

Адаптивные реакции морфологических форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в стрессовых условиях северной тайги (на примере Северо-Двинского бассейна)

С. Н. ТАРХАНОВ, Е. А. ПИНАЕВСКАЯ, Ю. Е. АГАНИНА

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики
им. академика Н. П. Лавёрова РАН
163000, Архангельск, наб. Северной Двины, 23
E-mail: tarkse@yandex.ru

Статья поступила 13.11.2017

Принята к печати 26.01.2018

АННОТАЦИЯ

Исследованы изменчивость физиолого-биохимических показателей и радиального роста желтопыльничковой и краснопыльничковой форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в условиях длительного избыточного увлажнения почв. Показано, что сезонная динамика фотосинтетических пигментов и светособирающего комплекса хлоропластов, свободного пролина, стрессовых белков, аскорбиновой кислоты и пероксидазной активности зависит от метеорологических факторов и сроков прохождения у деревьев фенологических фаз развития. Формы с разным цветом пыльников имеют различия в сезонной динамике содержания стрессовых метаболитов и возрастной изменчивости радиального прироста древесины. Это характеризует особенности адаптации разных форм сосны в стрессовых условиях.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, форма, стрессовые условия, изменчивость, биохимические показатели, радиальный прирост, адаптация, Северо-Двинской бассейн.

Постоянное избыточное увлажнение почв на Севере приводит к корневой гипоксии, что вызывает нарушение кислородного режима в тканях и приводит к хроническому стрессу, который сопровождается изменением метаболических реакций у всего растительного организма [Triperri, Mitchell, 1984]. Наибольшее число сведений, касающихся стрессового метаболизма у древесных растений, относится к исследованиям по обнаружению низкомолекулярных метаболитов с защитной функцией. Всего, по разным оценкам, насчитывается порядка 15–20 различных призна-

ков неспецифической составляющей стресса [Пятыгин, 2008]. При затоплении корневой системы поверхностными водами древесные растения содержат значительно меньше фотосинтетических пигментов, имеют более низкую физиологическую активность, чем в лесорастительных условиях с более дренированными почвами [Dreyer, 1994]. В то же время для гипоксического стресса (не у всех видов и тканей) характерно накопление сахаров, крахмала, аминокислот и белков, органических кислот анаэробной части цикла Кребса [Crawford, Vaines, 1977; Huang,

Johanson, 1995; Судацкова и др., 1997], этилена у устойчивых к затоплению древесных видов [Tang, Kozłowski, 1984], снижение содержания фосфосахаров, АДФ, АТФ [Тора, McLeod, 1986].

Колебания радиального прироста принято рассматривать как результат адаптации древесных растений к изменяющимся условиям среды [Шиятов, 1986]. Величина текущего прироста деревьев по диаметру ствола суммирует воздействие климатических, эдафических, ценологических и других факторов внешней среды [Ваганов, Терсков, 1977; Ваганов и др. 1996; Румянцев, 2004]. Одна из причин ослабления камбиальной активности и замедления роста сосны на болотных почвах – низкая концентрация ауксинов (ИУК) в тканях в период вегетации. Другим важным фактором, позволяющим обеспечить существование сосны при гипоксическом стрессе, является способность к созданию резервных фондов в определенных тканях корней и ствола таких основных метаболитов, как легко мобилизуемые углеводы, аминокислоты и белки [Судацкова и др., 2012].

Хотя молекулярный полиморфизм древесных видов является полезным маркером адаптивных локусов при исследовании генетической изменчивости, подчеркивается важность изучения изменчивости количественных ростовых и биохимических признаков, определяемых при мониторинге в полевых опытах [Теребова и др., 2003; Федорков, 2011]. Наиболее надежными морфологическими маркерами наследственных форм древесных являются признаки генеративных органов. Они характеризуются низкими уровнями экологической и географической изменчивости, стабильны во всех метамерах кроны деревьев и во времени [Правдин, 1964; Мамаев, 1972; Санников, Петрова, 2003]. Считается [Видякин, 2001], что в данном случае в процессе онтогенеза признак независим от внешних условий, и развитие его определяется преимущественно генотипом особи. Различия в окраске мужских стробиллов послужили основанием для выделения краснопыльничковой (f. *erythranthera* Sanio) и желтопыльничковой (f. *sylfuranthera* Kozubow) форм.

Цель работы – изучить метаболические реакции и изменчивость роста разных форм

сосны (*Pinus sylvestris* L.) в стрессовых условиях северной тайги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в северотаежных сосняках кустарничково-сфагновых на болотных верховых торфяных почвах бассейна р. Сев. Двина.

Для определения биохимических признаков у 10–35 деревьев каждой из выделенных по цвету мужских стробиллов форм сосны отбирали образцы однолетней хвои в периоды 2013 и 2015 гг. Для изучения сезонной динамики этих признаков отбор образцов производили на одних и тех же деревьях перед началом и в начале роста побегов (конец мая – начало июня), в период завершения роста боковых побегов в длину (до середины июля), в конце и после окончания вегетационного периода (в сентябре – начале октября) и перед перезимовкой (в начале ноября). В лабораторных условиях фотометрическим методом определяли содержание фотосинтетических пигментов в однолетней хвое [Шлык, 1971], свободного пролина [Bates et al., 1973], стрессовых белков [Lowry et al., 1951], аскорбиновой кислоты [Воскресенская и др., 2006], активность пероксидазы [Бояркин, 1951]. Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по формуле [Lichenthaler, 1987].

На четырех постоянных пробных площадях, заложенных стандартными методами, у 25 деревьев каждой из выделенных форм на высоте 1,3 м отобраны керны древесины. Данными для дендрохронологического анализа радиального прироста послужили средние значения прироста, определенные по измерениям ширины годичных слоев в двух взаимно перпендикулярных направлениях по странам света (С – Ю, В – З). Измерения ширины годичных слоев проводили методом световой микроскопии с точностью измерений 0,05 мм [Ловелиус, 1979; Cook, 1985; Шиятов, 1986; Шиятов и др., 2000]. Степень надежности хронологии определяли с помощью критерия выраженного сигнала популяции (EPS – Expressed Population Signal), значение которого показывает, в какой степени реальная хронология отражает гипотетиче-

скую, представленную бесконечным количеством деревьев [Wigley et al., 1984; Briffa, Jones, 1990]. Методом 5-летнего скользящего сглаживания рассчитан относительный индекс прироста (I , %), обеспечивающий удаление возрастного тренда [Битвинкас, 1974]. Для количественной характеристики колебаний прироста применяли “коэффициент чувствительности дерева” (K_s , %) [Fritts, 1976; Шиятов, 1986]. Учитывая довольно незначительные величины показателя чувствительности, дополнительно определен “индекс стресса”, показывающий реакцию на воздействие дезадаптирующего фактора (стресса) [Арефьев, 1997]. Уровни изменчивости признаков оценивали по шкале С. А. Мамаева [1972]. Температура воздуха и количество

осадков на объектах исследований определяли по данным метеостанции “Архангельск”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Как показали исследования, характер сезонной изменчивости количественных показателей фотосинтетического аппарата разных форм довольно сходный (рис. 1, 2). В период завершения роста побегов в длину (в I–II декадах июля) наблюдается сезонный максимум в содержании хлорофилла a , по сравнению с весенним и осенним периодами. В 2013 г. эти различия оказались достоверными как у желтопыльничковой, так и у краснопыльничковой сосны (t -критерий; $p < 0,05$). Летний максимум проявляется и в накоплении хло-

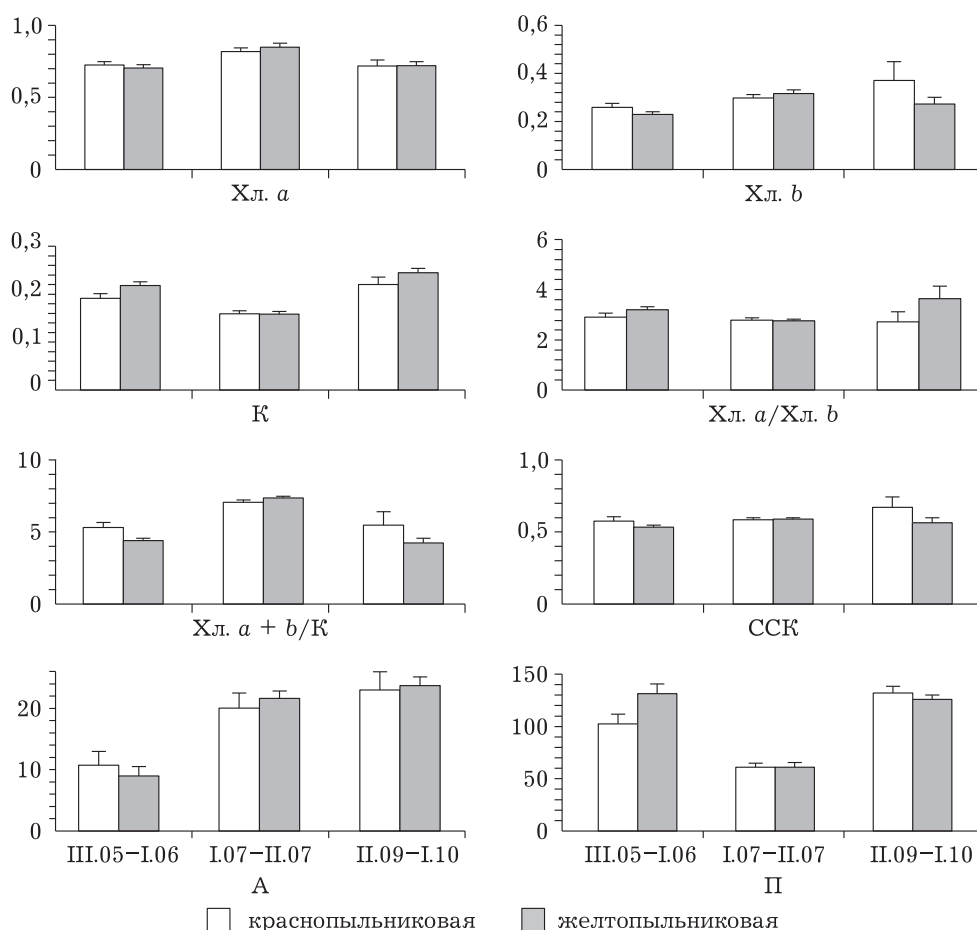


Рис. 1. Сезонная динамика биохимических параметров хвои (среднее значение с ошибкой) в 2013 г. у разных форм сосны (рис. 1, 2: Хл. a , Хл. b – содержание хлорофиллов a и b соответственно, $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ воздушно-сухой массы; К – содержание каротиноидов, $\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ воздушно-сухой массы; ССК – доля хлорофиллов светособирающего комплекса; А – активность пероксидазы, усл. ед.; П – содержание свободного пролина, $\text{мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ воздушно-сухой массы, III.05... – декада, месяц)

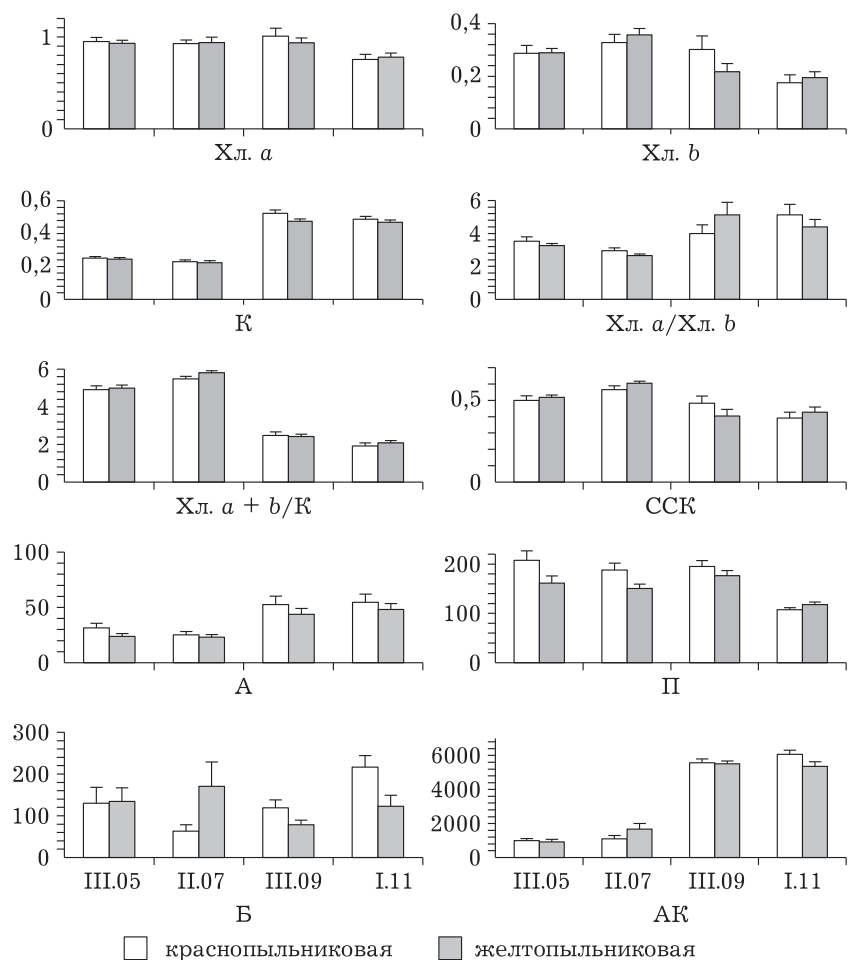


Рис. 2. Сезонная (декада, месяц) динамика биохимических параметров хвои (среднее значение с ошибкой) в 2015 г. у разных форм сосны (Б – содержание стрессовых белков, $\text{мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ воздушно-сухой массы; АК – содержание аскорбиновой кислоты, $\text{мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ воздушно-сухой массы)

рофилла *b*, хотя выражен он не так существенно (см. рис. 1). В 2015 г. сентябрь в этом районе был более теплый по сравнению с 2013 г. (табл. 1).

Средняя температура в III декаде сентября в 2015 г. оказалась выше на $6,3^\circ\text{C}$. В связи с этим в данный период не наблюдалось существенного снижения содержания хлоро-

Т а б л и ц а 1

Метеорологические показатели в районе исследований

Месяц	2013 г.		2015 г.	
	Средняя температура воздуха, $^\circ\text{C}$	Количество осадков, мм	Средняя температура воздуха, $^\circ\text{C}$	Количество осадков, мм
Май	8,9	26,2	11,4	34,1
Июнь	16,2	59,1	13,6	81,3
Июль	16,7	17,3	12,4	45,0
Август	15,7	57,0	12,2	107,0
Сентябрь	8,4	14,0	10,7	71,3
Октябрь	2,6	102,0	3,1	52,4
Ноябрь	-0,2	54,4	-3,4	55,1

филла *a* (см. рис. 2). Значительное уменьшение его содержания наблюдалось только в период, предшествующий зиме (в ноябре) ($t = 2,2-2,7$; $p < 0,05$). В накоплении хлорофилла *b* летний максимум в 2015 г. проявился более четко (см. рис. 1, 2), а различия в его летнем содержании по сравнению с весной и осенью достоверны у желтопыльничковой формы ($t = 2,3-4,9$; $t_{0,05} = 2,26$). У краснопыльничковой сосны снижение содержания хлорофилла наблюдалось только в ноябре ($t = 2,6-3,5$; $t_{0,05} = 2,26$). Летний максимум концентрации каротиноидов у рассматриваемых форм особенно значительно (на принятых уровнях значимости) проявился по сравнению с осенью (как в 2013, так и в 2015 гг.). Эти различия достоверны (t -критерий; $p < 0,05$) как у желтопыльничковой, так и у краснопыльничковой сосны.

В период роста побегов в длину (с конца мая до середины июля) в хвое происходит накопление хлорофиллов и уменьшение содержания каротиноидов, а также увеличение доли хлорофиллов в пигментном комплексе. Однако в отдельные годы эти тенденции могут проявляться не так существенно, как это имело место в 2015 г. Величина отношения хлорофиллов и каротиноидов в хвое деревьев разных форм больше в летний период, как это наблюдалось в 2015 г. ($t = 8,8-22,2$; $t_{0,05} = 2,26$), а наиболее значительно она снижается осенью (см. рис. 2). У сосны с желтым цветом пыльников осеннее снижение этого показателя более существенно по сравнению с краснопыльничковой формой, особенно в 2015 г. ($t = 20,4-22,2$; $t_{0,05} = 2,26$).

В 2013 г. пероксидазная активность у деревьев сосны осенью и в середине лета оказалась в 1,9–2,6 раза выше по сравнению с весенним периодом (см. рис. 1). У обеих форм установлены достоверные различия этого

показателя в период роста побегов в длину и после завершения периода вегетации ($t = 2,8-7,1$; $p < 0,05$). В 2015 г. более высокая активность пероксидазы у обеих форм наблюдалась осенью по сравнению с весенним и летним периодами ($t = 2,5-4,3$; $p < 0,05$). Содержание свободного пролина у деревьев разных форм сосны в конце мая – начале июня (в период начала роста побегов в длину) и сентябре (в конце периода вегетации) повышается, а особенно это проявилось в 2013 г. (см. рис. 1). Перед перезимовкой (в ноябре) наблюдается резкое снижение содержания пролина, особенно у сосны с красным цветом микрострибиллов ($t = 5,1-7,0$; $p < 0,001$) (см. рис. 2). Если сравнивать выборки деревьев разных форм, то можно отметить, что в 2013 г. содержание пролина в начале роста побегов больше у желтопыльничковой сосны ($t = 2,21$; $t_{0,05} = 2,18$), а в 2015 г. после завершения роста побегов в длину – у краснопыльничковой формы ($t = 2,26$; $t_{0,05} = 2,26$).

В начале ноября наблюдается существенное повышение ($t = 2,46$; $t_{0,05} = 2,26$) содержания стрессовых белков у краснопыльничковой сосны по сравнению с желтопыльничковой (см. рис. 2). В период роста побегов (с конца мая до середины июля) не выявлено существенных различий рассматриваемых форм по содержанию аскорбиновой кислоты, а осенью происходит резкое (в 5–6 раз) ее повышение (см. рис. 2).

Среднее значение радиального годичного прироста ствола у краснопыльничковой сосны ниже, чем у желтопыльничковой формы (табл. 2). Эти различия достоверны на 5%-м уровне значимости (t -критерий; $p < 0,05$). Коэффициенты вариации изменчивости радиального прироста в пределах дерева для обеих форм близки и характеризуются очень высоким уровнем.

Т а б л и ц а 2

Изменчивость радиального прироста у деревьев разных форм

Форма	Абсолютная величина годичного прироста, мм			Индекс годичного прироста (<i>I</i> , %)		
	$\bar{x} \pm s_x$	min–max	CV, %	\bar{x}	min–max	CV, %
Желтопыльничковая	0,50 ± 0,04	0,16–1,13	49	103	56–357	24
Краснопыльничковая	0,38 ± 0,03	0,14–0,86	47	102	71–167	11

П р и м е ч а н и е. \bar{x} – среднее арифметическое значение; s_x – ошибка среднего значения; min–max – минимальное и максимальное значения; CV – коэффициент вариации.

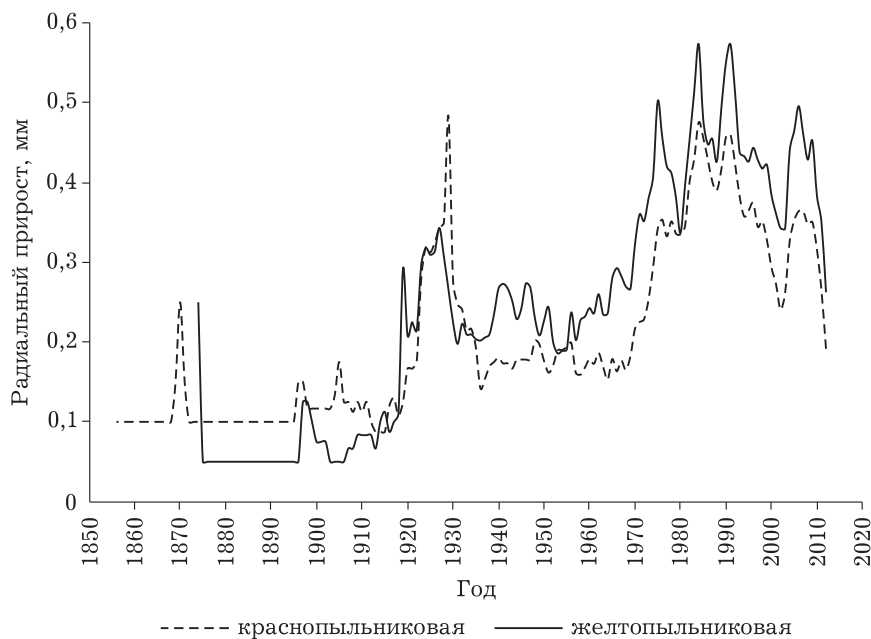


Рис. 3. Временная динамика абсолютной величины радиального прироста

Величина EPS для выборок деревьев желтопольниковой и краснопольниковой форм составляет 0,92–0,93. Согласно [Briffa, Jones, 1990], при величине EPS более 0,85 хронологии следует считать надежными. В более молодом возрасте (40–60 лет) преимущество по величине радиального прироста имеет сосна с красным цветом пыльников, а в 60–

80 лет их показатели выравниваются. В старшем возрасте (80 и более лет) сосна с желтым цветом микростробилов опережает в росте по диаметру ствола краснопольниковую (рис. 3). Для хронологий желтопольниковой и краснопольниковой форм (длительностью 110–155 лет) наблюдается синхронность в росте в период с 1980 по 2008 г. К возрасту

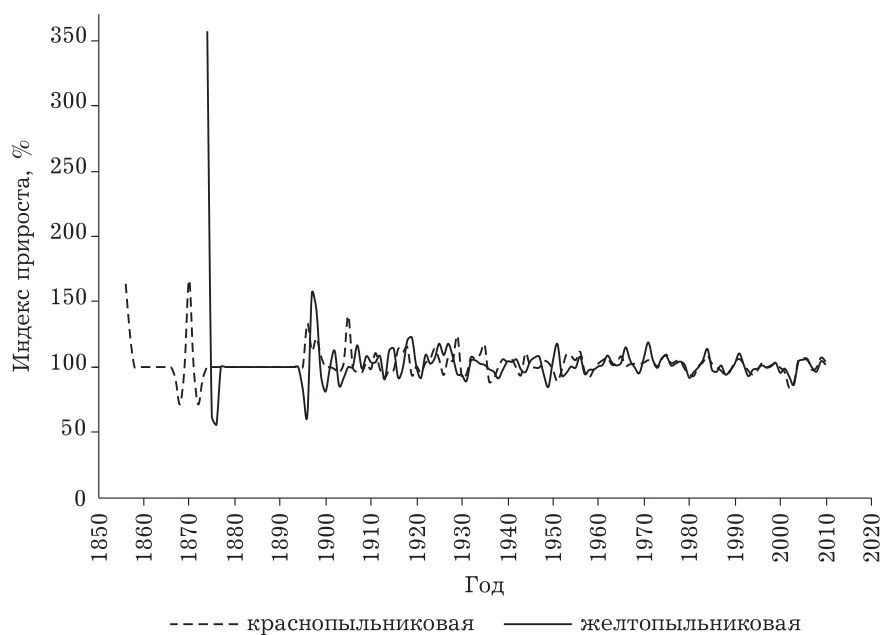


Рис. 4. Временная динамика индекса прироста

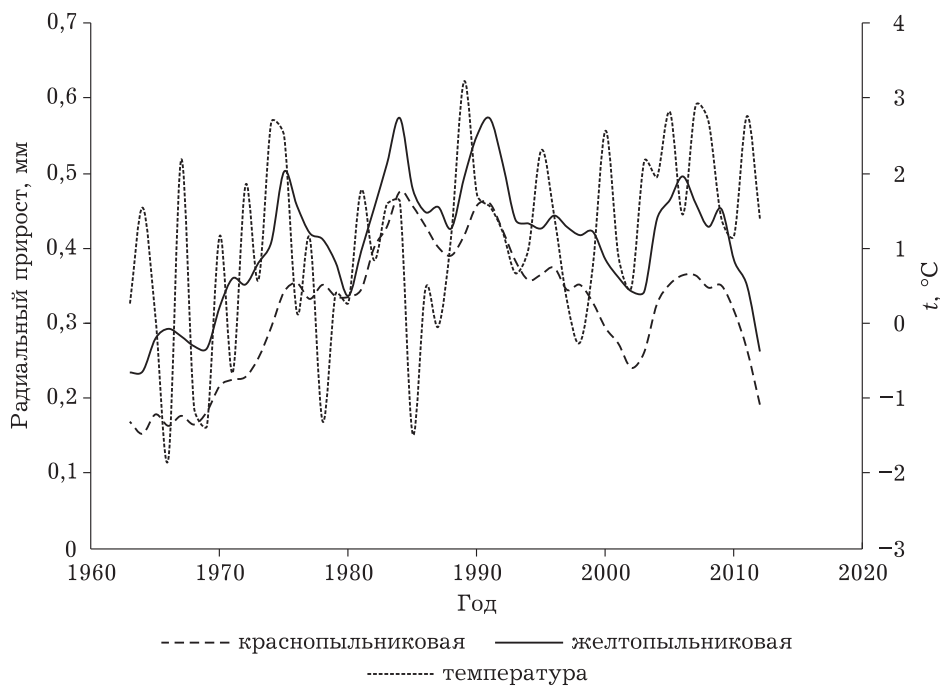


Рис. 5. Динамика радиального прироста и температуры воздуха за 50 лет

спелости дерева с желтопыльничковой сосны формируют более широкие годичные кольца по сравнению с краснопыльничковой.

Средние значения индекса прироста близки, однако диапазон изменчивости этого показателя у сосны с желтым цветом микростробилов в 3 раза, а коэффициент вариации – 2 раза больше по сравнению с краснопыльничковой формой (см. табл. 2). В целом амплитуда индекса прироста у разных форм высокая, а их колебания довольно синхронны. Наибольшая амплитуда колебаний этого показателя у желтопыльничковой и краснопыльничковой форм наблюдается в молодом возрасте (до 40 лет) (рис. 4).

Показатели чувствительности (K_s) у разных форм имеют одинаковые средние значения (25 %). Во временных рядах радиального прироста и температуры воздуха за последние 50 лет у разных форм наблюдаются сдвиги (рис. 5). Пики радиального прироста и температуры воздуха не совпадают. Повышение или понижение температуры воздуха может сопровождаться соответственно увеличением или уменьшением величины прироста через определенный промежуток времени.

По древесно-кольцевым хронологиям деревьев за период с 1953 по 2012 г. “индекс

стресса” (в среднем по модулю) у разных форм существенно не различается: $0,333 \pm 0,021$ у желтопыльничковой, $0,325 \pm 0,017$ – у краснопыльничковой сосны. Хотя в отдельные периоды наблюдаются резкие колебания по этому показателю (рис. 6).

Корреляционных связей между радиальным приростом (в относительных величинах) и среднемесячной температурой воздуха предыдущего и текущего года за разные временные периоды не выявлено ($r < 0,3$). За период с 1970 по 1990 г. установлены корреляции индекса прироста у сосны с желтым ($r = 0,52 \pm 0,16$; $t_r > t_{0,05}$) и красным ($r = 0,36 \pm 0,20$; $t_r > t_{0,05}$) цветом микростробилов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологические формы рассматриваются как единицы естественного отбора и исследуются в связи с физиолого-биохимическими свойствами деревьев для определения их устойчивости. Известно, что изменчивость содержания фотосинтетических пигментов у древесных растений связана с продолжительностью и интенсивностью солнечной радиации, температурным режимом, обеспечением водой и кислородом, минеральным питанием. Июльское увеличение содержания в

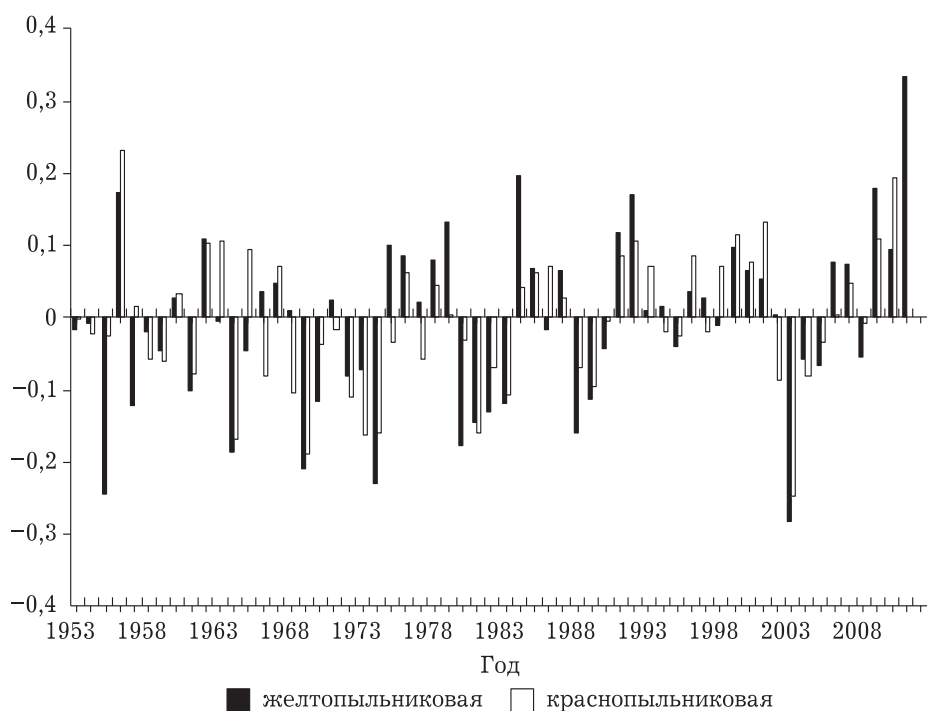


Рис. 6. “Индекс стресса” (по горизонтали – годы)

хвое сосны хлорофиллов *a* и *b* в условиях постоянного избыточного увлажнения главным образом обусловлено повышением температуры воздуха и почвы, что создает более благоприятные условия для развития и функционирования корневых систем деревьев, а следовательно, отражается на фотосинтезе. Это соответствует результатам, полученным другими авторами [Тужилкина, 2012], которые свидетельствуют о летнем повышении содержания зеленых пигментов в хвое сосны и линейной связи концентрации хлорофилла с температурой воздуха и почвы в течение вегетации в сфагновых типах леса. Осеннее увеличение содержания каротиноидов в хвое, напротив, связано со снижением температуры воздуха, повышением уровня почвенно-грунтовых вод, способствующих корневой гипоксии и гипотермии. Сезонная динамика соотношения фотосинтетических пигментов свидетельствует о более активном накоплении в летний период хлорофилла *b*, хотя у краснопыльниковой сосны это выражено значительно слабее. Снижение доли хлорофилла (*a* + *b*) в фотосинтетическом пигментном комплексе летом и повышение доли каротиноидов осенью особенно значительно проявляется у желтопыльниковой сосны. Из-

менение относительного количества хлорофилла *a* и *b*, каротиноидов в пигментном комплексе рассматривается как приспособительные реакции ССК хлоропластов на условия внешней среды. Амплитуда колебаний ССК связана с адаптацией фотосинтетического аппарата деревьев сосны к световому режиму. Доля хлорофиллов, локализованных в ССК, в разные сезонные периоды 2013 и 2015 гг., составляет в среднем 39–67 % от общего фонда пигментов хвои в выборках деревьев с красным цветом микростробиллов и 40–60 % – желтопыльниковой формы, что в общем соответствует диапазону изменчивости этого показателя у растений Европейского Северо-Востока [Головки и др., 2010]. Увеличение содержания каротиноидов рассматривается как адаптивная реакция, направленная на повышение устойчивости фотосинтетического аппарата, предотвращение фотодинамической деструкции в суровых северных условиях [Головки и др., 2010]. Как показали исследования, у желтопыльниковой сосны эта реакция имеет более выраженный характер.

Увеличение активности пероксидазы можно рассматривать как защитную реакцию растений на воздействие стрессовых факто-

ров, препятствующих развитию неконтролируемых окислительных процессов. При ограниченном снабжении органов растений кислородом возрастает активность данного фермента и увеличивается количество изоферментов [Судаchkова и др., 2012]. Осеннее (в 2013 и 2015 гг.) повышение пероксидазной активности у разных форм сосны в районе исследований можно объяснить снижением количества атмосферных осадков. Летнее (июльское) повышение ее активности (как это имело место в 2013 г.) вызвано дефицитом кислорода из-за малого количества атмосферных осадков, которое оказалось значительно ниже, чем в 2015 г. (см. табл. 1). По данным Н. Е. Судаchkовой и др. [2012], вода верхового болота в середине лета, т. е. в период активной вегетации растений, содержит очень малое количество растворенного кислорода. Его концентрация увеличивается к концу лета, когда наблюдается снижение уровня почвенно-грунтовых вод и температуры воды.

Ранее отмечалось [Тарханов, 2011], что в периоды вегетации с избыточным количеством осадков активность пероксидазы у краснопыльничковой сосны выше, по сравнению с желтопыльничковой формой. Это свидетельствовало о более сильной реакции этой формы на окислительный стресс, позволяющей обеспечивать ее жизнедеятельность в стрессовых условиях. Количество осадков в период вегетации в 2015 г. значительно превышает их количество в 2013 г. В районе исследований в дождливом 2015 г. у краснопыльничковой сосны пероксидаза также проявляет более высокую активность по сравнению с желтопыльничковой формой. Однако различия форм по этому показателю недостоверны при критических значениях t -критерия.

Увеличение количества свободных аминокислот при корневой гипоксии может происходить как за счет разрушения белков, так и из-за ингибирования их синтеза [Reggiani et al., 1990]. Увеличение концентрации свободного пролина можно рассматривать как защитную реакцию деревьев сосны. Адаптивная норма реакции деревьев разных форм сосны по содержанию пролина различна [Клушевская, Кузнецова, 2016]. Его накопление в корнях угнетенных деревьев весной и осенью (в сентябре – октябре), когда наблюдается повышение уровня почвенно-грун-

товых вод, может обуславливаться недостаточной оводненностью тканей вследствие корневой гипоксии. Предполагается [Andersen et al., 1984], что проницаемость корней для воды тесным образом связана с дыхательным метаболизмом. В целом это распространяется и на ткани надземных органов, поскольку характерной чертой древесных растений, обитающих на верховых болотах, является ярко выраженная физиологическая сухость тканей [Судаchkова и др., 2012]. В районе исследований май 2013 г. оказался относительно холодным (см. табл. 1). Этому соответствовало повышение содержания пролина по сравнению с летним периодом (см. рис. 1). В 2015 г. май и сентябрь являлись теплыми. В связи с этим сезонные различия (за период с мая до ноября) по содержанию пролина у обеих форм сосны незначительны. Таким образом, это свидетельствует о стабилизации процесса накопления пролина у сосны на избыточно-увлажненных почвах в периоды вегетации с более благоприятными погодными условиями. Напротив, при значительном понижении температуры воздуха в сентябре, как это наблюдалось в 2013 г., происходит существенное увеличение содержания данной аминокислоты у обеих форм сосны. Как известно [Судаchkова и др., 2012], создание фонда запасных веществ является одним из важнейших способов адаптации хвойных к условиям среды, так как ксилогенез требует создания резервов, обеспечивающих устойчивость деревьев в стрессовых ситуациях, а под действием неблагоприятных факторов процессы запаса органических соединений в необходимых количествах могут нарушаться. На основании полученных результатов, можно предполагать, что резкое снижение содержания пролина в ноябре вызвано неготовностью сосны к перезимовке из-за рано наступивших морозов, что привело к нарушению процессов запаса органических соединений в необходимых количествах, как это наблюдалось в 2015 г. (см. рис. 2). Температура воздуха в ноябре этого года составляла $-3,4^{\circ}\text{C}$, что значительно ниже нормы (по многолетним наблюдениям). Причем в большей мере снижение содержания пролина проявилось у краснопыльничковой формы, что, соответственно, привело к снижению содержания резервов, обеспечивающих ее устойчивость.

В процессе адаптации растений, в том числе хвойных, к стрессовым условиям происходит формирование новых изоэнзимов или стрессовых белков [Kontunen-Soppela, 2001; Oliviusson et al., 2001; Moffatt et al., 2006]. В летний период или в начале теплой осени в условиях постоянного избыточного увлажнения почв синтез стрессовых белков в хвое сосны происходит менее активно. Значительно снижается их содержание в июле у краснопыльничковой формы, после завершения роста охвоенных побегов. У желтопыльничковой сосны минимум образования стрессовых белков наблюдается в начале осени, что, по-видимому, связано с более поздним периодом завершения роста деревьев этой формы. По проведенным наблюдениям, краснопыльничковая сосна раньше начинает рост и позднее его завершает по сравнению с желтопыльничковой сосной, что проявилось и в 2015 г. Можно предполагать, что повышение содержания стрессовых белков у последней в июле, до завершения роста, связано с увеличением дефицита кислорода для корневой системы. Перед перезимовкой (в ноябре) сосна с красным цветом пыльников накапливает больше изоэнзимов по сравнению с желтопыльничковой формой, что свидетельствует о ее более высокой чувствительности к воздействию неблагоприятных факторов, прежде всего, корневой гипоксии и гипотермии.

Аскорбиновая кислота наряду с другими соединениями участвует в регуляции окислительно-восстановительного потенциала, с которым связана активность многих ферментов и физиолого-биохимических реакций, в том числе таких жизненно необходимых, как фотосинтез и дыхание. Показано ее участие в адаптивных реакциях древесных растений [Бухарина и др., 2014]. Ее содержание тесно связано с условиями произрастания и физиологическим состоянием растения. Увеличение содержания аскорбиновой кислоты осенью может свидетельствовать о повышении ее роли как антиоксиданта растительных клеток, когда воздействие неблагоприятных факторов среды возрастает.

Установлено, что в условиях длительно-го избыточного увлажнения почвы в более молодом возрасте (40–60 лет) преимущество в росте имеет краснопыльничковая сосна, а в 60–80 лет показатели радиального прироста

у обеих форм выравниваются. В более зрелом возрасте (80 лет и более) желтопыльничковая форма существенно опережает в приросте по диаметру ствола краснопыльничковую сосну (см. рис. 3). Более высокая амплитуда колебаний индекса радиального прироста у желтопыльничковой и краснопыльничковой форм наблюдается в молодом возрасте (до 40 лет). По-видимому, в этот период деревья более чувствительны к действию внешних факторов, влияющих на камбиальную активность. Это имеет наследственно обусловленный характер и связано с их адаптацией в стрессовых условиях. Вероятно, в молодом возрасте адаптивный потенциал деревьев разных форм больше. В условиях постоянного избыточного увлажнения почвы “коэффициент чувствительности” имеет относительно низкие значения ($K_s < 0,3$). Если руководствоваться общепринятыми представлениями [Ferguson, 1969], то можно полагать, что влияние факторов внешней среды на камбиальный рост деревьев разных форм в этих условиях проявляется довольно слабо. В литературе имеются сведения о зависимости климатического сигнала древесно-кольцевых хронологий от режима увлажнения [Магда и др., 2011]. В засушливых условиях деревья имеют “смешанный и неустойчивый климатический отклик”. Можно предполагать, что климатический сигнал древесно-кольцевых хронологий в условиях постоянного избыточного увлажнения почвы также выражен слабо. Анализ временной динамики “индекса стресса”, фиксирующего аномальные флуктуации, свидетельствует о сходстве в устойчивости деревьев разных форм сосны на воздействие стрессовых факторов в условиях длительного избыточного увлажнения за последние 60 лет. Ростовые реакции деревьев разных форм на воздействие температуры воздуха в стрессовых условиях запаздывают во времени. Возможно, это связано с действием регуляторов роста. Ряд работ указывает на роль ауксина в инициации камбиальной активности и образовании древесины у хвойных пород [Odani, 1974; Uggla et al., 1998]. Как установлено [Судачкова и др., 2012], хвоя болотной сосны обеднена ауксином, что также может способствовать торможению реакции радиального прироста древесины на изменения температуры воздуха

(и почвы) в условиях корневой гипоксии. Инактивация ауксина при низком обеспечении растущей ксилемы кислородом приводит к уменьшению камбиальных производных.

Общеизвестно, что в динамике радиального прироста присутствуют регулярные многолетние колебания (циклы) различной длительности [Ваганов, Терсков, 1977; Черненко и др., 2012]. Их иерархия чаще обусловлена солнечной активностью [Мазепа, 1998; Матвеев, 1999]. Согласно полученным данным, длительность периодов между максимальными и минимальными пиками радиального прироста при длительном избыточном увлажнении почвы близки к 11-летнему солнечному циклу (Швабе – Вольфа).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В период вегетации динамика содержания фотосинтетических пигментов зависит от метеорологических факторов и сроков прохождения у деревьев фенологических фаз развития. Перед перезимовкой (в ноябре) наблюдается значительное снижение содержания хлорофиллов *a* и *b* по сравнению с летним периодом. За счет более интенсивного разрушения хлорофилла *b* осенью происходит уменьшение его доли к хлорофиллу *a*, что свидетельствует о негативном влиянии внешней среды на ССК хлоропластов. Осенью наблюдается существенное повышение содержания каротиноидов и снижается доля хлорофиллов в пигментном фонде и ССК. Роль низкомолекулярных неферментативных антиоксидантов в этот период возрастает. Деревья разных форм имеют различия в сезонной динамике фотосинтетических пигментов. У желтопыльничковой формы более значительно выражен летний максимум в накоплении хлорофилла *b*, в отличие от краснопыльничковой сосны. Осеннее повышение доли каротиноидов в фотосинтетическом пигментном фонде у этой формы более существенно по сравнению с краснопыльничковой сосной.

Сезонная изменчивость содержания стрессовых метаболитов и пероксидазная активность у деревьев во многом определяется влиянием метеорологических факторов и сроками прохождения фенологических фаз развития. После окончания роста побегов и, особенно осенью, деревьям сосны присущ более

напряженный обмен веществ, и для обеспечения нормального прохождения окислительных процессов пероксидазная активность хвои в этот период повышается. Содержание свободного пролина перед зимой (в ноябре) снижается, а стрессовых белков – существенно повышается, причем более значительно – у краснопыльничковой сосны. Это может обуславливаться неготовностью деревьев к перезимовке из-за рано наступивших морозов, как это наблюдалось в 2015 г., что привело к нарушению процессов запасаания органических соединений в необходимых количествах. Увеличение концентрации стрессовых белков у сосны, особенно желтопыльничковой формы связано с дефицитом кислорода для корневой системы в условиях постоянного избыточного увлажнения и более поздними сроками завершения ее роста по сравнению с краснопыльничковой. Последняя накапливает больше изоэнзимов перед перезимовкой по сравнению с желтопыльничковой формой, что свидетельствует о большей ее чувствительности к воздействию стрессовых факторов. Содержание аскорбиновой кислоты у деревьев разных форм резко увеличивается к осени, что связано с повышением ее роли как антиоксиданта растительных клеток в неблагоприятных условиях.

В условиях длительного избыточного увлажнения почв в северной тайге желтопыльничковая сосна существенно превосходит по величине радиального годичного прироста краснопыльничковую форму (в среднем на 24 %). Камбиальная активность зависит от наследственных свойств деревьев разных форм. У краснопыльничковой формы в более молодом возрасте (40–60 лет) радиальный прирост больше, чем у желтопыльничковой сосны. Это связано с более высокой чувствительностью ее к воздействию факторов внешней среды. В 60–80 лет показатели камбиального роста разных форм выравниваются. В старшем возрасте (более 80 лет) желтопыльничковая сосна по величине радиального прироста опережает краснопыльничковую форму. В дендрохронологических рядах у разных форм сосны прослеживается цикличность, близкая к 11-летнему солнечному циклу Швабе – Вольфа. В то же время постоянное избыточное увлажнение почв, вызывающее гипоксию корневой системы сосны, может в значитель-

ной степени нивелировать влияние климатических и других экологических факторов на величину радиального прироста. Различия форм сосны с разным цветом микростробиллов в сезонной изменчивости содержания стрессовых метаболитов и возрастной динамике радиального прироста древесины обуславливают особенности процесса их адаптации в стрессовых условиях.

Исследования выполнены в рамках государственного задания Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики им. академика Н. П. Лаврова РАН (проект № 0409-2015-0141).

ЛИТЕРАТУРА

- Арефьев С. П. Оценка устойчивости кедровых лесов Западно-Сибирской равнины // Экология. 1997. № 3. С. 175–183.
- Битвинкас Т. Т. Дендроклиматические исследования. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 172 с.
- Бояркин А. Н. Быстрый метод определения активности пероксидазы // Биохимия. 1951. Вып. 1, № 4. С. 352–357.
- Бухарина И. Л., Кузьмин П. А., Шарифуллина А. М. Содержание низкомолекулярных органических соединений в листьях деревьев при техногенных нагрузках // Лесоведение. 2014. № 2. С. 20–26.
- Ваганов Е. А., Терсков И. А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец. Новосибирск: Наука, 1977. 150 с.
- Ваганов Е. А., Шиятов С. Г., Мазепа В. С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 246 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., Алябешева Е. А., Половникова М. Г. Большой практикум по биоэкологии. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. Ч. 1. 107 с.
- Голова Т. К., Далькэ И. В., Дымова О. В. и др. Пигментный комплекс растений природной флоры Европейского Северо-Востока // Изв. Коми науч. центра УрО РАН. 2010. Т. 1. С. 39–46.
- Клушевская Е. С., Кузнецова Н. Ф. Оценка устойчивости сосны обыкновенной к засухе по физиологическим характеристикам хвои // Лесоведение. 2016. № 3. С. 216–222.
- Ловелиус Н. В. Изменчивость прироста деревьев. Л.: Наука, 1979. 229 с.
- Магда В. Н., Блок Й., Ойдупаа О. Ч., Ваганов Е. А. Выделение климатического сигнала на увлажнение из древесно-кольцевых хронологий в горных лесостепях Алтае-Саянского региона // Лесоведение. 2011. № 1. С. 28–37.
- Мазепа В. С. Пространственно-временная изменчивость радиального прироста хвойных деревьев в субарктических районах Евразии: дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 1998. 38 с.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1972. 284 с.
- Матвеев С. М. Методика дендрохронологического анализа. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. лесотехн. акад., 1999. 31 с.
- Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964. 189 с.
- Пятьгин С. С. Стресс у растений: физиологический подход // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69, № 4. С. 294–298.
- Румянцев Д. Е. Влияние климатических факторов на рост сосны в южной Карелии // Лесоведение. 2004. № 5. С. 73–75.
- Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 247 с.
- Судачкова Н. Е. Состояние и перспективы изучения влияния стрессов на древесные растения // Лесоведение. 1998. № 2. С. 3–9.
- Судачкова Н. Е., Шеин И. В., Романова Л. И. и др. Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений. Новосибирск: Наука, 1997. 174 с.
- Судачкова Н. Е., Милюткина И. Л., Романова Л. И. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири. Новосибирск: Академ. изд-во “Гео”, 2012. 178 с.
- Тарханов С. Н. Индивидуальная изменчивость биохимических признаков сосны обыкновенной в условиях аэротехногенного загрязнения // Лесоведение. 2011. № 1. С. 58–65.
- Теребова Е. М., Галибина Н. А., Сазонова Т. А., Таланова Т. Ю. Индивидуальная изменчивость метаболических показателей ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Там же. 2003. № 1. С. 73–77.
- Тужилкина В. В. Пигментный комплекс хвои сосны в лесах Европейского северо-востока // Там же. 2012. № 4. С. 16–23.
- Федорков А. Л. Изменчивость адаптивных признаков хвойных в условиях стресса на севере Европы: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2011. 39 с.
- Черненко Т. В., Бочкарев Ю. Н., Фридрих М., Беттер Т. Воздействие природно-антропогенных факторов на радиальный прирост деревьев Кольского севера // Лесоведение. 2012. № 4. С. 3–15.
- Шиятов С. Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 137 с.
- Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В. и др. Методы дендрохронологии: учеб.-метод. пособие. Красноярск: Красн. гос. ун-т, 2000. Ч. 1. 80 с.
- Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биологические методы в физиологии растений. М., 1971. С. 154–170.
- Andersen P. C., Lombard P. D., Westwood M. N. Effect of root anaerobiosis on the water relations of several *Pyrus* species // Physiologia Plantarum. 1984. Vol. 62, N 2. P. 245 – 252.
- Bates L. S., Waldren R. P., Teare J. D. Rapid determination of free proline for water-stress // Plan and Soli. 1973. Vol. 39, N 1. P. 205–206.
- Briffa K. R., Jones P. D. Measuring the statistical quality of a chronology // Methods of dendrochronology:

- Applications in the environmental sciences. Boston: Kluwer Academic Publishers, 1990. P. 137–152.
- Cook E. R. A time series analysis approach to tree-ring standardization. Tucson: University of Arizona, 1985. 171 p.
- Crawford R. M. M., Baines M. A. Tolerance of anoxia and the metabolism of ethanol in tree roots // *New Phytologist*. 1977. Vol. 79, N 3. P. 519–526.
- Dreyer E. Compared sensitivity of seedling from 3 woody species (*Quercus robur* L., *Quercus rubra* L. and *Fagus sylvatica*) to waterlogging and associated root hypoxia effects on water relations and photosynthesis // *Ann. Sci. Forestries*. 1994. Vol. 51, N 4. P. 417–429.
- Ferguson C. W. A 7104-year annual tree-ring chronology for Bristlecone pine, *Pinus aristata*, from the White Mountains, California // *Tree-Ring Bull.* 1969. Vol. 29, N 3-4. P. 3–29.
- Fritts H. C. *Tree Rings and Climate*. London; New York; San. Franc.: Academic Press, 1976. 567 p.
- Huang B. J., Johanson J. W. Root respiration and carbohydrate status of two wheat genotypes in response to hypoxia // *Ann. Bot.* 1995. Vol. 75, N 4. P. 427–432.
- Kontunen-Soppela S. Dehydrins in scots pine tissues: Responses to annual rhythm, low temperature and nitrogen: Diss. Oulu: Univ. Oulu, 2001. 44 p.
- Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes // *Methods in Enzymology*. 1987. Vol. 148. P. 350–382.
- Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. R., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent // *J. Biol. Chem.* 1951. Vol. 193. P. 265–275.
- Moffatt B., Ewart V., Eastman A. Cold comfort: Plant antifreeze proteins // *Physiol. Plantarum*. 2006. Vol. 126, N 1. P. 5–16.
- Odani K. Indoleacetic acid oxidase in cambial zone of *Pinus densiflora* // *Mokuzai Gakkaishi*. 1974. Vol. 20, N 10. P. 512–515.
- Olviusson P., Salaj J., Hakman I. Expression pattern of transcript encoding water channel-like protein in Norway spruce (*Picea abies*) // *Plant Mol. Biol.* 2001. Vol. 46, N 3. P. 289–299.
- Reggiani R., Brambilla I., Bertani A. Anaerobic protein synthesis and glycosylation in rice seedlings // *J. Plant Physiol.* 1990. Vol. 137, N 1. P. 116–119.
- Tang Z. C., Kozłowski T. T. Ethylene production and morphological adaptation woody plants to flooding // *Can. Journ. Bot.* 1984. Vol. 62, N 8. P. 1659–1664.
- Topa M. A., McLeod K. W. Responses of *Pinus clausa*, *Pinus serotina* and *Pinus taeda* seedlings to anaerobic solution culture. I. Changes in growth and root morphology // *Physiol. Plantarum*. 1986. Vol. 68, N 3. P. 523–531.
- Tripepi R. R., Mitchell C. F. Stem hypoxia and root respiration of flooded maple and birch seedlings // *Physiol. Plant.* 1984. Vol. 60, N 4. P. 567–571.
- Ugla C., Mellerowicz E. J., Sundberg B. Indole-3-acetic acid controls cambial growth in Scots pine by positional signaling // *Plant Physiol.* 1998. Vol. 117, N 1. P. 113–121.
- Wigley T. M. L., Briffa K. R., Jones P. D. On the average value of correlated time series, with applications in dendrochronology and hydrometeorology // *J. Climate and Appl. Meteorol.* 1984. Vol. 23. P. 201–213.

Adaptive Responses of Morphological Forms of Pine (*Pinus Sylvestris* L.) under Stressful Conditions of the Northern Taiga (in the Northern Dvina Basin)

S. N. TARKHANOV, E. A. PINAEVSKAYA, Y. E. AGANINA

*N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research
163000, Arkhangelsk, Severnaya Dvina, emb. 23
E-mail: tarkse@yandex.ru*

Variability of physiological and biochemical indicators and radial growth of different forms of *Pinus sylvestris* L. (f. (var.) *sulfuranthera* Kozubow and f. (var.) *erythranthera* Sanio) under flooding conditions was investigated. It was shown that the dynamics of the content of some biochemical characteristics such as photosynthetic pigments (chlorophylls and carotenoids), proline, proteins, ascorbic acid, peroxidase activity and light harvesting complex in the pine needles depended on meteorological factors and phenophase. Forms with different color of anthers differ in the seasonal dynamics of the content of stressful metabolites and age variability of radial growth of wood. Our results indicate that different forms of *Pinus sylvestris* L. have nuances in adaptation to stress conditions.

Key words: *Pinus sylvestris*, form, stress conditions, variability, biochemical indicators, radial growth, adaptation, Northern Dvina basin.