

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ СТРЕССОВЫХ МЕТАБОЛИТОВ У ФОРМ *PINUS SYLVESTRIS* (PINACEAE) В СОСНЯКАХ КУСТАРНИЧКОВО-СФАГНОВЫХ (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2025 г. С. Н. Тарханов*, Е. А. Пинаевская, Ю. Е. Аганина, А. С. Пахов

ФГБУН Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова
УрО РАН, г. Архангельск, Россия

*e-mail: tarkse@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.04.2024 г.

После доработки 20.06.2024 г.

Принята к публикации 18.11.2024 г.

Изучена изменчивость содержания аскорбиновой кислоты и водорастворимых белков в почках у форм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), выделенных по типу апофиза семенных чешуй и цвету микростробилов, в условиях постоянного избыточного увлажнения почв в подзоне северной тайги (устье р. Северная Двина). Установлено, что синтез аскорбиновой кислоты в почках у сосны обыкновенной с разным типом апофиза семенных чешуй зависит от сезонного фактора. Содержание водорастворимых белков в почках деревьев с выпуклым (f. *gibba* Christ) и плоским (f. *plana* Christ) типом апофиза осенью увеличивается, что свидетельствует об активации защитных реакций при подготовке к перезимовке. Содержание в почках водорастворимых белков в октябре 2022 года у сосны с плоским типом апофиза была значительно больше по сравнению с формой с выпуклым типом апофиза. Это свидетельствует о более сильном стрессе и активации защитных реакций в этот период у деревьев с плоским апофизом. У сосны с желтым (f. *sulfuranthera* Kozubov) и красным (f. *erythranthera* Sanio) цветом микростробил наблюдается особенности в синтезе аскорбиновой кислоты в отдельные годы и месяцы. Выявлено, что в августе 2022 года содержание аскорбиновой кислоты в почках деревьев сосны с желтыми микростробилами было существенно больше, чем у сосны с красными микростробилами. Это указывает на более сильную реакцию формы с желтым цветом микростробилов на влияние стрессовых факторов в этот период. Динамика содержания водорастворимых белков в почках сосны с разным цветом микростробилов обусловлена сезонной изменчивостью и, вероятно, связана с развитием почечных структур и их подготовкой к наступлению отрицательных температур в зимний период.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, тип апофиза семенных чешуй, цвет микростробилов, аскорбиновая кислота, водорастворимые белки, постоянное избыточное увлажнение почв, северная тайга

DOI: 10.31857/S0033994625010029, **EDN:** EHGDR

Хвойные характеризуются определенной индивидуальной изменчивостью метаболических признаков, которая может быть результатом генотипических различий или особенностей условий жизни отдельных деревьев [1]. Выявлено, что степень вариабельности особей в ценопопуляции зависит от экстремальности внешнего воздействия [2]. Постоянное избыточное увлажнение почвы на Севере приводит к корневой гипоксии, вызывая нарушение кислородного режима в тканях и, как следствие, хронический стресс, который сопровождается изменением метаболических реакций у всего растительного организма. Для гипоксического

стресса характерны реакции накопления крахмала, аминокислот и белков, органических кислот цикла Кребса [3]. В стрессовых условиях повышается значение низкомолекулярных неферментативных антиоксидантов растительных клеток, в том числе аскорбиновой кислоты и других соединений [4]. Аскорбиновая кислота занимает доминирующее положение во внутри- и внеклеточной защите [5]. Она 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 [6]. Содержание аскорбиновой кислоты тесно связано с условиями произрастания и физиологическим состоянием растительного организма [6, 7].

Белки играют важнейшую роль в процессах роста древесных растений и их адаптации к неблагоприятным факторам внешней среды. Под действием различных стрессов в клетках активизируется экспрессия генов, кодирующих синтез стрессовых белков [8–10]. С индукцией синтеза стрессовых белков предположительно связано увеличение содержания водорастворимых белков [11]. Водорастворимые белки выполняют роль криопротектора и предохраняют меристематические ткани от низкотемпературных повреждений.

Наиболее надежными морфологическими маркерами наследственных форм у хвойных являются признаки генеративных органов. Они обладают низкими уровнями экологической и географической изменчивости, стабильны во всех метамерах кроны деревьев и во времени [2, 12–14]. В этом случае принято считать, что в процессе онтогенеза признак независим по отношению к формирующим его условиям, а развитие его определяется преимущественно генотипом особи [15]. Деревья разных форм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) могут различаться по содержанию стрессовых метаболитов с защитной функцией. Более высокий уровень индивидуальной и сезонной изменчивости ряда признаков *P. sylvestris* отмечен в условиях олиготрофных болот [16].

Цель работы – изучить изменчивость содержания стрессовых метаболитов в почках форм сосны обыкновенной с разным типом апофиза семенных чешуй и цветом микростробилов в условиях постоянного избыточного увлажнения почв.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на постоянных пробных площадях в северотаежных разновозрастных кустарничково-сфагновых сосняках в районе устья р. Северная Двина (рис. 1), где почвы представлены торфом, как правило, сфагновым или пушицево-сфагновым с низкой степенью разложения. Торф имеет сильнокислую реакцию (рН солевой суспензии – 2.6–3.2), высокую обменную и гидролитическую кислотность, очень низкую степень

насыщенности основаниями (11–14%). Зольность верхнего слоя торфа составляет 2–4%. В сосняках такого типа большую часть теплого периода уровень почвенно-грунтовых вод находится в непосредственной близости от поверхности и только эпизодически, после длительных сухих периодов снижается до 25–30 см. Средняя продолжительность подтопления верхнего 10-сантиметрового слоя почвы составляет 64 дня [17]. Торф верхних горизонтов характеризуется низкой объемной массой, высокой полевой влажностью, близкой к полной влагоемкости (90–94%).

Лесоводственно-таксационная характеристика древостоев выполнена на основе общепринятых методов [18, 19]. Состав древостоя – 10С, средний возраст – 100 лет, средняя высота – 10 м, средний диаметр ствола – 11 см, сомкнутость крон – 0.4, класс бонитета – Va. Подрост представлен сосной, а подлесок – карликовой бересой. Травяно-кустарничковый ярус характеризуется преобладанием багульника, клюквы, кассандры, подбела, голубики. Из трав иногда встречаются пушица и морошка. Моховой покров состоит из сфагновых мхов.

В 2020 и 2022 годах на пробных площадях у 10 постоянных модельных деревьев в возрасте 90–110 лет, относящихся к каждой из выделенных форм: с микростробилами красного (f. *erythranthera* Sanio) и желтого (f. *sulfurantha* Kozubov) цвета, с выпуклым (f. *gibba* Christ) и плоским (f. *plana* Christ) типом апофиза семенных чешуй, ежемесячно с июля до декабря на боковых ветвях по всей кроне методом

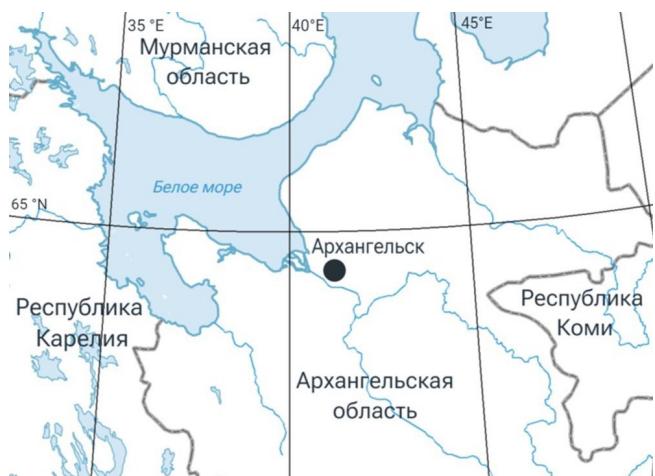


Рис. 1. Карта-схема района исследований.
Fig. 1. Map of the study area.

случайной выборки отбирали терминальные почки. В лабораторных условиях спектрофотометрическим методом (на спектрофотометре NanoDrop) определяли содержание в почках аскорбиновой кислоты [20] и водорастворимых белков по методу Kalb, Bernlohr [21]. Все материалы исследований обработаны статистическими методами [22, 23]. Для оценки достоверности различий при сравнении одноименных показателей использовали *t*-критерий Стьюдента и *F*-критерий Фишера. Климатические факторы оценивали по данным метеостанции «Архангельск», находящимся в открытом доступе на сайтах Северо-Евразийского климатического центра и Гисметео [24, 25].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*Изменчивость содержания стрессовых метаболитов в почках форм *Pinus sylvestris*, выделенных по типу апофиза семенных чешуй*

В 2020 и 2022 годах в период с июля по декабрь уровень содержания аскорбиновой кислоты в почках и характер его сезонной динамики (за исключением октября 2020 года) у сосны с разным типом апофиза был сходен (рис. 2, *a*). В декабре 2020 года как у сосны с плоским, так и у сосны с выпуклым типом апофиза содержание аскорбиновой кислоты в почках было достоверно выше ($t = 3.90$ – 3.95 ; $p < 0.05$), чем в ноябре. В декабре 2022 года этот показатель у деревьев обеих форм был существенно выше ($t = 2.59$ – 7.57 ; $p < 0.05$), чем в летние и осенние месяцы. Это свидетельствует о более высокой активности

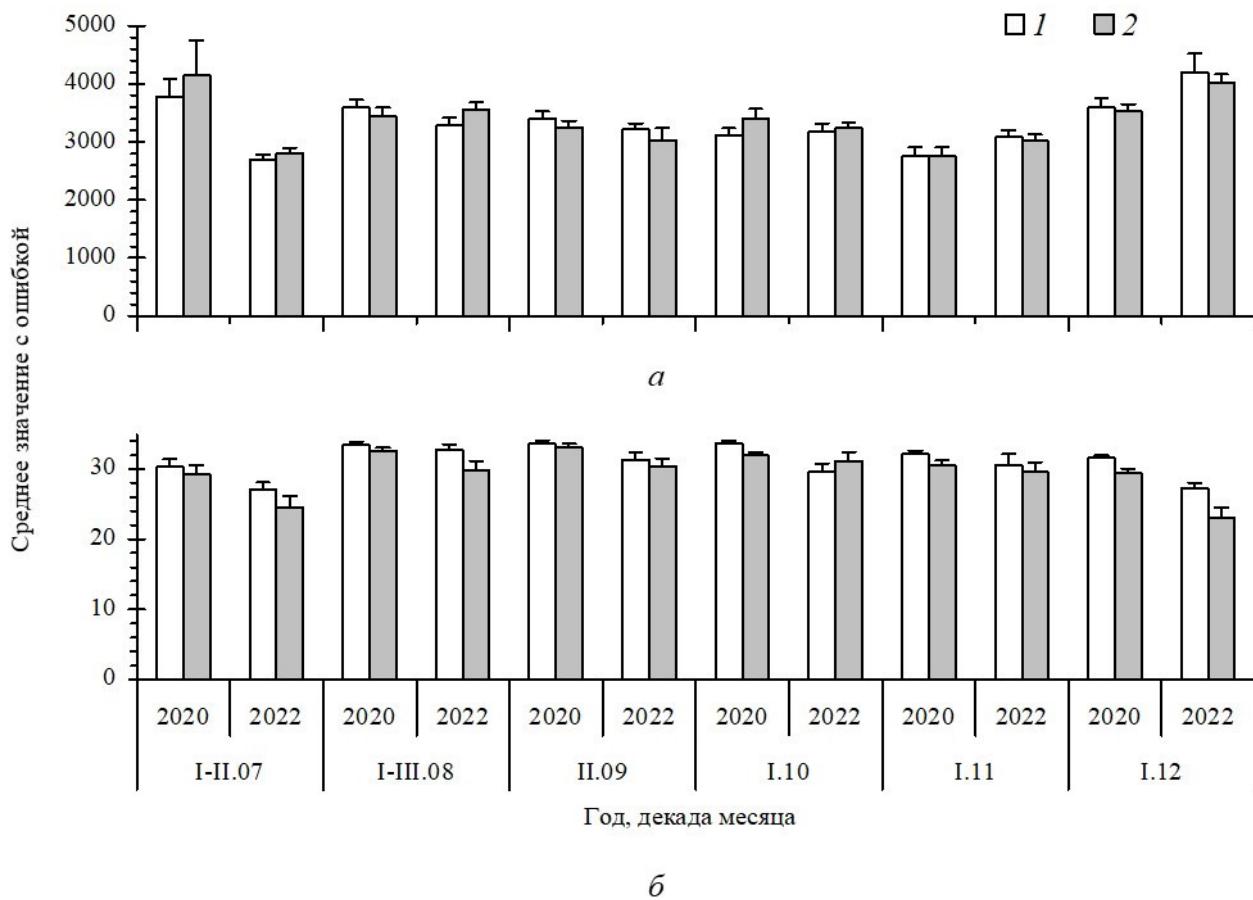


Рис. 2. Сезонная динамика биохимических показателей почек у форм сосны обыкновенной с плоским (1) и выпуклым (2) типом апофиза.

а – содержание аскорбиновой кислоты, мкг/г воздушно сухой массы; *б* – содержание водорастворимых белков, мг/г воздушно сухой массы.

По горизонтали – год, декада месяца; *по вертикали* – среднее значение с ошибкой.

Fig. 2. Seasonal dynamics of bud biochemical parameters in Scots pine forms with flat (1) and convex (2) apophyses.

а – content of ascorbic acid, $\mu\text{g/g}$ air dry weight; *б* – content of water-soluble proteins, mg/g air dry weight. *Horizontally* – year, decade of the month; *vertically* – the average value with an error.

антиоксидантной системы почек сосны при пе-резимовке. Дисперсионный анализ данных, полученных в 2020 и 2022 годах, подтвердил отсутствие влияния фактора «тип апофиза семенных чешуй» и достоверное влияние фактора «сезон» на динамику содержания аскорбиновой кислоты в почках сосны (табл. 1, 2).

Ранее высказывалось предположение, что устойчивость к низким температурам обеспечивается как в результате снижения интенсивности обмена до очень низкого уровня, так и вследствие синтеза в осенний период различных соединений, в том числе белков, обладающих крио-защитным действием [26].

Согласно полученным нами данным (рис. 2, б), в целом наблюдалось сходство в сезонной динамике содержания водорастворимых

белков в почках деревьев сосны с разным типом апофиза семенных чешуй. Вместе с тем, в октябре 2020 года величина этого показателя у деревьев с плоским типом апофиза семенных чешуй была значимо больше ($t = 2.47; p < 0.05$), чем у деревьев с выпуклым типом (рис. 2, б). Среднемесячная температура воздуха в октябре 2020 года была выше среднемноголетнего показателя. Количество осадков в этот период было меньше нормы (табл. 3). Эти условия могли способствовать снижению уровня грунтовых вод, и, как следствие, ослаблению корневой гипоксии сосны. Судя по более высокому содержанию водорастворимых белков в почках в этот период, деревья с плоским типом апофиза испытывали более сильное воздействие дезадаптирующих факторов и, как следствие, усиливали свои защитные функции.

Таблица 1. Результаты однофакторного дисперсионного анализа влияния факторов «тип апофиза» и «цвет микростробилов» на содержание стрессовых метаболитов в почках *Pinus sylvestris*

Table 1. Results of one-way analysis of variance of the effect of the «type of apophysis» and «color of microstrobilus» factors on the content of stress metabolites in the buds of *Pinus sylvestris*

Год Year	Декада месяца Decade of the month	Аскорбиновая кислота Ascorbic acid			Водорастворимые белки Water-soluble proteins		
		Тип апофиза Type of apophysis					
		<i>F</i>	η^2	S_{η^2}	<i>F</i>	η^2	S_{η^2}
2020	II.07	0.29	0.016	0.055	0.40	0.022	0.054
	III.08	0.53	0.029	0.054	0.74	0.040	0.053
	II.09	0.82	0.044	0.053	0.64	0.034	0.054
	I.10	2.17	0.108	0.050	6.08*	0.253	0.042
	I.11	0.00	0.000	0.056	4.66*	0.206	0.044
	I.12	0.13	0.007	0.055	3.47	0.162	0.047
2022	I.07	0.76	0.040	0.053	1.56	0.080	0.051
	I.08	2.30	0.113	0.049	3.52	0.164	0.046
	II.09	0.65	0.035	0.054	0.43	0.023	0.054
	I.10	0.15	0.008	0.055	0.94	0.049	0.053
	I.11	0.16	0.009	0.055	0.20	0.011	0.055
	I.12	0.26	0.014	0.055	4.43*	0.198	0.045
Цвет микростробилов Color of microstrobilus							
2020	II.07	0.00	0.000	0.056	1.50	0.077	0.051
	III.08	3.33	0.156	0.047	1.50	0.077	0.051
	II.09	0.21	0.012	0.055	4.54*	0.201	0.044
	I.10	0.75	0.040	0.053	0.18	0.010	0.055
	I.11	2.11	0.105	0.050	0.30	0.016	0.055
	I.12	0.07	0.004	0.055	0.12	0.006	0.055
2022	I.07	0.01	0.000	0.056	2.75	0.133	0.048
	I.08	5.85*	0.245	0.042	0.02	0.001	0.056
	II.09	4.51*	0.200	0.044	0.12	0.007	0.055
	I.10	0.58	0.031	0.054	0.52	0.028	0.054
	I.11	0.18	0.010	0.055	0.01	0.001	0.056
	I.12	0.54	0.029	0.054	0.79	0.042	0.053

Примечание. F – критерий Фишера, η^2 – показатель силы влияния фактора, S_{η^2} – ошибка η^2 , * – различия достоверны при критических значениях F -критерия.

Note. F – Fisher's criterion, η^2 – factor's effect size measure, S_{η^2} – error of η^2 , * – differences are significant at critical values of the F -criterion.

Содержание водорастворимых белков в почках сосны с плоским апофизом в июле 2020 года было значимо ниже ($t = 2.60-2.86$; $p < 0.05$) по сравнению с содержанием в августе, сентябре и октябре. В августе и сентябре этот показатель был существенно выше ($t = 3.42-3.58$; $p < 0.01$), чем в декабре. В октябре содержание водорастворимых белков в почках у сосны с плоским апофизом было значимо выше ($t = 2.61-4.43$; $p < 0.05$), чем в ноябре и декабре. У сосны с выпуклым апофизом семенных чешуй в сентябре 2020 года содержание водорастворимых белков в почках было значимо выше, чем в июле ($t = 2.66$; $p < 0.05$), ноябре и декабре ($t = 2.82-3.05$; $p < 0.05$).

В июле 2022 года содержание водорастворимых белков в почках сосны с плоским типом апофиза семенных чешуй было существенно ниже ($t = 2.95-4.41$; $p < 0.05$), чем в августе и сентябре, а в августе значимо выше ($t = 2.33-5.11$; $p < 0.05$), чем в октябре и декабре. В сентябре содержание водорастворимых белков в почках сосны с плоским апофизом было существенно выше ($t = 3.23$; $p < 0.05$), чем в декабре. У сосны с выпуклым апофизом содержание водорастворимых белков в почках в июле было достоверно ниже ($t = 2.35-3.25$; $p < 0.05$), чем в августе, сентябре и октябре, а в августе, сентябре, октябре и ноябре 2022 года этот показатель был значимо выше ($t = 2.69-3.81$; $p < 0.05$), чем в декабре.

Проведенный однофакторный дисперсионный анализ подтвердил достоверное влияние фактора «тип апофиза» на содержание

водорастворимых белков в октябре и ноябре 2020 года, а также в декабре 2022 года (табл. 1). Влияние фактора «сезон» на содержание водорастворимых белков в почках в 2020 и 2022 годах также было достоверным (табл. 2).

Таким образом, в разные годы установлена положительная динамика содержания водорастворимых белков в почках в период с июля по октябрь у форм сосны с разным типом апофиза в условиях постоянного избыточного увлажнения почв в подзоне северной тайги. Это связано с осенней подготовкой деревьев сосны к действию отрицательных температур. Ранее отмечалось [27], что у сосны обыкновенной осенью на фоне снижения активности метаболических процессов в меристематических клетках наблюдалась инициация целого ряда адаптивных механизмов, включающих изменения физико-химических свойств цитозоля посредством синтеза водорастворимых соединений и увеличение компартментации цитоплазмы за счет увеличения количества мембранных структур. Выявленные нами различия в содержании водорастворимых белков в почках деревьев сосны с разным типом апофиза семенных чешуй в отдельные периоды года указывают на особенности их защитных реакций. По-видимому, это обусловлено наследственными свойствами.

*Изменчивость содержания стрессовых метаболитов в почках форм *P. sylvestris*, выделенных по цвету микростробилов*

У сосны с желтыми и красными цветом микростробилов характер сезонной динамики содержания

Таблица 2. Результаты однофакторного дисперсионного анализа влияния фактора «сезон» на содержание стрессовых метаболитов в почках *Pinus sylvestris*

Table 2. Results of one-way analysis of variance of the effect of the «season» factor on the content of stress metabolites in the buds of *Pinus sylvestris*

Форма	Год	Аскорбиновая кислота Ascorbic acid			Водорастворимые белки Water-soluble proteins		
		<i>F</i>	η^2	S_{η^2}	<i>F</i>	η^2	S_{η^2}
Плоский тип апофиза <i>f. plana</i> Christ	2020	4.52*	0.295	0.065	5.21*	0.325	0.062
	2022	8.77*	0.448	0.051	4.46*	0.292	0.066
Выпуклый тип апофиза <i>f. gibba</i> Christ	2020	2.59*	0.194	0.075	3.31*	0.234	0.071
	2022	11.29*	0.511	0.045	5.42*	0.334	0.062
Желтый цвет микростробилов <i>f. sulfuranthera</i> Kozubov	2020	3.21*	0.229	0.071	5.82*	0.350	0.060
	2022	10.74*	0.499	0.046	4.79*	0.307	0.064
Красный цвет микростробилов <i>f. erythranthera</i> Sanio	2020	2.93*	0.213	0.073	2.52*	0.189	0.075
	2022	10.15*	0.484	0.048	4.62*	0.299	0.065

Примечание. *F* – критерий Фишера, η^2 – показатель силы влияния фактора, S_{η^2} – ошибка η^2 . * – различия достоверны.

Note. *F* – Fisher's criterion, η^2 – factor's effect size measure, S_{η^2} – error of η^2 , * differences are significant.

аскорбиновой кислоты в почках (июль–декабрь 2020 и 2022 годов) сходен (рис. 3, *a*). Следует отметить, что в июле 2020 года этот показатель был максимальным, а в 2022 году – минимальным. Это могло быть связано с тем, что июль 2022 года был значительно теплее обычного (табл. 3). Можно предположить, что высокая температура привела к снижению уровня грунтовых вод, несмотря на большое количество выпавших осадков (табл. 3), что способствовало уменьшению дефицита кислорода в корнеобитаемом слое торфа. В декабре 2022 года содержание аскорбиновой кислоты в почках деревьев обеих форм было существенно выше ($t = 3.03–5.58; p < 0.05$) по сравнению с другими месяцами. Это свидетельствует о развитии защитных механизмов для предотвращения окислительного стресса в зимний период. Установлены достоверные различия ($t = 2.42$;

$p < 0.05$) в содержании аскорбиновой кислоты в почках сосен с разным цветом микростробилов в августе 2022 года: у сосны с желтым цветом микростробилов содержание аскорбиновой кислоты было существенно выше, чем у сосны с красными микростробилами. При этом в августе количество выпавших осадков было значительно ниже среднемноголетнего показателя (табл. 3), что могло способствовать понижению уровня грунтовых вод и, как следствие, ослаблению корневой гипоксии. В этих условиях защитная реакция у сосны с красными микростробилами была слабее, чем у сосны с желтыми микростробилами. Последняя проявила более высокую чувствительность к действию стрессовых факторов.

Проведенный однофакторный дисперсионный анализ подтвердил достоверное влияние фактора «цвет микростробилов» на содержание

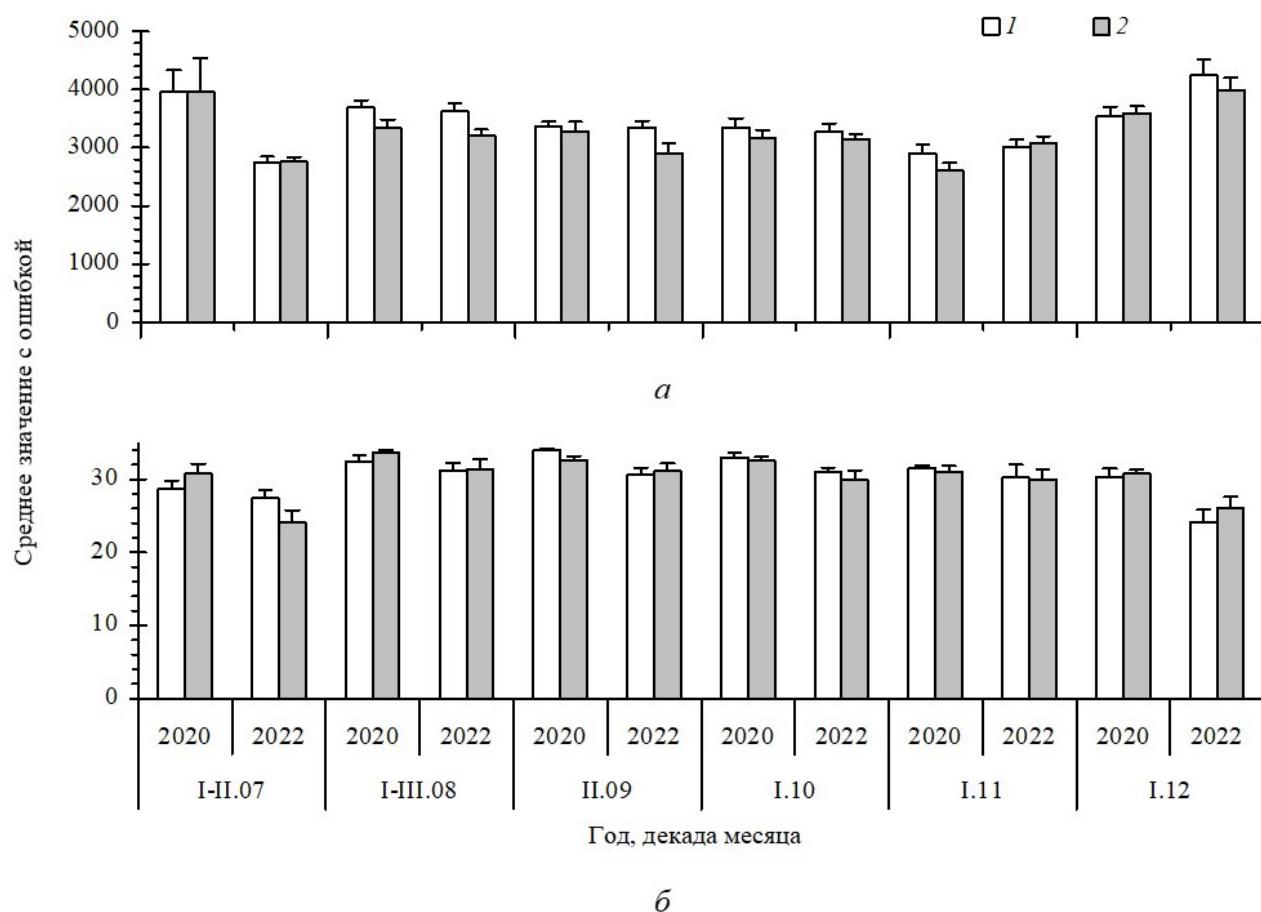


Рис. 3. Сезонная динамика биохимических показателей почек у форм сосны обыкновенной с желтым (1) и красным (2) цветом микростробилов.
а – содержание аскорбиновой кислоты, мкг/г воздушно сухой массы; *б* – содержание водорастворимых белков, мг/г воздушно сухой массы. *По горизонтали* – год, декада месяца; *по вертикали* – среднее значение с ошибкой.

Fig. 3. Seasonal dynamics of bud biochemical parameters in Scots pine forms with microstrobili of yellow (1) and red (2) color.
a – content of ascorbic acid, $\mu\text{g/g}$ air dry weight; *б* – content of water-soluble proteins, mg/g air dry weight. *Horizontally* – year, decade of the month; *vertically* – the average value with an error.

Таблица 3. Метеорологические показатели по метеостанции Архангельск
Table 3. Meteorological indicators taken from Arkhangelsk weather station

Месяц Month	Средняя температура воздуха, °C Average air temperature air, °C		Средне- многолетняя температура воздуха, °C Long-term annual average air temperature, °C	Сумма осадков, мм Total precipitation, mm		Средне-многолетняя сумма осадков, мм Long-term annual average precipitation, mm		
	год year			год year				
	2020	2022		2020	2022			
Июль July	17.0	19.3	15.6	119	120	64		
Август August	13.1	17.4	13.6	91	37	67		
Сентябрь September	10.4	8.2	7.9	83	54	69		
Октябрь October	4.3	5.0	1.5	55	69	63		
Ноябрь November	0.6	-4.0	-4.1	42	36	51		
Декабрь December	-7.7	-8.9	-9.5	40	40	42		

аскорбиновой кислоты в почках сосны в августе и сентябре 2022 года (табл. 1). Установлено также существенное влияние фактора «сезон» на содержание аскорбиновой кислоты в почках у форм с разным цветом микростробилов как в 2020, так и 2022 годах (табл. 2). Таким образом, наблюдавшиеся различия в синтезе аскорбиновой кислоты в отдельные годы и месяцы у деревьев сосны с разным цветом микростробилов, вероятно, связаны с наследственными свойствами этих форм.

В разные календарные периоды 2020 года (с июля до декабря) достоверных различий в содержании водорастворимых белков в почках деревьев сосны с разным цветом микростробилов не выявлено. У сосны с желтым цветом микростробилов содержание водорастворимых белков в июле 2020 года было существенно ниже ($t = 2.61-4.95$; $p < 0.05$), чем в августе, сентябре, октябре и ноябре (рис. 3). В сентябре этот показатель у деревьев данной формы был существенно больше ($t = 3.12-5.45$; $p < 0.05$), чем в ноябре и декабре. У сосны с красным цветом микростробилов содержание водорастворимых белков в августе было существенно выше ($t = 2.89-4.14$; $p < 0.05$), чем в ноябре и декабре, а в октябре выше ($t = 2.60$; $p < 0.05$), чем в декабре.

По данным, полученным в 2022 году, в июле у формы сосны с желтым цветом микростробилов содержание водорастворимых белков в почках было существенно ниже ($t = 2.38-2.68$; $p < 0.05$), чем в августе и октябре. У сосны с красными микростробилами содержание водорастворимых

белков в почках в июле было значимо ниже ($t = 2.71-3.60$; $p < 0.05$), чем в августе, сентябре, октябре и ноябре. В августе и сентябре у деревьев обеих форм содержание водорастворимых белков в почках было существенно выше ($t = 2.64-3.56$; $p < 0.05$), чем в декабре. У сосны с желтым цветом микростробилов содержание водорастворимых белков в почках в октябре и ноябре было значимо выше ($t = 2.49-3.83$; $p < 0.05$), чем в декабре. Существенных различий в содержании водорастворимых белков в почках у форм сосны с разным цветом микростробилов в разные календарные периоды 2022 года не наблюдалось ($t = 0.11-1.66$; $p > 0.05$).

Методом однофакторного дисперсионного анализа было доказано достоверное влияние фактора «сезон» на содержание водорастворимых белков у форм сосны с разным цветом микростробилов в 2020 и 2022 годах (табл. 2). Вероятно, сезонная динамика содержания водорастворимых белков связана с развитием почечных структур и их подготовкой к наступлению отрицательных температур при перезимовке. Известно [28], что увеличение концентрации растворимых белков и свободных аминокислот позволяет снизить риск повреждения клеточных структур при действии отрицательных температур в зимний период.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований, выполненных в северотаежных кустарничково-сфагновых сосновых (вблизи устья р. Северной Двины)

установлено, что синтез аскорбиновой кислоты в почках у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с выпуклым (f. *gibba* Christ) и плоским (f. *plana* Christ) типом апофиза семенных чешуй зависит от сезонного фактора. Влияния фактора «тип апофиза» на динамику содержания аскорбиновой кислоты не установлено.

Осенняя подготовка деревьев к зимнему периоду сопровождается усилением синтеза водорастворимых белков, что свидетельствует об активации защитных реакций, позволяющих снизить риск повреждения мембранных структур при действии отрицательных температур. В октябре 2022 года содержание водорастворимых белков в почках сосны с плоским типом апофиза семенных чешуй было достоверно выше, чем у сосны с выпуклым типом апофиза. Последняя в меньшей степени реагировала на действие сезонных изменений.

Установлено сходство в сезонной динамике содержания аскорбиновой кислоты у форм сосны с микростробилами красного (f. *erythranthera* Sanio) и желтого (f. *sulfurantha* Kozubov) цвета. Однако в августе 2022 года содержание аскорбиновой кислоты в почках деревьев сосны с желтым

цветом микростробил было существенно выше, чем у деревьев с красным цветом микростробилов, что указывает на более выраженную реакцию сосны с желтым цветом микростробилов на влияние стрессовых факторов в этот период.

Существенных различий в содержании водорастворимых белков в почках у деревьев сосны с желтым и красным цветом микростробилов в июле – декабре 2020 и 2022 годов не наблюдалось, однако доказано достоверное влияние фактора «сезон» на величину этого показателя. У деревьев сосны с разным цветом микростробилов в августе – октябре отмечено повышенное содержание водорастворимых белков в почках, что, по-видимому, связано с развитием почечных структур и их подготовкой к перезимовке.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН (№ ГР 125021902596-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Теребова Е. М., Галибина Н. А., Сазонова Т. А., Таланова Т. Ю. 2003. Индивидуальная изменчивость метаболических показателей ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения. — Лесоведение. 1: 72–77.
<https://www.elibrary.ru/onlcvx>
2. Мамаев С. А. 1972. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М. 284 с.
3. Чиркова Т. В. 1975. Метаболизм этанола и лактата в тканях древесных растений, различающихся по устойчивости к недостатку кислорода. — Физ. растений. 22(5): 952–958.
4. Васфилов С. П. 2003. Возможные пути негативного влияния кислых газов на растения. — Журн. общ. биологии. 64(2): 146–159.
<https://www.elibrary.ru/oocpdv>
5. Калугина О. В., Михайлова Т. А., Шергина О. В. 2018. Биохимическая адаптация сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) к техногенному загрязнению. — Сиб. экол. журн. 25(1): 98–110.
<http://doi.org/10.15372/sej20180109>
6. Бухарина И. Л. 2008. Характеристика элементов антиоксидантной системы адаптации древесных растений в условиях городской среды. — Вестник РУДН. Серия Экология и безопасность жизнедеятельности. 2: 5–13.
<https://journals.rudn.ru/ecology/article/view/12512>
7. Чупахина Г. Н., Масленников П. В. 2004. Адаптация растений к нефтяному стрессу. — Экология. 5: 330–335.
<https://www.elibrary.ru/oxpktx>
8. Black A. R., Subjeck J. R. 1990. Mechanisms of stress-induced thermo-and chemotolerances. — In: Stress proteins. Induction and functions. Berlin, Heidelberg. P. 101–117.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-75815-7_9
9. Gatenby A. A., Donaldson G. K., Golubinoff P., LaRossa R. A., Lorimer G. H., Lubben T. H., Van Dyk T. K., Viitanen P. V. 1990. The cellular function of chaperonins. — In: Stress proteins. Induction and functions. Berlin, Heidelberg. P. 57–69.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-75815-7_5

10. *Bohnert H. I., Nelson D. E., Jensen R. G.* 1995. Adaptation to environmental stresses. — *Plant Cell.* 7(7): 1099–1111. <https://doi.org/10.1105/tpc.7.7.1099>
11. *Розина С. А.* 2018. Эколо-физиологические реакции высшего водного растения *Ceratophyllum demersum* на действие гипертермии и химических факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти. 18 с.
12. *Правдин Л. Ф.* 1964. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М. 191 с.
13. *Путенихин В. П.* 2000. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск. 48 с.
14. *Абдуллина Д. С., Петрова И. В.* 2012. Дифференциация популяций сосны обыкновенной по фенотипическим признакам на северо-восточном пределе ареала. — *Аграрный вестник Урала.* 9(101): 34–36. <https://www.elibrary.ru/pxllgn>
15. *Видякин А. И.* 1995. Изменчивость формы апофизов шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке Европейской части России. — *Экология.* 5: 356–362. <https://www.elibrary.ru/thcrrh>
16. *Седельникова Т. С., Пименов А. В., Ефремов С. П., Муратова Е. Н.* 2007. Особенности генеративной сферы сосны обыкновенной болотных и суходольных популяций. — *Лесоведение.* 4: 44–50. <https://www.elibrary.ru/ianmor>
17. *Изотов В. Ф.* 1969. Влияние осушения на условия произрастания лесов северной подзоны тайги. — *Лесное хозяйство.* 1: 31–37. https://www.booksite.ru/les_hvo/1969/1969_1.pdf
18. *Анучин Н. П.* 1982. Лесная таксация. 5-е изд. М. 552 с. <https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/anuchin/1.pdf>
19. *Сукачев В. Н., Зонн С. В.* 1961. Методические указания к изучению типов леса. М. 144 с.
20. *Воскресенская О. Л., Алябышева Е. А., Половникова М. Г.* 2006. Большой практикум по биоэкологии. Ч. 1. Йошкар-Ола. 107 с.
21. *Кусакина М. Г., Суворов В. И., Чудинова А. А.* 2012. Большой практикум «Биохимия». Лабораторные работы: учебное пособие. Пермь. 148 с.
22. *Свалов Н. Н.* 1977. Вариационная статистика. М. 178 с.
23. *Третьяков А. М., Бахтин А. А., Минин Н. С.* 1988. Дисперсионный анализ. Архангельск. 40 с.
24. *Гисметео.* Дневник погоды в Архангельске. <http://gismeteo.ru/diary/3915/2022>
25. *WMO.* Северо-Евразийский Климатический центр. <http://seakc.meteoinfo.ru/>
26. *Volger H. G., Heber U.* 1975. Cryoprotective leaf proteins. — *Biochim. Biophys. Acta, Prot. Struct.* 412(2): 335–349. [https://doi.org/10.1016/0005-2795\(75\)90048-3](https://doi.org/10.1016/0005-2795(75)90048-3)
27. *Алаудинова Е. В., Миронов П. В.* 2015. Особенности низкотемпературной адаптации хвойных Сибири: изменение содержания водорастворимых и нерастворимых компонентов клеток. — *Хвойные бореальной зоны.* 33(1–2): 90–94. <https://www.elibrary.ru/twtxz>
28. *Табаленкова Г. Н., Малышев Р. В., Кузиванова О. А., Атоян М. С.* 2019. Сезонные изменения содержания растворимых белков и свободных аминокислот в почках некоторых древесных растений. — *Раст. ресурсы.* 55(1): 113–121. <http://doi.org/10.1134/s0033994619010126>

Variability of Stress Metabolites Content in the Forms of *Pinus Sylvestris* (Pinaceae) in Dwarf Shrub Sphagnum Pine Forests (Arkhangelsk Region)

© 2025. S. N. Tarkhanov*, E. A. Pinaevskaya, Yu. E. Aganina, A. S. Pakhov

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Arkhangelsk, Russia

*e-mail: tarkse@yandex.ru

Abstract. The variability of ascorbic acid and water-soluble proteins content in buds of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forms growing under constant excessive moistening of northern taiga soils at the mouth of the Northern Dvina River was studied. The forms were distinguished by the types of seed scale apophyses and

microstrobilus color. It was found that synthesis of ascorbic acid in buds of Scots pine with different types of seed scale apophyses depends on the seasonal factor. The content of water-soluble proteins in tree buds with convex (f. *gibba* Christ) and flat (f. *plana* Christ) apophysis types increases in autumn, which indicates the activation of protective response in preparation for overwintering. At the same time, in October 2022, the content of water-soluble proteins in pine buds with flat apophyses was significantly higher compared to the form with convex apophyses. This indicates a stronger stress and activation of defense reactions in trees with flat apophyses. In pine trees with yellow (f. *sulfurantha* Kozubov) and red (f. *erythrantha* Sanio) color of microstrobili, specific patterns in the synthesis of ascorbic acid were observed in certain years and months. In August 2022, the ascorbic acid content in buds of pine trees with yellow microstrobili was significantly higher than that of pine trees with red microstrobili. This indicates a stronger response of the form with yellow-coloured microstrobili to the stress factors. The dynamics of the water-soluble proteins content in pine buds with different microstrobilus color is determined by seasonal variability and is probably related to the development of bud structures and their preparation for the transition to winter dormancy.

Keywords: Scots pine (*Pinus sylvestris*), forms, types of seed scale apophyses, microstrobilus colour, ascorbic acid, water-soluble proteins, permanent excessive soil moisture, northern taiga

ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment 125021902596-8 of N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

1. Terebova E. M., Galibina N. A., Sazonova T. A., Talanova T. Yu. 2003. Individual variability of metabolic indices of the assimilative apparatus of Scots pine under industrial pollution. — Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie). 1: 72–77. <https://www.elibrary.ru/onlcvx> (In Russian)
2. Mamaev S. A. 1972. [Forms of intraspecific variability of woody plants (example of the *Pinaceae* family in the Urals)]. Moscow. 284 p. (In Russian)
3. Chirkova T. V. 1975. [Ethanol and lactate metabolism in tissues of woody plants differing in their tolerance to oxygen deficiency]. — Fiziologiya Rastenij. 22(5): 952–958. (In Russian)
4. Vasfilov S. P. 2003. Possible ways of negative influence of acid gases on plants. — Zhurnal Obshchey Biologii. 64(2): 146–159. <https://www.elibrary.ru/oocpdv> (In Russian)
5. Kalugina O. V., Mikhailova T. A., Shergina O. V. 2018. Biochemical adaptation of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) to technogenic pollution. — Contemp. Probl. Ecol. 11(1): 79–88. <https://doi.org/10.1134/S1995425518010043>
6. Buharina I. L. 2008. The characteristic of elements of antioxidant system of adaptation of wood plants in condition of the city environment. — Vestnik RUDN. Seriya Ekologiya i Bezopasnost' Zhiznedeyatel'nosti. 2: 5–13. <https://journals.rudn.ru/ecology/article/view/12512> (In Russian)
7. Chupakhina G. N., Maslenikov P. V. 2004. Plant adaptation to oil stress. — Russ. J. Ecol. 35(5): 290–295. <https://doi.org/10.1023/B:RUSE.0000040681.75339.59>
8. Black A. R., Subjeck J. R. 1990. Mechanisms of stress-induced thermo-and chemotolerances. — In: Stress proteins. Induction and functions. Berlin, Heidelberg. P. 101–117. https://doi.org/10.1007/978-3-642-75815-7_9
9. Gatenby A. A., Donaldson G. K., Golubinoff P., LaRossa R. A., Lorimer G. H., Lubben T. H., Van Dyk T. K., Viitanen P. V. 1990. The cellular function of chaperonins. — In: Stress proteins. Induction and functions. Berlin, Heidelberg. P. 57–69. https://doi.org/10.1007/978-3-642-75815-7_5
10. Bohnert H. I., Nelson D. E., Jensen R. G. 1995. Adaptation to environmental stresses. — Plant Cell. 7(7): 1099–1111. <https://doi.org/10.1105/tpc.7.7.1099>
11. Rozina S. A. 2018. [Ecological and physiological responses of the higher aquatic plant *Ceratophyllum demersum* to the effects of hyperthermia and chemical factors: Abstr.... Dis. Cand. (Biology) Sci.]. Tolyatti. 18 p. (In Russian)
12. Pravdin L. F. 1964. [Scots pine. Variability, intraspecific systematics and selection]. Moscow. 191 p. (In Russian)
13. Putenikhin V. P. 2000. [Population structure and conservation of the gene pool of coniferous species in the Ural Mountains: Abstr.... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. Krasnoyarsk. 48 p. (In Russian)

14. *Abdullina D. S., Petrova I. V.* 2012. [Differentiation of Scots pine populations by phenotypic traits at the north-eastern limit of the range]. — *Agrarian Bulletin of the Urals*. 9(101): 34–36.
<https://www.elibrary.ru/pxllgn> (In Russian)
15. *Vidyakin A. I.* 1995. [Variation in the cone apophyses shape in Scots pine populations in the east of European Russia]. — *Ekologiya*. 26(5): 356–362.
<https://www.elibrary.ru/thcrh> (In Russian)
16. *Sedel'nikova T. S., Pimenov A. V., Efremov S. P., Muratova E. N.* 2007. Specific features of the generative sphere in Scots pine of bog and dry valley populations. — *Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie)*. 4: 44–50.
<https://www.elibrary.ru/ianmor> (In Russian)
17. *Izotov V. F.* 1969. Influence of drainage on growing conditions of forests of the northern taiga subzone. — *Lesnoye Khozyajstvo*. 1: 31–37.
https://www.booksite.ru/les_hvo/1969/1969_1.pdf (In Russian)
18. *Anuchin N. P.* 1982. [Forest inventory]. 5-e ed. Moscow. 552 p.
<https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/anuchin/1.pdf> (In Russian)
19. *Sukachev V. N., Zonn S. V.* 1961. [Guidelines for the study of forest types]. Moscow. 144 p. (In Russian)
20. *Voskresenskaya O. L., Alyabysheva E. A., Polovnikova M. G.* 2006. [Extended practical course on bioecology. Part. 1]. Yoshkar-Ola. 107 p. (In Russian)
21. *Kusakina M. G., Suvorov V. I., Chudinova A. A.* 2012. [Extended practical course «Biochemistry». Laboratory class manual]. Perm. 148 p. (In Russian)
22. *Svalov N. N.* 1977. [Variational statistics]. Moscow. 178 p. (In Russian)
23. *Tret'yakov A. M., Bakhtin A. A., Minin N. S.* 1988. [Variation statistics]. Arkhangelsk. 40 p. (In Russian)
24. *Gismeteo*. Weather journal of Arkhangelsk.
<http://gismeteo.ru/diary/3915/2022> (In Russian)
25. *WMO*. North Eurasia Climate Centre.
<http://seakc.meteoinfo.ru/en>
26. *Volger H. G., Heber U.* 1975. Cryoprotective leaf proteins. — *Biochim. Biophys. Acta, Prot. Struct.* 412(2): 335–349.
[https://doi.org/10.1016/0005-2795\(75\)90048-3](https://doi.org/10.1016/0005-2795(75)90048-3)
27. *Alaudinova E. V., Mironov P. V.* 2015. Features of low-temperature adaptations coniferous of Siberia: content change of watersoluble and insoluble components of cell. — *Conifers of the Boral Area*. 33(1–2): 90–94.
<https://www.elibrary.ru/twtxz> (In Russian)
28. *Tabalenkova G. N., Malyshev R. V., Kuzivanova O. A., Atojan M. S.* 2019. Seasonal changes of soluble protein and free amino acid content in buds of some woody plants. — *Rastitelnye Resursy*. 55(1): 113–121.
<http://doi.org/10.1134/s0033994619010126> (In Russian)