

УДК 630\*232.12:582.475.2

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.1.63

## ГЕНОТИПИЧЕСКАЯ ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ПИГМЕНТНОГО СОСТАВА ХВОИ ПЛЮСОВЫХ ДЕРЕВЬЕВ ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ\*

*Н.Н. Бессчетнова, д-р с.-х. наук*

*В.П. Бессчетнов, д-р биол. наук, проф.*

*П.В. Ершов, аспирант*

Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия, просп. Гагарина, д. 97, г. Нижний Новгород, Россия, 603107; e-mail: besschetnova1966@mail.ru, lesfak@bk.ru

Изучен пигментный состав 1- и 2-летней хвои плюсовых деревьев (ортетов) ели европейской из состава архива клонов № 3 Государственного бюджетного учреждения Нижегородской области «Семеновский спецсемлесхоз», где они представлены привитыми растениями (клонами или раметами). Цель исследований – выявление факта наличия генотипически обусловленной специфики плюсовых деревьев ели европейской по составу пигментов, участвующих в фотосинтезе, и установление масштабов ее проявления в 1- и 2-летней хвое. Все учетные растения имели одинаковые площади питания и схемы размещения, получали единый перечень лесоводственных и агротехнических уходов. Отбор образцов хвои проведен одновременно с учетом ее возраста и принадлежности к ортетам и раметам. Анализируемые показатели: содержание хлорофилла *a*, хлорофилла *b*, каротиноидов, их суммарное количество, соотношение между ними. В эксперименте использован спектрофотометрический анализ как наиболее эффективный способ количественного выявления важнейших пластидных пигментов. Экстракционный агент – 96 %-й этанол. Максимумы поглощения при количественной фиксации оптической плотности вытяжек соответствовали следующим длинам волн: 663 нм – для хлорофилла *a*; 645 нм – для хлорофилла *b*; 440 нм – для недифференцированных каротиноидов. Для статистической обработки привлечен одно- и двухфакторный дисперсионный анализ. Установлены заметные различия пигментного состава листового аппарата плюсовых деревьев ели европейской при выращивании на выровненном фоне. Однофакторный дисперсионный анализ подтвердил их существенность для 1- и 2-летней хвои по всем задействованным в опыте признакам. Влияние специфики генотипов плюсовых деревьев, эффект которого признается в качестве коэффициента наследуемости в широком смысле, достаточно велико и достоверно по всем рассматриваемым признакам. Раздельное влияние специфики генотипов плюсовых деревьев и различий в возрасте их хвои на формирование фенотипической изменчивости зафиксировано в двухфакторном дисперсионном анализе. Влияние возраста хвои на формирование различий в содержании отдельных пигментов и их групп достоверно, но невелико и в целом составило от  $7,10 \pm 0,16$  % (содержание каротиноидов) до  $9,40 \pm 0,15$  % (суммарное содержание хлорофилла). Доля дисперсии, связанной со спецификой генотипов плюсовых деревьев, в большинстве случаев значительна: до 48,87 %. Взаимодействие организованных факторов чаще вызывает достоверный эффект, однако доля этого организованного фактора в структуре общей фенотипической дисперсии практически

\**Благодарность:* Авторы выражают благодарность Государственному бюджетному учреждению Нижегородской области «Семеновский спецсемлесхоз».

*Для цитирования:* Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П., Ершов П.В. Генотипическая обусловленность пигментного состава хвои плюсовых деревьев ели европейской // Лесн. журн. 2019. № 1. С. 63–76. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.1.63

никогда не преобладает. Наличие остаточной дисперсии обусловлено неизбежной пестротой экологического фона.

*Ключевые слова:* ель европейская, плюсовые деревья, архив клонов, хвоя, пигментный состав, хлорофилл *a*, хлорофилл *b*, каротиноиды, генотипическая обусловленность.

### *Введение*

Одним из главных условий устойчивого развития отечественного лесного хозяйства является наличие эффективно функционирующей постоянной лесосеменной базы [7]. В качестве ключевого аспекта ее формирования в России и в других государствах рассматриваются плюсовые деревья основных лесобразующих пород [3, 14, 15, 26, 34]. В их числе ель европейская по праву занимает лидирующие позиции [14, 15, 22]. Обладая хозяйственно важными признаками в сочетании с выраженной устойчивостью и экологической пластичностью, она выступает предметом многочисленных и разноплановых исследований отечественных [4, 5, 8, 13, 16] и зарубежных [22, 25, 40] ученых. Немалая часть этих работ посвящена всестороннему изучению листового аппарата.

Пигментный состав хвои вполне справедливо относят к важнейшим биологическим характеристикам древесных видов, связанным с режимом фотосинтеза, продуктивностью и адаптивностью [12]. Обоснованно признается его защитная роль: присутствие хлорофилла и каротиноидов усиливает резистентность растений [10, 37]. Динамику пигментного состава считают адаптивной реакцией хвойных, в том числе и ели европейской, на условия освещенности [20, 35, 36, 38, 39, 41]. Известно, что в направлении с юга на север в географическом масштабе более устойчивы растения с повышенной пигментацией листового аппарата [10]. Обнаружив преобладание сильно пигментированных форм в центрах формообразования, Н.И. Вавилов рассматривал это явление как защитную реакцию растений на действие мутагенных факторов [6]. Сдвиги в содержании хлорофилла *a*, хлорофилла *b*, их суммарном количестве и концентрации каротиноидов являются реакцией на изменение концентрации углекислого газа в атмосфере [28, 33]. Известна зависимость содержания зеленых пигментов хвои от температуры почвы и других почвенных характеристик [40]. Сообщается о фотопериодической реакции, которая выражается в изменении содержания пигментов [40], реакции на содержание озона [23], на загрязнение [27]. Вместе с тем у псевдотсуги Мензиса существенных изменений в концентрации пигментов под влиянием ультрафиолетовых лучей не отмечено [19]. Пигментный состав хвои в значительной мере контролируется генотипом и является в значительной степени наследуемым показателем [2, 3], что подтверждается испытаниями потомств от контролируемых скрещиваний [33] и генетическими исследованиями [32]. Другие специалисты [14], напротив, считают, что степень генотипической детерминации признаков пигментного состава хвойных невысока. Отсутствие единого мнения о наследственной специфике указанных признаков и свойств у древесных растений служит достаточным основанием для продолжения работ в указанном направлении, в частности в отношении ели европейской.

Цель исследований – выявление факта наличия генотипически обусловленной специфики плюсовых деревьев ели европейской по составу пигментов, участвующих в фотосинтезе, и установление масштабов ее проявления в 1- и 2-летней хвое.

*Объекты и методы исследования*

Объектами исследований выступали плюсовые деревья ели европейской, выделенные в естественных насаждениях Нижегородской области согласно действовавшим на момент отбора инструкциям и нормативам. Они входили в состав природных популяций данного вида, типичных для лесорастительного района хвойно-широколиственных (смешанных) лесов европейской части Российской Федерации. Их вегетативные репродукции зарезервированы в архиве клонов № 3 Государственного бюджетного учреждения Нижегородской области «Семеновский спецлесхоз». Возраст привитых растений одинаков и согласно паспорту архива клонов составляет 34 года. Все клоны (раметы) каждого из изученных плюсовых деревьев (ортетов) в пределах указанного архива были размещены по единой посадочной схеме с одинаковой площадью питания. Режим содержания архива предполагал общий комплекс агротехнических и лесоводственных мероприятий, прочие условия произрастания также были идентичными. Следует учитывать, что существующий регламент создания и содержания таких объектов единого генетико-селекционного комплекса направлен на механическое выравнивание поверхности участка, отводимого под них, на сглаживание расхождений в его локальных почвенных характеристиках. Такой организационный подход не создавал ни одному учетному дереву преимуществ в доступе к ресурсам роста и развития и обеспечивал принцип единственного логического различия. Возраст хвои выступал одним из организованных факторов дисперсионного анализа. В соответствии с этим все остальные эффекты, связанные с возможным возникновением временной изменчивости, нивелировались или исключались полностью. Это достигалось одновременным выполнением отбора биологических образцов для анализа и одинаковыми сроками проведения всех его этапов. Формирование выборочных совокупностей и включение в их состав первичных единиц выборки выполнены в общепринятом порядке [9, 11]. Реализованы полевой стационарный и лабораторный опыты. Их организационная схема позволила сформировать двухфакторные равномерные и пропорциональные дисперсионные комплексы, в которых каждый ортет был представлен 3 раметами. С периферии среднего яруса хорошо освещенного участка из кроны срезали по 5 ветвей, из средней части которых отделяли хвою для последующей экстракции пигментов. В итоге по каждому признаку получено 315 первичных единиц выборки. Поскольку присутствие хлорофилла и каротиноидов в хвое коррелирует с устойчивостью растений к лимитирующим факторам среды [1, 12, 37], проведение анализов установлено на декабрь 2016 г.

Определение содержания пигментов, участвующих в фотосинтезе, реализовано традиционными методами в ходе камерального этапа исследований [17, 18, 29–31, 40, 42]. Вполне результативным и достаточно точным методом исследования пигментного состава листового аппарата признан спектрофотометрический анализ [17, 18, 21, 24, 31, 42]. С его помощью удастся оценить концентрацию пигментов по оптической плотности вытяжки из измельченной хвои в оптически чистом ацетоне или в 96 %-м этаноле. В работе был задействован электроспектрофотометр Grating 722, при этом максимумы поглощения при количественной фиксации оптической плотности вытяжек соответствовали следующим длинам волн: 663 нм – для хлорофилла *a*; 645 нм – для хлорофилла *b*; 440 нм – для недифференцированных каротиноидов. Известно, что положение максимума поглощения в спектральном анализе сдвигается в ту или иную сторону при использовании разных экстрагентов [17, 18, 21, 31, 42]. Это учитывалось в эксперименте. Содержание анализируемых пигментов

рассчитывали по уравнениям Ветштейна и Хольма [17, 42], при этом для нахождения концентрации, выраженной в миллиграммах на грамм, по каждой навеске определяли содержание абсолютно сухого вещества. В построении алгоритмов для указанных расчетов учитывали известные методические приемы [28–31]. Анализировали содержание и соотношения хлорофилла  $a$ , хлорофилла  $b$ , каротиноидов, их доли и суммарное количество. Работу строили на платформе комплексности многопараметрических исследований [2, 3], целесообразность которых общепризнана [28–31, 40]. Первичную лесоводственную информацию обрабатывали с использованием известных статистических схем [9, 11].

#### Результаты исследования и их обсуждение

Установлены заметные различия пигментного состава листового аппарата плюсовых деревьев ели европейской при выращивании на выровненном экотоне. Однофакторный дисперсионный анализ подтвердил их существенность для 1- и 2-летней хвои по всем задействованным в опыте признакам (табл. 1).

Таблица 1

#### Существенность различий пигментного состава хвои плюсовых деревьев ели европейской

Признак	F <sub>оп</sub>	Доля влияния фактора ( $h^2 \pm s_{h^2}$ )				Критерии различий	
		по Плохинскому		по Снедекору		НСР <sub>05</sub>	D <sub>05</sub>
		$h^2$	$\pm s_{h^2}$	$h^2$	$\pm s_{h^2}$		
<i>1-летняя хвоя</i>							
Хлорофилл $a$ ( $a$ )	22,38	0,6036	0,0270	0,5814	0,0285	0,190	0,343
Хлорофилл $b$ ( $b$ )	28,95	0,6632	0,0229	0,6448	0,0242	0,037	0,068
Сумма хлорофиллов ( $a+b$ )	22,67	0,6066	0,0268	0,5846	0,0283	0,114	0,205
Каротиноиды ( $k$ )	15,37	0,5111	0,0333	0,4828	0,0352	0,031	0,056
Отношение $a/b$	11,71	0,4435	0,0379	0,4104	0,0401	0,163	0,293
Отношение $a/k$	26,24	0,6409	0,0244	0,6212	0,0258	0,373	0,672
Отношение $b/k$	31,54	0,6821	0,0216	0,6649	0,0228	0,221	0,398
Доля хлорофилла $a$	10,42	0,4148	0,0398	0,3796	0,0422	0,015	0,028
Доля хлорофилла $b$	10,42	0,4148	0,0398	0,3796	0,0422	0,015	0,028
Доля каротиноидов	20,52	0,5827	0,0284	0,5592	0,0300	0,007	0,013
Отношение $k/(a+b)$	18,76	0,5607	0,0299	0,5358	0,0316	0,009	0,017
Сумма пигментов	25,44	0,6338	0,0249	0,6136	0,0263	0,279	0,504
<i>2-летняя хвоя</i>							
Хлорофилл $a$ ( $a$ )	18,50	0,5572	0,0301	0,5320	0,0318	0,195	0,351
Хлорофилл $b$ ( $b$ )	13,80	0,4842	0,0351	0,4540	0,0371	0,044	0,079
Сумма хлорофиллов ( $a+b$ )	18,43	0,5563	0,0302	0,5311	0,0319	0,123	0,222
Каротиноиды ( $k$ )	6,38	0,3027	0,0474	0,2590	0,0504	0,047	0,084
Отношение $a/b$	4,98	0,2530	0,0508	0,2054	0,0541	0,155	0,280
Отношение $a/k$	2,48	0,1442	0,0582	0,0876	0,0621	0,638	1,152
Отношение $b/k$	4,44	0,2318	0,0523	0,1825	0,0556	0,257	0,463
Доля хлорофилла $a$	4,21	0,2228	0,0529	0,1727	0,0563	0,014	0,026
Доля хлорофилла $b$	4,72	0,2431	0,0515	0,1946	0,0548	0,013	0,023
Доля каротиноидов	2,95	0,1671	0,0567	0,1124	0,0604	0,010	0,018
Отношение $k/(a+b)$	3,63	0,1979	0,0546	0,1458	0,0581	0,011	0,021
Сумма пигментов	17,57	0,5444	0,0310	0,5184	0,0328	0,308	0,556

Примечание: F<sub>оп</sub> – опытное значение критерия Фишера;  $h^2$  – доля влияния организованного фактора;  $\pm s_{h^2}$  – ошибка доли влияния организованного фактора; НСР<sub>05</sub> – наименьшая существенная разность на 5-процентном уровне значимости; D<sub>05</sub> – критерий Тьюки на 5-процентном уровне значимости.

Для хвои всех возрастов опытные значения критерия Фишера (табл. 1) преодолели критический порог как на 5-, так и на 1-процентном уровне значимости. В большой мере это обусловлено достаточным числом первичных единиц выборки, введенных в каждый дисперсионный комплекс. Влияние специфики генотипов плюсовых деревьев, эффект которой рассматривается как коэффициент наследуемости в широком смысле, по всем анализируемым показателям достоверно и достаточно велико. В частности, для 1-летней хвои в вычислениях по алгоритму Плохинского содержание хлорофилла *a* составило  $60,36 \pm 2,70$  %, для хлорофилла *b* оно было еще выше –  $66,32 \pm 2,29$  %. Максимум ( $68,21 \pm 2,16$  %) достигнут для отношения содержания хлорофилла *b* к содержанию каротиноидов. Расчетный метод Снедекора адекватно показал близкие по значениям итоги вычислений.

Для 2-летней хвои указанный эффект оказался несколько ниже, но вполне сопоставим по значениям: по содержанию хлорофилла-*a* –  $55,72 \pm 3,01$  %, хлорофилла-*b* –  $48,42 \pm 3,51$  %. Достаточно высокие результаты в этом случае отмечены для суммарного содержания хлорофилла ( $55,63 \pm 3,02$  %) и общей суммы пигментов ( $54,44 \pm 3,10$  %). Вместе с тем оценки наследственной обусловленности наличия каротиноидов в 2-летней хвое были ниже, чем в 1-летней хвое. Снизились результаты и других признаков. Критерии существенности различий ( $HSP_{05}$  и  $D_{05}$ ) определяют уровень, достигнув которого, разница между средними значениями характеристик плюсовых деревьев признается существенной, т. е. обусловленной преимущественно их наследственными особенностями.

Существенность различий плюсовых деревьев ели европейской по пигментному составу, подтвержденная для 1- и 2-летней хвои, определила возможность выявления эффекта индивидуального влияния каждого из организованных факторов на общую фенотипическую дисперсию. В частности учтено влияние различий между самими плюсовыми деревьями и различий в возрасте их хвои отдельно по каждому из этих факторов (табл. 2).

Практически во всех случаях учета организованные факторы генерируют дисперсию, уровень проявления которой соответствует существенным различиям между элементами дисперсионного комплекса. Опытные критерии Фишера оказались значительно больше соответствующих нормативных значений на 5-процентном уровне значимости. Исключением явились оценки по разновозрастной хвое для отношений содержания хлорофилла *a* к содержанию каротиноидов и содержания хлорофилла *b* к содержанию каротиноидов. Это указывает на индифферентность баланса различных форм хлорофилла и каротиноидов в отношении увеличения возраста хвои. Выраженная хронографическая стабильность указанных характеристик плюсовых деревьев при достаточно высокой их генотипической обусловленности ( $22,48 \pm 2,64$  % и  $30,59 \pm 2,36$  % соответственно) позволяет признать значительную информативность и большое идентификационное значение соотношений между двумя формами хлорофилла и каротиноидами. В соответствии с этим указанные признаки можно рекомендовать к использованию для оценки (при определении) специфичности плюсовых деревьев в процессе селекционной инвентаризации объектов постоянной лесосеменной базы и единого генетико-селекционного комплекса, а также при выработке рекомендаций по их включению в состав лесосеменных плантаций.

Таблица 2

Анализируемый признак	Источник дисперсии	Критерий Фишера		Доля влияния фактора ( $H^2$ - $s_{H^2}$ )		
		$F_{об}$	$F_{ос}$	по Плохнскому		$H^2$ по Снедекору
				$H^2$	$s_{H^2}$	
Хлорофилл $a$ ( $a$ )	Возраст хвои	111,68	3,86	0,0737	0,0016	0,1284
	Орталы	37,03	1,59	0,4887	0,0174	0,4390
	Взаимодействие	3,76	1,59	0,0496	0,0323	0,0672
Хлорофилл $b$ ( $b$ )	Остаток	—	—	0,3880	0,6120	0,3655
	Возраст хвои	108,21	3,86	0,0719	0,002	0,1224
	Орталы	34,65	1,59	0,4605	0,0183	0,4034
Сумма хлорофиллов ( $a+b$ )	Взаимодействие	5,78	1,59	0,0769	0,0314	0,0301
	Остаток	—	—	0,3907	0,6093	0,3596
	Возраст хвои	145,66	3,86	0,0940	0,0015	0,1607
Сумма пигментов ( $a+b+k$ )	Орталы	36,56	1,59	0,4721	0,0180	0,4148
	Взаимодействие	4,20	1,59	0,0543	0,0322	0,0747
	Остаток	—	—	0,3796	0,6204	0,3499
Отношение $a/b$	Возраст хвои	121,58	3,86	0,0782	0,0016	0,1348
	Орталы	37,76	1,59	0,4859	0,0175	0,4314
	Взаимодействие	4,48	1,59	0,0576	0,0321	0,0817
Отношение $a/k$	Остаток	—	—	0,3783	0,6217	0,3521
	Возраст хвои	5,74	3,86	0,0061	0,0017	0,0093
	Орталы	13,04	1,59	0,2793	0,0245	0,2487
Отношение $b/k$	Взаимодействие	3,96	1,59	0,0848	0,0311	0,1223
	Остаток	—	—	0,6297	0,3703	0,6197
	Возраст хвои	0,57	3,86	0,0006	0,0017	-0,0008
Доля хлорофилла $a$	Орталы	10,44	1,59	0,2248	0,0264	0,1867
	Взаимодействие	6,59	1,59	0,1418	0,0292	0,2210
	Остаток	—	—	0,6328	0,3672	0,5931
Доля хлорофилла $b$	Возраст хвои	0,05	3,86	0,0004	0,0017	-0,0013
	Орталы	18,76	1,59	0,3059	0,0236	0,2466
	Взаимодействие	13,18	1,59	0,2148	0,0267	0,3382
Доля каротиноидов	Остаток	—	—	0,4793	0,5207	0,4165
	Возраст хвои	2608,00	3,86	0,7456	0,0004	0,8437
	Орталы	11,19	1,59	0,0640	0,0318	0,0346
Отношение $k/(a+b)$	Взаимодействие	3,89	1,59	0,0223	0,0333	0,0197
	Остаток	—	—	0,1681	0,8319	0,1019
	Возраст хвои	350,22	3,86	0,2775	0,0012	0,4143
Отношение $k/(a+b)$	Орталы	12,36	1,59	0,1959	0,0274	0,1415
	Взаимодействие	3,83	1,59	0,0607	0,0319	0,0705
	Остаток	—	—	0,4659	0,5341	0,3737
Отношение $k/(a+b)$	Возраст хвои	4,99	3,86	0,0053	0,0017	0,0076
	Орталы	11,96	1,59	0,2552	0,0253	0,2198
	Взаимодействие	5,25	1,59	0,1120	0,0302	0,1706
Отношение $k/(a+b)$	Остаток	—	—	0,6275	0,3725	0,6020
	Возраст хвои	5,88	3,86	0,0060	0,0017	0,0089
	Орталы	13,57	1,59	0,2774	0,0246	0,2401
Отношение $k/(a+b)$	Взаимодействие	5,66	1,59	0,1156	0,0301	0,1779
	Остаток	—	—	0,6010	0,3990	0,5731

Влияние возраста хвои на формирование различий в содержании отдельных пигментов и их групп (табл. 2) достоверно, но невелико и в целом составило от  $7,10 \pm 0,16$  % (содержание каротиноидов) до  $9,40 \pm 0,15$  % (суммарное содержание двух форм хлорофилла). Оценки мало различаются, и наибольшая из них превосходит наименьшую в 1,32 раза, при том что общий размах значений в вариантах с подтвержденной существенностью различий оценивается соотношением 124,27. Изменение с возрастом доли содержания в хвое хлорофилла  $a$  более заметно по сравнению с другими характеристиками пигментного состава. В частности, влияние фактора «возраст хвои» достигает

74,56±0,04 % и может быть связано с ощутимым повышением содержания данного пигмента в 2-летней хвое. Отчетливо выражена реакция на увеличение возраста хвои в содержании хлорофилла *b*: 27,75±0,12 %.

Влияние различий между плюсовыми деревьями на общий фон изменчивости анализируемых характеристик пигментного состава их листового аппарата занимает значительную часть в большинстве случаев. Величина этого эффекта составляет от 23,62±2,60 % (содержание каротиноидов) до 48,87±1,74 % (содержание хлорофилла *a*) и 48,59±1,75 % (сумма пигментов), что зафиксировано в отношении содержания отдельных пигментов и их суммарного количества. Характеристики соотношения исследуемых пластидных пигментов в большей мере связаны с наследственной спецификой ортетов и меньше зависят от возраста хвои. Вместе с тем наследственная обусловленность различий между плюсовыми деревьями в этом случае выражена в несколько меньшей степени, чем для оценок содержания пигментов.

Взаимодействие организованных факторов чаще вызывает достоверный эффект, однако доля этого организованного фактора в структуре общей фенотипической дисперсии практически никогда не преобладает. Остаточная дисперсия, наличие которой, как правило, связывают с пестротой параметров среды на объектах постоянной лесосеменной базы и единого генетико-селекционного комплекса, к которым относится исследованный архив клонов, имеет неоднозначные оценки. При этом в ряде рассматриваемых признаков она доминирует, что зафиксировано в отношении содержания хлорофилла-*a* к содержанию каротиноидов (62,97 %) и содержания каротиноидов к суммарному содержанию хлорофилла (60,10 %). В целом указанные результаты вполне адекватны сведениям, полученным в процессе однофакторного дисперсионного анализа как по 1-летней, так и по 2-летней хвое.

#### *Заключение*

Плюсовые деревья ели европейской существенно различаются по широкому спектру показателей пигментного состава 1- и 2-летней хвои. Степень наследственной обусловленности проявлений разных признаков неодинакова. Оценки содержания хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и их суммарного количества, содержания каротиноидов и общей суммы пигментов тесно связаны с генотипом исследованных клонов. Показатели соотношения между пластидными пигментами в целом имеют меньшую степень генотипической обусловленности по сравнению с количественными оценками их содержания. Оценки отношения хлорофилла *a* и хлорофилла *b* к содержанию каротиноидов весьма стабильны в онтогенетическом плане, что свидетельствует об их большом идентификационном значении и указывает на целесообразность применения при ревизии чистоты сортиментного состава лесосеменных плантаций и архивов клонов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Барская Е.И. Изменения хлоропластов и вызревание побегов в связи с морозоустойчивостью древесных растений. М.: Наука, 1967. 223 с.
2. Бессчетнова Н.Н. Многомерная оценка плюсовых деревьев сосны обыкновенной по показателям пигментного состава хвои // Вестн. ПГТУ Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2013. № 1. С. 5–13.

3. Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.). Морфометрия и физиология хвои плюсовых деревьев. Н. Новгород: Нижегород. ГСХА, 2014. 368 с.
4. Бессчетнова, Н.Н., Кулькова А.В. Сравнительная оценка представителей рода ель (*Picea* L.) по содержанию жиров в тканях годичных побегов // Научные и инновационные разработки молодых ученых-аграриев: сб. тр. молодых ученых ФГБОУ ВПО Нижегородская ГСХА за 2014–2015 гг. Н. Новгород: Нижегород. ГСХА, 2015. С. 53–58.
5. Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П., Кулькова А.В., Мишукова И.В. Содержание крахмала в тканях побегов разных видов ели (*Picea* A. Dietr.) в условиях интродукции // Лесн. журн. 2017. № 4. С. 57–68. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.4.57
6. Вавилов Н.И. Учение о происхождении культурных растений после Дарвина // Избр. тр. в 2 т. Т. 1. Л.: Наука, 1967. С. 303–327.
7. Государственная программа Российской Федерации «Развитие лесного хозяйства» на 2013–2020 годы: утв. распоряжением Правительства Российской Федерации от 28 дек. 2012 г. № 2593-р // Собр. законодательства Российской Федерации. 2013. № 2. Ст. 124. Режим доступа: [http://www.nbchr.ru/PDF/042\\_oos.pdf](http://www.nbchr.ru/PDF/042_oos.pdf) (дата обращения: 17.09.2013).
8. Дерюгин А.А., Рубцов М.В. Динамика состояния популяции ели под пологом березняков южной тайги Русской равнины // Лесн. журн. 2016. № 2. С. 47–58. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.2.47
9. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (С основами статистической обработки результатов исследований). Изд. 5-е, доп. и перераб. М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
10. Мосса И.Б., Молофей В.П., Кострова Л.Н. Развитие идеи Н.И. Вавилова о защитной роли пигментов в генетических экспериментах // Селекция, генетические ресурсы и сохранение генофонда лесных древесных растений (Вавиловские чтения): сб. науч. тр. Гомель, 2003. Вып. 59. С. 220–223.
11. Никитин К.Е., Швиденко А.З. Методы и техника обработки лесоводственной информации М.: Лесн. пром-сть, 1978. 272 с.
12. Озолина И.А., Мочалкин А.И. Роль пигментов в защитно-приспособительных реакциях растений // Изв. АН СССР. Сер. Биол. 1972. № 1. С. 96–102.
13. Пеккоев А.Н. Качество древесины культур ели при ускоренном лесовыращивании // Лесн. журн. 2016. № 1. С. 89–99. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.1.89
14. Роне В.М. Исследование и проверка наследственности плюсовых деревьев // Лесн. селекция. М.: Лесн. пром-сть, 1972. С. 180–199.
15. Роне В.М. Межсемейный и клоновый отбор ели обыкновенной // Генетические исследования древесных в Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1975. С. 34–44.
16. Сунгурова Н.Р., Коновалов В.Н. Ассимиляционный аппарат ели в культурах на долгомошной вырубке // Лесн. журн. 2016. № 2. С. 31–40. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.2.31
17. Третьяков Н.Н., Карнаухова Т.В., Паничкин Л.А. и др. Практикум по физиологии растений: учеб. пособие для студентов высш. учеб. заведений / под общ. ред. Н.Н. Третьякова. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Агропромиздат, 1990. 271 с.
18. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.
19. Bassman J.H., Edwards G.E., Robberecht R. Long-Term Exposure to Enhanced UV-B Radiation is not Detrimental to Growth and Photosynthesis in Douglas-Fir // New Phytologist. 2002. Vol. 154, iss. 1. Pp. 107–120. DOI:10.1046/j.1469-8137.2002.00354.x
20. Bouvier F., Backhaus R.A., Camara B. Induction and Control of Chloroplast-Specific Carotenoid Genes by Oxidative Stress // Journal of Biological Chemistry. 1998. Vol. 273, no. 46. Pp. 30651–30659. DOI: 10.1074/jbc.273.46.30651



21. Dere Ş., 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, no. 1. Pp. 13–17.
22. Eerikäinen K., Valkonen S., Saksa T. Ingrowth, Survival and Height Growth of Small Trees in Uneven-Aged *Picea abies* Stands in Southern Finland // Forest Ecosystems. 2014. Vol. 1(5). Pp. 1–10. DOI: 10.1186/2197-5620-1-5
23. Elvira S., Alonso R., Castillo F.J., Gimeno B.S. On the Response of Pigments and Antioxidants of *Pinus halepensis* Seedlings to Mediterranean Climatic Factors and Long-Term Ozone Exposure // New Phytologist. 1998. Vol. 138, iss. 3. Pp. 419–432. DOI: 10.1046/j.1469-8137.1998.00136.x
24. Gitelson A.A., Buschmann C., Lichtenthaler H.K. The Chlorophyll Fluorescence Ratio  $F_{735}/F_{700}$  as an Accurate Measure of the Chlorophyll Content in Plants // Remote Sensing of Environment. 1999. Vol. 69, iss. 3. Pp. 296–302. DOI: 10.1016/S0034-4257(99)00023-1
25. Haag C., Stober F., Lichtenthaler H.K. Pigment Content, Chlorophyll Fluorescence and Photosynthetic Activity of Spruce Clones under Normal and Limited Mineral Nutrition // Photosynthetica. 1992. Vol. 27, iss. 3. Pp. 385–400.
26. Kowalczyk J. Combining Production of Improved Seeds with Genetic Testing in Seedling Seed Orchards // Seed Orchard: Proceedings from a Conference at Umeå, Sweden, September 26–28, 2007 / ed. by D. Lindgren. Umeå: SLU, 2008. Pp. 126–134.
27. Kurteva M., Gateva R. Influence of Industrial and Transport Pollution on the Plastid Pigments of *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* Karst. and *Thuja orientalis* L. // Scientific Papers of Jubilee Scientific Conference with International Participation “70th Anniversary of the Forest Research Institute”, Sofia, Bulgaria, October 6–7, 1998. Sofia: Forest Research Institute, 1998. Vol. 1. Pp. 146–151.
28. Kvičala M., Lacková E., Urbancová L. Photosynthetic Active Pigments Changes in Norway Spruce (*Picea abies*) under the Different Acclimation Irradiation and Elevated CO<sub>2</sub> Content // ISRN Environmental Chemistry. 2014. Vol. 2014, article ID 572576. 4 p. DOI: 10.1155/2014/572576
29. 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.
30. Lichtenthaler H.K., Buschmann C. Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy // Current Protocols in Food Analytical Chemistry. 2001. Vol. UNIT F4.3. Pp. F4.3.1–F4.3.8. DOI: 10.1002/0471142913.faf0403s01
31. 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(5). Pp. 591–592. DOI: 10.1042/bst0110591
32. Lidholm J., Gustafsson P.A. Functional Promoter Shift of a Chloroplast Gene: A Transcriptional Fusion between a Novel *psbA* Gene Copy and the *trnK(UUU)* Gene in *Pinus contorta* // The Plant Journal. 1992. Vol. 2, iss. 6. Pp. 875–886. DOI: 10.1046/j.1365-313X.1992.t01-4-00999.x
33. 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 [CO<sub>2</sub>] Environments // Tree Physiology. 2007. Vol. 27(3). Pp. 353–364. DOI: 10.1093/treephys/27.3.353
34. Matras J.A. A Review of the Seed Orchard Programme in Poland // Seed Orchard: Proceedings from a Conference at Umeå, Sweden, September 26–28, 2007 / ed. by D. Lindgren. Umeå: SLU, 2008. Pp. 165–176.
35. Niinemets Ü. Acclimation to Low Irradiance in *Picea abies*: Influences of Past and Present Light Climate on Foliage Structure and Function // Tree Physiology. 1997. Vol. 17, iss. 11. Pp. 723–732. DOI: 10.1093/treephys/17.11.723
36. Niinemets Ü. Stomatal Conductance Alone Does not Explain the Decline in Foliar Photosynthetic Rates with Increasing Tree Age and Size in *Picea abies* and *Pinus sylvestris* // Tree Physiology. 2002. Vol. 22, iss. 8. Pp. 515–535. DOI: 10.1093/treephys/22.8.515

37. Peguero-Pina J.J., Morales F., Gil-Pelegrin E. Frost Damage in *Pinus sylvestris* L. Stems Assessed by Chlorophyll Fluorescence in Cortical Bark Chlorenchyma // *Annals of Forest Science*. 2008. Vol. 65(8). Pp. 813p1–813p6. DOI: 10.1051/forest:2008068
38. Porcar-Castell A., Juurola E., Ensminger I., Berninger F., Hari P., Nikinmaa E. Seasonal Acclimation of Photosystem II in *Pinus sylvestris*. II. Using the Rate Constants of Sustained Thermal Energy Dissipation and Photochemistry to Study the Effect of the Light Environment // *Tree Physiology*. 2008. Vol. 28, iss. 10. Pp. 1483–1491. DOI: 10.1093/treephys/28.10.1483
39. Porcar-Castell A., Juurola E., Nikinmaa E., Berninger F., Ensminger I., Hari P. Seasonal Acclimation of Photosystem II in *Pinus sylvestris*. I. Estimating the Rate Constants of Sustained Thermal Energy Dissipation and Photochemistry // *Tree Physiology*. 2008. Vol. 28, iss. 10. Pp. 1475–1482. DOI: 10.1093/treephys/28.10.1475
40. 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, iss. 12. Pp. 767–775. DOI: 10.1093/treephys/17.12.767
41. Skuodiene L. Quantitative Changes in Aminoacid Proline and Chlorophyll in the Needles of *Picea abies* Karst. (L.) during Stress and Adaptation // *Biologija*. 2001. No. 2. Pp. 54–56.
42. 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, iss. 3. Pp. 307–313. DOI: 10.1016/S0176-1617(11)81192-2

Поступила 20.06.18

UDC 630\*232.12:582.475.2

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.1.63

### Genotypic Conditionality of Plus Tree Needle Pigment Composition of Norway Spruce

*N.N. Besschetnova, Doctor of Agricultural Sciences*

*V.P. Besschetnov, Doctor of Biological Sciences, Professor*

*P.V. Ershov, Postgraduate Student*

Nizhny Novgorod State Agricultural Academy, prosp. Gagarina, 97, Nizhny Novgorod, 603107, Russian Federation; e-mail: besschetnova1966@mail.ru, lesfak@bk.ru

We have studied annual and biennial needles pigment composition of Norway spruce plus trees (ortets) from the composition of clone archive no. 3 of the State Budgetary Institution “Semyenovskiy spetssemleskhoz” in Nizhny Novgorod region, where they are represented by grafted plants (clones or ramets). The research purpose consist of identification of specificity determination by genotype of Norway spruce plus trees in terms of pigment composition, which participate in photosynthesis, and establishment of specificity display extent in annual and biennial needles. All record plants had the same feeding areas, and plant spacing and received the same silvicultural and agrotechnical tending. Needle sampling was held taking into account their age and affiliation with ortets and ramets. Test parameters were the content of chlorophyll a, chlorophyll b, and carotenoids, their total amount and the relation between them. Spectrophotometric analysis was used as the most accurate method for quantitative detection of vital plastid pigments. Ethanol of 96 % was used as an extraction agent. The absorption peaks in quantitative fixation of extract optical density corresponded to the

---

*For citation:* Besschetnova N.N., Besschetnov V.P., Ershov P.V. Genotypic Conditionality of Plus Tree Needle Pigment Composition of Norway Spruce. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2019, no. 1, pp. 63–76. DOI: 10.17238/ issn0536-1036.2019.1.63

following wavelengths: chlorophyll a (663 nm), chlorophyll b (645 nm), and undifferentiated carotenoids (440 nm). One-way and two-way analyses of variance (ANOVA) were used for statistical processing. Perceptible differences in the pigment composition of plus tree leaf apparatus of Norway spruce were established when grown in a leveled environmental background. One-way ANOVA confirmed their essentiality for annual and biennial needles for all parameters involved in the experiment. The influence of the genotype specificity of plus trees, effect of which is recognized as the coefficient of heritability in a broad sense, is quite large and reliable according to all considered parameters. Separate influence of the genotype specificity of plus trees and differences in the age of their needles on the formation of phenotypic variation was recorded in two-way ANOVA. Effect from needle age on the formation of differences in the content of individual pigments and their groups was reliable, but small and generally ranged from  $7.10 \pm 0.16$  % (carotenoid content) to  $9.40 \pm 0.15$  % (total chlorophyll content). The dispersion proportion associated with the genotype specificity of plus trees is significant in general and up to 48.87 %. The interaction between the organized factors often causes a significant effect; however, its share in the structure of total phenotypic dispersion hardly ever prevails. The presence of residual dispersion is due to inevitable diversity of environmental background.

**Keywords:** Norway spruce, plus trees, clone archive, needles, pigment composition, chlorophyll a, chlorophyll b, carotenoids, genotypic conditionality.

#### REFERENCES

1. Barskaya E.I. *Izmeneniya khloroplastov i vyzrevaniye pobegov v svyazi s morozoustoychivost'yu drevesnykh rasteniy* [Changes in Chloroplasts and Shoot Ripening Due to Frost Resistance of Woody Plants]. Moscow, Nauka Publ., 1967. 223 p. (In Russ.)
2. Besschetnova N.N. *Mnogomernaya otsenka plyusovykh derev'yev sosny obyknovnoy po pokazatelyam pigmentnogo sostava khvoi* [Multidimensional Assessment of Scots Pine Plus Trees Using Indicators of Needle Pigment Structure]. *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovaniye* [Vestnik of Volga State University of Technology. Series: Forest. Ecology. Nature Management], 2013, no. 1, pp. 5–13.
3. Besschetnova N.N., Besschetnov V.P. *Sosna obyknovennaya (Pinus sylvestris L.). Morfometriya i fiziologiya khvoi plyusovykh derev'yev* [Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). Morphometry and Physiology of Plus Tree Needles]. Nizhny Novgorod, NNSAA Publ., 2014. 368 p. (In Russ.)
4. Besschetnova, N.N., Kul'kova A.V. *Sravnitel'naya otsenka predstaviteley roda el' (Picea L.) po sodержaniyu zhirov v tkanyakh godichnykh pobegov* [Comparative Evaluation of the Genus Spruce (*Picea* L.) Representatives by the Fat Content in Annual Shoot Tissues]. *Nauchnyye i innovatsionnyye razrabotki molodykh uchenykh agrariyev: sb. tr. molodykh uchenykh FGBOU VPO Nizhegorodskaya GSKhA za 2014–2015 gg.* [Scientific and Innovative Solutions of Young Agricultural Scientists: Collected Papers of Young Scientists of the Nizhny Novgorod State Agricultural Academy for 2014–2015]. Nizhny Novgorod, NNSAA Publ., 2015, pp. 53–58.
5. Besschetnova N.N., Besschetnov V.P., Kul'kova A.V., Mishuchkova I.V. *Soderzhaniye krakhmala v tkanyakh pobegov raznykh vidov eli (Picea A. Dietr.) v usloviyakh introduktsii* [Starch Content in Shoot Tissues of Different Spruce Species (*Picea* A. Dietr.) in Introduction]. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2017, no. 4, pp. 57–68. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2017.4.57
6. Vavilov N.I. *Ucheniye o proiskhozhdenii kul'turnykh rasteniy posle Darvina* [The Doctrine of Origin of Cultivated Plants after Darwin]. *Izbr. tr. v 2 t. T. 1* [Selected Papers in Two Volumes. Vol. 1]. Leningrad: Nauka Publ., 1967, pp. 303–327.

7. Gosudarstvennaya programma Rossiyskoy Federatsii «Razvitiye lesnogo khozyaystva» na 2013–2020 gody: utv. rasporyazheniyem Pravitel'stva Rossiyskoy Federatsii ot 28 dek. 2012 g. № 2593-r [Government Program of the Russian Federation “Forestry Development” for 2013–2020, Approved by the Government Decree of the Russian Federation Dated by December 28, 2012, no. 2593-p]. *Sobraniye zakonodatel'stva Rossiyskoy Federatsii* [Collection of Legislation of the Russian Federation], 2013, no. 2. 124 p. Available at: [http://www.nbchr.ru/PDF/042\\_oos.pdf](http://www.nbchr.ru/PDF/042_oos.pdf) (accessed 17.09.13).

8. Deryugin A.A., Rubtsov M.V. Dinamika sostoyaniya populyatsii eli pod pologom bereznyakov yuzhnoy taygi Russkoy ravniny [Dynamics of Spruce Population Status under the Canopy of Birch Forests of the Southern Taiga of the Russian Plain]. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2016, no. 2, pp. 47–58. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.2.47

9. Dospikhov B.A. *Metodika polevogo opyta (S osnovami statisticheskoy obrabotki rezul'tatov issledovaniy)* [Methodology of the Field Experiment (With the Basics of Research Results Statistical Processing)]. Moscow, Agropromizdat Publ., 1985. 416 p. (In Russ.)

10. Mosse I.B., Molofey V.P., Kostrova L.N. Razvitiye idei N.I. Vavilova o zashchitnoy roli pigmentov v geneticheskikh eksperimentakh [Development of N.I. Vavilov's Ideas about Pigment Protective Role in Genetic Experiments]. *Selektsiya, geneticheskiye resursy i sokhraneniye genofonda lesnykh drevesnykh rasteniy (Vavilovskiy chteniya): sb. nauch. tr.* [Breeding, Genetic Resources and Conservation of Gene Pool of Forest Woody Plants (Vavilov Readings): Collection of Academic Papers]. Gomel, 2003, no. 59, pp. 220–223.

11. Nikitin K.E., Shvidenko A.Z. *Metody i tekhnika obrabotki lesovodstvennoy informatsii* [Methods and Technology for Processing of Silvicultural Information]. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1978. 272 p. (In Russ.)

12. Ozolina I.A., Mochalkin A.I. Rol' pigmentov v zashchitno-prisposobitel'nykh reaktsiyakh rasteniy [Role of Pigments in Protective and Adaptive Reactions of Plants]. *Izv. AN SSSR. Ser. Biol.* [Proceedings of the Academy of Sciences of the USSR. Series: Biology], 1972, vol. 1, pp. 96–102.

13. Pekkoev A.N. Kachestvo drevesiny kul'tur eli pri uskorennom lesovyrashchivanii [Wood Quality of Spruce Crops under Intensive Growing]. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2016, no. 1, pp. 89–99. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.1.89

14. Rone V.M. Issledovaniye i proverka nasledstvennosti plusovykh derev'yev [Researching and Verification of Plus Tree Heredity]. *Lesnaya selektsiya* [Forest Selection]. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1972, pp. 180–199. (In Russ.)

15. Rone V.M. Mezhssemeynyy i klonovyy otbor eli obyknovennoy [Interfamily and Clonal Selection of Norway Spruce]. *Geneticheskiye issledovaniya drevesnykh v Latviyskoy SSR* [Genetic Studies of Woody Plants in the Latvian SSR]. Riga, Zinatne Publ., 1975, pp. 34–44.

16. Sungurova N.R., Konovalov V.N. [Spruce Assimilation Apparatus in Plantations at the Polytric Cutting]. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2016, no. 2, pp. 31–40. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.2.31

17. Tret'yakov N.N., Karnaukhova T.V., Panichkin L.A. i dr. *Praktikum po fiziologii rasteniy: ucheb. posobiye dlya studentov vyssh. ucheb. zavedeniy* [Workshop on Plant Physiology: Educational Textbook for Students of Higher Educational Institutions]. Ed. by N.N. Tret'yakov, Moscow, Agropromizdat Publ., 1990. 271 p. (In Russ.)

18. Shlyk A.A. Opredeleniye khlorofillov i karotinoidov v ekstraktakh zelenykh list'yev [Determination of Chlorophylls and Carotenoids in Green Leaf Extracts]. *Biokhimicheskiye metody v fiziologii rasteniy* [Biochemical Methods in Plant Physiology]. Moscow, Nauka Publ., 1971, pp. 154–170.

19. Bassman J.H., Edwards G.E., Robberecht R. Long-Term Exposure to Enhanced UV-B Radiation is not Detrimental to Growth and Photosynthesis in Douglas-Fir. *New Phytologist*, 2002, vol. 154, iss. 1, pp. 107–120. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2002.00354.x

20. Bouvier F., Backhaus R.A., Camara B. Induction and Control of Chloroplast-Specific Carotenoid Genes by Oxidative Stress. *Journal of Biological Chemistry*, 1998, vol. 273, no. 46, pp. 30651–30659. DOI: 10.1074/jbc.273.46.30651

21. Dere Ş., 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, no. 1, pp. 13–17.

22. Eerikäinen K., Valkonen S., Saksa T. Ingrowth, Survival and Height Growth of Small Trees in Uneven-Aged *Picea abies* Stands in Southern Finland. *Forest Ecosystems*, 2014, vol. 1(5), pp. 1–10. DOI: 10.1186/2197-5620-1-5

23. Elvira S., Alonso R., Castillo F.J., Gimeno B.S. On the Response of Pigments and Antioxidants of *Pinus halepensis* Seedlings to Mediterranean Climatic Factors and Long-Term Ozone Exposure. *New Phytologist*, 1998, vol. 138, iss. 3, pp. 419–432. DOI: 10.1046/j.1469-8137.1998.00136.x

24. Gitelson A.A., Buschmann C., Lichtenthaler H.K. The Chlorophyll Fluorescence Ratio  $F_{735}/F_{700}$  as an Accurate Measure of the Chlorophyll Content in Plants. *Remote Sensing of Environment*, 1999, vol. 69, iss. 3, pp. 296–302. DOI: 10.1016/S0034-4257(99)00023-1

25. Haag C., Stober F., Lichtenthaler H.K. Pigment Content, Chlorophyll Fluorescence and Photosynthetic Activity of Spruce Clones under Normal and Limited Mineral Nutrition. *Photosynthetica*, 1992, vol. 27, iss. 3, pp. 385–400.

26. Kowalczyk J. Combining Production of Improved Seeds with Genetic Testing in Seedling Seed Orchards. *Seed Orchard: Proceedings from a Conference at Umeå, Sweden, September 26–28, 2007*. Ed. by D. Lindgren, Umeå, SLU, 2008, pp. 126–134.

27. Kurteva M., Gateva R. Influence of Industrial and Transport Pollution on the Plastid Pigments of *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* Karst. and *Thuja orientalis* L. *Scientific Papers of Jubilee Scientific Conference with International Participation “70th Anniversary of the Forest Research Institute”, Sofia, Bulgaria, October 6–7, 1998*. Sofia, Forest Research Institute, 1998, vol. 1, pp. 146–151.

28. Kvičala M., Lacková E., Urbancová L. Photosynthetic Active Pigments Changes in Norway Spruce (*Picea abies*) under the Different Acclimation Irradiation and Elevated CO<sub>2</sub> Content. *ISRN Environmental Chemistry*, 2014, vol. 2014, article ID 572576. 4 p. DOI: 10.1155/2014/572576

29. 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.

30. Lichtenthaler H.K., Buschmann C. Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*, 2001, vol. UNIT F4.3., pp. F4.3.1–F4.3.8. DOI: 10.1002/0471142913.faf0403s01

31. 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(5), pp. 591–592. DOI: 10.1042/bst0110591

32. Lidholm J., Gustafsson P.A. Functional Promoter Shift of a Chloroplast Gene: A Transcriptional Fusion between a Novel *psbA* Gene Copy and the *trnK(UUU)* Gene in *Pinus contorta*. *The Plant Journal*, 1992, vol. 2, iss. 6, pp. 875–886. DOI: 10.1046/j.1365-313X.1992.t01-4-00999.x

33. 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 [CO<sub>2</sub>] Environments. *Tree Physiology*, 2007, vol. 27(3), pp. 353–364. DOI: 10.1093/treephys/27.3.353

34. Matras J.A. A Review of the Seed Orchard Programme in Poland. *Seed Orchard: Proceedings from a Conference at Umeå, Sweden, September 26–28, 2007*. Ed. by D. Lindgren, Umeå, SLU, 2008, pp. 165–176.

35. Niinemets Ü. Acclimation to Low Irradiance in *Picea abies*: Influences of Past and Present Light Climate on Foliage Structure and Function. *Tree Physiology*, 1997, vol. 17, iss. 11, pp. 723–732. DOI: 10.1093/treephys/17.11.723

36. Niinemets Ü. Stomatal Conductance Alone Does not Explain the Decline in Foliar Photosynthetic Rates with Increasing Tree Age and Size in *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Tree Physiology*, 2002, vol. 22, iss. 8, pp. 515–535. DOI: 10.1093/treephys/22.8.515

37. Peguero-Pina J.J., Morales F., Gil-Pelegrín E. Frost Damage in *Pinus sylvestris* L. Stems Assessed by Chlorophyll Fluorescence in Cortical Bark Chlorenchyma. *Annals of Forest Science*, 2008, vol. 65(8), pp. 813p1–813p6. DOI: 10.1051/forest:2008068

38. Porcar-Castell A., Juurola E., Ensminger I., Berninger F., Hari P., Nikinmaa E. Seasonal Acclimation of Photosystem II in *Pinus sylvestris*. II. Using the Rate Constants of Sustained Thermal Energy Dissipation and Photochemistry to Study the Effect of the Light Environment. *Tree Physiology*, 2008, vol. 28, iss. 10, pp. 1483–1491. DOI: 10.1093/treephys/28.10.1483

39. Porcar-Castell A., Juurola E., Nikinmaa E., Berninger F., Ensminger I., Hari P. Seasonal Acclimation of Photosystem II in *Pinus sylvestris*. I. Estimating the Rate Constants of Sustained Thermal Energy Dissipation and Photochemistry. *Tree Physiology*, 2008, vol. 28, iss. 10, pp. 1475–1482. DOI: 10.1093/treephys/28.10.1475

40. 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, iss. 12, pp. 767–775. DOI: 10.1093/treephys/17.12.767

41. Skuodiene L. Quantitative Changes in Aminoacid Proline and Chlorophyll in the Needles of *Picea abies* Karst. (L.) during Stress and Adaptation. *Biologija*, 2001, no. 2, pp. 54–56.

42. 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, iss. 3, pp. 307–313. DOI: 10.1016/S0176-1617(11)81192-2

Received on June 20, 2018

---