

А.В. Кулькова, Н.Н. Бессчетнова, В.П. Бессчетнов

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПИГМЕНТНОГО СОСТАВА ХВОИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА ЕЛЬ В НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Введение. Многочисленные представители рода ель (*Picea* A. Dietr.) давно вовлечены в сферу хозяйственных интересов человека [Кулькова и др., 2020а, б; 2018; Kopórka et al., 2011, Wiensczyk et al., 2011]. Этому во многом способствует удачное сочетание их признаков и свойств [Lindgren et al., 2009; Groot, 2013], а также широкое распространение в северном полушарии [Barbier et al., 2009; Herrera et al., 2016]. Значительные размеры ареала обусловлены экологической пластичностью и высокой резистентностью к негативному влиянию лимитирующих внешних факторов [Castagneri et al., 2015; Hamilton, 2016], полиморфизмом и наличием в составе видов большого количества наследственно обусловленных форм [Morgenstern, 1969; Verheggen et al., 1983; Adams et al., 1996; Porth et al., 2015]. Интродукция раздвигает территориальные границы их распространения в культуре и способствует расширению спектра форм практического применения [Кулькова и др., 2020а, б; Nielsen, 2008]. Успех последнего во многом определяется уровнем адаптированности растений в местах расселения [Кулькова и др., 2020а, б]. В этой связи детальному анализу подвергаются её биология, адаптивно-экологические реакции, сезонные изменения физиологического состояния [Schaberg et al., 2000; Stinziano et al., 2015]. Немало работ посвящено особенностям строения и пигментного состава фотосинтезирующего аппарата [Ершов и др., 2017; 2018; Лугинина и др., 2017; Major et al., 2007]. Вместе с тем, подобные сведения для широкого списка видов ели как интродуцированных в Нижегородскую область, так и образующих естественные насаждения, не детализированы и фрагментарны, не носят системного характера, нуждаются в дополнении и уточнении; исследования в данном направлении малоактивны, а публикации немногочисленны.

Цель исследования – установить характер и масштаб сезонных изменений пигментного состава хвои разных видов ели в условиях интродукции в Нижегородскую область.

Материалы и методика исследований. Объектами исследования выступали 11 видов и 2 формы ели, относящихся к аборигенам и экзотам в Нижегородском Поволжье: ель европейская (*Picea abies* (L.) H. Karst.); ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.); ель Глена (*Picea glehnii* (F. Schmidt)

Mast.); ель белая (*Picea glauca* (Moench) Voss); ель шероховатая (*Picea asperata* Masters); ель черная (*Picea mariana* Mill., Britton, Sterns & Poggenburg); ель колючая форма серебристая (*Picea pungens* Engelm., f. *argentea*); ель колючая форма голубая (*Picea pungens* Engelm., f. *glauca* Regel); ель сербская (*Picea omorika* (Pančić) Purk.); ель Энгельмана (*Picea engelmannii* Parry ex Engelm.); ель колючая (*Picea pungens* Engelm.); ель аянская (*Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carrière); ель корейская (*Picea koraiensis* Nakai). Им присвоены условные обозначения «вид». Они сосредоточены в коллекции Ботанического сада Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского, географические координаты которого 56°15'20.2"N 44°00'23.4"E, а высота над уровнем моря – 141 м. По лесорастительному районированию участок относится к третьей лесорастительной зоне – зоне хвойно-широколиственных лесов и входит в район хвойно-широколиственных (смешанных) лесов европейской части Российской Федерации, где сложился влажный с умеренно теплым и влажным летом и умеренно суровой снежной зимой климат и преобладают серые лесные, а также дерново-подзолистые и подзолистые почвы. Подобные экологические параметры благоприятны для произрастания большинства видов ели [Ершов и др., 2017; 2018; Кулькова и др., 2020а, б].

Методологический подход предусматривал соблюдение важнейших требований к организации опыта: типичность, пригодность, целесообразность, надежность и соблюдение принципа единственного логического различия. В соответствии этим для лабораторных исследований с каждого учетного растения одновременно заготавливали однотипные одновозрастные побеги, находящиеся в одинаковом фенологическом состоянии. Отбор проб осуществлен из периферии среднего яруса хорошо освещенного участка кроны растений. Образцы с признаками повреждения биотическими и абиотическими факторами или с отклонениями от нормального развития исключали из выборки. Её первичной единицей служила экстракционная навеска из объединенной хвои, собранной пропорционально со всех установленных участков кроны отдельного учетного растения (общее число 1075 шт.). Выявляли содержание и баланс пигментов, для чего был реализован спектрофотометрический анализ как наиболее точный метод их количественного определения [Lichtenthaler, Wellburn, 1983; Wellburn, 1994; Dere et al., 1998; Gitelson et al., 1999]. Он позволяет установить содержание пигментов по оптической плотности вытяжки без её фракционирования и предварительного разделения. Использовали спектрофотометр СФ-2000 с программным обеспечением GRASS GIS 7.6.1 / QGIS 3.4, позволяющим строить на мониторе компьютера спектры поглощения. По ним вели отсчет показаний прибора при длинах волн: 665 нм (хлорофилл-а);

649 нМ (хлорофилл-*b*); 452,5 нМ (каротиноиды). Принимали во внимание то, что максимум поглощения может смещаться в зависимости от оптических свойств применяемого растворителя [Lichtenthaler, Wellburn, 1983; Wellburn, 1994]. Содержание пигментов, выражавшееся в мг/г сырой массы хвои, вычисляли по уравнениям Ветштейна и Хольма для 100 % ацетона и для 96% этанола [Lichtenthaler, Wellburn, 1983; Wellburn, 1994; Dere et al., 1998; Gitelson et al., 1999]. Масса навески строго фиксировалась трехразрядными аналитическими весами с точностью до 0,001 г. Для пересчета содержания пигментов листового аппарата на единицу сухого вещества определяли его наличие в каждой навеске хвои после высушивания до абсолютно сухого состояния в сушильных шкафах HS 61 А [Бессчетнова, Бессчетнов, 2014; Бессчетнова, 2016]. Вычисляли содержание пигментов: хлорофилла-*a*, хлорофилла-*b*, их суммарное количество и концентрацию каротиноидов. Кроме того, находили отношение содержания хлорофилла-*a* к содержанию хлорофилла-*b*; отношение различных форм хлорофилла к содержанию каротиноидов, их долю в пигментном составе и общее количество. Такой подход к подобным исследованиям признан целесообразным [Lichtenthaler, 1987; 2009; Houppis et al., 1988; Rosenthal, Camm, 1997]. Организационно-методическая схема работы включала в себя: 5 последовательных сроков учета; 13 видов ели в каждом из сроков; 3–4 одновозрастных учетных дерева по каждому из видов (общее число 43); 5 учетных побегов текущего прироста с каждого учетного дерева (один побег – одна экстракционная навеска); 13 признаков в анализе каждого первичного биологического образца; 1075 первичных единиц выборки по каждому из тестируемых признаков. Полученные в ходе её реализации опытные данные были сгруппированы в базу данных емкостью 13975 дата-единиц [Бессчетнова и др., 2021].

Результаты исследования. Зафиксированы заметные фенотипические различия по анализируемым признакам пигментного состава однолетней хвои представителей рода ель, введенных в схему исследований (табл. 1).

По содержанию хлорофилла-*a*; наибольшее среднее значение ($3,02 \pm 0,09$ мг/г), отмеченное у ели шероховатой, в 1,32 раза превосходит минимальную величину ($2,28 \pm 0,04$ мг/г), обнаруженную у ели корейской. По содержанию хлорофилла-*b* масштаб установленной неоднородности сохранился, наибольшее среднее значение ($1,36 \pm 0,05$ мг/г), отмеченное у ели шероховатой, в 1,44 раза превосходит соответствующий минимум ($0,95 \pm 0,03$ мг/г) у ели сибирской. Изменчивость видоспецифична, в частности, по хлорофиллу-*a* установлены следующие её величины (табл. 2). В варьировании содержания в хвое других пигментов и изменчивости оценки их соотношения зафиксированы, в основном, сходные тенденции.

Таблица 1

Содержание пигментов и их доля в пигментном составе хвои
The content of pigments and their share in the pigment composition of needles

Виды	Признаки						
	Признак 1	Признак 2	Признак 3	Признак 4	Признак 5	Признак 6	Признак 7
Вид 1	3,00±0,06	1,22±0,04	0,41±0,01	4,64±0,11	0,71±0,003	0,29±0,003	0,09±0,001
Вид 2	2,81±0,06	1,24±0,04	0,48±0,01	4,52±0,10	0,70±0,003	0,30±0,003	0,11±0,002
Вид 3	2,31±0,03	0,95±0,03	0,46±0,01	3,72±0,05	0,71±0,004	0,29±0,004	0,12±0,001
Вид 4	2,63±0,06	1,15±0,03	0,41±0,01	4,19±0,09	0,70±0,003	0,30±0,003	0,10±0,002
Вид 5	2,30±0,03	0,97±0,01	0,32±0,01	3,59±0,03	0,70±0,005	0,30±0,005	0,09±0,003
Вид 6	2,39±0,03	1,20±0,03	0,47±0,01	4,06±0,06	0,67±0,003	0,33±0,003	0,12±0,002
Вид 7	2,54±0,10	1,10±0,03	0,44±0,01	4,08±0,14	0,70±0,004	0,30±0,004	0,11±0,002
Вид 8	2,78±0,03	1,19±0,02	0,35±0,01	4,32±0,06	0,70±0,002	0,30±0,002	0,08±0,001
Вид 9	2,46±0,05	1,00±0,03	0,37±0,01	3,84±0,08	0,71±0,002	0,29±0,002	0,10±0,001
Вид 10	3,02±0,09	1,36±0,05	0,41±0,02	4,79±0,15	0,69±0,002	0,31±0,002	0,09±0,001
Вид 11	2,45±0,09	1,04±0,04	0,34±0,01	3,83±0,14	0,70±0,001	0,30±0,001	0,09±0,002
Вид 12	2,28±0,05	0,99±0,02	0,33±0,01	3,60±0,08	0,70±0,003	0,30±0,003	0,09±0,002
Вид 13	2,65±0,04	1,19±0,02	0,42±0,01	4,26±0,06	0,69±0,003	0,31±0,003	0,10±0,003
Total	2,59±0,02	1,12±0,01	0,40±0,004	4,12±0,04	0,70±0,001	0,30±0,001	0,10±0,001

Признаки: 1) содержание хлорофилла-а, мг/г; 2) содержание хлорофилла-в, мг/г; 3) содержание каротиноидов, мг/г; 4) суммарное содержание пигментов, мг/г; 5) доля хлорофилла-а; 6) доля хлорофилла-в; 7) доля каротиноидов.

Виды ели: 1) е. европейская; 2) е. аянская; 3) е. сибирская; 4) е. Энгельмана; 5) е. сербская; 6) е. черная; 7) е. колючая; 8) е. колючая, ф. серебристая; 9) е. Глена; 10) е. шероховатая; 11) е. канадская; 12) е. корейская; 13) е. колючая, ф. голубая; Total – обобщенное значение.

Таблица 2

Изменчивость содержания хлорофилла-а в 1-летней хвое
Variability of the content of chlorophyll-a in 1-year-old needles

Вид	М, мг/г	max, мг/г	min, мг/г	Δ _{lim} , мг/г	C _v , %
<i>P. abies</i>	3,00±0,06	3,48	2,62	0,86	9,32
<i>P. engelmannii</i>	2,63±0,06	3,04	2,29	0,75	8,15
<i>P. pungens</i>	2,54±0,10	2,99	1,70	1,29	16,93
<i>P. jezoensis</i> ;	2,81±0,06	3,38	2,47	0,91	9,25
<i>P. pungens, f. argentea</i>	2,78±0,03	3,00	2,52	0,48	4,68
<i>P. koraiensis</i>	2,28±0,05	2,59	1,94	0,65	8,21
<i>P. asperata</i>	3,02±0,09	3,80	2,45	1,35	11,79
<i>P. glauca</i>	2,45±0,09	3,11	1,98	1,13	13,81
<i>P. mariana</i>	2,39±0,03	2,64	2,24	0,40	4,86
<i>P. obovata</i> .	2,31±0,03	2,58	2,18	0,40	5,58
<i>P. omorika</i> ;	2,30±0,03	2,50	2,11	0,39	4,82
<i>P. pungens, f. glauca</i>	2,65±0,04	2,87	2,28	0,59	5,93
<i>P. glehnii</i>	2,46±0,05	2,81	2,17	0,64	7,54
Total	2,60±0,02	3,8	1,7	2,10	13,40

Обозначения: М – среднее арифметическое значение; СКО – среднеквадратическое отклонение; max. – максимальное значение; min. – минимальное значение; Δ_{lim}. – разница лимитов или диапазон значения; - C_v, % – коэффициент вариации признака.

Содержание и баланс пигментов однолетней хвои исследованных видов динамичны и имеют сезонную приуроченность. Ход временных изменений этих показателей рассмотрен на примере ели колочей (рис. 1).

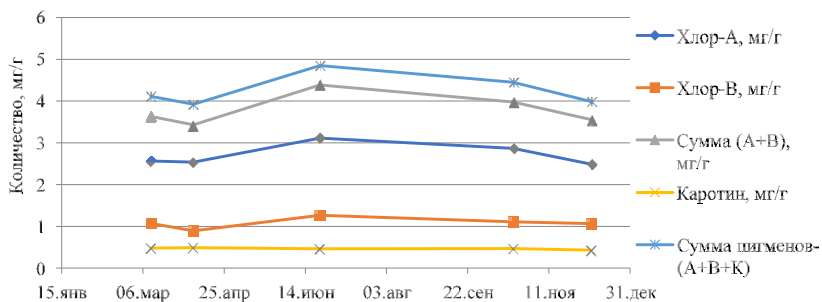


Рис. 1. Динамика содержания пластидных пигментов в хвое:
А – хлорофилл-а; В – хлорофилл-б; К – каротиноиды

Fig. 1. Dynamics of the content of plastid pigments in conifers:
A – chlorophyll-a; B – chlorophyll-b; K – carotenoids

Как видно на рис. 1, основной тенденцией в динамике пигментов, является сезонная цикличность, выражающаяся в возрастании их количества в середине вегетационного периода, по мере отрастания побегов, и последующем снижении в осенне-зимнее время. Наблюдается практически полное совпадение тенденций в динамике содержания хлорофилла-а, суммарного количества хлорофилла-а и хлорофилла-б и общей суммы пластидных пигментов в хвое. При сохранении общих тенденций динамика хлорофилла-б имела свои особенности: меньший общий уровень содержания и, как следствие, менее выраженные сезонные колебания. Специфична и сезонная динамика содержания в 1-летней хвое каротиноидов. Показатель оказался наиболее стабильным и отличался минимальными величинами в течение года. Такая картина в сопоставлении динамики различных пигментов, позволила предположить отсутствие тесных корреляций между каротиноидами и разными формами хлорофилла.

Вполне логичную картину динамики состояний фотосинтезирующего аппарата исследованных видов ели сформировали оценки количественного соотношения в содержании тестируемых пигментов (рис. 2). Они обладали специфическим ритмом, изменений своих величин в течение сезона наблюдений. В частности, отношение хлорофилла-а к каротиноидам обладало наиболее динамичным характером сезонных флуктуаций, во многом сходным с характером изменений содержания зеленых пигментов. Более ровный характер изменения имели: отношение хлорофилла-а к хлорофиллу-б и отношение хлорофилла-б к каротиноидам (см. рис. 2).

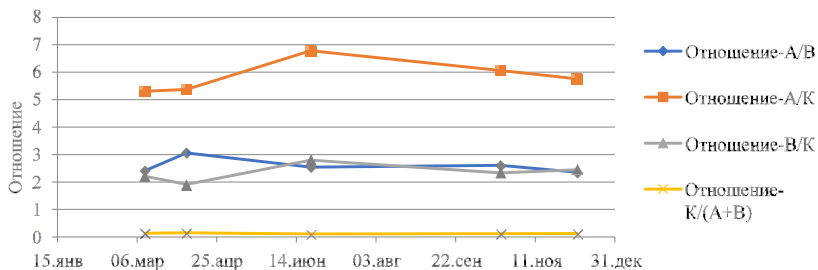


Рис. 2. Динамика относительных оценок содержания пигментов: А – хлорофилл-а; В – хлорофилл-б; К – каротиноиды

Fig. 2. Dynamics of relative estimates of the pigment content: А – chlorophyll-a; В – chlorophyll-b; К – carotenoids

При этом их динамика носит отчетливую взаимно противоположную переменную направленность: расходящуюся и сходящуюся. Практически неизменным во временном аспекте оказалось отношение каротиноидов к суммарному количеству хлорофиллов. В весь период наблюдений этот показатель достигал величин от $0,107 \pm 0,002$ (в июне) до $0,134 \pm 0,001$ (в апреле). В процентном выражении эти колебания от среднего за сезон значения составили: в большую сторону – 18,83 %; в меньшую – 15,57 %.

Установлен эффект влияния фаз сезонного развития растений на характеристики пигментного состава хвои (табл. 3, 4).

Сроки учета (фактор А), соответствующие разному биологическому состоянию растений, оказали значительное влияние на формирование сезонных различий в содержании и соотношении пластидных пигментов у всех исследованных видов (см. табл. 3, 4). На это указывают достигнутые величины критериев Фишера, превосходящие соответствующие табличные значения ($F_{05}/F_{01} = 2,38/3,34$). В частности, по содержанию хлорофилла-а и хлорофилла-б оценки показателя соответственно составили 126,47 и 141,36; по содержанию каротиноидов – еще больше: 406,34. Подтверждение факта наличия существенных различий между оценками содержания и соотношения пигментов в разные сроки учета (фактор А) позволило отвергнуть нулевую гипотезу и продолжить дисперсионный анализ. В контексте рассматриваемых признаков эффективность действия указанного фактора проявилась различным образом (см. табл. 3, 4). Так, в расчетах по алгоритму Плохинского доля приходящейся на него общей дисперсии содержания хлорофилла-а была равна 18,86±0,32%. По содержанию хлорофилла-б эти оценки составили – 21,26±0,31%; по сумме хлорофиллов – 16,13±0,33%; по каротиноидам – 37,43±0,25%. Достаточно высоким подобный показатель был по отношению содержания хлорофилла-а к содержанию хлорофилла-б (38,69±0,24%). По общей сумме пластидных пигментов влияние сроков отбора биологических проб (17,45±0,33%) сопоставимо с оценками содержания разных форм хлорофилла и их суммы.

Таблица 3

Двухфакторный дисперсионный анализ содержания пигментов

Two-way ANOVA of pigment content

Источник дисперсии (факторы)	Критерий Фишера		Доля влияния фактора ($h^2 \pm m_h$)			
			по Плохинскому		по Снедекору	
	F_{05}/F_{01}	$F_{оп}$	h^2	$\pm m_{h2}$	h^2	$\pm m_{h2}$
Содержание хлорофилла-а						
Сроки учета (А)	2,38/3,34	126,47	0,1886	0,0032	0,2019	0,0032
Виды (В)	1,80/2,26	29,60	0,1324	0,0103	0,1197	0,0105
Взаимодействие (АВ)	1,41/1,61	16,90	0,3024	0,0332	0,3326	0,0317
Остаток (Z)	-	-	0,3765	0,6235	0,3458	0,6542
Содержание хлорофилла-б						
Сроки учета (А)	2,38/3,34	141,36	0,2126	0,0031	0,2285	0,0031
Виды (В)	1,80/2,26	29,41	0,1327	0,0103	0,1202	0,0105
Взаимодействие (АВ)	1,41/1,61	15,24	0,2750	0,0345	0,3013	0,0332
Остаток (Z)	-	-	0,3797	0,6203	0,3499	0,6501
Суммарное содержание хлорофилла-а и хлорофилла-б						
Сроки учета (А)	2,38/3,34	108,01	0,1613	0,0033	0,1726	0,0033
Виды (В)	1,80/2,26	32,78	0,1468	0,0101	0,1333	0,0103
Взаимодействие (АВ)	1,41/1,61	17,58	0,3149	0,0326	0,3475	0,0310
Остаток (Z)	-	-	0,3770	0,6230	0,3466	0,6534
Содержание каротиноидов						
Сроки учета (А)	2,38/3,34	406,34	0,3743	0,0025	0,3942	0,0024
Виды (В)	1,80/2,26	59,59	0,1647	0,0099	0,1481	0,0101
Взаимодействие (АВ)	1,41/1,61	20,67	0,2285	0,0367	0,2487	0,0357
Остаток (Z)	-	-	0,2326	0,7674	0,2090	0,7910
Общее количество пигментов						
Сроки учета (А)	2,38/3,34	117,35	0,1745	0,0033	0,1867	0,0032
Виды (В)	1,80/2,26	30,94	0,1381	0,0102	0,1249	0,0104
Взаимодействие (АВ)	1,41/1,61	17,47	0,3118	0,0327	0,3435	0,0312
Остаток (Z)	-	-	0,3756	0,6244	0,3449	0,6551

Факторы влияния: А – организованный фактор, действие которого связано с изменениями биологического состояния растений, вызываемыми сменой погодных условий в течение года; В – организованный фактор, действия которого связано с различиями между видами; АВ – эффект взаимодействия организованных факторов А и В; Z – остаточная дисперсия (остаток).

Показатели: $F_{оп}$ – опытный критерий Фишера; F_{05}/F_{01} – значения критерия Фишера на 5-процентном и 1-процентном уровнях значимости; h^2 – показатель силы влияния фактора; $\pm sh^2$ – ошибка показателя силы влияния фактора.

Таблица 4

Двухфакторный дисперсионный анализ баланса пигментов

Two-way ANOVA of pigment balance

Источник дисперсии (факторы)	Критерий Фишера		Доля влияния фактора ($h^2 \pm m_h$)			
			по П्लохинскому		по Снедекору	
	F_{05}/F_{01}	F_{01}	h^2	$\pm m_{h2}$	h^2	$\pm m_{h2}$
Отношение содержание хлорофилла-а к содержанию хлорофилла-б						
Сроки учета (А)	2,38/3,34	255,37	0,3869	0,0024	0,4168	0,0023
Виды (В)	1,80/2,26	12,67	0,0576	0,0112	0,0497	0,0113
Взаимодействие (АВ)	1,41/1,61	9,51	0,1730	0,0393	0,1814	0,0389
Остаток (Z)	-	-	0,3825	0,6175	0,3522	0,6478
Отношение содержание хлорофилла-а к содержанию каротиноидов						
Сроки учета (А)	2,38/3,34	219,08	0,2400	0,0030	0,2569	0,0029
Виды (В)	1,80/2,26	71,68	0,2356	0,0091	0,2165	0,0093
Взаимодействие (АВ)	1,41/1,61	18,85	0,2478	0,0357	0,2734	0,0345
Остаток (Z)	-	-	0,2766	0,7234	0,2532	0,7468
Отношение содержание хлорофилла-б к содержанию каротиноидов						
Сроки учета (А)	2,38/3,34	404,73	0,3916	0,0024	0,4135	0,0023
Виды (В)	1,80/2,26	52,67	0,1529	0,0101	0,1376	0,0102
Взаимодействие (АВ)	1,41/1,61	18,19	0,2112	0,0375	0,2288	0,0367
Остаток (Z)	-	-	0,2443	0,7557	0,2201	0,7799
Доля содержания хлорофилла-а						
Сроки учета (А)	2,38/3,34	278,94	0,3974	0,0024	0,4269	0,0023
Виды (В)	1,80/2,26	16,72	0,0715	0,0110	0,0628	0,0111
Взаимодействие (АВ)	1,41/1,61	10,02	0,1713	0,0394	0,1801	0,0390
Остаток (Z)	-	-	0,3598	0,6402	0,3302	0,6698
Доля содержания хлорофилла-б						
Сроки учета (А)	2,38/3,34	278,94	0,3974	0,0024	0,4269	0,0023
Виды (В)	1,80/2,26	16,72	0,0715	0,0110	0,0628	0,0111
Взаимодействие (АВ)	1,41/1,61	10,02	0,1713	0,0394	0,1801	0,0390
Остаток (Z)	-	-	0,3598	0,6402	0,3302	0,6698
Доля содержания каротиноидов						
Сроки учета (А)	2,38/3,34	376,19	0,3349	0,0026	0,3549	0,0026
Виды (В)	1,80/2,26	81,66	0,2181	0,0093	0,1984	0,0095
Взаимодействие (АВ)	1,41/1,61	20,79	0,2221	0,0370	0,2434	0,0360
Остаток (Z)	-	-	0,2248	0,7752	0,2033	0,7967
Отношение содержания каротиноидов к сумме хлорофилла-а и хлорофилла-б						
Сроки учета (А)	2,38/3,34	378,47	0,3358	0,0026	0,3559	0,0026
Виды (В)	1,80/2,26	82,39	0,2193	0,0093	0,1995	0,0095
Взаимодействие (АВ)	1,41/1,61	20,74	0,2208	0,0370	0,2419	0,0360
Остаток (Z)	-	-	0,2240	0,7760	0,2027	0,7973

Обозначение факторов влияния и показателей анализа те же, что и в табл. 3.

Наибольшие оценки наблюдались по доле хлорофилла-*a* ($39,74 \pm 0,24\%$) и доле хлорофилла-*b* ($39,74 \pm 0,24\%$), что указывает на высокую зависимость данных признаков от сезонного физиологического состояния растений в момент отбора биологических проб. В расчетах по алгоритму Снедекора зафиксированы принципиально сходные результаты. Все полученные в указанном порядке оценки доли влияния фактора (разница в сроках учета) в статистическом плане вполне достоверны, о чем свидетельствуют их критерии надежности, вычисляемые как отношение доли влияния фактора к своей ошибке. В разрезе отдельных признаков их величины составили: по содержанию хлорофилла-*a* – 58,69; по содержанию хлорофилла-*b* – 68,17; по сумме хлорофиллов – 48,55; по каротиноидам – 151,03; по общей сумме пластидных пигментов – 53,39.

Доля дисперсии, генерируемой различиями между сравниваемыми видами (фактор **В**), каждый из которых в силу особенностей своего географического происхождения обладает специфическим набором генотипов особей, контролирующим, в том числе, пигментный состав, чаще оказывала меньшее, хотя также достоверное и существенное, влияние на формирование общего фона фенотипических различий, зафиксированного в рассматриваемом дисперсионном комплексе (см. табл. 3, 4).

По всем тестируемым признакам различия, вызванные влиянием межвидовой изменчивости сравниваемых представителей рода ель (фактор **В**), как и по фактору **А**, оказались существенными. Такое заключение вытекает из анализа соответствующих величин *F*-критерия, превысивших и в этом случае предельный уровень его табличных значений ($F_{05}/F_{01} = 1,80/2,26$). Эффект влияния указанного фактора (фактор **В**) по большинству показателей содержания и соотношения разных форм хлорофилла и каротиноидов достоверен и в значительной степени выравнен. Это подтверждается его оценками: по содержанию хлорофилла-*a* – $13,24 \pm 1,03\%$; по содержанию хлорофилла-*b* – $13,27 \pm 1,03\%$; по сумме хлорофиллов – $14,68 \pm 1,01\%$; несколько выше по каротиноидам – $16,47 \pm 0,99\%$ (см. табл. 3). Не отклонялась от общей тенденции и оценка по общей сумме пигментов – $13,81 \pm 1,02\%$, что напрямую связано с отмеченными выше оценками доли влияния различий между исследуемыми видами ели по отдельному содержанию пигментов. Сопоставимый по своим масштабам эффект ($15,29 \pm 1,01\%$) отмечен по отношению содержания хлорофилла-*b* к содержанию каротиноидов (см. табл. 3). Наиболее контрастно влияние межвидовых различий на фоне сезонной динамики показателей проявилось по другим признакам, связанным с наличием каротиноидов: отношению содержания хлорофилла-*a* к содержанию каротиноидов ($23,56 \pm 0,91\%$), доле содержания каротиноидов в общей массе пигментов ($21,81 \pm 0,93\%$), отношению содержания каротиноидов к сумме хлорофилла-*a* и хлорофилла-*b*

($21,93 \pm 0,93\%$). На фоне повышенной чувствительности к влиянию сезонной динамики погодных условий (эффект составил $39,74 \pm 0,24\%$) доля содержания хлорофилла-*a* ($7,15 \pm 1,10\%$), и доля содержания хлорофилла-*b* ($7,15 \pm 1,10\%$) как показатели пигментного состава демонстрировали минимальную зависимость от видовой принадлежности тестируемого образца. Это соответствует полученным авторами ранее сведениям о стабильности указанных характеристик пигментного состава ряда хвойных видов. Указанный результат получен при реализации в расчетах алгоритма Плохинского, вместе с тем, привлечение для этих целей алгоритма Снедекора полностью сохранило отмеченные тенденции и порядок величин.

По ряду признаков, в числе которых содержание хлорофилла-*a*, содержание хлорофилла-*b*, их сумма, а также отношение содержания хлорофилла-*a* к содержанию каротиноидов (см. табл. 3, 4), эффект взаимодействия организованных факторов (фактор **AB**) оказывал большее влияние на проявление неоднородности характеристик по сравнению с другими организованными факторами (фактор **A** и фактор **B**) рассматриваемого дисперсионного комплекса. Оценки в той или иной степени выровнены, достоверны и соответственно составили: $30,24 \pm 3,32\%$; $27,50 \pm 3,45\%$; $31,49 \pm 3,26\%$; $24,78 \pm 3,57\%$. Однако по другим характеристикам пигментного состава в рассматриваемом опыте преобладали иные эффекты дисперсионного комплекса.

Влияние неорганизованных факторов (фактор **Z**), вызывающих так называемую остаточную дисперсию, возникновение которой не связано с действием вышеперечисленных организованных факторов (факторы **A**, **B**, и эффект их взаимодействия – фактор **AB**), чаще ощутимо и приобретало значения: от $22,40\%$ (отношение содержания каротиноидов к суммарному содержанию хлорофилла-*a* и хлорофилла-*b*) до $38,25\%$ (отношение содержания хлорофилла-*a* к содержанию хлорофилла-*b*). При этом, еще по целому ряду признаков (раздельное и суммарное содержание хлорофилла-*a* и хлорофилла-*b*, общее содержание фотосинтетических пигментов) оно преобладало, достигнув величин $37,65\%$, $37,97\%$, $37,70\%$, $37,56\%$. Представленные результаты указывают на чувствительность перечисленных характеристик фотосинтезирующего аппарата к воздействию различного рода случайных факторов дисперсионного комплекса, которые традиционно связывают с пестротой нерегулируемого в опыте экологического фона.

В целом, полученный материал свидетельствует о заметной чувствительности и выраженной реакции исследованных видов ели на сезонные изменения состояния окружающей среды, которое проявлялось в динамике показателей пигментного состава их фотосинтезирующего аппарата. Эффект такого влияния достаточно велик и по оценкам, полученным в ходе проведения двухфакторного дисперсионного анализа, достигал $39,74 \pm 0,24\%$ (доля хлорофилла-*a* и доля хлорофилла-*b*), что указывает на высокую зави-

симость данных признаков от сезонного физиологического состояния растений в момент отбора биологических проб. Это соответствует сложившимся представлениям о состоянии фотосинтезирующего аппарата древесных растений, о содержании и балансе в нем пластидных пигментов, обеспечивающих процесс фотосинтеза. Являясь чрезвычайно чувствительным к внешним воздействиям тонко настроенным биологическим инструментом растительного организма, фотосинтезирующий аппарат не может не реагировать на изменения параметров среды, что проявляется, в том числе, в изменении практически всех характеристик его пигментного состава.

Также нашла подтверждение специфика разных видов ели в проявлении указанных реакций на изменения погодных условий (именно они носят сезонный характер, а почвенные условия, рельеф и др. – стабильны). В определенной мере это свидетельствует о различных ресурсах адаптации, неодинаковых возможностях фотосинтеза и, как следствие, о различном потенциале их интродукции в Нижегородскую область. В рамках анализируемого дисперсионного комплекса влияние видоспецифичности чаще оценивалось в 13–16% от общего эффекта всех факторов, выступающих источниками фенотипической дисперсии. Данные обстоятельства необходимо учитывать при формировании ассортимента искусственных насаждений и с участием перечисленных видов ели.

Выводы. 1. Пигментный состав хвои аборигенных и интродуцированных видов ели в условиях Нижегородской области имеет сезонно нестабильный характер и подвержен существенным изменениям содержания и соотношения пластидных пигментов в течение года.

2. Чувствительность разных показателей содержания и соотношения пластидных пигментов к изменениям погодных условий мест обитания в течение года неодинакова, и по одним признакам (например, содержание каротиноидов) представители рода ель могут демонстрировать высокую зависимость своих биологических реакций от них, по другим (например, доля участия хлорофилла-*a* и хлорофилла-*b* в формировании общего их содержания) – проявляют выраженную индифферентность.

3. При сохранении общих тенденций в сезонной динамике параметров пигментного состава хвои разные представители рода ель обладают заметной видоспецифичностью в этом отношении и демонстрируют существенность межвидовых различий в течение всего года.

Библиографический список

Бессчетнова Н.Н. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Эффективность отбора плюсовых деревьев. Н. Новгород: Нижегородская госсельхоз академия, 2016. 382 с.

Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Морфометрия и физиология хвои плюсовых деревьев. Н. Новгород: Нижегородская госсельхоз академия, 2014. 368 с.

Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П., Кулькова А.В., Орнатский А.Н. Содержание и соотношение пластидных пигментов в хвое аборигенных и интродуцированных видов рода ель (*Picea* A. Dietr.), произрастающих на территории Нижегородской области. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2021620046. Дата госрегистрации в Реестре баз данных 14.01.2021 г.

Еришов П.В., Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П. Многомерная оценка плюсовых деревьев ели европейской (*Picea abies*) по пигментному составу хвои // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2018. Вып. 233. С. 78–99.

Еришов П.В., Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П. Пигментный состав хвои плюсовых деревьев ели европейской // Хвойные бореальной зоны. 2017. Т. XXXVI, № 3-4. С. 29–37.

Кулькова А.В. Биологические аспекты укоренения разных видов *Picea* // Доклады ТСХА. Междунар. науч. конф., посв. 130-летию Н.И. Вавилова. Москва, 05–07 декабря 2017 г. 2018. С. 22–24.

Кулькова А.В., Бессчетнова Н.Н. Грунтовая всхожесть семян ели Шренка при интродукции в Нижегородскую область // Актуальные проблемы лесного комплекса: сб. науч. тр. / под общ. ред. Е.А. Памфилова. Брянск: БГИТУ, 2020б. Вып. 58. С. 97–100.

Кулькова А.В., Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П. Применение стимулирующей обработки в укоренении черенков ели Коники // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2020а. Вып. 232. С. 79–91. DOI: 10.21266/2079-4304.2021.232.79-91.

Лугинина Л.И., Бессчетнов В.П. Пигментация хвои сеянцев ели обыкновенной (*Picea abies* L.) с закрытой корневой системой // Актуальные проблемы лесного комплекса: матер. XVIII Междунар. науч.-техн. интернет-конф. «Лес-2017»: Брянск, 1–30 мая 2017 г.: сб. науч. тр. / под общ. ред. Е.А. Памфилова. Брянск: БГИТУ, 2017. Вып. 47. С. 131–137.

Adams G.W., Kunze H.A. Clonal variation in cone and seed production in black and white spruce seed orchards and management implications // *Forestry Chronicle*. 1996. Vol. 72, no. 05. P. 475–480. DOI: 10.5558/tfc72475-5.

Barbier S., Balandier P., Gosselin F. Influence of several tree traits on rainfall partitioning in temperate and boreal forests: a review // *Annals of Forest Science*. 2009. Vol. 66, no. 6, Article Number 602. P. 602p1–602p11. DOI: <http://dx.doi.org/10.1051/forest/2009041>.

Castagneri D., Petit G., Carrer M. Divergent climate response on hydraulic-related xylem anatomical traits of *Picea abies* along a 900-m altitudinal gradient // *Tree Physiology*. 2015. Vol. 35, Is. 12. P. 1378–1387. DOI: 10.1093/treephys/tpv085.

Dere S., Güneş T., Sivaci R. Spectrophotometric Determination of Chlorophyll - A, B and Total Carotenoid Contents of Some Algae Species Using Different Solvents // *Turkish Journal of Botany*. 1998. Vol. 22, is. 1. P. 13–18.

Gitelson A.A., Buschmann C., Lichtenthaler H.K. The Chlorophyll Fluorescence Ratio F735/F700 as an Accurate Measure of the Chlorophyll Content in Plants // *Remote Sensing of Environment. An Interdisciplinary Journal*. 1999. Vol. 69. P. 296–302. DOI: 10.1016/S0034-4257(99)00023-1.

Groot A. Fifteen-year results of black spruce uneven-aged silviculture in Ontario, Canada // *Forestry*. 2013. Vol. 87, is.1. P. 99–107. DOI: 10.1093/forestry/cpt021.

Hamilton J.A., El Kayal W., Hart A.T., Runcie D.E., Arango-Velez A., Cooke J.E.K. The joint influence of photoperiod and temperature during growth cessation and development of dormancy in white spruce (*Picea glauca*) // *Tree Physiology*. 2016. Vol. 36, is. 11. P. 1432–1448. DOI: 10.1093/treephys/tpw061.

Herrera F., Leslie A.B., Shi G., Knopf P., Ichinnorov N., Takahashi M., Crane P.R., Herendeen P.S. New fossil Pinaceae from the Early Cretaceous of Mongolia // *Canadian Journal of Botany*. 2016. Vol. 94, is. 9. P. 885–915. DOI: 10.1139/cjb-2016-0042.

Houpis J.L.J., Surano K.A., Cowles S., Shinn J.H. Chlorophyll and carotenoid concentrations in two varieties of *Pinus ponderosa* seedlings subjected to long-term elevated carbon dioxide // *Tree Physiology*. 1988. Vol. 4 (2). P. 187–193. DOI: 10.1093/treephys/4.2.187.

Konôpka B., Pajtik J., Šebeň V., Lukac M. Belowground biomass functions and expansion factors in high elevation Norway spruce // *Forestry*. 2011. Vol. 84, is. 1. P. 41–48. DOI: 10.1093/forestry/cpq042.

Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids, the pigments of photosynthetic biomembranes // *Methods in Enzymology*: (eds) Douce R., Packer L. 1987. Vol. 148. Academic Press Inc., New York. P. 350–382. DOI: 10.1016/0076-6879(87)48036-1.

Lichtenthaler H.K. Biosynthesis and Accumulation of Isoprenoid Carotenoids and Chlorophylls and Emission of Isoprene by Leaf Chloroplasts // *Bulletin of the Georgian National Academy of sciences*. 2009. Vol. 3, no. 3. P. 81–94.

Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents // *Biochemical Society Transactions*. 1983. Vol. 11, no. 6. P. 591–592.

Lindgren D. *Picea abies* breeding in Sweden is based on clone testing. *Dendrobiology*. 2009. Vol. 61. P. 79–82.

Major J.E., Barsi D.C., Mosseler A., Campbell M. Genetic variation and control of chloroplast pigment concentrations in *Picea rubens*, *Picea mariana* and their hybrids. I. Ambient and elevated [CO₂] environments // *Tree Physiology*. 2007. Vol. 27, is. 30. P. 353–364. DOI: 10.1093/treephys/27.3.353.

Morgenstern E.K., Fowler D.P. Genetics and Breeding of Black Spruce and Red Spruce // *Forestry Chronicle*. 1969. Vol. 45, nu. 6. P. 408–412. DOI: 10.5558/tfc45408-6.

Nielsen C.C.N., Rasmussen H.N. Frost hardening and dehardening in *Abies procera* and other conifers under differing temperature regimes and warm-spell treatments // *Forestry*. 2008. Vol. 82, is. 1. P. 43–59. DOI: 10.1093/forestry/cpn048.

Porth I., Bull G., Ahmed S., El-Kassaby Y.A., Boyland M. Forest genomics research and development in Canada: Priorities for developing an economic framework // *Forestry Chronicle*. 2015. Vol. 91, nu. 1. P. 60–70. DOI: 10.5558/tfc2015-011.

Rosenthal S.I., Camm E.L. Photosynthetic decline and pigment loss during autumn foliar senescence in western larch (*Larix occidentalis*) // *Tree Physiology*. 1997. Vol. 17 (12). P. 767–775. DOI: 10.1093/treephys/17.12.767.

Schaberg P.G., Snyder M.C., Shane J.B., Donnelly J.R. Seasonal patterns of carbohydrate reserves in red spruce seedlings // *Tree Physiology*. 2000. Vol. 20, no. 8. P. 549–555. DOI: 10.1093/treephys/20.8.549.

Stinziano, J.R., Hüner N.P.A., Way D.A. Warming delays autumn declines in photosynthetic capacity in a boreal conifer, Norway spruce (*Picea abies*) // *Tree Physiology*. 2015. Vol. 35, is. 12. P. 1303–1313. DOI: 10.1093/treephys/tpv118.

Verheggen F.J., R.E. Farmer Jr. Genetic and Environmental Variance in Seed and Cone Characteristics of Black Spruce in a Northwestern Ontario Seed Orchard // *Forestry Chronicle*. 1983. Vol. 59, u. 4. P. 191–193. DOI: 10.5558/tfc59191-4.

Wellburn A.R. The Spectral Determination of Chlorophylls a and b, as well as Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution // *Journal of plant physiology*. 1994. Vol. 144, is. 3. P. 307–313.

Wiensczyk A., Swift K., Morneau A., Thiffault N., Szuba K., Bell F.W. An Overview of The Efficacy of Vegetation Management Alternatives for Conifer Regeneration in Boreal Forests // *Forestry Chronicle*. 2011. Vol. 87, nu. 2. P. 175–200. DOI: 10.5558/tfc2011-007.

Reference

Adams G.W., Kunze H.A. Clonal variation in cone and seed production in black and white spruce seed orchards and management implications. *Forestry Chronicle*, 1996, vol. 72, nu. 05, pp. 475–480. DOI: 10.5558/tfc72475-5.

Barbier S., Balandier P., Gosselin F. Influence of several tree traits on rainfall partitioning in temperate and boreal forests: a review. *Annals of Forest Science*, 2009, vol. 66, nu. 6, Article Number 602, pp. 602p1–602p11. DOI: <http://dx.doi.org/10.1051/forest/2009041>.

Besschetnova N.N. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). The effectiveness of the selection of plus trees. N. Novgorod: Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, 2016. 382 p. (In Russ.)

Besschetnova N.N., Besschetnov V.P. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). Morphometry and physiology of the needles of plus trees. N. Novgorod: Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, 2014. 368 p. (In Russ.)

Besschetnova N.N., Besschetnov V.P., Kul'kova A.V., Ornatsky A.N. Content and ratio of plastid pigments in conifers of native and introduced species of the genus spruce (*Picea* A. Dietr.) growing on the territory of the Nizhny Novgorod region. Certificate of state registration of the database No. 2021620046. Date of state registration in the Database Register 14.01.2021. (In Russ.)

Castagneri D., Petit G., Carrer M. Divergent climate response on hydraulic-related xylem anatomical traits of *Picea abies* along a 900-m altitudinal gradient. *Tree Physiology*, 2015, vol. 35, is. 12, pp. 1378–1387. DOI: 10.1093/treephys/tpv085.

Dere S., Güneş T., Sivaci R. Spectrophotometric Determination of Chlorophyll - A, B and Total Carotenoid Contents of Some Algae Species Using Different Solvents. *Turkish Journal of Botany*, 1998, vol. 22, is. 1, pp. 13–18.

Gitelson A.A., Buschmann C., Lichtenthaler H.K. The Chlorophyll Fluorescence Ratio F735/F700 as an Accurate Measure of the Chlorophyll Content in Plants. *Remote Sensing of Environment. An Interdisciplinary Journal*, 1999, vol. 69, pp. 296–302. DOI: 10.1016/S0034-4257(99)00023-1.

Groot A. Fifteen-year results of black spruce uneven-aged silviculture in Ontario, Canada. *Forestry*, 2013, vol. 87, is.1, pp. 99–107. DOI: 10.1093/forestry/cpt021.

Hamilton J.A., El Kayal W., Hart A.T., Runcie D.E., Arango-Velez A., Cooke J.E.K. The joint influence of photoperiod and temperature during growth cessation and development of dormancy in white spruce (*Picea glauca*). *Tree Physiology*, 2016, vol. 36, is. 11, pp. 1432–1448. DOI: 10.1093/treephys/tpw061.

Herrera F., Leslie A.B., Shi G., Knopf P., Ichinnorov N., Takahashi M., Crane P.R., Herendeen P.S. New fossil Pinaceae from the Early Cretaceous of Mongolia. *Canadian Journal of Botany*, 2016, vol. 94, is. 9, pp. 885–915. DOI: 10.1139/cjb-2016-0042.

Houpis J.L.J., Surano K.A., Cowles S., Shinn J.H. Chlorophyll and carotenoid concentrations in two varieties of *Pinus ponderosa* seedlings subjected to long-term elevated carbon dioxide. *Tree Physiology*, 1988, vol. 4 (2), pp. 187–193. DOI: 10.1093/treephys/4.2.187.

Konôpka B., Pajtik J., Šebeň V., Lukac M. Belowground biomass functions and expansion factors in high elevation Norway spruce. *Forestry*, 2011, vol. 84, is. 1, pp. 41–48. DOI: 10.1093/forestry/cpq042.

Kulkova A.V. Biological aspects of rooting of different *Picea* species. *Reports of TLC. International scientific conference dedicated to the 130th anniversary of N.I. Vavilov*. Moscow, 05–07 December 2017, 2018, pp. 22–24. (In Russ.)

Kulkova A.V., Besschetnova N.N. Ground germination of Shrenka spruce seeds during introduction to the Nizhny Novgorod region. *Actual problems of the forest complex*. Ed. by E.A. Pamfilov. Collection of proceedings, Bryansk: BGITA, 2020b, is. 58, pp. 97–100. (In Russ.)

Kulkova A.V., Besschetnova N.N., Besschetnov V.P. Application of stimulating treatment in rooting of conic spruce cuttings. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehniceskoy Akademii*, 2020a, is. 232, pp. 79–91. DOI: 10.21266/2079-4304.2020.232.79-91. (In Russ.)

Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids, the pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*: (eds) Douce R., Packer L., 1987, vol. 148. Academic Press Inc., New York, pp. 350–382. DOI: 10.1016/0076-6879(87)48036-1.

Lichtenthaler H.K. Biosynthesis and Accumulation of Isoprenoid Carotenoids and Chlorophylls and Emission of Isoprene by Leaf Chloroplasts. *Bulletin of the Georgian National Academy of sciences*, 2009, vol. 3, no. 3, pp. 81–94.

Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions*, 1983, vol. 11, no. 6, pp. 591–592.

Lindgren D. *Picea abies* breeding in Sweden is based on clone testing. *Dendrobiology*, 2009, vol. 61, pp. 79–82.

Luginina L.I., Besschetnov V.P. Pigmentation of needles of seedlings of spruce (*Picea abies* L.) with a closed root system. *Actual problems of the forest complex: materials of the XVIII International scientific and technical Internet conference «Forest-2017»*: Bryansk, may 1–30, 2017 Under the General editorship of E.A. Pamfilov. Collection of proceedings. Bryansk: BSTU, 2017, is. 47, pp. 131–137. (In Russ.)

Major J.E., Barsi D.C., Mosseler A., Campbell M. Genetic variation and control of chloroplast pigment concentrations in *Picea rubens*, *Picea mariana* and their hybrids. I. Ambient and elevated [CO₂] environments. *Tree Physiology*, 2007, Vol. 27, is. 30, pp. 353–364. DOI: 10.1093/treephys/27.3.353.

Morgenstern E.K., Fowler D.P. Genetics and Breeding of Black Spruce and Red Spruce. *Forestry Chronicle*, 1969, vol. 45, nu. 6, pp. 408–412. DOI: 10.5558/tfc45408-6.

Nielsen C.C.N., Rasmussen H.N. Frost hardening and dehardening in *Abies procera* and other conifers under differing temperature regimes and warm-spell treatments. *Forestry*, 2008, vol. 82, is. 1, pp. 43–59. DOI: 10.1093/forestry/cpn048.

Porth I., Bull G., Ahmed S., El-Kassaby Y.A., Boyland M. Forest genomics research and development in Canada: Priorities for developing an economic framework. *Forestry Chronicle*, 2015, vol. 91, nu. 1, pp. 60–70, DOI: 10.5558/tfc2015-011.

Rosenthal S.I., Camm E.L. Photosynthetic decline and pigment loss during autumn foliar senescence in western larch (*Larix occidentalis*). *Tree Physiology*, 1997, vol. 17 (12), pp. 767–775. DOI: 10.1093/treephys/17.12.767.

Schaberg P.G., Snyder M.C., Shane J.B., Donnelly J.R. Seasonal patterns of carbohydrate reserves in red spruce seedlings. *Tree Physiology*, 2000, vol. 20, no. 8, pp. 549–555. DOI: 10.1093/treephys/20.8.549.

Stinziano, J.R., Hüner N.P.A., Way D.A. Warming delays autumn declines in photosynthetic capacity in a boreal conifer, Norway spruce (*Picea abies*). *Tree Physiology*, 2015, vol. 35, is. 12, pp. 1303–1313. DOI: 10.1093/treephys/tpv118.

Verheggen F.J., R.E. Farmer Jr. Genetic and Environmental Variance in Seed and Cone Characteristics of Black Spruce in a Northwestern Ontario Seed Orchard. *Forestry Chronicle*, 1983, vol. 59, nu. 4, pp. 191–193. DOI: 10.5558/tfc59191-4.

Wellburn A.R. The Spectral Determination of Chlorophylls a and b, as well as Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution. *Journal of plant physiol*, 1994, vol. 144 (3), pp. 307–313.

Wiensczyk A., Swift K., Morneau A., Thiffault N., Szuba K., Bell F.W. An Overview of The Efficacy of Vegetation Management Alternatives for Conifer Regeneration in Boreal Forests. *Forestry Chronicle*, 2011, vol. 87, nu. 2, pp. 175–200. DOI: 10.5558/tfc2011-007.

Yershov P.V., Besschetnova N.N., Besschetnov V.P. Multivariate estimation of European spruce (*Picea abies*) plus trees by the pigment composition of needles. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhniceskoj Akademii*, 2018, is. 233, pp. 78–99. (In Russ.)

Yershov P.V., Besschetnova N.N., Besschetnov V.P. Pigment composition of needles of plus trees of European spruce. *Coniferous of boreal zone*, 2017, vol. XXXVI, no. 3-4, pp. 29–37. (In Russ.)

Материал поступил в редакцию 30.11.2020

Кулькова А. В., Бессчетнова Н. Н., Бессчетнов В. П. Сезонные изменения пигментного состава хвои представителей рода ель в Нижегородской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2021. Вып. 235. С. 22–39. DOI: 10.21266/2079-4304.2021.235.22-39

Изучали характер и масштаб сезонных изменений пигментного состава хвои разных видов ели (*Picea* A. Dietr.) в условиях интродукции в Нижегородскую область, выявляли содержание и баланс пластидных пигментов фотосинтеза. Объектами исследования выступали 13 видов ели, относящихся к аборигенам и экзотам: ель европейская (*Picea abies* (L.) H. Karst.); ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.); ель Глена (*Picea glehnii* (F. Schmidt) Mast.); ель белая (*Picea glauca* (Moench) Voss); ель шероховатая (*Picea asperata* Masters); ель черная (*Picea*

mariana Mill., Britton, Sterns & Poggenburg); ель колючая форма серебристая (*Picea pungens* Engelm., *f. argentea*); ель колючая форма голубая (*Picea pungens* Engelm., *f. glauca* Regel); ель сербская (*Picea omorika* (Pančić) Purk.); ель Энгельмана (*Picea engelmannii* Parry ex Engelm.); ель колючая (*Picea pungens* Engelm.); ель аянская (*Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carrière); ель корейская (*Picea koraiensis* Nakai). Отбор проб осуществлен рендомизированно с наблюдением принципа единственного логического различия. Использовали спектрофотометр СФ-2000. Установлено, что содержание и соотношение пластидных пигментов в хвое динамично в течение года. Определена эффективность влияния фаз сезонного развития растений на характеристики пигментного состава: по содержанию хлорофилла-а – 18,86±0,32%; по содержанию хлорофилла-б – 21,26±0,31%; по сумме хлорофиллов – 16,13±0,33%; по каротиноидам – 37,43±0,25%; по доле хлорофилла-а – 39,74±0,24% и доле хлорофилла-б – 39,74±0,24%. Эффект влияния межвидовых различий по показателям содержания и соотношения разных форм хлорофилла и каротиноидов достоверен и в достаточной мере выравнен при максимуме 23,56±0,91%. При общих тенденциях в сезонной динамике представители рода ель обладают заметной видоспецифичностью пигментного состава.

Ключевые слова: ель, хвоя, пигментный состав, хлорофилла-а, хлорофилла-б, каротиноиды, дисперсионный анализ.

Kulkova A.V., Besschetnova N.N., Besschetnov V.P. Seasonal changes in the pigment composition of needles of representatives of the genus spruce in the Nizhny Novgorod region. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotehnicoskoj Akademii*, 2021, is. 235, pp. 22–39 (in Russian with English summary). DOI: 10.21266/2079-4304.2021.235.22-39

We studied the nature and scale of seasonal changes in the pigment composition of needles of different spruce species (*Picea* A. Dietr.) under the conditions of introduction to the Nizhny Novgorod region, and revealed the content and balance of photosynthetic plastid pigments. The objects of the study were 13 species of spruce belonging to aborigines and exotics: Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.); Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.); Glen spruce (*Picea glehnii* (F. Schmidt) Mast.); white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss); Dragon spruce (*Picea asperata* Masters); black spruce (*Picea mariana* Mill., Britton, Sterns & Poggenburg); silver prickly spruce (*Picea pungens* Engelm., *f. argentea*); blue prickly spruce (*Picea pungens* Engelm., *f. glauca* Regel); Serbian spruce (*Picea omorika* (Pančić) Purk.); Engelman spruce (*Picea engelmannii* Parry ex Engelm.); Blue spruce (*Picea pungens* engelm.); Ayan spruce (*Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) carrière); Korean spruce (*Picea koraiensis* Nakai). Sampling was carried out in a randomized manner, following the principle of a single logical difference. A spectrophotometer SF-2000 was used. It was found that the content and ratio of plastid pigments in conifers is dynamic throughout the year. The effectiveness of the influence of the phases of seasonal plant development on the characteristics of the pigment composition is determined: by the content of chlorophyll-a-18.86±0.32%; by the content of chlorophyll-b-21.26±0.31%; by the sum of chlorophylls-16.13±0.33%; by carotenoids – 37.43±0.25%; by the proportion of

chlorophyll-a – $39.74 \pm 0.24\%$ and the proportion of chlorophyll-b – $39.74 \pm 0.24\%$. The effect of interspecific differences in the content and ratio of different forms of chlorophyll and carotenoids is significant and sufficiently equalized at a maximum of $23.56 \pm 0.91\%$. With General trends in seasonal dynamics, representatives of the spruce genus have a noticeable species-specific pigment composition.

Key words: spruce, needles, pigment composition, chlorophyll-*a*, chlorophyll-*b*, carotenoids, ANOVA.

КУЛЬКОВА Анна Владимировна – старший преподаватель кафедры лесных культур Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии, ResearcherID (WoS) G-9517-2019, ORCID 0000-0001-5200-233X, SPIN-код: 8332-0702.

603107, пр. Гагарина, д. 97, г. Нижний Новгород, Россия. E-mail: kulkova12@gmail.com

KULKOVA Anna V. – Senior Lecturer at the Department of Forest Plantations, Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, ResearcherID (WoS): G-9517-2019, ORCID 0000-0001-5200-233X, SPIN-code: 8332-0702.

603107. Gagarina av. 97. Nizhny Novgorod. Russia. E-mail: kulkova12@gmail.com

БЕССЧЕТНОВА Наталья Николаевна – декан факультета лесного хозяйства Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии, доцент, доктор сельскохозяйственных наук. ResearcherID (WoS): H-1343-2019, ORCID 0000-0002-7140-8797; SPIN-код: 6214-7263.

603107, пр. Гагарина, д. 97, г. Нижний Новгород, Россия. E-mail: besschetnova1966@mail.ru

BESSHETNOVA Natalya N. – DSc (Agricultural), Dean of the Faculty of Forestry of the Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, Associate Professor, ResearcherID (WoS): H-1343-2019, ORCID 0000-0002-7140-8797; SPIN-code: 6214-7263.

603107. Gagarina av. 97. Nizhny Novgorod. Russia. E-mail: besschetnova1966@mail.ru

БЕССЧЕТНОВ Владимир Петрович – заведующий кафедрой лесных культур Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии, профессор, доктор биологических наук. ResearcherID (WoS): S-5889-2016, ORCID: 0000-0001-5024-7464, SPIN-код: 2031-5241.

603107, пр. Гагарина, д. 97, г. Нижний Новгород, Россия. E-mail: lesfak@mail.ru

BESSHETNOV Vladimir P. – DSc (Biology), Head of the Department of Forest Plantations of the Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, Professor. ResearcherID (WoS): S-5889-2016, ORCID: 0000-0001-5024-7464, SPIN-code: 2031-5241.

603107. Gagarina av. 97. Nizhny Novgorod. Russia. E-mail: lesfak@mail.ru