

Научная статья
УДК 581.1:58.02
DOI: 10.37482/0536-1036-2023-2-38-57

Сезонная динамика содержания компонентов антиокислительной системы хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в зоне локального теплового воздействия

С.А. Шавнин¹, д-р биол. наук, проф., вед. науч. сотр.; ResearcherID: [L-3389-2018](https://orcid.org/0000-0001-6908-3324),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6908-3324>

И.А. Юсупов¹, канд. с.-х. наук, науч. сотр.; ResearcherID: [AAK-4578-2021](https://orcid.org/0000-0001-5782-9483),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5782-9483>

А.А. Монтиле¹✉, мл. науч. сотр.; ResearcherID: [G-4617-2019](https://orcid.org/0000-0003-3983-8030),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3983-8030>

Д.Ю. Голиков¹, канд. с.-х. наук, науч. сотр.; ResearcherID: [D-2177-2016](https://orcid.org/0000-0002-8871-1135),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8871-1135>

Н.В. Марина², канд. хим. наук, доц.; ResearcherID: [AAL-1754-2021](https://orcid.org/0000-0002-2641-2981),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2641-2981>

¹Ботанический сад УрО РАН, ул. 8 Марта, д. 202 а, г. Екатеринбург, Россия, 620144; sash@botgard.uran.ru, usiaz@mail.ru, org17@mail.ru✉, mit2704@gmail.com

²Уральский государственный лесотехнический университет, ул. Сибирский тракт, д. 37, г. Екатеринбург, Россия, 620100; labbav@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.03.21 / Одобрена после рецензирования 21.06.21 / Принята к печати 24.06.21

Аннотация. Исследовали сезонные изменения в период низких температур и характер корреляционных связей для содержания общей воды в хвое, пероксидазной активности и содержания отдельных компонентов антиокислительной системы хвои: каротиноидов, аскорбиновой кислоты, катехинов и флавонолов – у деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающих в градиенте условий среды, формируемых в зоне влияния теплового поля газового факела (на разном удалении от него) на территории Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (Россия). Проверены 3 гипотезы: 1) тепловое поле газового факела в условиях низких температур влияет на водный обмен и состояние антиокислительной системы хвои; 2) повышение температуры среды в зоне влияния факела в осенне-зимний период приводит к уменьшению количества влаги в хвое, которое вызывает состояние окислительного стресса в клетках; 3) в работе антиокислительной системы хвои между ее отдельными компонентами существуют взаимосвязи, характеристики которых трансформируются в зависимости от условий среды, определяемых удалением от газового факела. В градиенте действия теплового поля факела не наблюдается дополнительного по сравнению с фоном снижения содержания общей воды в хвое и признаков изменения состояния антиокислительной системы, характерных для окислительного стресса. Влияние газового факела на показатели физиологического состояния хвои максимально на ближней к факелу секции. Оно проявляется в виде увеличения пероксидазной активности, количества общей воды, каротиноидов и в снижении содержания флавоноидов и аскорбиновой кислоты. Сезонная динамика изученных показателей не коррелирует с температурой среды, что говорит о ее непрямом действии на регуляцию активности антиокислительной системы хвои. Факторный и корреляционный анализ данных свидетельствуют об отличии физиоло-

© Шавнин С.А., Юсупов И.А., Монтиле А.А., Голиков Д.Ю., Марина Н.В., 2023

 Статья опубликована в открытом доступе и распространяется на условиях лицензии CC BY 4.0

гического состояния хвои на разном удалении от факела. В функционировании компонентов антиокислительной системы хвои не наблюдается доминирования отдельных процессов. Взаимосвязи между изученными показателями изменяются с удалением от факела. Наиболее устойчивой является отрицательная связь пероксидазной активности с остальными показателями, усиливающаяся с увеличением расстояния до факела. Степень согласованности работы отдельных компонентов антиокислительной системы максимальна в условиях фона и уменьшается с приближением к факелу. Это объясняется модифицирующим влиянием факела на физиолого-биохимические процессы адаптации хвои к конкретным климатическим условиям среды.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, каротиноиды, флавонолы, катехины, аскорбиновая кислота, пероксидазная активность, потепление климата, антиокислительная система

Финансирование: Работа выполнена при финансовой поддержке Комплексной программы УрО РАН на 2018–2020 гг. (грант № 18-4-4-10) и в рамках госзадания ФГБУН «Ботанический сад УрО РАН».

Благодарности: Авторы выражают благодарность ведущему инженеру УГЛТУ Г.Н. Новоселовой за непосредственное участие в постановке задач работы и проведении лабораторных анализов, а также Нижневарттовскому отделу филиала ФГБУ «Центр лабораторного анализа и технических измерений по Уральскому федеральному округу» по ХМАО – Югре за предоставление результатов химико-аналитической работы.

Для цитирования: Шавнин С.А., Юсупов И.А., Монтиле А.А., Голиков Д.Ю., Марина Н.В. Сезонная динамика содержания компонентов антиокислительной системы хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в зоне локального теплового воздействия // Изв. вузов. Лесн. журн. 2023. № 2. С. 38–57. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-2-38-57>

Original article

Seasonal Dynamics of Content of Antioxidant System Component in Needles of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Trees Situated in the Local Warming Impact Zone

Sergey A. Shavnin¹, Doctor of Biology, Prof., Leading Research Scientist;

ResearcherID: [L-3389-2018](https://orcid.org/0000-0001-6908-3324), ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6908-3324>

Irek A. Yusupov¹, Candidate of Agriculture, Research Scientist; ResearcherID: [AAK-4578-2021](https://orcid.org/0000-0001-5782-9483),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5782-9483>

Andrey A. Montile^{1✉}, Junior Research Scientist; ResearcherID: [G-4617-2019](https://orcid.org/0000-0003-3983-8030),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3983-8030>

Dmitry Yu. Golikov¹, Candidate of Agriculture, Research Scientist; ResearcherID: [D-2177-2016](https://orcid.org/0000-0002-8871-1135),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8871-1135>

Nataliya V. Marina², Candidate of Chemistry, Assoc. Prof.; ResearcherID: [AAL-1754-2021](https://orcid.org/0000-0002-2641-2981),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2641-2981>

¹Institute Botanic Garden UBRAS, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, ul. 8 Marta, 202 a, Yekaterinburg, 620144, Russian Federation; sash@botgard.uran.ru, usiaz@mail.ru, org17@mail.ru✉, mit2704@gmail.com

²Ural State Forest Engineering University, ul. Sibirskiy Trakt, 37, Yekaterinburg, 620100, Russian Federation; labbav@yandex.ru

Received on March 13, 2021 / Approved after reviewing on June 21, 2021 / Accepted on June 24, 2021

Abstract. The seasonal changes in a period of low temperatures and characteristic correlations of some antioxidant system (AOS) components in pine needles influenced by a gas flare are investigated in this study. The parameters taken are total water content (TWC) in needles, peroxidase activity (AP) and selected elements of the antioxidant system of needles, such as content of carotenoids (Car), ascorbic acid (AA), catechins (Cat) and flavanols (Fl). The needles come from Scots pine trees (*Pinus sylvestris* L.), which grow in a gradient of environmental conditions formed in the zone of thermal field of the gas flare impact (at various distances). The gas flare is situated on the territory of the Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug (UGRA) of Russia. Three hypotheses were subject to verification: 1) the thermal field of the gas flare during the low temperature period affects the water exchange and the AOS state of needles; 2) increase in temperature of the environment in the flare impact zone during the autumn-winter period causes the decrease in amount of moisture in needles, which is a trait of oxidative stress in cells; 3) in the functioning of a needle's AOS, there are correlations between its components, which values depend on distance from the gas flare and environment created by it. It was found that in the thermal field gradient of the flare, there is neither an additional reduction in TWC in needles compared to the background nor signs of change in the state of AOS corresponding to the oxidative stress in the cells. The greatest impact of the gas flare on characteristics of the physiological state of pine needles is observed in the section closest to the flare. It reveals in the higher values of AP, TWC, Car and decrease in concentration of Fl and AA. The seasonal dynamics of the studied traits values do not correlate with the temperature of the environment. It indicates the indirect effect on the regulation of needle's AOS activity. The factor and correlation analysis of the data indicate a difference in physiological state of pine needles at different distances from the flare. There is no domination of any processes in the functioning of AOS components. The observed correlations between the studied properties change according to distance to the flare. The most stable is a negative AP relationship with other parameters, which rise with the increased distance from the flare. The consistency degree of separate AOS components functioning is maximal in background conditions and decreases when approaching the flare. This fact is explained by the modifying effect of the flare on physiological and biochemical processes of the needle's adaptation to specific climatic conditions of the environment.

Keywords: *Pinus sylvestris*, carotenoids, flavonols, catechins, ascorbic acid, peroxidase activity, climate warming, antioxidant system

Funding: This work was financially supported by the Comprehensive Program of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences for 2018–2020 (Grant No. 18-4-4-10) and within the state assignment of the Federal State Budgetary Institution of Science “Institute Botanic Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences”.

Acknowledgments: The authors are grateful to G.N. Novoselova, the leading engineer of the Ural State Forest Engineering University, for her direct participation in setting tasks for the research and conducting the laboratory analysis, as well as to the Nizhnevartovsk branch of the Federal State Budgetary Institution "Center for Laboratory Analysis and Technical Measurements in the Ural Federal District" of the Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug (UGRA) for providing the results of the chemical and analytical work.

For citation: Shavnin S.A., Yusupov I.A., Montile A.A., Golikov D.Yu., Marina N.V. Seasonal Dynamics of Content of Antioxidant System Components in Needles of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Trees Situated in the Local Warming Impact Zone. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2023, no. 2, pp. 38–57. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-2-38-57>

Введение

Антиокислительная система (АОС) является одним из важных механизмов регуляции метаболизма и адаптации растений к изменениям условий среды, включая норму реакции и ответ на стрессовые воздействия. Основная

функция АОС заключается в регуляции содержания активных форм кислорода и баланса окислительно-восстановительных реакций и процессов в различных частях клетки [3, 5, 18]. Состояние АОС определяется активностью ферментных систем (супероксиддисмутаза, пероксидазы, каталаза и др.) [5, 18, 29], а также содержанием отдельных компонентов – низкомолекулярных метаболитов (каротиноиды, аскорбиновая кислота, пролин, α -токоферол, полиамины, полифенолы и др.) [3, 5, 11, 13]. В связи с этим интерес представляет изучение процессов функционирования отдельных компонентов АОС в листьях вечнозеленых растений в течение периода низких температур среды [7, 21, 27] и установление степени согласованности и характера взаимосвязей между отдельными звеньями общей сети антиокислительных реакций в клетке.

При исследовании АОС хвойных значительное внимание уделяется окислительному стрессу, вызываемому в том числе весенней засухой. Усиление засухи приводит к уменьшению содержания низкомолекулярных антиоксидантов (аскорбиновой кислоты, флавоноидов) в хвое *Picea abies* (L.) H. Karst., значительному возрастанию активности супероксиддисмутаза и снижению активности гваяколпероксидазы [14]. Дефицит влаги в почве влияет на содержание вторичных метаболитов в хвое сосны обыкновенной [23]. Результаты изучения сезонных изменений активности гваяколпероксидазы хвой сосны обыкновенной, полученные в условиях континентального климата, указывают на сохранение активности АОС в периоды низких температур среды [20]. В частности, наблюдались ее значимое повышение в ноябре–декабре, снижение в январе–феврале и последующее возрастание в марте.

Содержание каротиноидов (Кар) в хвое ряда вечнозеленых видов древесных растений, в том числе сосны обыкновенной, увеличивается в зимний период [15, 24, 30]. Данное явление объясняется возрастанием роли каротиноидов в защите хлорофиллов от окисления и фоторазрушения в условиях низких температур среды. Влияние теплового поля газового факела проявляется также в изменении сезонной динамики размеров каротиноидного комплекса хлоропластов у деревьев, растущих вблизи факела [24].

Исследования сезонных изменений активности гваякол-зависимой пероксидазы хвой деревьев сосны обыкновенной на территории Предбайкалья показали, что минимум активности наблюдается в январе–феврале [22]. В марте происходит активация этого фермента с достижением максимальных значений летом и снижением осенью, в сентябре–ноябре сохраняется уровень отдельных летних значений. Сезонные динамики пероксидазной активности отличаются у хвой разного возраста и зависят от местоположения объекта.

Важной характеристикой состояния АОС фотосинтезирующих клеток является содержание обладающих антиоксидантной и антирадикальной активностью флавоноидов, в том числе наиболее восстановленных – катехинов и менее восстановленных – флавонолов (Фл). Эти метаболиты локализируются преимущественно в вакуолях и участвуют в нейтрализации активных форм кислорода [12]. Содержание фенольных соединений зависит, помимо стресса, от температуры среды и аридности климата [21, 28].

Значительную роль в работе АОС играет также аскорбиновая кислота (АК), которая в качестве эффективного восстановителя участвует в антиокислительных реакциях, протекающих как в хлоропластах, так и в цитозоле. От ее содержания

зависят устойчивость клеток и адаптация растений в целом к изменению условий среды (температура, влагообеспеченность и др.) [17]. АК принимает участие в процессах разложения образуемой супероксиддисмутазой перекиси водорода, а также в функционировании зеаксантин-виолоксантинового цикла [19, 25].

Перечисленные компоненты АОС хвои входят в число веществ, участвующих в работе наиболее важных звеньев сети антиокислительных процессов в клетках хвои. Накопление этих веществ у растений разных таксономических групп, участие в реакциях на стрессовые условия и способность сохранять активность при отрицательных температурах относительно хорошо исследованы. В то же время вопрос о состоянии АОС и изменениях активности биохимических процессов в листьях хвойных вечнозеленых растений бореальной зоны в осенне-зимний период изучен слабо.

Глобальные изменения климата на региональном уровне (в Западной Сибири) проявляются в его потеплении на $+0,42$ °C за 10 лет в период 1976–2020 гг. [1]. При проведении экофизиологического исследования влияния этого фактора на растения перспективным является изучение состояния вечнозеленых древесных растений, произрастающих непосредственно в зонах теплового влияния длительно функционирующего факела сжигания нефтяного газа [10]. Территория вокруг факела может рассматриваться в качестве модели действия на растения потепления климата.

При планировании нашего исследования было выдвинуто 3 рабочих гипотезы:

тепловое поле газового факела в условиях низких температур влияет на водный обмен и состояние АОС хвои сосны обыкновенной; сезонная трансформация водного обмена и характеристик состояния АОС хвои в течение отличающегося низкими температурами среды периода «осень–зима–весна» зависит от расстояния от деревьев до факела, которое определяет параметры теплового поля;

повышение температуры среды в зоне влияния факела в осенне-зимний период приводит к уменьшению количества влаги в хвое, что вызывает состояние окислительного стресса в клетках;

в АОС хвои сосны обыкновенной существуют взаимосвязи между отдельными компонентами; характеристики этих взаимосвязей трансформируются из-за изменений условий среды при удалении от газового факела.

При проверке этих гипотез учитывалось следующее. Гипотеза 1 будет подтверждена, если сезонная динамика общего содержания воды (ОВ) в хвое (ключевого показателя состояния водного обмена) и показателей состояния АОС хвои зависит от удаления от факела, а также если будут выявлены закономерности, объясняемые влиянием факела (зависимостью от расстояния до него). Подтверждением гипотезы 2 станет уменьшение ОВ хвои при приближении к факелу и сопровождение этого эффекта статистически значимым изменением содержания отдельных компонентов АОС, указывающим на увеличение ее активности. Гипотеза 3 будет доказана, если анализ данных позволит установить наличие каузальных или корреляционных связей между сезонной динамикой содержания отдельных компонентов АОС хвои на разном удалении от факела и их закономерную трансформацию при изменении расстояния до него.

Выдвинутые гипотезы определяют цель работы – исследовать сезонные изменения в период низких температур и характер корреляционных связей со-

держания ОВ в хвое, ее пероксидазной активности (АП), количества отдельных компонентов АОС: Кар, АК, катехинов (Кат) и Фл – у деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающих в градиенте условий среды, формируемых в зоне влияния теплового поля газового факела (на разном удалении от него) на территории Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (Россия).

Объекты и методы исследования

Объекты изучения расположены на территории Покачевского участкового лесничества Мегионского лесничества Ханты-Мансийского автономного округа – Югры. Климат региона континентальный. Среднегодовая температура воздуха составляет $-3,6$ °С, среднегодовое количество осадков – 492 мм. Исследования проводили в 2004–2005 гг. В этот период самым холодным месяцем был декабрь (средняя температура -25 °С). Согласно данным Нижневартовской метеостанции, наименьшее количество осадков выпало в январе, а наибольшее – в сентябре–октябре и в апреле–мае (рис. 1). Среднедекадные температуры среды приведены ранее [24].

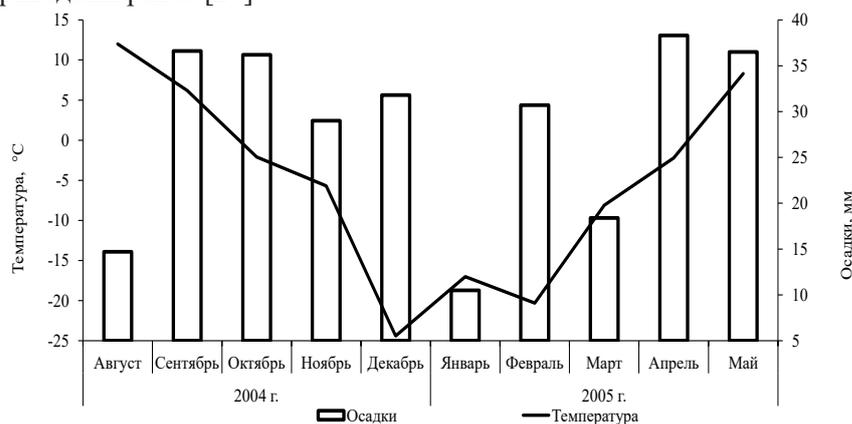


Рис. 1. Среднемесячные температуры воздуха и количество осадков в период проведения исследований

Fig. 1. Average monthly air temperatures and precipitation amount during the study period

Объектом исследований являлись молодняки сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) естественного возобновления, произрастающие около газового факела 4-й дожимной насосной станции Покачевского месторождения нефти. При выборе объекта были учтены сведения о составе воздуха и о наличии дополнительных факторов, включая техногенное изменение территории и наличие порубочных остатков, образовавшихся при создании факела (проведение комплекса противопожарных мероприятий и строительство коммуникаций). Проанализированы материалы производственного контроля в области охраны окружающей среды, выполненные с апреля по октябрь 2006 г. предприятиями нефтегазодобычи на территории Нижневартовского района. Химико-аналитическая работа проведена по сертифицированным методикам. В районе исследований в этот период эксплуатировалось несколько десятков факелов.

В нескольких точках на расстояниях до 1000 м от факелов в пробах воздуха были измерены концентрации CO, CO₂, NO, NO₂, SO₂, CH₃OH, углеводородов, сажи и пыли. Анализ данных показал, что статистически значимой корреляционной зависимости между приземной концентрацией перечисленных компонентов и расстоянием от факелов, а также повышения уровня загрязнений в зоне радиусом до 150 м от факела по сравнению с фоном не наблюдается. Такие результаты позволяют заключить, что состав атмосферного воздуха на секциях пробной площади стабилен и градиенты уровней загрязнения среды отсутствуют и поэтому не могут являться неучтенным фактором, влияющим на состояние хвои.

В древостое по стандартной методике (ОСТ 56-69-83) заложена постоянная пробная площадь, включающая 7 секций (I–VII) шириной 10 м и длиной 60 м каждая. Секции расположены перпендикулярно линии, направленной на северо-восток (против доминирующих ветров) от факела. Ближние границы изучавшихся секций I, III и VII удалены на 70, 90 и 130 м от факела соответственно. Тип леса – сосняк лишайниковый, древостой одноярусный, чистый 10С, возраст 12–15 лет, III–IV классы бонитета, густота 2900–6400 шт./га. На разных секциях средние диаметры и высоты составляют 2,5–5,6 см и 1,3–2,3 м соответственно [10]. Варьирование таксационных характеристик связано с влиянием на них градиентов условий среды, создаваемых факелом и неоднородностью микрорельефа местности.

Основная характеристика теплового поля факела, разность температур среды, составляет до 1,5 °С на высоте 1,3 м от уровня земли (воздух) и до 6 °С (верхний слой почвы) между ближней секцией I и дальней секцией VII (фоновая) [10]. Неоднородность микрорельефа и растительности, а также суточные и сезонные изменения ветра и инсоляции не позволяют детализировать значения температуры в течение длительного периода времени, однако увеличение температуры с уменьшением расстояния до факела достоверно. В связи с этим влияние факела на хвою деревьев изучали с принятием во внимание удаления отдельных секций от него.

Сформировавшуюся в предыдущий год хвою для исследований собирали 1–2 раза в месяц с 28.08.2004 по 11.05.2005 на секциях I, III и VII с разных частей побегов боковых ветвей обращенной к факелу средней части кроны у 5 средних по диаметру и высоте деревьев. Образцы хранили в течение суток при температуре воздуха и влажности, соответствующих температуре и влажности в момент сбора. Для анализа использовали метод средней пробы. Измерение отдельных характеристик проводили в 3 биологических повторностях.

Процент ОВ в хвое определяли весовым методом по разности между массами сырой и абсолютно сухой хвои с последующим пересчетом. Массу абсолютно сухой хвои устанавливали после сушки при 105 °С. Определение Кат и Фл в хвое осуществляли фотометрически (фотоэлектроколориметр КФК-2МП, ЗОМЗ, Россия) после их экстракции 50 %-м этиловым спиртом: Кат – по реакции с ванилиновым реактивом [8], Фл – с хлоридом алюминия [4]. Содержание АК в хвое устанавливали титриметрически по реакции Тильманса с 2,6-дихлорфенолиндофенолятом натрия [9]. АП хвои – фотометрически по скорости ферментативной реакции окисления бензидина пероксидом водорода с образованием бензидиновой сини [2].

Полученные данные о физиолого-биохимических показателях состояния хвои анализировали статистически с использованием стандартного пакета Statistica 8.0. На графиках сезонных динамик измеренных показателей приведены средние величины и стандартные ошибки. Для оценки отличий сезонных динамик показателей состояния хвои на разных секциях применяли непараметрический критерий Манна–Уитни, при изучении характера их взаимосвязей были проведены факторный (с использованием метода главных компонент) и корреляционный анализ. При анализе взаимосвязей показателей АОС хвои (за исключением ОВ) использовали модель множественной линейной регрессии.

Результаты исследования и их обсуждение

Исследование содержания ОВ в хвое выявило, что этот показатель в течение всего рассматриваемого периода изменяется в пределах 52–61 %. Значительных отличий между секциями в сезонной динамике ОВ в хвое не наблюдается (рис. 2). На секции I в течение всего периода содержание ОВ, как правило, на 0,5–1,0 % выше, чем на секциях III и VII. Сравнение данных по ранговому критерию Манна–Уитни показало, что указанный факт достоверен ($p < 0,001$), тогда как отличий между последними двумя секциями не наблюдается. В результате корреляционного анализа не установлено связей ОВ и среднедекадных значений температуры среды, однако наблюдается опосредованное, отражающееся на общем физиологическом состоянии хвои влияние температуры и осадков. С последней декады августа до конца октября на фоне снижения температуры среды и отсутствия дефицита влаги в виде осадков (см. рис. 1) происходит последовательное уменьшение ОВ до минимальных за период измерений значений. В ноябре, когда среднесуточные температуры составляют около $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$, этот показатель возрастает на 2–3 % и далее стабилизируется вплоть до конца апреля. В марте–апреле температура воздуха повышается, приближается к $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ и становится положительной в мае при значительном количестве осадков. В результате этого в начале месяца количество ОВ в хвое резко возрастает.

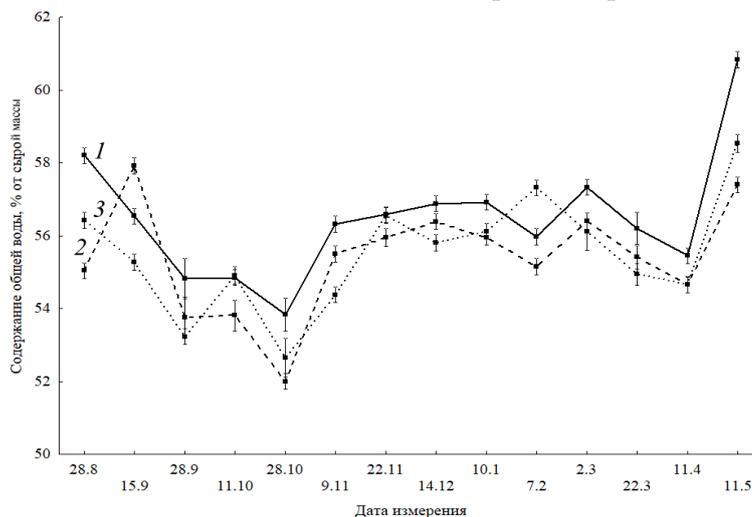


Рис. 2. Сезонная динамика содержания общей воды в хвое на секциях I (1), III (2) и VII (3)

Fig. 2. Seasonal dynamics of total water content in needles on research sites I (1), III (2) and VII (3)

Результаты изучения сезонной динамики Кар в хвое деревьев, растущих на разном удалении от факела, описаны ранее [24]. Было установлено, что Кар в хвое увеличивается на всех секциях в сентябре и сохраняется на повышенном уровне до начала мая на секциях I и III, а на секции VII неоднократно повышается и понижается в течение остального периода исследований (рис. 3). На секции I в большинстве случаев содержание Кар выше, чем на секции VII. Корреляции сезонной динамики Кар в хвое с температурой воздуха не наблюдается на всех секциях. В настоящем исследовании эти сведения используются при анализе характера взаимосвязей работы защитных пигментов каротиноидного комплекса с функционированием других компонентов АОС хвои.

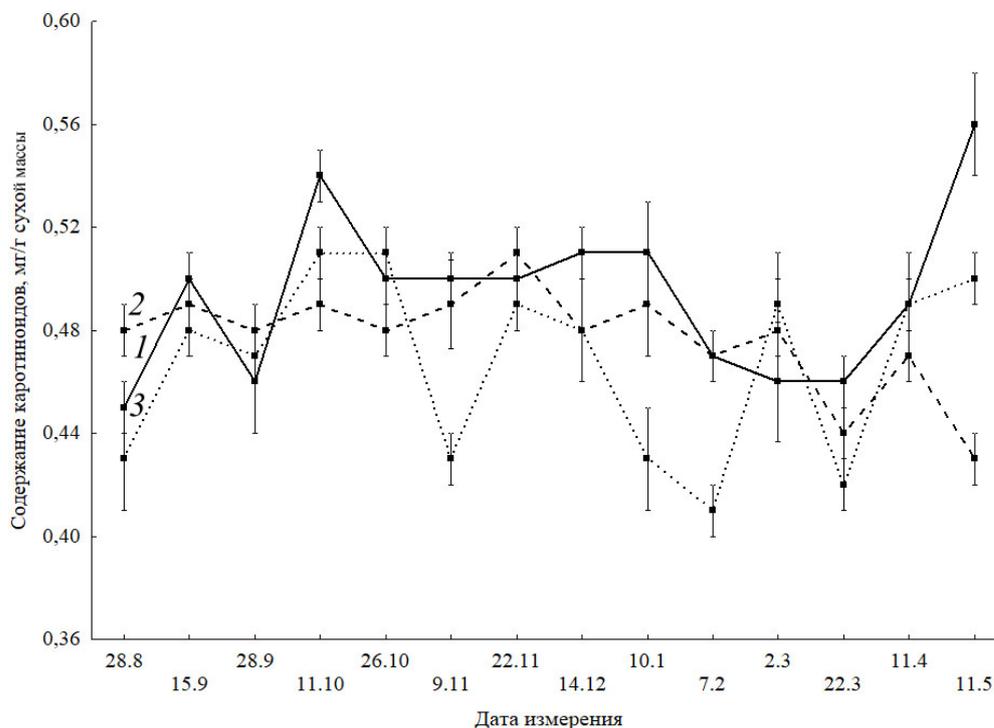


Рис. 3. Сезонная динамика содержания каротиноидов в хвое на секциях I (1), III (2) и VII (3) [24]

Fig. 3. Seasonal dynamics of carotenoids content in needles on research sites I (1), III (2) and VII (3) [24]

В течение исследуемого периода выявлены значительные колебания АП хвои. АП повышена в сентябре–первой половине октября, декабре и, в меньшей степени, в марте–мае (рис. 4). Корреляция показателя со среднедекадными значениями температуры среды не установлена. Сезонные динамики АП на 3 секциях по наличию отдельных фаз колебаний отличаются незначительно, однако изменения величин АП по амплитуде колебаний в большинстве случаев выше на секции I, чем на секциях III и VII. Это отличие наиболее достоверно между секциями I и III ($p < 0,07$) и менее значимо при всех остальных вариантах сравнения секций ($p = 0,26-0,38$).

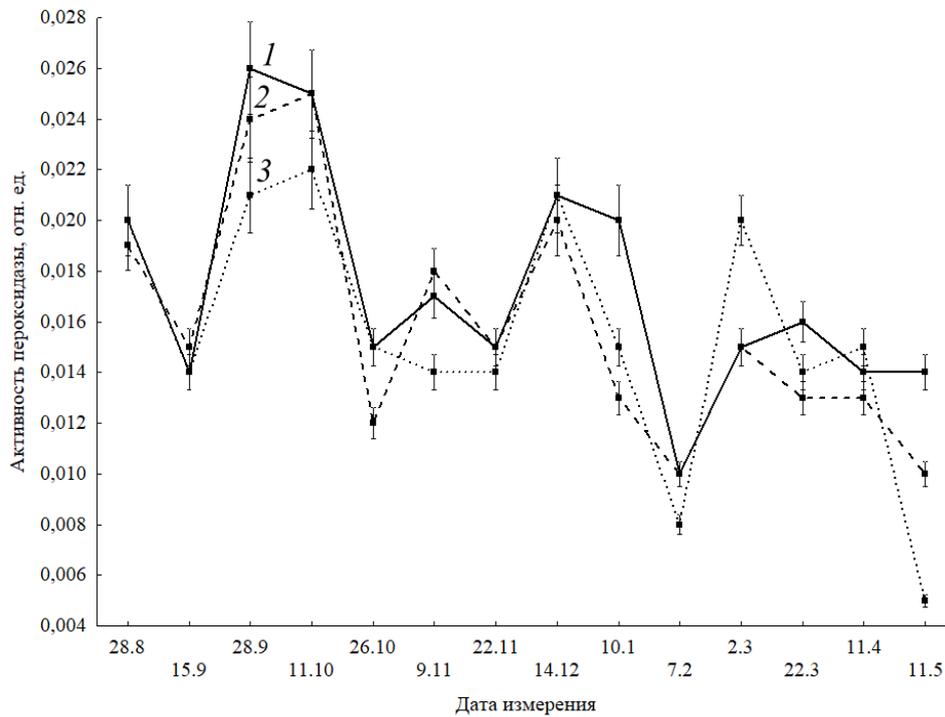


Рис. 4. Сезонная динамика пероксидазной активности в хвое на секциях I (1), III (2) и VII (3)

Fig. 4. Seasonal dynamics of peroxidase activity in needles on research sites I (1), III (2) and VII (3)

Общая направленность сезонной динамики Кат в хвое произрастающих на разном удалении от факела деревьев характеризуется увеличением этого показателя в конце сентября–октябре (рис. 5). Данный эффект наиболее выражен на секциях I и VII, где после снижения содержания Кат в ноябре–декабре, оно повышается в январе–феврале. Кат в хвое на секции III зимой также увеличивается, но амплитуда изменений этого показателя меньше, чем на других секциях. Его значения уменьшаются в марте–апреле и резко увеличиваются в мае. Таким образом, Кат в хвое на 3 секциях варьирует в течение всего периода исследований, а наибольшие амплитуды изменений показателя наблюдаются на секциях I и VII. В течение всего периода исследования в большинстве случаев значения Кат в хвое на секции I выше или не отличаются от значений на секции VII. Сезонная динамика содержания Кат достоверно отличается между секциями I и III ($p < 0,01$) и III и VII ($p < 0,05$), однако не отличается между секциями I и VII.

Сезонная динамика Фл в хвое сосны также имеет колебательный характер, однако величины изменений и абсолютные значения этого показателя меньше, чем для Кат в хвое (рис. 6). Вблизи факела Фл в течение всего периода исследований ниже, чем на других секциях. На секции VII уровень Фл наибольший, а на секции I снижается в конце сентября–начале октября и вновь возрастает в конце октября.

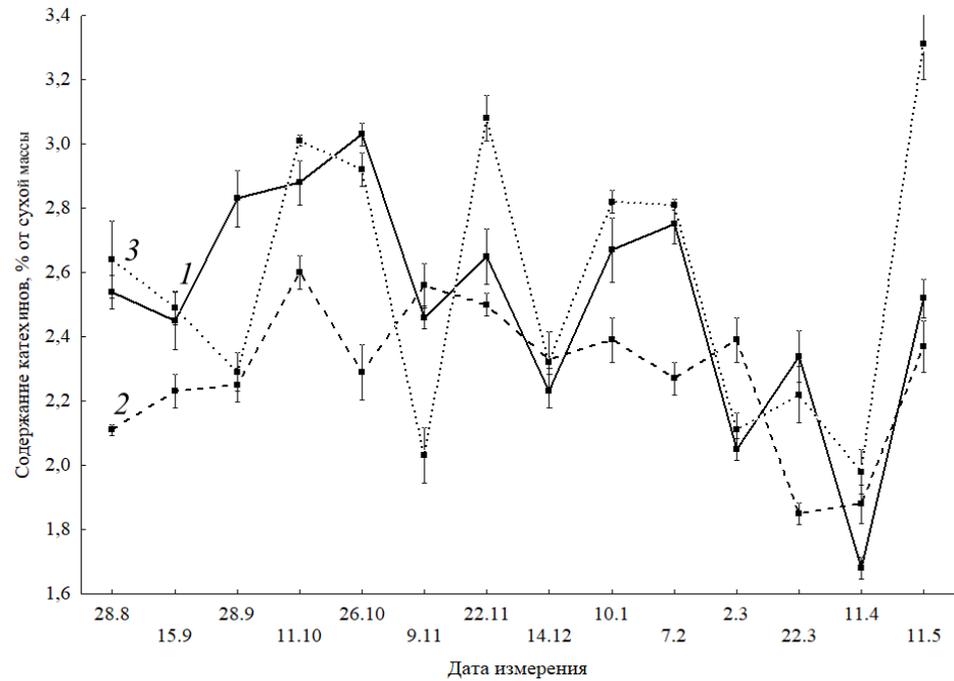


Рис. 5. Сезонная динамика содержания катехинов в хвое на секциях I (1), III (2) и VII (3)

Fig. 5. Seasonal dynamics of catechins content in needles on research sites I (1), III (2) and VII (3)

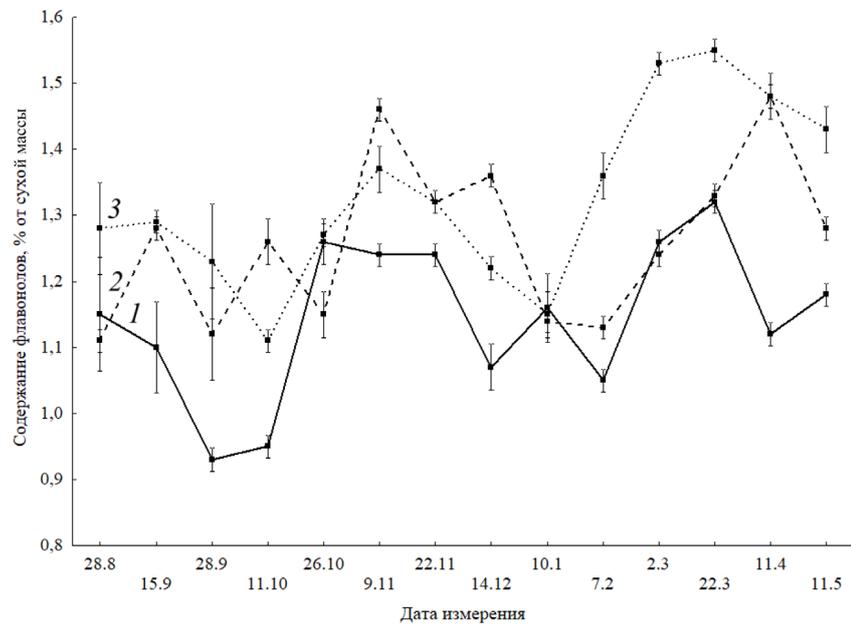


Рис. 6. Сезонная динамика содержания флавонолов в хвое на секциях I (1), III (2) и VII (3)

Fig. 6. Seasonal dynamics of flavonoids content in needles on research sites I (1), III (2) and VII (3)

На секции III показатель Кат имеет промежуточные значения. Корреляции содержания обеих групп флавоноидов (Кат, Фл) в хвое по отдельности со среднедекадными значениями температуры среды не установлено. Несмотря на различия в уровнях Фл в хвое, а также в сроках и продолжительности их подъемов и спадов на отдельных секциях, общим для всех 3 сезонных динамик Фл в хвое является наличие 2 подъемов – в ноябре и марте. Сезонные динамики Фл на секции I достоверно отличаются от остальных ($p < 0,001$), а также на секции III от секции VII ($p < 0,05$).

Изучение сезонной динамики АК в хвое сосны показало, что общая направленность на всех секциях одинакова. Наблюдается максимум в ноябре–декабре (рис. 7), при этом различия в величинах АК в хвое между всеми секциями в данный период наиболее выражены. Наименьшие значения АК в хвое характерны для деревьев, произрастающих вблизи факела (секция I), а максимальные – для хвои на секции III. Весной, в апреле–начале мая, также наблюдается увеличение показателя. Несмотря на выявленные отличия между секциями по содержанию АК в хвое в ноябре, сравнение сезонных динамик этого показателя на разных секциях достоверной связи с удалением от факела не выявило. Также отсутствует корреляция содержания АК со среднедекадными значениями температуры среды.

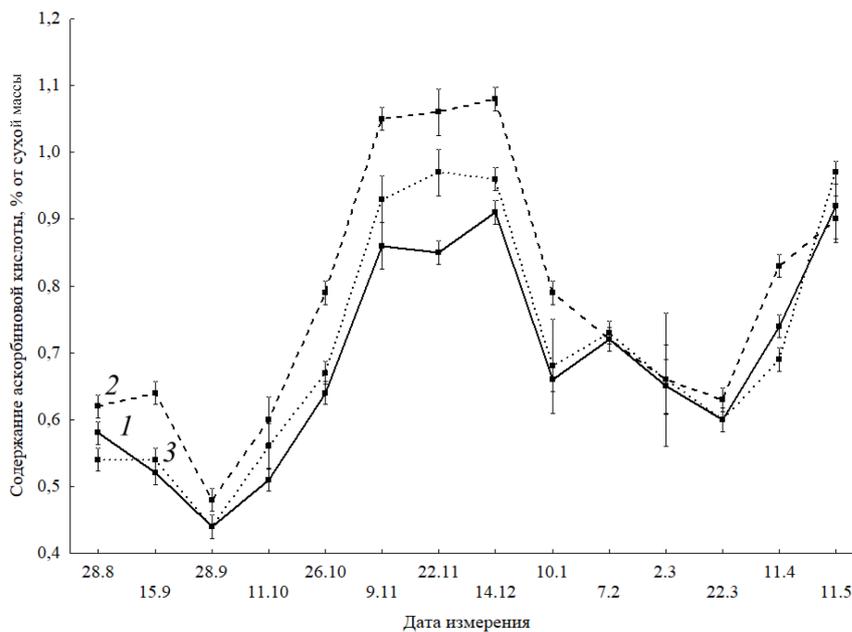


Рис. 7. Сезонная динамика содержания аскорбиновой кислоты в хвое на секциях I (1), III (2) и VII (3)

Fig. 7. Seasonal dynamics of ascorbic acid content in needles on research sites I (1), III (2) and VII (3)

Проведен факторный анализ совокупностей сезонных динамик всех 5 показателей состояния АОС хвои на каждой из 3 изучаемых секций, целью которого в соответствии с процедурой анализа было выявление 5 латентных факторов. Результаты показали, что 1-й и 2-й факторы включают 68,9; 70,6 и 66,5 % дисперсии совокупности значений признаков (всех изучавшихся показателей состояния

АОС) на секциях I, III и VII соответственно. Вклад фактора 1 на секциях I, III и VII превышает вклад фактора 2 на 16,1; 4,4 и 3,5 % соответственно. Сравнение максимальных долей отдельных признаков для каждого из факторов 1 и 2 показало, что состав доминирующих в факторах групп признаков на разных секциях не совпадает. При этом в данных группах в разных сочетаниях встречаются все 5 изучаемых признаков. В частности, для 1-го фактора на секции I доминируют АП, АК, Фл и Кат, на секции III – Фл и Кат, на секции VII – АК и АП.

Корреляционный анализ сезонных динамик показателей водного обмена и состояния АОС, проведенный отдельно по 3 секциям, выявил, что каждый из исследуемых признаков коррелирует с разным количеством других характеристик АОС на одной секции (см. таблицу). Наименьшее количество связей наблюдается у ОВ и Кар в хвое (все связи с Кат, АК и АП). Из них только ОВ в хвое коррелирует с 3 другими показателями на секции VII. Наибольшее количество связей у АК в хвое (со всеми измеренными показателями на секции I) и АП хвои (со всеми показателями, кроме Кар в хвое на секции VII). При этом коэффициент корреляции r составляет от $-0,31$ (секция I, связь АК–Кат) до $0,58$ (секция III, связь АК–Фл). На секции III все коэффициенты корреляции положительны. Отрицательные корреляции наблюдаются на секции I между Кат и АК, АП и Фл, АП и АК, а на секции VII – между Кат и Фл, АП и Фл, АП и Кат, АП и АК.

Коэффициенты корреляции между сезонными динамиками показателей состояния АОС хвои
Correlation coefficients between seasonal dynamics of needles antioxidant system state indicators

Показатель	Секция	Общая вода	Каротиноиды	Флавонолы	Катехины	Аскорбиновая кислота
Общая вода	I	1,00				
	III					
	VII					
Каротиноиды	I	0,27	1,00			
	III	-0,14				
	VII	-0,18				
Флавонолы	I	0,24	-0,13	1,00		
	III	0,28	-0,06			
	VII	0,19	-0,13			
Катехины	I	-0,26	0,18	-0,24	1,00	
	III	0,07	0,51	-0,08		
	VII	0,44	0,26	-0,42		
Аскорбиновая кислота	I	0,48	0,43	0,38	-0,31	1,00
	III	0,27	0,16	0,58	0,33	
	VII	0,46	0,10	0,16	0,21	
Активность пероксидазы	I	-0,23	0,05	-0,55	0,29	-0,42
	III	-0,26	0,43	-0,03	0,31	-0,25
	VII	-0,50	0,19	-0,40	-0,39	-0,45

Примечание: Полужирным шрифтом отмечены достоверные значения ($p < 0,05$).

Ввиду установленного сложного характера взаимосвязей изучаемых показателей состояния АОС хвой дальнейший анализ данных о сезонной динамике показателей проведен с помощью множественного регрессионного анализа. Исследовали связь АП хвой, которая рассматривалась в качестве зависимой переменной, с 4 остальными характеристиками АОС. Установлено, что на секции I коэффициент множественной корреляции $R = 0,62$ значим ($F = 5,49$, $p < 0,002$). Коэффициенты регрессии при стандартизованных переменных (стандартизованные коэффициенты), отражающие вклад отдельных независимых переменных (Кар, Фл, Кат и АК) в предсказываемое значение зависимой переменной, составляют 0,10; -0,41; 0,09 и -0,28 соответственно. На секции III R выше, чем на секции I, и составляет 0,66 ($F = 7,06$, $p < 0,001$). Стандартизованные коэффициенты для перечисленных независимых переменных больше, чем на секции I, и равны 0,36; 0,41; 0,39 и -0,68 соответственно. На секции VII $R = 0,82$ ($F = 18,73$; $p = 0,000$), т. е. выше, чем на секциях I и III, а стандартизованные коэффициенты для соответствующих независимых переменных составляют 0,32; -0,60; -0,67 и -0,24. Результаты анализа стандартизованных коэффициентов свидетельствуют о наличии значимой отрицательной связи АП и АК в хвое на всех 3 секциях.

Анализ результатов изучения ОВ в хвое показал, что на секции I величины ОВ в хвое, как правило, в течение всего периода исследований выше, чем на более удаленных от факела секциях. Эти данные подтверждают гипотезу I о влиянии факела на состояние водного обмена. Указанная особенность сезонных динамик ОВ в хвое, а также наличие спада и подъема данного показателя соответственно осенью и в начале зимы говорят о поддержании в указанный период активного физиологического состояния клеток хвой на всех секциях. Наблюдаемые проявления адаптации водного обмена хвой к действию низких температур обуславливаются, по-видимому, регуляцией баланса содержания свободной и связанной воды в клетке [26], функционированием механизмов переноса влаги в хвою из водного пула тканей побегов при оттепелях и непосредственным поступлением воды атмосферных осадков через поверхностные ткани хвой сосны [16]. Функционирование описанных приспособительных механизмов удовлетворительно объясняет сезонные динамики ОВ в хвое, включая их согласованность с изменениями температуры среды и количества осадков. Торможение водного транспорта от корней при установлении в сентябре-октябре низких температур воздуха и замерзании почвы приводит в этот период к снижению ОВ до минимума. Наблюдаемое в ноябре повышение ОВ в хвое с выходом на плато обуславливается поступлением влаги из тканей древесины побегов, так как при температурах среды около -5 °C внутриклеточный водный раствор не замерзает. Достижимый в ноябре уровень оводненности хвой составляет около 56 % и сохраняется до сопровождаемого выпадением дождей потепления в мае. Этот уровень является, вероятно, характерным для зимнего состояния клеток и тканей оптимумом, который обеспечивает в период низких температур среду для протекания антиокислительных процессов в клетках. Предполагавшееся снижение этого показателя физиологического состояния хвой, рассматриваемого в качестве индикатора возможного наличия окислительного стресса, в градиенте действия теплового поля факела не наблюдается.

Сезонные изменения изученных показателей состояния АОС хвой по сравнению с ОВ имеют более сложный вид. Этот факт согласуется с наблюдавшимися изменениями АП хвой сосны обыкновенной [21] и свидетельствует

о сохранении активности защитных механизмов клеток хвои в период низких температур среды. Сопоставление сезонных динамик всех 5 характеристик состояния АОС позволяет выделить следующие закономерности:

их величины неоднократно (2–3 раза) повышаются и понижаются в течение периода исследований и не совпадают на разных секциях; сроки проявления подъемов и спадов существенно отличаются у отдельных показателей (в том числе Кат и Фл), но, как правило, примерно одинаковы на разных секциях;

сезонные динамики всех показателей состояния АОС хвои не коррелируют со среднедекадными температурами среды;

на ближней к факелу секции I сезонные динамики всех показателей достоверно отличаются от соответствующих динамик на остальных секциях;

на секции I значения Кар и АП в большинстве случаев выше, а Фл и АК ниже, чем на секциях III и VII.

Из перечисленных закономерностей следует, что АОС хвои сосны сохраняет активность в течение периода исследований и на содержание ее отдельных компонентов оказывает влияние факел. При этом отличий сезонной динамики изученных показателей состояния АОС и ОВ в хвое на разном удалении от факела, указывающих на существование состояния окислительного стресса в хвое, не наблюдается (гипотеза 2 не подтверждена). Функционирование изученных компонентов АОС хвои относительно независимо друг от друга и прямых указаний на существование причинно-следственных связей между ними не установлено.

Противоречие между отсутствием корреляций измеренных показателей состояния АОС со среднедекадной температурой среды и существованием отличий их сезонной динамики на разном удалении от факела объясняется, во-первых, методической причиной – высокой пространственной и суточной вариабельностью локальной температуры при сохранении общих трендов температурного поля летом, установленных в результате одноразовых измерений [11]. Эта вариабельность не позволяет провести непосредственный анализ измеренных значений зависимости показателей состояния АОС хвои от локальной температуры. Во-вторых, отличия между секциями являются следствием накопленных за почти 2 года изменений физиологического состояния ассимиляционного аппарата в результате небольших различий в температуре воздуха и верхнего слоя почвы на разном удалении от факела, а не только в период низких температур.

Результаты факторного анализа сезонных динамик показателей состояния АОС хвои свидетельствуют об отсутствии среди них доминирующих на всех секциях признаков или их групп. Этот факт указывает на относительно одинаковый вклад в работу АОС хвои процессов, определяющих величины ее отдельных характеристик. Проведенный анализ данных выявил наличие корреляционной связи ОВ в хвое с АК на секции I и с 3 активными в водной среде характеристиками состояния АОС только на фоновой секции VII, что согласуется с предположением об активном механизме регуляции баланса форм свободной и связанной воды в клетках в период низких температур среды. АК коррелирует с ОВ и другими характеристиками состояния АОС хвои на секции I, а АП хвои – на секции VII (за исключением Кар). При этом в результате корреляционного анализа не было установлено наличия существующих одновременно на всех 3 секциях, т. е. независимых от влияния факела, взаимосвязей отдельных пока-

зателей состояния АОС хвои. Это дополнительно указывает на отличие физиологических состояний хвои на разном удалении от факела, а также позволяет высказать предположение об особой роли АК и АП в работе АОС хвои.

Множественный регрессионный анализ позволил установить, что с удалением от факела наблюдается повышение коэффициента множественной регрессии и его достоверности. Этот факт свидетельствует об усилении взаимосвязи изучаемых признаков и указывает на увеличение согласованности работы компонентов АОС в целом при приближении условий среды к фоновым. Объяснение данной закономерности и установленных особенностей корреляций показателей состояния АОС хвои на разном удалении от факела заключается, по-видимому, в том, что при фоновых условиях среды адаптация деревьев в результате действия естественного отбора максимальна. Вследствие этого у хвои деревьев на расположенной вне зоны теплового влияния факела секции VII функционирование компонентов АОС наиболее согласовано. На секции I влияние факела наивысшее, что обеспечивает соответствующее изменение (уменьшение относительно секции VII) сопряженности адаптационных процессов. На секции III температурные условия являются переходными и менее стабильны, так как действие теплового поля факела здесь слабее и чаще, чем на секции I, и дополнительно ослабляется такими факторами, как ветер, осадки, микрорельеф, расположение деревьев. В связи с этим согласованность работы компонентов АОС хвои является промежуточной.

В отличие от корреляционного анализа, множественный регрессионный анализ показал наличие отрицательной корреляции между АП и АК в хвое на всех секциях, включая III. Это указывает на более значимую роль АК в работе АОС клетки по сравнению с другими компонентами. Известно, что данное соединение является медленно окисляемым субстратом пероксидаз и способно активировать фермент как при высоких, так и при низких концентрациях, увеличивая скорость аэробных процессов [6]. В связи с этим выявленная отрицательная связь АП–АК обусловлена, скорее всего, обратной зависимостью между активностью фермента и количеством субстрата в ферментативных реакциях. Данное предположение удовлетворительно объясняет и факт наличия отрицательных коэффициентов парной корреляции, описывающих, как правило, характер связи содержания компонентов АОС хвои с АП. Установленная тенденция последовательного увеличения рассогласования функционирования АОС хвои с приближением к факелу обусловлена, по-видимому, его усиливающимся модифицирующим влиянием на сезонные адаптационные процессы в клетках хвои.

Выводы

1. Результаты изучения сезонных изменений содержания общей воды, каротиноидов, катехинов, флавонолов, аскорбиновой кислоты и пероксидазной активности в хвое и их взаимосвязей подтверждают предположение о влиянии газового факела на состояние антиокислительной системы хвои сосны обыкновенной. Это влияние, отражающееся на показателях физиологического состояния хвои, максимально на ближней к факелу секции и наблюдается в течение периода «осень–зима–весна», проявляясь в виде увеличения пероксидазной активности, содержания общей воды и каротиноидов и уменьшения количества флавонолов и аскорбиновой кислоты по сравнению с величинами на более уда-

ленных секциях. При этом монотонных зависимостей показателей состояния антиокислительной системы хвои от расстояния до факела не отмечено. Сезонная динамика изученных показателей не коррелирует с температурой среды, однако тепловое поле факела влияет на их характеристики. По-видимому, она оказывает не прямое действие на процессы регуляции активности антиокислительной системы хвои в изучаемый период, а ее влияние на показатели состояния хвои опосредованно, в том числе из-за особенностей накопления отдельных вторичных метаболитов и обратимых изменений состояния воды в клетках.

2. Не подтверждено предположение о возникновении состояния окислительного стресса в хвое деревьев сосны обыкновенной, произрастающих в зоне влияния газового факела. В течение всего периода исследований водный обмен и антиокислительная система хвои сохраняют активность, обеспечивая протекание адаптационных физиолого-биохимических процессов. В градиенте действия теплового поля факела не наблюдается дополнительного по сравнению с фоном снижения общей воды в хвое, рассматриваемого в качестве индикатора возможности наступления окислительного стресса. Кроме того, не выявлено принципиальных отличий сезонных динамик показателей состояния антиокислительной системы хвои на разном удалении от факела, которые могли бы указывать на наличие стресса.

3. Факторный, корреляционный и множественный регрессионный анализ данных подтверждают предположение о наличии взаимосвязей между изученными компонентами антиокислительной системы хвои деревьев сосны обыкновенной и о влиянии на них условий среды, формируемых в градиенте теплового поля газового факела. Взаимосвязи между изученными показателями состояния антиокислительной системы хвои изменяются с удалением от факела и, по-видимому, имеют не только линейный характер. Вклады отдельных изученных компонентов в общую работу антиокислительной системы хвои в период «осень–зима–весна» относительно независимы, при этом доминирующих компонентов среди них не наблюдается. Также не наблюдается повторяющихся на всех секциях и закономерно изменяющихся с увеличением расстояния от факела линейных корреляций показателей состояния антиокислительной системы хвои, за исключением отрицательной связи пероксидазной активности с количеством аскорбиновой кислоты. Эта связь проявляется на всех расстояниях от факела и усиливается с удалением от него. Степень согласованности работы отдельных компонентов антиокислительной системы максимальна в условиях фона и уменьшается при приближении к факелу. Это объясняется, вероятно, модулирующим влиянием факела на физиолого-биохимические механизмы адаптации хвои к конкретным климатическим условиям среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2018 год. М.: Росгидромет, 2019. 79 с.
A Report on Climate Features on the Territory of the Russian Federation in 2018. Moscow, ROSHYDROMET Publ., 2019. 79 p. (In Russ.).
2. Землянухина О.А., Калаев В.Н., Воронина В.С. Сравнительный анализ методов определения активности и изоферментного спектра пероксидаз различного происхождения // Успехи современного естествознания. 2017. № 9. С. 13–22.

Zemlyanukhina O.A., Kalayev V.N., Voronina V.S. Comparative Analysis of the Methods Used to Determine the Activity and Isozyme Spectrum of the Different Origin Peroxidases. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya* = Advances in Current Natural Sciences, 2017, no. 9, pp. 13–22. (In Russ.). <https://doi.org/10.17513/use.36534>

3. Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. Физиология растений. М.: Высш. шк., 2005. 736 с.

Kuznetsov V.V., Dmitriyeva G.A. *Plant Physiology*. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 2005, 736 p. (In Russ.).

4. Лобанова А.А., Будаева В.В., Сакович Г.В. Исследование биологически активных флавоноидов в экстрактах из растительного сырья // Химия растит. сырья. 2004. № 1. С. 47–52.

Lobanova A.A., Budaeva V.V., Sakovich G.V. Investigation of Biologically Active Flavonoids in Extracts from Plant Raw Materials. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya* = Chemistry of Plant Raw Materials, 2004, no. 1. pp. 47–52. (In Russ.).

5. Меньщикова Е.Б., Зенков Н.К. Антиоксиданты и ингибиторы радикальных окислительных процессов // Успехи современной биологии. 1993. Т. 113, вып. 4. С. 442–455.

Menshchikova E.B., Zenkov N.K. Antioxidants and Inhibitors of Radical Oxidative Processes. *Uspekhi Sovremennoy Biologii* = Biology Bulletin Reviews, 1993, vol. 113, no. 4, pp. 442–455. (In Russ.).

6. Рогожин В.В., Верхотуров В.В. Аскорбиновая кислота – медленно окисляемый субстрат пероксидазы хрена // Биохимия. 1997. Т. 62, вып. 12. С. 1678–1682.

Rogozhin V.V., Verkhoturov V.V. Ascorbic Acid Is a Slowly Oxidized Substrate of Horseradish Peroxidase. *Biokhimiya* = Biochemistry, 1997, vol. 62, no. 12, pp. 1678–1682. (In Russ.).

7. Титов А.Ф., Акимова Т.В., Таланова В.В., Топчиева Л.В. Устойчивость растений в начальный период действия неблагоприятных температур. М.: Наука, 2006. 143 с. Titov A.F., Akimova T.V., Talanova V.V., Topchiyeva L.V. *Plant Resistance in the Initial Period of Exposure to Unfavorable Temperatures*. Moscow, Nauka Publ., 2006, 143 p. (In Russ.).

8. Федуряев П.В., Скрыпник Л.Н., Масленников П.В., Чупахина Г.Н., Таценко Н.А. Особенности накопления фенольных соединений в растениях некоторых видов рода *Rumex L.* // Химия растит. сырья. 2017. № 3. С. 123–130.

Fedurayev P.V., Skrypnik L.N., Maslennikov P.V., Chupakhina G.N., Tatsenko N.A. Specialty of Accumulation of Phenolic Compounds in Plants of Some Species of the Genus *Rumex L.* *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya* = Chemistry of Plant Raw Materials, 2017, no. 3, pp. 123–130. (In Russ.). <https://doi.org/10.14258/jcprm.201703755>

9. Цандекова О.Л., Неворова О.А., Колмогорова Е.Ю. Роль антиоксидантной системы в устойчивости сосновых насаждений в условиях породного угольного отвала // Изв. Сам. ИЦ РАН. 2013. Т. 15, № 3. С. 245–248.

Tsandekova O.L., Neverova O.A., Kolmogorova E.Yu. The Role of Antioxidant System in Stability of Pine Plantations in the Conditions of Rock Coal Dump. *Izvestia of RAS SamSC*, 2013, vol. 15, no. 3, pp. 245–248. (In Russ.).

10. Шавнин С.А., Юсупов И.А., Артемьева Е.П., Голиков Д.Ю. Влияние повышения температуры среды на формирование наземной растительности вблизи газового факела // Изв. вузов. Лесн. журн. 2006. № 1. С. 22–28.

Shavnin S.A., Yusupov I.A., Artemyeva E.P., Golikov D.Yu. The Influence of Increase of Ambient Temperature on the Formation of Terrestrial Vegetation Near a Gas Flare. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2006, no. 1, pp. 22–28. (In Russ.). <http://lesnoizhurnal.ru/apxiv/2006/%E2%84%961-2006.pdf>

11. Apel K., Hirt H. Reactive Oxygen Species: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, vol. 55, no. 1, pp. 373–399. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>
12. Gould K.S., Lister C. Flavonoid Functions in Plants. *Flavonoids*, CRC Press, 2005, pp. 397–441. <https://doi.org/10.1201/9781420039443.ch8>
13. Ivanov Y.V., Savochkin Y.V., Kuznetsov V.V. Scots Pine as a Model Plant for Studying the Mechanisms of Conifers Adaptation to Heavy Metal Action: 2. Functioning of Antioxidant Enzymes in Pine Seedlings Under Chronic Zinc Action. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2012, vol. 59, pp. 50–58. <https://doi.org/10.1134/S1021443712010098>
14. Kaminska-Rozek E., Pukacki P.M. Effect of Water Deficit on Oxidative Stress and Degradation of Cell Membranes in Needles of Norway Spruce (*Picea abies*). *Acta Physiologiae Plantarum*, 2004, vol. 26, no. 4, pp. 431–442. <https://doi.org/10.1007/s11738-004-0034-7>
15. Kishchenko I.T. Dynamics of the Isoenzyme Composition of Peroxidase and Pigments in the Needles of the Introduced Species of *Picea* (L.) Karst. in the Taiga Zone (Karelia). *Arctic Environmental Research*, 2019, vol. 19, no. 4, pp. 129–138. <https://doi.org/10.3897/issn2541-8416.2019.19.4.129>
16. Klamerus-Iwan A., Blonska E. Canopy Storage Capacity and Wettability of Leaves and Needles: The Effect of Water Temperature Changes. *Journal of Hydrology*, 2018, vol. 559, pp. 534–540. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2018.02.032>
17. Mulrherjee S.P., Choudhuri M.A. Implication of Hydrogen Peroxide – Ascorbate System on Membrane Permeability of Water Stressed Vigna Seedlings. *The New Phytologist*, 1985, vol. 99, no. 3, pp. 355–360. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1985.tb03663.x>
18. Pradedova E.V., Isheeva O.D., Salyaev R.K. Classification of the Antioxidant Defense System as the Ground for Reasonable Organization of Experimental Studies of the Oxidative Stress in Plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2011, vol. 58, pp. 210–217. <https://doi.org/10.1134/S1021443711020166>
19. Pukacka S., Pukacki P.M. Seasonal Changes in Antioxidant Level of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Needles Exposed to Industrial Pollution. I. Ascorbate and Thiol Content. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2000, vol. 22, no. 4, pp. 451–456. <https://doi.org/10.1007/s11738-000-0088-0>
20. Pukacka S., Pukacki P.M. Seasonal Changes in Antioxidant Level of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Needles Exposed to Industrial Pollution. II. Enzymatic Scavengers Activities. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2000, vol. 22, no. 4, pp. 457–464. <https://doi.org/10.1007/s11738-000-0089-z>
21. Roitto M.U., Ahonen-Jonnarth U., Lamppu J., Huttunen S. Apoplastic and Total Peroxidase Activities in Scots Pine Needles at Subarctic Polluted Sites. *Forest Pathology*, 1999, vol. 29, no. 6, pp. 399–410. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0329.1999.00175.x>
22. Romanova I.M., Zhivetyev M.A., Penzina T.A., Graskova I.A. Dynamics of *Pinus sylvestris* L. Needles Activity in Predbaikal'ye Forests. *Journal of Stress Physiology and Biochemistry*, 2013, vol. 9, no. 4, pp. 139–144.
23. Sancho-Knapik D., Sanz M.Á., Peguero-Pina J.J., Niinemets Ü., Gil-Pelegrín E. Changes of Secondary Metabolites in *Pinus sylvestris* L. Needles Under Increasing Soil Water Deficit. *Annals of Forest Science*, 2017, vol. 74, no. 1. <https://doi.org/10.1007/s13595-017-0620-7>
24. Shavnin S.A., Yusupov I.A., Marina N.V., Montile A.A., Golikov D.Yu. Seasonal Changes in Chlorophyll and Carotenoid Content in Needles of Scots Pines (*Pinus sylvestris* L.) Exposed to the Thermal Field of a Gas Flare. *Russian Journal of Plant Physiology: A Comprehensive Russian Journal on Modern Phytophysiology*, 2021, vol. 68, no. 3, pp. 526–535. <https://doi.org/10.1134/S1021443721020187>

25. Solovchenko A.E., Merzlyak M.N. Screening of Visible and UV Radiation as a Photoprotective Mechanism in Plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2008, vol. 55, pp. 719–737. <https://doi.org/10.1134/S1021443708060010>
26. Sutinen M., Repo T., Sutinen S., Lasarov H., Alvila L., Pakkanen T. Physiological Changes in *Pinus sylvestris* Needles During Early Spring Under Sub-Arctic Conditions. *Forest Ecology and Management*, 2000, vol. 135, no. 1–3, pp. 217–228. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00312-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00312-1)
27. Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A., Aganina Y.E. Adaptive Responses of Morphological Forms of the Pine (*Pinus sylvestris* L.) Under Stressful Conditions of the Northern Taiga (in the Northern Dvina Basin). *Contemporary Problems of Ecology*, 2018, vol. 11, pp. 377–387. <https://doi.org/10.1134/S1995425518040091>
28. Turunen M., Latola K. UV-B Radiation and Acclimation in Timberline Plants. *Environmental Pollution (Barking, Essex: 1987)*, 2005, vol. 137, no. 3, pp. 390–403. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.01.030>
29. Willekens H., Inze D., Van Montagu M., Van Camp W. Catalases in Plants. *Molecular Breeding: New Strategies in Plant Improvement*, 1995, vol. 1, no. 3, pp. 207–228. <https://doi.org/10.1007/BF02277422>
30. Yatsko Y.N., Dymova O.V., Golovko T.K. Violaxanthin Cycle Pigment Deep Oxidation and Thermal Dissipation of Light Energy in Three Boreal Species of Evergreen Conifer Plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2011, vol. 58, pp. 169–173. <https://doi.org/10.1134/S1021443711010249>

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The authors declare that there is no conflict of interest