

Научная статья

УДК 581.5:582.475.4:631.524

DOI: 10.37482/0536-1036-2023-4-58-75

### Изменчивость биохимических признаков *Pinus sylvestris* (Pinaceae) при адаптации форм в условиях избыточного увлажнения

**С.Н. Тарханов**<sup>✉</sup>, д-р биол. наук, зав. лаб., гл. науч. сотр.; ResearcherID: [ABG-7237-2020](https://orcid.org/0000-0001-9037-8995),  
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9037-8995>

**Е.А. Пинаевская**, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.; ResearcherID: [ABB-6293-2020](https://orcid.org/0000-0003-1877-1412),  
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1877-1412>

**Ю.Е. Аганина**, аспирант, мл. науч. сотр.; ResearcherID: [ABB-6305-2020](https://orcid.org/0000-0002-6069-8979),  
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6069-8979>

**А.С. Пахов**, мл. науч. сотр.; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2362-8840>

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаврёрова УрО РАН, просп. Никольский, д. 20, г. Архангельск, Россия, 163020; [tarkse@yandex.ru](mailto:tarkse@yandex.ru)<sup>✉</sup>, [aviatorov8@mail.ru](mailto:aviatorov8@mail.ru), [julja-a30@rambler.ru](mailto:julja-a30@rambler.ru), [aleksander.pakhoff@yandex.ru](mailto:aleksander.pakhoff@yandex.ru)

Поступила в редакцию 07.04.21 / Одобрена после рецензирования 27.07.21 / Принята к печати 02.08.21

**Аннотация.** Хвойные характеризуются определенной индивидуальной изменчивостью содержания стрессовых метаболитов, которая может являться результатом генотипических различий или расхождений в условиях произрастания отдельных деревьев. Цель исследования – оценка изменчивости биохимических признаков у форм сосны обыкновенной, различающихся цветом мужских стробиллов, при адаптации этих форм в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги. Изучение динамики метаболических показателей у форм сосны обыкновенной проведено в кустарничково-сфагновых сосняках на болотных верховых почвах в районе устья р. Северной Двины (северная подзона тайги). У 10 деревьев сосны каждой из выделенных по цвету мужских стробиллов форм отобраны образцы хвои на побегах, формирующихся в текущем году – в июле–ноябре 2018 г. В лабораторных условиях определено содержание фотосинтетических пигментов, антоцианов, аскорбиновой кислоты, пролина, водорастворимых белков, а также уровень рН. Установлено, что в засушливый летний период синтез хлорофиллов в хвое текущего года формирования снижается у деревьев обеих форм. Благоприятный температурный режим осенью способствует увеличению длительности накопления фотосинтетических пигментов, что в целом может отрицательно сказаться на подготовке деревьев к перезимовке. Значительных различий краснопыльничковой и желтопыльничковой форм по содержанию хлорофиллов и каротиноидов, антоцианов, аскорбиновой кислоты, свободного пролина, водорастворимых белков и рН формирующейся молодой хвои не обнаружено. Выявлено сходство в адаптации этих форм к постоянному избыточному увлажнению почв в условиях северной тайги. Обнаружено существенное влияние сезонного фактора на динамику биохимических показателей у деревьев исследуемых форм. Высокая температура воздуха в летний период приводит к более активному накоплению аскорбиновой кислоты, пролина и антоцианов в хвое, а следовательно, к повышению ее антиоксидантной активности и развитию защитных механизмов, направленных на предотвращение окислительного стресса в этих

условиях. Повышение содержания водорастворимых белков в хвое в октябре–ноябре способствует усилению криозащитных функций при подготовке деревьев к перезимовке. Уровни индивидуальной изменчивости содержания аскорбиновой кислоты и пролина в хвое сосны с желтым цветом микростробилов при установлении отрицательных температур в ноябре существенно выше, чем у сосны с красными микростробилами. Это связано с нормой реакции деревьев разных форм на влияние отрицательных температур.

**Ключевые слова:** *Pinus sylvestris*, краснопыльничковая форма, желтопыльничковая форма, хвоя текущего года, фотосинтетические пигменты, антоцианы, pH, аскорбиновая кислота, пролин, водорастворимые белки, длительное избыточное увлажнение почв

**Благодарности:** Исследования выполнены в рамках госзадания ФИЦ комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лавёрова УрО РАН (проект № FUUW-2022-0057, № ГР 122011400384-2).

**Для цитирования:** Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А., Аганина Ю.Е., Пахов А.С. Изменчивость биохимических признаков *Pinus sylvestris* (Pinaceae) при адаптации форм в условиях избыточного увлажнения // Изв. вузов. Лесн. журн. 2023. № 4. С. 58–75. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-4-58-75>

Original article

### Variability of Biochemical Properties During Adaptation of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) Forms to Excessive Moisture Conditions

**Sergei N. Tarkhanov**<sup>✉</sup>, Doctor of Biology, Laboratory Chief, Chief Research Scientist;

ResearcherID: [ABG-7237-2020](https://orcid.org/0000-0001-9037-8995), ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9037-8995>

**Ekaterina A. Pinaevskaya**, Candidate of Biological Sciences, Senior Research Scientist;

ResearcherID: [ABB-6293-2020](https://orcid.org/0000-0003-1877-1412), ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-1877-1412>

**Yuliya E. Aganina**, Postgraduate Student, Junior Research Scientist;

ResearcherID: [ABB-6305-2020](https://orcid.org/0000-0002-6069-8979), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6069-8979>

**Alexander S. Pakhov**, Junior Research Scientist; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2362-8840>

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, prosp. Nikoskiy, 20, Arkhangelsk, 163020, Russian Federation; [tarkse@yandex.ru](mailto:tarkse@yandex.ru)<sup>✉</sup>, [aviatorov8@mail.ru](mailto:aviatorov8@mail.ru), [julja-a30@rambler.ru](mailto:julja-a30@rambler.ru), [aleksander.pakhoff@yandex.ru](mailto:aleksander.pakhoff@yandex.ru)

Received on April 07, 2021 / Approved after reviewing on July 27, 2021 / Accepted on August 02, 2021

**Abstract.** Conifers are characterized by a certain degree of individual variability in the content of stress metabolites, which can be caused by genotypic variations or divergence in the growth conditions of individual trees. The purpose of the study is to evaluate the variation of biochemical traits of Scots pine, which are different in the color of male strobilus, during adaptation to the conditions of constant excessive moisture in the soil of the northern taiga. The dynamics of metabolic parameters of *Pinus sylvestris* L. were investigated in shrub-sphagnum pine stands on marshy upland soils at the mouth of the Northern Dvina River (northern taiga subzone). From July to November 2018, needle samples from shoots were collected from 10 pine trees of each of the male strobilus types, differentiated by color. The contents of photosynthetic pigments, anthocyanins, ascorbic acid, proline, water-soluble proteins, and pH were measured under laboratory conditions. The synthesis of chlorophyll in

the needles in the current year of formation decreased in trees of both forms during the dry summer period. A favorable temperature in the autumn period could promote an extension of photosynthetic pigment accumulation, which might negatively affect tree preparation for overwintering. There were no significant differences between f. *erythranthera* Sanio and f. *sulfuranthera* Kozubow in the needle content of chlorophyll and carotenoids, anthocyanins, ascorbic acid, free proline, water-soluble proteins, or pH. The similarities in the adaptation of the trees to the constant excessive soil moisture in northern taiga conditions were revealed. The seasonal factor had a considerable impact on the dynamics of biochemical parameters. Ascorbic acid, proline, and anthocyanin were more actively accumulated in the needles throughout the summer due to the high air temperature, resulting in an increase in antioxidant activity and the development of protective mechanisms aimed at reducing oxidative stress. The increase in water-soluble protein content in needles from October to November is one of the cryoprotective mechanisms of the trees for the winter period. Individual differences in ascorbic acid and proline contents in yellow microspore-bearing pine needles at the establishment of minus temperatures in November were considerably higher than in red microspore-bearing pine needles. This is regarded as the norm of the reaction for different types of trees to the influence of negative temperatures.

**Keywords:** *Pinus sylvestris*, f. *erythranthera* Sanio, f. *sulfuranthera* Kozubow, needles of the current year, photosynthetic pigment, anthocyanin, pH, ascorbic acid, proline, water-soluble, prolonged excessive soil moisture

**Acknowledgements:** The study was performed as part of the state assignment of the N. Lavrov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (project No. FUUW-2022-0057, No. GR. 122011400384-2).

**For citation:** Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A., Aganina Y.E., Pakhov A.S. Variability of Biochemical Properties During Adaptation of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) Forms to Excessive Moisture Conditions. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2023, no. 4, pp. 58–75. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-4-58-75>

### Введение

Растения используют ряд стратегий для адаптации метаболизма к изменению условий внешней среды, при этом диапазон варьирования метаболических признаков зависит от экстремальности воздействия внешних факторов [15]. При гипоксии корневой системы у деревьев наблюдается активация механизмов адаптации: синтез свободных аминокислот, белков, низкомолекулярных углеводов, окислительных ферментов и других протекторных соединений [28, 29, 37]. Хвойные характеризуются определенной индивидуальной изменчивостью содержания стрессовых метаболитов, которая может являться результатом генотипических различий или расхождений в условиях произрастания отдельных деревьев [31, 52]. Реакции деревьев разных форм можно расценивать как адаптивные, позволяющие обеспечивать их устойчивость к воздействию стрессовых факторов. Признаки генеративных органов являются наиболее надежными морфологическими маркерами наследственных форм у древесных. Признаки генеративных органов обладают низкими уровнями экологической и географической изменчивости, стабильны во всех метамерах кроны деревьев и во времени [1, 15, 23, 24, 26]. Считается [7], что в этом случае в процессе онтогенеза признак не зависит от формирующих его условий, а его развитие определяется преимущественно генотипом особи. У сосны обыкновенной различия в

окраске микростробилов являлись основанием для выделения краснопыльничковой (f. *erythranthera* Sanio) и желтопыльничковой (f. *sulfuranthera* Kozubow) форм.

Изменения в пигментном фонде отражают структурно-функциональную реорганизацию фотосинтетического аппарата и являются неотъемлемой составляющей комплексного процесса закаливания растений [27]. Для хвойных видов показаны сезонная реорганизация тилакоидной системы хлоропластов пигмент-белковых комплексов, количественные и качественные изменения пигментного фонда [18]. В ряде работ сообщается об уменьшении фонда зеленых пигментов в результате окислительной деградации части хлорофилла в листьях в неблагоприятный период года [16, 20, 32, 45]. Такое явление имеет адаптивное значение для выживания растений, зимующих с зелеными листьями, потому что это позволяет снизить количество поглощенной и не используемой на фотосинтез энергии [45]. В условиях высокой инсоляции часто наблюдается повышение доли каротиноидов, выполняющих в этом случае функцию защиты от фотоингибирования [40]. Адаптация пигментного аппарата происходит путем трансформации светособирающего пигментного комплекса [41]. По данным [9], на долю антенных (светособирающих) хлорофиллов растений таежной зоны европейского северо-востока России приходится 55–65 % фонда зеленых пигментов. Поскольку хлорофилл *b* находится в пигмент-белковых светособирающих комплексах фотосистемы II, изменение соотношения хлорофиллов *a/b* может быть связано с изменением ее функционирования [36]. Известно [14], что насыщение почвы водой вокруг корней растений наиболее сильно воздействует на светособирающий хлорофилл *a/b* – белковый комплекс.

Все виды стресса у растений сопровождаются усилением окислительных процессов и активизацией систем антиоксидантной защиты [33]. Одни исследователи в качестве более эффективной защиты метаболизма от активных форм кислорода выделяют ферментативную систему [53], другие – низкомолекулярные антиоксиданты [38]. Антоцианы непосредственно участвуют в детоксикации свободных радикалов [39, 50], смягчают действие ультрафиолета, обладают антиоксидантной активностью в условиях различных стрессовых воздействий [50]. Холодостойкие виды имеют ту же систему антиоксидантной защиты, что и теплолюбивые [44]. Доминирующее положение во внутри- и внеклеточной защите занимает аскорбиновая кислота, являясь потенциальным донором атомов водорода и электронов, используемых для восстановления перекиси водорода или некоторых свободнорадикальных продуктов [22].

Накоплены экспериментальные данные, демонстрирующие осмопротекторные свойства пролина, его способность стабилизировать структуру белков и регулировать рН цитоплазмы, снижать содержание активных форм кислорода [51]. Проллин может выступать в качестве сигнальной молекулы, быть модулятором пролиферации и гибели клеток [51]. В клетках растений, находящихся в стрессовых условиях, пролин составляет около 5 % от всего пула свободных аминокислот [43]. Проллин накапливается в органах многих видов растений в ответ на экологический стресс [46]. Осенью на фоне общего снижения активности метаболических процессов в меристематических клетках у хвойных наблюдается инициация целого ряда адаптивных механизмов, включающих изменение физико-химических свойств цитозоля посредством синтеза водорастворимых соединений, в том числе белков [3]. По увеличению уровня водорастворимых белков можно судить об активации защитных реакций сосны [12].

Цель работы – оценка изменчивости биохимических признаков у форм сосны обыкновенной, различающихся цветом мужских стробиллов, при их адаптации в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги.

#### *Объекты и методы исследования*

Исследования проведены в северотаежных разновозрастных кустарничково-сфагновых сосняках в районе устья р. Северной Двины (Архангельское лесничество, Ижемское участковое лесничество, квартал 121, 64°45' с. ш. 41°02' в. д.), где почвы представлены торфом, как правило, сфагновым или пушице-сфагновым, низкой степени разложения. Торф имеет сильную реакцию среды (рН солевой суспензии – 2,6–3,2), высокую обменную и гидролитическую кислотность, очень низкую степень насыщенности основаниями (11–14 %). Содержание золы в верхнем слое торфа составляет 2–4 %. В сосняках такого типа большую часть теплого периода уровень почвенно-грунтовых вод находится в непосредственной близости от поверхности и только эпизодически, после длительных сухих периодов, снижается до 25–30 см. Средняя продолжительность подтопления верхнего 10-сантиметрового слоя почвы составляет 64 дня [11]. Торф верхних горизонтов характеризуется низкой объемной массой, высокой полевой влажностью, близкой к полной влагоемкости (90–94 %). Лесоводственно-геоботаническое описание, таксационную характеристику древостоев давали общепринятыми методами [4, 19, 21, 30]. Состав древостоя – 10С, средний возраст – 100 лет, средняя высота – 10 м, средний диаметр ствола – 11 см, сомкнутость крон – 0,4, класс бонитета – Va. Травяно-кустарничковый ярус характеризуется преобладанием багульника, клюквы, кассандры, подбела, голубики. Из трав иногда встречаются пушица и морошка. Моховой покров сплошной, состоящий из сфагновых мхов. Из подлесочных видов обычна карликовая береза.

Для определения биохимических признаков у 10 деревьев сосны каждой из выделенных по цвету мужских стробиллов форм отбирали образцы хвои на побегах, формирующихся в текущем году. Для изучения сезонной динамики этих признаков отбор образцов хвои производили на одних и тех же деревьях в период ее формирования, в конце вегетации и подготовки вновь образованных побегов к перезимовке – в июле–ноябре 2018 г. В лабораторных условиях спектрофотометрическим методом при помощи спектрофотометра Nano Drop 2000С определяли содержание в хвое фотосинтетических пигментов [25] и антоцианов [17], аскорбиновой кислоты [8], свободного пролина [35], водорастворимых белков по методу Kalb, Bernlohr [5]. Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе рассчитывали по формуле [42]. С помощью рН-метра Delta 320 рН (Mettler Toledo) измеряли рН гомогената хвои [6].

#### *Результаты исследования и их обсуждение*

Максимальное содержание хлорофиллов *a* и *b*, а также суммарное содержание в хвое текущего года хлорофиллов и каротиноидов у сосны обыкновенной с разным цветом микростробиллов наблюдается в первой декаде октября (рис. 1). Достоверные различия концентрации хлорофилла *a*, суммы хлорофиллов, общего содержания пигментов выявлены между показателями октября и июля ( $t = 2,85-8,19$ ;  $t_{0,05} = 2,45-2,57$ ). Содержание пигментов в хвое обеих форм сосны больше в октябре. Концентрация каротиноидов в хвое разных форм существенно различается между показателями июля, августа и сен-

тября с одной стороны и показателями октября и ноября с другой ( $t = 2,73-8,65$ ;  $t_{0,05} = 2,26-2,57$ ). Содержание каротиноидов в октябре–ноябре значительно больше по сравнению с содержанием в июле–сентябре. У формы с красными микростробилами в ноябре по сравнению с октябрём существенно уменьшаются содержание хлорофиллов и общая сумма пигментов ( $t = 5,92-7,34$ ;  $t_{0,05} = 2,31$ ). В августе и сентябре у формы с красными микростробилами количество фотосинтетических пигментов значительно меньше, чем в октябре ( $t = 4,12-8,65$ ;  $t_{0,05} = 2,26$ ). У формы с желтыми микростробилами в августе отмечено существенное снижение только концентрации каротиноидов, а в сентябре – хлорофилла  $b$ , каротиноидов и общей суммы пигментов ( $t = 2,50-3,85$ ;  $t_{0,05} = 2,26$ ). Наибольшее содержание хлорофилла  $a$  по отношению к хлорофиллу  $b$  в хвое текущего года у обеих форм сосны наблюдается в августе, а осенью этот показатель снижается (рис. 1). У формы с желтым цветом микростробилов соотношение хлорофилла  $a$  и  $b$  существенно меньше в июле по сравнению с показателями августа и сентября ( $t = 2,58-3,50$ ;  $t_{0,05} = 2,26-2,57$ ), а в октябре – по сравнению со значением для августа ( $t = 2,63$ ;  $t_{0,05} = 2,26$ ). У формы с красными микростробилами отношение содержания хлорофилла  $a$  к хлорофиллу  $b$  в октябре и ноябре значительно ниже по сравнению с отношением для августа ( $t = 3,59-4,80$ ;  $t_{0,05} = 2,26$ ).

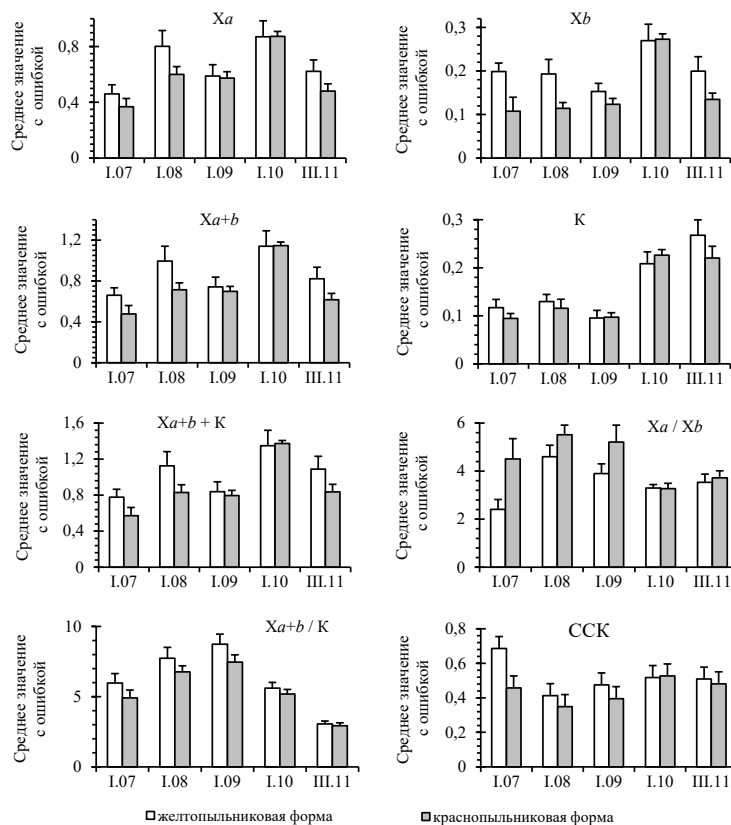


Рис. 1. Сезонная динамика содержания,  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$  воздушно сухой массы, хлорофилла  $a$  и  $b$  ( $Xa$  и  $Xb$ ), каротиноидов ( $K$ ) и доли хлорофиллов светособирающего комплекса ( $CCK$ ) в хвое текущего года (I.07–III.11 – декада. месяц)

Fig. 1. Seasonal dynamics of the content of photosynthetic pigments in the needles of the current year ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$  air dry weight).  $Xa$  – chlorophyll  $a$ ;  $Xb$  – chlorophyll  $b$ ;  $K$  – carotenoids;  $CCK$  – the fraction of chlorophylls in the light-absorbing complex (I.07 – III.11 – decade. month)

Отношение хлорофиллов к каротиноидам у обеих форм в августе и сентябре существенно больше по сравнению с другими месяцами, минимальное значение этого показателя наблюдается в ноябре ( $t$ -критерий;  $p < 0,05$ ). У формы с желтым цветом микростробиллов довольно четко выражен июльский максимум доли хлорофиллов в светособирающем комплексе. У формы с красными микростробилами этого не наблюдается. Минимальная величина данного показателя отмечается у деревьев обеих форм в августе. Достоверные различия абсолютных и относительных показателей содержания хлорофиллов и каротиноидов, доли хлорофиллов светособирающего комплекса в хлоропластах хвои разных форм не наблюдаются ( $t < t_{0,05}$ ). Зависимость содержания хлорофиллов  $a$  и  $b$  и каротиноидов, их соотношений, доли хлорофиллов светособирающего комплекса в хлоропластах хвои от сезона у формы с красными микростробилами подтверждается результатами однофакторного дисперсионного анализа ( $F = 3,44-18,25$ ;  $F_{0,05} = 2,61$ ). У формы с желтыми микростробилами зависимость от сезона доказана для концентрации каротиноидов, относительных количеств хлорофиллов и каротиноидов, доли хлорофиллов светособирающего комплекса в хлоропластах хвои ( $F = 3,95-14,45$ ;  $F_{0,05} = 2,60$ ).

Наблюдаются существенные различия дисперсий показателей фотосинтетического пигментного комплекса хвои между отдельными календарными периодами, а также разными формами ( $F$ -критерий;  $p < 0,05$ ). Индивидуальная изменчивость содержания фотосинтетических пигментов в различные периоды и у разных форм имеет разные уровни ( $CV = 8-78\%$ ) (рис. 2).

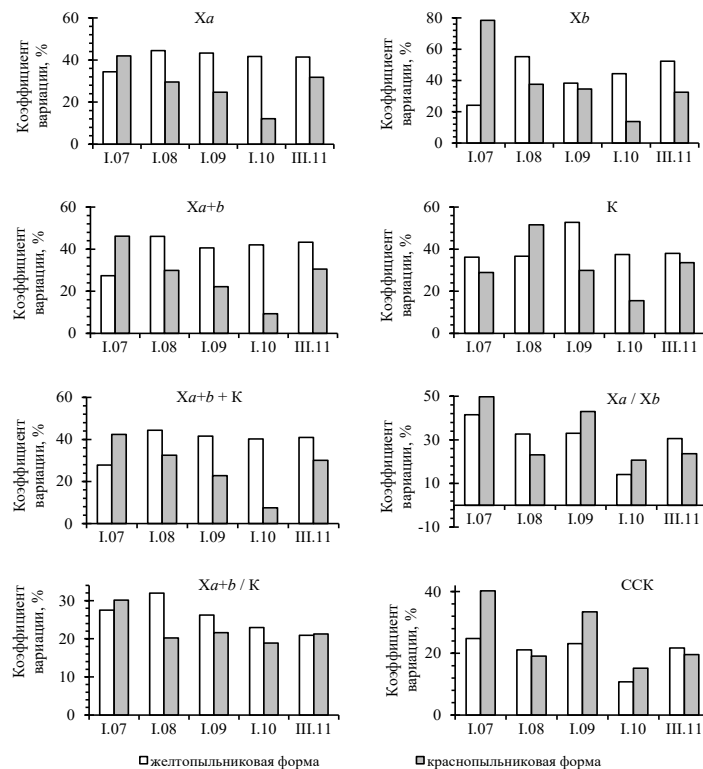


Рис. 2. Индивидуальная изменчивость фотосинтетических пигментов в хвое текущего года (условные обозначения те же, что на рис. 1)

Fig. 2. Individual variation of photosynthetic pigments in the needles of the current year (the notations are the same as in fig. 1)

У формы с желтыми микростробилами концентрация антоцианов в хвое текущего года летом значительно больше по сравнению с осенью ( $t = 2,43-4,10$ ;  $t_{0,05} = 2,26$ ). У сосны с красными микростробилами содержание антоцианов в хвое в августе существенно больше, чем в октябре и ноябре ( $t = 2,43-2,54$ ;  $t_{0,05} = 2,26$ ) (рис. 3). Достоверные различия содержания антоцианов между этими формами не установлены ( $t < t_{0,05}$ ). Методом однофакторного дисперсионного анализа доказано влияние сезона на содержание антоцианов в хвое обеих форм ( $F = 3,25-9,00$ ;  $F_{0,05} = 2,58-2,59$ ). Индивидуальная вариабельность содержания антоцианов между деревьями с желтыми микростробилами в июле и августе значительно выше ( $CV = 41-48\%$ ) по сравнению с осенними месяцами ( $CV = 20-25\%$ ) – F-критерий;  $p < 0,05$ . У деревьев с красными микростробилами этот показатель в августе существенно выше ( $CV = 45\%$ ), чем в ноябре ( $CV = 23\%$ ) –  $t = 2,43-2,54$ ;  $t_{0,05} = 2,26$  (рис. 4).

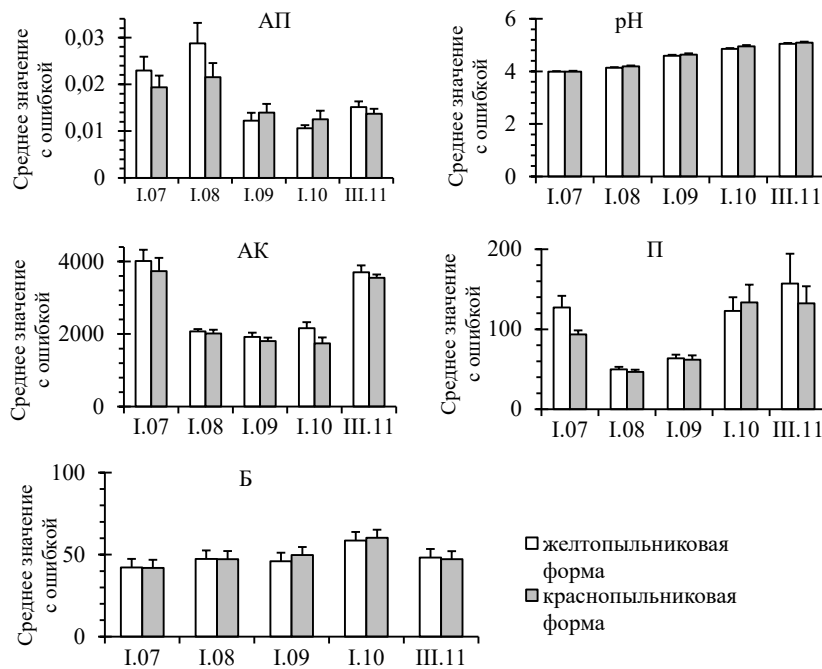


Рис. 3. Сезонная динамика содержания антоцианов (АП), %, аскорбиновой кислоты (АК) и пролина (П),  $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$  воздушно сухой массы, и водорастворимых белков (Б),  $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$  воздушно сухой массы, а также уровень рН для хвои текущего года

Fig. 3. Seasonal dynamics of anthocyanins (АП), %, ascorbic acid (АК), proline (П),  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$  air-dry weight, water-soluble proteins (Б),  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$  air-dry weight and pH level for the needles of the current year

Установлено постепенное повышение с июля до конца ноября рН гомогената хвои текущего года у деревьев с разным цветом микростробилов (рис. 3). Различия этого показателя между разными месяцами достоверны (t-критерий;  $p < 0,05$ ). Между формами достоверные различия рН хвои не выявлены ( $t < t_{0,05}$ ). При этом коэффициент вариации показателя рН между отдельными деревьями сосны с красными микростробилами не превышает 3,7 %. У формы с желтым цветом микростробилов – не превышает 2,3 %. Однако достоверные различия между формами не выявлены ( $F < F_{0,05}$ ). Результаты однофакторного дисперсионного анализа свидетельствуют о влиянии сезона на рН гомогената хвои ( $F = 120,53-239,07$ ;  $F_{0,05} = 2,58$ ).



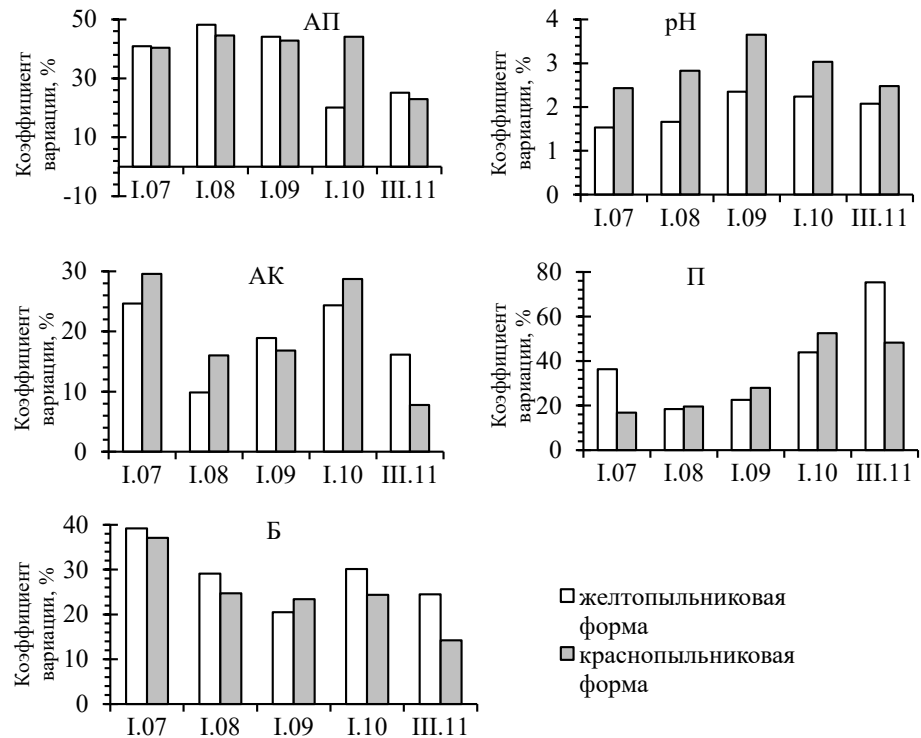


Рис. 4. Индивидуальная изменчивость биохимических параметров хвои текущего года (условные обозначения те же, что на рис. 3)

Fig. 4. Individual variation of biochemical parameters of the needles of the current year (the notations are the same as in fig. 3)

Содержание аскорбиновой кислоты у деревьев обеих форм в июле значительно больше, чем в августе, сентябре и октябре ( $t = 4,49-6,27$ ;  $t_{0,05} = 2,26-2,31$ ) (рис. 3). В ноябре наблюдается существенное увеличение этого показателя у обеих форм по сравнению с августом, сентябрем и октябрем ( $t = 6,12-13,13$ ;  $t_{0,05} = 2,26-2,31$ ). Между деревьями краснопыльничковой и желтопыльничковой форм достоверные различия концентрации аскорбиновой кислоты не наблюдаются ( $t < t_{0,05}$ ). Результаты однофакторного дисперсионного анализа подтверждают зависимость содержания аскорбиновой кислоты в хвое текущего года от сезона у обеих форм ( $F = 26,78-27,92$ ;  $F_{0,05} = 2,58-2,59$ ). Влияние фактора формы на изменчивость этого показателя не является доказанным при критических значениях F-критерия ( $p > 0,05$ ). Установлен более высокий уровень индивидуальной изменчивости концентрации аскорбиновой кислоты в ноябре у желтопыльничковой формы ( $CV = 16\%$ ) по сравнению с краснопыльничковой ( $CV = 8\%$ ) –  $F = 4,70$ ;  $F_{0,05} = 3,20$ .

Наименьшее содержание пролина в хвое текущего года у разных форм сосны обыкновенной отмечается в августе (рис. 3). Наблюдается его повышенная концентрация у деревьев с разным цветом микростробилов в июле ( $t = 4,14-8,17$ ;  $t_{0,05} = 2,26$ ) и в октябре–ноябре ( $t = 2,48-3,99$ ;  $t_{0,05} = 2,26$ ) по сравнению с августом–сентябрем. Существенные различия содержания пролина между формами с желтыми и красными микростробилами не выявлены ( $t < t_{0,05}$ ). Методом однофакторного дисперсионного анализа доказано влия-

ние сезона на концентрацию пролина в хвое деревьев обеих форм ( $F = 5,03-8,19$ ;  $F_{0,05} = 2,58$ ). Отмечено существенное снижение коэффициента вариации концентрации пролина между деревьями обеих форм в августе–сентябре ( $CV = 19-28\%$ ) по сравнению с октябрём–ноябрём ( $CV = 44-75\%$ ) – F-критерий;  $p < 0,05$  (рис. 4). У формы с красными микростробилами в июле индивидуальная вариабельность этого показателя существенно ниже ( $CV = 17\%$ ) по сравнению с формой с желтым цветом микростробилов ( $CV = 36\%$ ) –  $F = 8,60$ ;  $F_{0,05} = 3,20$ . В ноябре коэффициент вариации содержания пролина также значительно ниже у формы с красными микростробилами ( $CV = 48\%$ ) по сравнению с формой с желтыми микростробилами ( $CV = 75\%$ ) –  $F = 3,41$ ;  $F_{0,05} = 3,20$ .

Выявлено существенное повышение содержания водорастворимых белков в хвое текущего года у формы с красными микростробилами в ноябре по сравнению с июлем, августом и сентябрём ( $t = 2,60-2,72$ ;  $t_{0,05} = 2,26-2,31$ ) (рис. 3). Достоверные различия этого показателя между формами с разным цветом микростробилов не установлены ( $t > t_{0,05}$ ). Зависимость концентрации водорастворимых белков в хвое деревьев этих форм от сезона подтверждается результатами однофакторного дисперсионного анализа ( $F = 2,87-4,20$ ;  $F_{0,05} = 2,58$ ). Индивидуальная изменчивость содержания водорастворимых белков у обеих форм осенью снижается ( $CV = 14-30\%$ ) по сравнению с июлем ( $CV = 37-39\%$ ) (рис. 4). Различия коэффициента вариации этого показателя между июлем, августом, сентябрём с одной стороны ( $CV = 23-37\%$ ) и ноябрём с другой ( $CV = 14\%$ ) достоверны ( $F = 3,84-8,85$ ;  $F_{0,05} = 3,20-3,40$ ) у формы с красными микростробилами. У формы с желтыми микростробилами различия этого показателя достоверны только между июлем ( $CV = 39\%$ ) и ноябрём ( $CV = 25\%$ ) –  $F = 4,80$ ;  $F_{0,05} = 3,20$ .

Основным фактором, определяющим динамику уровня почвенно-грунтовых вод, является количество выпадающих осадков. Большую часть вегетационного периода уровень почвенно-грунтовых вод находится в непосредственной близости от поверхности почвы. При этом содержание кислорода в почвенной воде не превышает 2 мг/л, что значительно меньше его уровня, необходимого для нормального функционирования корневой системы. Среднемесячная температура воздуха в районе исследований в июле 2018 г. была выше (19,4 °C) среднемноголетней для этого месяца (15,6 °C), а количество осадков более чем в 2 раза меньше (31 мм) по сравнению со среднемноголетними показателями (64 мм). Температура воздуха в августе (15,3 °C) оказалась несколько выше нормы, а сумма осадков в этот месяц (118 мм) выше нормы (67 мм) почти в 2 раза. Сентябрь был теплее (10,7 °C) обычного (7,9 °C), осадков (56 мм) выпало около нормы (69 мм). По мнению В.Н. Коновалова, Л.В. Зарубиной [13], такое количество осадков обуславливает на торфяных почвах подтопление корнеобитаемого слоя и неблагоприятно отражается на процессах метаболизма. По нашим данным, это приводит к снижению суммарного содержания хлорофиллов. В то же время, содержание метаболитов, играющих защитную роль (антоцианов, аскорбиновой кислоты), у обеих форм сосны в июле повышается. Есть сведения [13], что при наступлении жаркой и сухой погоды кислород в почвенной воде полностью исчезает. В свою очередь известно, что атмосферные осадки обогащают воду кислородом. Однако анализ почвенной воды, проведенный на 2-й день после выпадения обильных осадков, показал, что и в этом случае содержание растворенного в ней кислорода не превышает 2–3 мг/л, т. е. составляет около 30 % от нормального насыщения [13].

Уменьшение фонда зеленых пигментов у хвойных вечнозеленых растений является характерным адаптивным признаком [32]. Жаркая и сухая погода в июле оказала отрицательное влияние на накопление зеленых пигментов в хвое 2018 г. формирования, что способствовало уменьшению общей суммы фотосинтетических пигментов у деревьев разных форм. Согласно ранее полученным в ходе исследований на Северном и Приполярном Урале результатам [10], при жаркой и сухой погоде наблюдается депрессия фотоассимиляции у лиственницы сибирской, сопровождающаяся снижением проводимости устьиц хвои. Можно предположить, что это проявляется и в реакции хвои сосны обыкновенной на начальной стадии ее формирования и негативно отражается на синтезе хлорофилла.

Увеличение соотношения хлорофиллов *a* и *b* в августе–сентябре свидетельствует о негативном влиянии внешней среды на долю хлорофиллов светособирающего комплекса в хлоропластах. По нашим данным, доля хлорофиллов, локализованных в светособирающем комплексе, в среднем по месяцам (с июля по ноябрь) составляет 35–55 и 41–69 % соответственно для формы с красным и желтым цветом микростробиллов. Эта амплитуда связана с адаптацией фотосинтетического аппарата разных форм сосны обыкновенной к световым условиям в высоких широтах.

У формы с желтым цветом микростробиллов выражен июльский максимум доли хлорофиллов в светособирающем комплексе, а у формы с красными микростробилами этого не наблюдается. Такая закономерность свидетельствует об особенностях адаптации форм к сезонным климатическим изменениям в условиях постоянного избыточного увлажнения почв в высоких широтах. Ранее также была показана зависимость содержания и соотношения хлорофиллов и каротиноидов от жизненной формы растений в таежной зоне европейского северо-востока России [9].

Среднемесячная температура воздуха в первой декаде октября (3,5 °С), по информации метеостанции «Архангельск», была более чем в 2 раза выше средней многолетней для этого месяца (1,5 °С). Благоприятный температурный режим способствовал накоплению фотосинтетических пигментов в хвое текущего года в этот период у деревьев разных форм. Можно предполагать, что благоприятные метеоусловия в сентябре–октябре не способствовали закаливанию сосны в этот период. Уменьшение содержания хлорофилла в хвое текущего года формирования наблюдалось при значительном понижении температуры воздуха (до –1 °С) в ноябре, в период закаливания.

Значительное увеличение содержания каротиноидов в октябре–ноябре в хвое текущего года формирования у сосны свидетельствует о повышении их защитной роли перед перезимовкой в условиях сезонного климата. Учитывая, что каротиноиды в антенном комплексе выполняют защитную функцию, связанную с тушением возбужденных триплетных состояний хлорофилла и активных форм кислорода [47, 48], а также защищают липидный бислой мембран, снижение их концентрации правильно объяснять их усиленным расходом на поддержание фотохимической роли хлорофилла в условиях стрессового воздействия [34, 49]. Это проявилось на начальных стадиях формирования хвои сосны в июле–сентябре и связано, по-видимому, с ее физиологическим состоянием в стрессовых условиях.

Летнее повышение содержания антоцианов в хвое текущего года можно объяснить увеличением освещенности в этот сезон. В опыте по индукции накопления антоцианов в растениях озимого рапса, увеличение освещенности привело к повышению количества антоцианов в гипокотилеях и семядолях рапса [2]. Есть вероятность, что высокая температура воздуха летом 2018 г. также стимулировала накопление антоцианов в хвое сосны, что и способствовало повышению ее антиоксидантной активности. Более значительные индивидуальные различия деревьев сосны с разным цветом микростробилов по содержанию антоцианов в летний сезон по сравнению с осенним, предположительно, связаны с защитными реакциями отдельных деревьев в ответ на ультрафиолетовое воздействие. Некоторые деревья характеризуются более значительным увеличением уровня антоцианов в хвое в связи с освещенностью крон в летний период, и, как следствие, необходимостью повышения устойчивости. Другие деревья являются более толерантными или слабее противодействуют этому фактору. Таким образом, индивидуальная изменчивость содержания антоцианов в популяции сосны обыкновенной в летний период увеличивается, что, скорее всего, объясняется их устойчивостью.

Показатель рН хвои сосны обыкновенной зависит от ее возраста и сезона года: показатель изменчив в период вегетации и относительно постоянен при зимнем покое. В период вегетации данный показатель отражает содержание органических кислот в хвое. Чем ниже их содержание, тем выше рН. По нашим данным, рост рН хвои текущего года с июля по ноябрь четко проявляется у деревьев сосны разных форм в условиях постоянного избыточного увлажнения почвы северной тайги. Это говорит о снижении содержания в хвое органических кислот и повышении содержания сахаров. Можно отметить тенденцию к росту индивидуальной вариативности рН гомогената хвои у краснопыльничковой формы по сравнению с желтопыльничковой.

Значительное увеличение содержания аскорбиновой кислоты в хвое текущего года в июле связано с засушливыми условиями в этот месяц (температура выше нормы, а количество осадков существенно ниже). Перед перезимовкой, в ноябре, повышение содержания аскорбиновой кислоты обусловлено действием отрицательных температур. Все это свидетельствует о развитии защитных механизмов у сосны обыкновенной для предотвращения окислительного стресса. Более ощутимые различия деревьев между собой по содержанию аскорбиновой кислоты перед перезимовкой связаны с широтой нормы их реакции на воздействие отрицательных температур.

Судя по полученным нами данным, жаркая и сухая погода в июле и особенно осеннее понижение температуры в октябре–ноябре вызывают интенсивное накопление пролина в хвое текущего года формирования в ответ на экологический стресс. Снижение индивидуальных различий деревьев разных форм в августе–сентябре по содержанию в хвое пролина, вероятно, связано с их физиологической активностью при благоприятных условиях в этот период вегетации по сравнению с другими месяцами, что способствует нивелированию данного показателя антиоксидантной активности у разных деревьев сосны. Индивидуальная изменчивость содержания пролина в выборках деревьев с красным цветом микростробилов в июле существенно ниже, чем у формы с желтым цветом микростробилов. В ноябре этот показатель значительно меньше у формы с

красными микростробилами по сравнению с формой с желтыми микростробилами. Последнее указывает на генетически обусловленные различия деревьев данных форм в отношении их реакций на экологический стресс.

Согласно нашим данным, увеличение содержания водорастворимых белков в хвое сосны в октябре–ноябре свидетельствует о повышении их криозащитной роли при подготовке деревьев к перезимовке. В октябре–ноябре деревья форм с красным цветом микростробилов меньше различаются между собой по содержанию водорастворимых белков в хвое по сравнению с июлем, августом и сентябрем. Эти деревья реагируют на понижение температуры в осенний период сходным образом, и индивидуальная изменчивость показателя в данный период опускается до очень низкого и низкого уровней ( $CV = 5\text{--}10\%$ ).

### *Заключение*

Выявлено сходство в адаптации форм сосны с разным цветом микростробилов к постоянному избыточному увлажнению на болотных верховых почвах северной тайги. Исследования показали, что жаркая и сухая погода в июле оказывает отрицательное влияние на синтез зеленых пигментов в хвое текущего года формирования у разных форм сосны обыкновенной. Это может быть связано с острым дефицитом кислорода в корнеобитаемой слое почвы для нормальной жизнедеятельности корневой системы и депрессией фотоассимиляции, которая сопровождается снижением проводимости устьиц хвои. Увеличение показателя соотношения хлорофиллов  $a$  и  $b$  в августе (3,9–5,5) и сентябре (4,6–5,2) свидетельствует о негативном воздействии факторов внешней среды на хлорофиллы светособирающего комплекса хлоропластов хвои сосны в условиях длительного избыточного увлажнения почв. Поскольку считается, что хлорофилл  $b$  находится в пигмент-белковых светособирающих комплексах фотосистемы II, то изменение соотношения хлорофиллов  $a/b$  может быть связано с изменением ее функционирования. Благоприятный температурный режим в сентябре–октябре (10,7 и 3,5 °C соответственно) приводит к увеличению периода накопления фотосинтетических пигментов у деревьев разных форм, однако это не способствует их закаливанию в данный период. Уменьшение содержания хлорофилла в хвое текущего года формирования до 0,616–0,822 мг · г<sup>-1</sup> воздушно сухой массы наблюдается только при довольно значительном понижении температуры воздуха в начале ноября (до -1 °C). По-видимому, это способствует уменьшению количества поглощенной световой энергии в период закаливания перед перезимовкой. Содержание каротиноидов в молодой хвое резко повышается в октябре и ноябре – 0,208–0,226 и 0,220–0,268 мг · г<sup>-1</sup> воздушно сухой массы соответственно. Их защитная роль в осенний и зимний периоды возрастает.

Высокая температура воздуха летом приводит к более активному накоплению антоцианов в хвое (15,3–19,4 °C), тем самым повышая ее антиоксидантную активность. С июля по ноябрь показатель рН молодой хвои, формирующейся в текущем году, у деревьев разных форм сосны увеличивается (до 5,0), что сопряжено со снижением в хвое содержания органических кислот и повышением содержания сахаров. Значительный рост содержания аскорбиновой кислоты в хвое текущего года в июле 2018 г. (3733–4012 мкг/г) связан с засушливыми условиями в этот период (температура воздуха – 19,4 °C, количество осадков – 31 мм). Перед перезимовкой, в ноябре, повышение содержания аскорбиновой кислоты

(до 3551–3704 мкг/г) связано с действием отрицательных температур. Это свидетельствует о развитии защитных механизмов у сосны обыкновенной для предотвращения окислительного стресса. Жаркая и сухая погода в июле и особенно осеннее понижение температуры в октябре (3,5 °С) и ноябре (–1,0 °С) вызывают интенсивное накопление пролина – до 123–157 и 132–134 мкг · г<sup>-1</sup> воздушно сухой массы для форм с желтыми и красными микростробилами соответственно – в хвое текущего года формирования в ответ на экологический стресс. Увеличение содержания водорастворимых белков в хвое в октябре–ноябре до 48,2–58,6 и 47,2–60,3 мг · г<sup>-1</sup> воздушно сухой массы для форм с желтыми и красными микростробилами соответственно свидетельствует о повышении их криозащитной роли при подготовке деревьев к перезимовке.

С установлением отрицательных температур в ноябре индивидуальная изменчивость содержания аскорбиновой кислоты в хвое у сосны с желтым цветом микростробилов имеет средний уровень по шкале С.А. Мамаева (коэффициент вариации – 16 %), а у сосны с красным цветом микростробилов – низкий (коэффициент вариации – 8 %). Индивидуальная варибельность содержания пролина в ноябре у форм с желтыми микростробилами (CV = 75 %) существенно выше по сравнению с формой, имеющей красные микростробилы (CV = 48 %). Это связано с нормой реакции деревьев разных форм на влияние отрицательных температур.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Абдуллина Д.С., Петров И.В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной по фенотипическим признакам на северо-восточном пределе ареала // Аграрн. вестн. Урала. 2012. № 9(101). С. 34–36.

Abdullina D.S., Petrov I.V. Differentiation of Populations of Scotch Pine for Phenotypical Traits in North-East Areal Boundary. *Agrarnyj Vestnik Urala* = Agrarian Bulletin of the Urals, 2012, no. 9(101), pp. 34–36. (In Russ.).

2. Аверина Н.Г., Щербачков Р.А., Емельянова А.В., Доманская И.Н., Усатов А.В. Индукция накопления антоцианов и состояние защитной системы в растениях озимого рапса, обработанных 5-аминолевулиновой кислотой // Физиология растений. 2017. Т. 64, № 3. С. 173–182.

Averina N.G., Shcherbakov R.A., Emelyanova A.V., Domanskaya I.N., Usatov A.V. Induction of Anthocyanin Accumulation and Status of Protective System in Winter Rape Plants Treated with 5-aminolevulinic Acid. *Fiziologiya rastenij* = Russian Journal of Plant Physiology, 2017, vol. 64, no. 3, pp. 173–182. (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0015330317030022>

3. Алаудинова Е.В., Миронов П.В. Особенности низкотемпературной адаптации хвойных Сибири: изменение содержания водорастворимых и нерастворимых компонентов клеток // Хвойные бореальной зоны. 2015. Т. 33, № 1-2. С. 90–94.

Alaudinova E.V., Mironov P.V. Features of Low Temperature Adaptations Coniferous of Siberia: Content Change of Water Soluble and Insoluble Components of Cells. *Khvojnye borealnoj zony* = Conifers of the Boreal Zone, 2015, vol. 33, no. 1-2, pp. 90–94. (In Russ.).

4. Анучин Н.П. Лесная таксация. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 552 с.

Anuchin N.P. *Forest Taxation*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1982. 552 p. (In Russ.).

5. Большой практикум «Биохимия». Лабораторные работы / сост. М.Г. Кусакина, В.И. Суворов, А.А. Чудинова. Пермь: ПГНИУ, 2012. 148 с.

*Large Workshop "Biochemistry". Laboratory Classes*. Ed. by M.G. Kusakima, V.I. Suvorov, A.A. Chudinova. Perm, PSU Publ., 2012. 148 p. (In Russ.).

6. Васфилов С.П. Использование pH гомогената хвои для оценки воздействия диоксида серы на сосну // Экология. 1995. № 5. С. 347–350.

Vasfilov S.P. Using the pH of Needles Homogenate to Assess the Effect of Sulfur Dioxide on Pine. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*, 1995, no. 5, pp. 347–350. (In Russ.).

7. Видякин А.И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере *Pinus sylvestris* L.) // Экология. 2001. № 3. С. 197–202.

Vidyakin A.I. Phenotypes of Woody Plants: Identification, Scaling and Use in Population Studies (An Example of *Pinus sylvestris* L.). *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*, 2001, no. 3, pp. 197–202. (In Russ.). <https://doi.org/10.1023/A:1011310111062>

8. Воскресенская О.Л., Алябышева Е.А., Половникова М.Г. Большой практикум по биоэкологии. Ч. 1. Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. 107 с.

Voskresenskaya O.L., Alyabyшева E.A., Polovnikova M.G. *Large Workshop on Bioecology*. Part 1. Yoshkar-Ola, MarSU Publ., 2006. 107 p. (In Russ.).

9. Дымова О.В., Головки Т.К. Фотосинтетические пигменты в растениях природной флоры таежной зоны европейского северо-востока России // Физиология растений. 2019. Т. 66, № 3. С. 198–206.

Dymova O.V., Golovko T.K. Photosynthetic Pigments in Native Plants of the Taiga Zone at the European Northeast Russia. *Fiziologiya rastenij = Russian Journal of Plant Physiology*, 2019, vol. 66, no. 3, pp. 198–206. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0015330319030035>

10. Загирова С.В. Структура, содержание пигментов и фотосинтез хвои лиственницы сибирской на Северном и Приполярном Урале // Лесоведение. 2014. № 3. С. 3–10.

Zagirova S.V. Structure, Pigment Content and Photosynthesis of Siberian Larch Needles in the Northern and Sub-Arctic Urals. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science*, 2014, no. 3, pp. 3–10. (In Russ.).

11. Изотов В.Ф. Влияние осушения на условия произрастания лесов северной подзоны тайги // Лесн. хоз-во. 1969. № 1. С. 31–37.

Izotov V.F. The Influence of Drainage on the Growing Conditions of Forests in the Northern Subzone of the Taiga. *Lesnoe khozyaistvo*, 1969, no. 1, pp. 31–37. (In Russ.).

12. Калугина О.В., Михайлова Т.А., Шергина О.В. Биохимическая адаптация сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) к техногенному загрязнению // Сиб. экол. журн. 2018. Т. 25, № 1. С. 98–110.

Kalugina O.V., Mikhailova T.A., Shergina O.V. Biochemical Adaptation of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) to Technogenic Pollution. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*, 2018, vol. 25, no. 1, pp. 98–110. (In Russ.). <https://doi.org/10.15372/SEJ20180109>

13. Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Эколого-физиологические особенности хвойных на осушаемых землях. Архангельск: САФУ, 2010. 295 с.

Konovalov V.N., Zarubina L.V. Ecological and Physiological Characteristics of Conifers on Drained Lands. Arkhangelsk, NARFU Publ., 2010. 295 p. (In Russ.).

14. Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 464 с.

Kramer P.D., Kozlovskiy T.T. *Physiology of Woody Plants*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1983. 464 p. (In Russ.).

15. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1972. 284 с.

Mamayev S.A. *Types of Intraspecific Variability of Woody Plants (A Case Study of the Pinaceae Family in the Urals)*. Moscow, Nauka Publ., 1972. 284 p. (In Russ.).

16. Маслова Т.Г., Мамушина Н.С., Шерстнева О.А., Буболо Л.С., Зубкова Е.К. Структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата у зимневегетирующих хвойных растений в различные сезоны года // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 5. С. 672–681.

Maslova T.G., Mamushina N.S., Sherstneva O.A., Bubolo L.S., Zubkova E.K. Structural and Functional Changes in the Photosynthetic Apparatus in Winter-Growing Conifers in Different Seasons of the Year. *Fiziologiya rastenij = Russian Journal of Plant Physiology*, 2009, vol. 56, no. 5, pp. 672–681. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1021443709050045>

17. Муравьева Д.А., Бубенчикова В.Н., Беликов В.В. Спектрофотометрическое определение суммы антоцианов в цветках василька синего // Фармация. 1987. Т. 36, № 5. С. 28–29.

Muravyeva D.A., Bubenchikova V.N., Belikov V.V. Spectrophotometric Determination of the Number of Anthocyanins in the Flowers of Blue Cornflower. *Farmakologiya*, 1987, vol. 36, no. 5, pp. 28–29. (In Russ.).

18. Новицкая Ю.Е. Физиолого-биохимические механизмы адаптации хвойных к экстремальным факторам среды // Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1984. С. 42–52.

Novitskaya Yu.E. Physiological and Biochemical Mechanisms of Adaptation of Conifers to Extreme Environmental Factors. *Adaptation of Woody Plants to Extreme Environmental Conditions*. Petrozavodsk, Karel'skiy filial AN SSSR Publ., 1984, pp. 42–52. (In Russ.).

19. Паршевников А.Л. Руководство по полевому исследованию лесных почв. Архангельск: АИЛиЛХ. 1974. 45 с.

Parshevnikov A.L. *Guide to Field Study of Forest Soils*. Arkhangelsk, AILiLKh Publ., 1974. 45 p. (In Russ.).

20. Петров К.А., Софронова В.Е., Бубякина В.В., Перк А.А., Татарина Т.Д., Пономарев А.Г., Чепалов В.А., Охлопкова Ж.М., Васильева И.В., Максимов Т.Х. Древесные растения Якутии и низкотемпературный стресс // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 6. С. 866–874.

Petrov K.A., Sofronova V.E., Bubyakina V.V., Perk A.A., Tatarinova T.D., Ponomarev A.G., Chepalov V.A., Okhlopko Z.M., Vasileva I.V., Maximov T.C. Woody Plants of Yakutia and Low-Temperature Stress. *Fiziologiya rastenij* = Russian Journal of Plant Physiology, 2011, vol. 58, no. 6, pp. 866–874. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1021443711060148>

21. Полевая геоботаника / под общ. ред. Е.М. Лавренко и А.А. Корчагина. Т. 3. М.; Л.: Наука, 1964. 531 с.

*Field Geobotany*. Ed. by E.M. Lavrenko, A.A. Korchagina. Vol. 3. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1964. 531 p. (In Russ.).

22. Полесская О.Г. Растительная клетка и активные формы кислорода. М.: КДУ, 2007. 140 с.

Poleskaya O.G. *Plant Cell and Reactive Oxygen Species*. Moscow, KDU Publ., 2007. 140 p. (In Russ.).

23. Попов П.П. Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири // Лесоведение. 1999. № 1. С. 68–73.

Popov P.P. Geographic Variation in the Shape of Spruce Seed Scales in Eastern Europe and Western Siberia. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 1999, no. 1, pp. 68–73. (In Russ.).

24. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 192 с.

Pravdin L.F. *Scots Pine. Variability, Intraspecific Systematics and Breeding*. Moscow, Nauka Publ., 1964. 192 p. (In Russ.).

25. Практикум по физиологии растений / под ред. Н.Н. Третьякова, Т.В. Карнауховой, Л.А. Паничкина и др. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Агропромиздат, 1990. 271 с.

*Workshop on Plant Physiology*. Ed. by N.N. Tretyakova. Moscow, Agropromizdat Publ., 1990. 271 p. (In Russ.).

26. Путенихин В.П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск, 2000. 48 с.

Putenikhin V.P. *Population Structure and Conservation of the Coniferous Species Gene Pool in the Urals*: Doc. Biol. Sci. Diss. Abs. Krasnoyarsk, 2000. 48 p. (In Russ.).

27. Софронова В.Е., Чепалов В.А., Дымова О.В., Головки Т.К. Роль пигментной системы вечнозеленого кустарничка *Ephedra monosperma* в адаптации к климату Центральной Якутии // Физиология растений. 2014. Т. 61, № 2. С. 266–274.

Sofronova V.E., Chepalov V.A., Dymova O.V., Golovko T.K. The Role of Pigment System of an Evergreen Dwarf Shrub *Ephedra monosperma* in Adaptation to the Climate



of Central Yakutia. *Fiziologiya rastenij* = Russian Journal of Plant Physiology, 2014, vol. 61, no. 2, pp. 266–274. (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S001533031401014X>

28. Судацкова Н.Е. Состояние и перспективы изучения влияния стрессов на древесные растения // Лесоведение. 1998. № 2. С. 3–9.

Sudachkova N.E. State and Perspectives of Studying the Effect of Stress on Wood Plants. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 1998, no. 2, pp. 3–9. (In Russ.).

29. Судацкова Н.Е., Милютин И.Л., Романова Л.И. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири. Новосибирск: Гео, 2012. 178 с.

Sudachkova N.E., Milyutina I.L., Romanova L.I. *Biochemical Adaptation of Conifers to the Stressful Conditions of Siberia*. Novosibirsk, Geo Publ., 2012. 178 p. (In Russ.).

30. Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: АН СССР, 1961. 144 с.

Sukachev V.N., Zonn S.V. *Guidelines for Studying Forest Types*. Moscow, AN SSSR Publ., 1961. 144 p. (In Russ.).

31. Теребова Е.Н., Галибина Н.А., Сазонова Т.А., Таланова Т.Ю. Индивидуальная изменчивость метаболических показателей ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 2003. № 1. С. 72–77.

Terebova E.N., Galibina N.A., Sazonova T.A., Talanova T.Yu. Individual Variability of Metabolic Indices in Assimilative Apparatus of Scots Pine Under Industrial Pollution. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2003, no. 1, pp. 72–77. (In Russ.).

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

Yatsko Ya.N., Dymova O.V., Golovko T.K. Pigment Complex of Ever- and Wintergreen Plants in the Middle Taiga Subzone of the European North-East. *Botanicheskij zhurnal* = Russian Journal of Botany, 2009, vol. 94, no. 12, pp. 1812–1820. (In Russ.).

33. Almagro L., Gomez Ros L.V., Belchi-Navarro S., Bru R., Ros Barcelo A., Pedreno M.A. Class III Peroxidases in Plant Defense Reactions. *Journal of Experimental Botany*, 2009, vol. 60, iss. 2, pp. 377–390. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern277>

34. Aquil S., Ahmad S.H., Reshi Z.A., Iqbal M. Physiological and Biochemical Response of *Albizia lebbek* Benth to Coal Smoke Pollution. *Pollution Research*, 2003, vol. 22, iss. 44, pp. 489–493.

35. Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D. Rapid Determination of Free Proline for Water-Stress Studies. *Plant and Soil*, 1973, vol. 39, iss. 1, pp. 205–207. <https://doi.org/10.1007/bf00018060>

36. Björkman O. Responses to Different Quantum Flux Densities. *Physiological Plant Ecology I. Responses to the Physical Environment*. Ed. by O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, H. Ziegler. Berlin, Springer-Verlag Publ., 1981. pp. 57–107. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-68090-8\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-642-68090-8_4)

37. Black A.R., Subjeck J.R. Mechanisms of Stress-Induced Thermo- and Chemotolerances. *Stress Proteins. Induction and Function*. Berlin, Heidelberg, Springer-Verlag Publ., 1990. pp. 101–117. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-75815-7\\_9](https://doi.org/10.1007/978-3-642-75815-7_9)

38. Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, Oxidative Damage and Oxygen Deprivation Stress: A Review. *Annals of Botany*, 2003, vol. 91, iss. 2, pp. 179–194. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf118>

39. Davies K.M., Schwinn K.E. Molecular Biology and Biotechnology of Flavonoid Biosynthesis. *Flavonoids: Chemistry, Biochemistry and Applications*. London, CRC Press Publ., 2005. pp. 143–218. <https://doi.org/10.1201/9781420039443.ch3>

40. Demming-Adams B., Gilmore A.M., Adams W.W. *In vivo* Function of Carotenoids in Higher Plants. *FASEB Journal*, 1996, vol. 10, iss. 4, pp. 403–412. <https://doi.org/10.1096/fasebj.10.4.8647339>

41. Ivanov L.A., Ivanova L.A., Ronzhina D.A., Yudina P.K. Changes in the Chlorophyll and Carotenoid Contents in the Leaves of Steppe Plants Along a Latitudinal Gradient in South Ural. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2013, vol. 60, no. 6, pp. 812–820. <https://doi.org/10.1134/S1021443713050075>

42. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes. *Methods in Enzymology*. Vol. 148. Elsevier Publ., 1987. pp. 350–382. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
43. Matysik J. Alia, Bhalu B., Mohanty P. Molecular Mechanisms of Quenching of Reactive Oxygen Species by Proline Under Stress in Plants. *Current Science*, 2002, vol. 82, iss. 5, pp. 525–532.
44. Mittler R. Oxidative Stress, Antioxidants and Stress Tolerance. *Trends in Plant Science*, 2002, vol. 7, iss. 9, pp. 405–410. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02312-9)
45. Oquist G., Huner N.P.A. Photosynthesis of Overwintering Evergreen Plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, vol. 54, no. 1, pp. 329–355. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.54.072402.115741>
46. Roohi A., Nazish B., Nabgha-e-Amen, Maleeha M., Waseem S. A Critical Review on Halophytes: Salt Tolerant Plants. *Journal of Medicinal Plants Research*, 2011, vol. 5, iss. 33, pp. 7108–7118. <https://doi.org/10.5897/JMPRx11.009>
47. Scheer H. The Pigments. *Light-Harvesting Antennas in Photosynthesis. Book Series: Advances in Photosynthesis and Respiration*. Ed. by B.R. Green, W.W. Parson. Dordrecht, Springer Publ., 2003. pp. 29–81. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-2087-8\\_2](https://doi.org/10.1007/978-94-017-2087-8_2)
48. Schödel R., Irrgang K.-D., Voigt J., Renger G. Quenching of Chlorophyll Fluorescence by Triplets in Solubilized Light-Harvesting Complex II (LHCII). *Biophysical Journal*, 1999, vol. 76, iss. 4, pp. 2238–2248. [https://doi.org/10.1016/S0006-3495\(99\)77380-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3495(99)77380-7)
49. Siefferman-Harms D. The Light-Harvesting and Protective Functions of Carotenoids in Photosynthetic Membranes. *Physiologia Plantarum*, 1987, vol. 69, iss. 3, pp. 561–568. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1987.tb09240.x>
50. Smillie R.M., Hetherington S.E. Photoabatement by Anthocyanin Shields Photosynthetic Systems from Light Stress. *Photosynthetica*, 1999, vol. 36, pp. 451–463.
51. Szabados L., Savoure A. Proline: A Multifunctional Amino Acid. *Trends in Plant Science*, 2010, vol. 15, iss. 2, pp. 89–97. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009>
52. Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A., Aganina Y.E. Adaptive Responses of Morphological Forms of Pine (*Pinus sylvestris* L.) Under Stressful Conditions of the Northern Taiga (in the Northern Dvina Basin). *Contemporary Problems of Ecology*, 2018, vol. 11, no. 4, pp. 377–387. <https://doi.org/10.1134/S1995425518040091>
53. Zhang J., Kirkham M.B. Drought-Stress-Induced Changes in Activities of Superoxide Dismutase, Catalase, and Peroxidase in Wheat Species. *Plant and Cell Physiology*, 1994, vol. 35, iss. 5, pp. 785–791. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a078658>

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