

**Состояние фотосинтетического аппарата и уровень окислительного стресса хвои *Abies sibirica* L. на разных стадиях усыхания деревьев, поражённых уссурийским полиграфом (*Polygraphus proximus* Blandford) в лесных насаждениях Пермского края**

© 2026. М. А. Шелякин<sup>1,2</sup>, к. б. н., н. с., Е. В. Гармаш<sup>2</sup>, д. б. н., в. н. с.,  
 Е. В. Силина<sup>1,2</sup>, к. б. н., н. с., К. В. Ядрихинский<sup>2</sup>, ст. лаборант,  
 Э. Е. Ротэрмель<sup>1</sup>, лаборант, Л. А. Иванчина<sup>1</sup>, к. с-х. н., зав. лабораторией,  
<sup>1</sup>Пермский государственный национальный исследовательский университет,  
 614990, Россия, г. Пермь, ул. Генкеля, д. 4,  
<sup>2</sup>Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения  
 Российской академии наук,  
 167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,  
 e-mail: shelyakin@ib.komisc.ru

Массовое усыхание пихты (*Abies sibirica* L.) в таёжной зоне России спровоцировано инвазионным стволовым вредителем – уссурийским полиграфом (*Polygraphus proximus*). Ранняя диагностика очагов поражения требует разработки экспресс-методов дистанционного зондирования и новых вегетационных индексов, чувствительных к изменению физиолого-биохимических параметров хвои. Исследования проводили на 15 участках хвойно-широколиственных лесов Пермского края. Выделены следующие категории санитарного состояния деревьев пихты (КСС): здоровое (I), ослабленное (II), сильно ослабленное (III), усыхающее (IV), среди категории погибших деревьев исследовали свежий (V) и старый сухостой (VI). Изучали состояние фотосинтетического аппарата хвои по содержанию пигментов и показателям индуцированной флуоресценции хлорофилла, а также уровень окислительного стресса – по концентрации H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> и продуктов перекисного окисления липидов. В хвое деревьев первых трёх КСС с увеличением степени их усыхания параметры флуоресценции хлорофилла, отражающие эффективность использования световой энергии ( $F_v/F_m$ ,  $\Phi_{PSII}$ , ETR), проявляли тенденцию к снижению на фоне стабильного содержания фотосинтетических пигментов и их соотношений. При этом коэффициент нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (NPQ) и концентрация прооксидантов незначительно, но повышались, что указывало на мобилизацию защитных механизмов. Заметные повреждения фотосинтетического аппарата, характеризующиеся деградацией хлорофиллов, ослаблением фотосинтетической активности и усилением окислительных реакций, зафиксированы в хвое уже усыхающих деревьев (КСС IV). У хвои погибших деревьев (V–VI) содержание пигментов резко снижалось, фотосинтез прекращался, а уровень прооксидантов заметно падал, что свидетельствовало о прекращении жизненных процессов. Намечены перспективы применения параметров состояния фотосинтетического аппарата и прооксидантного статуса хвои пихты для создания моделей дистанционного мониторинга на основе спектральных характеристик отражения крон.

**Ключевые слова:** *Abies sibirica*, флуоресценция хлорофилла, фотосинтетические пигменты, пероксид водорода, перекисное окисление липидов, усыхание, *Polygraphus proximus*.

**Photosynthetic apparatus state and oxidative stress level in needles of *Abies sibirica* L. at different stages of tree dieback infested with the four-eyed fir bark beetle (*Polygraphus proximus* Blandford) in forest stands of the Perm Krai**

© 2026. М. А. Shelyakin<sup>1,2</sup> ORCID: 0000-0001-8537-6995, Е. В. Garmash<sup>2</sup> ORCID: 0000-0001-8104-5048,  
 Е. В. Silina<sup>1,2</sup> ORCID: 0000-0002-9632-3431, К. В. Yadrkhinsky<sup>2</sup> ORCID: 0009-0002-1190-9271,  
 Е. Е. Rotermel<sup>1</sup> ORCID: 0009-0007-0238-9178, Л. А. Ivanchina<sup>1</sup> ORCID: 0000-0001-9476-8683

<sup>1</sup>Perm State University,  
 4, Genkel St., Perm, Russia, 614990,  
<sup>2</sup>Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Branch  
 of the Russian Academy of Sciences,  
 28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,  
 e-mail: shelyakin@ib.komisc.ru

The invasive stem pest, four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus*, drives the *Abies sibirica* L. massive dieback in the Russian taiga zone. Early detection of infestation hotspots requires the development of rapid remote sensing methods and novel vegetation indices sensitive to changes in the physiological and biochemical parameters of needles. Research was completed across 15 sites in coniferous-broadleaf forests in the Perm Krai. The following categories of fir tree sanitary condition (CSC) were identified: healthy (I), weakened (II), severely weakened (III), dying (IV); and among dead trees: recent deadwood (V) and old deadwood (VI). We assessed the photosynthetic apparatus state in the needles by photosynthetic pigment content and chlorophyll fluorescence parameters. Oxidative stress level was evaluated by measuring  $H_2O_2$  and lipid peroxidation products concentration in the needles. In the needles of the I–III CSC trees, with increasing desiccation rate, chlorophyll fluorescence parameters reflecting the efficiency of light energy using ( $F_v/F_m$ ,  $\Phi_{PSII}$ , ETR) tended to decrease while photosynthetic pigment content and ratios were stable. Concurrently, the non-photochemical quenching coefficient (NPQ) and pro-oxidant content slightly increased, indicating a mobilization of protective mechanisms. Significant damage of the photosynthetic apparatus, characterized by chlorophyll degradation, weakened photosynthetic activity, and increased oxidative reactions, was recorded in the dying trees' (CSC IV) needles. In the needles of dead trees (V–VI), pigment content dropped sharply, photosynthesis ceased, and pro-oxidant level declined markedly, indicating the cessation of vital processes. Prospects for using parameters of the photosynthetic apparatus and the pro-oxidant status of fir needles are outlined for creating remote monitoring models based on the spectral reflectance of tree crowns.

**Keywords:** *Abies sibirica*, chlorophyll fluorescence, photosynthetic pigments, hydrogen peroxide, lipid peroxidation, dieback, *Polygraphus proximus*.

В последние десятилетия отмечается расширение зоны усыхания и/или деградации темнохвойных лесов на территории Северной Евразии из-за климатических изменений, негативного антропогенного воздействия и активизации размножения и распространения вредителей [1, 2]. В лесах Российской Федерации особенно остро стоит проблема усыхания насаждений пихты сибирской (*Abies sibirica* L.) из-за молниеносного распространения инвазионного стволового вредителя – полиграфа уссурийского (*Polygraphus proximus* Blandford) [3]. В Сибири деградация пихтовых лесов, поражённых *P. proximus*, достигла катастрофических масштабов, что привело к значительному усилению пожароопасности, изменению микроклиматических условий, структуры подлеска и растительности под пологом лесов [4, 5]. В Пермском крае полиграф уссурийский был идентифицирован в 2022 г. К настоящему времени территория его расселения и площади повреждённых им пихтовых насаждений в регионе значительно расширились [6].

Известно, что продолжительное негативное влияние *P. proximus* на деревья связано с функционированием гриба-симбионта *Grosmannia aoshimae*. Ослабленные инвайдером деревья погибают из-за некроза луба, вызываемого грибом [7]. За поражением флоэмных сосудов (луба) происходит отмирание коры и далее хвои, затем дерево погибает. В среднем гибель пихты происходит за 3–5 лет.

Основным методом санитарно-оздоровительных мероприятий, ограничивающих экспансию *P. proximus* в пихтарники, являются санитарные рубки [3]. Для эффективного контроля санитарных рубок целесообразна идентификация поражённых деревьев на ран-

них стадиях их усыхания. Экспресс-методом обнаружения поражённых древостоев является дистанционный мониторинг по космоснимкам и с помощью беспилотных летательных аппаратов с применением вегетационных индексов отражения, чувствительных к изменению показателей фотосинтетической активности хвои [8]. Среди вегетационных спектральных индексов часто используются такие как PRI (Photosynthetic Response Index), EVI (Enhanced Vegetation Index), отражающие степень эффективности использования света хвоей [9–11], NDVI (Normalized Difference Vegetation Index), Chl NDI (Chlorophyll Normalized Difference Vegetation Index) и SIPI (Structural Independent Pigment Index), указывающие на изменения содержания хлорофиллов и соотношения хлорофиллы : каротиноиды [12].

Помимо индексов, связанных с функциональным состоянием фотосинтетического аппарата, предпринимаются попытки разработки показателей, отражающих уровень окислительного стресса [13]. Воздействие любых стресс-факторов приводит к усилению окислительных реакций, главным индикатором которых является увеличение генерации активных форм кислорода (АФК). Дисбаланс между генерацией АФК и способностью клеток их нейтрализовать приводит к окислительному стрессу [14–17]. Вместе с тем, АФК выполняют функцию сигнальных молекул. Пероксид водорода ( $H_2O_2$ ), как наиболее долго живущая АФК, является одним из ключевых мессенджеров сигнальных путей стресс-ответа [18, 19]. Другим важным показателем окислительного стресса служит уровень перекисного окисления липидов (ПОЛ), включающий активацию и деградацию липидных ради-

калов как основного субстрата окисления в биологических мембранах [15]. Активация ПОЛ приводит к нарушению функций биологических мембран.

В настоящее время применение дистанционных методов позволяет обнаружить очаги *A. sibirica*, поражённых *P. proximus*, на поздних стадиях усыхания, когда в хвое большей части кроны уже разрушен хлорофилл [20–22]. Для идентификации и мониторинга ранних стадий усыхания и полноценного анализа состояния древостоя дистанционными методами необходимо в совокупности проводить оценку состояния параметров фотосинтетического аппарата и уровня развития окислительного стресса в хвое, позволяющих выявить и детализировать этапы, предшествующие разрушению жизненно-важных биомолекул. Это внесёт вклад в разработку своевременных и целесообразных мер ликвидации очагов поражения деревьев, будет способствовать подбору и оценке новых спектральных индексов на основе физиологических параметров.

Целью работы было оценить функциональное состояние фотосинтетического аппарата и содержание прооксидантов в хвое *A. sibirica*, поражённых полиграфом уссурийским.

### Объекты и методы исследования

В задачи работы входило проанализировать степень чувствительности исследуемых физиологических параметров в зависимости от степени усыхания деревьев.

Объектом исследований служили лесные насаждения в зоне хвойно-широколиственных лесов Пермского края. Поскольку чистые пихтарники в районе исследований отсутствуют, подбирались смешанные насаждения с участием пихты в породном составе (рис. 1).

Полевые работы проводились в августе 2025 г. на 15 пробных площадях (ПП), заложенных согласно ОСТ 566983. Размер ПП определяли таким образом, чтобы было учтено не менее 100 деревьев главной породы. Координаты расположения ПП снимались с помощью ГНСС-приёмника (PrinCe i20AR, Китай). Основная часть ПП была заложена в насаждениях зеленомошного и кисличного типов леса. Доля участия пихты в составе древостоев варьировала от 3 до 70 %. Класс возраста древостоев пихты на ПП варьировал от 3 (41–60 лет) до 5 (81–100 лет). Преобладали насаждения 4–5 классов возраста.

На каждой ПП был проведён сплошной перебор деревьев. У каждого дерева визуально

определялась категория санитарного состояния (КСС) по Правилам санитарной безопасности в лесах (Постановление Правительства Российской Федерации № 2047). Выделили следующие КСС деревьев изучаемого вида: I – здоровые (без признаков ослабления) – деревья с отсутствием каких-либо признаков повреждения, II – ослабленные – деревья с наличием менее 25 % сухих ветвей, незначительных повреждений, небольших сухобочин, III – сильно ослабленные – наличие сухих ветвей от 25 до 50 %, плодовых тел трутовиков и дупел на стволах, IV – **усыхающие** – усыхание более 2/3 ветвей кроны, хвоя рыже- и/или жёлто-зелёная. В категории погибших деревьев выделяли V – свежий сухостой – хвоя рыжая, красно-бурая, кора частично опала и VI – старый сухостой – хвоя отсутствует или сохранилась частично, часть ветвей опали, кора разрушена, осыпалась частично или полностью. У каждого дерева визуально оценивали наличие следов заселения или отработки *P. proximus* по входным отверстиям, смолотечению и по наличию буровой муки.

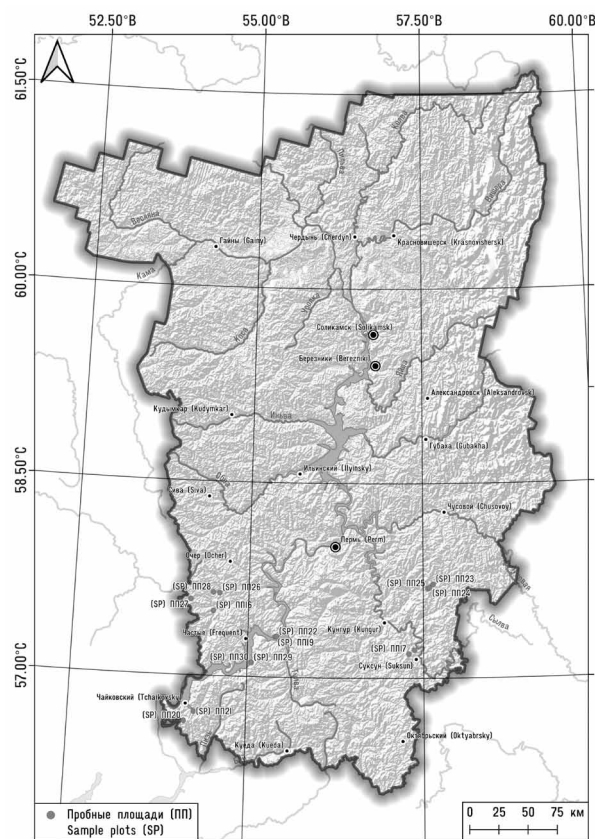


Рис. 1. Схема расположения заложённых пробных площадей на территории Пермского края  
 Fig. 1. A map showing the location of the sample plots in the Perm Krai

Встречаемость заселённых и обработанных вредителем деревьев пихты определяли в процентах от общего запаса породы. Доля не повреждённых вредителем деревьев была менее 21 %. В трёх лесных массивах все деревья пихты были повреждены вредителем.

Для измерения биохимических показателей проводили отбор хвои второго-третьего года у деревьев каждой КСС на ПП. Ветви для отбора хвои срезали со средней части кроны с высоты в среднем от 8 до 12 м, используя секатор и телескопическую лестницу. Образцы хвои взвешивали на портативных весах Scout-Pro (Китай) и сразу замораживали в жидком азоте. Далее образцы транспортировали в лабораторию на сухом льду и хранили при  $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$  до проведения анализов.

Функциональное состояние фотосинтетического аппарата хвои *A. sibirica* оценивали по параметрам индуцированной флуоресценции хлорофилла *a* фотосистемы II (ФСII) на флуориметре РАМ 2100 (Walz, Германия) в полевых условиях на неотделённой хвое. Фоновый ( $F_0$ ) и максимальный ( $F_m$ ) уровни флуоресценции измеряли у хвои, предварительно выдержанной 30 мин в темноте для полной разгрузки реакционных центров. Величины стационарного ( $F_t$ ), фонового ( $F_0$ ) и максимального ( $F_m$ ) уровня флуоресценции измеряли у хвои, адаптированной в течение 3–5 мин к актиничному свету интенсивностью 300 мкмоль ФАР/м<sup>2</sup> с. Расчёт значений максимального ( $F/F_m$ ) и реального ( $\Phi_{\text{PSII}}$ ) квантового выхода ФСII, и коэффициента нефотохимического тушения (NPQ), характеризующих функциональное состояние ФСII, осуществляли согласно [23].

Перед анализом содержания фотосинтетических пигментов хвою предварительно лиофилизировали в сублимационной сушке Beta-2-8-LSCbasic (Christ, Германия). Экстракцию пигментов из образца проводили 100 % ацетоном с добавлением воды. Содержание хлорофиллов (Хл) и каротиноидов (Кар) в экстракте определяли спектрофотометрически (здесь и далее использовали спектрофотометр UV-1700, Shimadzu, Япония) путём регистрации оптической плотности при длинах волн 662, 644 и 478 нм [24].

Интенсивность ПОЛ определяли по накоплению в тканях хвои продуктов, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой (ТБК-РП) [25]. Растительный материал гомогенизировали в 0,1 М Трис-НСl буфере (рН 7,6), добавляли 0,5 % тиобарбитуровую кислоту в 20 % трихлоруксусной кислоте. Пробы инку-

бировали 30 мин при 100 °C на водяной бане. После охлаждения пробы центрифугировали при 10 000 g в течение 10 мин. Адсорбцию супернатанта определяли спектрофотометрически при длинах волн 532 и 600 нм. Содержание ТБК-РП рассчитывали с использованием коэффициента экстинкции ТБК 155 л/(мМ см) после вычитания поглощения при 600 нм.

Содержание  $\text{H}_2\text{O}_2$  определяли с использованием ксиленолового оранжевого согласно [26]. Растительную ткань гомогенизировали в дистиллированной воде. Гомогенат центрифугировали при 12 000 g в течение 15 мин. Поглощение конечного продукта в супернатанте определяли спектрофотометрически при длине волны 560 нм. Содержание  $\text{H}_2\text{O}_2$  рассчитывали по градуировочной зависимости и выражали в мкмоль/г сухой массы.

Статистическую обработку полученных результатов осуществляли в программе Statistica 10 (StatSoft Inc., США). Для проверки нормальности распределения данных использовали критерий Шапиро-Уилкса. Значимость различий между средними значениями показателей в зависимости от КСС деревьев оценивали с применением дисперсионного анализа ANOVA, критерий Тьюки для неравных объёмов выборок или Краскела-Уоллиса (в зависимости от распределения данных) при  $P \leq 0,05$ . В таблицах и на рисунках приведены средние арифметические значения со стандартной ошибкой.

## Результаты и обсуждение

**Содержание хлорофиллов и каротиноидов**, а также их соотношение в хвое деревьев *A. sibirica* КСС I–III **существенно не изменялись** (табл.). У деревьев КСС IV концентрация зелёных пигментов достоверно снижалась в среднем в 1,2 раза по сравнению с КСС I–III, содержание каротиноидов не изменялось. Хвоя особей КСС V и VI характеризовалась резким сокращением пула Хл и Кар в среднем в 8 и 5 раз соответственно по сравнению с КСС I–III.

Величины содержания и соотношения фотосинтетических пигментов в хвое *A. sibirica* КСС I–III были в пределах значений, характерных для хвои здоровых деревьев пихты в летний период в подзоне средней тайги Республики Коми [27]. Судя по значениям соотношения Хл *a/b* (табл.) сокращение пула зелёных пигментов происходило за счёт разрушения Хл *a*, что свидетельствовало об уменьшении эффективности использования

Таблица / Table

Содержание фотосинтетических пигментов (мг/г сухой массы) в хвое пихты *Abies sibirica* разных категорий санитарного состояния / Content of photosynthetic pigments (mg/g dry weight) in the needles of *Abies sibirica* of different categories of sanitary condition (CSC)

КСС CSC	Хл <i>a</i> Chl <i>a</i>	Хл <i>b</i> Chl <i>b</i>	Хл ( <i>a+b</i> ) Chl ( <i>a+b</i> )	Хл <i>a/b</i> Chl <i>a/b</i>	Кар Car	Хл/Кар Chl/Car
I	2,25 ± 0,16 <sup>a</sup>	1,12 ± 0,07 <sup>ab</sup>	3,37 ± 0,22 <sup>a</sup>	2,01 ± 0,06 <sup>a</sup>	0,55 ± 0,02 <sup>a</sup>	6,03 ± 0,13 <sup>a</sup>
II	2,49 ± 0,06 <sup>a</sup>	1,21 ± 0,03 <sup>a</sup>	3,69 ± 0,08 <sup>a</sup>	2,09 ± 0,05 <sup>a</sup>	0,60 ± 0,01 <sup>a</sup>	6,20 ± 0,03 <sup>a</sup>
III	2,40 ± 0,06 <sup>a</sup>	1,17 ± 0,04 <sup>a</sup>	3,57 ± 0,09 <sup>a</sup>	2,09 ± 0,05 <sup>a</sup>	0,58 ± 0,01 <sup>a</sup>	6,18 ± 0,04 <sup>a</sup>
IV	2,00 ± 0,07 <sup>b</sup>	1,05 ± 0,03 <sup>ab</sup>	3,04 ± 0,10 <sup>b</sup>	1,91 ± 0,05 <sup>a</sup>	0,54 ± 0,02 <sup>a</sup>	5,67 ± 0,04 <sup>a</sup>
V	0,19 ± 0,03 <sup>c</sup>	0,29 ± 0,05 <sup>c</sup>	0,48 ± 0,08 <sup>c</sup>	0,81 ± 0,08 <sup>b</sup>	0,13 ± 0,01 <sup>b</sup>	3,15 ± 0,26 <sup>b</sup>
VI	0,14 ± 0,03 <sup>c</sup>	0,24 ± 0,06 <sup>c</sup>	0,39 ± 0,09 <sup>c</sup>	0,72 ± 0,07 <sup>b</sup>	0,11 ± 0,02 <sup>b</sup>	3,16 ± 0,32 <sup>b</sup>

Примечание: представлены средние арифметические значения и их стандартные ошибки содержания и соотношения хлорофиллов (Хл *a* и *b*) и каротиноидов (Кар). Разные надстрочные символы обозначают статистическую значимость различий между величинами параметра в зависимости от категории санитарного состояния дерева (КСС) (критерий Краскела-Уоллиса,  $P \leq 0,05$ ).

Note: The means and their standard errors of the chlorophylls (Chl *a* and *b*) and carotenoids (Car) content and ratio are presented. Different superscript letters indicate statistical differences between parameter's values depending on the trees' CSC (Kruskal-Wallis test,  $P \leq 0.05$ ).

света в реакционных центрах фотосистем [28]. Снижение величины Хл/Кар с увеличением КСС было менее выраженным и указывало на более высокую стрессоустойчивость Кар по сравнению с Хл. Каротиноиды, помимо функции поглощения световой энергии, выполняют фотопротекторную роль, защищая фотосинтетический аппарат и, в целом, клетку от избытка света и АФК [28]. Хорошо известно об участии Кар ксантофиллового цикла, вносящих основной вклад в развитие нефотохимического тушения избытка световой энергии ФСII (NPQ), в защите фотосинтетического аппарата от фотодеструкции [29].

Возможность использования вегетационных индексов отражения Chl NDI и SIPI показана для оценки усиления уровня стресса ели красной и пихты бальзамической с увеличением высоты [12]. Однако содержание пигментов в данной работе не определяли. В другом исследовании на примере хвои здоровых и стрессированных затоплением или загрязнением воздуха деревьев нескольких хвойных пород было выявлено, что разница в содержании хлорофиллов в среднем в 1,5 раза статистически значимо влияла на изменения спектров отражения в области 698–955 нм [30]. При этом хвоя деревьев уже имела видимые признаки нарушений в виде пожелтения и/или побурения. Полученные в наших исследованиях данные указывают на то, что содержание и соотношение фотосинтетических пигментов в хвое, а, следовательно, и связанные с ними вегетационные индексы не могут в полной мере свидетельствовать о ранних этапах усыхания поражённой иввайдером пихты.

**Показатели индуцированной флуоресценции хлорофилла ФСII.** Величина максимального квантового выхода ( $F_v/F_m$ ), отражающего потенциальную способность ФСII использовать поглощённую световую энергию для фотохимических реакций, у хвои деревьев КСС I–III составляла в среднем 0,82, что типично для здорового листа (рис. 2А). У деревьев КСС IV выявлено достоверное снижение значений  $F_v/F_m$  в среднем на 40 % относительно деревьев КСС I–III. При этом наблюдали существенное увеличение разброса между максимальными и минимальными значениями параметра. У деревьев КСС V величина  $F_v/F_m$  не превышала 0,1, что свидетельствовало о сильном повреждении фотосинтетического аппарата. Более высокую чувствительность к усыханию проявляли такие параметры как реальный квантовый выход ( $\Phi_{PSII}$ ) и скорость транспорта электронов (ETR), отражающие эффективность использования поглощённых квантов света в фотохимических реакциях в ФСII хвои в реальных условиях освещения (рис. 2В, С). Тенденцию к снижению этих показателей отмечали уже у деревьев КСС II–III. У сильно ослабленных деревьев снижение и одновременно разброс между максимальными и минимальными значениями  $\Phi_{PSII}$  и ETR были более выражены. У деревьев КСС V величины  $\Phi_{PSII}$  и ETR приближались к нулю, что свидетельствовало о крайне низкой способности к фотосинтезу.

Величина коэффициента NPQ, характеризующего уровень тепловой диссипации поглощённой хвоей световой энергии, проявляла тенденцию к увеличению у деревьев КСС I–III, однако у деревьев КСС IV снижалась и была

ниже значений хвои здоровых деревьев. Уровень NPQ хвои деревьев КСС V был ниже в среднем в 3 раза относительно КСС I (рис. 2D).

Хвоя деревьев КСС VI не проявляла фотохимической активности (все исследуемые параметры были равны нулю).

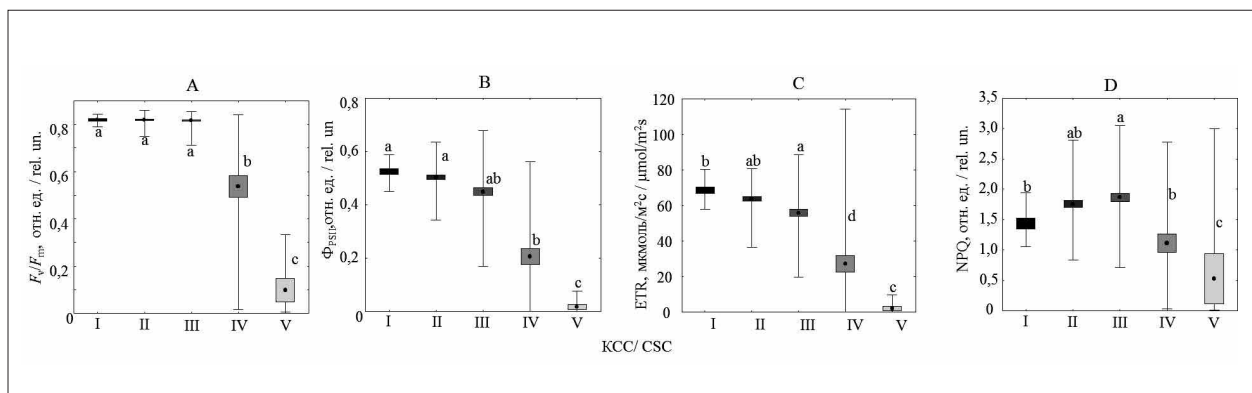
В литературе имеется достаточно обширный материал об использовании параметров индуцированной флуоресценции Хл для оценки реакции и выявления механизмов адаптации фотосинтетического аппарата хвойных пород при изменении условий среды.

Установлены адаптивные изменения параметров флуоресценции хлорофилла ФСII в хвое растений подзоны средней тайги к сезонным флуктуациям свето-температурного режима [27]. Изменения величин ETR и NPQ адекватно характеризовали состояние фотосинтетического аппарата хвои сосны сибирской в поясном градиенте [31]. Снижение  $F_v/F_m$  и увеличение NPQ отмечали у хвои *Pinus sylvestris* [10] и *Abies alba* [9] в условиях длительной засухи. Поражение хвои ели обыкновенной патогеном *Chrysomyxa rhododendri* вызывало снижение  $F_v/F_m$ , что обусловлено закрытием устьиц и уменьшением содержания фотосинтетических пигментов [32]. Угнетение ETR хвои подростка *A. sibirica* наблюдали уже на первые сутки после инокуляции стволов культурой гриба-симбионта полиграфа уссурийского *G. aoshimae* [33].

Проведённые нами исследования показали, что существенное снижение величин параметров флуоресценции Хл происходило

у деревьев КСС IV и выше. Однако необходимо отметить, что у хвои деревьев КСС II–III разброс величин параметров флуоресценции заметно возрастал с увеличением степени усыхания, несмотря на стабильное содержание фотосинтетических пигментов. Скорее всего, это связано с ослаблением функционирования фотосинтетического аппарата из-за нарушения проводящей системы поражённых деревьев и, как следствие, водного режима. Известно, что недостаток воды вызывает закрытие устьиц, снижая ассимиляцию  $CO_2$  и подавляя фотосинтез, что отражается в изменениях параметров флуоресценции Хл хвойных растений [34]. Сильный дефицит влаги почвы приводил к двукратному снижению  $F_v/F_m$  хвои *A. alba* из-за развивающейся эмболии сосудов ксилемы [35]. О нарушении водного режима в хвое КСС II–III косвенно свидетельствовала тенденция к увеличению NPQ. Повышение NPQ – важный механизм защиты фотосинтетического аппарата от фотоокислительного стресса [36] и может расцениваться как адаптивная реакция, вызванная началом усыхания поражённых деревьев.

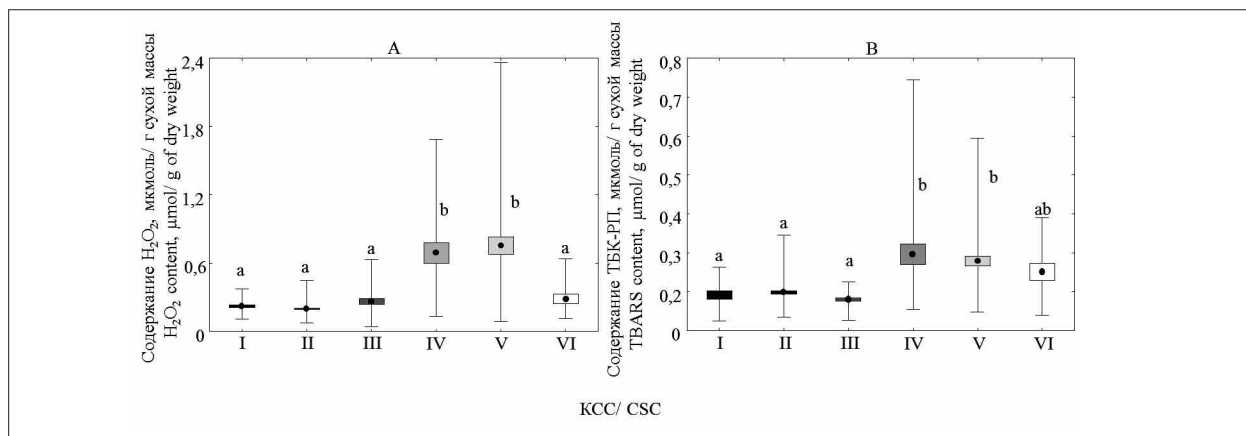
В целом, полученные результаты указывают на перспективность использования параметров флуоресценции Хл на ранних этапах усыхания пихты. В литературе также показана взаимосвязь параметров флуоресценции Хл со спектральными индексами отражения, чувствительными к изменениям эффективности использования энергии света в процессе фото-



**Рис. 2.** Величины максимального (A) и реального квантового выхода (B), скорости транспорта электронов (C) и коэффициента нефотохимического тушения хлорофилла (D) ФСII хвои деревьев разных категорий КСС. Представлены средние арифметические значения (●), стандартные ошибки (□) и минимальные и максимальные значения (бары).

Разными латинскими буквами обозначена статистическая значимость различий между величинами параметра в зависимости от КСС (ANOVA, критерий Тьюки,  $P \leq 0,05$ )

**Fig. 2.** Dynamics of maximal (A) and actual quantum yield (B), electron transport rate (C) and non-photochemical quenching coefficient (D) in PSII of the needles of trees from different categories of sanitary condition (CSC). Means (●), standard errors (□), and minimal and maximal values are shown. Latin letters indicate statistically significant differences in the parameter values depending on the trees' CSC (ANOVA, Tukey's HSD test,  $P \leq 0.05$ )



**Рис. 3.** Содержание пероксида водорода (А) и продуктов липопероксидации (ТБК-РП) (В) в хвое деревьев разных КСС. Разными латинскими буквами обозначена статистическая значимость различий между величинами параметра в зависимости от КСС (критерий Краскела-Уоллиса,  $P \leq 0,05$ ). Остальные обозначения, как на рисунке 2  
**Fig. 3.** Content of hydrogen peroxide (A) and lipid peroxidation products (TBARS) (B) in the needles of different trees' CSC. Latin letters indicate statistically significant differences between the parameter values depending on the CSC (Kruskal-Wallis test,  $P \leq 0.05$ ). Other designations are as in figure 2

синтеза, к примеру, такими как PRI [9, 10] и EVI [11]. Выявлена высокая чувствительность индекса EVI при идентификации деревьев ели, атакованных короедом типографом (*Ips typographus* L.) [11].

**Уровень окислительного стресса.** Содержание H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> и продуктов ПОЛ в хвое пихты первых трёх КСС были стабильно пониженными, варьируя в диапазоне 0,19–0,23 мкмоль/г сухой массы (рис. 3). При этом с увеличением КСС разброс между минимальными и максимальными значениями параметров возрастал. У деревьев КСС IV–V **концентрация прооксидантов** в хвое существенно возрастала и достигала максимальных значений (рис. 3). Особи КСС VI характеризовались снижением как средних, так и максимальных величин исследуемых параметров.

Содержание H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> и уровень ПОЛ являются маркерами развития окислительного стресса. Усиление окислительных реакций у разных видов хвойных выявлено при действии высокотемпературного стресса и засухи [13, 37], а также при поражении насекомыми [38, 39]. Тенденция к увеличению значений ПОЛ и содержания H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> у особей КСС II–III свидетельствовала о возникновении сигналов для индукции защитных механизмов [14, 18]. Повышение уровня прооксидантов в хвое деревьев КСС IV указывало как на развитие окислительного стресса и, как следствие, нарушение метаболизма (об этом свидетельствовало ослабление фотосинтетической функции), так и на усиление «сигнализации» об ухудшении жизнеспособности для обеспечения

антиоксидантной защиты. На стадии КСС VI значения исследуемых параметров резко снижались, что было признаком прекращения жизненных процессов и отмирания дерева.

В литературе имеются пока единичные данные о связи содержания прооксидантов с вегетационными индексами. Так, разработана и апробирована модель для определения содержания ТБК-РП у проростков двух видов сосны на основе данных спектров отражения хвои в ближней ИК-области, для быстрой и неинвазивной оценки уровня окислительного стресса в условиях засухи [13]. Подбор и оценка новых спектральных индексов для выявления развития окислительного стресса у древесных пород является перспективным направлением для ранней диагностики очагов повреждений вредителями.

### Заключение

Результаты проведённых исследований показали, что физиолого-биохимические показатели, характеризующие состояние фотосинтетического аппарата и уровень окислительного стресса хвои *A. sibirica*, могут быть использованы в качестве маркеров усыхания деревьев, поражённых *P. proximus* в пихтовых насаждениях хвойно-широколиственных лесов Пермского края. Характер изменения параметров зависел от КСС деревьев. Хвоя деревьев первых стадий усыхания (КСС II–III) **характеризовалась стабильным содержанием фотосинтетических пигментов и их соотношений**, типичных для здоровых

деревьев. Однако особи этих КСС уже продемонстрировали снижение параметров флуоресценции Хл (Ф<sub>PSII</sub> и ETR), свидетельствующее об ослаблении фотосинтетической функции. Вместе с тем, усиление процессов энергодиссипации в ФСII и накопление прооксидантов в хвое на ранних этапах усыхания деревьев указывало на усиление адаптивной стратегии поддерживать функциональную активность фотосинтетического аппарата и сигнальной системы для защиты от окислительного стресса. С повышением степени усыхания хвоя демонстрировала очевидные признаки деградации фотосинтетического аппарата и развития окислительных реакций. В бурой хвое деревьев КСС VI снижение содержания АФК и отсутствие световых реакций фотосинтеза свидетельствует о прекращении жизненных процессов и отмирании дерева. Полученные результаты могут быть использованы для подбора и обоснования использования вегетационных индексов отражения, применяемых в дистанционных методах для диагностики ранних симптомов поражения *A. sibirica* поллиграфом уссурийским.

*Исследование выполнено при поддержке гранта РНФ 24-76-10057 «Исследование по оперативному автоматизированному выявлению усыханий елово-пихтовых древостоев с применением геоинформационных технологий».*

## References

1. Chebakova N.M., Bazhina E.V., Parfenova E.I., Senashova V.A. In search of an X factor: A review of publications on the issue of dark-needled forest decline/dieback in Northern Eurasia // Russ. Meteorol. Hydrol. 2022. V. 47. P. 405–417. doi: 10.3103/S1068373922050090
2. Kharuk V.I., Im S.T., Petrov I.A., Dvinskaya M.L., Shushpanov A.S., Golyukov A.S. Climate-driven conifer mortality in Siberia // Global Ecology and Biogeography. 2021. V. 30. No. 2. P. 543–556. doi: 10.1111/geb.13243
3. Krivets S.A., Kerchev I.A., Bisirova E.M., Volkova E.S., Astapenko S.A., Efremenko A.A., Kosilov A.Yu., Kudryavtsev P.P., Kuznetzova Yu.P., Ponomarev V.I., Potapkin A.B., Taraskin E.G., Titova V.V., Shilonosov A.O., Baranchikov Yu.N. Overview of the current secondary range of the four-eyed fir bark beetle (*Polygraphus proximus* Blandford) in the Russian Federation // Russian Journal of Biological Invasions. 2024. V. 17. No. 1. P. 49–69 (in Russian). doi: 10.35885/1996-1499-17-1-49-69
4. Zhila S.V., Furyaev I.V., Kovaleva N.M. Assessment of stocks of forest combustible materials in fir stands, damaged by the four-eyed fir bark beetle in Krasnoyarsk Krai // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2023. No. 6. P. 76–84 (in Russian). doi: 10.15372/SJFS20230608
5. Saltsevich Yu.V., Buryak L.V., Golovina A.N., Kuvavskaya E.A. Assessment of the state of forest disturbed by fires, logging, and insects in the foothills of the Eastern Sayan Mountains // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2023. No. 6. P. 63–75 (in Russian). doi: 10.15372/SJFS20230607
6. Ivanchina L.A., Rotermel' E.E., Bol'shakov E.G., Shilonosov A.O. The influence of the type of forest on the resistance of fir stands in the southern taiga subzone of Perm Krai to colonization by the four-eyed fir bark beetle // Geographical Bulletin. 2025. No. 2 (73). P. 130–140 (in Russian). doi: 10.17072/2079-7877-2025-2-130-140
7. Kerchev I.A. Ecology of four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera; Curculionidae, Scolytinae) in the west Siberian region of invasion // Russ. J. Biol. Invasions. 2014. V. 5. P. 176–185. doi: 10.1134/S2075111714030072
8. Ecke S., Dempewolf J., Frey J., Schwaller A., Endres E., Klemmt H.-J., Tiede D., Seifert T. UAV-based forest health monitoring: A systematic review // Remote Sens. 2022. V. 14. Article No. 3205. doi: 10.3390/rs14133205
9. Peguero-Pina J.J., Camarero J.J., Abadía A., Martín E., González-Cascón R., Morales F., Gil-Pelegrín E. Physiological performance of silver-fir (*Abies alba* Mill.) populations under contrasting climates near the southwestern distribution limit of the species // Flora. 2007. V. 202. P. 226–236. doi: 10.1016/j.flora.2006.06.004
10. D'Odorico P., Schönbeck L., Vitali V., Meusbürger K., Schaub M., Ginzler C., Zweifel R., Velasco V.M.E., Gislér J., Gessler A., Ensminger I. Drone-based physiological index reveals long-term acclimation and drought stress responses in trees // Plant Cell Environ. 2021. V. 44. No. 11. P. 3552–3570. doi: 10.1111/pce.14177
11. Trubin A., Kozhoridze G., Zabihi K., Modlinger R., Singh V.V., Surový P., Jakuš R. Detection of susceptible Norway spruce to bark beetle attack using PlanetScope multispectral imagery // Front. For. Glob. Change. 2023. V. 6. Article No. 1130721. doi: 10.3389/ffgc.2023.1130721
12. Richardson A.D., Berlyn G.P., Gregoire T.G. Spectral reflectance of *Picea rubens* (Pinaceae) and *Abies balsamea* (Pinaceae) needles along an elevational gradient, Mt. Moosilauke, New Hampshire, USA // Am. J. Bot. 2001. V. 88. No. 4. P. 667–676. doi: 10.2307/2657067
13. Zhang Y., Luan Q., Jiang J., Li Y. Prediction and utilization of malondialdehyde in exotic pine under drought stress using near-infrared spectroscopy // Front. Plant Sci. 2021. V. 12. Article No. 735275. doi: 10.3389/fpls.2021.735275
14. Foyer C.H., Noctor G. Redox sensing and signalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria // Physiologia Plantarum. 2003. V. 119. No. 3. P. 355–364. doi: 10.1034/j.1399-3054.2003.00223.x

15. Golovko T.K., Silina E.V., Lashmanova E.A., Kozlovskaya A.V. Reactive oxygen species and antioxidants in living systems: An integrative review // *Theoretical and Applied Ecology*. 2022. No. 1. P. 17–26 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2022-1-017-026
16. Garmash E.V., Velegzhaninov I.O., Grabelnykh O.I., Borovik O.A., Silina E.V., Voinikov V.K., Golovko T.K. Expression profiles of genes for mitochondrial respiratory energy-dissipating systems and antioxidant enzymes in wheat leaves during de-etiolation // *J. Plant Physiol*. 2017. V. 245. P. 110–121. doi: 10.1016/j.jplph.2017.05.023
17. Shelyakin M.A., Silina E.V., Golovko T.K. Age and adaptive changes in pro-/antioxidant metabolism indicators and respiration of the winter-green herbaceous plant *Ajuga reptans* L. in natural conditions of the taiga zone // *Russ. J. Plant Physiol*. 2024. V. 71. Article No. 31. doi: 10.1134/S1021443724604397
18. Gechev T.S., Van Breusegem F., Stone J.M., Denev I., Laoli C. Reactive oxygen species as signals that modulate plant stress responses and programmed cell death // *BioEssays*. 2006. V. 28. No. 11. P. 1091–1101. doi: 10.1002/bies.20493
19. Mubarakshina M.M., Ivanov B.N., Naydov I.A., Hillier W., Badger M.R., Krieger-Liszkay A. Production and diffusion of chloroplastic H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> and its implication to signalling // *J. Exp. Bot*. 2010. V. 61. No. 13. P. 3577–3587. doi: 10.1093/jxb/erq171
20. Safonova A., Tabik S., Alcaraz-Segura D., Rubtsov A., Maglinets Yu., Herrera F. Detection of fir trees (*Abies sibirica*) damaged by the bark beetle in unmanned aerial vehicle images with deep learning // *Remote Sens*. 2019. V. 11. Article. 643. doi: 10.3390/rs11060643
21. Volkova E.S., Kerchev I.A., Krivets S.A., Melnik M.A. Experience of mapping invasions by forest alien pest insects in Western Siberia using GIS tools // *Geography and Natural Resources*. 2023. V. 44. No. S5. P. 146–153 (in Russian). doi: 10.15372/GIPR20230518
22. Ivanchina L.A., Shilonosov L.A., Shikhov A.N. Estimation of drying out of dark coniferous forests caused by the spread of the four-eyed fir bark beetle in Perm Krai based on satellite and field observations // *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz Kosmosa*. 2025. V. 22. No. 3. P. 149–160 (in Russian). doi: 10.21046/2070-7401-2025-22-3-149-160
23. Goltsev V.N., Kalaji H.M., Paunov M., Bąba W., Horaczek T., Mojski J., Kociel H., Allakhverdiev S.I. Variable chlorophyll fluorescence and its use for assessing physiological condition of plant photosynthetic apparatus // *Russ. J. Plant Physiol*. 2016. V. 63. P. 869–893. doi: 10.1134/S1021443716050058
24. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes // *Methods in Enzymology* / Eds. S.P. Colowick, N.O. Kaplan. San Diego: Academic Press, 1987. P. 350–382. doi: 10.1016/0076-6879(87)48036-1
25. Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation // *Arch. Biochem. Biophys*. 1968. V. 125. No. 1. P. 189–198. doi: 10.1016/0003-9861(68)90654-1
26. Bellincampi D., Dipierro N., Salvi G., Cervone F., De Lorenzo G. Extracellular H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the auxin-regulated *rolB* gene expression in tobacco leaf explants // *Plant Physiol*. 2000. V. 122. No. 4. P. 1379–1386. doi: 10.1104/pp.122.4.1379
27. Golovko T.K., Yatsko Ya.N., Dymova O.V. Seasonal changes in the state of the photosynthetic apparatus of three boreal coniferous species in the middle taiga subzone of the European Northeast // *Hvojnye boreal'noj zony*. 2013. V. 31. No. 1–2. P. 73–78 (in Russian).
28. Dymova O.V., Golovko T.K. Plant pigments: Biological, ecological, and evolutionary aspects (an overview) // *Journal of General Biology*. 2025. V. 86. No. 5. P. 361–380 (in Russian). doi: 10.31857/S0044459625050047
29. Latowski D., Dymova O., Maslova T., Strzałka K. The xanthophylls cycle and its physiological functions // *Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology* / Eds. T.K. Golovko, E.I. Gruszecki, M.N.V. Prasad, K. Strzałka. Syktyvkar: Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 2014. P. 183–206 (in Russian).
30. Masaitis G., Mozgeris G., Augustaitis A. Spectral reflectance properties of healthy and stressed coniferous trees // *iForest*. 2013. V. 6. No. 1. P. 30–36. doi: 10.3832/ifer0709-006
31. Pakharkova N.V., Gaevsky N.A., Gette I.G. Parameters of *Pinus sibirica* photosynthetic apparatus for phenotyping trees in the high-altitude zone of the western Sayan // *J. Sib. Fed. Univ. Biol*. 2024. V. 17. No. 2. P. 119–133 (in Russian).
32. Ganthaler A., Bauer H., Gruber A., Mayr M., Oberhuber W., Mayr S. Effects of the needle bladder rust (*Chrysomyxa rhododendri*) on Norway spruce: implications for subalpine forests // *Eur. J. Forest Res*. 2014. V. 133. P. 201–241. doi: 10.1007/s10342-013-0770-6
33. Pakharkova N.V., Kisteeva M.O. Changes in photosynthetic activity of Siberian fir needles upon infection by ophiostomatoid fungi – associates of the four-eyed fir bark beetle // *Monitoring sostoyaniya prirodnyh kompleksov i mnogoletnie issledovaniya na osobo ohranyaemyh prirodnyh territoriyah*. 2019. No. 3. P. 84–88 (in Russian).
34. Perks M.P., Monaghan S., O'Reilly C., Osborne B., Mitchell D.T. Chlorophyll fluorescence characteristics, performance and survival of freshly lifted and cold stored Douglas fir seedlings // *Ann. For. Sci*. 2001. V. 58. P. 225–235. doi: 10.1051/forest:2001122
35. Gil-Pelegrín E., Peguero-Pina J.J., Sancho-Knapik D., Arrechea E., Camarero J.J. How warmer and

drier conditions drive forest dieback and tree death: A review and conceptual model for silver fir // *Plants*. 2025. V. 14. Article No. 3308. doi: 10.3390/plants14213308

36. Ruban A.V., Johnson M.P., Duffy C.D.P. The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna // *Biochim. Biophys. Acta*. 2012. V. 1817. No. 1. P. 167–181. doi: 10.1016/j.bbabi.2011.04.007

37. Pliūra A., Bajerkevičienė G., Labokas J., Lygis V., Jankauskienė J., Suchockas V., Verbylaitė R. The effects of different combinations of simulated climate change-related stressors on juveniles of seven forest tree species grown as mono-species and mixed cultures //

*Baltic Forestry*. 2020. V. 26. No. 1. Article No. 326. doi: 10.46490/BF326

38. Felicijan M., Novak M., Kravec N., Urbanek Krajnc A. Antioxidant defences of Norway spruce bark against bark beetles and its associated blue-stain fungus // *Agricultura*. 2015. V. 12. No. 1–2. P. 9–18. doi: 10.1515/agricultura-2016-0002

39. Netherer S., Kandasamy D., Jirosová A., Kalinová B., Schebeck M., Schlyter F. Interactions among Norway spruce, the bark beetle *Ips typographus* and its fungal symbionts in times of drought // *Journal of Pest Science*. 2021. V. 94. P. 591–614. doi: 10.1007/s10340-021-01341-y