

ЭКОЛОГИЯ / ECOLOGY

DOI: <https://doi.org/10.60797/JAE.2024.48.4>**БИОХИМИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ СОСНЫ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) С РАЗНЫМ ТИПОМ АПОФИЗА СЕМЕННЫХ ЧЕШУЙ В СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ**

Научная статья

Тарханов С.Н.¹, Пинаевская Е.А.^{2,*}, Аганина Ю.Е.³, Пахов А.С.⁴¹ ORCID : 0000-0001-9037-8995;² ORCID : 0000-0003-1877-1412;³ ORCID : 0000-0002-6069-8979;⁴ ORCID : 0000-0002-2362-8840;^{1,2,3,4} Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН, Архангельск, Российская Федерация

* Корреспондирующий автор (aviatorov8[at]mail.ru)

Аннотация

Сущность проблемы заключается в том, что формы сосны (*Pinus sylvestris* L.) могут неодинаково реагировать на действие внешних факторов в стрессовых условиях. Целью исследований является выявление особенностей сезонных изменений биохимических параметров у форм сосны с разным типом апофиза семенных чешуй шишек в условиях избыточного увлажнения почв. Проведенные исследования показали, что рН хвои вновь образованных побегов повышается по мере увеличения ее возраста (с июля по ноябрь) независимо от формы сосны, что указывает на снижение в хвое органических кислот и воды. Летом наблюдается увеличение в хвое, образованной в текущем году, содержания антоцианов, что повышает эффективность ее биохимической защиты. В начале осени их содержание у сосны с выпуклым типом апофиза значительно больше по сравнению с сосной с плоским типом апофиза. В этот период форма с выпуклым апофизом имеет более высокую антиоксидантную активность. Значительное повышение содержания в хвое аскорбиновой кислоты в июле и ноябре, вероятно, связано с негативным влиянием метеорологических факторов в условиях сезонного климата (жаркий и засушливый июль и морозы в ноябре). Об усилении защитных функций при жаркой и сухой погоде и, особенно, осеннем понижении температуры воздуха также свидетельствует активный синтез пролина в хвое у деревьев разных форм. Выявленные различия активности пероксидазы, содержания водорастворимых белков и антоцианов в отдельные периоды между формами сосны с плоским и выпуклым типом апофиза свидетельствуют об особенностях их адаптации в условиях избыточного увлажнения почв.

Ключевые слова: сосна, формы, биохимические показатели, адаптация, избыточное увлажнение почв, северная тайга.

BIOCHEMICAL ADAPTATION OF PINE (*PINUS SYLVESTRIS* L.) WITH DIFFERENT TYPES OF SEED SCALE APOPHYSIS UNDER STRESS CONDITIONS

Research article

Tarkhanov S.N.¹, Pinaevskaya Y.A.^{2,*}, Aganina Y.Y.³, Pakhov A.S.⁴¹ ORCID : 0000-0001-9037-8995;² ORCID : 0000-0003-1877-1412;³ ORCID : 0000-0002-6069-8979;⁴ ORCID : 0000-0002-2362-8840;^{1,2,3,4} N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russian Federation

* Corresponding author (aviatorov8[at]mail.ru)

Abstract

The essence of the problem is that forms of pine (*Pinus sylvestris* L.) can react differently to the external factors under stress conditions. The aim of the study is to identify the features of seasonal changes in biochemical parameters in pine forms with different types of apophysis of seed cone scales under conditions of excessive soil moisture. The conducted research has shown that the pH of the needles of newly formed shoots increases as their age increases (from July to November), regardless of the form of pine, indicating a decrease in organic acids and water in the needles. In summer, there is an increase in the content of anthocyanins in the needles formed in the current year, which increases the efficiency of its biochemical defence. In early autumn, their content in pine with convex type of apophysis is significantly higher compared to pine with flat type of apophysis. During this period, the form with convex apophysis has higher antioxidant activity. The significant increase in the content of ascorbic acid in conifers in July and November is probably due to the negative influence of meteorological factors under seasonal climate conditions (hot and dry July and frost in November). The strengthening of defence functions during hot and dry weather and, especially, autumn air temperature decrease is also evidenced by active synthesis of proline in conifers of trees of different forms. The identified differences in peroxidase activity, content of water-soluble proteins and anthocyanins in separate periods between the forms of pine with flat and convex type of apophysis testify to the specifics of their adaptation to conditions of excessive soil moisture.

Keywords: pine, forms, biochemical parameters, adaptation, excessive soil moisture, northern taiga.

Введение

Растение отвечает на стресс развитием устойчивости, что подразумевает биохимические, физиологические и морфологические изменения, требующиеся для снятия или ослабления стресса [1]. Эти типы изменений связаны с генетической адаптацией и формируются под влиянием стресса и природных факторов. Наиболее распространенная стратегия устойчивости в условиях хронического действия стрессовых факторов – выработка защитных механизмов [2], [3]. К индикаторам – стрессовым метаболитам с защитной функцией относят, например, аминокислоты, низкомолекулярные углеводы, полиамины. Под действием различных стрессов в клетках активизируется экспрессия генов, кодирующих синтез стрессовых белков [4], [5], [6]. Разные формы сосны при недостатке кислорода в условиях избытка влаги в почве могут различаться по содержанию стрессовых метаболитов. Динамика их содержания связана с работой комплекса ферментов, что также обуславливает их изучение с позиции использования в качестве индикаторов стресса [3]. Устойчивость растений к стрессу не ограничивается одним соединением или механизмом. Длительное избыточное увлажнение почвы приводит к корневой гипоксии и гипотермии, которые сопровождаются активацией механизмов адаптации деревьев – синтезом протекторных соединений: свободных аминокислот, белков, витаминов, окислительных ферментов и других биохимических показателей [3], [4], [7]. Известно [8], что сезонная динамика физиолого-биохимических процессов имеет решающее значение при адаптации и развитии устойчивости древесных растений к воздействию внешних факторов.

Целью исследований является выявление особенностей сезонных изменений биохимических параметров у форм сосны с разным типом апофиза сменных чешуй шишек в условиях избыточного увлажнения почв.

Методы и принципы исследования

Исследования проведены в северотаежных разновозрастных сосняках кустарничково-сфагновых устья р. Северной Двины (рис. 1), где почвы представлены, как правило, сфагновым или пушице-сфагновым торфом с низкой степенью разложения.

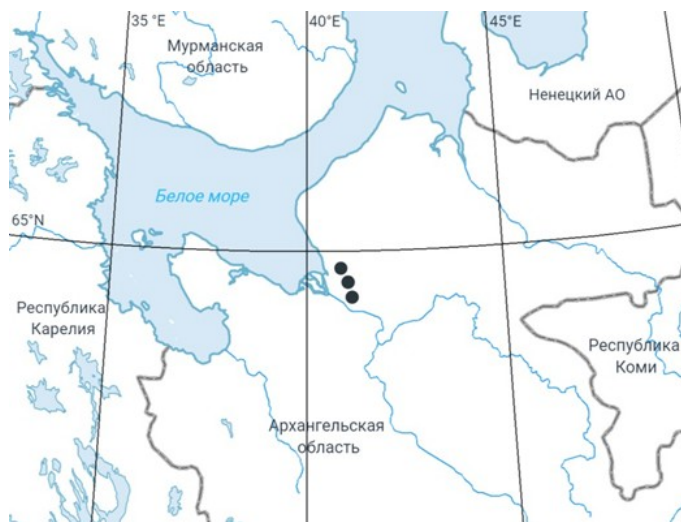


Рисунок 1 - Карта-схема объектов исследования
DOI: <https://doi.org/10.60797/JAE.2024.48.4.1>

Эти почвы имеют сильноокислую реакцию среды (рН солевой суспензии 2,6-3,2), высокую обменную и гидролитическую кислотность, очень низкую степень насыщенности основаниями (менее 20%). Содержание золы в верхнем торфе составляет 2-4% [9]. В сосняках такого типа большую часть теплого периода уровень почвенно-грунтовых вод находится в непосредственной близости от поверхности почвы и только эпизодически после длительных сухих периодов снижается до 25-30 см. Средняя продолжительность подтопления верхнего десятисантиметрового слоя почвы составляет 64 дня [10]. Торф верхних горизонтов характеризуется низкой объемной массой, высокой полевой влажностью, близкой к полной влагоемкости (90-94%). Лесоводственно-геоботаническое описание, таксационную характеристику древостоев давали общепринятыми методами [9], [11], [12], [13]. 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 березой. Травяно-кустарничковый ярус характеризуется преобладанием багульника, клюквы, кассандры, подбела, голубики. Из трав иногда встречаются пушица, морощка. Моховой покров представлен сфагновыми мхами.

Наиболее надежными морфологическими маркерами наследственных форм у древесных являются признаки генеративных органов. Они обладают низкими уровнями экологической и географической изменчивости, стабильны во всех метамерах кроны деревьев и во времени [14], [15], [17], [18]. Считается [19], что в этом случае в процессе онтогенеза признак независим по отношению к формирующим его условиям, а развитие его определяется преимущественно генотипом особи. Этим принципом руководствуются при отборе разных форм. К числу альтернативных дискретных вариаций морфологических признаков (присутствие особей только одной вариации

признака) у видов семейства *Pinaceae* можно отнести тип развития семенных чешуй шишек. При изучении адаптивных реакций нами использованы уже известные соединения, зарекомендовавшие себя как индикаторы стресса. Для определения биохимических показателей у 10 деревьев сосны каждой из выделенных по типу апофиза семенных чешуй форм (*f. gibba* Christ – выпуклый и *f. plana* Christ – плоский) отбирали образцы хвои вновь образованных побегов. Для изучения их сезонной динамики отбор образцов хвои производили в текущем году на одних и тех же деревьях: в период ее формирования, в конце вегетации и подготовки вновь образованных побегов к перезимовке (в июле – ноябре 2018 года). В лабораторных условиях спектрофотометрическим методом (с использованием спектрофотометра Nano Drop 2000C) определяли активность пероксидазы [20], содержание антоцианов [21], аскорбиновой кислоты [22], свободного пролина [23], водорастворимых белков по методу Kalb, Bernlohr [24]. С помощью рН-метра Delta 320 рН (Mettler Toledo) измеряли рН гомогената хвои [25]. Метеорологические показатели на объектах исследований (температура воздуха, количество осадков) определяли по данным метеостанции «Архангельск», находящимися в открытом доступе на сайтах Северо-Евразийского климатического центра и Гисметео [26], [27].

Результаты и обсуждение

Каталитические функции многих ферментов зависят от величины рН клетки. Согласно полученным нами данным, показатель рН гомогената хвои, образованной в текущем году, постепенно повышается у деревьев с разным типом апофиза семенных чешуй в период с июля по ноябрь (рис. 2). Причем, значимость различий в кислотности гомогената хвои у формы с плоским и выпуклым апофизом возрастает, если сравниваются летние и осенние месяцы ($t = 6,37 - 26,29$; $p < 0,001$), когда различия в ее возрасте более выражены. Динамика этого показателя, по-видимому, связана с возрастом хвои. Между формами достоверные различия показателя рН хвои в разные месяцы отсутствуют ($t < t_{0,05}$). Влияние сезона на рН хвои доказано в отношении обеих форм однофакторным дисперсионным анализом ($F = 130,15 - 257,12$; $F_{0,05} = 2,58$; $p < 0,001$). Как известно [28], во время вегетации с повышением возраста хвои снижается содержание воды и органических кислот, увеличивается рН тканей и содержание сахаров. По нашим данным, повышение рН хвои вновь образованных побегов с возрастом (с июля по ноябрь) четко проявляется у деревьев обеих форм.

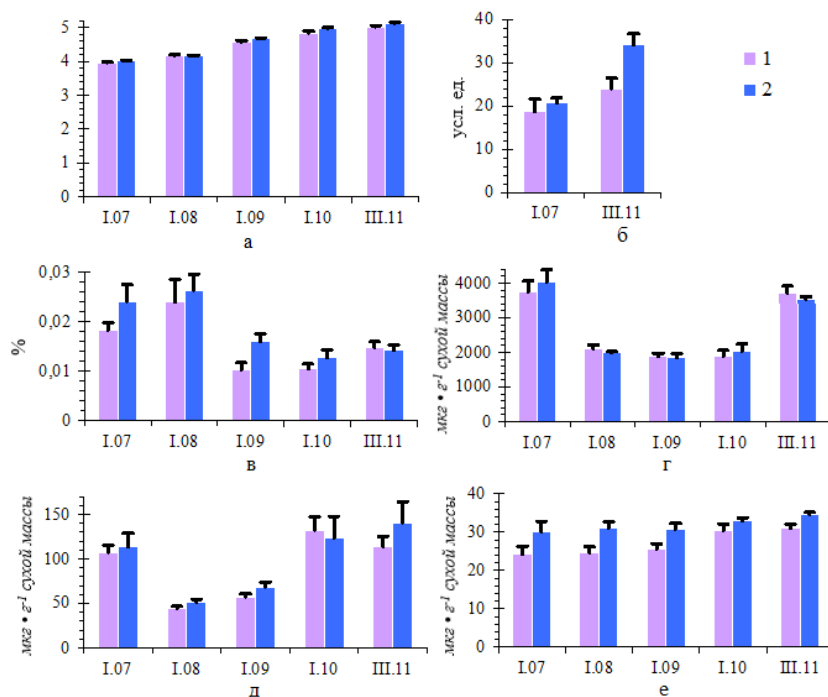


Рисунок 2 - Сезонная динамика биохимических параметров (среднее значение с ошибкой) хвои вновь образованных побегов у форм сосны с разным типом апофиза:

1 – плоский тип апофиза; 2 – выпуклый тип апофиза; а – рН; б – активность пероксидаз; в – концентрация антоцианов; г – содержание аскорбиновой кислоты; д – содержание пролина; е – содержание водорастворимых белков; I.07 – III.11 – декада, месяц

DOI: <https://doi.org/10.60797/JAE.2024.48.4.2>

Согласно современным представлениям [29], все виды стресса у растений сопровождаются усилением окислительных процессов и активации систем антиоксидантной защиты. Считается [30], что холодостойкие виды (например, сосна обыкновенная) имеют ту же самую систему антиоксидантной защиты, что и теплолюбивые. Активизацию гидролитических ферментов относят к числу признаков неспецифической составляющей стресса у растений [31]. При кислородном дефиците у сосны в условиях постоянного избыточного увлажнения повышается

активность пероксидазы [32]. У сосны с выпуклым апофизом установлены достоверные различия пероксидазной активности хвои вновь образованных побегов между июлем и ноябрем ($t = 4,69$; $t_{0,05} = 2,26$). В ноябре 2018 года среднемесячная температура воздуха составляла -1 °С. При этом в ноябре активность пероксидазы в хвое у этой формы значительно выше по сравнению с формой с плоским апофизом ($t = 2,83$; $t_{0,05} = 2,26$). Однофакторный дисперсионный анализ подтверждает влияние фактора «тип апофиза» на активность пероксидазы в ноябре ($F = 7,99$; $F_{0,05} = 4,45$). Повышение пероксидазной активности хвои, образованной в текущем году, перед перезимовкой (в ноябре), особенно у сосны с выпуклым типом апофиза, свидетельствует об окислительном стрессе и активации системы ее антиоксидантной защиты в этот период.

Известно [33], [34], что антоцианы непосредственно участвуют в детоксикации свободных радикалов. Антоцианы смягчают действие ультрафиолета, обладают антиоксидантной активностью в условиях различных стрессовых воздействий [33]. У формы сосны с плоским типом апофиза установлено существенное повышение содержания антоцианов в хвое, образованной в текущем году, летом, по сравнению с сентябрем – октябрем ($t = 2,89 - 4,31$; $t_{0,05} = 2,26$) (рис. 2). У формы с выпуклым типом апофиза летом этот показатель значительно больше по сравнению с осенью (t -критерий, $p < 0,05$). Повышенное содержание антоцианов летом можно объяснить увеличением освещенности в этот период. Выявлено значительное превышение этого показателя в сентябре у сосны с выпуклым апофизом по сравнению с формой с плоским апофизом ($t = 2,56$; $t_{0,05} = 2,26$). Однофакторный дисперсионный анализ подтверждает достоверное влияние сезона на концентрацию антоцианов в хвое обеих форм ($F = 6,06 - 6,25$; $F_{0,05} = 2,58 - 2,59$). Зависимость этого показателя от фактора «форма апофиза» в сентябре также подтверждается этим методом ($F = 6,57$; $F_{0,05} = 4,41$).

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 [35], [36]. По нашим данным, значительное увеличение содержания аскорбиновой кислоты в хвое вновь образованных побегов в июле и ноябре, вероятно, связано с влиянием метеорологических факторов в июле и ноябре. Среднемесячная температура воздуха в июле ($19,4$ °С) была значительно выше среднемноголетней ($15,6$ °С), а количество осадков в этот месяц более, чем в 2 раза меньше (31 мм) по сравнению с среднемноголетним показателем (64 мм). Среднемесячная температура воздуха в ноябре составляла $-1,0$ °С. Это свидетельствует о развитии защитных механизмов у сосны для предотвращения окислительного стресса в жаркий и засушливый период и при наступлении морозов. Содержание аскорбиновой кислоты у деревьев обеих форм в июле значительно больше, чем в августе, сентябре и октябре ($t = 4,79 - 5,71$; $t_{0,05} = 2,26$). Перед перезимовкой (в ноябре) наблюдается значительное увеличение этого показателя у обеих форм по сравнению с августом, сентябрем и октябрем ($t = 6,72 - 20,70$; $t_{0,05} = 2,26$). Результаты однофакторного дисперсионного анализа подтверждают зависимость концентрации аскорбиновой кислоты в хвое от сезона ($F = 26,03 - 27,85$; $F_{0,05} = 2,58 - 2,59$). Между деревьями сосны с разной формой апофиза достоверные различия концентрации аскорбиновой кислоты не наблюдаются ($t < t_{0,05}$). Влияние фактора «тип апофиза» на изменчивость этого показателя не подтверждается при критических значениях F -критерия ($p > 0,05$).

Пролин накапливается в органах многих видов растений в ответ на экологический стресс [37]. Его повышенное содержание отмечается при воздействии на растения стрессовых факторов, в том числе пониженных температур [38], [39], [40]. По нашим данным, концентрация пролина в хвое деревьев у обеих форм осенью существенно больше по сравнению с августом ($t = 2,60 - 5,85$; $t_{0,05} = 2,26$), а в июле значительно больше, чем в августе и сентябре ($t = 2,75 - 7,45$; $t_{0,05} = 2,26$). В октябре и ноябре содержание пролина значительно выше, чем в сентябре ($t = 2,27 - 4,94$; $t_{0,05} = 2,26 - 2,31$). Достоверные различия этого показателя между формами с разным апофизом не установлены при критических значениях t -критерия. Таким образом, жаркая и сухая погода (в июле) и, особенно, понижение температуры в октябре – ноябре вызывают интенсивное накопление пролина в хвое, образованной в текущем году, как ответную реакцию на экологический стресс. Результаты однофакторного дисперсионного анализа подтверждают влияние сезона на концентрацию пролина в хвое деревьев обеих форм ($F = 5,38 - 6,00$; $F_{0,05} = 2,58$).

Водорастворимые белки выполняют роль криопротектора, предохраняющего меристематические ткани от низкотемпературных повреждений. Отмечается [41], что по увеличению уровня водорастворимых белков можно судить об активации защитных реакций сосны. Согласно нашим данным, наблюдается существенное повышение содержания водорастворимых белков в хвое, образованной в текущем году, в октябре и ноябре по сравнению с июлем, августом и сентябрем у формы с плоским типом апофиза ($t = 2,26 - 3,30$; $t_{0,05} = 2,26$). У сосны с выпуклым типом апофиза установлено существенное увеличение этого показателя в ноябре по сравнению с сентябрем ($t = 2,39$; $t_{0,05} = 2,26$). Это указывает на повышение их криозащитной роли при подготовке деревьев разных форм к перезимовке. У сосны с выпуклой формой апофиза содержание водорастворимых белков в хвое в августе, сентябре и ноябре существенно больше по сравнению с формой, имеющей плоский апофиз ($t = 2,60 - 2,84$; $t_{0,05} = 2,26$). В результате однофакторного дисперсионного анализа установлено достоверное влияние сезона на концентрацию водорастворимых белков в хвое у формы с выпуклым типом апофиза ($F = 4,20$; $F_{0,05} = 2,58$). Зависимость этого показателя от фактора «тип апофиза» подтверждается в августе ($F = 8,09$; $F_{0,05} = 4,41$). Это свидетельствует о большей активации защитных функций формы с выпуклым типом апофиза по сравнению с формой с плоским апофизом в эти периоды.

Заключение

С повышением возраста хвои, образованной в текущем году, с июля по ноябрь показатель рН у деревьев разных форм сосны увеличивается, что указывает на снижение в хвое органических кислот и воды. Повышение активности пероксидазы хвои вновь образованных побегов в ноябре свидетельствует об окислительном стрессе и активации системы ее антиоксидантной защиты в связи с понижением температуры до отрицательных величин. При этом у сосны с выпуклым апофизом этот показатель выше, что указывает на усиление окислительных процессов у этой формы перед перезимовкой по сравнению с формой с плоским апофизом. Летнее повышение содержания антоцианов в хвое, образованной в текущем году, у обеих форм можно объяснить увеличением освещенности в этот период. В

сентябре у сосны с выпуклым апофизом их содержание существенно выше по сравнению с формой с плоским апофизом. В этот период сосна с выпуклым типом апофиза имеет более высокую антиоксидантную активность. Значительное увеличение содержания аскорбиновой кислоты и пролина в хвое у разных форм в июле и ноябре 2018 года, вероятно, связано с неблагоприятными метеорологическими условиями (жаркий и засушливый июль, отрицательные температуры в ноябре). Это свидетельствует о развитии защитных механизмов у сосны для предотвращения окислительного стресса в этих условиях. Увеличение содержания водорастворимых белков в хвое в ноябре свидетельствует о повышении их криозащитной роли при подготовке деревьев сосны к перезимовке. В августе – сентябре и ноябре этот показатель существенно больше у формы с выпуклым типом апофиза по сравнению с формой с плоским апофизом, что указывает на более высокую активацию защитных функций в эти периоды у сосны с выпуклым апофизом по сравнению с сосной с плоским апофизом.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН (регистрационный номер 122011400384-2).

Конфликт интересов

Не указан.

Рецензия

Все статьи проходят рецензирование. Но рецензент или автор статьи предпочли не публиковать рецензию к этой статье в открытом доступе. Рецензия может быть предоставлена компетентным органам по запросу.

Funding

The work was performed within the state assignment of the Federal Research Centre for Complex Arctic Studies named after Academician N.P. Laverov of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (registration number 122011400384-2).

Conflict of Interest

None declared.

Review

All articles are peer-reviewed. But the reviewer or the author of the article chose not to publish a review of this article in the public domain. The review can be provided to the competent authorities upon request.

Список литературы / References

- Mohr H. Plant physiology / H. Mohr, P. Shopfer — Berlin: Springer, 1995. — 629 p.
- Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. V.I. Chilling, freezing, and high temperature stresses / J. Levitt — New York : Acad. Press, 1980. — 497 p.
- Судачкова Н.Е. Состояние и перспективы изучения влияния стрессов на древесные растения / Н.Е. Судачкова // Лесоведение. — 1998. — 2. — с. 3–9.
- Black A.R.. Mechanisms of stress-induced thermo-and chemotolerances / A.R. Black, J.R. Subjeck; — Berlin: Springer, 1990. — p. 101–117.
- Gatenby A.A.. The cellular function of chaperonins / A.A. Gatenby, G.K. Donaldson, P. Goloubinoff et al; — Berlin: Springer, 1990. — p. 57–69.
- Bohnert H.J. Adaptation to environmental stresses / H.J. Bohnert, D.E. Nelson, R.G. Jensen // Plant Cell. — 1995. — 7(7). — p. 1099–1111. — DOI: 10.1105/tpc.7.7.1099.
- Судачкова Н.Е. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири / Н.Е. Судачкова, И.Л. Мильютина, Л.И. Романова — Новосибирск: Гео, 2012. — 178 с.
- Verhoeven A. Sustained energy dissipation in winter evergreens / A. Verhoeven // New Phytologist. — 2014. — 201(1). — p. 57–65. — DOI: 10.1111/nph.12466.
- Паршевников А.Л. Руководство по полевому исследованию лесных почв / А.Л. Паршевников — Архангельск: АИЛиЛХ, 1974. — 46 с.
- Изотов В.Ф. Влияние осушения на условия произрастания лесов Северной подзоны тайги / В.Ф. Изотов // Лесное хозяйство. — 1969. — 1. — с. 3–36.
- Сукачев В.Н. Методические указания к изучению типов леса / В.Н. Сукачев, С.В. Зонн — Москва: АН СССР, 1961. — 144 с.
- Лавренко Е.М. Полевая геоботаника Т. 3 / Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина — Москва; Ленинград: Наука, 1964. — 531 с.
- Анучин Н.П. Лесная таксация / Н.П. Анучин — Москва: Лесная промышленность, 1982. — 552 с.
- Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция / Л.Ф. Правдин — Москва: Наука, 1964. — 194 с.
- Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале) / С.А. Мамаев, П.Л. Горчаковский — Москва: Наука, 1972. — 284 с.
- Попов П.П. Географическая изменчивость формы семенных чешуй ели в Восточной Европе и Западной Сибири / П.П. Попов // Лесоведение. — 1999. — 1. — с. 68–73.
- Путенихин В.П. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале : дис. ...д-ра : 06.03.01 : защищена 2000-04-18 : утв. 2000-07-07 / В.П. Путенихин — Красноярск: 2000. — 482 с.
- Абдуллина Д.С. Дифференциация популяций сосны обыкновенной по фенотипическим признакам на северо-восточном пределе ареала / Д.С. Абдуллина, И.В. Петрова // Аграрный вестник Урала. — 2012. — 9. — с. 34–36.
- Видякин А.И. Фены лесных древесных растений: выделение, масштабирование и использование в популяционных исследованиях (на примере Pinus sylvestris L.) / А.И. Видякин // Экология. — 2001. — 3. — с. 197–202.
- Бояркин А.Н. Быстрый метод определения активности пероксидазы / А. Н. Бояркин // Биохимия. — 1951. — 16(4). — с. 352–357.

21. Муравьева Д.А. Спектрофотометрическое определение суммы антоцианов в цветках василька синего / Д.А. Муравьева, В.Н. Бубенчикова, В.В. Беликов // Фармакология. — 1987. — 36. — с. 28–29.
22. Воскресенская О.Л. Большой практикум по биоэкологии. Учебное пособие. Часть 1 / О.Л. Воскресенская, Е.А. Алябшьева, М.Г. Половникова — Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2006. — 107 с.
23. Bates L.S. Rapid determination of free proline for water-stress studies / L.S. Bates, R.P. Waldren, I.D. Teare // Plant and Soil. — 1973. — 39. — p. 205–207.
24. Кусакина М.Г. Большой практикум «Биохимия». Лабораторные работы: учебное пособие / М.Г. Кусакина, В.И. Суворов, А.А. Чудинова — Пермь: Перм. гос. нац. исслед. ун-т, 2012. — 148 с.
25. Васфилов С.П. Использование рН гомогената хвои для оценки воздействия диоксида серы на сосну / С.П. Васфилов // Экология. — 1995. — 5. — с. 347–350.
26. Дневник погоды в Архангельске // Гисметео. — 2024 — URL: <http://gismeteo.ru/diary/3915/> (дата обращения: 15.01.2024)
27. Северо-Евразийский Климатический центр // Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. — 2024 — URL: <https://seakc.meteoinfo.ru/ru/> (дата обращения: 15.01.2024)
28. Almagro L. Class III peroxidases in plant defense reactions / L. Almagro, L.V. Gomez Ros, S. Belchi-Navarro et al. // Journal of Experimental Botany. — 2009. — 60. — p. 377–390. — DOI: 10.1093/jxb/ern277.
29. Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance / R. Mittler // Trends in Plant Science. — 2002. — 7. — p. 405–410. — DOI: 10.1016/s1360-1385(02)02312-9.
30. Zhang J. Drought-stress induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species / J. Zhang, M.B. Kirkham // Plant Cell Physiology. — 1994. — 35. — p. 785–791. — DOI: 10.1093/OXFORDJOURNALS.PC.P.A078658.
31. Пятыгин С.С. Стресс у растений. Физиологический подход / С.С. Пятыгин // Журнал общей биологии. — 2008. — 69(4). — с. 294–298.
32. Gordon W.R. Isoperoxidases of (IAA oxidase) in oat coleoptiles / W.R. Gordon, J.H. Henderson // Canadian Journal of Botany. — 1973. — 51(11). — p. 2047–2052. — DOI: 10.1105/tpc.7.7.1099.
33. Васфилов С.П. Возрастная изменчивость хвои в кроне сосны обыкновенной / С.П. Васфилов // Лесоведение. — 2014. — 6. — с. 41–48.
34. Аверина Н.Г. Индукция накопления антоцианов и состояние защитной системы в растениях озимого рапса, обработанных 5-аминолевулиновой кислотой / Н.Г. Аверина, Р.А. Щербаков, А.В. Емельянова и др. // Физиология растений. — 2017. — 64(3). — с. 173–182.
35. Чупахина Г.Н. Адаптация растений к нефтяному стрессу / Г.Н. Чупахина, П.В. Масленников // Экология. — 2004. — 5. — с. 330–335.
36. Бухарина И.Л. Содержание низкомолекулярных органических соединений в листьях деревьев при техногенных нагрузках / И.Л. Бухарина, П.А. Кузьмин, А.М. Шарифуллина // Лесоведение. — 2014. — 2. — с. 20–26.
37. Saradhi P.P. Involvement of proline in protecting thylakoid membranes against free radical-induced photodamage / P.P. Saradhi, P. Mohanty // Journal of Photochemistry and Photobiology. — 1997. — 38(2-3). — p. 253–257.
38. Хохлова Л.П. Влияние кальция на содержание пролина и растворимых белков в растениях при низкотемпературном воздействии / Л.П. Хохлова, Е.В. Асафова // Физиология растений. — 1994. — 41(4). — с. 509–516.
39. Стаценко А.П. Криозащитной роли аминокислот в растениях / А.П. Стаценко // Физиология и биохимия культурных растений. — 1992. — 24(6). — с. 560–564.
40. Karolewski P. Free proline as bioindicator of sensitivity of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) to low temperature / P. Karolewski, P.M. Pukacki // Arboretum Kornickie. — 1995. — 40. — p. 159–167.
41. Калугина О.В. Биохимическая адаптация сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) к техногенному загрязнению / О.В. Калугина, Т.А. Михайлова, О.В. Шергина // Сибирский экологический журнал. — 2018. — 25(1). — с. 98–110.

Список литературы на английском языке / References in English

1. Mohr H. Plant physiology / H. Mohr, P. Shopfer — Berlin: Springer, 1995. — 629 p.
2. Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. V.I. Chilling, freezing, and high temperature stresses / J. Levitt — New York : Acad. Press, 1980. — 497 p.
3. Sudachkova N.E. Sostojanie i perspektivy izuchenija vlijanija stressov na drevesnye rastenija [Status and prospects of studying the effects of stresses on woody plants] / N.E. Sudachkova // Russian Journal of Forest Science. — 1998. — 2. — p. 3–9. [in Russian]
4. Black A.R.. Mechanisms of stress-induced thermo-and chemotolerances / A.R. Black, J.R. Subject; — Berlin: Springer, 1990. — p. 101–117.
5. Gatenby A.A.. The cellular function of chaperonins / A.A. Gatenby, G.K. Donaldson, P. Goloubinoff et al; — Berlin: Springer, 1990. — p. 57–69.
6. Bohnert H.J. Adaptation to environmental stresses / H.J. Bohnert, D.E. Nelson, R.G. Jensen // Plant Cell. — 1995. — 7(7). — p. 1099–1111. — DOI: 10.1105/tpc.7.7.1099.
7. Sudachkova N.E. Biohimicheskaja adaptatsija hvojnih k stressovym uslovijam Sibiri [Biochemical adaptation of conifers to stress conditions in Siberia] / N.E. Sudachkova, I.L. Miljutina, L.I. Romanova — Novosibirsk: Geo, 2012. — 178 p. [in Russian]
8. Verhoeven A. Sustained energy dissipation in winter evergreens / A. Verhoeven // New Phytologist. — 2014. — 201(1). — p. 57–65. — DOI: 10.1111/nph.12466.

9. Parshevnikov A.L. Rukovodstvo po polevomu issledovaniju lesnyh pochv [Guidelines for field investigation of forest soils] / A.L. Parshevnikov — Arhangel'sk: AILiLH, 1974. — 46 p. [in Russian]
10. Izotov V.F. Vlijanie osushenija na uslovija proizrastanija lesov Severnoj podzony tajgi [Impact of drainage on forest growing conditions in the northern taiga subzone] / V.F. Izotov // Forestry. — 1969. — 1. — p. 3–36. [in Russian]
11. Sukachev V.N. Metodicheskie ukazaniya k izucheniju tipov lesa [Methodological guidelines for the study of forest types] / V.N. Sukachev, S.V. Zonn — Moskva: AN SSSR, 1961. — 144 p. [in Russian]
12. Lavrenko E.M. Polevaja geobotanika T. 3 [Field geobotany. Volume 3] / E.M. Lavrenko, A.A. Korchagina — Moskva; Leningrad: Nauka, 1964. — 531 p. [in Russian]
13. Anuchin N.P. Lesnaja taksatsija [Forest taxation] / N.P. Anuchin — Moskva: Lesnaja promyshlennost', 1982. — 552 p. [in Russian]
14. Pravdin L.F. Sosna obyknovennaja. Izmenchivost', vnutrividovaja sistematika i selektsija [Common pine. Variability, intraspecific systematics and selection] / L.F. Pravdin — Moskva: Nauka, 1964. — 194 p. [in Russian]
15. Mamaev S.A. Formy vnutrividovoj izmenchivosti drevesnyh rastenij (na primere semejstva Pinaceae na Urale) [Forms of intraspecific variability of woody plants (on the example of the Pinaceae family in the Urals)] / S.A. Mamaev, P.L. Gorchakovskij — Moskva: Nauka, 1972. — 284 p. [in Russian]
16. Popov P.P. Geograficheskaja izmenchivost' formy semennyh cheshuj eli v Vostochnoj Evrope i Zapadnoj Sibiri [Geographical variability of spruce seed scale shape in Eastern Europe and Western Siberia] / P.P. Popov // Russian Journal of Forest Science. — 1999. — 1. — p. 68–73. [in Russian]
17. Putenihin V.P. Populjatsionnaja struktura i sohranenie genofonda hvoynnyh vidov na Urale [Population structure and conservation of the gene pool of coniferous species in the Ural Mountains] : dis....of PhD in Natural sciences : 06.03.01 : defense of the thesis 2000-04-18 : approved 2000-07-07 / V.P. Putenihin — Krasnojarsk: 2000.— 482 p. [in Russian]
18. Abdullina D.S. Differentsiatsija populjatsij sosny obyknovЕННОj po fenotipicheskim priznakam na severo-vostochnom predele areala [Differentiation of common pine populations by phenotypic traits at the north-eastern limit of the range] / D.S. Abdullina, I.V. Petrova // Agrarian Bulletin of the Urals. — 2012. — 9. — p. 34–36. [in Russian]
19. Vidjakin A.I. Feny lesnyh drevesnyh rastenij: vydelenie, masshtabirovanie i ispol'zovanie v populjatsionnyh issledovanijah (na primere Pinus sylvestris L.) [Phenes of forest woody plants: isolation, scaling and use in population studies (Pinus sylvestris L. as an example)] / A.I. Vidjakin // Russian Journal of Ecology. — 2001. — 3. — p. 197–202. [in Russian]
20. Bojarkin A.N. Bystryj metod opredelenija aktivnosti peroksidazy [A rapid method for the determination of peroxidase activity] / A.N. Bojarkin // Biochemistry . — 1951. — 16(4). — p. 352–357. [in Russian]
21. Murav'eva D.A. Spektrofotometricheskoe opredelenie summy antotsianov v tsvetkah vasil'ka sinogo [Spectrophotometric determination of the sum of anthocyanins in cornflower blue flowers] / D.A. Murav'eva, V.N. Bubenchikova, V.V. Belikov // Pharmacology. — 1987. — 36. — p. 28–29. [in Russian]
22. Voskresenskaja O.L. Bol'shoj praktikum po bioekologii. Uchebnoe posobie. Chast' 1 [Large workshop on bioecology. Textbook. Part 1] / O.L. Voskresenskaja, E.A. Aljabyshjeva, M.G. Polovnikova — Joshkar-Ola: Mari State University, 2006. — 107 p. [in Russian]
23. Bates L.S. Rapid determination of free proline for water-stress studies / L.S. Bates, R.P. Waldren, I.D. Teare // Plant and Soil. — 1973. — 39. — p. 205–207.
24. Kusakina M.G. Bol'shoj praktikum «Biohimija». Laboratornye raboty: uchebnoe posobie [Large workshop «Biochemistry». Laboratory works: textbook] / M.G. Kusakina, V.I. Suvorov, A.A. Chudinova — Perm': Perm State National Research University, 2012. — 148 p. [in Russian]
25. Vasfilov S.P. Ispol'zovanie rN gomogenata hvoi dlja otsenki vozdejstvija dioksida sery na sosnu [Using the pH of needle homogenate to assess the effects of sulphur dioxide on pine trees] / S.P. Vasfilov // Russian Journal of Ecology. — 1995. — 5. — p. 347–350. [in Russian]
26. Dnevnik pogody v Arhangel'ske [Weather diary in Arkhangelsk] // Gismeteo. — 2024 — URL: <http://gismeteo.ru/diary/3915/> (accessed: 15.01.2024) [in Russian]
27. Severo-Evrazijskij Klimaticheskij tsentr [North Eurasian Climate Centre] // Federal Service for Hydrometeorology and Environmental Monitoring. — 2024 — URL: <https://seakc.meteoinfo.ru/ru/> (accessed: 15.01.2024) [in Russian]
28. Almagro L. Class III peroxidases in plant defense reactions / L. Almagro, L.V. Gomez Ros, S. Belchi-Navarro et al. // Journal of Experimental Botany. — 2009. — 60. — p. 377–390. — DOI: 10.1093/jxb/ern277.
29. Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance / R. Mittler // Trends in Plant Science. — 2002. — 7. — p. 405–410. — DOI: 10.1016/s1360-1385(02)02312-9.
30. Zhang J. Drought-stress induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species / J. Zhang, M.B. Kirkham // Plant Cell Physiology. — 1994. — 35. — p. 785–791. — DOI: 10.1093/OXFORDJOURNALS.PCP.A078658.
31. Pjatygin S.S. Stress u rastenij. Fiziologicheskij podhod [Stress in plants. A physiological approach] / S.S. Pjatygin // Journal of General Biology. — 2008. — 69(4). — p. 294–298. [in Russian]
32. Gordon W.R. Isoperoxidases of (IAA oxidase) in oat coleoptiles / W.R. Gordon, J.H. Henderson // Canadian Journal of Botany. — 1973. — 51(11). — p. 2047–2052. — DOI: 10.1105/tpc.7.7.1099.
33. Vasfilov S.P. Vozrastnaja izmenchivost' hvoi v krone sosny obyknovЕННОj [Age variability of needles in the crown of a common pine tree] / S.P. Vasfilov // Russian Journal of Forest Science. — 2014. — 6. — p. 41–48. [in Russian]
34. Averina N.G. Induktsija nakoplenija antotsianov i sostojanie zaschitnoj sistemy v rastenijah ozimogo rapsa, obrabotannyh 5–aminolevulinovoj kislotoj [Induction of anthocyanins accumulation and state of defence system in winter rape plants treated with 5-aminolevulinic acid] / N.G. Averina, R.A. Scherbakov, A.V. Emel'janova et al. // Russian Journal of Plant Physiology. — 2017. — 64(3). — p. 173–182. [in Russian]

35. Chupahina G.N. Adaptatsija rastenij k neftjanomu stressu [Adaptation of plants to oil stress] / G.N. Chupahina, P.V. Maslennikov // Russian Journal of Ecology. — 2004. — 5. — p. 330–335. [in Russian]
36. Buharina I.L. Soderzhanie nizkomolekuljarnyh organicheskikh soedinenij v list'jah derev'ev pri tehnogennyh nagruzkah [Content of low molecular weight organic compounds in tree leaves under anthropogenic loads] / I.L. Buharina, P.A. Kuz'min, A.M. Sharifullina // Russian Journal of Forest Science. — 2014. — 2. — p. 20–26. [in Russian]
37. Saradhi P.P. Involvement of proline in protecting thylakoid membranes against free radical-induced photodamage / P.P. Saradhi, P. Mohanty // Journal of Photochemistry and Photobiology. — 1997. — 38(2-3). — p. 253–257.
38. Hohlova L.P. Vlijanie kal'tsija na sodержanie prolina i rastvorimyh belkov v rastenijah pri nizkotemperaturnom vozdejstvii [Effect of calcium on proline and soluble protein content in plants under low temperature exposure] / L.P. Hohlova, E.V. Asafova // Russian Journal of Plant Physiology. — 1994. — 41(4). — p. 509–516. [in Russian]
39. Statsenko A.P. Kriozaschitnoj roli aminokislot v rastenijah [On the cryoprotective role of amino acids in plants] / A.P. Statsenko // Physiology and biochemistry of cultivated plants. — 1992. — 24(6). — p. 560–564. [in Russian]
40. Karolewski P. Free proline as bioindicator of sensitivity of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) to low temperature / P. Karolewski, P.M. Pukacki // Arboretum Kornickie. — 1995. — 40. — p. 159–167.
41. Kalugina O.V. Biohimicheskaja adaptatsija sosny obyknovennoj (*Pinus sylvestris* L.) k tehnogennomu zagrjazneniju [Biochemical adaptation of common pine (*Pinus sylvestris* L.) to anthropogenic pollution] / O.V. Kalugina, T.A. Mihajlova, O.V. Shergina // Contemporary Problems of Ecology. — 2018. — 25(1). — p. 98–110. [in Russian]