

УДК 581.5:58.087

DOI: 10.37482/0536-1036-2021-2-30-44

ОСОБЕННОСТИ АДАПТАЦИИ РАЗНЫХ ФОРМ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ ДЛИТЕЛЬНОГО ИЗБЫТОЧНОГО УВЛАЖНЕНИЯ ПОЧВ

С.Н. Тарханов, д-р биол. наук, ст. 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, 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; ResearcherID: [ABB-6305-2020](https://orcid.org/0000-0002-6069-8979)

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

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаврёрова УрО РАН, наб. Северной Двины, д. 23, г. Архангельск, Россия, 163000; e-mail: tarkse@yandex.ru, aviatorov8@mail.ru, julja-a30@rambler.ru

Аннотация. Внутрипопуляционная изменчивость биохимических признаков и камбиального роста отражает адаптационную способность деревьев сосны в разных условиях произрастания. В неблагоприятных условиях среды у них наблюдается генетически детерминированный процесс активации защитных систем. Структурно-функциональная перестройка ассимиляционного аппарата в связи с сезонным развитием обеспечивает повышение устойчивости деревьев и прохождение онтогенеза при воздействии стрессовых факторов в пределах нормы реакции. Целью исследований является изучение адаптационной способности сосны (*Pinus sylvestris* L.), различающейся формой апофиза семенных чешуй, в условиях длительного избыточного увлажнения почв северной тайги. Исследования проводили в кустарничково-сфагновых сосняках на болотных верховых торфяных почвах в устье р. Северная Двина. На пробных площадях выделяли деревья с элементарными вариациями (формами) апофиза семенных чешуй. Для определения биохимических признаков у 10 деревьев каждой из форм сосны, выделенных по типу апофиза, в разные календарные периоды (с мая по декабрь 2016 г.) отбирали образцы хвои 1, 2 и 3-летнего возраста. Спектрофотометрическим методом в хвое устанавливали содержание свободного пролина, водорастворимых белков, аскорбиновой кислоты. У 52 деревьев каждой из выделенных форм на высоте 1,3 м отбирали керны древесины и определяли ширину годичного слоя. Наряду с абсолютной величиной радиального прироста рассчитывали относительные дендрохронологические показатели. Метеорологические показатели на объектах исследований (температуру воздуха и количество осадков) определяли по данным метеостанции «Архангельск». В результате проведенных исследований выявлены сходство и различия деревьев неодинаковых форм в сезонной динамике содержания стрессовых метаболитов в хвое разного возраста в связи с метеорологическими факторами и фенологическими фазами развития вегетативных органов сосны в устье Северной Двины. Показано, что деревьям с «плоской» формой апофиза свойственно более интенсивное накопление в конце октября аскорбиновой кислоты и пролина в 2-летней хвое. Это свидетельствует о большей активации их защитных реакций перед перезимовкой по сравнению с деревьями с «выпуклой» формой апофиза. Установлены закономерности изменчивости камбиального роста деревьев разных форм во временных рядах. Выявлено, что деревья с плоской формой апофиза испытывают более сильное воздействие дезадаптирующих (стрессовых) факторов внешней среды.

Для цитирования: Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А., Аганина Ю.Е. Особенности адаптации разных форм сосны обыкновенной в условиях длительного избыточного увлажнения почв // Изв. вузов. Лесн. журн. 2021. № 2. С. 30–44. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-2-30-44

Финансирование: Исследования выполнены в рамках государственного задания ФИЦ комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лавёрова УрО РАН (проект № 0409-2019-0039; № ГР АААА-А18-118011690221-0).

Ключевые слова: сосна обыкновенная, форма апофиза семенных чешуй, биохимические показатели, радиальный прирост, адаптация, длительное избыточное увлажнение почвы.

Введение

Растения реагируют на стресс развитием устойчивости, что подразумевает биохимические, физиологические и морфологические изменения [36]. Известно, что растения используют ряд стратегий для адаптации метаболизма к неблагоприятным условиям среды и устойчивость к стрессу не ограничивается одним соединением или механизмом [34, 39].

Длительное избыточное увлажнение почвы приводит к корневой гипоксии, что вызывает нарушение кислородного режима в тканях древесных растений. В этих условиях деревья испытывают хронический стресс, который сопровождается изменением метаболических реакций у всего растительного организма [43]. При гипоксическом стрессе (не у всех видов и тканей древесных растений) наблюдаются повышение содержания сахаров, крахмала, аминокислот, белков, органических кислот анаэробной части цикла Кребса [15, 28, 32], этилена (у устойчивых к затоплению древесных растений [41]), снижение концентрации фосфосахаров, АДФ, АТФ [42]. При неблагоприятных условиях среды происходит накопление ацетилсалициловой кислоты в хвое сосны обыкновенной [16].

Процессы роста древесных растений, определяющие уровень их продуктивности, лимитируются экологическими условиями. Величина текущего прироста деревьев по диаметру ствола отражает аддитивное воздействие климатических, эдафических, ценологических и других факторов [7]. Колебания радиального прироста рассматриваются как результат адаптации древесных растений к изменяющимся условиям среды [23]. Вместе с тем внутривидовые формы сосны имеют различия в возрастной динамике радиального прироста, обусловленные их наследственными свойствами [18, 24]. На болотных почвах (т. е. в условиях длительного избыточного увлажнения) наблюдается ослабление камбиальной активности и замедление роста сосны. Одной из причин этого является низкая концентрация ауксинов в ее тканях в период вегетации [16].

Наиболее надежные морфологические маркеры наследственных признаков древесных растений – это характеристики генеративных органов. В частности, у рода *Pinus* наряду с другими проявлениями к ним можно отнести форму апофиза семенных чешуй шишек [8, 12, 14]. Различные формы имеют генетические особенности и могут по-разному реагировать на действие стрессовых факторов, что отражается на состоянии деревьев, их росте, репродуктивной способности и в целом на воспроизводстве и общей устойчивости популяций в разных экологических условиях. Тип семенных чешуй у многих видов семейства *Pinaceae* несет наибольший объем генетической информации, свойственный как самому виду, так и его внутривидовым формам, являясь

надежным феном при установлении таксономического положения [1]. Этот дискретный признак широко используется в диагностике и селекции внутривидовых разновидностей сосны обыкновенной [13].

Цель исследования – изучение адаптационной способности сосны (*Pinus sylvestris* L.), различающейся формой апофиза семенных чешуй, в условиях длительного избыточного увлажнения почв северной тайги.

Объекты и методы исследования

Исследования проводили в северотаежных кустарничково-сфагновых сосняках на болотных верховых торфяных почвах северной тайги устья р. Северная Двина. На пробных площадях, заложенных стандартными методами [10], выделяли деревья с элементарными вариациями (формами) апофиза семенных чешуй [14]. Для определения биохимических признаков у 10 деревьев каждой из форм, выделенных по типу апофиза (f. *gibba* Christ – «выпуклый», f. *plana* Christ – «плоский»), в 2016 г. отбирали образцы хвои 1, 2 и 3-летнего возраста. Учитывая сезонную изменчивость этих признаков, отбор образцов производили у одних и тех же деревьев в следующие периоды роста побегов: начало (середина мая), активный рост (конец июня), завершение роста в длину (середина июля), окончание вегетации (конец второй декады сентября), перед перезимовкой (конец октября), зимой (середина декабря). У 52 деревьев каждой из выделенных форм на высоте 1,3 м отбирали керны древесины. При этом различия деревьев в возрасте в подавляющем большинстве случаев не превышали 20 лет.

В лабораторных условиях спектрофотометрическим методом (с использованием спектрофотометра Nano Drop 2000 C) у разных форм сосны в хвое определяли содержание свободного пролина [25], водорастворимых белков (по методу Kalb, Bernlohr [4]), аскорбиновой кислоты [9]. Методом световой микроскопии (с точностью $\pm 0,05$ мм) измеряли ширину годичного слоя в двух взаимно перпендикулярных направлениях по сторонам света (С–Ю, В–З) [23, 27]. Перекрестную датировку осуществляли с использованием указательных дат. Колебания длины временных рядов радиального прироста не превышали 10 лет. Дендрохронологический анализ проводили с использованием средних значений годичного прироста каждого дерева и усредненных рядов абсолютного прироста разных форм сосны.

Степень надежности хронологии определяли с помощью критерия выраженного сигнала популяции (EPS – Expressed Population Signal), значение которого показывает, в какой степени реальная хронология отражает гипотетическую, представленную бесконечным количеством деревьев [26]. Методом 5-летнего скользящего сглаживания рассчитывали индекс прироста, обеспечивающий удаление возрастного тренда [3]. Для характеристики амплитуды колебаний прироста применяли коэффициент «чувствительности» дерева [22, 30]. Учитывая довольно невысокие значения этого коэффициента, в отдельные временные периоды дополнительно определяли индекс «стресса» [2]. Биологический смысл этого индекса заключается в отражении силы реакции дерева на воздействие дезадаптирующего фактора (стресса), проявляющейся в резком колебании радиального прироста и образовании аномальных по ширине колец древесины, компенсирующих технические перегрузки или повреждения.

Градацию значений индекса стресса (I_s) проводили по методике С.П. Арефьева [2]: $I_s < 0,20$ – низкий; $I_s = 0,20–0,29$ – средний; $I_s = 0,30–0,39$ – высокий; $I_s > 0,40$ – очень высокий уровень стресса. Метеорологические показатели на объектах исследований (температура воздуха, количество осадков) определяли по данным метеостанции «Архангельск».

Результаты исследования и их обсуждение

Известно, что сезонная динамика физиолого-биохимических процессов имеет решающее значение при адаптации и развитии устойчивости древесных растений к воздействию внешних факторов [45]. Аскорбиновая кислота наряду с другими соединениями участвует в регуляции окислительно-восстановительного потенциала, с которым связана активность многих ферментов и физиолого-биохимических реакций, в том числе таких жизненно необходимых, как фотосинтез и дыхание. Содержание этого вещества зависит от условий произрастания и физиологического состояния растений [21]. Показано его участие в адаптивных реакциях деревьев [5]. Анализ средних значений выявил существенные сезонные различия по содержанию аскорбиновой кислоты в хвое 1, 2 и 3-летнего возраста у деревьев сосны с разной формой апофиза семенных чешуй между летними месяцами и декабрем (t-критерий; $p < 0,05$) (рис. 1). В зимний период наблюдается снижение ее концентрации.

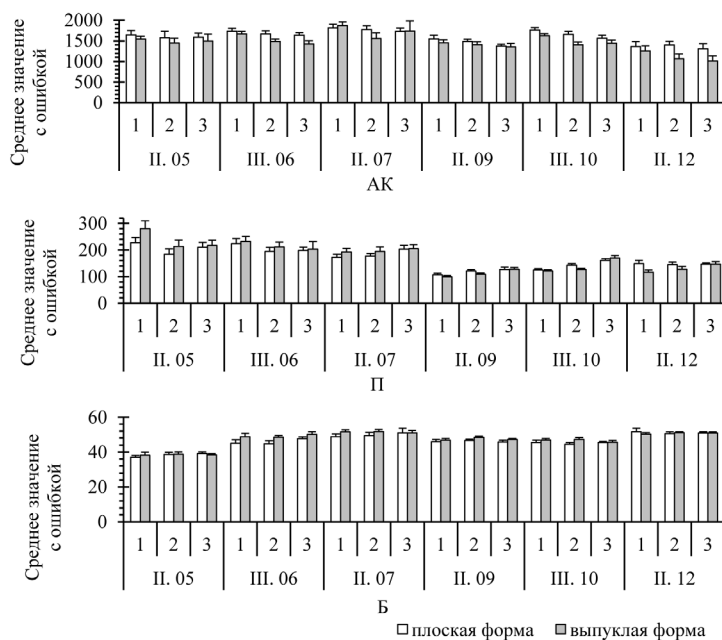


Рис. 1. Сезонная динамика биохимических параметров хвои в 2016 г. (содержание $\mu\text{г}\cdot\text{г}^{-1}$ воздушно-сухой массы: АК – аскорбиновой кислоты; П – пролина; Б – водорастворимых белков; 1, 2, 3 – 1, 2 и 3-летняя хвоя соответственно; II.05 – II.12 – декада, месяц)

Fig. 1. Seasonal dynamics of the needle biochemical parameters in 2016 (content, $\mu\text{g/g}$ air dry weight: АК – ascorbic acid; П – proline; Б – water-soluble proteins; 1, 2, 3 – 1, 2, 3-year-old needles, respectively; II.05–II.12 – ten-day period and month)

Характер сезонной динамики содержания аскорбиновой кислоты в 1-летней хвое в 2016 г. отличается от изменчивости ее концентрации в 2014 и 2015 гг., когда наибольшее содержание наблюдалось в осенний период [18, 19]. В 2016 г. наибольшее содержание аскорбиновой кислоты в хвое деревьев разных форм отмечалось в июле. В этом году данный месяц отличался более высоким количеством осадков (118,7 мм) по сравнению с июлем 2015 г. (44,5 мм) и 2014 г. (8,0 мм) и средними многолетними показателями (64,0 мм). По-видимому, динамика накопления аскорбиновой кислоты зависит от метеорологических условий в тот или иной год. Большое количество осадков летом способствует повышению дефицита кислорода в верхнем слое почвы, что приводит к усилению корневой гипоксии у деревьев сосны. Это активизирует накопление аскорбиновой кислоты как антиоксиданта растительных клеток. Уменьшение ее содержания в период зимнего «покоя» связано со снижением активности физиолого-биохимических процессов у сосны и уменьшением роли этого соединения в регуляции окислительно-восстановительного потенциала. По мере прохождения процессов закалывания и осенней подготовки к перезимовке защитные реакции сосны замедляются. У сосны с плоской формой апофиза накопление аскорбиновой кислоты перед перезимовкой (конец октября) происходит более интенсивно по сравнению с сосной, имеющей выпуклую форму апофиза (t -критерий, $p < 0,05$). Это свидетельствует о более высокой активности работы антиоксидантной системы дерева. У сосны с выпуклым апофизом в конце июня содержание аскорбиновой кислоты в однолетней хвое существенно больше, чем в хвое трехлетнего возраста ($t > t_{0,05}$). У сосны с плоской формой апофиза эти различия недостоверны на 5 %-м уровне значимости ($t < t_{0,05}$). Более высокое содержание аскорбиновой кислоты в молодой хвое по сравнению с более старой хвоей у сосны с выпуклым типом апофиза свидетельствует о ее большей физиолого-биохимической активности в этот период.

Аминокислоты в процессе биосинтеза древесины у многолетних древесных пород, с одной стороны, участвуют в составе белков клеточных стенок, с другой – значительное их количество используется на построение белковых структур цитоплазмы клеток вновь формирующихся побегов и клеток годичного слоя [16]. Пролин, который накапливается в органах многих видов растений из-за нестабильности экологической ситуации, часто оценивается как стрессовый маркер [38]: может выступать в качестве сигнальной молекулы, быть модулятором пролиферации и гибели клеток [40]. У обеих форм установлены существенные различия содержания пролина в хвое одного возраста между весенне-летним и осенне-зимним периодами в 2016 г. (t -критерий; $p < 0,05$). Концентрация пролина в 1, 2 и 3-летней хвое в весенне-летний сезон больше. Ранее нами отмечалось [19] повышенное содержание пролина в 1-летней хвое в период весеннего развития у деревьев сосны разных форм (в конце мая–начале июня 2013–2015 гг.). Увеличение количества свободных аминокислот (в том числе пролина) может происходить как из-за разрушения, так и из-за ингибирования синтеза белков [16]. В весенний период повышается уровень почвенных вод. В июле 2016 г. выпало большое количество осадков (почти в 2 раза выше нормы). Все это способствовало усилению корневой гипоксии и, как следствие, развитию защитных реакций у деревьев сосны в весенне-летний сезон.

Концентрация пролина в хвое разного возраста может значительно различаться. У сосны с выпуклой формой апофиза в хвое 3-летнего возраста концентрация пролина осенью больше по сравнению с 1- и 2-летней хвоей (t -критерий; $p < 0,05$). У деревьев с плоской формой апофиза перед перезимовкой (конец

октября) содержание пролина в хвое 1-летнего возраста существенно меньше, чем в 2- и 3-летней хвое ($t > t_{0,05}$). Это свидетельствует об активации защитных реакций более старой хвои в осенний период. Установлены существенные различия концентрации пролина в 2-летней хвое перед перезимовкой (конец октября) между выборками деревьев разных форм ($t > t_{0,05}$). В хвое сосны с плоской формой апофиза концентрация пролина в этот период больше по сравнению с сосной с выпуклым апофизом. Увеличение концентрации пролина в хвое свидетельствует о повышении роли его антиоксидантных функций в ответ на экологический стресс [38].

В процессе адаптации растений, в том числе хвойных, к изменяющимся условиям происходит формирование новых изоэнзимов или стрессовых белков [33, 35, 37]. В хвое одного и того же возраста у обеих форм сосны установлены достоверные различия между концентрацией водорастворимых белков в мае и их содержанием в другие месяцы (t -критерий; $p < 0,05$). Довольно выраженный весенний минимум содержания водорастворимых белков в 1, 2 и 3-летней хвое у деревьев обеих форм может указывать на их нормальное физиологическое состояние в этот период. Май 2016 г. в районе исследования был почти в 2 раза теплее (температура $t = 11,5$ °C) обычного ($t = 6,0$ °C). Сумма осадков в этот месяц была ниже (22 мм) нормы приблизительно в 2 раза (46 мм). Очень теплая и сухая весна способствовала активации физиологических процессов весеннего развития сосны, произрастающей на избыточно увлажненной почве. Эти условия (в первую очередь повышение температуры) замедляли синтез водорастворимых белков в данный период. Увеличение их содержания в другие месяцы свидетельствует об активации защитных реакций деревьев [11]. Можно предполагать, что значительное повышение содержания водорастворимых белков в июле обусловлено увеличением дефицита кислорода для корневой системы сосны в связи с большим количеством осадков, выпавших в этом месяце в 2016 г. Существенное увеличение концентрации этих веществ в зимний период связано со сменой фенологического состояния деревьев при переходе к зимнему покою [17]. Предполагается, что устойчивость к низким температурам обеспечивается как снижением интенсивности процессов метаболизма, так и синтезом различных соединений, в том числе белков, обладающих криозащитным действием [46]. Существенные различия содержания водорастворимых белков в хвое 1, 2 и 3-летнего возраста не установлены ($t < t_{0,05}$). Достоверные различия этого показателя между анализируемыми формами ($t < t_{0,05}$) также не выявлены.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа подтверждают достоверность данных о сезонных изменениях содержания аскорбиновой кислоты, пролина и водорастворимых белков ($F = 3,5-35,6$; $F_{0,05} = 2,3$) в хвое разного возраста у деревьев обеих форм. Влияние возраста хвои на изменчивость содержания аскорбиновой кислоты значимо в начале лета ($F = 3,18$; $F_{0,05} = 3,17$). Методом двухфакторного анализа доказано влияние возраста хвои у деревьев разных форм на накопление пролина весной и осенью ($F = 3,3-23,9$; $F_{0,05} = 3,2$).

Установлено, что показатель оценки надежности хронологий у форм с разным типом апофиза имеет высокие значения (для выпуклого – $EPS = 0,92$; для плоского – $EPS = 0,90$). Это указывает на достаточную представленность рядов радиального прироста в выборках деревьев ($EPS > 0,85$). На верховых торфяных почвах во временной динамике радиального прироста в молодом возрасте (до 20 лет) наблюдается доминирование в росте сосны с выпуклым апофизом по сравнению с плоским ($t = 8,03$; $t_{0,001} = 3,39$) (рис. 2).

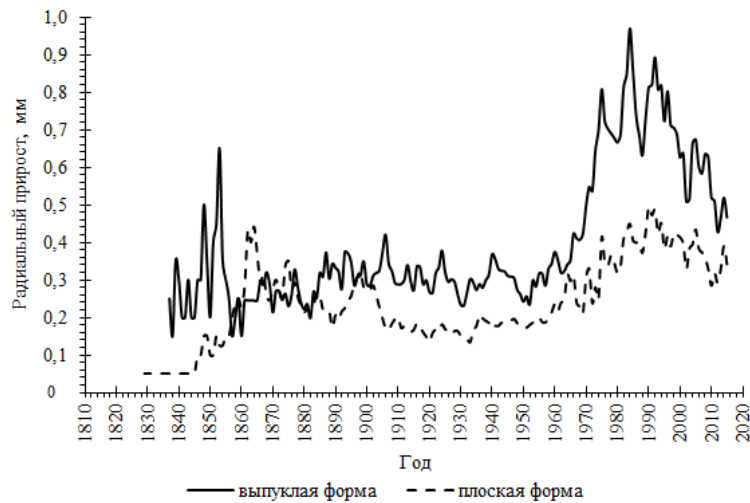


Рис. 2. Динамика радиального прироста

Fig. 2. Dynamics of radial growth

В 20–70-летнем возрасте значения этого показателя близки. С повышением возраста сосны с выпуклым типом апофиза имеет существенное преимущество в величине радиального прироста по сравнению с сосной с плоским апофизом ($t = 6,36$; $t_{0,001} = 3,39$). В возрасте 150–160 лет для обеих форм характерно снижение радиального прироста. Среднее значение радиального годовичного прироста во временном ряду деревьев сосны с плоской формой апофиза в 175–180-летнем возрасте в 2 раза ниже ($(0,32 \pm 0,02)$ мм), чем у деревьев с выпуклым апофизом ($(0,64 \pm 0,04)$ мм) ($t = 6,40$; $t_{0,001} = 3,39$). Выборочные дисперсии радиального прироста у этих форм достоверно различаются на 1-м % уровне значимости ($F = 3,28$; $F_{0,01} = 1,9$). Это соответствует ранее полученным нами результатам о преимуществе в росте сосны с выпуклой формой апофиза в 60–70-летнем возрасте в условиях длительного избыточного увлажнения почв северной тайги [20]. Вместе с тем ростовые реакции деревьев разных форм во временных рядах проявляются по-разному. Временная последовательность радиального годовичного прироста может рассматриваться, в частности, как аддитивная результирующая влияния факторов внешней среды и возрастающих биологических трендов. Последние обусловлены природой линии «большого роста» и наличием временной цикличности в приросте деревьев [6, 7].

За последние 50 лет средние значения радиального годовичного прироста на верховых торфяных почвах у сосны с выпуклой формой апофиза составляют 0,65 мм, а у сосны с плоским апофизом – 0,36 мм. Среднегодовая температура воздуха за данный период – 1,3 °С, годовая сумма осадков – 581 мм. Максимальные значения радиального прироста у сосны с выпуклым (0,97 мм) и плоским (0,45 мм) апофизом наблюдались в 1984 г. По сравнению со средними многолетними показателями в этот год отмечались повышенная температура воздуха (1,6 °С) и близкая к ним сумма осадков (606 мм). Минимальные значения радиального прироста у сосны с выпуклым (0,42 мм) и плоским (0,21 мм) типом апофиза наблюдались в 1969 г. В этот год отмечались низкая среднегодовая температура (–1,4 °С) и пониженное количество осадков (465 мм) (рис. 3).

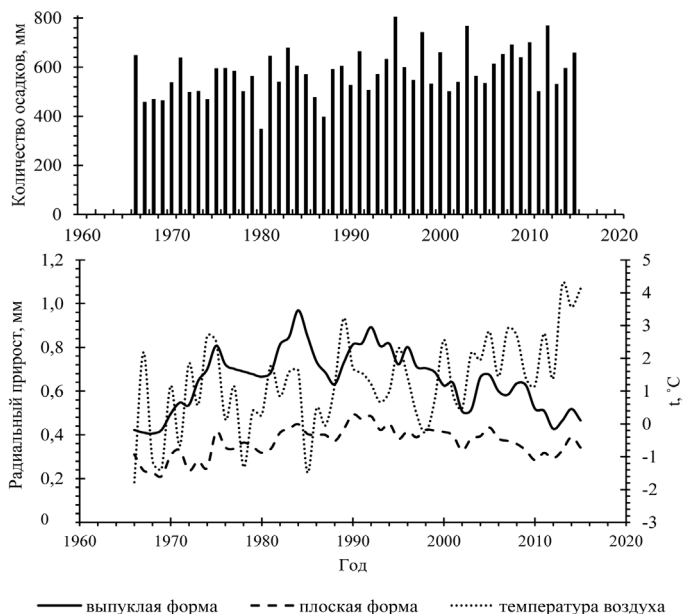


Рис. 3. Динамика радиального роста и среднегодовых значений метеопараметров

Fig. 3. Dynamics of radial growth and average annual values of meteorological parameters

Средние значения индекса радиального прироста I в выборках деревьев разных форм не различаются ($I = 101\%$), однако у сосны с выпуклым типом апофиза диапазон колебаний этого показателя несколько больше ($I = 53 \dots 167\%$), чем у сосны с плоским апофизом ($I = 71 \dots 167\%$). Средние значения коэффициента чувствительности (K_s) деревьев этих форм близки, однако минимальные и максимальные значения этого коэффициента у деревьев с выпуклым апофизом за все годы (1829–2015 гг.) и за период с 1986 по 2015 г. ниже по сравнению с деревьями с плоским апофизом (рис. 4).

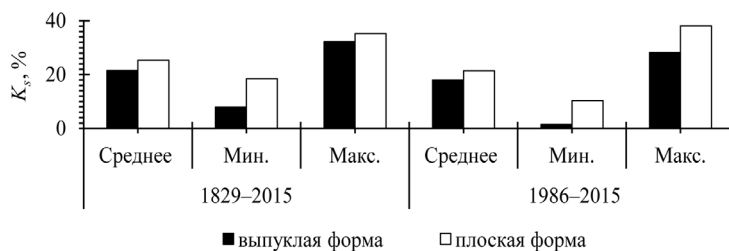


Рис. 4. Коэффициент чувствительности: среднее, минимальное и максимальное значения по годам

Fig. 4. Coefficient of tree sensitivity: average, minimum and maximum values by years

Учитывая довольно низкие значения коэффициента чувствительности радиального прироста у деревьев рассматриваемых форм сосны и руководствуясь общепринятыми представлениями [29], можно предполагать, что влияние

климатических и других внешних факторов в условиях длительного избыточного увлажнения почвы в основном проявляется довольно слабо. В результате анализа временной динамики индекса стресса, фиксирующего аномальные флуктуации годичного прироста, выявлены различия деревьев с неодинаковой формой апофиза по устойчивости к воздействию стрессовых факторов (рис. 5).

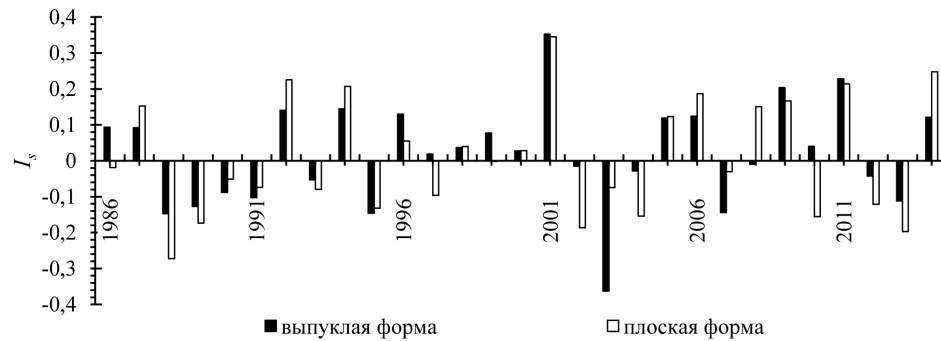


Рис. 5. Индекс стресса в период с 1986 по 2014 г.

Fig. 5. Stress index from 1986 to 2014

Среднее значение по модулю индекса стресса (за 1986–2015 г.) у сосны с выпуклым типом апофиза существенно ниже ($0,23 \pm 0,01$), чем у сосны с плоским апофизом ($0,30 \pm 0,01$) ($t = 3,64$; $t_{0,001} = 3,39$). Если ориентироваться на шкалу С.П. Арефьева [2], то можно полагать, что деревья с плоской формой апофиза были более подвержены стрессу в этот период.

У разных форм в период с 2011 по 2015 г. выявлены умеренные положительные линейные корреляции абсолютной величины годичного прироста со среднегодовой температурой воздуха ($r = 0,46 \dots 0,55$). Установлены тесные отрицательные связи между радиальным приростом и годовой суммой осадков ($r = -0,90 \dots -0,94$; $p < 0,05$), а также количеством осадков в начале вегетации (май–июнь) ($r = -0,98 \dots -0,99$; $p < 0,05$) и за весь вегетационный период (с мая по сентябрь) ($r = -0,73 \dots -0,80$; $p < 0,05$). Следовательно, в условиях избыточного увлажнения почв северной тайги понижение температуры воздуха и увеличение количества осадков отрицательно влияют на радиальный прирост у разных форм сосны. Вместе с тем ростовые реакции деревьев разных форм на воздействие температуры воздуха в стрессовых условиях проявляются позднее. Вероятно, это связано с деятельностью регуляторов роста [44]. Известна роль ауксина в инициации камбиальной деятельности [31]. Изменение концентрации этого гормона в радиальном направлении прямо соответствует камбиальному росту [16]. По-видимому, ауксин дает положительный сигнал к развитию ксилемы [44]. Как установлено [16], хвоя болотной сосны бедна ауксином, что также может способствовать торможению реакций радиального прироста древесины на изменение температуры.

Заключение

Внутрипопуляционная изменчивость биохимических признаков и камбиального роста отражает адаптационную способность деревьев сосны в разных условиях произрастания. В неблагоприятных условиях среды у них наблюдается генетически детерминированный процесс активации защитных систем.

Большое количество осадков в июле способствует повышению дефицита кислорода в корнеобитаемой зоне почвы, что приводит к усилению корневой гипоксии деревьев сосны, вызывающей активацию аскорбиновой кислоты как антиоксиданта растительных клеток. Перед перезимовкой у деревьев с плоским типом апофиза накопление аскорбиновой кислоты происходит интенсивнее, чем у сосны с выпуклым апофизом. Это свидетельствует о более высокой активности работы ее антиоксидантной системы в этот период. Наибольшее содержание пролина наблюдается в весенний сезон, когда влияние стрессовых факторов в условиях избыточного увлажнения почвы более выражено. Судя по тому, что содержание пролина в 2-летней хвое выше, сосна с плоской формой апофиза перед перезимовкой испытывает более сильный стресс по сравнению с сосной с выпуклым апофизом. В условиях очень теплой и сухой весны синтез водорастворимых белков в хвое сосны на избыточно увлажненных почвах замедляется. Увеличение их концентрации в другие месяцы свидетельствует об активации защитных реакций деревьев сосны.

Реакции камбиального роста у деревьев, выделенных по форме апофиза, во временных рядах проявляются по-разному. Средняя величина радиального годичного прироста у сосны с плоским апофизом в 175–180-летнем возрасте значительно меньше, чем у сосны с выпуклым апофизом. Она имеет меньшие средние значения индекса стресса во временных рядах радиального прироста по сравнению с сосной с плоским апофизом. Последняя подвержена более сильному воздействию дезадаптирующих (стрессовых) факторов в данных лесорастительных условиях. Понижение температуры воздуха и увеличение количества осадков отрицательно влияют на радиальный прирост.

Различия деревьев с разной формой апофиза семенных чешуй в сезонной изменчивости содержания стрессовых метаболитов в 1, 2 и 3-летней хвое и возрастной динамике камбиального роста характеризуют особенности адаптации сосны в стрессовых условиях. Это следует учитывать при проведении селекционно-лесоводственных мероприятий, направленных на повышение устойчивости и сохранение биоразнообразия лесов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. *Абатuroва М.П.* Исследование элементарных морфологических признаков ели обыкновенной // Научные основы селекции хвойных древесных пород. М.: Наука, 1978. С. 87–98. [Abaturova M.P. Study of Primary Morphological Traits of Norway Spruce. *Research Basis of Selection of Coniferous Woody Species*. Moscow, Nauka Publ., 1978, pp. 87–98].
2. *Арефьев С.П.* Оценка устойчивости кедровых лесов Западно-Сибирской равнины // Экология. 1997. № 3. С. 175–183. [Aref'ev S.P. Assessment of the Stability of the Siberian Stone Pine Forests in the Western Siberian Plain. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology], 1997, no. 3, pp. 175–183].

3. Битвинская Т.Т. Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 172 с. [Bitvinskaya T.T. *Dendroclimatic Studies*. Leningrad, Gidrometeoizdat Publ., 1974. 172 p.].

4. Большой практикум «Биохимия». Лабораторные работы / сост. М.Г. Кусакина, В.И. Суворов, А.А. Чудинова. Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т, 2012. 148 с. [Large Workshop "Biochemistry". Laboratory Classes. Content by M.G. Kusakina, V.I. Suvorov, A.A. Chudinova. Perm, PSU Publ., 2012. 148 p.].

5. Бухарина И.Л., Кузьмин П.А., Шарифуллина А.М. Содержание низкомолекулярных органических соединений в листьях деревьев при техногенных нагрузках // Лесоведение. 2014. № 2. С. 20–26. [Bukharina I.L., Kuz'min P.A., Sharifullina A.M. Organic Low Molecular Weight Compounds Contents of Tree Leaves under Technogenic Press. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2014, no. 2, pp. 20–26].

6. Ваганов Е.А., Терсков И.А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец. Новосибирск: Наука, 1977. 93 с. [Vaganov E.A., Terskov I.A. *Analysis of Tree Growth by the Structure of Tree Rings*. Novosibirsk, Nauka Publ., 1977. 93 p.].

7. Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазера В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 с. [Vaganov E.A., Shiyatov S.G., Mazera V.S. *Dendroclimatic Studies in Ural-Siberian Subarctic*. Novosibirsk, Nauka Publ., 1996. 246 p.].

8. 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]. DOI: [10.1023/A:1011310111062](https://doi.org/10.1023/A:1011310111062)

9. Воскресенская О.Л., Алябыхева Е.А., Половникова М.Г. Большой практикум по биоэкологии. Ч. 1. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. 108 с. [Voskresenskaya O.L., Alyabysheva E.A., Polovnikova M.G. *Large Workshop on Bioecology*. Part 1. Yoshkar-Ola, MarSU Publ., 2006. 108 p.].

10. ГОСТ 16128–70. Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки. М.: Изд-во стандартов, 1971. 23 с. [State Standard. *GOST 16128–70. Forest Management Trial Areas. Methods of Laying out*. Moscow, Izdatel'stvo standartov, 1971. 23 p.].

11. 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]. DOI: [10.15372/SEJ20180109](https://doi.org/10.15372/SEJ20180109)

12. 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 (on the Example of the Pinaceae Family in the Urals)*. Moscow, Nauka Publ., 1972. 284 p.].

13. Молотков П.И., Патлай И.Н., Давыдова Н.И. и др. Селекция лесных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 224 с. [Molotkov P.I., Patlay I.N., Davydova N.I. et al. *Breeding of Forest Species*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1982. 224 p.].

14. 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.].

15. Судачкова Н.Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск: Наука, 1977. 222 с. [Sudachkova N.E. *Metabolism of Conifers and Wood Formation*. Novosibirsk, Nauka Publ., 1977. 222 p.].

16. Судачкова Н.Е., Милютина 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.].

17. Табаленкова Г.Н., Малышев Р.В., Кузиванова О.А., Атоян М.С. Сезонные изменения содержания растворимых белков и свободных аминокислот в почках некоторых древесных растений // Растительные ресурсы. 2019. Т. 55, № 1. С. 113–121. [Tabalenkova G.N., Malyshev R.V., Kuzivanova O.A., Atojan M.S. Seasonal Changes in Soluble Protein and Free Amino Acid Content in Buds of Some Woody Plants. *Rastitelnye Resursy*, 2019, vol. 55, no. 1, pp. 113–121]. DOI: [10.1134/S0033994619010126](https://doi.org/10.1134/S0033994619010126)

18. 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 Needles 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]. DOI: [10.18698/2542-1468-2018-1-5-12](https://doi.org/10.18698/2542-1468-2018-1-5-12)

19. 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). *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal* [Contemporary Problems of Ecology], 2018, vol. 25, no. 4, pp. 425–437]. DOI: [10.15372/SEJ20180404](https://doi.org/10.15372/SEJ20180404)

20. Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А., Аншуклова Ю.Е. Морфоструктурные особенности и изменчивость биохимических признаков форм *Pinus sylvestris* (*Pineceae*) в условиях избыточного увлажнения почв северной тайги // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50, № 4. С. 567–578. [Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A., Anshukova Yu.E. Morpho-Structural Features and Variability of Biochemical Characters of *Pinus sylvestris* (*Pineceae*) Variants under Overwetting of Soils in the Northern Taiga. *Rastitelnye Resursy*, 2014, vol. 50, no. 4, pp. 567–578].

21. Чупахина Г.Н., Масленников П.В. Адаптация растений к нефтяному стрессу // Экология. 2004. № 5. С. 330–335. [Chupakhina G.N., Maslennikov P.V. Plant Adaptation to Oil Stress. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology], 2004, no. 5, pp. 330–335]. DOI: [10.1023/B:RUSE.0000040681.75339.59](https://doi.org/10.1023/B:RUSE.0000040681.75339.59)

22. Шиятов С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 137 с. [Shiyatov S.G. *Dendrochronology of the Upper Forest Boundary in the Ural*. Moscow, Nauka Publ., 1986. 137 p.].

23. Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., Мазера В.С., Наурызбаев М.М., Хантемиров Р.М. Методы дендрохронологии. Ч. 1. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Красноярск: Краснояр. гос. ун-т, 2000. 80 с. [Shiyatov S.G., Vaganov E.A., Kirilyanov A.V., Kruglov V.B., Mazera V.S., Naurzabayev M.M., Khantemirov R.M. *Methods of Dendrochronology*. Part 1. The Basics of Dendrochronology. Collection and Obtaining of Tree-Ring Information. Krasnoyarsk, KSU Publ., 2000. 80 p.].

24. Щекалев Р.В., Тарханов С.Н. Радиальный прирост сосны обыкновенной при аэротехногенном загрязнении в бассейне Северной Двины // Лесоведение. 2007. № 2. С. 45–50. [Shchekalev R.V., Tarkhanov S.N. The Radial Increment of *Pinus sylvestris* under Aerotechnogenic Pollution in the Severnaya Dvina River Basin. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2007, no. 2, pp. 45–50].

25. 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. DOI: [10.1007/BF00018060](https://doi.org/10.1007/BF00018060)
26. Cook E., Briffa K., Shiyatov S., Mazepa V., Jones P.D. Data Analysis. *Methods of Dendrochronology*. Ed. by E.R. Cook, L.A. Kairiukstis. Dordrecht, Springer, 1990, pp. 97–162. DOI: [10.1007/978-94-015-7879-0_3](https://doi.org/10.1007/978-94-015-7879-0_3)
27. Cook E.R. *A Time Series Analysis Approach to Tree Ring Standardization*. Thesis, PhD in Watershed Management. Tucson, University of Arizona, 1985. 171 p. Available at: <https://lrr.arizona.edu/sites/lrr.arizona.edu/files/bibliodocs/CookER-Dissertation.pdf> (accessed 13.12.19).
28. Crawford R.M.M., Baines M.A. Tolerance of Anoxia and the Metabolism of Ethanol in Tree Roots. *New Phytologist*, 1977, vol. 79, iss. 3, pp. 519–526. DOI: [10.1111/j.1469-8137.1977.tb02236.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1977.tb02236.x)
29. Ferguson C.W. A 7104-Year Annual Tree-Ring Chronology for Bristlecone Pine, *Pinus Aristata*, from the White Mountains, California. *Tree-Ring Bulletin*, 1969, vol. 29, no. 3-4, pp. 3–29.
30. Fritts H.C. *Tree Rings and Climate*. London, Academic Press. 1976. 567 p.
31. Hejnowicz A., Tomaszewski M. Growth Regulators and Wood Formation in *Pinus Silvestris*. *Physiologia Plantarum*, 1969, vol. 22, iss. 5, pp. 984–992. DOI: [10.1111/j.1399-3054.1969.tb07456.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1969.tb07456.x)
32. Huang B., Johnson J.W. Root Respiration and Carbohydrate Status of Two Wheat Genotypes in Response to Hypoxia. *Annals of Botany*, 1995, vol. 75, iss. 4, pp. 427–432. DOI: [10.1006/anbo.1995.1041](https://doi.org/10.1006/anbo.1995.1041)
33. Kontunen-Soppela S. *Dehydrins in Scots Pine Tissues: Responses to Annual Rhythm, Low Temperature and Nitrogen*. Doctoral Dissertation. Oulu, University of Oulu, 2001. 44 p. Available at: <http://jultika.oulu.fi/files/isbn9514259114.pdf> (accessed 13.12.19).
34. Krasensky J., Jonak C. Drought, Salt, and Temperature Stress-Induced Metabolic Rearrangements and Regulatory Networks. *Journal of Experimental Botany*, 2012, vol. 63, iss. 4, pp. 1593–1608. DOI: [10.1093/jxb/err460](https://doi.org/10.1093/jxb/err460)
35. Moffatt B., Ewart V., Eastman A. Cold Comfort: Plant Antifreeze Proteins. *Physiologia Plantarum*, 2006, vol. 126, iss. 1, pp. 5–16. DOI: [10.1111/j.1399-3054.2006.00618.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00618.x)
36. Mohr H., Schopfer P. *Plant Physiology*. Berlin, Springer, 1995. 629 p. DOI: [10.1007/978-3-642-97570-7](https://doi.org/10.1007/978-3-642-97570-7)
37. Oliviusson P., Salaj J., Hakman I. Expression Pattern of Transcripts Encoding Water Channel-Like Proteins in Norway Spruce (*Picea abies*). *Plant Molecular Biology*, 2001, vol. 46, iss. 3, pp. 289–299. DOI: [10.1023/A:1010611605142](https://doi.org/10.1023/A:1010611605142)
38. 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 (33), pp. 7108–7118. DOI: [10.5897/JMPRx11.009](https://doi.org/10.5897/JMPRx11.009)
39. Sicher R.C., Barnaby J.Y. Impact of Carbon Dioxide Enrichment on the Responses of Maize Leaf Transcripts and Metabolites to Water Stress. *Physiologia Plantarum*, 2012, vol. 144, iss. 3, pp. 238–253. DOI: [10.1111/j.1399-3054.2011.01555.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01555.x)
40. Szabados L., Savouré A. Proline: A Multifunctional Amino Acid. *Trends in Plant Science*, 2010, vol. 15, iss. 2, pp. 89–97. DOI: [10.1016/j.tplants.2009.11.009](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.009)
41. Tang Z.C., Kozłowski T.T. Ethylene Production and Morphological Adaptation of Woody Plants to Flooding. *Canadian Journal of Botany*, 1984, vol. 62, no. 8, pp. 1659–1664. DOI: [10.1139/b84-223](https://doi.org/10.1139/b84-223)
42. Topa M.A., McLeod K.W. Responses of *Pinus Clausa*, *Pinus Serotina* and *Pinus Taeda* Seedlings to Anaerobic Solution Culture. I. Changes in Growth and Root Morphology.

Physiologia Plantarum, 1986, vol. 68, iss. 3, pp. 523–539. DOI: [10.1111/j.1399-3054.1986.tb03392.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1986.tb03392.x)

43. Tripepi R.R., Mitchell C.A. Stem Hypoxia and Root Respiration of Flooded Maple and Birch Seedlings. *Physiologia Plantarum*, 1984, vol. 60, iss. 4, pp. 567–571. DOI: [10.1111/j.1399-3054.1984.tb04929.x](https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1984.tb04929.x)

44. Ugglä C., Mellerowicz E.J., Sundberg B. Indole-3-Acetic Acid Controls Cambial Growth in Scots Pine by Positional Signaling. *Plant Physiology*, 1998, vol. 117, iss. 1, pp. 113–121. DOI: [10.1104/pp.117.1.113](https://doi.org/10.1104/pp.117.1.113)

45. Verhoeven A. Sustained Energy Dissipation in Winter Evergreens. *New Phytologist*, 2014, vol. 201, iss. 1, pp. 57–65. DOI: [10.1111/nph.12466](https://doi.org/10.1111/nph.12466)

46. Volger H.G., Heber U. Cryoprotective Leaf Proteins. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1975, vol. 412, iss. 2, pp. 335–349.

FEATURES OF ADAPTATION OF DIFFERENT FORMS OF SCOTS PINE UNDER CONDITIONS OF PROLONGED EXCESSIVE SOIL MOISTENING

Sergei N. Tarkhanov, Doctor of Biology; Senior 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, 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; ResearcherID: [ABB-6305-2020](https://orcid.org/0000-0002-6069-8979),

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

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Naberezhnaya Severnoy Dviny, 23, Arkhangelsk, 163000, Russian Federation; e-mail: tarkse@yandex.ru, aviatorov8@mail.ru, julja-a30@rambler.ru

Abstract. Intrapopulation variability of biochemical traits and cambial growth shows the adaptive ability of pine trees in different growth conditions. There is a genetically determined process of activation of defense systems in pine trees under unfavorable environmental conditions. Structural and functional rearrangement of the assimilating apparatus due to seasonal development ensures increased tree resilience and the passage of ontogenesis under the influence of stress factors within the reaction norm. This work aims at the study of adaptive ability of *Pinus sylvestris* L., which differs in the apophysis form of seed scales under conditions of prolonged excessive soil moistening in northern taiga. Studies were carried out in shrubby-sphagnum pine forests on boggy upland peat soils in the mouth of the Northern Dvina River. Trees with primary apophysis variations (forms) of seed scales were identified on the sample plots. Samples of 1, 2 and 3-year-old needles were taken in order to determine biochemical traits in 10 trees of each pine form isolated by type of apophysis, in different calendar periods (from May to December, 2016). The content of free proline, water-soluble proteins, and ascorbic acid was determined in the needles by the spectrophotometric method. Wood cores were sampled from 52 trees at a height of 1.3 m and width of the annual layer was determined in each selected form. Relative dendrochronological parameters were calculated along with the absolute value of radial growth. Meteorological parameters at the study sites (air temperature and precipitation) were determined from data of the Arkhangelsk Weather Station. The studies show the similarities and differences of trees of various forms in the seasonal dynamics of stress metabolites content in needles of different ages in relation to meteorological factors and phenological phases of pine vegetative organs in the Northern Dvina mouth. Trees with flat form of apophysis inherent more intensive accumulation of

ascorbic acid and proline in 2-year-old needles in late October. This indicates increased activation of their protective reactions before overwintering compared to trees with convex form of apophysis. Patterns of variability in cambial growth of trees of different forms in time series were found. It was observed that trees with flat form of apophysis are more strongly affected by maladaptive (stressful) environmental factors.

For citation: Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A., Aganina Yu.E. Features of Adaptation of Different Forms of Scots Pine under Conditions of Prolonged Excessive Soil Moistening. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2021, no. 2, pp. 30–44. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-2-30-44

Funding: These studies were performed as part of the state assignment of the N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (project No. 0409-2019-0039, state registration No. AAAA-A18-118011690221-0).

Keywords: Scots pine, apophysis form of seed scales, biochemical parameters, radial growth, adaptation, prolonged excessive soil moistening.

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

Поступила 13.12.19 / Received on December 13, 2019
