

На правах рукописи

Аганина

Аганина Юлия Евгеньевна

**АДАПТАЦИОННАЯ СПОСОБНОСТЬ РАЗНЫХ ФОРМ
СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ
(НА ПРИМЕРЕ СЕВЕРО-ДВИНСКОГО БАССЕЙНА)**

4.1.6. Лесоведение, лесоводство, лесные культуры, агролесомелиорация,
озеленение, лесная пирология и таксация

АВТОРЕФЕРАТ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Архангельск – 2024

Работа выполнена в федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаврова Уральского отделения Российской академии наук»

Научный руководитель:

Тарханов Сергей Николаевич,
доктор биологических наук

Официальные оппоненты:

Чернобровкина Надежда Петровна,
доктор биологических наук, доцент,
ведущий научный сотрудник лаборатории
лесных биотехнологий Института леса –
обособленного подразделения ФГБУН ФИЦ
«Карельский научный центр РАН»

Зарубина Лилия Валерьевна,
доктор сельскохозяйственных наук, доцент,
профессор кафедры лесного хозяйства
ФГБОУ ВО «Вологодская государственная
молочнохозяйственная академия имени
Н.В. Верещагина»

Ведущая организация:

ФБУ «Северный научно-исследовательский
институт лесного хозяйства»

Защита диссертации состоится «15» октября 2024 г. в 13 часов на заседании диссертационного совета 24.2.394.04, созданного на базе ФГАОУ ВО «Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова» по адресу 163002, г. Архангельск, наб. Северной Двины, 17, главный корпус, ауд. 1220.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГАОУ ВО «Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова» www.narfu.ru

Автореферат разослан «___» _____ 2024 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Тюкавина Ольга Николаевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является одним из главных лесообразующих древесных видов в таежной зоне России. Благодаря пластичности корневой системы сосна способна формировать устойчивые насаждения в условиях длительного избыточного увлажнения почв, которые занимают большие площади и играют важную средообразующую роль. В то же время, в этих условиях из-за корневой гипоксии она испытывает хронический стресс. При различном диапазоне биохимических реакций деревьев у внутривидовых форм сосны на условия внешней среды, особенно в условиях изменения климата, они могут обладать разным адаптивным потенциалом. Это свидетельствует об актуальности работы и требует проведения дальнейших исследований в этом направлении.

Степень разработанности темы исследования. Теоретической и методологической основой для написания диссертации являлись фундаментальные труды по внутривидовой изменчивости и биохимической адаптации хвойных Л.Ф. Правдина, С.А. Мамаева, J. Levitt, Н.Е. Судачковой, а также работах С.Н. Тарханова и др. Однако, в них не рассматривались вопросы сезонной адаптации сосны обыкновенной в связи с ее формовым разнообразием, что требует дополнительного изучения этой проблемы.

Цель работы: выявление особенностей биохимической адаптации разных форм сосны обыкновенной в условиях длительного избыточного увлажнения почв северной тайги.

Основные задачи:

1. Исследовать индивидуальную изменчивость показателей фотосинтетического пигментного комплекса и стрессового метаболизма внутривидовых форм сосны обыкновенной в условиях длительного избыточного увлажнения почвы северной тайги;

2. Изучить сезонную динамику содержания фотосинтетических пигментов и стрессовых метаболитов в хвое вновь образованных побегов у форм сосны с разным цветом микростробилов и типом апофиза семенных чешуй;

3. Исследовать сезонные изменения биохимических показателей хвои разного возраста у желтопыльничковой и краснопыльничковой форм сосны и у форм сосны с выпуклым и плоским типом апофиза семенных чешуй, от которых зависит их адаптационная способность в стрессовых условиях;

4. Выявить изменения биохимических показателей почек у форм сосны с разным цветом микростробилов и типом апофиза семенных чешуй.

Научная новизна. Автором внесен определенный вклад в исследование внутривидовой изменчивости сосны (*Pinus sylvestris* L.) в изменяющихся климатических условиях на севере Европейской части России. Изучение процессов адаптации хвойных к воздействию факторов внешней среды именно на основе этих наследственных форм можно отнести к новым аспектам исследования этого вопроса. Получены новые результаты, отражающие сезонную динамику фотосинтетического аппарата, стрессовых метаболитов и пероксидазной

активности у желтопыльниковой и краснопыльниковой форм, а также сосны с выпуклым и плоским типом апофиза семенных чешуй с учетом погодных условий в разные годы, которая имеет адаптивное значение.

Теоретическая и практическая значимость. Проведенные исследования способствуют расширению знаний о механизмах адаптации внутривидовых форм сосны в стрессовых условиях. Результаты исследований могут быть использованы при разработке программ наземного мониторинга устойчивости лесных экосистем и представляют интерес для практической селекции, а также в учебном процессе по курсу лесоведения.

Методология и методы исследования. Методология заключается в изучении адаптивных реакций сосны обыкновенной на основе разнообразия ее внутривидовых форм с использованием методов определения уже известных биохимических показателей – индикаторов стресса.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Сезонные изменения показателей фотосинтетического пигментного комплекса и стрессового метаболизма у желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны, от которой зависит их адаптационная способность в стрессовых условиях;

2. Сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов и стрессовых метаболитов у форм сосны с выпуклым и плоским типом апофиза семенных чешуй в условиях длительного избыточного увлажнения почвы;

3. Особенности биохимической адаптации форм сосны с разным цветом микростробилов и типом апофиза семенных чешуй.

Личный вклад автора заключается в постановке цели и задач, разработке программы и методики исследования. Автором лично или с его участием был собран экспериментальный материал, проведены лабораторные исследования отобранных образцов, выполнены анализ, интерпретация полученных данных и сформулированы основные выводы. Автор являлся исполнителем работ в рамках государственных заданий ФИЦКИА УрО РАН: тема ФНИР № ГР 01.2.00952773 (2012 – 2014 гг.); тема ФНИР № ГР АААА-А16-116052710109-9 (2015 – 2017 гг.), проект по Комплексной программе УрО РАН № ГР АААА-А17-117032750150-0 (2015 – 2017 гг.), тема ФНИР № ГР 122011900129-4 (2018 – 2021 гг.), тема ФНИР № ГР 122011400384-2 (2022 – 2024 гг.).

Обоснованность и достоверность результатов исследований подтверждается большим объемом экспериментального материала, применением научно обоснованных методик, использованием статистических методов и оценкой достоверности полученных данных, обеспечивающих согласованность результатов и устойчивость решений. В процессе лабораторных анализов выполнено 8360 определений различных биохимических параметров.

Апробация работы. Основные результаты исследований докладывали на международных молодежных научно-практических конференциях (г. Архангельск, 2014, 2018, 2022 гг., Республика Беларусь, г. Гомель, 2021 г.); на всероссийской научной конференции с международным участием

(г. Архангельск, 2019 г.); на всероссийских научных конференциях (г. Сыктывкар, 2016, 2017 гг.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 17 научных работ, 8 из них включены в текущий перечень ВАК, в том числе 3 статьи, индексируемые в информационно-аналитической системе цитирования Web of Science и 1 – в Scopus.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 132 страницах машинописного текста, состоит из введения, 6 глав, выводов и заключения, списка литературы из 160 источников, в том числе 47 на иностранных языках. Работа содержит 29 таблиц, 35 рисунков.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю д.б.н. С.Н. Тарханову за помощь на всех этапах выполнения работы и консультации при выполнении диссертационного исследования, а также м.н.с. А.С. Пахову и всему коллективу лаборатории приарктических лесных экосистем за помощь в сборе и обработке материала.

1. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА ИССЛЕДОВАНИЙ

Физиологические, биохимические, молекулярно-биологические аспекты стрессовых воздействий на растения интенсивно исследуются в последние десятилетия. В неблагоприятных условиях среды у деревьев сосны наблюдается генетически детерминированный процесс активации защитных систем, что, в связи с сезонным развитием, обеспечивает повышение устойчивости деревьев и прохождение онтогенеза при воздействии стрессовых факторов в пределах нормы реакции. Реакции деревьев можно расценивать как адаптивные, позволяющие обеспечивать их устойчивость к воздействию стрессовых факторов в пределах нормы реакции (Тарханов и др., 2021). Сведения по индивидуальной изменчивости биохимических показателей и адаптации разных форм сосны в условиях воздействия стрессовых (как природных, так и техногенных) факторов весьма фрагментарны (Дорофеева, 1981; Терехова и др., 2003; Фрейберг и др., 2004; Тарханов, 2010; Тарханов, Бирюков, 2014), что свидетельствует о необходимости проведения исследований в этом направлении.

2. СРЕДООБРАЗУЮЩИЕ ФАКТОРЫ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В главе дана краткая характеристика рельефа и геоморфологии, климата, лесных почв и растительности Архангельской области, в т. ч. устья р. Северная Двина на основе литературных сведений. Исследования проведены на опытных участках в северотаежных разновозрастных сосняках кустарничко-сфагновых на болотных верховых торфяных почвах в устье р. Северная Двина в рамках стационарных наблюдений состояния лесных экосистем, проводимых лабораторией приарктических лесных экосистем ФИЦКИА УрО РАН, (Архангельское лесничество). Для определения биохимических показателей у 10

промаркированных деревьев каждой из выделенных по цвету мужских стробилов (краснопыльниковая и желтопыльниковая) и типу апофиза семенных чешуй (выпуклый и плоский) форм сосны в 2014, 2015, 2016, 2018, 2020 и 2022 годах отбирали образцы хвои с побегов разного возраста и терминальных почек. При этом отбор деревьев разных форм проводили методом случайной выборки в пределах одного класса возраста. В процессе лабораторных анализов выполнено 8360 определений различных биохимических параметров. Общая выборка на всех пробных площадях для оценки поврежденности ассимиляционного аппарата составляла 479 деревьев. 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).

Для изучения адаптивных реакций использовали уже известные соединения, зарекомендовавшие себя как индикаторы стресса. Для лабораторных анализов использовали спектрофотометр NanoDrop 2000с. Определяли содержание фотосинтетических пигментов (Шлык, 1971; Практикум..., 1990), свободного пролина (Bates et al., 1973), водорастворимых белков по методу Kalb, Bernlohr (Большой практикум..., 2012), аскорбиновой кислоты (Воскресенская и др., 2006), антоцианов (Муравьева и др., 1987). Активность пероксидазы определяли по методу (Бояркин, 1951). Для рН-метрии использовали комбинированный портативный измеритель рН-метр Delta 32 (Mettler Toledo) (Васфилов, 1995). Все материалы исследований обработаны методами вариационной статистики (Свалов, 1977; Зайцев, 1984). Уровень изменчивости определяли по эмпирической шкале С. А. Мамаева (1972).

3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ХВОИ ТЕКУЩЕГО ГОДА У РАЗНЫХ ФОРМ СОСНЫ

Формы с разным цветом микростробилов. В 2018 году максимальное содержание хлорофиллов *a* и *b*, а также суммарное содержание в хвое, образованной в текущем году, хлорофиллов и каротиноидов у сосны с разным цветом микростробилов наблюдается в октябре, температура воздуха в котором была более чем в 2 раза (3,5 °С) выше среднеголетней (1,5 °С) в этом районе.

В июле 2018 года наблюдаются существенные различия содержания хлорофилла *b*, а также ССК хлоропластов между краснопыльниковой и желтопыльниковой формой ($t = 2,33 - 2,42$; $t_{0,05} = 2,26$). Содержание хлорофилла *b* и ССК в хвое, образованной в текущем году, у формы с желтым цветом микростробилов значительно больше. Это свидетельствует о том, что в условиях жаркой и сухой погоды в июле у желтопыльниковой формы наблюдается более интенсивное накопление хлорофилла *b* и повышение его доли в ССК. Вероятно, негативное влияние экологических факторов в этих условиях на ССК хлоропластов краснопыльниковой формы проявляется в большей степени (рис. 1).

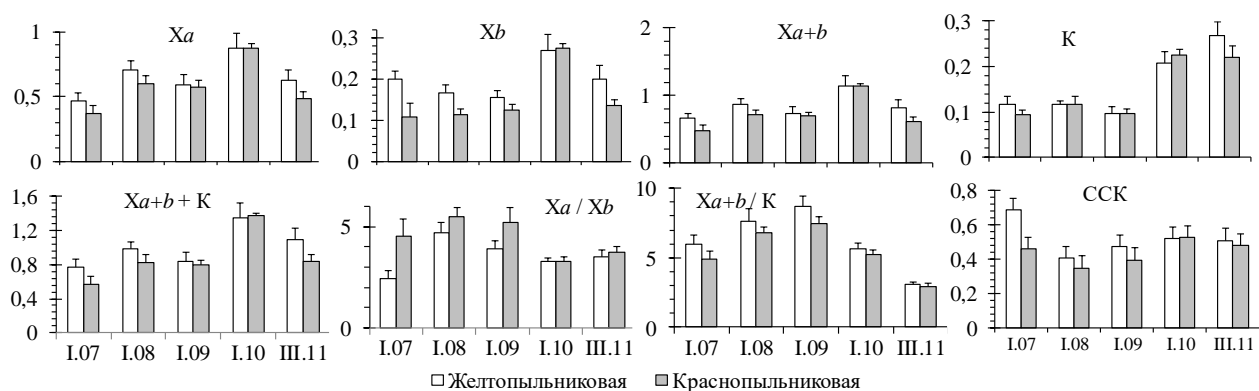


Рисунок 1 – Сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов в хвое, образованной в текущем году, у форм сосны с разным цветом микростробилов

На рисунках 1, 3, 5, 6, 8, 9, 11, 13: X_a , X_b , K – содержание хлорофиллов a и b и каротиноидов соответственно, $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сухой массы; ССК – доля хлорофиллов светособирающего комплекса; I. 07 – декада месяца.

Методом однофакторного дисперсионного анализа (ОДА) установлено достоверное влияние форм с разным цветом микростробилов на содержание хлорофилла b в июле и августе и ССК хлоропластов хвои, образованной в текущем году – в июле ($F = 4,70 - 5,39$; $F_{0,05} = 4,41 - 4,84$; $\eta^2 = 0,207 \pm 0,044 - 0,329 \pm 0,061$).

У формы с желтыми микростробилами концентрация антоцианов в хвое, образованной в текущем 2018 году, летом значительно больше по сравнению с осенью ($t = 2,43 - 4,10$; $t_{0,05} = 2,26$) (рис. 2). У сосны с красными микростробилами содержание антоцианов в хвое в августе существенно больше по сравнению с октябрём и ноябрём ($t = 2,43 - 2,54$; $t_{0,05} = 2,26$). Летнее повышение содержания антоцианов в хвое текущего года смягчает действие ультрафиолета.

Повышение pH хвои текущего года с возрастом (с июля по ноябрь) четко проявляется у деревьев сосны с разным цветом микростробилов форм в условиях постоянного избыточного увлажнения почвы северной тайги. Это отражает снижение содержания в хвое органических кислот. ОДА подтверждает влияние фактора «сезон» на динамику pH ($F = 120,53 - 239,07$; $F_{0,05} = 2,58$).

У сосны с красными микростробилами наблюдается существенное повышение активности пероксидазы в ноябре по сравнению с июлем ($t = 2,98$; $t_{0,05} = 2,26$), что свидетельствует об окислительном стрессе и активации системы антиоксидантной защиты деревьев этой формы перед перезимовкой.

В июле 2018 года среднемесячная температура воздуха была значительно выше ($19,4 \text{ }^\circ\text{C}$) по сравнению со среднемноголетним показателем ($15,6 \text{ }^\circ\text{C}$), а количество осадков (31 мм) в 2 раза ниже нормы (64 мм). В этих условиях у краснопыльничковой и желтопыльничковой форм наблюдалось существенное увеличение содержания аскорбиновой кислоты в хвое текущего года по сравнению с августом, сентябрём и октябрём. В ноябре, при наступлении отрицательных температур, содержание аскорбиновой кислоты также был существенно выше по сравнению с этими месяцами. Методом ОДА установлено

достоверное влияние сезона на содержание аскорбиновой кислоты в хвое текущего года у желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны ($F = 26,68 - 27,92$; $F_{0,05} = 2,58 - 2,59$). Это свидетельствует о развитии защитных механизмов у сосны для предотвращения окислительного стресса в жаркий и засушливый период и при наступлении морозов.

Наблюдается его повышенная концентрация в июле ($t = 4,14 - 8,17$; $t_{0,05} = 2,26$) и, особенно, в октябре – ноябре ($t = 2,48 - 3,99$; $t_{0,05} = 2,26$) по сравнению с августом и сентябрем.

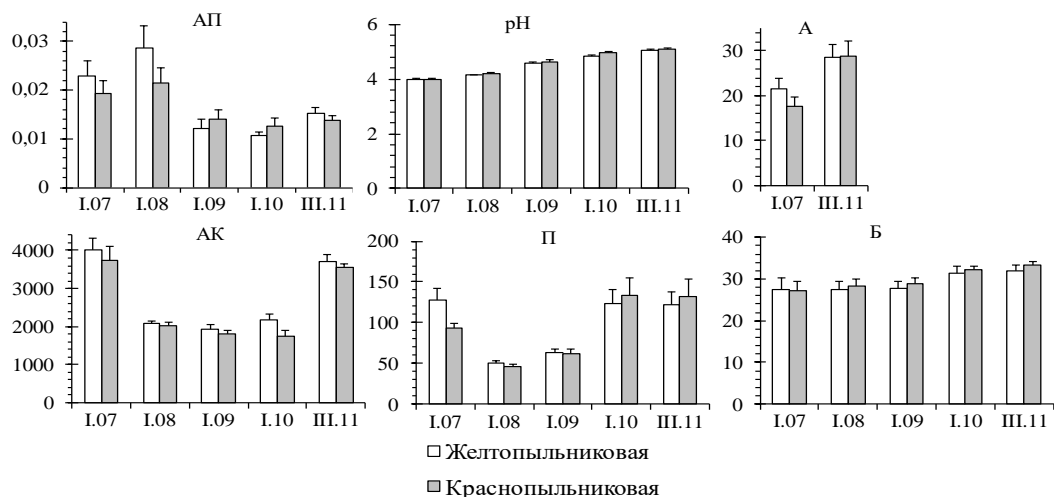


Рисунок 2 – Сезонная динамика биохимических параметров хвои текущего года у форм сосны с разным цветом микростробиллов

На рисунках 2, 4, 5, 7, 8, 10, 12: А – активность пероксидазы, усл. ед.; АК – содержание аскорбиновой кислоты, $\text{мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ сухой массы; Б – содержание водорастворимых белков $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сухой массы; П – содержание пролина, $\text{мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ сухой массы; АП – концентрация антоцианов, %; I. 07 – декада месяца.

Методом ОДА доказано влияние сезона на содержание пролина в хвое обеих форм ($F = 5,03 - 8,19$; $F_{0,05} = 2,58$). Жаркая и сухая погода (в июле) и, особенно, осеннее понижение температуры в октябре – ноябре вызывают интенсивное накопление пролина в хвое, образованной в текущем году, в ответ на экологический стресс.

Существенное увеличение содержания водорастворимых белков в хвое текущего года у желтопыльниковой и краснопыльниковой форм сосны в ноябре свидетельствует о повышении их криозащитной роли при подготовке деревьев к перезимовке. Методом ОДА установлено достоверное влияние сезона на динамику этого показателя у краснопыльниковой формы ($F = 2,87$; $F_{0,05} = 2,58$).

Формы с разным типом апофиза семенных чешуй. Между формами с разным апофизом установлены достоверные различия по содержанию в хвое, образованной в текущем году, каротиноидов в августе ($t = 2,93$; $t_{0,05} = 2,26$), хлорофилла *a*, суммы хлорофиллов *a* и *b* и общей суммы пигментов в октябре ($t = 2,30 - 2,57$; $t_{0,05} = 2,26$). Содержание хлорофилла *a*, сумма хлорофиллов *a* и *b* и общее содержание фотосинтетических пигментов в конце вегетационного периода (в октябре) у сосны с выпуклой формой апофиза больше по сравнению с сосной с плоским апофизом. Это может отрицательно отразиться на процессе осеннего закаливания деревьев этой формы при подготовке к перезимовке (рис.

3). Концентрация и доля каротиноидов в августе, когда количество осадков (118 мм) в 1,9 раза превышало среднеголетний показатель (63 мм), существенно больше у сосны с плоским апофизом по сравнению с сосной с выпуклым апофизом. Это свидетельствует о более высокой чувствительности этой формы и рассматривается как адаптивная реакция, направленная на повышение устойчивости фотосинтетического аппарата в стрессовых условиях. Методом ОДА доказано достоверное влияние фактора «тип апофиза» на содержание хлорофилла *a* и сумму хлорофиллов *a* и *b* и общее содержание фотосинтетических пигментов в октябре ($F = 3,96 - 6,74$; $F_{0,05} = 4,45$), а также на отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам в августе ($F = 4,63$; $F_{0,05} = 4,41$).

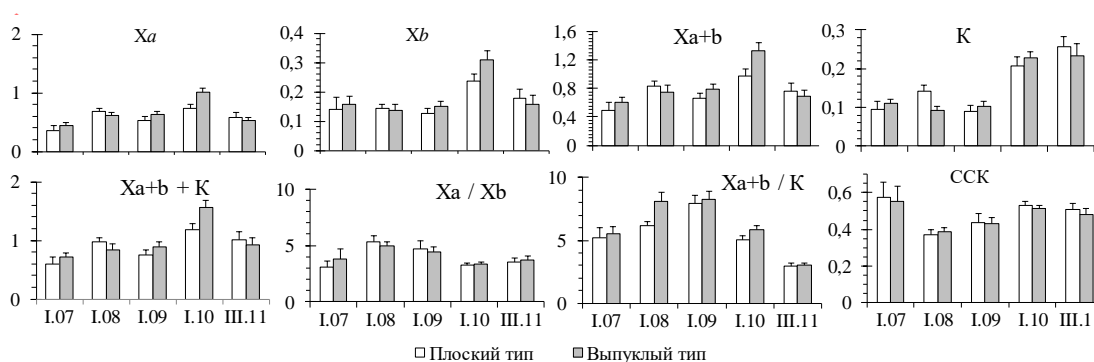


Рисунок 3 – Сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов в хвое, образованной в текущем году у форм сосны с разным типом апофиза (наблюдения 2018 года)

В 2018 году наблюдается существенное снижение содержания антоцианов в хвое текущего года осенью по сравнению с летним периодом (t -критерий; $p < 0,05$) (рис. 4). Выявлено значительное превышение этого показателя в сентябре у сосны с выпуклым апофизом по сравнению с сосной с плоским типом апофиза ($t = 2,56$; $t_{0,05} = 2,26$), что свидетельствует о более высокой чувствительности формы с выпуклым типом апофиза к воздействию факторов внешней среды в этот период.

Показатель рН гомогената хвои, образованной в текущем году постепенно повышается у деревьев с разной формой апофиза в период с июля по ноябрь в связи повышением содержания органических кислот. Сезонное влияние на рН хвои доказано в отношении обеих форм ($F = 130,15 - 257,12$; $F_{0,05} = 2,58$; $p < 0,001$).

В ноябре выявлено существенное превышение активности пероксидазы в хвое у формы с выпуклым типом апофиза по сравнению с формой с плоским апофизом ($t = 2,83$; $t_{0,05} = 2,26$), что свидетельствует об окислительном стрессе и активации системы антиоксидантной защиты у формы с выпуклым типом апофиза в связи с понижением температуры до отрицательных величин. Методом ОДА подтверждается влияние формы деревьев на активность пероксидазы в ноябре ($F = 7,99$; $F_{0,05} = 4,45$).

Содержание аскорбиновой кислоты в хвое, образованной в текущем 2018 году у деревьев обеих форм в июле значительно больше, чем в августе, сентябре и октябре ($t = 4,79 - 5,71$; $t_{0,05} = 2,26$). В ноябре наблюдается значительное

увеличение этого показателя у обеих форм по сравнению с августом, сентябрем и октябрем ($t = 6,72 - 20,70$; $t_{0,05} = 2,26$), что обусловлено повышением ее антиоксидантной активности перед перезимовкой.

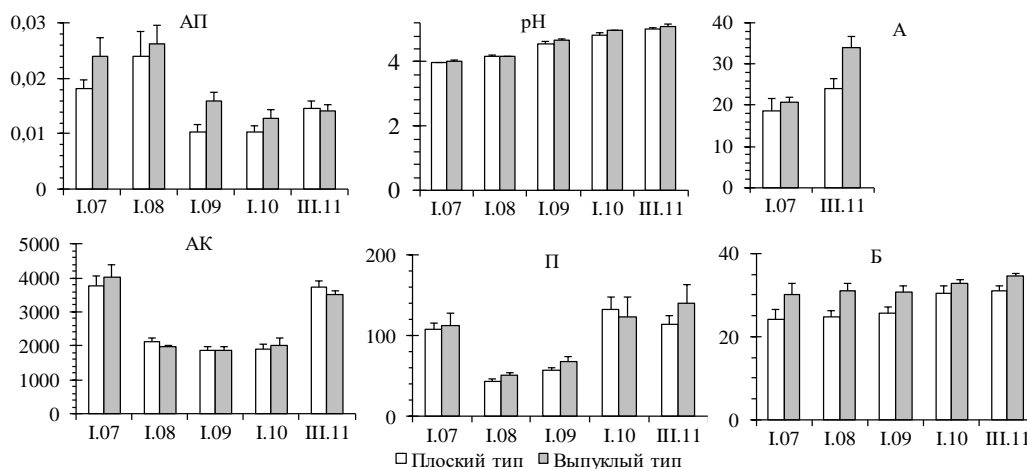


Рисунок 4 – Сезонная динамика биохимических параметров хвои текущего года у форм сосны с разным типом апофиза в 2018 году

Концентрация пролина в хвое деревьев у обеих форм сосны значительно повышается осенью по сравнению с августом ($t = 2,60 - 5,85$; $t = 2,26$), а в июле – существенно больше, чем в августе и сентябре ($t = 2,75 - 7,45$; $t = 2,26$). В октябре и ноябре содержание пролина значительно выше, чем в сентябре ($t = 2,27 - 4,94$; $t_{0,05} = 2,26 - 2,31$) (рис. 4). В эти периоды формы с разным типом апофиза в большей мере нуждаются в развитии защитных реакций.

Согласно нашим данным, увеличение содержания водорастворимых белков в хвое, образованной в текущем году у сосны в октябре – ноябре по сравнению с другими месяцами ($t = 2,26 - 2,30$; $t_{0,05} = 2,26$) свидетельствует о повышении их криозащитной роли при подготовке деревьев к перезимовке. У сосны с выпуклой формой апофиза содержание водорастворимых белков в хвое текущего года в августе, сентябре и ноябре существенно больше по сравнению с формой, имеющей плоский апофиз ($t = 2,60 - 2,84$; $t_{0,05} = 2,26$). При воздействии стрессовых факторов в это время защитные функции у формы с выпуклым типом апофиза усиливаются.

4. АДАПТИВНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ У ФОРМ СОСНЫ С РАЗНЫМ ЦВЕТОМ МИКРОСТРОБИЛОВ

Изменчивость биохимических показателей однолетней хвои. Среднемесячная температура воздуха в сентябре 2015 года была значительно выше ($10,6\text{ }^{\circ}\text{C}$) по сравнению со среднемноголетним показателем ($7,9\text{ }^{\circ}\text{C}$) (Тарханов и др., 2023). Это способствовало накоплению хлорофилла в хвое (рисунок 5). В ноябре температура снизилась до $-3,4\text{ }^{\circ}\text{C}$, что привело к разрушению хлорофилла и снижению его содержания у обеих форм по сравнению с весенне-летним периодом ($t = 2,71 - 3,17$; $t_{0,05} = 2,26$). Осенью у обеих форм наблюдалось существенное увеличение содержания каротиноидов по сравнению с весенне-летним периодом ($t = 12,17 - 14,03$; $t_{0,05} = 2,26$). Каротиноиды защищают

хлорофилл от фотоокисления и являются более устойчивыми к действию неблагоприятных факторов в осенне-зимний период.

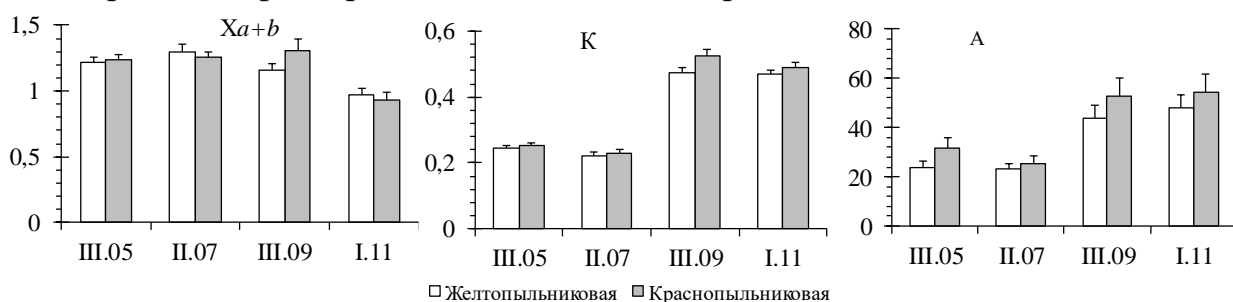


Рисунок 5 – Сезонная динамика биохимических параметров однолетней хвои у сосны с разным цветом микростробилов (наблюдения 2015 года)

Пероксидазная активность в 2015 году у обеих форм осенью была почти в 2 раза выше, по сравнению с летним периодом. В начале и при завершении линейного роста побегов и хвои этот показатель значительно меньше ($t = 2,45 - 3,63$; $t_{0,05} = 2,26$). Следовательно, осенью деревьям присущ более напряженный обмен веществ и для обеспечения нормального прохождения окислительных процессов пероксидазная активность хвои повышается. ОДА показал влияние фактора «сезон» на суммарное содержание в однолетней хвое хлорофиллов a и b , каротиноидов, а также активности пероксидазы ($F = 4,22 - 121,02$; $F_{0,05} = 2,87$).

Изменчивость биохимических показателей хвои разного возраста. В условиях теплой и довольно сухой осени 2016 года, продолжительность летнего максимума накопления пигментов растягивается на осенний период, несколько снижаясь в начале зимы. С наступлением холодов хлорофилл подвергается интенсивному разрушению. Концентрации хлорофилла b в трехлетней хвое в период завершения роста побегов в середине июля значительно больше у желтопыльничковой сосны по сравнению с краснопыльничковой ($t = 2,29$; $t_{0,05} = 2,26$) (рис. 6).

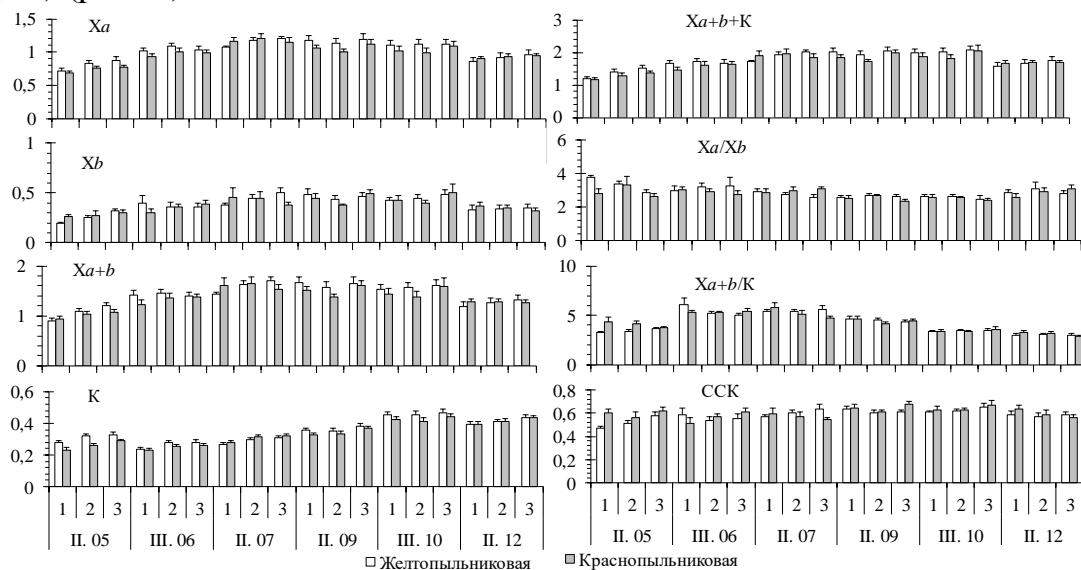


Рисунок 6 – Сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов в хвое разного возраста у форм сосны с разным цветом микростробилов (наблюдения 2016 года), 1, 2, 3 – хвоя одно-, двух-, трехлетнего возраста

У сосны с красным и желтым цветом микростробиллов четко выражен летний максимум величины отношения содержания хлорофиллов a и b к каротиноидам в хвое одинакового возраста с понижением весной, осенью и, особенно перед перезимовкой и зимой (на принятых уровнях значимости t -критерия). Перед перезимовкой и в зимний период защитная роль каротиноидов в хвое сосны возрастает. В середине мая в однолетней хвое величина отношения хлорофилла a/b существенно выше у желтопыльниковой формы, а величина отношения хлорофиллов к каротиноидам и ССК, напротив, больше у краснопыльниковой сосны ($t < t_{0,05}$). У сосны с красным цветом микростробиллов можно отметить существенные различия ССК хвои трехлетнего возраста в июле по сравнению с осенними месяцами, а также осенью по сравнению с декабрем. Осенью этот показатель был больше (рис. 6).

В начале роста побегов (в середине мая) методом однофакторного дисперсионного анализа установлено достоверное влияние форм с разным цветом микростробиллов на содержание в однолетней хвое хлорофилла b , относительные показатели пигментов и ССК ($F = 4,95 - 10,70$; $F_{0,05} = 4,41$), а также концентрацию каротиноидов в двух-трехлетней хвое ($F = 4,99 - 7,83$; $F_{0,05} = 4,41$).

Содержание пролина в одно-, двухлетней хвое в июле и двухлетней хвое в июле и сентябре существенно больше у желтопыльниковой формы по сравнению с краснопыльниковой сосной ($t = 2,71 - 3,35$; $t_{0,05} = 2,31$).

В 2016 году содержание аскорбиновой кислоты в хвое одного и того же возраста у краснопыльниковой сосны летом существенно выше по сравнению с зимним периодом (t -критерий, $p < 0,05$) (рис. 7). У желтопыльниковой сосны этот показатель в декабре значительно ниже по сравнению с другими месяцами (t -критерий, $p < 0,05$). Краснопыльниковая сосна накапливает аскорбиновую кислоту в однолетней хвое в конце июня и декабре, а также в трехлетней хвое – в сентябре и декабре более интенсивно по сравнению с желтопыльниковой формой ($t = 2,35 - 3,10$; $t_{0,05} = 2,31$). Это свидетельствует о более высокой активности работы ее антиоксидантной системы в эти периоды.

Содержание водорастворимых белков в однолетней хвое в мае – июне у желтопыльниковой формы существенно больше по сравнению с краснопыльниковой сосной ($t = 3,08 - 3,53$; $t_{0,05} = 2,31$). Деревья с желтым цветом микростробиллов в мае – июне накапливают большее количество водорастворимых белков в однолетней хвое по сравнению с краснопыльниковой сосной ($t = 3,08 - 2,53$; $t_{0,05} = 2,31$). Это свидетельствует о более выраженной реакции желтопыльниковой формы на воздействие стрессовых факторов в этот период. Причем, у краснопыльниковой сосны более подтверждена стрессовому воздействию трехлетняя хвоя, учитывая повышение концентрации водорастворимых белков по сравнению с их содержанием в однолетней хвое.

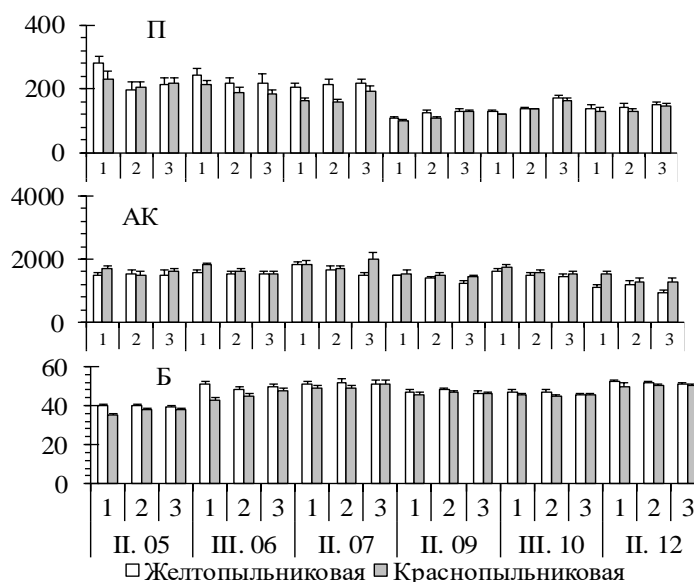


Рисунок 7 – Сезонная динамика биохимических параметров хвои разного возраста у сосны с разным цветом микростробилов (наблюдения 2016 года)

ОДА свидетельствует о значимом влиянии фактора «форма» на изменчивость концентрации пролина в одно-, двухлетней хвое в июле и двухлетней хвое в сентябре, аскорбиновой кислоты – в однолетней хвое в июне и декабре и в трехлетней хвое – в июле, сентябре и декабре и водорастворимых белков – в однолетней хвое в мае – июне ($F = 4,62 - 12,45$; $\eta^2 = 0,204 \pm 0,044 - 0,409 \pm 0,033$).

5. АДАПТИВНЫЕ РЕАКЦИИ ФОРМ СОСНЫ С РАЗНЫМ ТИПОМ АПОФИЗА СЕМЕННЫХ ЧЕШУЙ

Изменчивость биохимических показателей однолетней хвои. В период вегетации 2014 года установлены существенные различия суммарного содержания хлорофиллов *a* и *b* между июлем и сентябрем у формы с плоским типом апофиза, а также между июнем и сентябрем у формы с выпуклым типом апофиза ($t = 7,60$; $t_{0,05} = 2,26$) (рисунок 8). Содержание зеленых пигментов в однолетней хвое обеих форм осенью существенно больше. Концентрация каротиноидов в однолетней хвое осенью по сравнению с летним периодом резко возрастает у обеих форм ($t = 2,75 - 13,00$; $t_{0,05} = 2,26$).

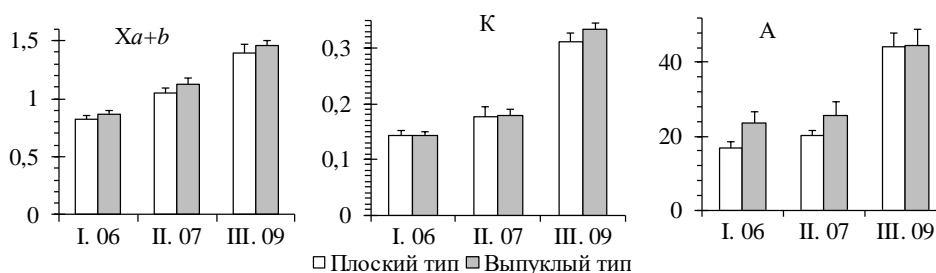


Рисунок 8 – Сезонная динамика биохимических параметров однолетней хвои у сосны с разным цветом микростробилов (наблюдения 2014 года)

Пероксидазная активность в однолетней хвое у обеих форм сосны в конце сентября увеличилась почти в 2 раза по сравнению с июнем и июлем ($t = 3,27 - 7,14$; $t_{0,05} = 2,26$).

Изменчивость биохимических показателей хвои разного возраста. В связи с теплой и достаточно сухой осенью 2016 года продолжительность летнего максимума накопления пигментов растягивается на сентябрь, несколько снижаясь только в начале зимы (рис. 9). При очень низких температурах в зимний период распад хлорофилла хвойных превышает его синтез. По сравнению с наиболее теплым месяцем – июлем в 2016 году снижение содержания хлорофилла ($a + b$) в одно-, двух- и трехлетней хвое в мае у сосны с плоской формой апофиза составило 33 – 46 %, а по сравнению с концом октября – 6 – 8 %, т.е. незначительно.

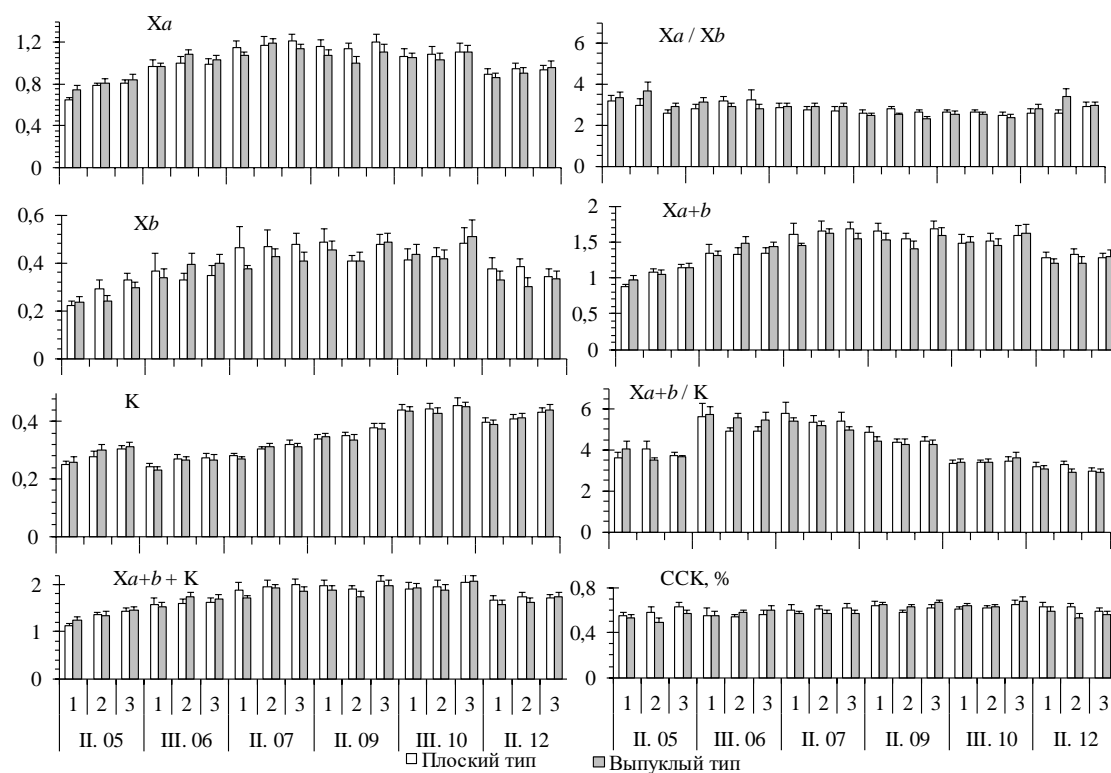


Рисунок 9 – Сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов в хвое разного возраста у форм сосны с разным типом апофиза семенных чешуй (наблюдения 2016 года)

Доля хлорофиллов, локализованных в ССК, в среднем по месяцам (с мая по декабрь) в 2016 году составляет 50 – 60 % (сосна с выпуклой формой апофиза) и 53 – 65 % (сосна с плоской формой апофиза). Эта амплитуда связана с адаптацией фотосинтетического аппарата разных форм сосны к световым условиям в высоких широтах. Изменение величины отношения концентрации хлорофиллов a и b к содержанию каротиноидов рассматривается как приспособительная реакция ССК фотосинтетических пигментов на условия среды. У обеих форм сосны в 2016 году четко выражен летний максимум этого показателя в хвое разного возраста с понижением весной, осенью и, особенно перед перезимовкой и зимой (на принятых уровнях значимости t -критерия) (рис. 9).

Выявлены существенные различия содержания пролина между формами с разным типом апофиза в двухлетней хвое в конце октября ($t = 2,34$; $t_{0,05} = 2,31$). Его содержание в этот период больше у сосны с плоской формой апофиза, т.е. ее реакция деревьев этой формы перед перезимовкой имеет более выраженный характер (рис. 10).

Форма с плоским типом апофиза накапливает аскорбиновую кислоту перед перезимовкой более интенсивно ($t = 2,48$; $t_{0,05} = 2,31$), что свидетельствует о более высокой активности работы ее антиоксидантной системы в период подготовки к зиме в условиях избыточного увлажнения. В 2016 году у обеих форм довольно значительно выражен весенний минимум содержания водорастворимых белков в одно-, двух-, трехлетней хвое. Это может указывать на отсутствие нарушения физиологического состояния рассматриваемых форм сосны в этот период.

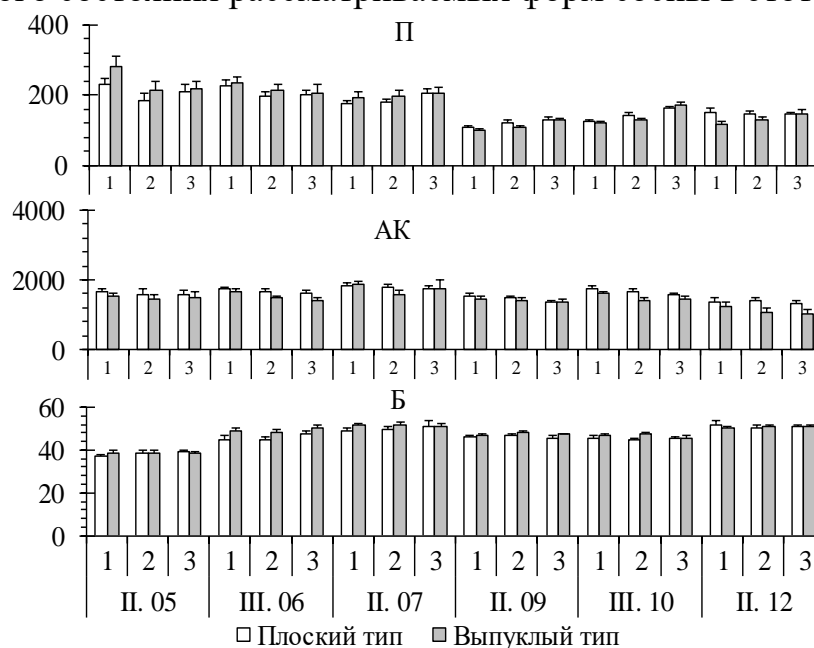


Рисунок 10 – Сезонная динамика биохимических параметров хвои разного возраста у форм сосны с разным типом апофиза (наблюдения 2016 года)

ОДА подтверждает достоверность сезонного влияния на содержание в хвое разного возраста и форм сосны пролина, аскорбиновой кислоты и водорастворимых белков ($F = 2,72 - 24,87$; $F_{0,05} = 2,39$; $\eta^2 = 0,204 \pm 0,075 - 0,705 \pm 0,028$). Результаты однофакторного дисперсионного анализа подтверждают влияние фактора «форма» на изменчивость содержания пролина в двухлетней хвое перед перезимовкой (в конце октября) и однолетней хвое в зимний период (в декабре), а также содержания аскорбиновой кислоты перед перезимовкой и в зимний сезон ($F = 4,52 - 6,10$; $F_{0,05} = 4,41 - 4,45$; $\eta^2 = 0,201 \pm 0,044 - 0,264 \pm 0,043$). В сезонной динамике содержания водорастворимых белков в хвое разного возраста у обеих форм сосны можно выделить два максимума – в июле и декабре. В зимний период это связано с повышением низкотемпературной устойчивости растений, а в июле – с большим количеством осадков (в 1,9 раза выше нормы), что приводит к повышению уровня почвенных вод и способствует усилению корневой гипоксии.

6. ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПОЧЕК У РАЗНЫХ ФОРМ СОСНЫ

Формы с разным цветом микростробилов. На основании проведенных нами исследований в 2020 году выявлены существенные различия содержания хлорофилла *a* и *b*, общей суммы хлорофиллов и каротиноидов в почках между формами с разным цветом микростробилов в августе, а также каротиноидов и общего содержания фотосинтетических пигментов в декабре ($t = 2,35 - 2,73$; $t_{0,05} = 2,26 - 2,57$) (рис. 11).

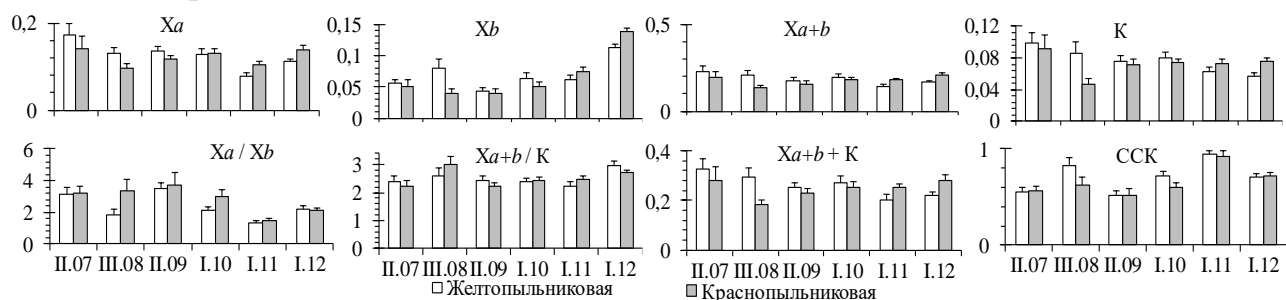


Рисунок 11 – Сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов в почках у форм сосны с разным цветом микростробилов

Методом ОДА подтверждено достоверное влияние форм на содержание хлорофилла *b*, суммы хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов и общего содержания пигментов в почках сосны в августе и декабре ($F = 5,87 - 8,73$; $F_{0,05} = 4,45 - 4,67$).

На основании исследований, проведенных в 2020 и 2022 годах установлено, что у сосны с желтым и красным цветом микростробилов характер сезонной динамики аскорбиновой кислоты (июль–декабрь) схожий (рисунок 12).

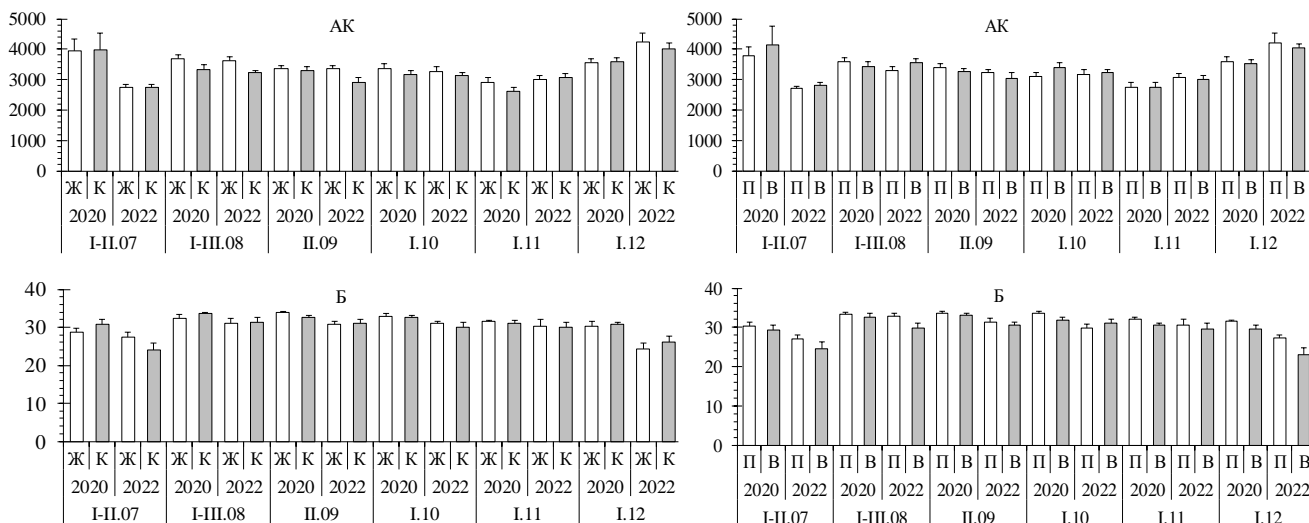


Рисунок 12 – Сезонная динамика биохимических показателей почек у разных форм сосны: Ж – желтопыльниковая, К – краснопыльниковая; П – плоский тип; В – выпуклый тип.

Содержание аскорбиновой кислоты в почках у сосны желтым цветом микростробилов в августе 2022 года было существенно больше по сравнению с формой с красными микростробилами ($t = 2,42$; $t_{0,05} = 2,26$). В августе этого года

количество выпавших осадков (37 мм) было значительно ниже среднегололетнего показателя (67 мм), что могло способствовать понижению уровня почвенных вод и, как следствие, к ослаблению корневой гипоксии. Форма с желтыми микростробилами проявила более высокую чувствительность к действию стрессовых факторов. ОДА показал, что влияние фактора «цвет микростробилов» на содержание аскорбиновой кислоты в почках в августе и сентябре 2022 года достоверно на 5 %-ном уровне значимости ($F = 4,51 - 5,85$; $F_{0,05} = 4,41$).

Формы с разным типом апофиза семенных чешуй. В 2020 году наблюдается довольно выраженная синхронность в динамике содержания хлорофиллов и каротиноидов в почках сосны с плоским и выпуклым апофизом с июля до ноября (рис. 13). Сезонные изменения соотношения зеленых и желтых пигментов связаны с этапами развития и формирования устойчивости растений к воздействию низких температур.

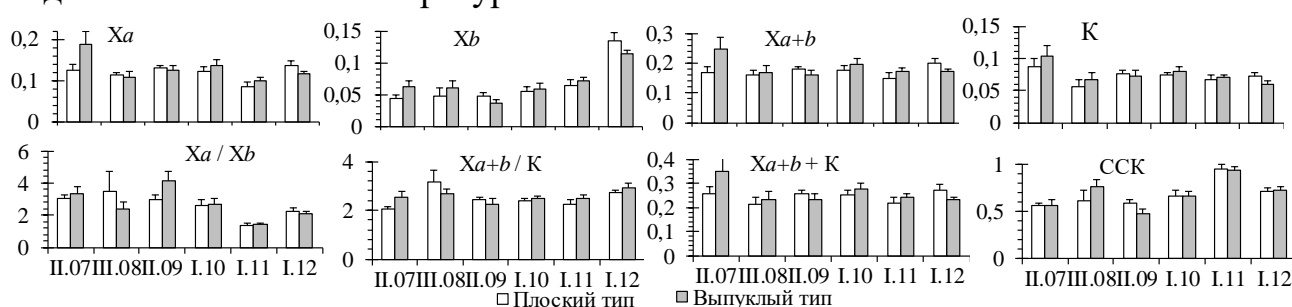


Рисунок 13 – Сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов в почках у форм сосны с разным типом апофиза

Характер сезонной динамики содержания аскорбиновой кислоты и водорастворимых белков у сосны с выпуклым и плоским типом апофиза (за исключением октября 2020 года) схожий (рисунок 12). В октябре 2020 года содержание водорастворимых белков в почках сосны с плоским типом апофиза было больше по сравнению с сосной с выпуклым типом апофиза ($t = 2,47$; $t_{0,05} = 2,26$). Деревья с плоским типом апофиза испытывали более сильное воздействие дезадаптирующих факторов в этот период и, как следствие, усиливали свои защитные функции. Однофакторный дисперсионный анализ показал влияние фактора «тип апофиза» на содержание водорастворимых белков в октябре и ноябре 2020 года ($F = 4,66 - 6,08$; $F_{0,05} = 4,41$).

ВЫВОДЫ

1. Погодные условия накладывают существенный отпечаток на динамику абсолютных и относительных показателей фотосинтетического пигментного комплекса разных форм сосны в условиях длительного избыточного увлажнения почв. В хвое вновь образованных побегов при жаркой и сухой погоде летом у разных форм снижается синтез зеленых пигментов, повышается содержание антоцианов, аскорбиновой кислоты, что способствует уменьшению количества поглощенной световой энергии и активации систем их антиоксидантной защиты.

Теплая осень способствует продлению периода накопления зеленых пигментов. С наступлением холодов хлорофиллы подвергаются довольно интенсивному разрушению.

2. У формы с желтым цветом микростробиллов в хвое, образованной в текущем году, содержание хлорофилла *b* и его доля в ССК хлоропластов при жаркой и сухой погоде в июле значительно превышает его содержание у формы с красным цветом микростробиллов, что свидетельствует о более сильном негативном влиянии на ССК хлоропластов у краснопыльниковой формы.

3. Краснопыльниковая сосна более интенсивно накапливает аскорбиновую кислоту в однолетней хвое в конце июня и декабре по сравнению с сосной с желтыми пыльниками, что указывает на повышение ее антиоксидантной роли у краснопыльниковой формы в эти периоды. Содержание пролина в одно-, двухлетней хвое в июле и сентябре больше у сосны с желтым цветом микростробиллов по сравнению с сосной с красным цветом микростробиллов, что свидетельствует об усилении его защитных свойств у формы с желтыми микростробилами в эти периоды.

4. Деревья с желтым цветом микростробиллов в мае – июне накапливают большее количество водорастворимых белков в однолетней хвое по сравнению с краснопыльниковой сосной. Это свидетельствует о более выраженной реакции желтопыльниковой сосны на воздействие о более выраженной реакции желтопыльниковой формы на воздействие стрессовых факторов в этот период. При этом, у краснопыльниковой сосны более подтверждена стрессовому воздействию трехлетняя хвоя, учитывая повышение концентрации водорастворимых белков по сравнению с их содержанием в однолетней хвое.

5. В хвое вновь образованных побегов содержание хлорофилла *a*, сумма хлорофиллов *a* и *b* и общее содержание фотосинтетических пигментов в конце вегетационного периода у сосны с выпуклой формой апофиза больше по сравнению с сосной с плоским апофизом. Это может отрицательно отразиться на процессе осеннего закаливания деревьев этой формы при подготовке к перезимовке. Доля каротиноидов в августе существенно больше у сосны с плоским апофизом по сравнению с сосной с выпуклым апофизом, что свидетельствует о более высокой чувствительности этой формы и рассматривается как адаптивная реакция, направленная на повышение устойчивости фотосинтетического аппарата в этот период.

6. Активность пероксидазы в хвое текущего года перед наступлением зимы у формы с плоским апофизом существенно выше по сравнению с формой с выпуклым апофизом. Это свидетельствует о более сильной реакции формы с плоским апофизом на окислительный стресс, позволяющей обеспечивать ее жизнедеятельность с наступлением отрицательных температур.

7. Содержание водорастворимых белков в хвое, образованной в текущем году, в период вегетации и перед перезимовкой у сосны с плоским апофизом значительно больше по сравнению с сосной с выпуклым апофизом. Содержание антоцианов в сентябре у формы с выпуклым апофизом значительно больше по

сравнению с сосной с плоским апофизом. При воздействии стрессовых факторов в это время защитные функции у формы с выпуклым типом апофиза усиливаются.

8. У формы с плоским типом апофиза при подготовке к зиме аскорбиновая кислота и пролин в двухлетней хвое накапливаются более интенсивно, чем у сосны с выпуклым апофизом, что говорит о более высокой активности работы ее антиоксидантной системы в этот период.

9. Содержание аскорбиновой кислоты в почках у сосны с желтым цветом микростробиллов в августе 2022 года было существенно больше по сравнению с формой с красными микростробилами, следовательно, форма с желтыми микростробилами проявила более высокую чувствительность к действию стрессовых факторов в этот период. Содержание водорастворимых белков в почках сосны с разным цветом микростробиллов обусловлено сезонной изменчивостью и, по-видимому, связано с развитием почечных структур и их подготовкой к наступлению отрицательных температур при перезимовке.

10. Синтез аскорбиновой кислоты в почках у сосны с разным типом апофиза семенных чешуй зависит от сезонного фактора. Осенняя подготовка деревьев сопровождается усилением синтеза водорастворимых белков, что свидетельствует об активации их защитных реакций в этот период. Это позволяет снизить риск повреждения мембранных структур при действии отрицательных температур. При этом в октябре 2022 года содержание водорастворимых белков в почках у формы с плоским апофизом было значительно больше по сравнению с формой с выпуклым апофизом. Последняя в меньшей степени испытывала воздействие внешних факторов в этот период.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключении отмечается, что внутривидовая изменчивость биохимических признаков отражает адаптационную способность деревьев сосны к воздействию внешней среды. В стрессовых условиях у них наблюдается генетически детерминированный процесс активации защитных систем.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ АВТОРОМ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В рецензируемых научных журналах из перечня, рекомендованного ВАК РФ, Web of Science, Scopus:

1. Тарханов С. Н., Пинаевская Е. А., Аншукова (Аганина) Ю. Е. Морфоструктурные особенности и изменчивость биохимических признаков форм *Pinus sylvestris* L. (Pinaceae) в условиях избыточного увлажнения почв северной тайги // Растительные ресурсы. – 2014. – Т. 50, № 4. – С. 567-578.

2. 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 научного центра Российской академии наук. – 2016. – Т. 18, № 2. – С. 10-14.

3. **Аганина Ю. Е.**, Тарханов С. Н., Прожерина Н. А. Изменчивость содержания фотосинтетических пигментов хвои у сосны с разной формой апофиза семенных чешуй в условиях постоянного избыточного увлажнения // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2018. – Т. 20, № 5 (85). – С. 118-126.

4. Тарханов С. Н., **Аганина Ю. Е.**, Пахов А. С. Сезонная изменчивость биохимических показателей и поврежденность разных форм сосны обыкновенной в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги // Лесной вестник. Forestry Bulletin. – 2018. – Т. 22, № 1. – С. 5-12.

5. 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) // Сибирский экологический журнал. – 2018. – № 4. – С. 425-437. (=Tarkhanov S. N., Pinaevskaya, E. A., Aganina Y. E. Adaptive responses of morphological forms of pine (*Pinus sylvestris* L.) under stressful conditions of the northern taiga (in the Northern Dvina Basin) // Contemporary Problems of Ecology. – 2018. – Vol. 11, №. 4. – P. 377-387.)

6. Тарханов С. Н., Пинаевская Е. А., **Аганина Ю. Е.** Особенности адаптации разных форм сосны обыкновенной в условиях длительного избыточного увлажнения почв // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2021. – № 2. – С. 30-44.

7. Тарханов С. Н., Пинаевская Е. А., **Аганина Ю. Е.** Адаптация и морфологическое состояние разных форм сосны в условиях постоянного избыточного увлажнения почв северной тайги // Лесоведение. – 2022. – № 6. – С. 72-84 (=Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A., Aganina Yu.E. Adaptation and morphological state of different forms of pine under conditions of constant excessive moisture in soils of the northern taiga // Contemporary Problems of Ecology. – 2022 – Vol. 15, № 7. – P. 928-937)

8. Тарханов С. Н., Пинаевская Е. А., **Аганина Ю. Е.**, Пахов А.С. Изменчивость биохимических признаков при адаптации форм *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в условиях избыточного увлажнения // Известия вузов. Лесной журнал – 2023. – № 4. – С. 58-75.

Отзывы на автореферат в двух экземплярах с указанием фамилии, имени, отчества, почтового адреса, адреса электронной почты, наименования организации, должности, шифра и наименования научной специальности в соответствии с номенклатурой, по которой защищена диссертация, лица, составившего отзыв, подписанные и заверенные печатью, просим направлять по адресу: 163002 г. Архангельск, Набережная Северной Двины, 17, диссертационный совет 24.2.394.04.

Ученый секретарь Тюкавина Ольга Николаевна E-mail: o.tukavina@narfu.ru