлорофилл			Доля хлорофиллов в ССК*, %	Сумма каротиноидов	Хлорофилл/каротиноиды
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a/b</i>			
13 мая	<u>0.55± 0.02</u>	<u>0.21± 0.06</u>	2.8	60	0.18± 0.01	4.2
	1.15 ± 0.03	0.44 ± 0.13				
30 июня	<u>0.71± 0.04</u>	<u>0.22± 0.01</u>	3.2	52	<u>0.21± 0.02</u>	4.5
	1.42 ± 0.08	0.44 ± 0.02				
8 июля	<u>0.70± 0.02</u>	<u>0.24± 0.01</u>	2.9	56	<u>0.21± 0.01</u>	4.4
	1.46 ± 0.03	0.50 ± 0.03				
Завгуста	<u>0.61± 0.01</u>	<u>0.30± 0.01</u>	2.1	72	<u>0.17± 0.01</u>	5.2
	1.2 ± 0.01	0.58 ± 0.06				

Примечание: Числитель – мг г⁻¹ сырой массы, знаменатель – мг г⁻¹ сухой массы.

* ССК – Светособирающий комплекс фотосистем.

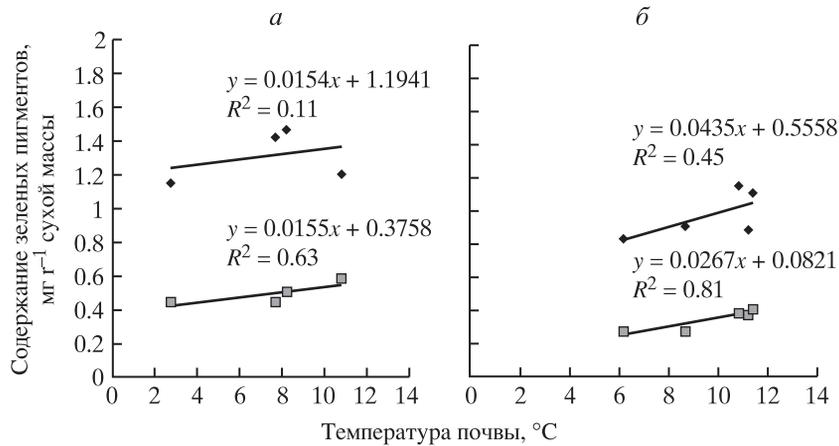


Рис. 2. Зависимость содержания хлорофилла *a* (1), хлорофилла *b* (2) от температуры почвы в течение вегетации в сосняках: сфагновом (*а*) и чернично – сфагновом (*б*).

полисахаридов и других веществ [21], расходом органических веществ на формирование пыльцы [12, 13] и ростовые процессы вегетативных органов у сосны. Пул желтых пигментов в пигментном аппарате сосны оставался почти неизменным вплоть до осени. Зимой регистрировали увеличение относительного содержания желтых пигментов, играющих защитную роль (табл. 2). По данным [24, 28], в феврале–марте в листьях хвойных было обнаружено наибольшее количество пигментов виолаксантинового цикла, защищающих ассимиляционный аппарат от фотодинамического разрушения в условиях низких температур и избыточной инсоляции. Следует отметить, что в течение года различия по концентрации каротиноидов между черничным сосняком и чернично-сфагновым не превышают размеров стандартных ошибок.

Известно, что немаловажным фактором среды, влияющим на пигментный фонд растений, является температура воздуха и почвы. Анализ зависимости изменения содержания зеленых пигментов от экологических факторов в течение вегетации показал, что в среднетаежных сосновых фитоценозах динамика хлорофиллов линейно связана с температурой корнеобитаемого слоя почвы (рис. 2). Так, в течение вегетации 1983 г., характеризующегося повышенным количеством осадков в летний период, установлена тесная зависимость содержания зеленых пигментов от температуры почвы для обеих форм хлорофилла в чернично-сфагновом типе леса, а в аномально жаркий и сухой 2010 г. большей чувствительностью к температуре почвы обладал хлорофилл *b* в сосняке сфагновом. В черничном типе леса у сосны отмечалась слабая положительная связь между со-

держанием хлорофиллов и температурой почвы, коэффициент корреляции (*R*) составил 0.41. Нами показана зависимость количества зеленых пигментов в хвое сосны от среднедекадных температур воздуха в течение вегетационного периода. Наиболее тесная связь между этими показателями была выявлена в чернично-сфагновом типе леса ($R = 0.70$) и сфагновом ($R = 0.76$), очень слабая – в черничном ($R = 0.10$).

Закключение. Изучение пигментной системы сосны в подзоне северной и средней тайги европейского северо-востока показало, что содержание пигментов в хвое в сосновых фитоценозах варьирует в большой мере в зависимости от лесорастительных условий и в меньшей степени от географической принадлежности. Установлено, что общий фонд пигментов у сосны, произрастающей в черничных типах леса на автоморфных подзолистых почвах, в зональном плане практически не изменяется. В заболоченных северотаежных сосновых сообществах на болотно-подзолистых почвах хвоя сосны накапливает меньше пигментов, чем в среднетаежных. По концентрации зеленых пигментов в хвое сосны исследованные типы леса располагаются в следующем порядке по мере убывания: мшисто-лишайниковый > черничный > лишайниковый > чернично-сфагновый.

Содержание хлорофилла в хвое сосны в отдельные периоды вегетации в сосновых фитоценозах на переувлажненной болотно-подзолистой почве было ниже, чем на автоморфных почвах. Избыток влаги в почве заболоченных сосновых фитоценозов изменяет общий ход сезонной ритмики содержания зеленых пигментов. Переувлажнение почвы, наблюдаемое весной в чернично-сфагновом и сфагновом сосняках, подавляет процесс

образования хлорофиллов в хвое, что, в свою очередь, отрицательно влияет на фотосинтетическое восстановление CO_2 в хлоропластах. Летом при относительно благоприятном водном режиме почвы накапливается больше хлорофиллов, что компенсирует низкий уровень содержания их в периоды с переувлажнением. Это, в свою очередь, способствует увеличению фотосинтетической деятельности древесных растений. В сосняке черничном максимальные концентрации зеленых пигментов были приурочены к концу периода активной вегетации. Характер сезонной динамики каротиноидов в отличие от хлорофиллов у сосны в черничных и заболоченных фитоценозах средней тайги идентичен. Выявлена тесная зависимость количества хлорофиллов от температуры почвы и воздуха в заболоченных сосновых фитоценозах и линейная положительная – в сосняке черничном. В целом, в сосновых фитоценозах фотосинтетический аппарат сосны обыкновенной характеризуется содержанием достаточного фонда пигментов в течение всего года, что дает возможность данной лесообразующей породе усваивать углекислоту с весны до поздней осени. Полученные материалы могут быть использованы для количественной оценки годичного фотосинтетического связывания атмосферного углерода сосновыми фитоценозами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматические ресурсы Коми АССР. Л.: Гидрометеоздат, 1973. 135 с.
2. Бобкова К.С. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л.: Наука, 1987. 156 с.
3. Веретенников А.В. Физиологические основы устойчивости древесных растений к временному избытку влаги в почве. М.: Наука, 1968. 215 с.
4. Веретенников А.В., Коновалов В.Н. Влияние осушения на интенсивность дыхания корней *Picea abies* Karst (Pinaceae) в ельнике осоко-хвощево-сфагновом северной подзоны тайги // Ботан. журн. 1979. № 2. С. 252–254.
5. Верхованцева Л.А., Бобкова К.С. Почвы и растительность сосновых лесов Зеленоборского стационара // Вопросы экологии сосняков Севера. Сыктывкар: Коми филиал АН СССР, 1972. С. 6–20. (Тр. Коми фил. АН СССР, 32).
6. Воронин П.Ю., Ефимцев Е.И., Васильев А.А., Ватковский О.С., Мокроносков А.Т. Проективное содержание хлорофилла и биоразнообразие растительности основных ботанико-географических зон России // Физиология растений. 1995. Т. 42. № 2. С. 295–302.
7. Гирс Г.И. Физиология ослабленного дерева. Новосибирск: Наука, 1982. 255 с.
8. Годнев Т.Н., Ходасевич Э.В., Арнаутова А.И. О характере сезонных изменений в содержании и соотношении пигментов у хвойных в естественных условиях в связи с температурой воздуха // Физиология растений. 1969. Т. 16. № 1. С. 102–105.
9. Забоева И.В. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1975. 344 с.
10. Ладанова Н.В., Тужилкина В.В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1992. 97 с.
11. Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиология растений. 1986. Т. 39. Вып. 6. С. 615–619.
12. Марковская Е.Ф. Каротиноиды разных органов // Ботан. журн. 1978. Т. 63. № 3. С. 437–441.
13. Олыкайнен А.М., Козубов Г.М. Сезонная динамика пигментов пластид в хвое сосны в связи с сексуализацией побегов // Вопросы селекции и семеноводства в физиологии древесных пород Севера. Петрозаводск: Карельское кн. изд-во, 1967. С. 125–139.
14. Сапожников Д.И., Маслова Т.Г., Попова О.Ф., Попова И.А., Королева О.Я. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов // Ботан. журн. 1978. Т. 63. № 11. С. 1586–1592.
15. Судачкова Н.Е., Милотина И.Л., Романова Л.И. Адаптивная реакция сосны обыкновенной на негативное воздействие абиотических факторов в ризосфере // Экология. 2009. № 6. С. 411–416.
16. Тарханов С.Н., Прожерина Н.А., Коновалов В.Н. Лесные экосистемы бассейна Северной Двины в условиях атмосферного загрязнения. Диагностика состояния. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 302 с.
17. Тарчевский И.А., Андрианова И.А. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы // Физиология растений. 1980. Т. 27. № 2. С. 390–395.
18. Тужилкина В.В., Бобкова К.С., Мартынюк З.П. Хлорофилльный индекс и фотосинтетический сток углерода в хвойные фитоценозы на европейском Севере России // Физиология растений. 1998. Т. 45. № 4. С. 594–600.
19. Тужилкина В.В. Реакция пигментной системы хвойных на длительное аэротехногенное загрязнение // Экология. 2009. № 4. С. 243–248.
20. Цельникер Ю.Л., Малкина И.С. Хлорофилльный индекс как показатель годичной аккумуляции углерода древостоями леса // Физиология растений. 1994. Т. 41. № 3. С. 325–330.
21. Ширяева Г.А. О влиянии почвенных и температурных условий на содержание и характер динамики пигментов в хвое сосны и ели // Материалы к

- научно-техн. конф. лесохоз. фак. Л.: ЛТА., 1967. С. 92–95.
22. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.
 23. Эколого-физиологические основы продуктивности сосновых лесов европейского Северо-Востока / К.С. Бобкова, В.В. Тужилкина, С.Н. Сенькина и др. Сыктывкар : Коми научный центр УрО РАН, 1993. 176 с.
 24. Яцко Я.Н., Дымова О.В., Головки Т.К. Пигментный комплекс зимне- и вечнозеленых растений в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока // Ботан. журн. 2009. Т. 94. № 12. С. 1812–1820.
 25. Ensminger I., Sveshnikov D., Campbell D.A. Intermittent low temperatures constrain spring recovery of photosynthesis in boreal Scots pine forests // Global Change Biology. 2004. V. 10. P. 1–14.
 26. Lichtenthaler N.K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. V. 148. P. 350–382.
 27. Martz F., Sutinen M.-L., Derome K. et. al. Effects of ultraviolet(UV)exclusion on the seasonal concentration of photosynthetic and UV-screening pigments in Scots pine needles // Global Change Biology. 2007. V. 13. P. 252–265.
 28. Ottander C., Campbell D., Öquist G. Seasonal changes in photosystem II organization and pigment composition in *Pinus sylvestris* // Planta. 1995. V. 197. P. 176–183.
 29. Parelle J., Brendel O., Bodenies C. Differences of morphological and physiological responses to waterlogging between two sympatric oak species (*Quercus petraea* Matt. Liebl., *Quercus robur* L.) // Ann. For. Sci. 2006. V. 63. P. 849–859.

Pigment complex of pine in phytocenoses of the European North-East

V. V. Tuzhilkina

The content and proportion of photosynthetic pigments in needles of pine trees growing in forests of different types in the northern and middle taiga of the European North-East were studied. The content of chlorophylls in pine needles is related to the forest-growing conditions to a greater extent than to the geographic origin of the pine phytocenoses. The greatest content of green pigments in the needles from bilberry pine forests accumulates in autumn and in the bilberry-sphagnum and sphagnum pine forests, in summer. A positive correlation between the seasonal dynamics of the chlorophyll content and soil and air temperatures was revealed.