

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОБЕГОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И СОСНЫ СКРУЧЕННОЙ В СРЕДНЕЙ ТАЙГЕ РЕСПУБЛИКИ КОМИ¹

© 2019 г. Г. Н. Табаленкова^{а, *}, Р. В. Малышев^а, М. С. Атоян^б

^аИнститут биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, д. 28, Сыктывкар, 167982 Россия

^бСыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина, ул. Петрозаводская, д. 12, Сыктывкар, 167005 Россия

*E-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 04.06.2018 г.

После доработки 16.07.2018 г.

Принята к публикации 05.06.2019 г.

Приведены результаты физиолого-биохимических исследований побегов сосны обыкновенной и сосны скрученной при выращивании в таежной зоне Республики Коми. Показано, что сосна скрученная превосходит сосну обыкновенную по длине хвои и размерам терминальной почки. Интенсивность фотосинтеза хвои сосны обыкновенной 95.4 ± 2.5 мкмоль CO_2^{-1} г сухой массы ч^{-1} , что в двое выше, чем у сосны скрученной. Большая ассимилирующая поверхность и более продолжительный период роста компенсировали низкий уровень фотосинтетической активности хвои сосны скрученной. Оводненность хвои обоих видов уменьшалась с 66% в июне до 56% в феврале, доля замерзшей воды (в % от общей оводненности) зимой составляла 58%. В апреле хвоя сосны скрученной характеризуется достоверно большей оводненностью и меньшей долей замерзшей воды, что свидетельствует о более раннем выходе растений из состояния покоя. Результаты измерения температуры фазового перехода “вода–лед” в хвое и почках обоих видов сосен максимально сближены в зимний период и значительно расходятся в период активной вегетации. Способность побегов сосны скрученной к активному отрастанию при низких положительных температурах ранней весной и более продолжительный вегетационный период создают существенное преимущество этого вида перед сосной обыкновенной по скорости прироста. Физиолого-биохимические параметры сосны скрученной соответствуют климатическим условиям региона, что предполагает возможность использования ее для создания искусственных насаждений.

Ключевые слова: рост, оводненность, тепловыделение, запасание энергии, углеводы, пигменты, CO_2 -га-зообмен, сосна обыкновенная, сосна скрученная.

DOI: 10.1134/S002411481906010X

Общая площадь земель лесного фонда Республики Коми составляет 36270.3 тыс. га, или 87.2% территории республики (Государственный клад, 2017). В течение 50 лет в республике ведется интенсивная лесозаготовка и экспорт древесины, что приводит к истощению лесных ресурсов и ставит вопрос о расширении воспроизводства лесных насаждений. Эффективным мероприятием для ускоренного получения древесины и создания искусственных плантаций является интродукция новых перспективных видов древесных растений. Существенным фактором, препятствующим их введению, являются климатические условия территории Республики Коми: низкие отрицатель-

ные температуры и значительная продолжительность зимнего периода.

Одним из перспективных видов для лесовосстановления в среднетаежной зоне рассматриваемого региона является сосна скрученная, древесина которой по своим физико-химическим свойствам близка к древесине сосны обыкновенной (Элайс, 2014). В естественном ареале биоритмы древесных растений формируются под влиянием климатических условий места произрастания. При культивировании растений в новых условиях могут проявляться различные морфологические и физиолого-биохимические реакции, которые отражаются на ритмах роста, сроках начала и окончания вегетации, продолжительности глубокого покоя (Туманов, 1979). Исследования, проведенные в Фенноскандии и таежной зоне евро-

¹ Работа выполнена в рамках темы ГР0414-2016-0001 и Программы УрО РАН 18-4-4-20.

пейской части России, показали, что сосна скрученная превосходит сосну обыкновенную по скорости роста (Раевский, Мордась, 2000; Elfving et al., 2001), имеет большую ассимиляционную поверхность и отличается продолжительным вегетационным периодом (Феклистов, Бирюков, 2005, 2006; Гутий, Федорков, 2016). Однако в опытных культурах Московской (Дроздов, 2008) и Ленинградской (Алексеев, и др., 2014) областей, где период роста побегов сосны обыкновенной продолжительнее, чем в северных районах, сосна скрученная теряет свои преимущества в росте.

Умеренно-континентальный климат Республики Коми может быть более благоприятным для выращивания сосны скрученной, особенно если для размножения использовать семена, выращенные из семян северного происхождения (Гутий, Федорков, 2016). Сохранность растений сосны скрученной после перезимовки, как правило, выше, чем сосны обыкновенной (Федорков, Туркин, 2010). Однако, в некоторые особенно холодные зимы (например, 2010 г.) в условиях средней тайги наблюдали повреждения хвои интродуцированных деревьев хвойных пород (Мартынов, 2012). Отмечалось, что для успешного культивирования ритм роста и метаболизм древесных растений должны соответствовать условиям местного климата (Aiken, Hannerz, 2001). Следовательно, окончательные выводы о возможности выращивания сосны скрученной в условиях севера можно сделать только на основании оценки физиолого-биохимических параметров для определения соответствия метаболизма генотипа климату и его адаптационных возможностей к суровым условиям произрастания.

Целью данной работы был сравнительный анализ некоторых физиолого-биохимических показателей побегов сосны скрученной и сосны обыкновенной в культурах в условиях средней тайги Республики Коми.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Объектами исследования являлись сосна обыкновенная (*Pinus sylvästris*) и сосна скрученная (*Pinus contorta* Dougl.).

Сосна обыкновенная – широко распространённый вид рода Сосна сем. Сосновые (Pinaceae). В естественных условиях произрастает в Европе и Азии, приспособлена к различным температурным условиям. Отличается светолюбием, хорошо возобновляется на лесосеках и гарях, широко используется в лесокультурной практике во всех климатических зонах.

Сосна скрученная – вид рода Сосна сем. Сосновые (Pinaceae). Естественный ареал сосны скрученной находится на западе Северной Америки, простираясь от Аляски на севере (64° с. ш.)

до Калифорнии на юге (30° с. ш.), на востоке до Скалистых гор (Элайс, 2014).

Экспериментальные культуры были заложены в 2007 г. на площади 1.1 га в Сыктывкарском лесничестве, в условиях средней тайги. Климат района исследований умеренно-континентальный, с холодной и продолжительной зимой. Частое вторжение арктических масс воздуха сопровождается резкими похолоданиями, при которых его температура может опускаться до минус 30–40°C. Сумма биологически активных температур (более 10°C) – 1300–1400°C. Начало безморозного периода со средней суточной температурой выше 0°C наступает в середине апреля, переход через 5°C наблюдается в начале мая. Весенние заморозки заканчиваются в первой декаде июня. Первые осенние заморозки наблюдаются в конце августа–начале сентября. Существенные колебания в сроках наступления первого и последнего заморозка обуславливают значительную изменчивость длины безморозного периода, который составляет в зависимости от года от 62 до 135 дней при средней его продолжительности 102 дня (Климат Сыктывкара, 1986).

Для получения семян сосны скрученной были использованы семена сосен шведских лесосеменных плантаций. В отличие от умеренно-континентального климата Республики Коми, климатические условия Швеции мягче, температура воздуха в январе колеблется в пределах минус 12–16°C, в июле составляет около 12°C (Сайт Шведского института метеорологии и гидрологии).

В эксперименте использовали трехлетние сеянцы сосны обыкновенной, выращенные из семян, собранных в естественных насаждениях Республики Коми. Схема опыта на обоих участках – рядовые делянки, расположенные рендомизированно в 4-кратной повторности (Гутий, Федорков, 2016).

Физиолого-биохимические исследования проводили в 2016–2017 гг. Верхушечные почки стеблей и хвою текущего года жизни отбирали с 10 деревьев каждого вида в июле, сентябре, декабре и феврале на высоте 1.5–2 м. Для изучения температурной зависимости роста побегов использовали метод, предложенный L.D. Hansen с соавторами (1994), связывающий скорость роста с дыханием и тепловыделением. Для этого в начале апреля с 10 деревьев отбирали верхушечные почки сосен. Метаболическое тепловыделение и дыхание целых почек и хвои определяли на изотермическом калориметре Биотест-2 (Россия) при температуре 5°C. При использовании модели Л.Д. Хансена интенсивность дыхания (R_{CO_2}) определяли по тепловому эффекту реакции выделяемого образцом CO_2 с 0.4 молярным раствором NaOH. Для этого в контейнер с образцом помещали капсулу со щелочью. Калориметрические

Таблица 1. Сезонные изменения линейных размеров терминальных почек, хвои и побега у сосны скрученной и сосны обыкновенной, мм

Месяц	Сосна скрученная			Сосна обыкновенная		
	терминальные почки	хвоя	побег текущего года	терминальные почки	хвоя	побег текущего года
Июль	12.3 ± 0.5*	47.4 ± 1.2*	202 ± 2.4*	6.2 ± 0.4*	39.6 ± 2.9*	175.0 ± 2.1*
Сентябрь	—	68.6 ± 2.3**	214.0 ± 0.7**	—	44.3 ± 1.9**	153.0 ± 4.6**
Декабрь	18.4 ± 1.2**	68.2 ± 2.0**	215.0 ± 1.0**	7.9 ± 0.8*	44.0 ± 1.0**	160.0 ± 5.0**
Февраль	30.8 ± 2.1***	70.1 ± 2.2**	—	8.5 ± 0.4**	47.0 ± 1.2**	—

*, **, ***, **** — группы данных, различия между которыми значимы на уровне $P \leq 0.05$. Примечание. “—” данные отсутствуют.

измерения проводили на свежих образцах в 4–7 биологических повторностях. Риск повреждения низкими отрицательными температурами оценивали методом дифференциальной сканирующей калориметрии на калориметре DSC–60 (Shimadzu, Япония), определяли температуру замерзания воды, оводненность и долю замерзающей воды. Образцы (целые почки) массой 10–50 мг помещали в алюминиевый контейнер объемом 0.1 см³ и охлаждали со скоростью 1°С мин⁻¹ от 5 до минус 30°С. Температуру кристаллизации воды определяли по началу пика фазового перехода. После измерений материал высушивали при 105°С до постоянной массы. Оводненность оценивали по разности сырой и сухой массы образца. Количество воды, претерпевшей фазовый переход, определяли по формуле:

$$m_{\text{замер. воды}} = 335q,$$

где q — тепловой эффект при нуклеации воды, Дж; 335 — удельная теплота льдообразования для пресной воды, Дж кг⁻¹.

Физиологическую активность хвои определяли по интенсивности CO₂-газообмена на газоанализаторе Li-cog 7000 (США). Измерение проводили на срезанных побегах текущего года в лабораторных условиях. В сентябре определение интенсивности фотосинтеза проводили при температуре 20°С и 900 мкмоль м⁻² фотосинтетически активной радиации (ФАР) с без предварительной адаптации хвои. В апреле определения проводили после суточной адаптации хвои при температуре 20°С. Для определения зависимости интенсивности CO₂-газообмена хвои от инсоляции освещенность изменяли от 700 до 1500 мкмоль м⁻².

Содержание фотосинтетических пигментов определяли в ацетоновой вытяжке на спектрофотометре UV-1700 (Shimadzu, Япония) при длинах волн: 662 и 644 нм — хлорофиллы, 470 нм — каротиноиды. Растворимые углеводы определяли в лиофильно-высушенном материале по (Софронова и др., 1978), общий азот, углерод, водород и кислород с помощью элементного CHNS-O — анализатора “EA-111”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования, ранее проведенные в условиях региона, показали, что величина годичного прироста в высоту и темп роста верхушечного побега у сосны скрученной были достоверно выше по сравнению с сосной обыкновенной. Высота сосны обыкновенной в возрасте 5 лет составляла в среднем 47 см, сосны скрученной — 57 см (Федорков, Туркин, 2010; Гутий, Федорков, 2016). Было отмечено, что растения сосны обыкновенной начинали рост весной позднее и заканчивали осенью раньше, чем растения сосны скрученной.

Сравнение линейных размеров текущих побегов показало, что их длина в июле у сосны обыкновенной составляет 175.3 ± 2.1 мм, что на 13% меньше, чем у сосны скрученной. К концу вегетационного периода, в сентябре, длина побегов сосны скрученной увеличилась, в то время как у сосны обыкновенной рост побегов в длину не наблюдался (табл. 1). Сырая масса 50 хвоинок сосны обыкновенной и сосны скрученной в июле составляла 2.25 ± 0.2 и 3.3 ± 0.2 г сухой массы, в сентябре — 0.9 ± 0.05 и 1.3 ± 0.09 г, соответственно.

Степень развития ассимилирующей поверхности является важным фактором биологической продуктивности древесных растений. В июле длина хвои сосны обыкновенной в среднем на 20% меньше, чем длина хвои сосны скрученной. По сравнению с июлем в сентябре, еще до наступления отрицательных температур, длина хвои сосны обыкновенной практически не изменилась, а сосны скрученной достоверно увеличилась, т.е. рост текущего побега и хвои в длину у сосны обыкновенной заканчивался в июле, что соответствует данным других авторов (Загирова, 1999; Бенькова, Шашкин, 2003). Полученные данные свидетельствуют, что прекращение или продолжение роста хвои у сосен не связано с температурным режимом, а генетически обусловлено и является видовым признаком.

Состояние зимнего покоя — это период интенсивной деятельности меристемы и у вечнозеленых, и у листопадных растений (Туманов, 1979). В это время в вегетативных почках закладываются

зачатки листьев, происходит накопление предшественников нуклеиновых кислот, идет определенная дифференциация клеточных структур. Продолжительность периода покоя у разных деревьев и кустарников различна. Среди голосеменных наиболее ранние сроки перехода в состояние покоя, большая глубина покоя и более поздний выход из этого состояния отмечены у сосны обыкновенной (Пахарькова и др., 2013). В июле размер терминальных почек у сосны обыкновенной был вдвое меньше, чем у сосны скрученной (табл. 1). Длина почек к середине декабря и далее к февралю достоверно увеличивалась у обоих видов сосен и наиболее интенсивно – у сосны скрученной. В феврале длина почек сосны скрученной значительно (в 3.6 раза) превосходила длину почек сосны обыкновенной. Следовательно, скорость формирования меристем в почках сосны скрученной шла интенсивнее, чем у сосны обыкновенной. Выявленное превосходство сосны скрученной по длине побегов, хвои и почек вероятнее всего, связано с генетическими особенностями вида.

Немаловажное значение для адаптации интродуцентов в новых условиях произрастания имеет соответствие их метаболической активности условиям произрастания. Фотосинтез находится в центре энергетического и конструктивного обмена и тесно связан со всеми физиологическими функциями и продуктивностью растений. Для сравнительной характеристики способности хвои сосны скрученной и сосны обыкновенной ассимилировать углекислый газ были определены скорости видимого фотосинтеза, дыхания и зависимость CO_2 -газообмена от освещенности. Результаты исследований показали, что в начале сентября скорость видимого поглощения CO_2 (при интенсивности светового потока $900 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$) хвои сосны обыкновенной составляла $95.4 \pm 2.5 \text{ мкмоль } \text{CO}_2 \text{ г}^{-1}$ сухой массы ч^{-1} и была в двое выше, чем у сосны скрученной ($48.6 \pm 8.1 \text{ мкмоль } \text{CO}_2 \text{ г}^{-1}$ сухой массы ч^{-1}). Однако, площадь ассимиляционной поверхности (хвои) и число живых ветвей первого порядка у сосны скрученной на 20 и 25% больше, чем у сосны обыкновенной (Феклистов, Бирюков, 2005, 2006), что, возможно, позволяет интродуценту за вегетационный период синтезировать больше органической массы. Полученные нами данные по интенсивности фотосинтеза хвои близки к величинам, приводимым ранее для сосен (Загирова, 1999; Суворова, 2009; Титов и др., 2012). Ранней весной (апрель) интенсивность видимого фотосинтеза у обоих видов была низкой $16\text{--}20 \text{ мкмоль } \text{CO}_2 \text{ г}^{-1}$ сухой массы ч^{-1} , фотосинтез практически равнялся дыханию.

Сосны – растения светолюбивые. Исследования показали, что с увеличением освещенности интенсивность фотосинтеза хвои повышается. В апреле при увеличении освещенности от 700 до

$1500 \text{ мкмоль/м}^{-2}$ скорость фотосинтеза повышалась в среднем в 1.5 раза и составляла и у сосны обыкновенной $28 \pm 1.8 \text{ мкмоль } \text{CO}_2 \text{ г}^{-1}$ сухой массы ч^{-1} ($17.5 \text{ мкмоль } \text{CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$), сосны скрученной $25 \pm 2.9 \text{ мкмоль } \text{CO}_2 \text{ г}^{-1}$ сухой массы ч^{-1} ($15.6 \text{ мкмоль } \text{CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$).

Интенсивность дыхания хвои в сентябре была 13.6 ± 1.8 и $20.4 \pm 4.7 \text{ мкмоль } \text{CO}_2 \text{ г}^{-1}$ сухой массы ч^{-1} у сосны скрученной и сосны обыкновенной, соответственно. Доля темного дыхания в CO_2 -газообмене в этот период у обоих видов составляла около 20%. В середине весны нами отмечен отрицательный газообмен. В целом интенсивность темного дыхания хвои сосны скрученной увеличивалась от 13.6 ± 1.8 в сентябре до $21.3 \pm 0.9 \text{ мкмоль } \text{CO}_2 \text{ г}^{-1}$ сухой массы ч^{-1} в апреле, у сосны обыкновенной интенсивность дыхания хвои изменялась незначительно и составляла 20.4 ± 4.7 и $23.6 \pm 2.2 \text{ мкмоль } \text{CO}_2 \text{ г}^{-1}$ сухой массы ч^{-1} в сентябре и апреле соответственно. Повышение интенсивности темного дыхания хвои у сосны скрученной в апреле вероятно связано с возрастанием дыхательных затрат на репарационные процессы и более ранним по сравнению с сосной обыкновенной возобновлением ростовых процессов.

Состояние фотосинтетического аппарата, играющего важнейшую роль в обеспечении биологической продуктивности растений, является хорошим индикатором, жизнеспособности растений при смене фенологической фазы развития дерева (Цельникер и др., 1993). Изучение пигментного комплекса хвои позволяет судить об адаптационных возможностях хвойных пород к условиям произрастания. Как правило, общее содержание пигментов в завершивший рост хвои характеризуется относительным постоянством, но может изменяться в зависимости от условий произрастания (Тужилкина, 2012). Согласно полученным данным содержание зеленых пигментов в хвое текущего года обоих видов в летнее время было сравнительно невысоким (табл. 2). Соотношение хлорофиллов $a : b$ равное $2.6\text{--}2.9$ указывает на приспособленность фотосинтетического аппарата сосен к затенению. К концу вегетационного периода (сентябрь) в хвое отмечалось значимое увеличение содержания зеленых и желтых пигментов. Отчетливый максимум накопления пигментов в хвое ели сибирской и сосны обыкновенной осенью отмечали другие авторы (Титов и др., 2012; Тужилкина, 2012). С наступлением отрицательных температур наблюдалась деградация хлорофиллов и каротиноидов. Содержание хлорофиллов в хвое сосны скрученной и сосны обыкновенной в декабре составляло 40 и 58%, каротиноидов – 69 и 88% от их содержания в сентябре соответственно. Следовательно, деградация пигментного комплекса в хвое сосны

Таблица 2. Сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов в хвое сосны, текущего года жизни, мг г⁻¹ сухой массы

Месяц	Хл. А	Хл. Б	Сумма Хл А+Б	Каротин	Хл. А : Б	Хл:кар	ССК,%
	Сосна скрученная						
Июль	1.57 ± 0.16*	0.56 ± 0.03*	2.13 ± 0.21*	0.38 ± 0.03*	2.8	5.6	58
Сентябрь	2.33 ± 0.14**	0.88 ± 0.05**	3.21 ± 0.20**	0.55 ± 0.04**	2.6	5.8	60
Декабрь	0.98 ± 0.03***	0.35 ± 0.02***	1.31 ± 0.05 ***	0.38 ± 0.01*	2.8	3.4	59
Апрель	3.63 ± 0.31****	1.36 ± 0.15****	4.99 ± 0.41****	1.11 ± 0.05****	2.7	4.5	59
	Сосна обыкновенная						
Июль	1.59 ± 0.14*	0.62 ± 0.03*	2.21 ± 0.22*	0.38 ± 0.03*	2.6	5.8	62
Сентябрь	2.55 ± 0.12**	0.93 ± 0.08**	3.48 ± 0.32**	0.60 ± 0.04**	2.7	5.8	59
Декабрь	1.46 ± 0.02***	0.57 ± 0.05*	2.03 ± 0.07*	0.53 ± 0.01**	2.6	3.8	62
Апрель	2.52 ± 0.14**	0.87 ± 0.05**	3.39 ± 0.22**	0.95 ± 0.06***	2.9	3.6	56

*-**** Обозначения см. табл. 1. Примечание. Хл. А – хлорофилл А; Хл. Б – хлорофилл Б; кар – каротиноиды; ССК – свето-собирающий комплекс.

скрученной шла быстрее. Было показано, что в зимний период хлорофилл агрегировался со специфическими липептидами, что служило приспособительной реакцией на действие отрицательных температур и позволяло сохранить пул хлорофиллов для восстановления фотосинтеза весной (Ottander et.al., 1995; Бухов, 2004). Согласно нашим данным, в апреле содержание хлорофиллов, по сравнению с зимним периодом, увеличилось в 3.8 и 1.7 раз у сосны скрученной и сосны обыкновенной, соответственно. Наблюдаемое весеннее повышение содержания зеленых пигментов в хвое отражает начало возобновления синтетических процессов. Следует отметить, значительное увеличение в апреле содержания в хвое каротиноидов. Известно, что фотосинтетический аппарат вечнозеленых хвойных обладает комплексной системой защитных механизмов, которые помогают избежать фотоингибирования в условиях отрицательной температуры. Одной из важных составляющих этой комплексной системы являются каротиноиды, которые стабилизируют мембраны хлоропластов (Маслова и др., 2009). В наших условиях, максимальное содержание каротиноидов в хвое отмечалось в апреле, что связано с высокой инсоляцией, наблюдаемой в этот период, и защитной функцией каротиноидов фотосинтетического аппарата от фотодинамической деструкции.

Необходимо отметить, что содержание в хвое исследуемых видов сосен таких органогенных элементов как азот, углерод, водород и кислород в сезонной динамике изменялось не существенно. Содержание азота в хвое варьировало в пределах 11–15, углерода 480–500, водорода 68–72, кислорода 390–420 мг г⁻¹ сухой массы.

Углеводы являются основными продуктами фотосинтеза и субстратами для дыхания растений. Как криопротекторы, они во многом обуславливают устойчивость растений к низким тем-

пературам и другим неблагоприятным условиям существования. Анализ данных показал, что в летний (июль) период хвоя текущего года сосны обыкновенной и сосны скрученной мало отличалась по сумме сахаров и соотношению моно/дисахара (табл. 3). В осенний период (сентябрь) в хвое обоих видов наблюдалась тенденция к их накоплению. Причем, у сосны обыкновенной доля низкомолекулярных моносахаров, одних из основных криопротекторов, почти на 30% больше. В апреле, отмечается максимальный уровень растворимых углеводов, достоверно более высокий у сосны обыкновенной. С возобновлением ростовых процессов (май) наблюдалось значительное их снижение, связанное с интенсивным ростом побегов.

Известно, что морозостойкость зимующих растений основана на внеклеточном образовании льда. При этом ткани, оставаясь переохлажденными, сохраняют воду в незамерзшем состоянии. От содержания внутриклеточной воды зависит сохранение жизнеспособности растений при отрицательных температурах. Результаты измерения температуры фазового перехода вода-лед в хвое сосны обыкновенной показали снижение температуры замерзания воды от минус 12 в июле до минус 16°С в феврале. Температура замерзания воды в хвое сосны скрученной была выше, составляла около минус 13°С и изменялась незначительно (табл. 4).

Побег будущего года у хвойных растений формируется в почках возобновления до наступления периода зимнего покоя. Определение температуры замерзания воды в почках, показало ее снижение в осенне-зимний период у сосны скрученной от минус 10 до минус 13.5°С (табл. 4). В почках сосны обыкновенной в июле и феврале вода замерзала при температуре около минус 14–минус 15°С. Следует отметить, что в диапазоне от 0 до минус 15°С кристаллизуется вода, которая, как правило, является свободной и находится в меж-

Таблица 3. Сезонная динамика содержания растворимых углеводов в хвое текущего года двух видов сосен

Вид	Дата отбора проб	Сумма сахаров, мг г ⁻¹ сух. массы	Моносахара	
			мг г ⁻¹ сух. массы	% от суммы
Сосна обыкновенная	Июль	33.7 ± 3.4*	22.0 ± 0.8*	65.3
	Сентябрь	42.9 ± 3.2*	36.0 ± 3.2**	83.9
	Апрель	114.0 ± 10.0***	57.9 ± 5.9***	50.8
	Май	34.2 ± 3.4*	21.8 ± 2.5*	63.7
Сосна скрученная	Июль	46.7 ± 4.0* **	24.2 ± 1.0*	51.8
	Сентябрь	55.0 ± 3.4* **	32.7 ± 3.8* **	59.0
	Апрель	81.6 ± 6.3***	77.0 ± 1.8*** ****	94.4
	Май	30.7 ± 3.0*	20.7 ± 2.0*	67.4

*_**** Обозначения см. табл. 1.

Таблица 4. Температура замерзания воды в хвое текущего года и почках двух видов сосен, °С

Месяц	Сосна обыкновенная		Сосна скрученная	
	почки	хвоя	почки	хвоя
Июль	-15.2 ± 0.8*	-12.6 ± 0.6*	-9.9 ± 1.1*	-13.3 ± 0.8*
Сентябрь	-13.3 ± 1.0*	-12.4 ± 1.6*	-13.4 ± 1.0*	-12.3 ± 1.0*
Февраль	-14.2 ± 1.2*	-16.5 ± 0.8* **	-13.3 ± 2.0*	-13.0 ± 0.6*
Апрель	-14.5 ± 1.8*	-12.1 ± 0.7*	—	-10.1 ± 1.3*

*_** Обозначения см. табл. 1.

Таблица 5. Оводненность и доля замерзшей воды в хвое текущего года двух видов сосен

Месяц	Оводненность, %		Доля замерзшей воды, % от общей оводненности	
	сосна обыкновенная	сосна скрученная	сосна обыкновенная	сосна скрученная
Июль	66.1 ± 0.8*	67.5 ± 0.5* **	53.8 ± 1.9*	58.5 ± 3.4*
Сентябрь	63.8 ± 2.0*	62.9 ± 4.2**	53.5 ± 2.9*	45.8 ± 3.8*
Февраль	56.2 ± 3.6**	57.2 ± 1.2**	42.2 ± 5.2* **	45.5 ± 2.1*
Апрель	55.7 ± 1.3**	60.1 ± 0.9**	51.5 ± 2.1*	44.5 ± 4.6*

*_** Обозначения см. табл. 1.

клетниках (Миронов и др., 2001). Таким образом, температуры льдообразования в хвое и почках обоих видов сосен максимально сближены в зимний период и значительно расходятся в период активной вегетации.

Важным фактором, обеспечивающим морозоустойчивость растений является постепенное снижение оводненности тканей. Оценка оводненности хвои сосны обыкновенной показала ее постепенное уменьшение с 66% в июне до 56% в феврале. Тенденция к уменьшению оводненности тканей хвои в зимний период отмечена и у сосны скрученной, однако весной оводненность хвои у этого вида была достоверно выше, составляла около 60% (табл. 5), что может свидетельствовать о более раннем выходе растений из состояния покоя.

Анализ образцов хвои позволил определить долю воды, которая переходила в кристаллическое состояние. По нашим данным, осенью при

равной оводненности доля замерзшей воды в хвое сосны скрученной была меньше, что может быть связано с более высоким содержанием в ней растворимых углеводов, способных снижать точку замерзания растворов. Отсутствие изменений в доле замерзшей воды в хвое сосны скрученной на фоне возрастающей оводненности тканей весной, по-видимому, обусловлено синтезом дополнительного количества углеводов, сдерживающих нуклеацию льда (табл. 3). У сосны обыкновенной в зимний период параллельно со снижением общей оводненности уменьшалась доля замерзшей воды.

Как и в хвое, в почках содержание воды в период покоя было ниже. Оводненность почек у сосны обыкновенной летом составляла 57%, в феврале не превышала 48%. Весной содержание воды в почках возрастало до 60%, возможно, в результате притока воды из оттаявших побегов. В тканях почек сосны скрученной значимых изме-

нений оводненности не выявлено, почки этого вида содержали около 50–56% воды. Считается, что достаточная для успешной перезимовки криорезистентность достигается при содержании в тканях воды около 50% (Миронов и др., 2001). Следовательно, зачаточные побеги обоих видов сосен хорошо адаптированы к действию низких отрицательных температур в зимний период. Оценка доли замерзшей воды в почках не выявила значимых различий между видами в летний, осенний и зимний периоды.

При изучении биологических объектов в зависимости от целей используются различные методы и подходы. Одним из таких методов является калориметрия. Калориметрия как метод изучения тепловых процессов позволяет определять такие характеристики веществ, как теплоемкость, теплопроводность, внутреннюю энергию, энтропии и энтальпии. Использование калориметрии в сочетании с математической моделью связывающей тепловыделение, дыхание и рост, предложенной L.D. Hansen с соавторами 1994 г. позволило сопоставить хвою и почки изучаемых нами видов сосен по скорости запасаения энергии на рост. Проведенные в апреле калориметрические измерения метаболической активности показали, что при повышении температуры весной до положительных значений 5°C хвоя обоих видов сосны проявляла одинаковую физиологическую активность, интенсивность запасаения энергии на рост была невысокой около 3 мкВт мг⁻¹ сухой массы. Более значительные различия по интенсивности запасаения энергии, были выявлены у почек изучаемых видов. Прогревание почек в апреле до 5°C вызывало активацию процессов запасаения энергии только у сосны скрученной (2.8 мкВт мг⁻¹ сухой массы), почки сосны обыкновенной находились в неактивном состоянии (-0.3 мкВт мг⁻¹ сухой массы). По нашему мнению, способность сосны скрученной к быстрому возобновлению метаболических процессов весной позволяет получить существенное превосходство в реализации стратегии роста и развития вида.

Заключение. Сравнительное изучение физиолого-биохимических параметров двух видов сосен показало, что в условиях культуры средней тайги сосна скрученная превосходит сосну обыкновенную по площади ассимилирующей поверхности и размерам терминального побега. Значительная ассимилирующая поверхность и продолжительный период роста хвои компенсируют низкий уровень фотосинтетической активности сосны скрученной. В зимний период при низкотемпературной адаптации меристематические ткани почек и хвои обоих видов имеют одинаковый уровень обезвоживания. При этом в них остаётся более 40% незамерзающей воды, что обеспечивает возможность протекания биохими-

ческих процессов. В апреле хвоя сосны скрученной характеризуется достоверно большей оводненностью и меньшей долей замерзшей воды, что свидетельствует о более раннем выходе растений из состояния покоя. Установлено, что температуры фазового перехода “вода–лед” в хвое и почках обоих видов сосен максимально сближены в зимний период, но значительно расходятся в период начала активной вегетации. Способность почек сосны скрученной к активному отрастанию при низких положительных температурах ранней весной и более продолжительный вегетационный период создают существенное преимущество этого вида перед сосной обыкновенной по скорости прироста. Морфобиологические показатели сосны скрученной соответствуют климатическим условиям региона, что создает возможность использовать данный вид для создания искусственных насаждений.

* * *

Выражаем глубокую благодарность сотрудникам отдела лесобиологических проблем Севера — ведущему научному сотруднику доктору биологических наук А.Л. Федорову и главному научному сотруднику доктору биологических наук К.С. Бобковой за предоставленный материал и консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.М., Жигунов А.В., Бондаренко А.С., Бурцев С. Интродукция сосны скрученной в условиях Ленинградской области // Лесной журн. 2014. № 3. С. 24–33
- Бенькова А.В., Шашкин А.В. Фотосинтез сосны и лиственницы и его связь с радиальным приростом // Лесоведение. 2003. № 5. С. 38–43.
- Брзов Н.Г. Динамическая световая регуляция фотосинтеза // Физиология растений. 2004. Т. 51. № 6. С. 825–837.
- Государственный доклад “О состоянии окружающей среды Республики Коми в 2016 году”, Сыктывкар: Министерство промышленности, природных ресурсов, энергетики и транспорта Республики Коми, ГБУ РК “ТФИ РК”, 2017. 179 с.
- Гутый Л.Н., Федоров А.Л. Экспериментальные культуры сосны скрученной в Сыктывкарском лесничестве Республики Коми // Лесной журн. 2016. № 1. С. 48–54.
- Дроздов Ю.И. Сосна скрученная (*Pinus contorta*) на опытных объектах МГУЛ Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2008. № 1. С. 188–191.
- Загирова С.В. Структура ассимиляционного аппарата и CO₂-газообмен у хвойных. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 1999. 108 с.
- Климат Сыктывкара. Л.: Гидрометеоиздат, 1986. 124 с.
- Мартынов Л.Г. О перезимовке древесных растений в ботаническом саду Института биологии Коми научного центра в 2009–2010 гг. // Известия Коми НЦ УрО РАН. 2012. № 3. С. 46–51.
- Маслова Т.Г., Мамушина Н.С., Шерстнева О.А. Структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата у зимневегетирующих хвойных расте-

- ний в различные сезоны года // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 5. С. 672–681.
- Миронов П.В., Алаудинова Е.В., Репях С.М. Низкотемпературная устойчивость живых тканей хвойных. Красноярск: СибГТУ, 2001. 221 с.
- Пахарькова Н.В., Гетте И.Г., Андреева Е.Б., Сорочкина Г.А. Особенности перехода в состояние зимнего покоя голо-семенных и покрытосеменных древесных растений // Вестник КрасГАУ. 2013. № 6. С. 186–191.
- Раевский Б.В., Мордась А.А. Рост и продуктивность испытательных культур сосны скрученной в южной Карелии // Лесной журн. 2000. № 5–6. С. 74–81.
- Сайт Шведского института метеорологии и гидрологии [электронный ресурс]/URL: <http://www.smhi.se/klimat-data/meteorologi/temperatur> (дата обращения 16.07.2018).
- Софронова Г.И., Трубино Г.И., Шредерс С.М., Макаревский М.Ф. К методике количественного определения углеводов в вегетативных органах сосны // Физиолого-биохимические исследования сосны на Севере. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1978. С. 119–133.
- Суворова Г.Г. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири. Новосибирск: ГЕО, 2009. 195 с.
- Титов Е.В., Дымова О.В., Далькэ И.В. Биология и экофизиология сосны кедровой европейской на плантации в подзоне средней тайги северо-востока Европы. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2012. 98 с.
- Тужилкина В.В. Пигментный комплекс хвои сосны в лесах Европейского Северо-Востока // Лесоведение. 2012. № 4. С. 16–23.
- Туманов И.И. Физиология закалывания и морозостойкости растений. М.: Наука, 1979. 352 с.
- Федорков А.Л., Туркин А.А. Экспериментальные культуры сосны скрученной в Республике Коми // Лесоведение. 2010. № 1. С. 70–74.
- Феклистов П.А., Бирюков С.Ю. Сравнительный анализ ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной и скрученной // Экологические проблемы севера. 2005. Вып. 8. С. 121–126.
- Феклистов П.А., Бирюков С.Ю. Сезонный рост сосны скрученной в северной подзоне тайги // Лесной журнал. 2006. № 6. С. 24–29.
- Цельникер Ю.Л., Малкина И.С., Ковалев А.Г., Чмора С.Н., Мамаев В.В., Молчанов А.Г. Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. 256 с.
- Элайс Т.С. Североамериканские деревья: определитель: Пер. с англ. / Под ред. И.Ю. Коропачинского. Новосибирск: Гео, 2014. 959 с.
- Aiken S., Hannerz M. Genecology and gene resource management strategies for conifer cold hardiness // Conifer cold hardiness / Eds. I. Bigras, S.J. Colombo. Amsterdam: Kluwer Academic Publishers, 2001. P. 23–53.
- Elfving B., Ericsson T., Rosvall O. The introduction of Lodgepole pine for wood production in Swedish – review // Forest Ecology and Management. 2001. 141. (1–2). P. 15–29.
- Hansen L.D., Hopkin M.S., Rank D.R., Anekonda T.S., Breidenbach W.R., Criddle R.S. The relation between plant growth and respiration: A thermodynamic model // Planta. 1994. V. 194. P. 77–85.
- Ottander C., Campbell D., Oquist G. Seasonal changes in photosystem II organisation and pigment composition in *Pinus sylvestris* // Planta. 1995. V. 197. 1. P. 176–183.

Comparison of Physiological and Biochemical Indicators of Scots Pine and Lodgepole Pine Shoots in Middle Taiga Zone, the Komi Republic

G. N. Tabalenkova^{1, *}, R. V. Malyshev¹, and M. S. Atoyan²

¹Institute of Biology, Komi Scientific Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Kommunisticheskaya st. 28, Syktyvkar, 167982 Russia

²Pitirim Sorokin Syktyvkar State University, Petrozavodskaya st. 12, Syktyvkar, 167005 Russia

*E-mail: tabalenkova@ib.komisc.ru

Received 4 June 2018

Revised 16 July 2018

Accepted 5 June 2019

Physiological and biochemical monitoring of shoots of Scots pine and lodgepole pine were held on plantations in taiga, the Republic of Komi. Here we show that the length of needles and the size of terminal bud of lodgepole pines are larger than of Scots pines. Intensity of photosynthesis of Scots pine of 95.4 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ of dry mass was twice as high than of the lodgepole pine. Larger assimilating area and longer growth period compensated low photosynthetic activity of the lodgepole pine. Water content in needles of the studied species decreased from 66% in June to 56% in February. Share of frozen water share in winter was 58% of the total water content. Needles of lodgepole pine had higher water content and lower share of frozen water in April, indicating the earlier wake-up after winter. The temperature of phase transition between water and ice in needles and buds were almost the same in winter and significantly differed during the vegetation period. Lodgepole pine shoots actively grew under low above-zero temperatures in early spring. Thus, the species had longer vegetation period, and the species override the Scots pine by the increment rate. The physiological and biochemical indicators of the lodgepole pine fit to the regional climate. Hence, it could be used for plantation.

Keywords: growth, water content, heat emission, energy conservation, carbohydrates, pigments, CO₂ exchange, Scots pines, lodgepole pines.

Acknowledgements: This study was supported in the framework of the project GR0414-2016-0001 and the Program of the Urals Division of the Russian Academy of Sciences 18-4-4-20.

REFERENCES

- Aitken S.N., Hannerz M., Genecology and gene resource management strategies for conifer cold hardiness, In: *Conifer Cold Hardiness* Dordrecht: Springer, 2001, pp. 23–53 (596 p.).
- Alekseev V.M., Zhigunov A.V., Bondarenko A.S., Burtsev D.S., Introduktsiya sosny skruchennoi v usloviyakh Leningradskoi oblasti (Introduction of *Pinus contorta* in the Leningrad Region), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2014, No. 3 (339), pp. 24–33.
- Ben'kova A.V., Shashkin A.V., Fotosintez sosny i listvennit-sy i ego svyaz' s radial'nym prirastom (Photosynthesis of pine and larch related to radial increment), *Lesovedenie*, 2003, No. 5, pp. 38–43.
- Bukhov N.G., Dynamic light regulation of photosynthesis (a review), *Russian Journal of Plant Physiology*, 2004, Vol. 51, No. 6, pp. 742–753.
- Drozov Y.I., Sosna skruchennaya (*Pinus contorta*) na opytnykh ob'ektakh MGUL (Lodgepole pine (*Pinus contorta*) at experimental plots of MSFU), *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoi vestnik*, 2008, No. 1, pp. 188–191.
- Elfving B., Ericsson T., Rosvall O., The introduction of lodgepole pine for wood production in Sweden – a review, *Forest Ecology and Management*, 2001, Vol. 141, No. 1–2, pp. 15–29.
- Elias T.S., *Field guide to North American trees. Translated to Russian*, Novosibirsk: Geo, 2014, 958 p.
- Fedorkov A.L., Turkin A.A., Eksperimental'nye kul'tury sosny skruchennoi v Respublike Komi (Test of shore pine in the Republic of Komi), *Lesovedenie*, 2010, No. 1, pp. 70–74.
- Feklistov P.A., Biryukov S.Y., Sezonnii rost sosny skruchennoi v severnoi podzone taigi (Seasonal growth of Shore pine in northern taiga subzone), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2006, No. 6, pp. 24–30.
- Feklistov P.A., Biryukov S.Y., Sravnitel'nyi analiz assimilatsionnogo apparata sosny obyknovnoy i skruchennoi (Comparison of assimilation apparatus of Scots and lodgepole pines), In: *Ekologicheskie problemy Severa (Ecological problems of the North)*: 2005, Vol. 8, pp. 121–126 (290 p.).
- Gosudarstvennyi doklad "O sostoyanii prirodnykh resursov i ob okhrane okruzhayushchei srede Respubliki Tatarstan v 2011 godu"*, (State Report "Natural Resources and Protection of Environment in Tatarstan Republic, 2011"), Ministerstvo ekologii i prirodnykh resursov Respubliki Tatarstan, 2011, available at: <http://eco.tatarstan.ru/rus/info.php?id=424234>.
- Gutiy L.N., Fedorkov A.L., Eksperimental'nye kul'tury sosny skruchennoi v Syktyvkar'skom lesnichestve Respubliki Komi (Experimental plantations of lodgepole pine in the Syktyvkar forestry in the Komi Republic), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2016, No. 1 (349), pp. 48–54.
- Hansen L.D., Hopkin M.S., Rank D.R., Anekonda T.S., Breidenbach R.W., Criddle R.S., The relation between plant growth and respiration: A thermodynamic model, *Planta*, 1994, Vol. 194, No. 1, pp. 77–85. <http://www.smhi.se/data/meteorologi/temperatur>, (16 July 2018).
- Martynov L.G., O perezimovke drevesnykh rastenii v botanicheskom sadu Instituta biologii Komi nauchnogo tsentra v 2009–2010 gg. (About the wintering of woody plants in the botanical garden of the Institute of Biology, Komi Science Centre, in 2009–2010), *Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN*, 2012, No. 3 (11), pp. 46–51.
- 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, *Russian Journal of Plant Physiology*, 2009, Vol. 56, No. 5, pp. 607–615.
- Mironov P.V., Alaudinova E.V., Repyakh S.M., *Nizkotemperaturnaya ustoichivost' zhivykh tkanei khvoinykh* (Cold resistance of tissues of conifers), Krasnoyarsk: Izd-vo SibGTU, 2001, 221 p.
- Ottander C., Campbell D., Öquist G., Seasonal changes in photosystem II organisation and pigment composition in *Pinus sylvestris*, *Planta*, 1995, Vol. 197, No. 1, pp. 176–183.
- Pakharkova N.V., Gette I.G., Andreeva E.B., Sorokina G.A., Osobennosti perekhoda v sostoyanie zimnego pokoya go-losemennykh i pokrytosemennykh drevesnykh rastenii (The peculiarities of winter dormancy state transition of gymnosperm and angiosperm arboreal plants), *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2013, No. 6 (81), pp. 186–191.
- Raevskii B.V., Mordas' A.A., Rost i produktivnost' ispytatel'nykh kul'tur sosny skruchennoi v yuzhnoi Karelii (Growth and productivity of trial plantations of lodgepole pine in southern Karelia), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2000, No. 5–6, pp. 74–81.
- Shver T.A., *Klimat Syktyvkar* (Climate of Syktyvkar), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1986, 190 p.
- Sofronova G.I., Trubino G.I., Shreders S.M., Makarevskii M.F., K metodike kolichestvennogo opredeleniya uglevodov v vegetativnykh organakh sosny obyknovnoy (Technique of estimation of carbohydrates in vegetative organs of Scots pine), In: *Fiziologo-biokhimicheskie issledovaniya sosny na Severe (Physiological and biochemical studies of pines in the Arctic)* Petrozavodsk: Izd-vo KF AN SSSR, 1978, pp. 119–133 (136 p.).
- Suvorova G.G., *Fotosintez khvoinykh derev'ev v usloviyakh Sibiri* (Photosynthesis of coniferous trees in Siberia), Novosibirsk: Geo, 2009, 195 p.
- Titov E.V., Dymova O.V., Dal'ke I.V., *Biologiya i ekofiziologiya sosny kedrovoy evropeiskoi na plantatsii v podzone srednei taigi Severo-Vostoka Evropy* (Biology and ecophysiology of Swiss pine in a plantation in middle taiga in Northeastern Europe), Syktyvkar: Izd-vo Komi NTs UrO RAN, 2012, 97 p.
- Tuzhilkina V.V., Pigmentnyi kompleks khvoi sosny v lesakh Evropeiskogo Severo-Vostoka (Pigment complex of pine in phytocenoses of the European North-East), *Lesovedenie*, 2012, No. 4, pp. 16–23.
- Utkin A.I., Tsel'niker Y.L., *Rost i gazoobmen CO₂ u lesnykh derev'ev* (Growth and CO₂ exchange of forest trees), Moscow: Nauka, 1993, 256 p.
- Zagirova S.V., *Struktura assimilatsionnogo apparata i CO₂-gazoobmen u khvoinykh* (Structure of assimilatory apparatus and CO₂-exchange of conifers), Yekaterinburg: Izd-vo UrO RAN, 1999, 106 p.