УДК 574*23+574*24

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ ХВОИ СОСНЫ СИБИРСКОЙ КЕДРОВОЙ В ПЕРИОД ВЫХОДА ИЗ СОСТОЯНИЯ ЗИМНЕГО ПОКОЯ В УСЛОВИЯХ ВЫСОТНОЙ ПОЯСНОСТИ ЗАПАДНОГО САЯНА

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

Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, пр. Свободный, 79

E-mail: npakharkova@sfu-kras.ru, irina.masentsova@yandex.ru, igette@sfu-kras.ru, e.pozdniakova34@gmail.com, sipanna@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.09.2023 г.

В связи с изменением климата у многих видов хвойных деревьев – основных лесообразователей в Западной и Восточной Сибири, происходят сдвиги как широтных, так и высотных границ ареала. Данное исследование посвящено определению особенностей фотосинтетической активности и пигментного состава хвои сосны сибирской кедровой – кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), произрастающей в районе хр. Ергаки Западного Саяна, в период выхода из состояния зимнего покоя. В качестве объектов исследования были взяты молодые деревья кедра сибирского, произрастающие на разной высоте над уровнем моря. В районе оз. Ойское на территории природного парка «Ергаки» весной 2023 г. была заложена трансекта с четырьмя пробными площадями, пересекающая верхнюю границу леса при переходе от горно-таежного к гольцово-тундровому поясу. Единичные экземпляры кедра сибирского, распространившиеся выше границы леса, обладают рядом экофизиологических особенностей, позволяющих им выживать в суровых условиях. К таким особенностям можно отнести бóльшую глубину зимнего покоя, когда деревья, находящиеся в фазе вынужденного покоя, медленнее реагируют на повышение температуры по сравнению с деревьями, произрастающими ниже верхней границы леса, которым, по-видимому, зимне-весенние оттепели не будут представлять опасности. Сильная инсоляция при низких температурах, характерная для открытых горных склонов в конце зимы и весной, также не является критически опасной для продвижения кедра сибирского выше границы леса благодаря преобладанию в этот период каротиноидов в пигментном комплексе их хвои.

Ключевые слова: *зимний покой, флуоресценция, фотосинтетические пигменты, хвоя, Pinus sibirica Du Tour.*

DOI: 10.15372/SJFS20240205

ВВЕДЕНИЕ

Изменение климата оказывает непосредственное влияние на лесные экосистемы бореальной зоны. У многих видов хвойных деревьев – основных лесообразователей в Западной и Восточной Сибири, происходят сдвиги как широтных (Тихонова, Корец, 2021), так и высотных (Хуторной, 2015; Pakharkova et al., 2020; Kharuk et al., 2021) границ ареала. В результате более быстрого перемещения южной (или, в случае высотной поясности, нижней) границы из-за уменьшения влажности и более медленного перемещения северной (или верхней) границы, связанного с повышением температуры и освоением подростом новых территорий, площадь ареала может уменьшиться. В частности, на примере кедровых древостоев Западного Саяна, представленных в разных лесорастительных районах тремя разными климатическими фациями кедровников, показано, что в каждой из них при общих для гор тенденциях изменения климата вековые смены сообществ имели свою специфику (Кошкаров и др., 2021). Также было обнаружено, что повышение температуры стимулирует продвижение границы древесной

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

растительности по градиенту высоты в горах Восточного Саяна, способствует возрастанию численности подроста древесных растений в экотоне горной лесотундры и увеличению радиального прироста деревьев сосны сибирской кедровой – кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) (Петров и др., 2021; Petrov et al., 2021). По данным некоторых авторов, повышение температуры оказывает стимулирующее воздействие на продвижение линии деревьев по градиенту высоты, а также на увеличение радиального прироста деревьев и плотности древостоя также в горах Кольского полуострова, Полярного Урала и плато Путорана (*Grigoriev* et al., 2022; *Moiseev* et al., 2022*)*. При этом скорость продвижения линии передовых деревьев несколько ниже скорости движения верхней границы леса и составляет приблизительно 0.2–0.3 м/год; линии леса ~ 0.5 м/год (Petrov et al., 2019). Многие исследования посвящены анализу текущего состояния естественных насаждений кедра сибирского (Назимова и др., 2015) и его возобновления под пологом материнских лесов (Коновалова и др. 2020; Быкова-Сашко, 2021). Однако актуальным остается вопрос о перспективах распространения кедра сибирского выше линии леса.

В связи с изменением климата зимние оттепели появляются в районах, для которых ранее они не были характерны (Второй оценочный доклад…, 2014; Алексеев, 2015). Хвойные деревья, сохраняющие ассимиляционный аппарат в течение всего года, оказываются уязвимыми перед повышением температуры в зимний период (Тихонова, Корец, 2021). В результате нагревания хвои до положительных температур и возобновления фотосинтетической активности, происходит возобновление устьичного газообмена, в том числе испарения воды. Известно, что из-за отсутствия доступной влаги в почве наблюдается водный дефицит в клетках хвои, приводящий к их иссушению и гибели (Соболев, Феклистов, 2016). В этот период весьма актуальной становится проблема оценки устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды.

Известно, что в пределах вида (Шигапов и др., 2016) и даже одной популяции (Пахарькова и др., 2019) существуют особи, в разной степени приспособленные к перенесению неблагоприятных условий, в том числе возникающих в результате временного повышения температуры в зимне-весенний период. Как правило, значительное количество таких особей встречается на границе распространения вида как в широтном, так и в высотном направлении.

Отмечены проявления внутривидовой изменчивости по типу формирования кроны, размерам шишек и семян (Матвеева и др., 2014), хвои, площадям поперечного сечения, мезофилла, центрального цилиндра, меньшей функциональной активностью хлоропластов (Зотикова и др., 2006; Zotikova et al., 2006), а также по отношению дыхания к фотосинтезу и соотношению фотосинтетических пигментов (Бендер и др., 2009; Бендер, Горошкевич, 2020). Для кедра сибирского, интродуцированного в горные районы Дальнего Востока, показано (Титова, 2010), что содержание зеленых пигментов достигает максимума в августе, в осенние и ранние зимние месяцы оно неуклонно снижается, а количество каротиноидов минимально в августе и максимально в ноябре, при этом общий пул пигментов остается относительно стабильным с мая по ноябрь. В северной части ареала кедра сибирского (61–62° с. ш.) также ближе к периоду покоя зимой доля зеленых пигментов уменьшается, а желтых пигментов увеличивается относительно весенне-летнего сезона, при этом максимальную фотосинтетическую активность проявляет 2- и 3-летняя хвоя (Варлам и др., 2019). Несмотря на значительное количество публикаций по пигментному составу хвои кедра сибирского, недостаточно изученным остается вопрос изменения пигментного комплекса в зимне-весенний период в процессе вынужденного зимнего покоя и выхода растений из этого состояния в условиях высотной поясности.

Цель данной работы – определить особенности фотосинтетической активности и пигментного состава хвои кедра сибирского, произрастающего в районе хр. Ергаки Западного Саяна, в период выхода из состояния зимнего покоя. Это позволит определить механизмы адаптации его сеянцев и подроста к зимне-весенним оттепелям в условиях высокой инсоляции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили на территории природного парка «Ергаки» в Ермаковском районе Красноярского края.

В качестве объектов изучения были взяты молодые деревья кедра сибирского (второго класса возраста), произрастающие на разной высоте над уровнем моря. В районе оз. Ойское, на территории природного парка «Ергаки», весной 2023 г. была заложена трансекта, пересекающая верхнюю границу леса при переходе от горно-

Таблица 1. Характеристика пробных площадей и объектов исследования

Номер пп	Высота над уровнем моря, м	Координаты: с. ш. / в. д.	Тип древесной растительности
1	1636	52°50′40.4″ / 093°16′24.2″	Стланиковые формы кедра сибирского высотой до 1 м. Диаметр стволов 3–5 см
2	1558	52°50′26.3″ / 093°16′26.9″	Редколесье кедра сибирского. Древостой однородный, состав 10К. Сомкнутость крон 0.1. Высота деревьев до 5 м. Диаметр 8–12 см
3	1505	52°50′17.2″ / 093°16′21.0″	Пихтово-кедровый мелкотравно-зеленомошный лес. Состав древостоя 6К4П. Сомкнутость крон 0.4. Высота деревьев кедра сибирского до 15 м. Диаметр 15–20 см
4	1455	52°50′14.6″ / 093°15′28.4″	Кедрово-пихтовый крупнотравно-папоротниковый лес. Состав древостоя 6П4К. Сомкнутость крон 0.7. Высота деревьев кедра сибирского до 15 м. Диаметр 15–20 см

Примечание. К – кедр сибирский; П – пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.).

таежного темнохвойного к подгольцово-субальпийскому высотно-поясному комплексу (Назимова и др., 2020). Вдоль трансекты выделены четыре пробные площади (пп), координаты их центральных точек представлены в табл. 1.

На пп 4 и пп 3 представлены типичные для этого района горно-таежные темнохвойные леса, образованные пихтой и кедром сибирским.

Пп 4 расположена в нижней части склона на равнинном участке, а пп 3, так же, как пп 2 и пп 1, на склоне южной экспозиции. Граница леса проходит между пп 2 и пп 3, линия передовых деревьев (здесь присутствуют отдельные стволовые формы кедра сибирского, не образующие лесной фитоценоз) – между пп 1 и пп 2. На пп 1 отмечены экземпляры кедра сибирского только стланиковой формы, а также значительное количество подроста в возрасте до 10 лет.

В пределах каждой пробной площади выбрано и промаркировано по 20 типичных экземпляров кедра сибирского, с каждого из них срезано по три побега. Таким образом, общее количество растительных образцов составило 240 штук. Фотографии побегов деревьев в инфракрасном и видимом диапазоне получены с использованием тепловизора Flir.

Для определения пигментного состава и параметров флуоресценции хлорофилла использовали хвою второго года жизни с боковых побегов. Срезанные побеги в течение одних суток доставили в лабораторию в автомобильном холодильнике Alpicool TW-35 при температуре, соответствующей температуре во время сбора образцов (–19 °С).

Количественное определение пигментов проводили в спиртовой вытяжке на спектрофотометре SPEKOL 1300 AnalytikJenna AG при длинах волн, соответствующих максимумам поглощения определяемых пигментов в данном растворителе (Wintermans, De Mots, 1965).

Для оценки потенциальной способности к восстановлению фотосинтетической активности побеги кедра сибирского были помещены нижними концами в сосуды с водой и выходили из состояния зимнего покоя в лабораторных условиях при температуре 24 °С и естественном освещении в течение 2 нед. За это время были проведены измерения параметров флуоресценции хлорофилла хвои на флуориметрах Junior PAM и IMAGING-PAM M-Series MAXI Version (HeinzWalzGmbH, Германия) в режиме записи световой кривой фотосинтеза. Обработка данных осуществлена с помощью полнофункционального программного обеспечения WinControl.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В зимне-весенний период для хвойных растений, произрастающих выше границы леса, основными рисками являются высокая интенсивность солнечной радиации, вызывающая фотоингибирование фотосинтеза при низких температурах воздуха и возобновление фотосинтетической активности хвои во время оттепелей, приводящее к так называемому «зимнему высыханию». В зависимости от пигментного состава хвои и структурных особенностей фотосинтетического аппарата, растения оказываются в разной степени устойчивыми к таким угрозам.

На рис. 1 представлены изменения показателя скорости электронного транспорта (ETR) при искусственном выведении побегов из состояния зимнего покоя.

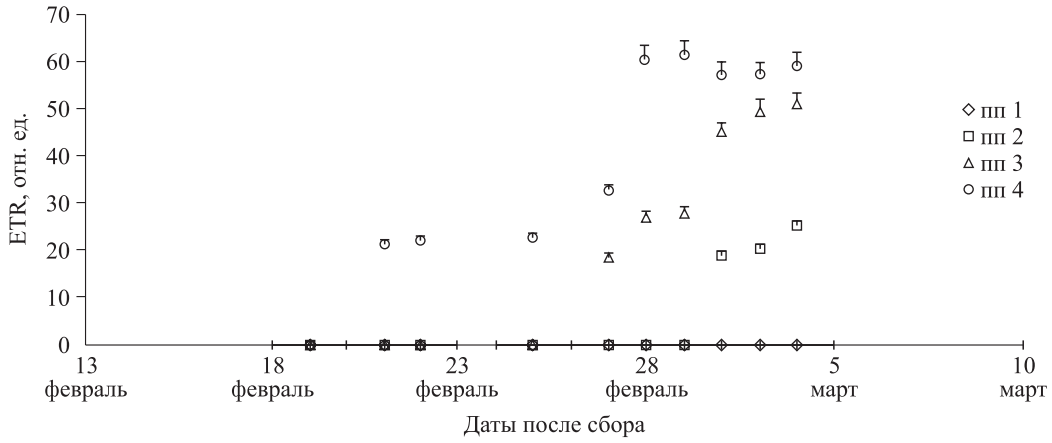

Рис. 1. Скорость электронного транспорта (ETR) при искусственном выведении побегов кедра сибирского из состояния зимнего покоя в лабораторных условиях.

Скорость транспорта электронов в первичных процессах фотосинтеза показывает активность фотосинтетического аппарата. По полученным данным, увеличение скорости электронного транспорта в хвое деревьев с пп 4 отмечено через 3 сут после помещения побегов в лабораторию, в хвое с пп 3 – через 9 сут, а с пп 2 – через 12 сут, тогда как образцы с пп 1 так и не вышли из состояния покоя за 2 нед наблюдений. Это свидетельствует о разном уровне потенциальной готовности хвои деревьев, произрастающих на различной высоте над уровнем моря, к возобновлению фотосинтетической деятельности. С одной стороны, этот факт можно объяснить различными температурными условиями, разница между температурой хвои в день сбора образцов между верхней и нижней пробными площадями составила 9 °С (рис. 2).

При съемке деревьев кедра сибирского выбран режим «теплая точка», что соответствует местоположению хвои. Можно предположить, что единичные экземпляры кедра сибирского, способные выживать выше границы леса, имеют бóльшую глубину покоя и медленнее выходят из этого состояния, что позволяет им не реагировать на кратковременные зимне-весенние оттепели. В этом случае хвоя этих растений будет иметь меньшее количество хлорофиллов по сравнению с хвоей деревьев, потенциально готовых к фотосинтезу.

Представленные на рис. 3 изображения хвои с 4 типичных деревьев кедра сибирского с верхней и нижней пробных площадей, полученные с помощью флуориметра Imaging PAM, свидетельствуют о более быстром увеличении интенсивности флуоресценции хлорофилла хвои деревьев с нижней части склона (пп 4) по сравнению с верхней (пп 1).

Это свидетельствует о том, что при искусственном выведении побегов из состояния зимнего покоя в хвое деревьев с пп 4 происходит более быстрое накопление хлорофиллов и восстановление фотосинтетической активности по сравнению с побегами с пп 1. Можно также отметить, что хвоя деревьев с пп 4 изначально имела более высокий уровень флуоресценции по сравнению с хвоей с пп 1. При этом заметны индивидуальные отличия деревьев, хорошо выраженные при искусственном выведении побегов из состояния покоя в лабораторных условиях. Так, на пп 1 хвоя деревьев *а* и *б* быстрее увеличивает интенсивность флуоресценции по сравнению с 2 другими, на пп 4 большая интенсивность флуоресценции отмечена у дерева *д*. Можно предположить, что при выходе из покоя в естественных условиях также будут наблюдаться индивидуальные отличия деревьев, не связанные с внешними условиями. Это подтверждается и результатами количественного определения фотосинтетических пигментов. Как свидетельствует рис. 4, содержание хлорофиллов увеличивается в апреле по сравнению с февральскими данными в 2.6–4.7 раза по хлорофиллу *a* и в 2.2–2.4 раза по хлорофиллу *b* (различия достоверны для $p \geq 0.95$); содержание каротиноидов остается почти постоянным, статистически достоверных различий не обнаружено.

Повышение содержания хлорофиллов свидетельствует о потенциальной готовности хвои к выходу из состояния зимнего покоя и восстановлению фотосинтетической активности. Отрицательная температура воздуха в сочетании с сильной солнечной радиацией – типичная ситуация, в которой может произойти торможение или даже разрушение фотосистемы избыточной энергией.

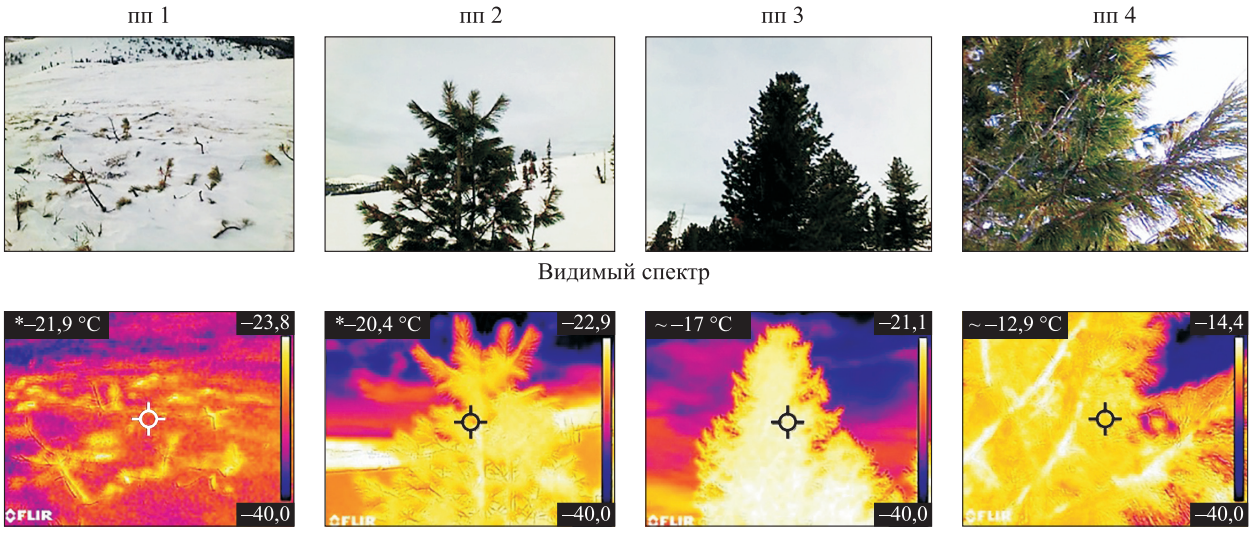

Рис. 2. Фотографии побегов деревьев кедра сибирского на пробных площадях в день сбора образцов в видимом и инфракрасном спектрах.

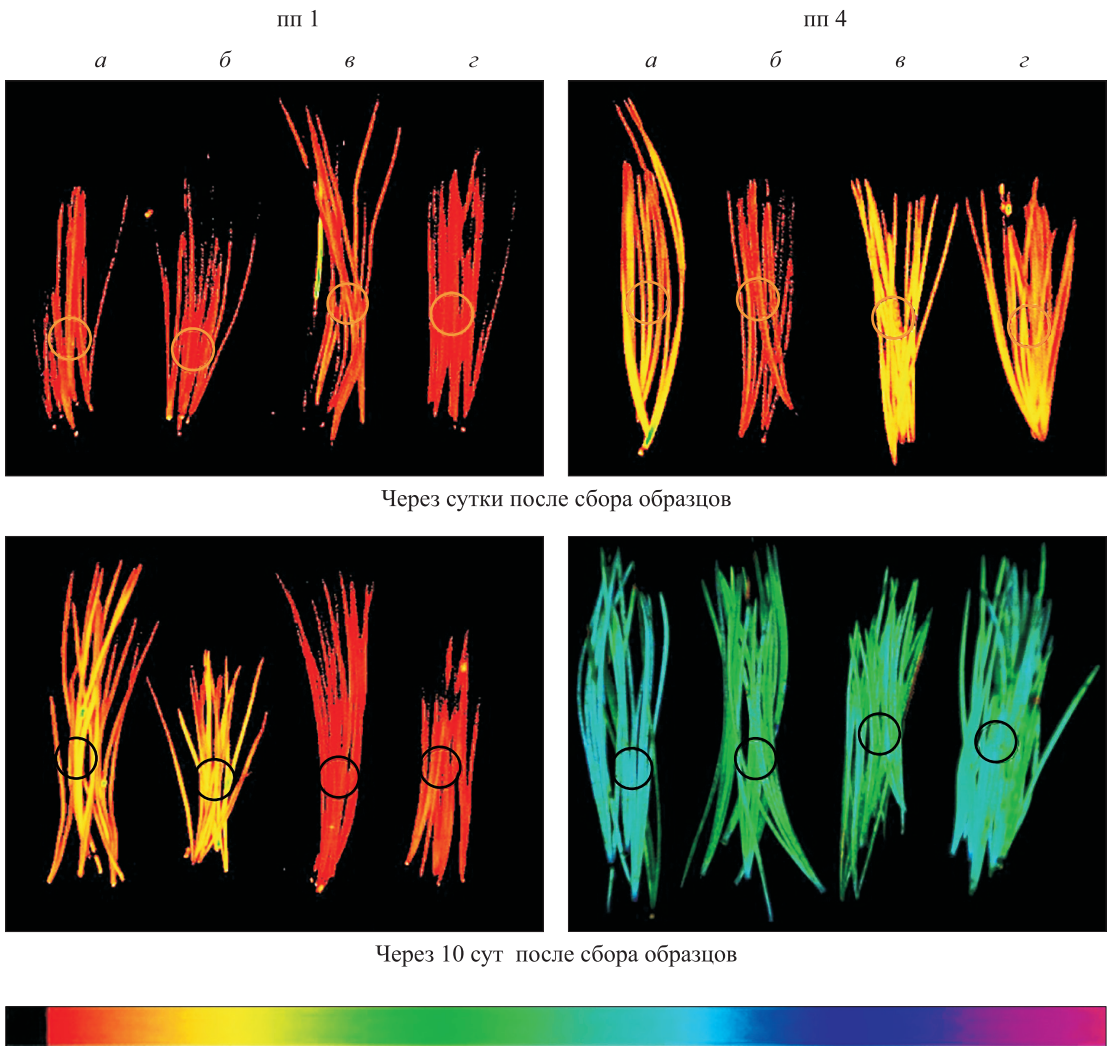

Рис. 3. Визуализация параметров флуоресценции хлорофилла хвои типичных экземпляров кедра сибирского с верхней пп 1 и с нижней пп 4 на флуориметре Imaging PAM.

Цветовая шкала в нижней части рисунка слева направо показывает интенсивность флуоресценции хлорофилла хвои от минимальных до максимальных значений.

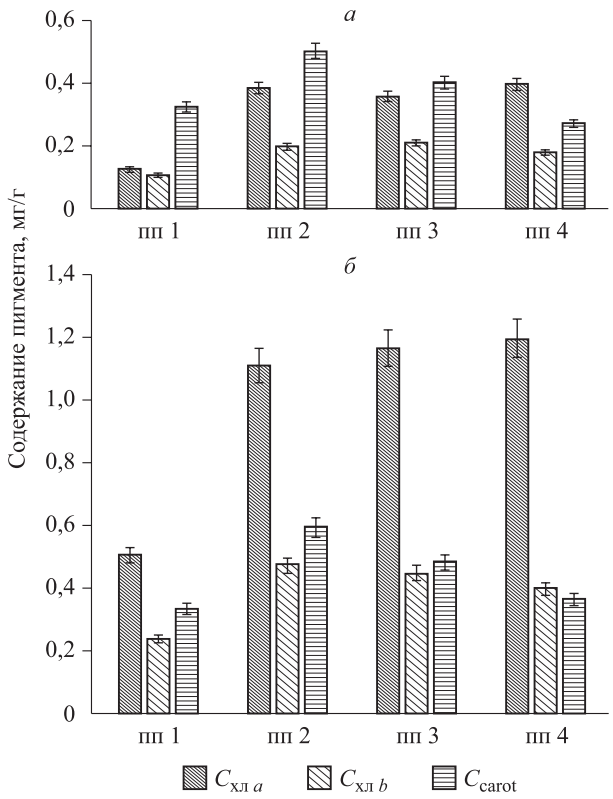

Рис. 4. Содержание хлорофиллов и каротиноидов в хвое кедра сибирского в пересчете на сухую массу в феврале (*а*) и апреле (*б*).

УФ-излучение не является специфическим для дерева стрессовым фактором, учитывая хорошо разработанные защитные меры, выработанные растениями, однако его воздействие может фиксироваться по уменьшению отношения содержания хлорофиллов и каротиноидов (Бендер и др., 2009).

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

Соотношение хлорофиллов и каротиноидов достоверно различается в зимний и весенний периоды ($p \geq 0.95$); при этом мы видим, что наименьшие значения этого показателя характерны для пп 1 (верхней), а наибольшие – для пп 3 и пп 4 (нижних) (табл. 2).

В феврале, когда деревья находятся в состоянии вынужденного зимнего покоя, содержание каротиноидов в хвое деревьев на всех пробных площадях, кроме пп 4, количественно превышает содержание хлорофилла *a*.

Известно, что содержание каротиноидов в хвое различных видов хвойных возрастает зимой и уменьшается в весенне-летний период (Ottander et al., 1995; Wang et al., 2003; Ensminger et al., 2004; Яцко и др, 2009; Тужилкина, 2012, 2017). Роль каротиноидов возрастает в условиях снижения интенсивности физиолого-биохимических процессов в клетках хвои при низких температурах. Уменьшение отношения суммарного содержания хлорофиллов к каротиноидам с наступлением зимы объясняется защитной функцией каротиноидов, которые предохраняют ассимиляционный аппарат от фотодинамического разрушения в условиях низких температур за счет тушения синглетного кислорода, поглощения и рассеивания энергии возбуждения молекул хлорофиллов и стабилизации физического состояния мембран и белков антенных комплексов (Kalituho et al., 2007).

По мере выхода из состояния зимнего покоя и подготовки к вегетации содержание хлорофиллов возрастает, при этом пул каротиноидов изменяется незначительно. Данные многих авторов (Ходасевич, 1982; Гаевский и др., 1991; Головко и др., 2013; Софронова и др., 2016; Sofronova et al., 2016) свидетельствуют о том, что изменения фотосинтетического аппарата при подготовке вечнозеленых растений к зимнему периоду направлены на снижение поглощения и усиление диссипации поглощенной световой энергии, а в весенне-летний период, наоборот, хвоя адаптируется к более полному использованию фотосинтетически активной радиации. Однако не до конца понятно, в какой мере выражены сезонные изменения фонда фотосинтетических пигментов хвои и ингибирование фотосинтеза у разных видов хвойных в разных эколого-географических условиях. По-видимому, в конце зимы

Таблица 2. Соотношение содержания хлорофиллов и каротиноидов в хвое деревьев кедра сибирского, произрастающих на разной высоте над уровнем моря, отн. ед.

Месяц сбора образцов	пп 1	пп 2	пп 3	пп 4
Февраль	0.71 ± 0.04	1.16 ± 0.05	1.41 ± 0.07	1.76 ± 0.08
Апрель	4.27 ± 0.20	5.31 ± 0.25	6.00 ± 0.31	11.44 ± 0.59

значительная доля каротиноидов при меньшем содержании хлорофиллов позволяет подросту кедра сибирского в верхней части склона избежать фотоингибирования и, уменьшив уровень фотосинтетической активности при положительных температурах воздуха во время оттепелей, предохранять хвою от водного дефицита и физиологического иссушения, возникающего в результате недоступности почвенной влаги в этот период.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Единичные экземпляры кедра сибирского, распространившиеся выше границы леса, обладают рядом экофизиологических особенностей, позволяющих им выживать в достаточно суровых условиях. К таким особенностям можно отнести бóльшую глубину зимнего покоя, когда деревья, находящиеся в фазе вынужденного покоя, медленнее реагируют на повышение температуры, по сравнению с деревьями, произрастающими ниже верхней границы леса. Им, по-видимому, зимне-весенние оттепели не будут представлять опасности. Сильная инсоляция при низких температурах, характерная для открытых горных склонов в конце зимы и весной, также не является критически опасной для продвижения кедра сибирского выше границы леса, благодаря преобладанию в этот период каротиноидов, выполняющих защитную функцию в пигментном комплексе их хвои.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Г. В. Проявление и усиление глобального потепления в Арктике // Фунд. и прикл. климатол. 2015. № 1. С. 11–26.

Бендер О. Г., Зотикова А. П., Велисевич С. Н. Особенности водного обмена и состояния пигментного комплекса хвои кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour) в горах Северо-Восточного Алтая // Вестн. Том. гос. ун-та. Биол. 2009. № 3 (7). С. 63–72.

Бендер О. Г., Горошкевич С. Н. Газообмен и содержание фотосинтетических пигментов у широтных экотипов кедра сибирского в опыте *ex situ* // Сиб. лесн. журн. 2020. № 5. С. 28–36.

Быкова-Сашко Е. В. Современное состояние кедровых (*Pinus sibirica* Du Tour) насаждений в Саяно-Шушенском биосферном заповеднике // Сиб. лесн. журн. 2021. № 6. С. 59–71.

Варлам И. И., Русак С. Н., Казарцева К. В. Сезонные изменения пигментного состава *Pinus sibirica* в условиях урбоэкосистем северных территорий (на примере г. Сургута) // Экол. урб. тер. 2019. № 1. С. 82–86.

Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. В 3-х т. / Под ред. Г. В. Алексеева, М. Д. Ананичева, О. А. Анисимова. М.: Росгидромет, 2014. Т. 1. 1008 с.

Гаевский Н. А., Сорокина Г. А., Гольд В. М., Миролюбская И. В. Сезонные изменения фотосинтетического аппарата древесных и кустарниковых растений // Физиол. раст. 1991. Т. 38. № 4. С. 685–692.

Головко Т. К., Яцко Я. Н., Дымова О. В. Сезонные изменения состояния фотосинтетического аппарата трех бореальных видов хвойных растений в подзоне средней тайги на Европейском Северо-Востоке // Хвойные бореал. зоны. 2013. Т. 31. С. 73–78.

Зотикова А. П., Бендер О. Г., Рудник Т. И. Экофизиологические реакции листового аппарата кедра сибирского на изменение климата // Опт. атм. и океана. 2006. Т. 19. № 11. С. 969–972.

Коновалова М. Е., Коновалова Е. Г., Цветков Е. Н., Генов Д. Д. Размерная и возрастная структура горных кедровников приенисейских Саян // Сиб. лесн. журн. 2020. № 3. С. 51–62.

Кошкаров А. Д., Кошкарова В. Л., Назимова Д. И. Многовековые климатические тренды трансформации кедровников в разных лесорастительных зонах гор Западного Саяна // Сиб. лесн. журн. 2021. № 2. С. 3–16.

Матвеева Р. Н., Братилова Н. П., Буторова О. Ф. Изменчивость показателей роста и генеративного развития кедровых сосен на плантации зеленой зоны города Красноярска // Сиб. лесн. журн. 2014. № 2. С. 81–86.

Назимова Д. И., Коновалова М. Е., Данилина Д. М., Пономарев Е. И., Сташкевич Н. Ю., Бабой С. Д. Исследования долговременной динамики лесов в пергумидном климате Западного Саяна (Ермаковский стационар Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН) // Сиб. лесн. журн. 2015. № 4. С. 3–17.

Назимова Д. И., Пономарев Е. И., Коновалова М. Е. Роль высотно-поясной основы и дистанционных данных в задачах устойчивого управления горными лесами // Лесоведение. 2020. № 1. С. 3–16.

Пахарькова Н. В., Кузьмина Н. А., Кузнецова Г. В., Кузьмин С. Р. Диагностика устойчивости представителей рода *Pinus* к периодическим повышениям температуры в зимне-весенний период // Изв. СПбЛТА. 2019. № 227. С. 88–106.

Петров И. А., Шушпанов А. С., Голюков А. С., Двинская М. Л., Харук В. И. Динамика древесно-кустарниковой растительности в горной лесотундре Восточного Саяна // Экология. 2021. № 5. С. 372–379.

Соболев А. Н., Феклистов П. А. Продолжительность жизни и биометрические параметры хвои в сосняке черничном (о-в Б. Соловецкий) // Вестн. Сев. (Аркт.) фед. ун-та. Сер. «Естеств. науки». 2016. № 4. С. 47–56.

Софронова В. Е., Дымова О. В., Головко Т. К., Чепалов В. А., Петров К. А. Адаптивные изменения пигментного комплекса хвои *Pinus sylvestris* при закаливании к низкой температуре // Физиол. раст. 2016. Т. 63. № 4. С. 461–471.

Титова М. С. Сезонная динамика содержания пигментов в хвое сосны сибирской (*Pinus sibirica*) и сосны корейской (*Pinus koraiensis*) // Вестн. КрасГАУ. 2010. № 8 (47). С. 77–81.

Тужилкина В. В. Пигментный комплекс хвои сосны в лесах Европейского Северо-Востока // Лесоведение. 2012. № 4. С. 16–23.

Тужилкина В. В. Фотосинтетические пигменты хвои ели сибирской в среднетаежных лесах Европейского Северо-Востока России // Сиб. лесн. журн. 2017. № 1. С. 65–73.

Тихонова И. В., Корец М. А. Изменчивость метеорологических условий произрастания хвойных пород в Средней Сибири с 1960 г. // Лесоведение. 2021. № 2. С. 173–186.

Шигапов З. Х., Путенихина К. В., Шигапова А. И., Уразбахтина К. А., Путенихин В. П. Генетическое разнообразие кедра сибирского при интродукции на Южном Урале и в Башкирском Предуралье // Сиб. лесн. журн. 2016. № 5. С. 137–146.

Ходасевич Э. П. Фотосинтетический аппарат хвойных (онтогенетический аспект). Минск: Наука и техника, 1982. 199 с.

Хуторной О. В. Структура и динамика верхней границы произрастания хвойных в горах Южной Сибири // Тр. Тигирекского заповедника. 2015. № 7. С. 210–215.

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

Ensminger I., Sveshnikov D., Campbell D. A., Funk C., Jansson S., Lloyd J., Shibistova O., Quist G. Intermittent low temperatures constrain spring recovery of photosynthesis in boreal Scots pine forests // Glob. Change Biol. 2004. V. 10. N. 6. P. 995–1008.

Grigoriev A. A., Shalaumova Y. V., Vyukhin S. O., Balakin D. S., Kukarskikh V. V., Vyukhina A. A., Camarero J. J., Moiseev P. A. Upward treeline shifts in two regions of subarctic Russia are governed by summer thermal and winter snow conditions // Forests. 2022. V. 13. N. 2. Article number 174. 20 p.

Kalituho L., Rech J., Jahns P. The roles of specific xanthophylls in light utilization // Planta. 2007. V. 225. Iss. 2. P. 423–439.

Kharuk V. I., Im S. T., Petrov I. A. Alpine ecotone in the Siberian mountains: vegetation response to warming // J. Mount. Sci. 2021. V. 18. N. 12. P. 3099–3108.

Moiseev P. A., Hagedor F., Balakin D. S., Bubnov M. O., Devi N. M., Kukarskih V. V., Mazepa V. S., Viyukhin S. O., Viyukhina A. A., Grigoriev A. A. Stand biomass at treeline ecotone in Russian subarctic mountains is primarily related to species composition but its dynamics driven by improvement of climatic conditions // Forests. 2022. V. 13. N. 2. Article number 254. 21 p.

Ottander C., Campbell D., Öquist G. Seasonal changes in photosystem II organization and pigment composition in *Pinus sylvestris* // Planta. 1995. V. 197. N. 1. P. 176–183.

Pakharkova N., Borisova I., Sharafutdinov R., Gavrikov V. Photosynthetic pigments in Siberian pine and fir under climate warming and shift of the timberline // Forests. 2020. V. 11. N. 1. Article number 63. 15 p.

Petrov I. A., Shushpanov A. S., Golyukov A. S., Kharuk V. I. Pinus sibirica Du Tour response to climate change in the forests of the Kuznetsk Alatau Mountains // Sib. J. For. Sci. 2019. N. 5. P. 43–53.

Petrov I. A., Shushpanov A. S., Golyukov A. S., Dvinskaya M. L., Kharuk V. I. Dynamics of tree and shrub vegetation in the eastern Sayan mountain tundra) // Rus. J. Ecol. 2021. V. 52. N. 5. P. 399–405 (Original Rus. Text © I. A. Petrov, A. S. Shushpanov, A. S. Golyukov, M. L. Dvinskaya, V. I. Kharuk, 2021, publ. in Ekologiya. 2021. N. 5. P. 372–379).

Sofronova V. E., Dymova O. V., Golovko T. K., Chepalov V. A., Petrov K. A. Adaptive changes in pigment complex of *Pinus sylvestris* needles upon cold acclimation) // Rus. J. Plant Physiol. 2016. V. 63. N. 4. P. 433–442 (Original Rus. Text © V. E. Sofronova, O. V. Dymova, T. K. Golovko, V. A. Chepalov, K. A. Petrov, 2016, publ. in Fiziologiya Rastenii. 2016. V. 63. N. 4. P. 461–471).

Wang K.-Y., Kellomäki S., Zha T. Modifications in photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence in 20-year-old pine trees after a four-year exposure to carbon dioxide and temperature elevation // Photosynthetica. 2003. V. 41. Iss. 2. P. 167–175.

Wintermans J. E. G., De Mots A. Spectrophotometric characteristics of chlorophyll a and b and their phenophytins in ethanol // Biochim. Biophys. Acta. 1965. N. 109. P. 448–453.

Zotikova A. P., Bender O. G., Rudnik T. I. Ecophysiological reactions of the Siberian stone pine leaf apparatus to climate change) // Atmos. Oceanic Opt. 2006. V. 19. N. 11. P. 870–872 (Original Rus. Text © A. P. Zotikova, O. G. Bender, T. I. Rudnik, 2006, publ. in Optika atmosfery i okeana. 2006. V. 19. N. 11. P. 969–972).

PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF SIBERIAN PINE NEEDLES DURING THE PERIOD OF EMERGING FROM THE STATE OF WINTER DORMANCY IN THE CONDITIONS OF THE HIGH-ALTITUDE ZONE OF THE WESTERN SAYAN

N. V. Pakharkova, I. V. Masentsova, I. G. Gette, E. E. Pozdnyakova, A. A. Kalabina

Siberian Federal University
Prospekt Svobodny, 79, Krasnoyarsk, 660041 Russian Federation

E-mail: npakharkova@sfu-kras.ru, irina.masentsova@yandex.ru, igette@sfu-kras.ru, e.pozdniakova34@gmail.com, sipanna@yandex.ru

Due to climate change, many species of coniferous trees, which are the main forest formers of the forests of Western and Eastern Siberia, have shifts in both latitudinal and altitudinal boundaries of the range. This study is devoted to determining the features of photosynthetic activity and pigment composition of Siberian pine needles growing in the area of the Ergaki ridge of the Western Sayan, during the period of recovery from the state of winter dormancy. Young Siberian pine trees (*Pinus sibirica* Du Tour) growing at different heights above sea level were taken as objects of research. In the area of Lake Oyskoe on the territory of the Ergaki Nature Park in the spring of 2023, a transect with four test areas was laid, crossing the timberline during the transition from the mountain taiga to the rocky-tundra area. Single specimens of Siberian pine, spread above the timberline, have a number of ecophysiological features that allow them to survive in fairly harsh conditions. Such features include a greater depth of winter dormancy, when trees in the phase of forced dormancy react more slowly to temperature increases, compared with trees growing below the timberline. For them, apparently, winter-spring thaws will not pose a danger. Strong insolation at low temperatures, characteristic of open mountain slopes in late winter and spring, is also not critically dangerous for the advancement of Siberian pine above the timberline, due to the predominance of carotenoids in the pigment complex of their needles during this period.

Keywords: *winter dormancy, fluorescence, photosynthetic pigments, needles, Pinus sibirica Du Tour.*

How to cite: *Pakharkova N. V., Masentsova I. V., Gette I. G., Pozdnyakova E. E., Kalabina A. A.* Photosynthetic apparatus of Siberian pine needles during the period of emerging from the state of winter dormancy in the conditions of the high-altitude zone of the Western Sayan // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 2. P. 41–49 (in Russian with English abstract and references).