



Научная статья

УДК 581.5:58.087

DOI: 10.37482/0536-1036-2024-5-9-26

Адаптация форм *Pinus sylvestris* с разным цветом семян на избыточно увлажненных почвах

С.Н. Тарханов[✉], 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, 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. Лавёрова УрО РАН, просп. Никольский, д. 20, г. Архангельск, Россия, 163020; tarkse@yandex.ru[✉], aviatorov8@mail.ru, julja-a30@rambler.ru, aleksander.pakhoff@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.11.22 / Одобрена после рецензирования 29.01.23 / Принята к печати 02.02.23

Аннотация. Исследованы адаптивные изменения биохимических показателей разных форм сосны в условиях постоянного избыточного увлажнения почв в северных широтах европейской части России. Показано влияние сезонной изменчивости на динамику фотосинтетического пигментного комплекса форм сосны с разной окраской семян. Установлено, что повышенная температура в начале осени способствует накоплению хлорофилла, и это может негативно сказаться на закаливании деревьев при подготовке к перезимовке. Доля хлорофиллов, локализованных в светособирающих комплексах хлоропластов, колеблется с мая по ноябрь от 43 до 60 %, что связано с адаптацией фотосинтетического аппарата деревьев разных форм к световым условиям высоких широт и другим экологическим факторам. Определено, что антоцианы значительно больше накапливаются в хвое сосны осенью: их антиоксидантная роль в этот сезон повышается. Выявлено, что пероксидазная активность в 1-летней хвое усиливается в осенний период. Это можно рассматривать как защитную реакцию разных форм сосны, препятствующую развитию неконтролируемых процессов при ограниченном снабжении органов кислородом. Отмечено значительное образование водорастворимых белков в хвое сосны с темной окраской семян в связи с ухудшением погодных условий. Эта форма по сравнению с сосной со светлыми семенами, вероятно, сильнее реагирует на действие стрессовых факторов, усиливающих гипоксию корневой системы. Сделан вывод о том, что концентрация пролина в хвое – очень изменчивый показатель, резко реагирующий на действие стрессовых факторов. Общие тенденции в сезонной динамике показателя не выявлены. Установлено, что содержание аскорбиновой кислоты в хвое деревьев разных форм сосны в конце весны существенно меньше, чем в летний и осенний сезоны.

© Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А., Аганина Ю.Е., Пахов А.С., 2024

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

Это свидетельствует о развитии защитных механизмов для предотвращения окислительного стресса при неблагоприятных метеоусловиях.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, формы сосны обыкновенной, сезонная изменчивость, цвет семян, биохимическая адаптация, фотосинтетический пигментный комплекс, рН, активность пероксидаз, содержание стрессовых метаболитов, постоянное избыточное увлажнение почв

Благодарности: Работа выполнена в рамках госзадания ФГБУН «Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лавёрова УрО РАН» (регистрационный номер – 122011400384-2).

Для цитирования: Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А., Аганина Ю.Е., Пахов А.С. Адаптация форм *Pinus sylvestris* с разным цветом семян на избыточно увлажненных почвах // Изв. вузов. Лесн. журн. 2024. № 5. С. 9–26. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-5-9-26>

Original article

Adaptation of *Pinus sylvestris* Forms with Seeds of Different Colours under Conditions of Excessively Moist Soils

Sergei N. Tarkhanov[✉], 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 Biology, 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, Junior Research Scientist; ResearcherID: [ABB-6305-2020](https://orcid.org/0000-0002-6069-8979),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6069-8979>

Aleksandr 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, Nikolskiy prosp., 20, Arkhangelsk, 163020, Russian Federation; tarkse@yandex.ru[✉], aviatorov8@mail.ru, julja-a30@rambler.ru, aleksander.pakhoff@yandex.ru

Received on November 1, 2022 / Approved after reviewing on January 29, 2023 / Accepted on February 2, 2023

Abstract. Adaptive changes in biochemical parameters of different pine forms under conditions of constant excessive soil moisture in the northern latitudes of the European part of Russia have been studied. The influence of seasonal variability on the dynamics of the photosynthetic pigment complex of pine forms with different seed colours has been shown. It has been established that elevated temperatures in early autumn contribute to the accumulation of chlorophyll, and this can negatively affect the hardening of trees in preparation for overwintering. The proportion of chlorophylls localized in the light-harvesting complexes of chloroplasts fluctuates from May to November from 43 to 60 %, which is associated with the adaptation of the photosynthetic apparatus of trees of different forms to the light conditions of high latitudes and other environmental factors. It has been determined that anthocyanins accumulate significantly more in pine needles in autumn, which increases their antioxidant role in this season. It has been revealed that peroxidase activity in 1-year-old needles increases in the autumn period. This can be considered as a protective reaction of different forms of pine, preventing the development of uncontrolled processes with a limited oxygen supply



to the organs. A significant new formation of water-soluble proteins in pine needles with dark-coloured seeds has been detected due to the deterioration of weather conditions. This form, compared to pine with light seeds, probably reacts more strongly to the effect of stress factors that increase hypoxia of the root system. It has been concluded that the concentration of proline in needles is a very variable indicator, reacting sharply to the action of stress factors. No general trends in the seasonal dynamics of the indicator have been identified. It has been established that the content of ascorbic acid in the needles of trees of different forms of pine in late spring is significantly lower than in the summer and autumn seasons. This indicates the development of protective mechanisms to prevent oxidative stress under adverse weather conditions.

Keywords: Scots pine, Scots pine forms, seasonal variability, seed colour, biochemical adaptation, photosynthetic pigment complex, pH, peroxidase activity, stress metabolite content, constant excessive soil moisture

Acknowledgements: The work was carried out as part of the state assignment of the Federal State Budgetary Research Institution N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (state registration no. 122011400384-2).

For citation: Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A., Aganina Yu.E., Pakhov A.S. Adaptation of *Pinus sylvestris* Forms with Seeds of Different Colours under Conditions of Excessively Moist Soils. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2024, no. 5, pp. 9–26. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-5-9-26>

Введение

Наиболее надежными морфологическими маркерами наследственных форм у хвойных являются признаки генеративных органов. Они обладают низкими уровнями экологической и географической изменчивости, стабильны во всех метамерах кроны деревьев и во времени [1, 13, 19, 21]. Считается [7], что в этом случае в процессе онтогенеза признак независим по отношению к формирующим его условиям, а его развитие определяется преимущественно генотипом особи. Этот подход широко применяется в последние годы в исследованиях фенотипической структуры популяций хвойных. К числу альтернативных дискретных вариаций морфологических признаков (присутствие особей только одной вариации признака) у видов семейства Pinaceae можно отнести, например, окраску мужских и женских стробилов, цвет оболочки семян, тип развития семенных чешуй шишек и др. [15].

Постоянное избыточное увлажнение почвы на Севере приводит к корневой гипоксии, вызывая нарушение кислородного режима в тканях и хронический стресс, который сопровождается изменением метаболических реакций у всего растительного организма. Замедление роста и физиологических процессов у сосны в сфагновых лесорастительных условиях объясняется нарушением работы ее корневой системы, вызываемым затоплением, а также недостаточным снабжением растущих побегов энергопластическими веществами из кроны в результате нарушения их нормального оттока и передвижения в дереве [9]. Растение отвечает на стресс развитием устойчивости, что подразумевает биохимические, физиологические и морфологические изменения, требующиеся для снятия или ослабления стресса [44]. Эти изменения связаны с генетической адаптацией и формируются под влиянием стресса и природных факторов. Наиболее распространенная стратегия устойчивости в условиях хронического действия негативных факторов – выработка защитных механизмов [24, 42]. К индикаторам – стрессовым метаболитам с защитной функцией – относят,

например, аминокислоты, низкомолекулярные углеводы, полиамины. Под действием различных стрессов в клетках активизируется экспрессия генов, кодирующих синтез стрессовых белков [35, 36, 39]. Для гипоксического стресса характерны реакции накопления крахмала, аминокислот и белков, органических кислот цикла Кребса [30]. Деревья разных форм сосны могут быть и более, и менее устойчивыми, например, к недостатку кислорода при избытке влаги в почве и другим факторам, а следовательно, различаться по содержанию этих метаболитов. Динамика их содержания связана с работой комплекса ферментов, что также обуславливает их рассмотрение с позиции использования в качестве индикаторов стресса [24].

Цель работы – изучение адаптивных изменений биохимических показателей у форм сосны обыкновенной с разной окраской семян в условиях длительного избыточного увлажнения почвы.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования стали сосняки кустарничково-сфагновые на болотных верховых торфяных почвах северной тайги. В таких сосняках торф, как правило, сфагновый или пушице-сфагновый, низкой степени разложения. Он имеет кислую 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 торфе составляет 2–4 %. У торфа верхних горизонтов низкая объемная масса, высокая полевая влажность, близкая к полной влагоемкости (90–94 %). Лесоводственно-геоботаническое описание и таксационную характеристику древостоев давали общепринятыми методами [2, 17, 18, 25].

Для определения биохимических признаков у 10 деревьев каждой из форм сосны, выделенных по цвету оболочек семян согласно нашей классификации (светлые: бежевые, белые; темные: темно-серые, серо-бурые, бурые), в районе устья р. Северной Двины в 2019 г. отбирали образцы хвои с 1-летних побегов. Для изучения сезонной динамики разных показателей отбор образцов хвои производили в разные календарные периоды. В лабораторных условиях спектрофотометрическим методом определяли содержание в 1-летней хвое фотосинтетических пигментов [20], свободного пролина [33], водорастворимых белков по методу V.F. Kalb, R.W. Bernlohr [3], аскорбиновой кислоты [8]. Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по формуле [43]. Определяли содержание антоцианов [16], рН гомогената хвои [5], активность пероксидазы [4].

Результаты исследования и их обсуждение

Известно, что на протяжении всей жизни сосны окраска ее семян не изменяется [19]. Цвет оболочки и интенсивность окраски семян передаются по наследству потомству. Эти формы представляют собой сложный конгломерат различных генотипов, и поэтому не следует во всех случаях ожидать наличия четких корреляций между окраской семян и другими признаками и свойствами деревьев [13]. Согласно полученным нами результатам [26], в период вегетации динамика содержания фотосинтетических пигментов зависит от мете-

орологических факторов и сроков прохождения у деревьев фенологических фаз. В ряде работ сообщалось об уменьшении фонда зеленых пигментов в результате окислительной деградации части хлорофилла в листьях в неблагоприятный период года [14, 32, 41]. Пониженная среднемесячная температура в июле 2019 г. (13,5 °С) по сравнению со средней многолетней (15,6 °С) негативно отразилась на синтезе зеленых пигментов. Так, у формы сосны со светлым цветом семян содержание хлорофилла *a* и сумма зеленых пигментов в июле были существенно меньше, чем в сентябре (рис. 1).

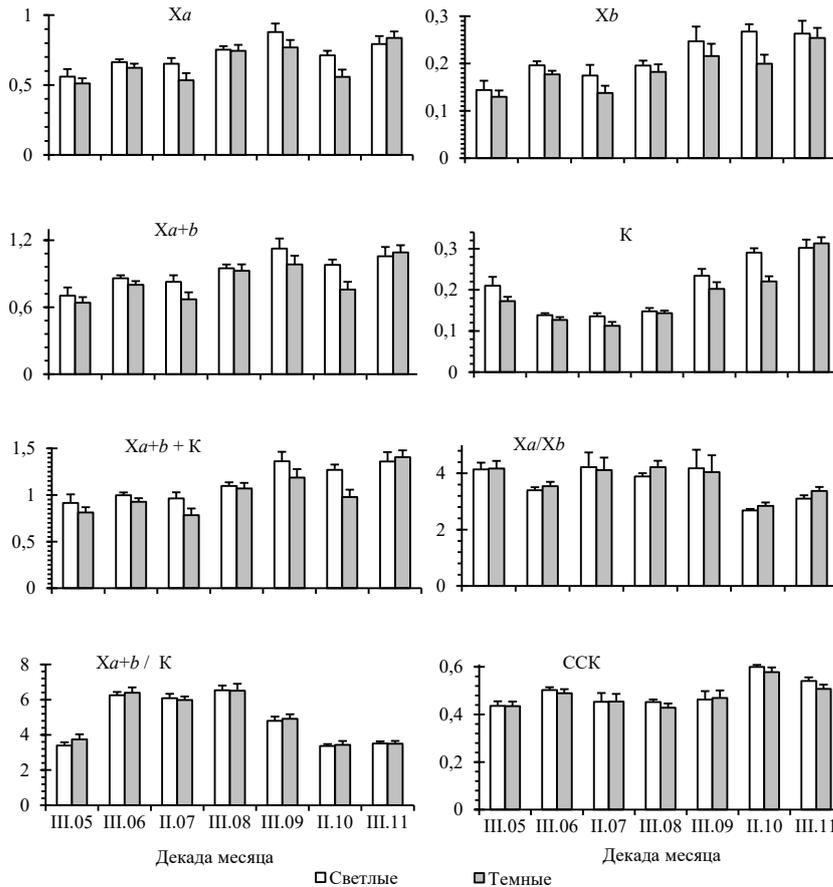


Рис. 1. Сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов (среднее значение с ошибкой) в 1-летней хвое у форм сосны с разным цветом семян: *Xa*, *Xb*, *K* – содержание хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов соответственно, $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ воздушно-сухой массы; CCK – доля хлорофиллов светособирающего комплекса

Fig. 1. The seasonal dynamics of the photosynthetic pigment content (average value with error) in 1-year-old needles of pine forms with different seed colours: *Xa*, *Xb*, *K* – content of chlorophylls *a* and *b* and carotenoids, respectively, $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ of air-dry weight; CCK – proportion of chlorophylls of the light-harvesting complex

Содержание хлорофилла *b* в хвое этой формы в июле существенно ниже, чем в октябре и ноябре. У сосны с темными семенами хлорофилла *a* и хлорофиллов *a* и *b* в сумме существенно меньше по сравнению с показателями августа, сентября и ноября. Концентрация хлорофилла *b* в июле была значительно ниже, чем в сентябре и ноябре. Хлорофилла *a*, *b* и хлорофиллов *a* и *b* в сово-

купности у сосны со светлым цветом семян в период с августа по ноябрь существенно больше по сравнению с уровнем в мае. У формы с темными семенами содержание хлорофилла a и сумма хлорофиллов a и b в июне, августе, сентябре и ноябре ощутимо больше, чем в мае. Количество хлорофилла b с августа по ноябрь у этой формы существенно превышает его содержание в мае (табл. 1).

Таблица 1

Достоверность различий показателей фотосинтетического пигментного комплекса 1-летней хвои за календарные периоды у сосны с разным цветом семян (значения t -критерия Стьюдента, $t_{0,05} = 2,26$)
The significance of differences in the indices of the photosynthetic pigment complex of annual needles over calendar periods in pine trees with different seed colours (Student's t -test value, $t_{0,05} = 2,26$)

| Сравниваемые периоды (декады месяцев) | X_a | X_b | X_{a+b} | K | $X_{a+b} + K$ | X_a/X_b | X_{a+b}/K | ССК | |
|--|-------|-------|-----------|------|---------------|-----------|-------------|-------|-------|
| <i>Форма со светлыми семенами</i> | | | | | | | | | |
| Ш.05 | Ш.06 | 1,79 | 2,44 | 1,99 | 3,26 | 0,86 | 2,82 | 10,76 | 2,93 |
| | П.07 | 1,36 | 1,03 | 1,30 | 3,27 | 0,43 | 0,13 | 8,77 | 0,42 |
| | П.08 | 3,24 | 2,31 | 3,02 | 2,72 | 1,80 | 0,95 | 9,62 | 0,75 |
| | Ш.09 | 3,95 | 2,80 | 3,66 | 0,90 | 3,23 | 0,06 | 4,72 | 0,67 |
| | П.10 | 2,41 | 4,95 | 3,16 | 3,33 | 3,29 | 5,95 | 0,12 | 7,71 |
| | Ш.11 | 2,99 | 3,57 | 3,19 | 3,10 | 3,24 | 3,88 | 0,49 | 4,25 |
| Ш.06 | П.07 | 0,24 | 0,90 | 0,50 | 0,28 | 0,49 | 1,52 | 0,51 | 1,27 |
| | П.08 | 2,75 | 0,06 | 2,03 | 0,95 | 1,96 | 3,11 | 0,86 | 3,13 |
| | Ш.09 | 3,40 | 1,58 | 2,86 | 5,60 | 3,40 | 1,17 | 4,73 | 1,06 |
| | П.10 | 1,27 | 4,10 | 2,21 | 12,69 | 4,27 | 6,15 | 13,12 | 6,45 |
| | Ш.11 | 2,16 | 2,37 | 2,26 | 7,79 | 3,41 | 1,90 | 11,92 | 1,96 |
| П.07 | П.08 | 2,09 | 0,84 | 1,76 | 1,05 | 1,73 | 0,61 | 1,21 | 0,03 |
| | Ш.09 | 3,12 | 1,89 | 2,79 | 5,46 | 3,26 | 0,04 | 3,75 | 0,19 |
| | П.10 | 1,14 | 3,43 | 2,01 | 11,67 | 3,54 | 2,92 | 10,11 | 3,87 |
| | Ш.11 | 2,02 | 2,53 | 2,25 | 7,64 | 3,27 | 2,07 | 9,31 | 2,19 |
| Ш.08 | Ш.09 | 1,94 | 1,57 | 1,86 | 4,72 | 2,40 | 0,44 | 4,81 | 0,29 |
| | П.10 | 0,98 | 3,89 | 0,54 | 10,41 | 2,51 | 9,40 | 10,90 | 10,68 |
| | Ш.11 | 0,65 | 2,34 | 1,20 | 7,01 | 2,40 | 4,70 | 10,15 | 4,75 |
| Ш.09 | П.10 | 2,44 | 0,60 | 1,45 | 2,83 | 0,77 | 2,28 | 5,55 | 3,77 |
| | Ш.11 | 1,04 | 0,40 | 0,57 | 2,57 | 0,02 | 1,62 | 4,86 | 2,03 |
| П.10 | Ш.11 | 1,24 | 0,14 | 0,80 | 0,50 | 0,76 | 3,20 | 0,83 | 3,30 |
| <i>Форма с темными семенами</i> | | | | | | | | | |
| Ш.05 | Ш.06 | 2,36 | 3,06 | 2,63 | 3,62 | 1,68 | 2,00 | 6,29 | 2,14 |
| | П.07 | 0,38 | 0,41 | 0,40 | 4,19 | 0,31 | 0,10 | 6,33 | 0,53 |
| | П.08 | 4,09 | 2,54 | 3,74 | 2,37 | 3,13 | 0,13 | 5,64 | 0,23 |
| | Ш.09 | 3,94 | 2,96 | 3,72 | 1,54 | 3,49 | 0,19 | 3,03 | 0,94 |
| | П.10 | 0,76 | 2,98 | 1,38 | 2,94 | 1,73 | 4,44 | 0,86 | 5,19 |
| | Ш.11 | 5,56 | 4,95 | 5,53 | 7,72 | 6,34 | 2,60 | 0,74 | 2,80 |
| Ш.06 | П.07 | 1,52 | 2,31 | 1,82 | 1,25 | 1,77 | 1,22 | 1,13 | 0,97 |
| | П.08 | 2,32 | 0,30 | 1,89 | 1,81 | 2,01 | 2,44 | 0,23 | 2,51 |
| | Ш.09 | 2,37 | 1,44 | 2,17 | 4,27 | 2,63 | 0,81 | 3,69 | 0,57 |
| | П.10 | 1,09 | 1,09 | 0,54 | 6,60 | 0,59 | 3,54 | 7,86 | 3,41 |
| | Ш.11 | 3,96 | 3,42 | 4,01 | 11,43 | 5,71 | 0,80 | 8,43 | 0,75 |

Окончание табл. 1

| Сравниваемые периоды (декады месяцев) | X_a | X_b | X_{a+b} | K | $X_{a+b} + K$ | X_a/X_b | X_{a+b}/K | ССК | |
|--|-------|-------|-----------|------|---------------|-----------|-------------|------|------|
| II.07 | II.08 | 3,16 | 2,03 | 3,01 | 2,72 | 3,08 | 0,20 | 1,19 | 0,71 |
| | II.09 | 3,17 | 2,60 | 3,15 | 4,75 | 3,49 | 0,10 | 3,25 | 0,33 |
| | II.10 | 0,34 | 2,52 | 0,93 | 6,85 | 1,84 | 2,77 | 8,53 | 3,29 |
| | II.11 | 4,47 | 4,45 | 4,71 | 11,34 | 6,04 | 1,59 | 9,73 | 1,46 |
| III.08 | II.09 | 0,35 | 1,10 | 0,60 | 3,38 | 1,07 | 0,27 | 3,37 | 1,13 |
| | II.10 | 2,76 | 0,69 | 1,87 | 5,54 | 0,93 | 5,28 | 6,80 | 5,66 |
| | II.11 | 1,49 | 2,71 | 1,91 | 10,57 | 3,50 | 3,14 | 7,08 | 3,19 |
| III.09 | II.10 | 2,82 | 0,51 | 2,17 | 0,88 | 1,73 | 1,96 | 4,39 | 2,92 |
| | II.11 | 0,98 | 1,14 | 1,07 | 5,02 | 1,86 | 1,08 | 4,72 | 1,07 |
| II.10 | II.11 | 4,07 | 1,91 | 3,53 | 4,77 | 3,95 | 2,88 | 0,26 | 2,66 |

Примечание: $t_{0,05}$ – значение критерия Стьюдента на 5 %-м уровне значимости.

Повышенная температура воздуха в сентябре (7,9 °C) способствовала накоплению хлорофилла в этот период, что, однако, могло отрицательно отразиться на закаливании сосны при подготовке к перезимовке. Предполагается [23], что при сезонном снижении температуры на ранних стадиях закаливания падение уровня хлорофилла способствует уменьшению количества поглощенной световой энергии.

Антиоксидантная функция каротиноидов заключается в том, что они способны предотвратить повреждения, вызываемые образованием триплетного хлорофилла и синглетного кислорода [12, 38]. Согласно данным [27–29], содержание каротиноидов в хвое разных форм сосны увеличивается осенью, после окончания активной вегетации. У форм сосны с разным цветом семян содержание каротиноидов в хвое осенью больше по сравнению с летним сезоном. Их защитная роль осенью повышается. Пониженная концентрация каротиноидов в летний сезон связывается с их усиленным расходом на поддержание фотохимической роли хлорофилла a при стрессовом воздействии [46].

В условиях сезонного климата функционирование фотозащитных механизмов сопровождается выраженными изменениями количественного и качественного составов фотосинтетических пигментов [22, 32, 48]. Общеизвестно [31], что с увеличением географической широты происходит уменьшение высоты солнцестояния, что приводит к снижению уровня солнечной радиации и изменению соотношения спектральных потоков. Показано [41], что вдоль широтного градиента увеличивается соотношение хлорофиллов a и b и снижается соотношение суммы хлорофиллов a и b и каротиноидов. Это свидетельствует о том, что адаптация пигментного аппарата растений идет путем трансформации ССК. Насыщение почвы водой вокруг корней растений наиболее сильно воздействует на их ССК [11]. Повышение соотношений хлорофиллов a и b и суммы хлорофиллов a и b и каротиноидов указывает на активацию защитных систем сосны [10, 26, 28]. По нашим данным, в период весеннего развития и начала роста побегов отношение суммы хлорофиллов к содержанию каротиноидов значительно меньше по сравнению с этим показателем в летний период и в период теплого сентября. Хлорофилл b находится в ССК фотосистемы II (ФС II), поэтому изменение соотношения хлорофилла a и b может быть связано с изменением ее функционирования [34]. Минимум этого показателя в ходе исследования мы наблюдали в октябре–ноябре.

Доля хлорофиллов, локализованных в ССК хвои, у форм сосны с разным цветом семян в среднем по месяцам (с мая по ноябрь) колеблется в пределах

43–60 %, однако различия этого показателя в разные периоды незначительны. Диапазон колебаний ССК хлоропластов связан с адаптацией фотосинтетического аппарата деревьев разных форм к световым условиям высоких широт и другим экологическим факторам.

Выявлено сходство сезонной изменчивости показателей фотосинтетического пигментного комплекса у сосны со светлыми и темными семенами. Однако в октябре–ноябре это сходство у разных форм сосны нарушается. У формы с темными семенами наблюдается существенное увеличение содержания хлорофилла *a*, суммы хлорофиллов *a* и *b*, содержания каротиноидов, суммы фотосинтетических пигментов, соотношения хлорофиллов *a* и *b*, ССК хлоропластов в ноябре по сравнению с октябрём. У сосны со светлой окраской семян в ноябре существенно повышается по сравнению с октябрём только соотношение хлорофиллов *a* и *b*. Однофакторный дисперсионный анализ подтверждает достоверное влияние сезонной изменчивости на показатели фотосинтетического пигментного комплекса у форм сосны (табл. 2).

Таблица 2

Результаты однофакторного дисперсионного анализа сезонного влияния на биохимические показатели хвои сосны с разным цветом семян ($F_{0,05} = 2,25$)
The results of a one-way analysis of variance of the seasonal influence on the biochemical parameters of pine needles with different seed colours ($F_{0,05} = 2,25$)

| Показатель | Форма со светлыми семенами | | | Форма с темными семенами | | |
|-----------------|----------------------------|----------|--------------|--------------------------|----------|--------------|
| | F | η^2 | s_{η^2} | F | η^2 | s_{η^2} |
| <i>Xa</i> | 5,612 | 0,348 | 0,062 | 8,265 | 0,444 | 0,054 |
| <i>Xb</i> | 5,259 | 0,334 | 0,063 | 6,077 | 0,370 | 0,061 |
| <i>Xa+b</i> | 5,175 | 0,330 | 0,064 | 7,741 | 0,428 | 0,055 |
| K | 24,749 | 0,702 | 0,028 | 36,244 | 0,778 | 0,021 |
| <i>Xa+b</i> + K | 6,452 | 0,381 | 0,059 | 10,295 | 0,499 | 0,048 |
| <i>Xa/Xb</i> | 3,191 | 0,233 | 0,073 | 2,392 | 0,188 | 0,079 |
| <i>Xa+b/K</i> | 50,501 | 0,828 | 0,016 | 25,535 | 0,712 | 0,028 |
| ССК | 6,976 | 0,399 | 0,057 | 4,778 | 0,316 | 0,066 |
| АП | 4,306 | 0,291 | 0,068 | 3,012 | 0,223 | 0,074 |
| АК | 43,387 | 0,805 | 0,019 | 36,095 | 0,775 | 0,021 |
| pH | 12,905 | 0,551 | 0,043 | 6,343 | 0,377 | 0,059 |
| Б | 1,792 | 0,146 | 0,081 | 1,488 | 0,124 | 0,083 |
| П | 7,795 | 0,426 | 0,055 | 4,926 | 0,319 | 0,065 |
| А | 10,354 | 0,497 | 0,048 | 15,115 | 0,590 | 0,039 |

Примечание: F – критерий Фишера; $F_{0,05}$ – значение F на 5%-м уровне значимости; η^2 – сила влияния фактора; s_{η^2} – ошибка η^2 ; АП – активность пероксидазы, усл. ед.; АК – содержание аскорбиновой кислоты, $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$ воздушно-сухой массы; Б – содержание водорастворимых белков, $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$ воздушно-сухой массы; П – содержание пролина, $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$ воздушно-сухой массы; А – концентрация антоцианов, %.

В октябре содержание хлорофилла *a*, *b*, сумма хлорофиллов *a* и *b*, содержание каротиноидов и сумма фотосинтетических пигментов у сосны со светлыми семенами существенно больше по сравнению с формой с темным цветом семян (табл. 3). Однофакторный дисперсионный анализ подтверждает достоверное влияние фактора формы на эти показатели в октябре на 5%-м уровне значимости ($F = 6,61\text{--}17,81$; $F_{0,05} = 4,45$).

Таблица 3

Достоверность различий показателей фотосинтетического пигментного комплекса 1-летней хвои форм сосны с разным цветом семян (значения t-критерия Стьюдента, $t_{0,05} = 2,26$)

The significance of differences in the indices of the photosynthetic pigment complex of 1-year-old needles of pine forms with different seed colours (Student's t-test value, $t_{0,05} = 2,26$)

| Декада месяца | X_a | X_b | X_{a+b} | K | $X_{a+b} + K$ | X_a/X_b | X_{a+b}/K | ССК |
|---------------|-------|-------|-----------|------|---------------|-----------|-------------|------|
| III.05 | 0,76 | 0,60 | 0,72 | 1,58 | 0,94 | 0,08 | 1,02 | 0,05 |
| III.06 | 1,11 | 1,70 | 1,37 | 1,37 | 1,45 | 0,76 | 0,40 | 0,63 |
| II.07 | 1,81 | 1,37 | 1,80 | 1,93 | 1,84 | 0,15 | 0,34 | 0,02 |
| II.08 | 0,17 | 0,69 | 0,33 | 0,39 | 0,36 | 1,28 | 0,05 | 1,17 |
| III.09 | 1,38 | 0,77 | 1,20 | 1,39 | 1,27 | 0,16 | 0,33 | 0,13 |
| II.10 | 2,52 | 2,79 | 2,64 | 4,20 | 3,02 | 1,20 | 0,25 | 0,99 |
| III.11 | 0,61 | 0,27 | 0,33 | 0,45 | 0,37 | 1,51 | 0,02 | 1,41 |

В октябре 2019 г. количество выпавших осадков (99 мм) было значительно выше среднегогодового показателя для этого месяца (63 мм), что способствовало затоплению корневой системы сосны поверхностными водами с низким содержанием кислорода. Как следствие, наблюдалось существенное снижение содержания хлорофилла a по сравнению с сентябрем у сосны и со светлыми, и с темными семенами. При этом у формы с темным цветом семян по сравнению с сентябрем существенно уменьшилось также суммарное содержание зеленых пигментов. Вероятно, сосна с темной окраской семян сильнее реагирует на действие стрессовых факторов при большом количестве осадков в указанный период.

Антоцианы – пигменты из группы водорастворимых флавоноидов, содержатся почти во всех высших, а также низших растениях [37]. Нами не установлены достоверные различия содержания антоцианов в 1-летней хвое между формами со светлой и темной окраской семян на 5%-м уровне значимости t-критерия. У обеих форм наблюдаются существенные различия содержания антоцианов в конце весны и летом, с одной стороны, и осенью – с другой (рис. 2).

В мае–августе их концентрация в хвое значительно меньше по сравнению с сентябрем–ноябрем у форм как со светлой окраской семян, так и с темной (табл. 4).

Известно [47], что антоцианы непосредственно участвуют в детоксикации свободных радикалов, смягчают действие ультрафиолета и обладают антиоксидантной активностью в стрессовых условиях. Этим, вероятно, можно объяснить их значительное накопление осенью. Проведенный однофакторный дисперсионный анализ не выявил достоверного влияния фактора формы на содержание антоцианов в хвое на 5%-м уровне значимости F-критерия. Однако наблюдается зависимость этого показателя у обеих форм от сезонной изменчивости.

Ранее показано [6], что рН хвои сосны обыкновенной зависит от ее возраста и времени года: показатель изменчив во времени и относительно постоянен в период зимнего покоя. В период вегетации рН отражает содержание в хвое органических кислот: чем их меньше, тем выше рН. С возрастом у хвои снижается содержание воды и органических кислот, увеличиваются рН клеток и количество сахаров в период вегетации. Достоверные различия между рН гомогената 1-летней хвои для форм с разной окраской семян нами не выявлены (t-критерий, $p > 0,05$). В летние месяцы 2019 г. рН гомогената 1-летней хвои у форм сосны существенно ниже по сравнению с маем и осенью. Зависимость рН хвои от сезона подтверждается однофакторным дисперсионным анализом.

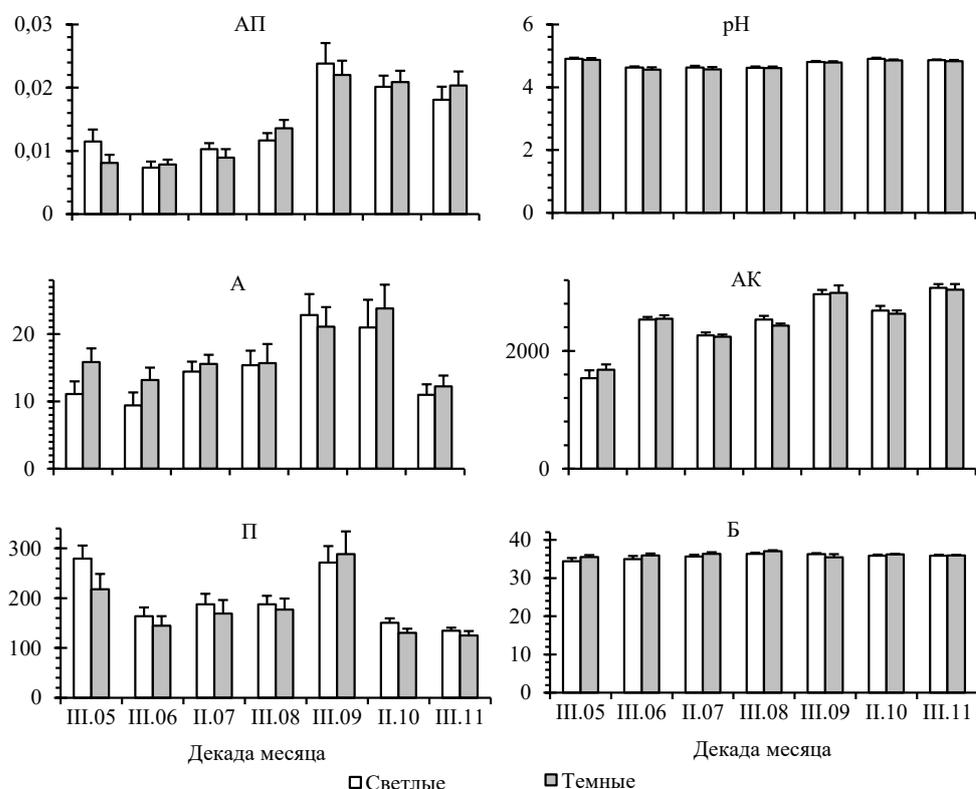


Рис. 2. Сезонная динамика биохимических показателей (среднее значение с ошибкой) 1-летней хвои у форм сосны с разным цветом семян (обозначения – см. табл. 2)

Fig. 2. The seasonal dynamics of the biochemical parameters (average value with error) of 1-year-old needles in pine forms with different seed colours (for legend – see Table 2)

Помимо оксидазной функции в процессах биологического окисления, пероксидазе принадлежит активная роль в общем метаболизме растительной клетки. Пероксидаза рассматривается как приспособительный фермент при кислородном голодании у растений [40]. Активность пероксидазы быстро повышается при любых воздействиях. Нами не выявлены достоверные различия пероксидазной активности между формами со светлыми и темными семенами на принятых уровнях значимости t-критерия. Наибольшая пероксидазная активность в хвое обеих форм в 2019 г. отмечается в сентябре–октябре, а наименьшая – в предзимний период (конец ноября), когда замедляются физиолого-биохимические процессы. У этих форм различия активности пероксидазы между сентябрем–октябрем и концом ноября достоверны. Однофакторный дисперсионный анализ подтверждает достоверное влияние сезонной изменчивости на активность пероксидазы. Усиление активности пероксидазы осенью можно рассматривать как защитную реакцию разных форм сосны, препятствующую развитию неконтролируемых окислительных процессов при ограниченном снабжении органов кислородом.

Таблица 4

Достоверность различий содержания стрессовых метаболитов, рН и активности пероксидазы 1-летней хвои за календарные периоды у сосны с разным цветом семян (значения t-критерия Стьюдента, $t_{0,05} = 2,26$)

The significance of differences in the content of stress metabolites, pH and peroxidase activity of 1-year-old needles over calendar periods in pine trees with different seed colours (Student's t-test value, $t_{0,05} = 2,26$)

| Сравниваемые периоды (декады месяцев) | АП | АК | рН | Б | П | А | |
|---------------------------------------|--------|------|-------|------|------|------|------|
| <i>Форма со светлыми семенами</i> | | | | | | | |
| III.05 | III.06 | 0,63 | 7,04 | 5,23 | 0,45 | 3,64 | 1,93 |
| | II.07 | 1,40 | 5,14 | 4,39 | 1,25 | 2,72 | 0,55 |
| | II.08 | 1,50 | 6,73 | 5,12 | 2,14 | 2,92 | 0,08 |
| | III.09 | 3,21 | 9,35 | 2,11 | 2,10 | 0,18 | 3,30 |
| | II.10 | 2,18 | 7,46 | 0,00 | 1,69 | 4,63 | 3,33 |
| | III.11 | 0,05 | 10,38 | 1,01 | 1,70 | 5,36 | 2,37 |
| III.06 | II.07 | 2,08 | 3,97 | 0,13 | 0,70 | 0,88 | 2,20 |
| | II.08 | 2,07 | 0,01 | 0,09 | 1,54 | 0,98 | 2,84 |
| | III.09 | 3,65 | 4,94 | 3,82 | 1,49 | 2,88 | 4,89 |
| | II.10 | 2,54 | 1,74 | 5,32 | 1,07 | 0,66 | 6,37 |
| | III.11 | 0,63 | 6,84 | 5,05 | 1,09 | 1,54 | 4,75 |
| II.07 | II.08 | 0,36 | 3,33 | 0,20 | 1,21 | 0,00 | 0,90 |
| | III.09 | 2,42 | 7,88 | 3,06 | 1,14 | 2,14 | 4,03 |
| | II.10 | 1,49 | 4,62 | 4,45 | 0,48 | 1,63 | 4,93 |
| | III.11 | 1,62 | 10,06 | 4,05 | 0,49 | 2,42 | 3,47 |
| III.08 | III.09 | 1,95 | 4,40 | 3,73 | 0,16 | 2,26 | 3,55 |
| | II.10 | 1,20 | 1,55 | 5,20 | 1,07 | 1,93 | 4,01 |
| | III.11 | 1,66 | 5,97 | 4,90 | 1,12 | 2,93 | 2,74 |
| III.09 | II.10 | 0,35 | 2,56 | 2,16 | 1,01 | 3,55 | 1,00 |
| | III.11 | 3,38 | 1,11 | 1,38 | 1,07 | 4,09 | 1,50 |
| II.10 | III.11 | 2,26 | 3,82 | 1,04 | 0,00 | 1,46 | 0,75 |
| <i>Форма с темными семенами</i> | | | | | | | |
| III.05 | III.06 | 0,98 | 7,98 | 3,25 | 0,63 | 2,04 | 0,18 |
| | II.07 | 0,12 | 5,77 | 3,20 | 1,29 | 1,20 | 0,45 |
| | II.08 | 0,05 | 7,64 | 3,43 | 2,77 | 1,09 | 2,94 |
| | III.09 | 1,48 | 8,48 | 1,20 | 0,05 | 1,28 | 5,33 |
| | II.10 | 1,96 | 9,03 | 0,30 | 1,30 | 2,77 | 5,84 |
| | III.11 | 1,40 | 10,38 | 0,57 | 0,76 | 2,92 | 4,75 |
| III.06 | II.07 | 1,04 | 4,37 | 0,11 | 0,63 | 0,75 | 0,71 |
| | II.08 | 0,75 | 1,69 | 0,55 | 2,07 | 1,11 | 3,68 |
| | III.09 | 2,30 | 3,20 | 2,57 | 0,52 | 2,90 | 5,90 |
| | II.10 | 2,67 | 1,09 | 3,52 | 0,49 | 0,67 | 6,73 |
| | III.11 | 0,37 | 4,43 | 3,19 | 0,08 | 0,92 | 5,28 |
| II.07 | II.08 | 0,04 | 3,61 | 0,43 | 1,48 | 0,22 | 2,43 |
| | III.09 | 1,73 | 5,75 | 2,50 | 0,99 | 2,25 | 4,95 |
| | II.10 | 2,18 | 6,03 | 3,48 | 0,37 | 1,38 | 5,37 |
| | III.11 | 1,58 | 7,89 | 3,14 | 1,01 | 1,56 | 4,37 |
| III.08 | III.09 | 1,33 | 4,31 | 2,66 | 1,90 | 2,19 | 3,20 |
| | II.10 | 1,80 | 3,14 | 4,07 | 3,25 | 1,99 | 3,29 |
| | III.11 | 1,06 | 6,04 | 3,55 | 4,22 | 2,19 | 2,60 |
| III.09 | II.10 | 0,59 | 2,61 | 1,23 | 0,90 | 3,41 | 0,38 |
| | III.11 | 2,67 | 0,34 | 0,81 | 0,55 | 3,51 | 0,52 |
| II.10 | III.11 | 2,99 | 3,74 | 0,39 | 1,46 | 0,45 | 0,20 |

Пролин накапливается в органах многих растений в ответ на экологический стресс [45]. Нами не установлены достоверные различия содержания пролина в 1-летней хвое между формами с разной окраской семян ($t < t_{0,05}$). Сезонная динамика концентрации пролина у сосны со светлыми и темными семенами схожа. Содержание пролина у обеих форм в мае 2019 г. существенно больше, чем в октябре–ноябре. Наибольшее содержание пролина отмечено в сентябре у сосны как со светлыми, так и с темными семенами, что существенно превышает этот показатель в октябре и ноябре. Меньше всего концентрация пролина в хвое обеих форм была в ноябре, по-видимому в связи с замедлением процессов метаболизма перед зимой. Методом однофакторного дисперсионного анализа подтверждено существенное влияние сезонной изменчивости на концентрацию пролина в 1-летней хвое разных форм сосны. Общие тенденции в сезонной динамике этого показателя не выявлены. С учетом ранее полученных результатов [26–29] можно сделать вывод, что содержание пролина в хвое – очень изменчивый показатель, резко реагирующий на действие стрессовых факторов.

Нами не установлены достоверные различия концентрации водорастворимых белков между формами с разным цветом семян при критических значениях t -критерия. Наибольшая концентрация водорастворимых белков в хвое у рассматриваемых форм наблюдалась в августе. Существенные различия содержания водорастворимых белков установлены между маем и августом, августом и октябрём, августом и ноябрём у сосны с темными семенами – в августе оно заметно выше. У сосны со светлыми семенами различия этого показателя между месяцами не достоверны на 5%-м уровне значимости t -критерия. Август 2019 г. был холоднее (11,4 °C) обычного (13,6 °C) и дождливее (103 против 67 мм). Вероятно, это стало одной из причин повышения содержания водорастворимых белков в данный период, поскольку плохие погодные условия еще более ухудшают кислородный режим почвы и усиливают гипоксию корневой системы. Учитывая значительный рост показателя у сосны с темной окраской семян, можно сказать, что эта форма сильнее реагирует на действие факторов внешней среды. По увеличению уровня водорастворимых белков правомерно судить об активации защитных реакций сосны [10].

Аскорбиновая кислота занимает доминирующее место во внутриклеточной и внеклеточной защите, являясь потенциальным донором атомов водорода и электронов, используемых для восстановления пероксида водорода или некоторых свободнорадикальных продуктов. Нами не выявлены достоверные различия содержания аскорбиновой кислоты в 1-летней хвое между формами сосны с разным цветом семян на 5%-м уровне значимости t -критерия. Наименьшее содержание аскорбиновой кислоты у обеих форм сосны в 2019 г. наблюдалось в мае. Установлены существенные различия концентрации аскорбиновой кислоты между маем и другими летними и осенними месяцами у разных форм. Различия этого показателя также существенны между большинством других месяцев за наблюдаемый нами период. Отмечены колебания содержания аскорбиновой кислоты в течение исследованного периода. Общий тренд градиента этого показателя у сосны со светлой и темной окраской семян и в разные календарные периоды отсутствует. Методом однофакторного дисперсионного анализа установлено достоверное влияние сезона на данный параметр.

Заключение

Исследованы адаптивные изменения биохимических показателей у форм сосны с разным цветом семян в условиях длительного избыточного увлажнения почв в северных широтах европейской части России. Показано влияние сезонной изменчивости на динамику фотосинтетического пигментного комплекса разных форм сосны. Повышенная температура воздуха в сентябре способствовала накоплению хлорофилла, что могло негативно отразиться на закаливании деревьев этих форм сосны при подготовке к зимнему сезону. Вместе с тем большее количество атмосферных осадков в октябре 2019 г. способствовало повышению дефицита кислорода в корнеобитаемой зоне торфяной почвы и привело к существенному снижению суммы зеленых пигментов у сосны с темным цветом семян. Вероятно, сосна с темной окраской семян сильнее реагирует на действие стрессовых факторов при большом количестве осадков в этот период.

У разных форм сосны наблюдается снижение соотношения хлорофиллов *a* и *b* в октябре–ноябре, которое связано с изменением функционирования фотосистемы II. Наибольшая доля хлорофиллов, локализованных в светособирающих комплексах хлоропластов, у сосны отмечена осенью, при относительно коротком световом дне, что свидетельствует о негативном влиянии экологических факторов на сосну в этот период. Доля хлорофиллов в светособирающих комплексах в среднем по месяцам (с мая по ноябрь) у форм с разным цветом семян колеблется в пределах 43–60 %, что связано с адаптацией фотосинтетического аппарата деревьев разных форм к световым условиям высоких широт и другим экологическим факторам.

Содержание каротиноидов в хвое разных форм повышается осенью после окончания активной вегетации, когда усиливается их защитная роль. Пониженная концентрация каротиноидов в летний сезон, вероятно, вызвана их интенсивным расходом на поддержание фотосинтетической роли хлорофилла *a* в условиях длительного избыточного увлажнения почв. Концентрация антоцианов в хвое разных форм в конце весны и в летний период ниже по сравнению с осенним периодом, что указывает на повышение антиоксидантной активности осенью в условиях длительного избыточного увлажнения почвы. Показатель рН 1-летней хвои у разных форм летом существенно ниже, чем в конце весны и осенью. Наибольшая пероксидазная активность хвои наблюдается осенью, в сентябре–октябре, что можно рассматривать как защитную реакцию разных форм на воздействие стрессовых факторов, препятствующую развитию неконтролируемых окислительных процессов при ограниченном снабжении органов кислородом в условиях длительного избыточного увлажнения почвы.

Содержание пролина в хвое – очень изменчивый показатель, резко реагирующий на действие стрессовых факторов. Характер изменчивости содержания пролина различен, общие закономерности в сезонной динамике этого показателя не выявлены. Как известно, реакции данного показателя на действие факторов внешней среды имеют неспецифический характер. В период с мая по ноябрь наблюдается тенденция более высокого содержания водорастворимых белков в хвое у сосны с темной окраской семян по сравнению с сосной со светлыми семенами. Особенно это проявляется у формы с темными семенами при повышении количества осадков в конце августа, что еще более ухудшает кислородный режим почвы и усиливает гипоксию корневой системы.

При холодной дождливой погоде в конце лета сосна с темным цветом семян сильнее реагирует на действия стрессовых факторов. Содержание аскорбиновой кислоты в хвое деревьев сосны в конце весны существенно ниже по сравнению с летним и осенним сезонами. Повышение этого показателя летом и, особенно, осенью свидетельствует о развитии защитных механизмов у сосны для предотвращения окислительного стресса при неблагоприятных метеоусловиях.

Сезонная изменчивость показателей фотосинтетического пигментного комплекса, кислотности, оксидазной активности и содержания стрессовых метаболитов в хвое разных форм сосны отражает их адаптацию и обеспечивает устойчивость сосновых лесов в условиях постоянного избыточного увлажнения почв.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Абдуллина Д.С., Петрова И.В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной по фенотипическим признакам на северо-восточном пределе ареала // Аграр. вестн. Урала. 2012. № 9(101). С. 34–36.
Abdullina D.S., Petrova I.V. Differentiation of Scots Pine Populations by Phenotypic Traits at the North-Eastern Areal Boundary. *Agrarnyj vestnik Urala* = Agrarian Bulletin of the Urals, 2012, no. 9(101), pp. 34–36. (In Russ.).
2. Анучин Н.П. Лесная таксация. 5-е изд., доп. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 552 с.
Anuchin N.P. *Forest Inventory*. 5th ed., enlarged. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1982. 552 p. (In Russ.).
3. Большой практикум «Биохимия». Лабораторные работы / сост. М.Г. Кусакина, В.И. Суворов, А.А. Чудинова. Пермь, 2012. 148 с.
“Biochemistry”. *Laboratory Works: Enlarged Tutorial*. Comp. by M.G. Kusakina, V.I. Suvorov, A.A. Chudinova. Perm', 2012. 148 p. (In Russ.).
4. Бояркин А.Н. Быстрый метод определения активности пероксидазы // Биохимия. 1951. Т. 16, вып. 4. С. 352–357.
Boyarkin A.N. A Fast Technique for Determining Peroxidase Activity. *Biokhimiya*, 1951, vol. 16, iss. 4, pp. 352–357. (In Russ.).
5. Васфилов С.П. Использование pH гомогената хвои для оценки воздействия диоксида серы на сосну // Экология. 1995. № 5. С. 347–350.
Vasfilov S.P. Using pH of Pine Needle Homogenate to Assess the Impact of Sulfur Dioxide on Pine. *Ekologiya* = Russian Journal of Ecology, 1995, no. 5, pp. 347–350. (In Russ.).
6. Васфилов С.П. Возрастная изменчивость хвои в кроне сосны обыкновенной // Лесоведение. 2014. № 6. С. 41–48.
Vasfilov S.P. Age Variability of Needles in Scots Pine Crown. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2014, no. 6, pp. 41–48. (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 Forest Woody Plants: Identification, Scaling and Use in Population Studies (by the Example of *Pinus sylvestris* L.). *Ekologiya* = Russian Journal of Ecology, 2001, no. 3, pp. 197–202. (In Russ.).
8. Воскресенская О.Л., Алябышева Е.А., Половникова М.Г. Большой практикум по биоэкологии. Ч. 1. Йошкар-Ола: Марийск. гос. ун-т, 2006. 107 с.
Voskresenskaya O.L., Alyabysheva E.A., Polovnikova M.G. *Enlarged Tutorial on Bioecology: Part 1*. Yoshkar-Ola, Mari State University Publ., 2006. 107 p. (In Russ.).

9. Зарубина Л.В., Хамитов Р.С. Сезонный рост сосны обыкновенной на заболоченных почвах Севера // Изв. вузов. Лесн. журн. 2021. № 3. С. 86–100.
- Zarubina L.V., Khamitov R.S. Seasonal Growth of Scots Pine under the Conditions of Water-Logged Soils of the North. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2021, no. 3, pp. 86–100. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2021-3-86-100>
10. 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. <http://dx.doi.org/10.15372/SEJ20180109>
- Kalugina O.V., Mikhailova T.A., Shergina O.V. Biochemical Adaptation of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) to Technogenic Pollution. *Sibirskij ekologicheskij zhurnal* = Contemporary Problems of Ecology, 2018, no. 1, pp. 98–110. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.15372/SEJ20180109>
11. Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 462 с.
- Kramer P.D., Kozlovskiy T.T. *Physiology of Woody Plants*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1983. 462 p. (In Russ.).
12. Красновский А.А. Синглетный молекулярный кислород. Механизмы образования и пути дезактивации в фотосинтетических системах // Биофизика. 1994. Т. 39, № 2. С. 236–250.
- Krasnovskiy A.A. Singlet Molecular Oxygen. Mechanisms of Formation and Pathways of Deactivation in Photosynthetic Systems. *Biofizika* = Biophysics, 1994, vol. 39, no. 2, pp. 236–250. (In Russ.).
13. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1972. 284 с.
- Mamaev S.A. *Forms of Intraspecific Variability of Woody Plants (by the Example of the Pinaceae Family in the Urals)*. Moscow, Nauka Publ., 1972. 284 p. (In Russ.).
14. 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. Seasonal Structural and Functional Changes in the Photosynthetic Apparatus of Evergreen Conifers. *Fiziologiya rastenij* = Russian Journal of Plant Physiology, 2009, vol. 56, pp. 607–615. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1021443709050045>
15. Молотков П.И., Патлай И.Н., Давыдова Н.И., Щепотьев Ф.Л., Ирошников А.И., Мосин В.И., Пирагс Д.М., Милютин Л.И. Селекция лесных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 224 с.
- Molotkov P.I., Patlaj I.N., Davydova N.I., Shchepot'ev F.L., Iroshnikov A.I., Mosin V.I., Pirags D.M., Milyutin L.I. *Selection of Forest Species*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1982. 224 p. (In Russ.).
16. 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.
- Murav'eva D.A., Bubenchikova V.N., Belikov V.V. Spectrophotometric Determination of the Amount of Anthocyanins in Blue Cornflower Flowers. *Farmakologiya*, 1987, vol. 36, no. 5, pp. 28–29. (In Russ.).
17. Паршевников А.Л. Руководство по полевому исследованию лесных почв. Архангельск: АИЛиЛХ, 1974. 46 с.
- Parshevnikov A.L. *Guide to the Field Study of Forest Soils*. Arkhangelsk, AILiLKh Publ., 1974. 46 p. (In Russ.).

18. Полевая геоботаника / под общ. ред. Е.М. Лавренко и А.А. Корчагина. Т. III. М.; Л.: Наука, 1964. 530 с.
Field Geobotany: vol. 3. Ed. by E.M. Lavrenko, A.A. Korchagin. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1964. 530 p. (In Russ.).
19. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 191 с.
Pravdin L.F. *Scots Pine. Variability, Intraspecific Taxonomy and Selection*. Moscow, Nauka Publ., 1964. 191 p. (In Russ.).
20. Практикум по физиологии растений / под ред. Н.Н. Третьякова. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Агропромиздат, 1990. 271 с.
Tutorial on Plant Physiology. Ed. by N.N. Tretyakov. 3rd ed., revised and enlarged. Moscow, Agropromizdat Publ., 1990. 271 p. (In Russ.).
21. 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 Gene Pool of Coniferous Species in the Urals*: Doc. Biol. Sci. Diss. Abs. Krasnoyarsk, 2000. 48 p. (In Russ.).
22. Софронова В.Е., Антал Т.К., Дымова О.В., Головки Т.К. Фотозащитные механизмы в фотосистеме II *Ephedra monosperma* в период формирования морозоустойчивого состояния // Физиология растений. 2014. Т. 61, № 6. С. 798–807.
Sofronova V.E., Antal T.K., Dymova O.V., Golovko T.K. Photoprotective Mechanisms in Photosystem II of *Ephedra monosperma* during Development of Frost Tolerance. *Fiziologiya rastenij* = Russian Journal of Plant Physiology, 2014, vol. 61, pp. 751–759. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1021443714060181>
23. Софронова В.Е., Дымова О.В., Головки Т.К., Чепалов В.А., Петров К.А. Адаптивные изменения пигментного комплекса хвои *Pinus sylvestris* при закаливании к низкой температуре // Физиология растений. 2016. Т. 63, № 4. С. 461–471.
Sofronova V.E., Dymova O.V., Golovko T.K., Chepalov V.A., Petrov K.A. Adaptive Changes in Pigment Complex of *Pinus sylvestris* Needles upon Cold Acclimation. *Fiziologiya rastenij* = Russian Journal of Plant Physiology, 2016, vol. 63, pp. 433–442. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1021443716040142>
24. Судаchkova Н.Е. Состояние и перспективы изучения влияния стрессов на древесные растения // Лесоведение. 1998. № 2. С. 3–9.
Sudachkova N.E. Status and Prospects of Studying the Effect of Stress on Woody Plants. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 1998, no. 2, pp. 3–9. (In Russ.).
25. Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. 2-е изд., перераб. и доп. М.: АН СССР, 1961. 144 с.
Sukachev V.N., Zonn S.V. *Methodological Guidelines for Studying Forest Types*. Moscow, USSR Academy of Science Publ., 1961. 144 p. (In Russ.).
26. Тарханов С.Н., Аганина Ю.Е., Пахов А.С. Сезонная изменчивость биохимических показателей и поврежденность разных форм сосны обыкновенной в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги // Лесн. вестн. / Forestry Bulletin. 2018. Т. 22, № 1. С. 5–12.
Tarkhanov S.N., Aganina Yu.E., Pakhov A.S. Seasonal Variability of Biochemical Characteristics and a Defect in the Needleless of Different Forms of *Pinus sylvestris* under Stress Conditions in the Northern Taiga. *Lesnoy vestnik* = Forestry Bulletin, 2018, vol. 22, no. 1, pp. 5–12. (In Russ.). <https://doi.org/10.18698/2542-1468-2018-1-5-12>
27. Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А., Аганина Ю.Е. Адаптивные реакции морфологических форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в стрессовых условиях северной тайги (на примере Северо-Двинского бассейна) // Сиб. экол. журн. 2018. Т. 25, № 4. С. 425–437.
Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A., Aganina Yu.E. Adaptive Responses of Morphological Forms of Pine (*Pinus sylvestris* L.) under Stressful Conditions of the Northern Taiga

(in the Northern Dvina Basin). *Sibirskij ekologicheskij zhurnal* = Contemporary Problems of Ecology, 2018, no. 4, pp. 425–437. (In Russ.). <https://doi.org/10.15372/SEJ20180404>

28. Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А., Аганина Ю.Е. Адаптация и морфологическое состояние разных форм сосны в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги // Лесоведение. 2022. № 1. С. 72–84.

Tarkhanov S.N., Pinaevskaya Ye.A., Aganina Yu.Ye. Adaptation and Morphology of Various Forms of Scots Pine under the Conditions of a Constant Excessive Moisture in the Northern Taiga's Soils. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2022, no. 1, pp. 72–84. (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0024114821060103>

29. Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А., Аншукова Ю.Е. Морфоструктурные особенности и изменчивость биохимических признаков форм *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в условиях избыточного увлажнения почв северной тайги // Растит. ресурсы. 2014. Т. 50, вып. 4. С. 567–578.

Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A., Anshukova Yu.E. Morphostructural Features and Variability of Biochemical Characters of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) Forms under Conditions of Excessive Moisture of Soils in the Northern Taiga. *Rastitelnye resursy*, 2014, vol. 50, iss. 4, pp. 567–578. (In Russ.).

30. Чиркова Т.В. Метаболизм этанола и лактата в тканях древесных растений, различающихся по устойчивости к недостатку кислорода // Физиология растений. 1975. Т. 22, № 5. С. 952–958.

Chirkova T.V. Metabolism of Ethanol and Lactate in Tissues of Woody Plants Differing in Their Tolerance to Oxygen Deficiency. *Fiziologiya rastenij* = Russian Journal of Plant Physiology, 1975, vol. 22, no. 5, pp. 952–958. (In Russ.).

31. Шульгин И.А. Растение и солнце. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 251 с.

Shul'gin I.A. *Plant and Sun*. Leningrad, Gidrometeoizdat Publ., 1973. 251 p. (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 // Ботан. журн. 2009. Т. 94, № 12. С. 1812–1820.

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

33. Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D. Rapid Determination of Free Proline for Water-Stress Studies. *Plant and Soil*, 1973, vol. 39, pp. 205–207. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>

34. Björkman O. Responses to Different Quantum Flux Densities. Physiological Plant Ecology I. *Encyclopedia of Plant Physiology*: vol. 12. Berlin, Heidelberg, Springer, 1981, pp. 57–107.

35. Black A.R., Subject J.R. Mechanisms of Stress-Induced Thermo- and Chemotolerances. *Stress Proteins. Induction and Functions*. Berlin, Springer, 1990, pp. 10–117.

36. Bohnert H.J., Nelson D.E., Jensen R.G. Adaptation to Environmental Stresses. *The Plant Cell*, 1995, vol. 7, iss. 7, pp. 1099–1111. <https://doi.org/10.1105/tpc.7.7.1099>

37. Davies K.M., Schwinn K.E. Molecular Biology and Biotechnology of Flavonoid Biosynthesis. *Flavonoids: Chemistry, Biochemistry and Applications*. London, CRC Press, 2006, pp. 143–218.

38. Edge R., Truscott G. Properties of Carotenoid Radicals and Excited States and Their Potential Role in Biological System. *Carotenoids, Physical, Chemical, and Biological Functions and Properties*. Landrum Dordrecht, Kluwer Acad. Publ., 2010, pp. 283–307.

39. Gatenby A.A., Donaldson G.K., Golubino P., LaRossa R.A., Lorimer G.H., Lubben T.H., Van Dyk T.K., Viitanen P.V. The Cellular Function of Chaperonins. *Stress Proteins*. Berlin, Heidelberg, Springer, 1990, pp. 57–69. https://doi.org/10.1007/978-3-642-75815-7_5

40. Gordon W.R., Henderson J.H. Isoperoxidases of (IAA Oxidase) Oxidase in Oat Coleoptiles. *Canadian Journal of Botany*, 1973, vol. 51, iss. 11, pp. 2047–2052. <https://doi.org/10.1139/b73-266>
41. Ivanov L.A., Ivanova L.A., Rochina 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. Levitt J. *Responses of Plants to Environmental Stresses. Vol. 1: Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses*. New York, Academic Press, 1980. 497 p.
43. Lichenthaler H.K. Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes. *Methods in Enzymology*, 1987, vol. 148, pp. 350–382. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
44. Mohr Y., Shopfer P. *Plant Physiology*. Berlin, Heidelberg, Springer, 1995. 629 p.
45. Roohi A., Nazish B., Nabgha-e-Amen, Malecha M., Waseem S. A Critical Review on Halophytes: Salt Tolerant Plants. *Journal of Medicinal Plants Research*, 2011, vol. 5(33), pp. 7108–7118. <https://doi.org/10.5897/JMPRX11.009>
46. Scheer H. The Pigments. *Light-Harvesting Antennas in Photosynthesis*. Dordrecht, Springer, 2003, vol. 13, pp. 29–81. https://doi.org/10.1007/978-94-017-2087-8_2
47. Smillie R.M., Hetherington S.E. Photoabatement by Anthocyanin Shields Photosynthetic Systems from Light Strees. *Photosynthetica*, 1999, vol. 36(3), pp. 451–463. <https://doi.org/10.1023/A:1007084321859>
48. Verhoeven A. Sustained Energy Dissipation in Winter Evergreens. *New Phytologist*, 2014, vol. 201, iss. 1, pp. 57–65. <https://doi.org/10.1111/nph.12466>

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