

УДК 631.524.6:582.475.4

## АДАПТАЦИЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ РАЗНЫХ ФОРМ СОСНЫ В УСЛОВИЯХ ПОСТОЯННОГО ИЗБЫТОЧНОГО УВЛАЖНЕНИЯ ПОЧВ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ<sup>1</sup>

© 2022 г. С. Н. Тарханов<sup>а</sup>, \*, Е. А. Пинаевская<sup>а</sup>, Ю. Е. Аганина<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лаврова УрО РАН, наб. Северной Двины, 23, Архангельск, 163000 Россия

\*E-mail: tarkse@yandex.ru

Поступила в редакцию 25.03.2020 г.

После доработки 15.04.2021 г.

Принята к публикации 21.07.2021 г.

Изучена динамика комплекса биохимических показателей, отражающих адаптивные изменения у краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны в условиях длительного избыточного увлажнения почв устья р. Северной Двины. Установлено сходство в характере сезонных изменений абсолютных и относительных показателей содержания фотосинтетических пигментов, свободного пролина, аскорбиновой кислоты и водорастворимых белков в одно-, двух-, трехлетней хвое у сосны с разным цветом микростробиллов. Выявлено, что теплая погода осенью способствует продлению периода активного накопления хлорофиллов. Доля хлорофиллов, локализованных в светособирающем комплексе хвои разного возраста, в среднем по месяцам (с мая по декабрь) составляет 47–65% (желтопыльничковая форма) и 51–68% (краснопыльничковая форма). Амплитуда колебаний этого показателя связана с адаптацией разных форм сосны к световым условиям в высоких широтах. Адаптивные изменения содержания пролина в связи с большим количеством атмосферных осадков в летний сезон сильнее выражены у желтопыльничковой формы. Динамика содержания аскорбиновой кислоты связана с погодными условиями и фенологическими фазами развития сосны. Возрастные изменения концентрации пролина, аскорбиновой кислоты и водорастворимых белков в те или иные календарные периоды у особой желтопыльничковой и краснопыльничковой форм проявляются неоднозначно или совсем не выражены. По морфологическому состоянию желтопыльничковая и краснопыльничковая формы в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги близки.

*Ключевые слова:* сосна, форма, изменчивость, биохимические показатели, адаптация, морфологическое состояние, постоянное избыточное увлажнение почв, северная тайга.

DOI: 10.31857/S0024114821060103

Длительное избыточное увлажнение почв приводит к корневой гипоксии и гипотермии древесных растений, которые испытывают в этих условиях хронический стресс. Изучая реакции древесных растений на действие стрессовых факторов в естественных местообитаниях, необходимо учитывать комплексность их воздействия, вызывающего синергетический или антогонистический эффекты. Растения используют ряд стратегий для адаптации метаболизма к неблагоприятным условиям среды, и устойчивость к стрессу не ограничивается одним соединением или механизмом (Krasensky, Jonak, 2012; Sicher, Barnaby, 2012; Ni-

kolaeva et al., 2015). Наиболее распространенной из них является стратегия развития защитных механизмов. Все стрессы в итоге изменяют направление биохимических ответов, формируя стрессовый метаболизм (Mohr, Shopfer, 1995; Судачкова и др., 2012).

На Севере растения произрастают при недостатке тепла, резких суточных и сезонных перепадах температуры, своеобразном световом режиме. В этих условиях фотосинтетическая система испытывает дополнительное напряжение, что влияет и на пигментный аппарат (Головки и др., 2010). Во влажных местообитаниях, где корневые системы растений периодически затоплены поверхностными водами с низким содержанием кислорода, они имеют значительно меньше пластидных пигментов и более низкую физиологическую активность, чем в лесорастительных усло-

<sup>1</sup> Работа выполнена в рамках Государственного задания ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН на 2022–2024 гг., тема проекта “Исследование закономерностей пространственно-временных изменений лесных экосистем на приарктических территориях Европейского Севера России”.

виях с более дренированными почвами (Веретенников, 1964). Зеленые пигменты и каротиноиды обуславливают нормальную работу фотосинтезирующего аппарата растений, их содержание и соотношение в хвое коррелирует с резистентностью и может выступать индикатором устойчивости к неблагоприятным факторам среды (Бессчетнова и др., 2019).

Пролин относится к протекторным соединениям, и его аккумуляция считается типичным стрессовым ответом растений на воздействие различных отрицательных факторов. Аскорбиновая кислота наряду с другими соединениями участвует в регуляции окислительно-восстановительного потенциала растительных клеток, с которым связана активность многих ферментов и физиолого-биохимических реакций, в том числе таких жизненно необходимых, как фотосинтез и дыхание (Бухарина и др., 2014). В процессе адаптации растений, в том числе хвойных, к стрессовым условиям происходит формирование новых изоэнзимов, или стрессовых белков (Oliviusson et al., 2001; Moffatt et al., 2006), однако механизм защитного действия белков до настоящего времени остается невыясненным (Миронов и др., 2007).

При различном диапазоне нормы реакции деревьев по биохимическим показателям тех или иных наследственных форм в северотаежных популяциях на условия внешней среды они могут обладать разным адаптивным потенциалом (Тарханов, Бирюков, 2014). К надежным морфологическим маркерам наследственных форм сосны относится цвет мужских стробилов. Этот признак является стабильным во всех метамерах кроны деревьев и во времени (Мамаев, 1972; Путенихин, 2000). Считается (Петров, 1990; Видякин, 2001), что в этих случаях признак независим от внешних условий в процессе онтогенеза, и его развитие определяется преимущественно генотипом особи. Известны лишь отдельные работы по изучению изменчивости содержания фотосинтетических пигментов и стрессовых метаболитов у форм сосны, различающихся цветом микростробилов (Тарханов, 2011; Аганина, Тарханов, 2016; Тарханов и др., 2018), что требует проведения дальнейших исследований в этом направлении.

Известно, что хлорозы и некрозы, продолжительность жизни хвои являются признаками, характеризующими состояние ассимилирующих органов на морфологическом уровне. Наблюдаются как сезонные, так и возрастные изменения цвета хвои и ее потеря в процессе онтогенеза. Влияние стрессовых факторов в условиях постоянного избыточного увлажнения может вызывать процессы преждевременной дехромации и дефолиации кроны, что приводит к раннему старению и гибели деревьев.

Целью работы является изучение динамики биохимических показателей и состояния форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования изменчивости сосны (*Pinus sylvestris* L.) проведены в устье р. Северная Двина на постоянных пробных площадях в сосняках кустарничково-сфагновых V – Va классов бонитета с полнотой 0.4–0.5 на болотных верховых торфяных почвах (рис. 1). На этих пробных площадях ранее (май–декабрь 2016 г.) методом случайной выборки по всей кроне отбирали образцы хвои одно-, двух-, трехлетнего возраста у 10 одних и тех же деревьев с красным (f. *erythranthera* Sanio) и желтым (f. *sylyfuranthera* Kozubov) цветом микростробилов в возрасте 150–170 лет. В лабораторных условиях спектрофотометрическим методом определяли содержание в хвое фотосинтетических пигментов (хлорофиллов и каротиноидов) (Шлык, 1971). Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по формуле, содержащейся в работе (Lichtenthaler, 1987). Определяли содержание свободного пролина (Bates et al., 1973), аскорбиновой кислоты (Воскресенская и др., 2006), водорастворимых белков – по методу Kalb, Bernlohr (Большой практикум ..., 2012).

Для определения морфологического состояния ассимиляционного аппарата у 65–168 деревьев сосны VII–VIII классов возраста выделяли морфологические формы с разным цветом микростробилов. Степень потери хвои оценивали по стандартной методике, разработанной Европейской экономической комиссией (UN-ECE) для стран Европы (Hanisch, Kilz, 1990), а повреждения хвои – по шкале, предложенной В.Т. Ярмишко (1997). Состояние (поврежденность) деревьев в целом оценивали визуально по стандартной шкале (Правила санитарной ..., 2020). Рассчитывали индекс повреждения (для выборок деревьев разных форм) по формуле, согласно работе (Цветков В., Цветков К., 2003).

Климатические факторы оценивали по данным, находящимся в открытом доступе на сайтах Северо-Евразийского климатического центра и ГИСМЕТЕО.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований показывают общее сходство в характере сезонной динамики содержания фотосинтетических пигментов хвои одинакового возраста у форм сосны с красным и желтым цветом микростробилов (рис. 2). В условиях теплой и довольно сухой осени продолжительность летнего максимума накопления пигментов

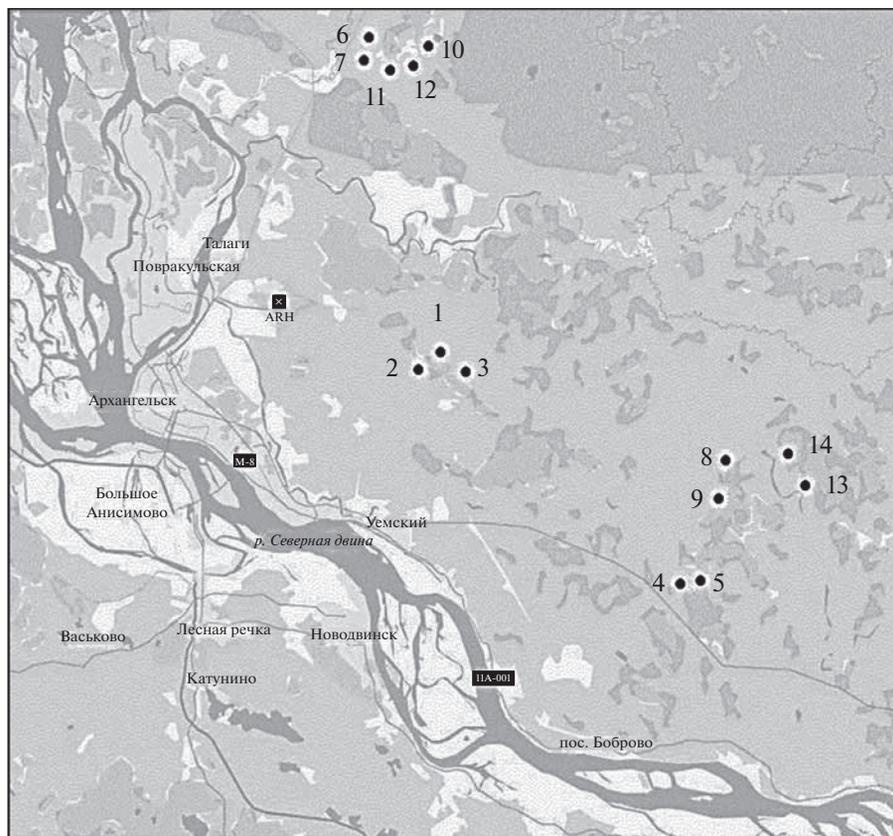
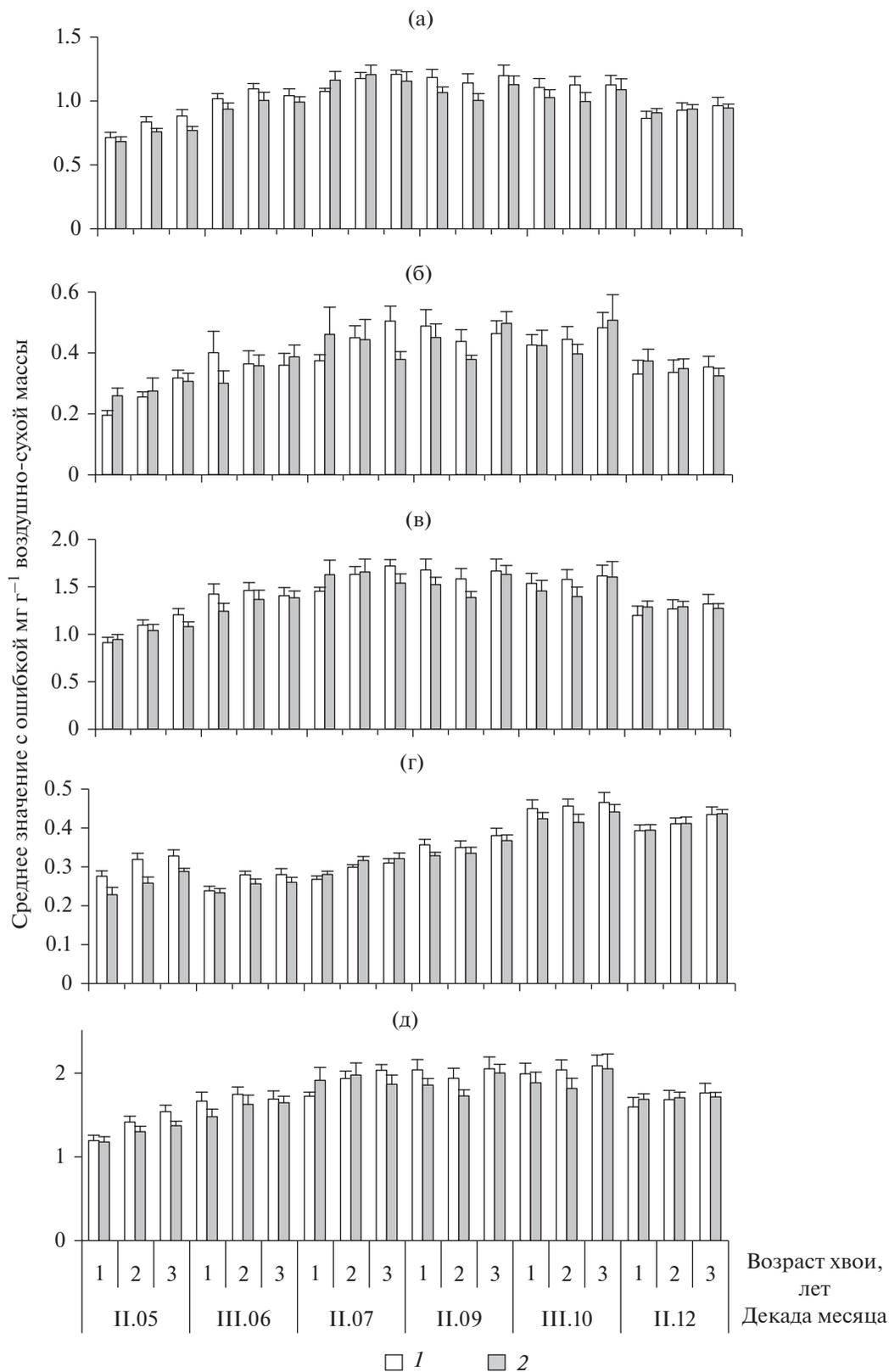


Рис. 1. Карта-схема размещения постоянных пробных площадей в устье р. Северная Двина.

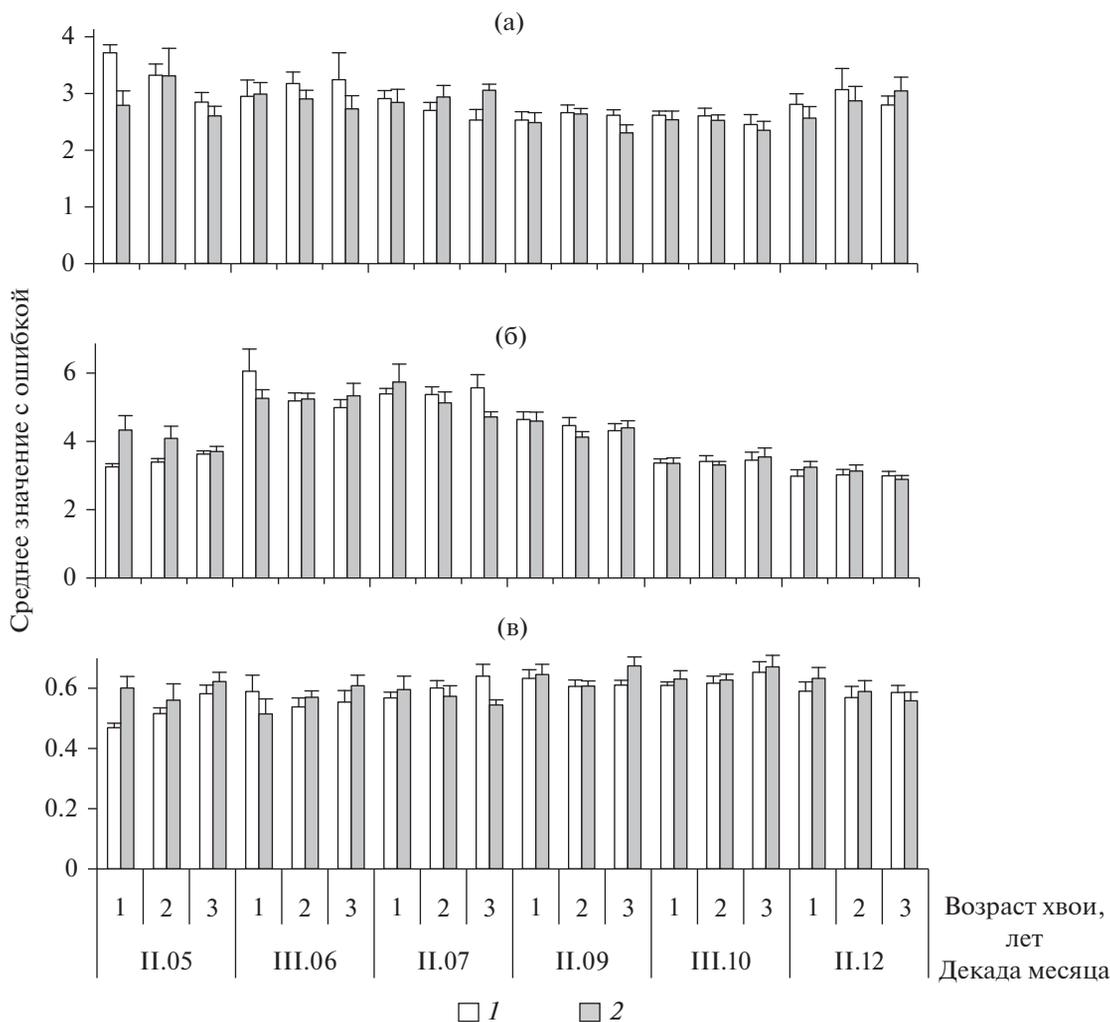
растягивается на осенний период, несколько снижаясь в начале зимы. Различия в концентрации хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов и общего содержания фотосинтетических пигментов в хвое одного и того же возраста между маем и другими месяцами у обеих форм сосны в большинстве случаев достоверны на принятых уровнях значимости *t*-критерия. Уменьшение содержания хлорофилла, играющее адаптивную роль, происходит с осени до весны. С наступлением холодов хлорофилл подвергается интенсивному разрушению. При низких температурах в зимний период распад хлорофилла хвойных превышает его синтез. Уменьшение фонда зеленых пигментов у хвойных растений является характерным адаптивным признаком, результатом фотодеструкции и торможения процессов их биосинтеза *de novo* в условиях пониженных температур и избыточного света (Яцко и др., 2009; Verhoeven, 2014; Софронова и др., 2016). Известно, что низкотемпературные условия подавляют фотосинтетический метаболизм и рост вечнозеленых растений, но не влияют на способность хлорофиллов поглощать световую энергию (Demmig-Adams, Adams, 2006; Софронова и др., 2014). Предполагается, что при сезонном снижении температуры на ранних этапах закалывания уменьшение содержания хлорофил-

ла способствует понижению количества поглощенной световой энергии (Софронова и др., 2016). Фотодеструкция хлорофилла является результатом избыточного образования кислорода (Dall' Osto et al., 2006). Концентрация каротиноидов в хвое одного и того же возраста у разных форм сосны увеличивается в осенний и зимний периоды (*t*-критерий,  $p < 0.05$ ). Снижение концентрации каротиноидов в весенний и летний сезоны связывается с их усиленным расходом на поддержание фотохимической роли хлорофилла *a* в условиях стрессового воздействия (Scheer, 2003). Между выборками деревьев разных форм, различающихся цветом микростробиллов, не выявлено достоверных различий в содержании пигментов хвои одного и того же возраста, за исключением концентрации хлорофилла *b* в период завершения роста побегов в середине июля. В трехлетней хвое его содержание значительно больше в этот период у желтопыльничковой сосны ( $t = 2.29$ ;  $t_{0.05} = 2.26$ ).

По нашим данным средняя величина отношения содержания хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* (в хвое разного возраста) в выборках деревьев колеблется по месяцам (с мая до декабря) от 2.5 до 3.7 (форма с желтым цветом микростробиллов) и от 2.3 до 3.3 (форма с красным цветом микростро-



**Рис. 2.** Сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов хвое разного возраста у форм сосны с разным цветом микростробилов. 1 – желтопыльничковая форма, 2 – краснопыльничковая форма, а – содержание хлорофилла *a*, б – содержание хлорофилла *b*, в – суммарное содержание хлорофиллов *a* и *b*, г – содержание каротиноидов, д – суммарное содержание пигментов.



**Рис. 3.** Сезонная динамика относительных показателей фотосинтетических пигментов в хвое разного возраста у сосны с разным цветом микростробилов. 1 – желтопыльничковая форма, 2 – краснопыльничковая форма, а – отношение содержания хлорофилла *a* к хлорофиллу *b*, б – отношение содержания суммы хлорофиллов *a* и *b* к каротиноидам, в – доля хлорофиллов светособирающего комплекса.

билов) (рис. 3). Поскольку считается, что хлорофилл *b* находится в пигмент-белковых ССК фотосистемы, изменение соотношения хлорофилл *a* : *b* связано с изменением ее функционирования (Ivanov et al., 2013). У обеих форм сосны четко выражен летний максимум величины отношения суммарного содержания хлорофиллов к каротиноидам в хвое одинакового возраста с понижением этого показателя весной, осенью и особенно поздней осенью и зимой (на принятых уровнях значимости *t*-критерия). Достоверных различий относительных показателей фотосинтетического пигментного комплекса в хвое одного и того же возраста между выборками деревьев разных форм не выявлено, за исключением периода начала роста побегов (в середине мая). В этот период в однолетней хвое величина соотношения хлорофилла *a* : *b* существенно выше у желтопыльничковой

формы ( $t = 3.16$ ;  $t_{0.05} = 2.26$ ), а величина соотношения хлорофиллов к каротиноидам и ССК, напротив, больше – у краснопыльничковой сосны ( $t = 2.51$ – $3.27$ ;  $t_{0.05} = 2.26$ ). Наблюдается существенное снижение в хвое одного и того же возраста у этих форм величины соотношения хлорофилла *a* : *b* в осенний и зимний сезоны по сравнению с весенним и летним периодами (до завершения роста в середине июля) (*t*-критерий,  $p < 0.05$ ).

По нашим данным, доля хлорофиллов, локализованных в ССК одно-, двух-, трехлетней хвое, в среднем по месяцам (с мая до декабря) составляет 47–65% (сосна с желтыми микростробилами) и 51–68% (сосна с красными микростробилами). Эта амплитуда связана с адаптацией фотосинтетического аппарата разных форм сосны к световым условиям в высоких широтах (Тарханов, Бирюков, 2014; Аганина, Тарханов, 2016). У

желтопыльниковой формы наблюдается существенное снижение ССК одно-, двухлетней хвои в мае по сравнению с другими месяцами ( $t > t_{0.05}$ ). У этой формы между другими календарными периодами различия ССК хвои одинакового возраста не достоверны ( $t < t_{0.05}$ ). У сосны с красным цветом микростробилов ССК хвои трехлетнего возраста существенно увеличивается в июле по сравнению с осенними месяцами ( $t = 3.12-3.90$ ;  $t_{0.05} = 2.26$ ). Результаты однофакторного дисперсионного анализа подтверждают достоверность сезонных изменений содержания фотосинтетических пигментов у обеих форм, их относительных показателей и ССК в хвое одного и того же возраста ( $F$ -критерий,  $p < 0.05$ ).

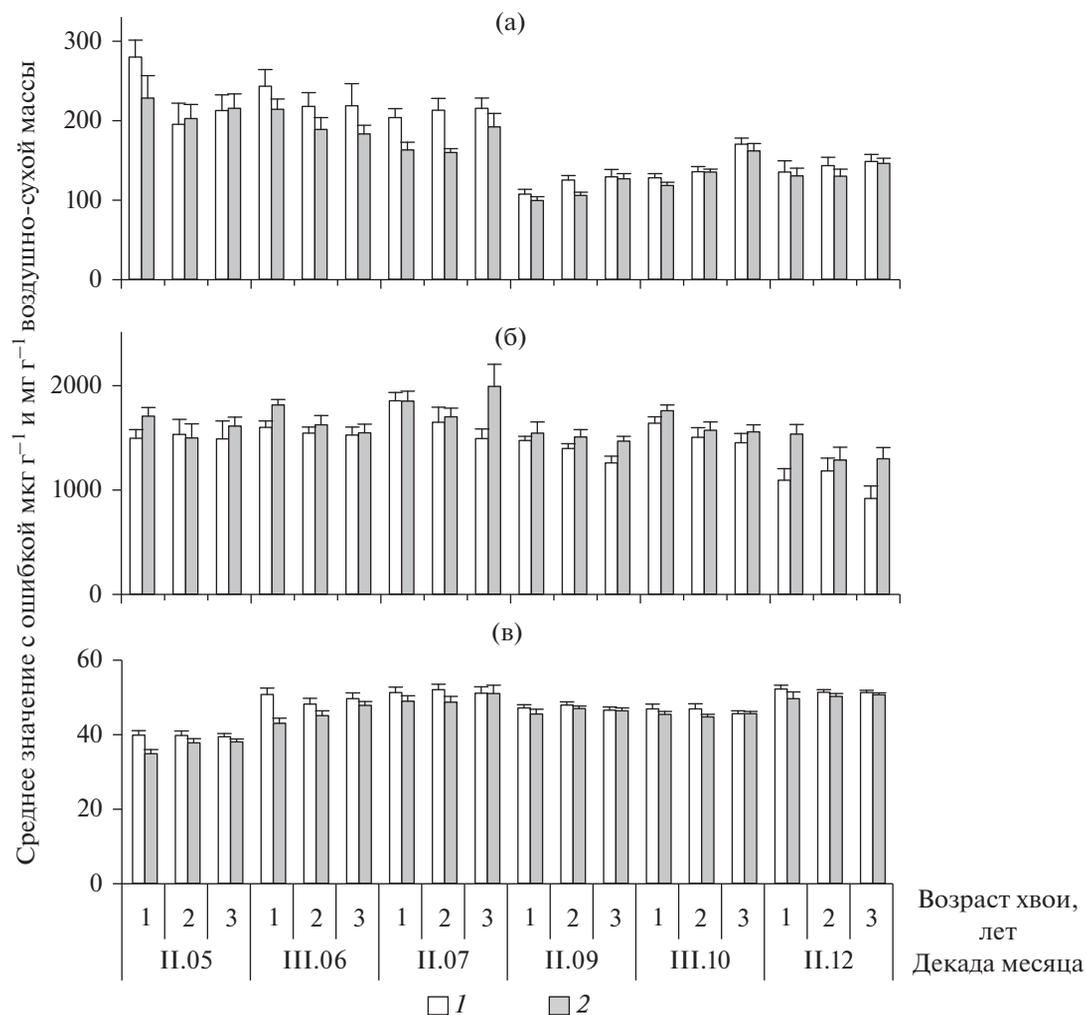
У желтопыльниковой формы в однолетней хвое содержание хлорофиллов и каротиноидов в начале роста (в мае), а также каротиноидов – в период завершения роста (в середине июля) существенно меньше по сравнению с хвоей трехлетнего возраста ( $t$ -критерий,  $p < 0.05$ ). У краснопыльниковой формы в молодой хвое в эти периоды существенно меньше по сравнению с трехлетней хвоей только концентрация каротиноидов ( $t = 2.46-2.90$ ;  $t_{0.05} = 2.26$ ). При старении хвои их роль как липофильных антиоксидантов повышается.

В мае в трехлетней хвое желтопыльниковой сосны существенно меньше по сравнению с однолетней хвоей относительные показатели хлорофилла  $a$  и  $b$ , а больше – величина отношения хлорофиллов к каротиноидам и ССК пигментного комплекса ( $t$ -критерий,  $p < 0.05$ ). Ранее показано (Тарханов, Бирюков, 2014), что увеличение величины соотношения хлорофиллов  $a$  и  $b$  свидетельствует о негативном влиянии внешней среды на ССК хлоропластов хвои. ССК молодой хвои желтопыльниковой формы весной испытывает более сильное отрицательное воздействие экологических факторов по сравнению с хвоей старшего возраста. В условиях высокой инсоляции часто наблюдается повышение доли каротиноидов, выполняющих в данных условиях функцию защиты от фотоингибирования (Demmig-Adams, Adams, 2006). Изменение величины отношения концентрации хлорофиллов  $a$  и  $b$  к содержанию каротиноидов рассматривается как приспособительная реакция ССК фотосинтетических пигментов деревьев на условия внешней среды. Каротиноиды, которые находятся в тилакоидных мембранах, участвуют в световых реакциях фотосинтеза и обеспечивают структурную стабильность пигмент-белковых светособирающих комплексов (Cuttriss, Pogson, 2004; Cazzonelli, 2011).

По характеру сезонной изменчивости количественные показатели стрессовых метаболитов в хвое одного и того же возраста у сосны с разным цветом микростробилов близки (рис. 4). Содер-

жание пролина в хвое одного и того же возраста у обеих форм в осенний и зимний сезоны существенно меньше по сравнению с весенним и летним периодами ( $t$ -критерий,  $p < 0.05$ ). Это связано с неблагоприятным почвенно-гидрологическим режимом, сложившимся весной и летом 2016 года. Незначительное количество осадков в мае и июне этого года способствовали повышению дефицита кислорода в торфяных почвах из-за малого количества атмосферных осадков соответственно (22 и 50 мм) по сравнению с 2015 годом (34 и 81 мм) и со среднемноголетними показателями в этом районе (46 и 62 мм). Увеличение концентрации пролина в хвое в весенний и летний периоды у обеих форм сосны свидетельствует о повышении роли его антиоксидантных функций в ответ на экологический стресс. Установлено более высокое содержание пролина в июле и сентябре в одно-, двухлетней хвое у желтопыльниковой сосны по сравнению с краснопыльниковой формой ( $t > t_{0.05}$ ). Однофакторный дисперсионный анализ свидетельствует о значимом влиянии фактора “форма” на изменчивость концентрации пролина в эти периоды ( $F > F_{0.05}$ ). У желтопыльниковой сосны выявлены достоверные различия содержания пролина между однолетней хвоей и хвоей двух-, трехлетнего возраста в мае ( $t = 2.31-2.40$ ;  $t_{0.05} = 2.26$ ). Его концентрация в этот период значительно больше в однолетней хвое. У краснопыльниковой формы содержание пролина осенью повышается с возрастом хвои ( $t > t_{0.05}$ ). Двухфакторный дисперсионный анализ подтверждает влияние возраста хвои на накопление пролина весной и осенью ( $F = 3.28-29.26$ ;  $F_{0.05} = 3.17-3.22$ ).

Наблюдаются достоверные сезонные различия по содержанию аскорбиновой кислоты в хвое одного и того же возраста у краснопыльниковой сосны между летним и зимним периодами ( $t$ -критерий,  $p < 0.05$ ). У желтопыльниковой сосны достоверные различия этого показателя наблюдаются в хвое одного возраста между декабрем и другими месяцами ( $t$ -критерий,  $p < 0.05$ ). Зимой содержание аскорбиновой кислоты существенно ниже. Характер сезонной динамики содержания аскорбиновой кислоты в 2016 году отличался от 2015 года, когда наибольшие его величины в однолетней хвое наблюдались в осенний период (Тарханов и др., 2018). В сентябре–октябре 2015 г. выпало вдвое больше осадков (124 мм), чем в 2016 г. (63 мм), что усилило ее накопление. В 2016 г. в июле наблюдались более высокие температура воздуха и количество осадков (соответственно 19.2°C и 119 мм) по сравнению с июлем 2015 года (12.4°C и 45 мм) и средними многолетними показателями (15.6°C и 64 мм). Этому периоду соответствовала максимальная концентрация аскорбиновой кислоты. Вероятно, высокая температура и большое количество осадков летом способствуют



**Рис. 4.** Сезонная динамика биохимических параметров хвои разного возраста у сосны с разным цветом микростробилов. 1 – желтопыльничковая форма, 2 – краснопыльничковая форма, а – содержание пролина, б – содержание аскорбиновой кислоты, в – содержание водорастворимых белков.

накоплению в хвое сосны аскорбиновой кислоты как антиоксиданта растительных клеток. В зимний период 2016 г. содержание аскорбиновой кислоты уменьшалось ( $t$ -критерий,  $p < 0.05$ ), что связано со снижением активности физиолого-биохимических процессов у сосны в этот период и уменьшением ее роли в регуляции окислительно-восстановительного потенциала (Бухарина и др., 2014). Динамика накопления аскорбиновой кислоты зависит от метеоусловий и сроков прохождения фенологических фаз у сосны в тот или иной год.

Нами выявлены достоверные различия между формами сосны с разным цветом микростробилов по содержанию аскорбиновой кислоты в однолетней хвое в конце июня и декабре ( $t = 2.62-3.10$ ;  $t = 2.26$ ). Краснопыльничковая сосна накапливает аскорбиновую кислоту в период активного роста и в зимний сезон более интенсивно. У этой формы также больше содержание аскорбиновой кис-

лоты в трехлетней хвое в конце сентября и декабре по сравнению с желтопыльничковой сосной ( $t = 2.35-2.66$ ;  $t = 2.26$ ). Это свидетельствует о более высокой активности работы ее антиоксидантной системы в эти периоды в условиях избыточного увлажнения по сравнению с желтопыльничковой формой. Однофакторный дисперсионный анализ подтверждает зависимость содержания аскорбиновой кислоты в трехлетней хвое в июле, сентябре и декабре от фактора «форма» ( $F > F_{0.05}$ ). Наблюдаются существенные различия ее концентрации между однолетней и трехлетней хвоей у краснопыльничковой сосны в июне и октябре ( $t = 2.33-2.69$ ;  $t_{0.05} = 2.26$ ). Содержание аскорбиновой кислоты у данной формы в эти периоды больше в хвое однолетнего возраста. У сосны с красным цветом микростробилов влияние возраста хвои на изменчивость содержания аскорбиновой кислоты также подтверждается методом двухфак-

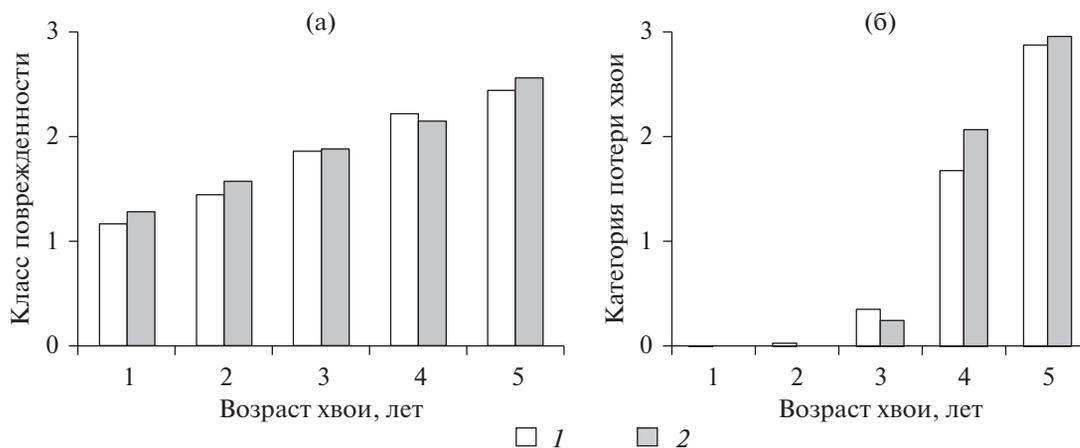


Рис. 5. Класс поврежденности (а) и категория потери хвои (б). 1 – желтопыльничковая форма, 2 – краснопыльничковая форма.

торного дисперсионного анализа ( $F > F_{0.05}$ ). По мере прохождения процессов закалывания и осенней подготовки к перезимовке защитные реакции сосны замедляются (Косаковская, 2008).

В хвое одного и того же возраста у обеих форм установлены достоверные сезонные различия между содержанием водорастворимых белков в мае и другими месяцами ( $t$ -критерий,  $p < 0.05$ ). Это и свидетельствует о нормальном физиологическом состоянии деревьев разных форм сосны весной в начале роста побегов. Май 2016 г. в данном районе был почти в два раза теплее ( $t = 11.5^\circ\text{C}$ ) обычного ( $t = 6.0^\circ\text{C}$ ). Сумма осадков в этот месяц (22 мм) была приблизительно в 2 раза ниже нормы (46 мм). У желтопыльничковой сосны содержание водорастворимых белков в однолетней хвое в мае было существенно больше по сравнению с краснопыльничковой формой ( $t > t_{0.05}$ ). 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, особенно у сосны с красными микростробилами. Наблюдается тенденция летнего и зимнего повышения концентрации водорастворимых белков в хвое разного возраста у деревьев обеих форм, хотя эти различия не всегда достоверны при критических значениях  $t$ -критерия. Повышение их содержания в зимний период вполне объяснимо. Известно, что подготовка древесных растений к зиме сопровождается усилением синтеза белков в живых тканях растений (Sakai, Larcher, 1987), обладающих криозащитным действием (Volger, Heber, 1975). Жаркая и дождливая погода в июле также способствовала повышению концентрации в хвое

водорастворимых белков. Однофакторный дисперсионный анализ свидетельствует о достоверном влиянии фактора “форма” на содержание водорастворимых белков в хвое однолетнего возраста в весенний и летний сезоны ( $F = 9.24 - 12.45$ ;  $F_{0.05} = 4.41 - 4.49$ ). Содержание водорастворимых белков в однолетней хвое в мае – июне у краснопыльничковой сосны ( $t > t_{0.05}$ ) меньше, чем у трехлетней ( $t = 2.38 - 2.81$ ;  $t_{0.05} = 2.36$ ).

На рис. 5 отражена динамика повреждения и потери хвои разного возраста у сосны с разным цветом микростробилов. Появление хлоротических зон, приуроченных обычно к верхушечной части, а также микроскопических пятен некрозов вследствие окисления фенолов наблюдаются уже на однолетних побегах. С возрастом степень повреждения хвои у деревьев обеих форм в среднем увеличивается. В связи со значительной потерей хвои у деревьев разных форм на пятилетних побегах остается более жизнеспособная хвоя с меньшей степенью повреждения. Средние показатели повреждения и потери хвои (в одно-, пятилетнем возрасте) у краснопыльничковой (соответственно 1.79 и 0.78 балла) и желтопыльничковой (соответственно 1.72 и 0.70 балла) форм довольно близки. В целом степень повреждения хвои у разных форм колеблется от почти здоровой – в однолетнем возрасте до умеренно поврежденной – в пятилетнем возрасте. Более интенсивная потеря хвои на побегах наблюдается в четырех- и пятилетнем возрасте, так как отмирает относительно старая хвоя. В одно-, трехлетнем возрасте потеря хвои почти не происходит (она близка к нулевому баллу). По средним величинам предельной продолжительности жизни хвои (4 г.) и индекса повреждения деревьев (1.95) эти формы не различаются. По величине индекса состояния (повре-

ждения) деревья этих форм в условиях северной тайги чаще всего можно отнести к категориям “здоровые” и “слабоповрежденные” (Методические рекомендации ..., 1990).

**Заключение.** Установлено сходство в характере сезонной изменчивости абсолютных и относительных показателей пигментного комплекса одно-, двух- трехлетней хвои у сосны с разным цветом микростробилов. Погодные условия накладывают существенный отпечаток на динамику этих показателей в течение года. Теплая осень способствует продлению периода активного накопления хлорофиллов. С наступлением морозов хлорофиллы подвергаются довольно интенсивному разрушению. В период завершения линейного роста побегов в середине июля в трехлетней хвое содержание хлорофилла *b* у желтопыльничковой сосны значительно больше, чем у краснопыльничковой формы. Концентрация каротиноидов в хвое одного и того же возраста у разных форм сосны увеличивается в осенний и зимний сезоны. Их защитная роль в этот период возрастает. В период вегетации содержание каротиноидов в хвое старшего возраста значительно больше по сравнению с молодой хвоей. Тем самым они способствуют защите от свободных радикалов, которые продуцируются при старении хвои. В осенний и зимний сезоны их концентрация в хвое разного возраста существенно не различается. Наблюдается тенденция снижения величины отношения содержания хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* и хлорофиллов к каротиноидам в хвое одного и того же возраста у обеих форм в осенний и зимний периоды. Доля хлорофиллов, локализованных в ССК одно-, двух-, трехлетней хвои, в среднем по месяцам (с мая до декабря) составляет 47–65% (сосна с желтыми микростробилами) и 51–68% (сосна с красными микростробилами). Амплитуда колебаний этого показателя связана с адаптацией фотосинтетического аппарата разных форм сосны к световым условиям в высоких широтах.

По характеру сезонной изменчивости количественные показатели стрессовых метаболитов в хвое одно-, двух-, трехлетнего возраста у сосны с разным цветом микростробилов близки. Вместе с тем, большое количество атмосферных осадков, выпавших в июле 2016 г., привело к повышению дефицита кислорода в корнеобитаемой зоне почвы и в большей мере активизировало накопление пролина в одно-, двухлетней хвое деревьев желтопыльничковой формы по сравнению с краснопыльничковой сосной. Это свидетельствует о более выраженной адаптивной реакции сосны с желтым цветом микростробилов в связи с повышением уровня почвенно-грунтовых вод.

Динамика накопления аскорбиновой кислоты зависит от метеоусловий и связанных с ними сроков прохождения фенологических фаз у сосны в

тот или иной год. Большое количество осадков летом приводит к усилению корневой гипоксии и активизирует ее накопление в хвое, что свидетельствует о повышении роли аскорбиновой кислоты как антиоксиданта растительных клеток в этот период. Значительное уменьшение содержания аскорбиновой кислоты в зимний сезон, особенно у деревьев желтопыльничковой формы, связано со снижением активности физиолого-биохимических процессов и уменьшением ее роли в регуляции окислительно-восстановительного потенциала.

Весенний минимум содержания водорастворимых белков в хвое одно-, двух-, трехлетнего возраста у деревьев обеих форм указывает на их нормальное физиологическое состояние в этот период. Очень теплый и сухой май 2016 г. способствовал активации физиолого-биохимических процессов сосны на верховых торфяных почвах. Повышенная температура приводит к снижению дефицита кислорода и замедляет синтез водорастворимых белков.

Изменение концентрации пролина, аскорбиновой кислоты и водорастворимых белков в связи с возрастом хвои у желтопыльничковой и краснопыльничковой форм проявляются по-разному. Имеют место как увеличение, так и снижение их содержания или отсутствие существенных различий этих показателей в отдельные периоды с повышением возраста хвои у разных форм сосны.

Показатели состояния (повреждения) краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги близки.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аганина Ю.Е., Тарханов С.Н. Изменчивость биохимических показателей и адаптация краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в условиях избыточного увлажнения // Известия Самарского НЦ РАН. 2016. Т. 18. № 2. С. 10–14.
- Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П., Еришов П.В. Генотипическая обусловленность пигментного состава хвои плюсовых деревьев ели европейской // Известия высших учебных заведений. Лесной журн. 2019. № 1. С. 63–76.
- Большой практикум “Биохимия”. Лабораторные работы: Учеб. пособие / Сост. М.Г. Кусакина, В.И. Суворов, А.А. Чудинова. Пермь: Перм-ий гос. национал. исследоват. университет, 2012. 148 с.
- Бухарина И.Л., Кузьмин П.А., Шарифуллина А.М. Сохранение низкомолекулярных органических соединений в листьях деревьев при техногенных нагрузках // Лесоведение. 2014. № 2. С. 20–26.
- Веретенников А.В. Влияние временного избыточного увлажнения на физиологические процессы древесных растений. М.: Наука, 1964. 87 с.

- 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.
- Воскресенская О.Л., Алябышева Е.А., Половникова М.Г. Большой практикум по биоэкологии. Йошкар-Ола: Марийский. гос. университет, 2006. Ч. 1. 107 с.
- ГИСМЕТЕО [Электронный ресурс]. URL: <http://www.gismeteo.ru> (дата обращения 01.12.2019).
- Головко Т.К., Далькэ И.В., Дымова О.В., Захожий И.Г., Табаленкова Г.Н. Пигментный комплекс растений природной флоры Европейского Северо-Востока // Известия Коми НЦ УрО РАН. 2010. Т. 1. № 1. С. 39–46.
- Косаковская И.В. Стрессовые белки растений. Киев: Изд-во Ин-т ботаники, 2008. 154 с.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1972. 284 с.
- Методические рекомендации по оценке существующего и прогнозируемого состояния лесных насаждений в зоне влияния промышленных предприятий Мурманской области / Сост. В.Ф. Цветков. Архангельск: Архангельск. институт леса и лесохимии, 1990. 20 с.
- Миронов П.В., Алаудинова Е.В., Шимова Ю.С., Симкина С.Ю. Белки цитоплазмы меристемы почек ели: динамика аминокислотного состава // Химия растительного сырья. 2007. № 4. С. 95–100.
- Петров С.А. О генотипической обусловленности фенотипов в популяциях древесных растений // Фенетика природных популяций: Матер. IV Всесоюз. совещ. (Пос. Борок, ноябрь 1990 г.). М.: Изд-во Академия наук СССР, 1990. С. 214–215.
- Правила санитарной безопасности в лесах. Утв. Правительством Российской Федерации 09.12.2020. М., 2020. 22 с.
- Путенихин В.П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук (спец. 06.03.01). Красноярск: Институт леса СО РАН, 2000. 48 с.
- Северо-Евразийский климатический центр [Электронный ресурс]. URL: <http://seakc.meteoinfo.ru> (дата обращения 01.12.2019).
- Софронова В.Е., Чепалова В.А., Дымова О.В., Головко Т.К. Роль пигментной системы вечнозеленого кустарничка *Ephedra monosperma* в адаптации к климату центральной Якутии // Физиология растений. 2014. Т. 61. № 2. С. 266–274.
- Софронова В.Е., Дымова О.В., Головко Т.К., Чепалова В.А., Петров К.А. Адаптивные изменения пигментного комплекса хвои *Pinus sylvestris* при закаливании к низкой температуре // Там же. 2016. Т. 63. № 4. С. 461–471.
- Судацкова Н.Е., Милютин И.Л., Романова Л.И. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири. Новосибирск: Гео, 2012. 178 с.
- Тарханов С.Н. Индивидуальная изменчивость биохимических признаков и состояние форм сосны обыкновенной в условиях аэротехногенного загрязнения // Лесоведение. 2011. № 2. С. 62–69.
- Тарханов С.Н., Бирюков С.Ю. Морфоструктура и изменчивость биохимических признаков популяций сосны (*Pinus sylvestris* L.) в стрессовых условиях устья Северной Двины // Сибирский экологический журн. 2014. № 2. С. 319–327.
- 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) // Там же. 2018. № 4. С. 425–437.
- Цветков В.Ф., Цветков И.В. Леса в условиях аэротехногенного загрязнения. Архангельск: Архангельск. гос. тех. университет, 2003. 354 с.
- Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биологические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–170.
- Ярмишко В.Т. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на Европейском Севере. СПб.: НИИ химии СПбУ, 1997. 210 с.
- Яцко Я.Н., Дымова О.В., Головко Т.К. Пигментный комплекс зимне- и вечнозеленых растений в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока // Ботанический журн. 2009. Т. 94. № 12. С. 1812–1820.
- Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D. Rapid determination of free proline for water-stress studies // Plant & Soil. 1973. V. 39. № 1. P. 205–206.
- Cazzonelli C.I. Carotenoids in nature: insights from plants and beyond // Functional Plant Biology. 2011. V. 38. P. 833–847.
- Cuttriss A.J., Pogson B.J. Carotenoids // Plant Pigments & Their Manipulation. Boca Raton: CRC Press, 2004. P. 57–91.
- Dall'Osto L., Lico C., Alric J., Giuliano G., Havaux M., Bassi R. Lutein is needed for efficient chlorophyll triplet quenching in the major LHCP antenna complex of higher plants and effective photoprotection in vivo under strong light // BMC Plant Biology. 2006. V. 6. P. 32.
- Demmig-Adams B., Adams W.W. Photoprotection in an ecological context; the remarkable complexity of thermal energy dissipation // New Phytologist. 2006. V. 172. P. 11–21.
- Hanisch B., Kilz E. Waldschaden erkennen Fichte und Kiefer. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 1990. 334 p.
- 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 J. of Plant Physiology. 2013. V. 60. № 6. P. 812–820.
- Krasensky J., Jonak C. Drought, salt and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks // J. Experimental Botany. 2012. V. 63. P. 1593–1608.
- Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. V. 148. P. 350–382.
- Moffatt B., Ewart V., Eastman A. Cold comfort: Plant antifreeze proteins // Physiologia Plantarum. 2006. V. 126. № 1. P. 5–16.

Mohr H., Shopfer P. Plant Physiology. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1995. 629 p.

Nikolaeva M.K., Maevskaya S.N., Voronin P.Y. Activities of antioxidant and osmoprotective systems and photosynthetic gas exchange in maize seedlings under drought conditions // Russian J. Plant Physiology. 2015. V. 62. № 3. P. 314–321.

Oliviusson P., Salaj J., Hakman I. Expression pattern of transcripts encoding water channel-like proteins in Norway spruce (*Picea abies*) // Plant Molecular Biology. 2001. V. 46. № 3. P. 289–299.

Sakai A., Larcher W. Frost survival of plants. Responses and Adaptation to Freezing Stress. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1987. 304 p.

Scheer H. The pigments // Light-harvesting antennas in photosynthesis. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Publishers, 2003. V. 13. P. 29–81.

Sicher R.C., Barnaby J.J. Impact of carbon dioxide enrichment on the responses of maize leaf transcripts and metabolites to water stress // Physiologia Plantarum. 2012. V. 144. № 3. P. 238–253.

Verhoeven A. Sustained energy dissipation in winter evergreens // New Phytologist. 2014. V. 201. P. 57–65.

Volger H.G., Heber V. Cryoprotective leaf proteins // Biochimica et Biophysica Acta. 1975. V. 412. № 2. P. 335–340.

## Adaptation and Morphology of Various Forms of Scots Pine Under the Conditions of a Constant Excessive Moisture in the Northern Taiga's Soils

S. N. Tarkhanov<sup>1</sup>, \*, Ye. A. Pinayevskaya<sup>1</sup>, and Yu. Ye. Aganina<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Federal Center of Integrated Arctic Research, Severnaya Dvina emb., 23, Arkhangelsk, 163000 Russia

\*E-mail: tarkse@yandex.ru

A study was conducted regarding the dynamics of the biochemical parameters complex, reflecting adaptive changes in the red-anthered and yellow-anthered forms of pine under the conditions of prolonged excessive moisture in the soils of the Northern Dvina river mouth. A similarity was uncovered in the nature of seasonal changes in the absolute and relative indicators, such as the content of photosynthetic pigments, free proline, ascorbic acid and water-soluble proteins in one-, two-, three-year-old pine needles with different colours of microstrobiles. It was revealed that warm weather in autumn prolongs the period of active accumulation of chlorophylls. The proportion of chlorophyll localized in the light-harvesting complex of needles of different ages in different months (from May to December), amounts on average to 47–65% (yellow-anthered form) and 51–68% (red-anthered form). The fluctuations amplitude of this indicator is associated with the adaptation of different forms of pine to light conditions of high latitudes. The adaptive changes in the proline content due to the large amount of precipitation in summer season are more pronounced in the yellow-anthered form. The dynamics of the ascorbic acid content is associated with weather conditions and phenological phases of pine development. Age-related changes in the concentration of proline, ascorbic acid, and water-soluble proteins during certain calendar periods in the yellow-anthered and red-anthered individuals are manifested ambiguously if at all. As for the morphological state, the yellow-anthered and red-anthered forms are similar under conditions of constant excessive moisture in the soils of the northern taiga.

**Keywords:** Scots pine, variability, biochemical parameters, adaptation, morphological state, constant excessive soil moisture, northern taiga.

**Acknowledgements:** The work has been conducted within the framework of the State Contract with the Federal center of integrated Arctic research for 2022–2024, project theme “Research of regularities of spatial and temporal changes in forest ecosystems in the subarctic territories of the European North of Russia”).

### REFERENCES

Aganina Y.E., Tarkhanov S.N., Izmenchivost' biokhimicheskikh pokazatelei i adaptatsiya krasnopyl'nikovoi i zheltopyl'nikovoi form sosny (*Pinus sylvestris* L.) v usloviyakh izbytochnogo uvlazhneniya (Variability of biochemical indicators and adaptation of f. (var.) erythranthera Sanio and f. (var.) sulfurathera Kozubow forms of the pine (*Pinus sylvestris* L.) in the conditions of excess humidification), *Izvestiya Samarskogo NTs RAN*, 2016, Vol. 18, No. 2, pp. 10–14.

Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D., Rapid determination of free proline for water-stress studies, *Plant & Soil*, 1973, Vol. 39, No 1, pp. 205–206.

Besschetnova N.N., Besschetnov V.P., Ershov P.V., Genotipicheskaya obuslovlennost' pigmentnogo sostava khvoi plusovoykh derev'ev eli evropeiskoi (Genotypic Conditionality of Plus Tree Needle Pigment Composition of Norway Spruce), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2019, No. 1, pp. 63–76.

*Bol'shoi praktikum "Biokhimiya". Laboratornye raboty* (Major workshop “Biochemistry”. Laboratory works), Perm: Perm-ii gos. natsional. issledovat. universitet, 2012, 148 p.

Bukharina I.L., Kuz'min P.A., Sharifullina A.M., Soderzhanie nizkomolekulyarnykh organicheskikh soedinenii v list'yakh derev'ev pri tekhnogennykh nagruzkakh (Organic

- low molecular weight compounds contents of tree leaves under technogenic press), *Lesovedenie*, 2014, No. 2, pp. 20–26.
- Cazzonelli C.I., Carotenoids in nature: insights from plants and beyond, *Functional Plant Biology*, 2011, Vol. 38, pp. 833–847.
- Cuttriss A.J., Pogson B.J., Carotenoids, In: *Plant Pigments & Their Manipulation*, Boca Raton: CRC Press, 2004, pp. 57–91.
- Dall'Osto L., Lico C., Alric J., Giuliano G., Havaux M., Bassi R., Lutein is needed for efficient chlorophyll triplet quenching in the major LHCII antenna complex of higher plants and effective photoprotection in vivo under strong light, *BMC Plant Biology*, 2006, Vol. 6, pp. 32.
- Demmig-Adams B., Adams W.W., Photoprotection in an ecological context; the remarkable complexity of thermal energy dissipation, *New Phytologist*, 2006, Vol. 172, pp. 11–21.
- Golovko T.K., Dal'ke I.V., Dymova O.V., Zakhzhzhii I.G., Tabalenkova G.N., Pigmentnyi kompleks rastenii prirodnoi flory Evropeiskogo Severo-Vostoka (Pigment complex of natural flora plants of the European North-East), *Izvestiya Komi nauchnogo tsentra UrO RAN*, 2010, No. 1, pp. 39–46.
- Hanisch B., Kilz E., *Waldschaden erkennen Fichte und Kiefer*, Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 1990, 334 p.
- <http://seakc.meteoinfo.ru> (December 01, 2019).
- <http://www.gismeteo.ru> (December 01, 2019).
- 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 J. Plant Physiology*, 2013, Vol. 60, No. 6, pp. 812–820.
- Kosakovskaya I.V., *Stressovye belki rastenii* (Stress proteins of plants), Kiev: Ukrain'skyi fitosotsiologichnyi tsentr, 2008, 154 p.
- Krasensky J., Jonak C., Drought, salt and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks, *J. Experimental Botany*, 2012, Vol. 63, pp. 1593–1608.
- Lichtenthaler H.K., Chlorophylls and carotenoids pigments of photosynthetic biomembranes, *Methods in Enzymology*, 1987, Vol. 148, pp. 350–382.
- Mamaev S.A., *Formy vnutrividovoi izmenchivosti drevesnykh rastenii (na primere semeistva Pinaceae na Urale)* (The forms of intraspecific variation of woody plants (case study of Pinaceae family in Urals)), M.: Nauka, 1972, 284 p.
- Metodicheskie rekomendatsii po otsenke sushchestvuyushchego i prognozirovannogo sostoyaniya lesnykh nasazhdenii v zone vliyaniya promyshlennykh predpriyatii Murmanskoi oblasti* (Methodological recommendations for assessing the existing and predicted state of forest plantations in the zone of influence of industrial enterprises of the Murmansk region), Arkhangelsk: Arkhangel'sk. institut lesa i lesokhimii, 1990, 20 p.
- Mironov P.V., Alaudinova E.V., Shimova Y.S., Simkina S.Y., Belki tsitoplazmy meristemov pochek eli: dinamika aminokislotojnogo sostava (Cytoplasmic proteins of the spruce kidney meristem: dynamics of the amino acid composition), *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2007, No. 4, pp. 95–100.
- Moffatt B., Ewart V., Eastman A., Cold comfort: Plant antifreeze proteins, *Physiologia Plantarum*, 2006, Vol. 126, No. 1, pp. 5–16.
- Mohr H., Shopfer P., *Plant Physiology*, Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1995, 629 p.
- Nikolaeva M.K., Maevskaya S.N., Voronin P.Y., Activities of antioxidant and osmoprotective systems and photosynthetic gas exchange in maize seedlings under drought conditions, *Russian J. Plant Physiology*, 2015, Vol. 62, No. 3, pp. 314–321.
- 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, No. 3, pp. 289–299.
- Petrov S.A., O genotipicheskoi obuslovlennosti fenov v populyatsiyakh drevesnykh rastenii (About genotypic conditioning of phenes in populations of woody plants), *Fenitika prirodnykh populyatsii* (Phenetics of natural populations), Proc. of IV All-Union meeting, Borok, November, 1990, M.: Izd-vo Akademiya nauk SSSR, 1990, pp. 214–215.
- Pravila sanitarnoi bezopasnosti v lesakh. Utv. Postanovleniem Pravitel'stva Rossiiskoi Federatsii ot 09.12.2020 № 2047* (Sanitary safety rules in forests. Approved by Decree of the Government of the Russian Federation dated 09.12.2020 No. 2047), M., 20 p.
- Putenikhin V.P., *Populyatsionnaya struktura i sokhranenie genofonda khvoynykh vidov na Urale. Avtoref. diss. d-ra biol. nauk* (Population structure and conservation of genebank of coniferous species in Urals. Extended abstract of Doctor biol. sci. thesis), Krasnoyarsk: IL SO RAN, 2000, 48 p.
- Putenikhin V.P., *Populyatsionnaya struktura i sokhranenie genofonda khvoynykh vidov na Urale. Avtoref. diss. d-ra biol. nauk* (Population structure and conservation of the coniferous species gene pool in the Urals. Extended abstract of Doctor's biol. sci. thesis), Krasnoyarsk: Institut lesa SO RAN, 2000, 48 p.
- Sakai A., Larcher W., *Frost survival of plants. Responses and Adaptation to Freezing Stress*, Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 1987, 304 p.
- Scheer H., The pigments, In: *Light-harvesting antennas in photosynthesis*, Dordrecht; Boston; London: Kluwer Academic Publishers, 2003, Vol. 13, pp. 29–81.
- Shlyk A.A., Opredelenie khlorofillov i karotinoidov v ekstraktakh zelenykh list'ev (Measuring chlorophylls and carotenoids in extracts of green leaves), In: *Biokhimicheskie metody v fiziologii rastenii* (Biochemical methods in plant physiology), M.: Nauka, 1971, pp. 154–170.
- Sicher R.C., Barnaby J.J., Impact of carbon dioxide enrichment on the responses of maize leaf transcripts and metabolites to water stress, *Physiologia Plantarum*, 2012, Vol. 144, No. 3, pp. 238–253.
- Sofronova V.E., Chepalov V.A., Dymova O.V., Golovko T.K., The role of pigment system of an evergreen dwarf shrub *ephedra monosperma* in adaptation to the climate of Central Yakutia, *Russian J. Plant Physiology*, 2014, Vol. 61, No. 2, pp. 246–254.
- Sofronova V.E., Chepalov V.A., Petrov K.A., Dymova O.V., Golovko T.K., Adaptive changes in pigment complex of *Pi-*

- nus sylvestris* needles upon cold acclimation, *Russian J. Plant Physiology*, 2016, Vol. 63, No. 4, pp. 433–442.
- Sudachkova N.E., Milyutina I.L., Romanova L.I., *Biokhimičeskaya adaptatsiya khvoinykh k stressovym usloviyam Sibiri* (Biochemical adaptation of conifers to the stressful conditions of Siberia), Novosibirsk: Geo, 2012, 178 p.
- Tarkhanov S.N., Biryukov S.Y., Morfostruktura i izmenchivost' biokhimičeskikh priznakov populyatsii sosny (*Pinus sylvestris* L.) v stressovykh usloviyakh ust'ya Severnoi Dviny (Morphostructure and biochemical parameters of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in stressing environment of North Dvina Estuary region), *Sibirskii ekologičeskii zhurnal*, 2014, Vol. 21, No. 2, pp. 319–327.
- Tarkhanov S.N., Individual'naya izmenchivost' biokhimičeskikh priznakov i sostoyanie form sosny obyknovЕННОI v usloviyakh aerotekhnogenного zagryazneniya (Individual variability of biochemical characteristics and the state of Scots pine forms under air pollution), *Lesovedenie*, 2011, No. 2, pp. 62–69.
- Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A., Aganina Y.E., Adaptive responses of morphological forms of the pine (*Pinus sylvestris* L.) under stressful conditions of the northern taiga (in the Northern Dvina Basin), *Contemporary Problems of Ecology*, 2018, Vol. 11, No. 4, pp. 377–387.
- Tsvetkov V.F., Tsvetkov I.V., *Lesa v usloviyakh aerotekhnogenного zagryazneniya* (Forests under air pollution), Arkhangel'sk: Arkhangel'sk. gos. tekhn. universitet, 2003, 354 p.
- Veretennikov A.V., *Vliyanie vremennogo izbytočnogo uvlazhneniya na fiziologičeskie protsessy drevesnykh rastenii* (Influence of temporary excessive moisture on the physiological processes of woody plants), M.: Nauka, 1964, 87 p.
- Verhoeven A., Sustained energy dissipation in winter evergreens, *New Phytologist*, 2014, Vol. 201, pp. 57–65.
- Vidyakin A.I., Phenology of woody plants: identification, scaling, and use in population studies (an example of *Pinus sylvestris* L.), *Russian J. Ecology*, 2001, Vol. 32, No. 3, pp. 179–184.
- Volger H.G., Heber V., Cryoprotective leaf proteins, *Biochimica et Biophysica Acta*, 1975, Vol. 412, No. 2, pp. 335–340.
- Voskresenskaya O.L., Alyabysheva E.A., Polovnikova M.G., *Bol'shoi praktikum po bioekologii* (Major workshop on bioecology), Ioshkar-Ola: Mariiskii. gos. universitet, 2006, Part 1, 107 p.
- Yarmishko V.T., *Sosna obyknovennaya i atmosfernoe zagryaznenie na Evropeiskom Severe* (The Scots pine and the atmospheric contamination in North Europe), Saint Petersburg: Izd-vo NII Khimii SpbGU, 1997, 210 p.
- Yatsko Y.N., Dymova O.V., Golovko T.K., Pigmentnyi kompleks zimne- i vechnozelenykh rastenii v podzone srednei taigi evropeiskogo Severo-Vostoka (Pigment complex of ever- and wintergreen plants in the middle taiga subzone of the European North-East), *Botanicheskii zhurnal*, 2009, Vol. 94, No. 12, pp. 1812–1820.