

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Якутский научный центр Сибирского отделения
Российской академии наук»

На правах рукописи



Рожина Сахаяна Михайловна

**ПЕРВИЧНЫЕ И ВТОРИЧНЫЕ МЕТАБОЛИТЫ КАК ИНДИКАТОРЫ
АДАПТАЦИИ РОСТА ЛИСТВЕННОЙ В ЗОНЕ МНОГОЛЕТНЕЙ
МЕРЗЛОТЫ**

1.5.15 – Экология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук
Слепцов Игорь Витальевич

Якутск – 2024 г.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
Глава 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	9
1.1 Хемотаксономические исследования рода <i>Larix</i> на территории Сибири.....	9
1.2 Физиолого-биохимическая адаптация лиственницы к условиям Якутии	12
1.3 Воздействие экологических факторов среды на растения	16
1.3.1 Абиотический фактор	16
1.3.2 Биотический фактор	22
1.3.3 Антропогенный фактор	26
Глава 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	30
Объект исследования	30
Сбор образцов	31
Определение годового прироста годовичных колец	33
Определение густоты древостоя	33
Определение концентрации флавоноидов в тканях	33
Метаболомный анализ	34
Определение интенсивности перекисного окисления липидов (ПОЛ)...	35
Определение активности супероксиддисмутазы (СОД)	36
Определение элементного состава хвои	37
Выделение и определение количественного содержания олигосахаридов	38
Выделение и определение количественного содержания водорастворимых полисахаридов	38
Определение лишайниковых веществ	38
Статистическая обработка данных	39
Глава 3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ	41

3.1 Влияние абиотических факторов на состав первичных и вторичных метаболитов рода <i>Larix</i> произрастающих на территории Якутии	41
3.1.1 Хемотаксономические исследования рода <i>Larix</i> произрастающих на территории Центральной Якутии	41
3.1.2 Эколого-географические особенности накопления метаболитов в хвое рода <i>Larix</i> на территории Якутии	45
3.1.3 Сезонная динамика накопления углеводов и дигидрокверцетина в различных органах <i>Larix cajanderi</i> на территории Центральной Якутии	49
3.2 Влияние биотического фактора, на примере эпифитного лишайника <i>Evernia esorediosa</i> , на состав первичных и вторичных метаболитов в тканях <i>Larix cajanderi</i> , и рост деревьев, произрастающих на территории Центральной Якутии	58
3.3 Воздействие техногенных факторов на состав первичных и вторичных метаболитов в тканях рода <i>Larix</i> произрастающей на территории Республики Саха (Якутия)	65
3.3.1 Воздействие выбросов цементного завода на метаболиты в хвое <i>Larix cajanderi</i>	65
3.3.2 Воздействие алмазодобывающего предприятия на метаболиты в хвое <i>Larix gmelinii</i>	72
ВЫВОДЫ	82
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ	85
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	86

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность. В настоящее время наблюдается истощение природных ресурсов и ухудшение экологии в связи с нарастающей техногенной деятельностью и изменениями климата. Особенно чувствительными являются северные экосистемы криолитозоны, в том числе лесные экосистемы. Изменение климата может привести к необратимой деградации таежных ландшафтов в криолитозоне. Известно, что на территории Якутии, и в целом в Восточной Сибири, наблюдается постепенная деградация лесов (Селочник, 2008; Белых, Русецкая, 2019). Территория Республики Саха (Якутия) расположена в пределах четырех географических зон: таёжных лесов (около 80% из 3.1 млн км² территории), лесотундры, тундры и арктической пустыни. Главной древесной породой криолитозоны является лиственница, которая занимает около 85% всей лесной площади Республики Саха (Якутия) (Николаев и др. 2011).

Устойчивость и продуктивность лесных экосистем зависит, в первую очередь, от адаптивного потенциала деревьев основной лесообразующей породы, который, в свою очередь, зависит от уровня метаболизма и его способности перестраиваться при изменении условий среды. Содержание первичных и вторичных метаболитов в тканях растений зависят от следующих факторов: абиотических, прежде всего от климатических и погодных условий места произрастания (температура, количество осадков, освещенность); биотических и антропогенных (химической, механической и физической природы) (Егоров, 1954; Гозин, 1972; Крылова и др., 1979; Алексеев, 1994; Кершенгольц, 1996; Черняева, Перышкина, 1997; Петров и др., 2011; Граскова и др., 2011; Журавская, 2012; Ветчинникова и др. 2013; Неверова и др., 2014; Филиппов и др., 2014; Шеин и др., 2014; Петров, 2016; Kazlauskas et al., 2003; Çırak et al., 2007).

Важным фактором, влияющим на физиологические и биохимические характеристики растений Якутии, особенно многолетних, включая древесные, является резко-континентальный климат, обусловленный продолжительной зимой, коротким и засушливым летним периодом, ранними заморозками весной и осенью,

высоким уровнем солнечной инсоляции и продолжительным световым днем в весенне-летний период (Швер, Изюменко, 1982). Существенное влияние оказывают также многолетнемерзлые породы, занимающие почти всю территорию Якутии (при средней толщине мерзлотного слоя до 300-400 м), что замедляет прогревание почвы в начале вегетации растений, но также позволяет экономно расходовать почвенную влагу (Ефимов, 1954).

Известно, что на территории криолитозоны, в том числе в Якутии, у растений формируются физиологические и биохимические адаптивные реакции к вышеотмеченным экстремальным условиям произрастания (Кершенгольц, 1996; Журавская, 2012). Вместе с тем, касаясь древесных растений эти процессы остаются малоизученными.

Виды лиственниц, произрастающих на территории Якутии, достаточно хорошо изучены с биологической точки зрения (Лыткина и др., 2005; Николаев и др. 2011; Синельникова, Пахомов, 2011). Однако исследования накопления первичных и вторичных метаболитов в тканях лиственницы, произрастающей на территории Якутии, при воздействии различных абиотических, биотических и антропогенных факторов ранее не проводились. Таким образом, комплексное, эколого-биохимическое исследование рода *Larix*, включающее изучение влияния биотических, абиотических и антропогенных факторов на территории Якутии является актуальной задачей.

Цель исследования – изучить влияние абиотических, биотических и техногенных факторов на эколого-биохимические особенности накопления первичных и вторичных метаболитов, определяющих адаптивный потенциал, в тканях рода *Larix* произрастающей на территории Якутии.

Задачи исследования:

1. Изучить влияние абиотических факторов на состав первичных и вторичных метаболитов в тканях рода *Larix*, произрастающей на территории Якутии.
2. Исследовать воздействие биотических факторов на состав первичных и вторичных метаболитов в тканях *Larix cajanderi* в Центральной Якутии.

3. Изучить воздействие техногенных факторов на состав первичных и вторичных метаболитов в тканях рода *Larix* на территории Центральной и Северной Якутии.

Положения, выносимые на защиту:

1. Экологические особенности флористических районов Якутии оказывали более выраженное влияние на метаболические профили *Larix gmelinii* и *Larix cajanderi*, чем их видовые особенности. В результате адаптации *Larix cajanderi* к экстремальным условиям произрастания на территории Якутии сформировались специфические механизмы накопления первичных и вторичных метаболитов в тканях организма.

2. Рост эпифитного лишайника *Evernia esorediosa* на поверхности коры *Larix cajanderi* приводит к проникновению усниновой кислоты в ткани дерева, вызывающей неспецифические ответные реакции организма, в том числе ингибирование биоэнергетических процессов в хвое, приводящее к достоверному замедлению радиального и верхушечного роста.

Научная новизна работы.

Впервые проведены комплексные эколого-биохимические исследования рода *Larix*, произрастающей на территории Якутии. Изучены механизмы биохимических адаптаций к биотическим, абиотическим и техногенным факторам на территории Якутии.

Изучено влияние эпифитного лишайника *Evernia esorediosa* на ростовые и метаболические процессы *Larix cajanderi* на территории Центральной Якутии. Проведены исследования эколого-географических особенностей и динамики накопления метаболитов в тканях лиственниц в различных районах Якутии для выявления механизмов адаптации к экстремальным климатическим условиям произрастания. Исследовано воздействие техногенных факторов, таких как выбросы цементного завода и деятельность алмазодобывающей промышленности, на биохимические характеристики рода *Larix*, произрастающей на территории Якутии.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные результаты позволяют расширить имеющиеся знания в области экологической биохимии древесных растений на территории криолитозоны. Проведенные исследования способствуют дополнению имеющихся сведений по влиянию абиотических, биотических и техногенных факторов на первичные и вторичные метаболиты рода *Larix* на территории Якутии. Результаты диссертационной работы могут быть использованы для выявления времени, места и условий сбора тканей рода *Larix* с максимальным содержанием биологически активных веществ в целях биотехнологического получения на их основе ряда биопрепаратов.

Личный вклад автора состоял в проведении экспериментов, отборе проб, подборе условий пробоподготовки, обработке и обсуждении экспериментальных данных, анализе литературы, написании публикаций и тезисов конференций.

Достоверность результатов исследования подтверждается большим количеством материалов, использованием современных методов исследования и точных измерительных приборов. Обработка полученных результатов выполнялась с использованием программ статистической обработки.

Апробация результатов. Основные положения работы были доложены и обсуждены на конференциях: «XXIV Лаврентьевские чтения» (Якутск, 25-28 апреля 2022 г.), «IV-я молодежная конференция ФИЦ ЯНЦ СО РАН» (Якутск, 9 декабря 2022 г.), «Конкурс молодых ученых ИБПК СО РАН» (Якутск, 20 декабря 2022 г.), «Yakutsk International Research School» (Чапаево, 17-27 июля 2019 г.), «III Международная научная конференция молодых ученых – Современные проблемы экспериментальной ботаники» (Минск-Нарочь, 25-29 сентября 2023 г.), «III Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием – Роль ботанических садов и дендропарков в сохранении биоразнообразия природной и культурной флоры России» (Чебоксары, 28-30 сентября 2023 г.)

Работа выполнена в рамках госзадания Минобрнауки России по проекту «Физиолого-биохимические механизмы адаптации растений, животных, человека к условиям Арктики/Субарктики и разработка биопрепаратов на основе природного северного сырья повышающих эффективность адаптационного

процесса и уровень здоровья человека в экстремальных условиях среды» (№ гос.регистрации АААА-А21-121012190035-9) и с применением оборудования ЦКП ФИЦ «ЯНЦ СО РАН» (грант № 13.ЦКП.21.0016).

Публикации. По материалам диссертационной работы опубликовано 4 печатные работы, в том числе 2 статьи в научных журналах, включенных в Перечень ВАК при Минобрнауки России, и 2 статьи в журналах, входящие в международные базы WoS и Scopus.

Структура и объем диссертации. Работа состоит из введения, литературного обзора, описания материалов и методов исследования, результатов и их обсуждения, выводов и списка используемой литературы. Общий объем составляет 119 страниц, включает 12 рисунков, 17 таблиц. Список литературы включает 320 наименований, в том числе 154 отечественных и 166 зарубежных источников.

Глава 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Хемотаксономические исследования рода *Larix* на территории Сибири

Виды рода *Larix* Mill. являются одними из основных лесообразующих древесных пород Российской Федерации. Леса с преобладанием лиственницы занимают 263.2 млн га, что составляет 36.6% всей лесной площади страны (Лесной фонд России, 1999).

Значительный полиморфизм рода *Larix* Mill. Северной Азии является одной из основных проблем систематики рода в этом регионе. Для Восточной Сибири и Дальнего Востока указывается распространение девяти видов лиственницы, из которых признаны три вида: сибирская, Гмелина (Даурская) и Каяндера, а таксономическое положение шести видов, описанных Сукачевым (Сукачев, 1931) и Колесниковым (Колесников, 1946) остается спорным (Коропачинский, 1989; Коропачинский, Встовская, 2002).

В зарубежных источниках сведения о произрастающих в России видах рода *Larix* достаточно противоречивы и содержат неполные сведения об их систематике и распространении. По данным зарубежных авторов (Farjon, 2001, 2005; Govaerts, Farjon, 2010; Farjon, Filer, 2013; Christensen, 2000; WCSP, 2018), в Северо-Восточной Азии распространен один вид лиственницы - *L. gmelinii*, который включает четыре разновидности: *L. gmelinii* var. *gmelinii* с ареалом от Енисея до Берингова моря, *L. gmelinii* var. *japonica* (Maxim. ex Regel) Pilg. распространена на Хоккайдо, Сахалине и юге Курильских островов. *L. gmelinii* var. *olgensis* A. Henry) Ostenf. Et Syrach - Приморье, Северном Китае и Северной Корее. Также известен высокогорный эндемик Китая *L. gmelinii* var. *principis-rupprechtii* (Mayr.). Pilg. K. I. Christensen (2000) также рассматривает лиственницы Дальнего Востока в статусе разновидностей одного вида – *L. gmelinii*. WCSP (World Checklist of Selected Plant Families, 2018). Для лиственницы Гмелина принято название *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen., а лиственница Каяндера считается синонимом типовой разновидности лиственницы Гмелина, наряду с дальневосточными лиственницами *L. ochotensis*, *L.*

kamtschatica, *L. olgensis* var. *Komarovii* Kolesn. (Govaerts, Farjon, 2010; Ветрова и др., 2018).

Зарубежные данные о систематике дальневосточных видов лиственницы подверглись критике со стороны российских ученых (Koropachinskii, Milyutin, 2011; Орлова, 2012). Обширный материал по изменчивости признаков и ареалу распространения лиственниц Гмелина и Каяндера доказывает бесспорную видовую самостоятельность каждой из них (Бобров, 1978; Абаимов, Коропачинский, 1984; Барченков, Милютин, 2008; Koropachinskii, Milyutin, 2011; Ветрова и др., 2018).

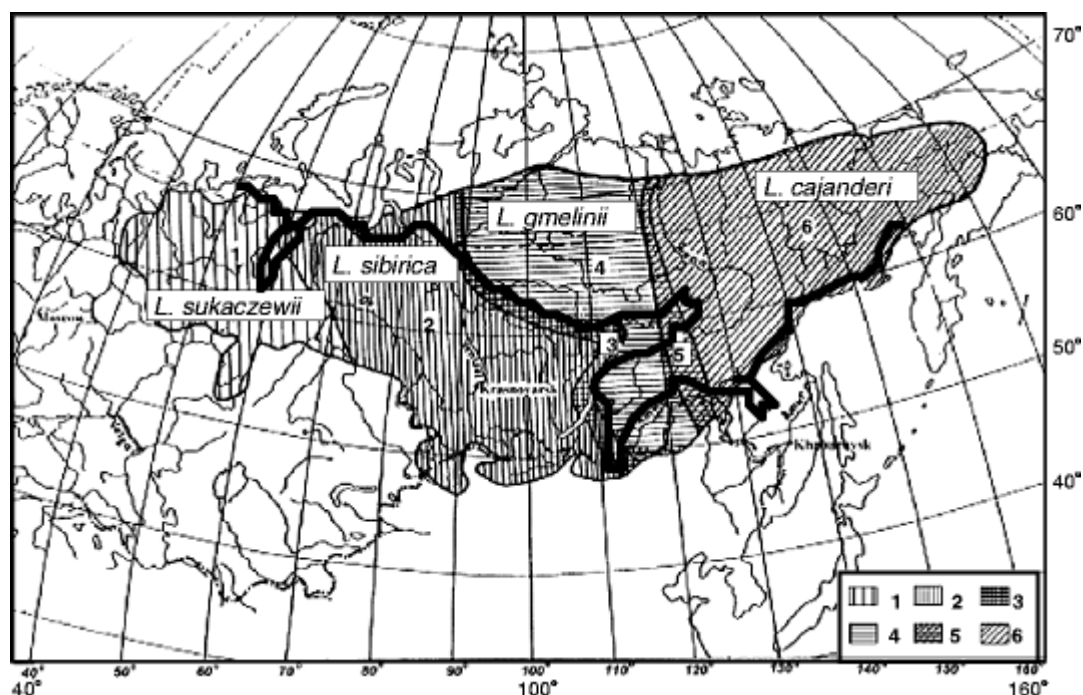


Рисунок 1 – Распространение видов лиственницы в Сибири и на сопредельных территориях: 1 – *Larix sukaczewii* Dyl., 2 – *L. sibirica* Ledeb., 3 – *L. czekanowskii* Szaf., 4 – *L. gmelinii* Rupr., 5 – *L. gmelinii* x *L. cajanderi*, 6 – *L. cajanderi* Mayr. Южная граница сплошной криолитозоны (обозначена толстой черной линией) примерно соответствует южной границе распространения *L. cajanderi* и южной и западной границам *L. gmelinii* (Abaimov et al., 1998)

Важными отличительными признаками этих видов лиственниц являются отклонение чешуи от оси шишки, ширина зрелой шишки и ее форма (Ветрова и др., 2018). Наиболее типичным для *L. cajanderi* является сплюснутый шаровидный плод

с отклонением чешуи на 70-80°. У *L. gmelinii* плоды обычно яйцевидные со слегка отклоненными чешуйками, длина шишек всегда превышает его толщину (Абаимов, Коропачинский, 1984; Орлова, 2012). Эти виды различаются по многим экологическим и биологическим параметрам. К ним относятся суммарное требование положительных температур для начала цветения, а также сроки и характер рассеивания семян (Абаимов, Коропачинский, 1984). По данным Колесникова Б.П. (1946) и Боброва Е.Г. (1978) лиственница Каяндера – молодой вид, который сформировался в конце плейстоцена в популяциях лиственницы Гмелина. Л.В. Орловой (2012) были изучены типовые образцы таксонов и гербарный материал по роду *Larix*, хранящиеся в российских и зарубежных гербариях, где приводится ключ для определения девяти видов, включая *L. sibirica*, *L. cajanderi*, *L. kamtschatica*, *L. dahurica*, *L. × czekanowskii*, *L. olgensis*, *L. komarovii*, *L. lubarskii* и *L. maritima*, а также *L. principis-rupprechtii* и *L. kaempferi* (Орлова, 2012; Фирсов и др., 2016).

По результатам изучения генетической изменчивости лиственниц Восточной Сибири и Дальнего Востока в последние годы появилось большое количество исследований, что приводит к большему пониманию дифференциации видов в этом регионе. В работах многих исследователей, изучавших генетическую изменчивость лиственниц, отмечается существование значительных различий между популяциями лиственниц с побережья Охотского моря, Камчатки и континентальными – из Якутии, Магаданской области, Забайкалья (Semerikov et al., 2003; Kozyrenko et al., 2004; Semerikov, Polezhaeva, 2007; Polezhaeva et al., 2010; Ларионова, Орешкова, 2010; Oreshkova et al., 2015). По результатам анализа генетической изменчивости с помощью митохондриальных ДНК-маркеров (Semerikov, Polezhaeva, 2007) подтвержден таксономический статус лиственницы Каяндера, растущей в верховьях р. Колымы. Произрастающие на территории Оротукской котловины в долине р. Колымы высокоплотные лиственничники значительно отличаются нетипичными для *L. cajanderi* шишками яйцевидной и широкояйцевидной формы (Синельникова, Пахомов, 2011). Это дало основание для гипотезы о том, что данная лиственница является либо гибридом между

лиственницей Гмелина и Каяндера, либо особым экотипом *L. cajanderi*. Результаты исследования изменчивости генеративных и вегетативных органов, а также генетические исследования показали, что оротукская лиственница является популяцией *L. cajanderi* (Журавлев и др., 2010), а ее наблюдаемая морфологическая изменчивость проявляется в формировании особого оротукского экотипа, характеризующегося повышенным фенотипическим и генетическим разнообразием и, возможно, заслуживающего выделения в качестве самостоятельного внутривидового таксона (Синельникова, Пахомов, 2011; Ветрова и др., 2018).

L. sibirica, вероятно, появилась на Северо-Востоке Сибири в конце плиоцена, тогда как *L. gmelinii* установилась как новый вид в плейстоцене. При последующем расселении *L. gmelinii* вытеснила *L. sibirica* из прежнего ареала (Сукачев, 1924; Дылис, 1961; Бобров, 1972). *L. cajanderi* считается самым поздним видом, возникшим в конце плейстоцена. Появление *L. cajanderi* вероятно, было обусловлено географической изоляцией популяций лиственницы Верхоянским хребтом. Независимое развитие этих видов подтверждается анализом мтДНК и хпДНК. Различия между *L. gmelinii* и *L. cajanderi* были подтверждены молекулярно-генетическим анализом (Semerikov, Polezhaeva, 2007; Polezhaeva et al., 2010), хотя различий между этими видами на уровне кариотипа не обнаружено (Goryachkina et al. 2013).

1.2 Физиолого-биохимическая адаптация лиственницы к условиям Якутии

Самым важным среди множества факторов, которые определяют равновесие в лесных экосистемах криолитозоны является абсолютное доминирование лиственницы (Абаимов и др., 1997; Поздняков, 1983; Бенькова, Бенькова, 2006). В процессе эволюции северные популяции лиственницы приобрели определенные признаки, обеспечившие им абсолютное доминирующее положение. Это выражается в строении кроны, в особенностях семеношения, а также в способности их адаптироваться к экстремальной мерзлотным условиям (Абаимов и др., 1997; Abaimov, 1998).

Немаловажную роль в адаптации лиственницы играет ксилема. В ряде дендрологических исследований было показано, что температура является основным фактором, влияющим на величину радиального прироста ствола дерева (Ваганов и др., 1994, 1996; Fritts, 1976; Jacoby, D'Arrigo, 1989). Анализ трахеидограмм и других характеристик годичных колец показал, что сроки начала сезона роста, зависящие от раннелетних температур воздуха и сроков схода снежного покрова, являются факторами, определяющими и сезонный рост, и структуру годичных колец (Ваганов и др., 1999; Kirdyanov et al., 2003; Бенькова, Бенькова, 2006).

Адаптация лиственницы к условиям мерзлоты зависит от количества доступной влаги в почве и её изменчивости в зависимости от сезона. Мерзлотная почва поддерживает довольно низкую температуру активного слоя, на поверхности которой образуется вязкая среда, откуда интенсивно вымываются питательные вещества (Prokushkin et al., 2000). Многолетняя мерзлота в начале сезона роста обеспечивает благоприятные условия при дефиците осадков (Abaimov, 1998) и обуславливает нечувствительность радиального прироста к изменению количества накопленных к началу вегетационного периода осадков (Бенькова, 2003; Бенькова, Бенькова, 2006).

Более благоприятные условия для роста деревьев формируются климатическими изменениями последних десятилетий (IPCC, 2007; Кондратьев, 2002; Петров, 2016). Потепление климата уже привело к изменению ареалов видов лиственницы и их миграции в зону тундры (Кременецкий и др., 1996; Хантемиров и др., 1999; Kharuk et al., 2006; Харук и др., 2006; Kharuk et al. 2008; Devi et al., 2008; McDonald et al., 2008; Kharuk et al. 2009; Шиятов, 2009; Kirdyanov et al., 2012), а также может обеспечить проникновение в зону доминирования лиственницы других, менее адаптированных к суровым условиям видов (Кременецкий и др., 1996; Kharuk et al., 2002; 2005; 2006, 2007; Харук и др., 2005; McDonald et al., 2008). На основе снимков, сделанных на п-ове Ямал на одном и том же участке за период с 1927 по 2000 год, удалось установить продвижение верхней границы в лесотундровом экотоне за последние 30–40 лет на 20–40 м, при этом за эти годы

граница леса поднялась вверх в среднем на 60–150 метров (Шиятов, 2009). Это, по мнению исследователей (Шиятов и др., 2005) – результат увеличения майских температур на 1.3 °C за последние девяносто лет, смещающих границу леса вверх по градиенту высоты на расстояние около ста метров. В горах Северной Америки были получены аналогичные результаты по другим породам (Luckman, Kavanagh, 2000; Тютюкова, 2020).

Лиственница является одной из выносливых и неприхотливых пород, приспособленных к существованию на мерзлоте (Сукачев, 1912; Дадыкин, 1952). В этих условиях у деревьев развивается поверхностная корневая система, до 50-90% общей массы корней сосредоточено на глубине 0-20 (25) см (Уткин, 1958; Поздняков, 1963; Дохунаев, 1988). Подобное распределение корней лиственницы в холодных почвах определяется не столько лимитирующей ролью термического режима тех или иных слоев почвы, сколько наличием и степенью доступности воды (Саввинов, Дохунаев, 1972; Щербаков, 1975; Поздняков, 1975; Дохунаев, 1988; Исаев, 2011).

Способность образовывать придаточные корни на болотах с нарастающим моховым покровом – важное свойство лиственницы, обнаруженное В.Н. Сукачевым (1912). В условиях горных рек при периодическом нарастании аллювиальных наносов придаточное корнеобразование отмечал Г.Ф. Стариков (1958). В мертвопокровном лиственничном молодняке в условиях острейшего дефицита влаги в корнеобитаемом слое И.Ф. Шурдук (1999) под слоем неразложившегося хвоевого опада также были обнаружены корни, появившиеся на стволе над корневой шейкой. Подобное наблюдается и на тукуланах (перевиваемые пески), где стволы лиственницы наряду с сосной зачастую подсыпаются песком. У молодых деревьев в таком случае наблюдали до 6 этажей придаточного корнеобразования у нижней части ствола над корневой шейкой (Исаев, 2011).

На северной границе леса в Якутии лиственница нередко представляет собой карликовое дерево (Тихомиров, Штепа, 1956; Полозова, 1961; Щербаков, 1965; Исаев и др., 2009). По мнению многих исследователей, лиственница, особенно в молодом возрасте, проявляет большее светолюбие, чем сосна. Особенности

фенологического развития лиственницы в Якутии подробно рассмотрены в работах Н.С. Медведевой (1971, 1973), Б.А. Карпеля и Н.С. Медведевой (1977).

Биологической особенностью, способствующей доминированию лиственничных лесов, среди других характеристик вида, является также относительно высокая скорость роста в молодом возрасте. Особенности роста лиственничных древостоев к настоящему времени более или менее изучены (Галиновский, 1938; Поздняков, 1946; 1961 а,б, 1975; Уткин, 1960, 1965; Чугунов, 1961; Шурдук, 1974, 1979; Щербаков, 1975; Куделя, 1988; Тимофеев и др, 1994). Отличительной чертой лиственниц, способствующей быстрому заселению нарушенных площадей (гари, вырубki, раскорчевки, техногенные образования) является то, что они могут давать массовые всходы при осветлении древостоев или их удалении (Поздняков, 1975; Щербаков, 1975; Тимофеев и др, 1994; Исаев, 2000, 2011).

Часто возникающие лесные пожары, возможно, способствовали «пирофитности» лиственницы (Цветков, 2004, 2005), не меньше, чем у сосны (Санников 1973, 1992). Пирогенный фактор в условиях Якутии является не только фактором, определяющим состояние лесов, но и стимулирующим лесовозобновление, обуславливающим весь ход формирования лиственничников (Уткин, 1965; Поздняков, 1975; Степанов, 1985; Исаев, 2000, 2011; Лыткина, 2010).

Высокие концентрации азота, фосфора и калия в хвое у лиственницы, произрастающей в условиях мерзлоты, были обнаружены в начале вегетационного периода (Li et al., 2007; Viers et al., 2013; Prokushkin et al., 2018). Повышенные концентрации этих элементов являются индикаторами активных метаболических процессов и высокой скорости фотосинтеза, а также высоких энергетических потребностей и синтеза белка (Reich et al., 2009). Woods et al. (2003), а также Reich и Oleksyn (2004) интерпретируют обогащение хвои питательными веществами (в основном азотом и фосфором) как адаптацию растений к повышению метаболической активности и скорости роста при низких температурах.

При дефиците влаги в воздухе и почве, высокая температура воздуха приводит к депрессии фотосинтеза у хвойных растений, что связано со снижением

устыичной проводимости хвои (Щербатюк, 1999; Загитова, 2009). Высокая ассимиляционная способность ($10 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$) характерна для лиственницы Гмелина, произрастающей в условиях резко континентального климата Восточной Сибири, что связывают с повышенной устыичной проводимостью хвои данного вида (Vygodskaya et al., 1997). У лиственницы Каяндера, произрастающей в зоне вечной мерзлоты, величина скорости фотосинтеза в условиях теплой и влажной погоды достигала $6.3 - 13.5 \text{ мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$, а в засушливые годы снижалась в 1.6-2.0 раза (Максимов и др., 2005; Загирова, 2009).

Таким образом, устойчивое функционирование бореальных хвойных сохраняется за счет сезонных изменений в структурной организации клеток и органелл ассимиляционного аппарата. Хвойные породы характеризуются высоким фотосинтетическим потенциалом, реализация которого в условиях актуальных изменений климата зависит от комплекса факторов окружающей среды, которые в конечном итоге определяют биологическую продуктивность таежных лесов.

1.3 Воздействие экологических факторов среды на растения

Многолетняя мерзлота является основой устойчивого развития и сохранения биоразнообразия в регионе. Природные факторы и современная деятельность человека вызывают определенные изменения в естественных экосистемных процессах, приводящие к дисбалансу между различными ее элементами, что зачастую приводит к деградации лесных экосистем (Исаев, 2011).

Из множества факторов, влияющих на растения, рассмотрим некоторые из них:

1. Влияние абиотических факторов
2. Влияние биотических факторов
3. Влияние антропогенных факторов

1.3.1 Абиотический фактор

Территория республики входит в пределы четырех географических зон: таежных лесов, тундры, лесотундры и арктической пустыни, что обусловлено

физико-географическим положением региона. Известно, что содержание биоактивных веществ в растениях зависит от условий произрастания, и на него влияют абиотические, биотические и антропогенные факторы (Алексеев, 1994; Неверова и др., 2014). Важным фактором, влияющим на физиологические и биохимические характеристики растений Якутии, является резко континентальный климат, обусловленный продолжительной зимой, коротким и засушливым летним периодом, ранними заморозками весной и осенью, высоким уровнем радиации и продолжительным световым днем в весенне-летний период (Изюменко и др., 1982). Существенное влияние оказывает также и вечная мерзлота, покрывающая всю территорию Якутии, что замедляет прогревание почвы в начале вегетации растений, но также позволяет экономно расходовать почвенную влагу (Ефимов, 1954). Лиственница образует поверхностные корни, предпочитая среднеплодородные и среднеувлажненные суглинистые почвы (Щербаков, 1975; Николаев, 2011).

Рост древесных пород в зоне распространения многолетней мерзлоты в большинстве случаев зависит от глубины сезонного протаивания и замерзания деятельного слоя почвы, который связан с температурой и влажностью грунтов. (Шиятов, 1986; Ваганов и др., 1996; Николаев, 2011; Hughes et al., 1999). Многолетняя мерзлота обеспечивает благоприятные условия в начале сезона роста при обычном в это время дефиците осадков и в целом определяет гидротермический режим деятельного слоя в течение всего вегетационного сезона (Поздняков, 1983; Фельдман, 1988; Тютюкова, 2020). Известно, что на территории криолитозоны, в том числе в Якутии, у растений формируется физиологическая и биохимическая адаптация к вышеотмеченным экстремальным условиям произрастания (Кершенгольц, 1996; Журавская, 2012). У лиственницы, произрастающей в условиях криолитозоны, почти 2/3 корней расположено в слое до 50-60 см и лишь небольшая часть корневой системы достигает подошвы сезонно-талого слоя (Дохунаев, 1988; Николаев, 2011).

Вторичные метаболиты растений являются основными компонентами системы химической защиты, которая важна для устойчивости растений (Wang et

al. 2008). Они также играют очень важную роль в ответ на абиотические стрессы (Shelton 2000, Muetzel, Becker 2006). Обычным защитным механизмом, активируемым у растений в условиях стресса, является производство и накопление совместимых растворенных веществ. Химическая природа этих низкомолекулярных органических осмопротекторов разнообразна; эти молекулы включают аминокислоты (аспарагин, пролин, серин), амины (полиамины и глицинбетаин) и γ -амино-N-масляная кислота. Кроме того, углеводы, включая фруктозу, сахарозу, трегалозу, раффинозу и полиолы (мио-инозитол, D-пинитол) (Banu et al., 2010; Krasensky, Jonak, 2012), а также пулы антиоксидантов, такие как глутатион и аскорбат (Phang et al., 2008; El-Shabrawi et al., 2010), накапливаются в ответ на осмотический стресс. (Fraire-Velázquez, Balderas-Hernández, 2013)

Известно, что пролин проявляет осмопротекторные, криопротекторные свойства, а также служит сигнальной молекулой, стабилизатором белковой структуры и поглотителем активных форм кислорода (АФК) в ответ на стрессы, такие как обезвоживание, засуха, замерзание, соли и тяжелые металлы (Verslues et al., 2006; Verbruggen, Hermans, 2008). Окисление пролина может также обеспечивать энергию для поддержания метаболически требовательных процессов воспроизводства растений после завершения стрессового периода (Mattioli et al., 2009; Fraire-Velázquez, Balderas-Hernández, 2013).

При дефиците воды и солевом стрессе активируются защитные механизмы, включающие синтез абсцизовой кислоты (АБК). АБК, транспортируемая к замыкающим клеткам, закрывает устьица, тем самым снижая уровни фотосинтеза, фотоингибирования и окислительного стресса (Huang et al., 2012). Это вызывает торможение экспансии клеток, проявляющееся в виде общего торможения роста растений, ускоренного развития и старения (Chinnusamy et al., 2006). АБК регулирует экспрессию многих генов, чувствительных к стрессу, в том числе белков позднего эмбриогенеза, что приводит к усилению устойчивости растений к засухе (Aroca et al., 2008).

Повышение внутриклеточного уровня АФК является частым следствием неблагоприятных условий роста. Дисбаланс между синтезом АФК и очисткой

вызывается способом, не зависящим от природы стресса; он индуцируется как биотическими, так и абиотическими типами стресса. Токсичные концентрации АФК вызывают серьезное повреждение белковых структур, ингибируют активность многих ферментов важных метаболических путей и приводят к окислению макромолекул, включая липиды и ДНК. Все эти нежелательные явления нарушают клеточную целостность и могут привести к гибели клеток (Gill, Tuteja, 2010; Kar, 2011). Нормальная клеточная метаболическая активность также приводит к образованию АФК в обычных условиях роста. Таким образом, клетки ощущают неконтролируемое повышение АФК и используют их как сигнальный механизм для активации защитных реакций (Moller, Sweetlove, 2010).

Все многолетние органы древесного растения могут выполнять запасающую функцию, но самые высокие концентрации запасов углеводов обычно находятся в тканях корней (Loescher et al., 1990). McCamant (1988), например, показал, что использование запасов корней черешни сильно зависит от температуры, при этом эти запасы практически не уменьшаются при температуре $< 10^{\circ}\text{C}$. Еще в прошлом столетии Hartig (1858) предположил, что углеводы зимой запасаются в корнях, а весной поступают в развивающиеся ткани через древесину. Ксилемный перенос в настоящее время считается основным путем перемещения от корней к побегам у большинства высших растений. Корневые запасы не только встречаются в более высоких концентрациях, чем в других тканях, но также очень чувствительны к дефолиации и другим нарушениям фотосинтеза, особенно в конце сезона после прекращения вегетативного роста. Запасы корней играют роль важного и, возможно, основного источника субстратов для раннего дыхания, роста и развития следующего года. Чувствительность корневых резервов к стрессам в конце сезона может непропорционально повлиять на производительность растений и урожайность, особенно в случае раннего цветения и плодоношения. Последствия этих и других функций корневых резервов, их влияние на поглощение и усвоение питательных веществ, контроль за их использованием и транспортировкой, а также конкретные последствия методов управления только начинают осознаваться (Loescher et al., 1990; Hartmann, Trumbore, 2016; Sperling et al., 2017).

В течение вегетационного периода неструктурные углеводы поддерживают метаболические процессы, связанные с образованием новых клеток в камбии (Simard et al., 2013). Концентрация крахмала обычно показывает значительные сезонные колебания в стволах и ветвях деревьев умеренной зоны. Более низкие запасы крахмала наблюдались в период распускания почек, максимум в конце лета, когда рост замедляется, а также наблюдался гидролиз крахмала в моно- и олигосахариды осенью, когда дни короткие, а ночи холодные (Kozłowski, 1992; Gruber et al., 2011). Летом также наблюдалось снижение уровня крахмала в стволе, ветвях и камбиальной зоне дерева (Sundberg et al., 1993; Hoch et al., 2003; Deslauriers et al., 2009). Во время реактивации камбия в качестве основного источника энергии используется крахмал, но позднее для продолжения активности камбия, по-видимому, требуется постоянное поступление сахарозы для биосинтеза клеточной стенки (Oribе et al., 2003; Begum et al., 2013).

Сезонная динамика основных метаболитов показала, что луб лиственницы выполняет функции депо крахмала осенью, аккумулируя оттекающие из хвои углеводы. Летнее снижение содержания крахмала в хвое и лубе исследованных видов хорошо соотносится с возрастанием активности амилазы и усилением интенсивности ксилогенеза (Судачкова и др, 2011). Ashworth и др. (1993) показали, что запасание в древесине ствола *Cornus sericea* L. протекает в виде крахмала до осени, а зимой в виде низкомолекулярных сахаров.

Весенний максимум олигосахаридов, совпадающий по срокам с увеличением содержания воды в меристемах (Алаудинова и др., 2007, 2017), вероятно, связан с притоком сахарозы к набухающим почкам в основном из луба – запасающей ткани. Основной транспортной формой углеводов метаболизма меристемы почек является дисахарид сахароза (Соколова, 1972). Показано, что именно в лубе лиственницы сибирской, ели сибирской, сосны обыкновенной и сосны кедровой сибирской (кедра) в мае содержание водорастворимых углеводов снижается до минимума (Судачкова, 1977).

Отмечены сезонные различия в содержании непротеиногенных аминокислот: максимальные концентрации этих соединений обнаружены весной, к осени их

количество уменьшается, особенно в камбиальной зоне (Судачкова и др., 2008). Сезонная динамика диглицеридов у хвойных пород характеризуется снижением в осенне-зимний период содержания изомеров типа 1,2-, что, вероятно, связано с их участием в биосинтезе фосфолипидов. У лиственницы в набухших почках уровень моноглицеридов возрастает в 2.5–3 раза, при значительном увеличении содержания свободных жирных кислот. Сезонное понижение температуры приводит к увеличению в меристемах почек концентрации стероидов (преимущественно их эфиров), эфиров восков и свободных жирных кислот (Алаудинова и др., 2010).

В процессах адаптации древесных растений к холоду, в том числе хвойных, важная роль отводится стрессовым белкам-дегидринам (Kontunen-Soppela, Laine, 2001; Korotaeva et al., 2012), вероятно, участвующим в защите биополимеров и мембран клеток от повреждений, вызванных дегидратацией (Hanin et al., 2011). У лиственницы Каяндера выявлен почти непрерывный спектр дегидринов в области 14-45 кДа. Для побегов лиственницы свойственны накопление дегидринов в период осенней подготовки растений к покою, их высокий уровень в зимние месяцы (ноябрь-март) и затем спад весной (апрель-май) (Татаринова и др., 2016).

Известно, что у высших растений разнообразные растворимые сахара, такие как глюкоза, сахароза, фруктоза, рафиноза и стахиоза, обеспечивают устойчивость к замерзанию (Yuan et al., 2009). Эти сахара не только действуют как осмопротекторы, но и защищают мембраны, обеспечивая адаптацию к засухе или холодовому стрессу посредством взаимодействия с липидным бислоем (Garg et al., 2002).

Известно, что жирные кислоты (ЖК) могут подвергаться неферментативному окислению для устранения АФК, тем самым уменьшая повреждение клеток, вызванное температурным стрессом (Mene-Saffrane et al., 2009). ЖК играют важную роль в процессах роста и развития растений, выполняя среди прочего, сигнальные функции. Например, реакцией растений на старение, низкие температуры и фосфатное голодание является перестройка липидов, в первую очередь, входящих в состав ЖК, для защиты растения от стрессового воздействия (Нохсоров и др., 2015; Кривова и др., 2021; Li et al., 2016). Таким

образом, метаболизм ЖК имеет значение на протяжении всего жизненного цикла растений, в том числе при адаптации к абиотическим и биотическим стрессорам (Семенова, 2022; Li et al., 2016). Подготовка к зимнему периоду за счет накопления ненасыщенных ЖК начинается летом, и считается, что накопление полиненасыщенных ЖК может предотвратить гиперфлюидизацию мембран в теплое время года. (Zhukov, Shumskaya, 2020)

Статус роста может быть связан с накоплением флавоноидов. Осенью рост растений прекращается, и фотосинтез перераспределяется во вторичные метаболиты, такие как флавоноиды, дубильные вещества и другие фенолы (Wang et al. 2000), поэтому накапливается больше флавоноидов, пик которых приходится на осень (Wang et al., 2005). Кроме того, Regvar и соавторы сообщили о влиянии УФ-облучения на концентрацию катехина кверцетина и рутина в *Fagopyrum tataricum* и *Fagopyrum esculentum*; они обнаружили значительное увеличение концентрации кверцетина в *F. esculentum* после обработки УФ-облучением (Regvar et al., 2012).

При повышении уровня окислительно-восстановительного потенциала в клетке, например, в условиях активного фотосинтеза, увеличивается содержание карбоновых кислот (малат, фумарат) (Igamberdiev, Eprintsev, 2016). Известно, что многие стрессоры вызывают одновременное увеличение количества АФК, что приводит к окислительному стрессу и активации сигнальных путей, направленных на перепрограммирование метаболизма (Akula, Ravishankar, 2011). Некоторые исследования показали, что представители терпенов проявляют значительную антиоксидантную активность (Dahham et al., 2015; Porres-Martínez et al., 2016), что может указывать на их роль в преодолении окислительного стресса, вызванного абиотическими стимулами.

1.3.2 Биотический фактор

Эпифитные лишайники являются неотъемлемыми компонентами биогеоценозов, усложняя их структуру, влияя на круговорот веществ и перенос энергии в сообществах (Сукачев, 1964; Трасс, 1965; Бязров, 1971).

Лишайники осуществляют фиксацию атмосферного азота во влажных лесах, являются компонентами пищевых цепей в экосистемах, тем самым выступая биоиндикатором состояния окружающей среды (Бязров, 2002; Ferry et al., 1973; Kuusinen et al., 1990; Oksanen et al., 1990; Richardson, 1992; McCune et al., 1997). Несмотря на то, что деревья могут сами реагировать на умеренное, хроническое загрязнение воздуха, воздействие на рост дерева таких факторов, как изменения в почвах, делают реакцию деревьев на загрязнение трудно измеримыми. Лишайниковые сообщества на коре деревьев позволяют не только измерить загрязнение воздуха, но и показать его влияние на различные аспекты здоровья лесов (Бязров, 2002; Чабаненко, 2002; Insarov, Schroeter, 2002).

Экологические условия местообитания эпифитных лишайников напрямую зависят от химического состава коры. Возникшая при вторичном утолщении кора состоит из луба и перидермы (Крамер, Козловский, 1983). Непосредственно с эпифитными лишайниками взаимодействует перидерма. На лишайники губительно действуют вещества (SO_2 , HF, HCl, оксиды азота, озон), прежде всего, увеличивающие кислотность среды, интенсифицирующие окислительные процессы (Wetmore, 1988). Кислотный дождь, вызванный химическим загрязнением среды данными веществами, является основным фактором закисления субстратов, и в результате ограничивает рост эпифитных лишайников. В условиях кислотного загрязнения дольше всего лишайники живут на коре ясеня (*Fraxinus* spp.), ильма (*Ulmus* spp.), а также на искусственных субстратах из известковой породы, т.е. являющимися щелочными и обеспечивающими химическую защиту от кислотности (Ежкин, 2016; Brodo, 1986). Деревья с лишайниками имеют более высокое отложение общего и органического N, ионов Ca, Mg, Na и Cl, и более низкое отложение сульфат-ионов под их пологом. Удаление лишайников влияет на перехват дождевых осадков пологом леса и на отложение воды и питательных веществ, собираемых под пологом леса (Knops et al., 1996).

Известно, что химический состав эпифитных лишайников во многом зависит от субстрата, на котором растет. Лишайники обладают адсорбционной

способностью, т.е. извлекать из окружающей среды и накапливать в своих слоевищах различные химические элементы, что влияет на их биохимический состав (Голлербах, 2000; Вершинина и др., 2009), меняющийся в зависимости от условий местообитания (Щербакова и др., 2013).

Храмченковой (2018) установлено ингибирующее влияние ацетоновых экстрактов из лишайников *Hypogymnia physodes*, *Evernia prunastri*, *Ramalina pollinaria*, *Xanthoria parietina* и *Cladonia arbuscula* на прорастание семян и первичный рост проростков сосны обыкновенной. Величина ингибирования зависит от положения экстрактов из лишайников по отношению к семенам и проросткам (Храмченкова, 2018). Также установлено, что измельченная биомасса лишайников влияет на прорастание зерновых на ранних стадиях онтогенеза. Также установлено неоднозначное влияние лишайников на всхожесть и первичный рост двудольных сорняков (Храмченкова, Назар, 2020).

В лиственничных лесах на территории криолитозоны, лишайники представляют собой существенный компонент растительного покрова, как в тундровой, так и в таежной зонах (Fedorov et al., 2019; Kuznetsova et al., 2010). Эпифитные лишайники произрастают преимущественно на ветвях и стволах деревьев и кустарников, в то время как эпигейные лишайники образуют сплошные покровы на поверхности почвы (Андреев, Гимельбрант, 2017).

Многие лиственничные леса на территории криолитозоны покрыты эпифитными, кустистыми лишайниками родов *Evernia*, *Usnea*, *Bryoria* и др. Эпифитный лишайник *E. esorediosa* (Müll. Arg.) Du Rietz распространен в бореальной зоне Азиатской части России – от Урала до Охотского моря, на юге заходит в Монголию, на юго-востоке – в северные области Китая и в Японию, встречается практически на всех породах деревьев, но предпочитает в основном хвойные виды (Харпухаева, 2018).

В настоящее время вопрос взаимоотношений эпифитных лишайников и деревьев остается довольно дискуссионным (Favero-Longo and Piervittori, 2010; Pizňak and Bačkor, 2019). Первые работы начались еще в XIX веке - Frank (1877) и Bonnier (1889) сообщали, что нити водорослей рода *Trentepholia*, который часто

образует ассоциации с гифами грибов, способны проникать как в мембрану, так и в клеточную стенку дерева. Другие авторы (Estévez et al., 1980) сообщали, что эпифитный лишайник *E. prunastri* проникает в ветви *Fagus sylvatica* L. гифами до ксилемы дерева, что вызывает сильную деформацию периферических слоев перидермы. В том же году было показано, что гифы *E. prunastri* внедряются до сосудов ксилемы *Quercus pyrenaica*, без явного нарушения клеточной целостности (Ascaso et al., 1980). Проникновение гиф и секреция метаболитов *E. prunastri* в сосуды ксилемы *Quercus rotundifolia* оказывало влияние на рост и развитие листьев, по-видимому за счет того, что усниновая кислота связывается с ауксинами, тем самым нарушая фитогормональную регуляцию в растении (Legaz et al., 2004). В почках и соке ксилемы веток *Betula pendula*, пораженных *E. prunastri*, была обнаружена эверневая кислота, которая может ингибировать апикальный рост ветвей и появление листьев (Monsó et al., 1993).

В своих работах авторы (Avalos et al., 1986; Legaz et al., 1988) показали, что *E. prunastri*, растущая на ветках *Q. pyrenaica*, выделяла в древесину эверневую кислоту, которая перемещаясь акропетально через ксилему к листьям, приводила к угнетению дыхания, появлению листовых почек и задержке образования листьев, но не нарушала их фотосинтетическую способность. В других работах авторы (Latkowska et al., 2015b) показали, что обильное заселение *P. abies* талломами *Hypogymnia physodes* вызывало не только снижение скорости роста и увядание ветвей, но и гибель некоторых деревьев. Также авторами отмечалось уменьшение содержания общего белка и повышенное накопление общих фенолов в коре. В следующей своей работе данные авторы (Latkowska et al., 2015a) показали, что физодаловая, 3-гидроксифизодовая, физодовая кислоты и атранорин способны мигрировать в кору *P. abies*, что может оказывать неблагоприятное воздействие на организм.

Таким образом, во многих работах показано аллелопатическое воздействие эпифитных лишайников на деревья, но до сих пор данный вопрос вызывает множество споров и вопросов.

1.3.3 Антропогенный фактор

В настоящее время, вследствие интенсивного развития промышленности, одной из актуальных проблем является антропогенное загрязнение атмосферы, почв, водных ресурсов и растений.

Загрязнение пылью составляет примерно 10% от общего антропогенного загрязнения (Азаров и др., 2013). Пылевое загрязнение оказывает действие на живые организмы не только механически, но и химически за счет веществ, содержащихся в пыли (Прокопьев и др., 2013). Механическое воздействие пыли на растения зависит не только от его количества, но и от его распределения на листовых пластинках. Например, рядом авторов (Косулина и др., 1993; Тищенко, Тищенко, 1993) показано, что механическая закупорка устьиц твердыми частицами может нарушить процессы газообмена и транспирации. Оседание пыли на листовой пластинке способствует повышению поглощения инфракрасного излучения, что приводит к увеличению температуры листа и к повышенному расходу воды во время транспирации.

Осевшая пыль на листовой пластинке также ингибирует процессы фотосинтеза, что связывают с несколькими причинами: первая – экранирование солнечных лучей, вторая – проникновение ионов металлов во внутренние ткани, которые вызывают структурные повреждения. Mandre и Tuulmets (1997) показали, что с приближением к источнику техногенного пылевого загрязнения в хвое норвежской ели уменьшалось количество хлорофилла, *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов. Снижение пигментов в растениях (*Azadirachta indica*, *Polyalthia longifolia*, *Ficus religiosa*, *Pongamia pinnata* и *Delonix regia*) в зоне техногенного пылевого загрязнения показали и другие авторы (Thambavani, Kumar, 2011). Пылевое загрязнение влияет на антиоксидантный и прооксидантный статус растений. В работах (Прокопьев и др., 2014; Шеин и др., 2014) показано, что пылевое загрязнение приводило к увеличению концентрации малонового диальдегида и суммы низкомолекулярных антиоксидантов, в том числе и флавоноидов в сравнении с контрольными образцами. Возможно, это связано с

адаптации растений к техногенной нагрузке. При этом наблюдалось негативное влияние на морфологические параметры растения (длина и ширина листа, число соцветий и т.д.) у *Matricaria chamomila*.

Тяжелые металлы, содержащиеся в пыли, усиливают образование свободных радикалов, которые в свою очередь индуцируют процессы перекисного окисления липидов и вызывают развитие деструктивных процессов, как на уровне клетки, органа, так и всего организма (Владимиров, Арчаков, 1972; Dixit et al., 2001). Известно, что при перекисном окислении липидов в первую очередь окислению подвергаются ненасыщенные ЖК, которые являются составными частями липидов, основным компонентом клеточной мембраны (Северин, 2003). Считается, что вторичные метаболиты растений, такие как фенольные соединения, могут связываться с тяжелыми металлами, образуя нерастворимые комплексы, также они способны инактивировать свободные радикалы, которые образуются при накоплении тяжелых металлов (Запрометов, 1993; Michalak, 2006).

Помимо вторичных метаболитов в защите растений от окислительного стресса участвуют антиоксидантные ферменты, такие как супероксиддисмутаза, пероксидаза, глутатионредуктаза и др., которые способны нейтрализовывать активные формы кислорода, и сокращать количество клеточных повреждений (Chen et al., 2000; Sandalio et al., 2001; Schutzendubel et al., 2001).

Одним из основных источников пылевого загрязнения является цементная промышленность (Mutlu et al., 2009). Выбросы цементного завода воздействуют на достаточно обширную территорию. В аэрозольные выбросы завода входят оксиды азота, серы, углерода, органические продукты сгорания топлива и значительное количество цементной, шламовой, клинкерной пыли (Щелчкова, Жерготова, 2014). Цементная пыль, которая является продуктом пережигания известняка с цементообразующими добавками, содержит CaO , SiO_2 , K_2O , SO_3 , Al_2O_3 , MgO , Fe_2O_3 , MnO , в меньшем количестве соединения Mn , Zn , Cu , Cr , V , As , Ba , Pb и т.д. (Mandre et al., 1997, 2012). Выбросы цементного завода оказывают влияние на биоту, в результате этого в организмах протекают приспособительные физиолого-биохимические реакции. Показано, что вблизи цементного завода наблюдается

усыхание деревьев с характерным вершинно-периферическим типом повреждения кроны, дехромация хвои, уменьшение количества молодых побегов (Соромотин, 2008). Установлено также изменение биохимических параметров, вследствие повышения уровня АФК и свободных радикалов, в результате чего изменяется прооксиданто-антиоксидантное стационарное равновесие в клетках растений (Шашурин, Журавская, 2007; Erdal, Demirtas, 2010; Yakovleva et al., 2019). Основной древесной породой и наиболее подверженной техногенному загрязнению Мохсоголлохским цементным заводом является лиственница. Однако изучение влияния выбросов цементного завода на первичные и вторичные метаболиты хвои *L. gmelinii* ранее не проводилось.

На территории Якутии осуществляет свою деятельность большое количество горнодобывающих предприятий. Одним из основных и самых масштабных направлений промышленной активности в республике является добыча алмазов (Yakovleva et al. 2000). На территории Анабарского района АО «Алмазы Анабара» разрабатывает россыпные месторождения алмазов. Для извлечения алмазов из аллювиального алмазоносного песка используются передвижные высокоэффективные сортировочные комплексы, которые представляют собой установки с предварительной классификацией песков по классам крупности и обогащением на отсадочных машинах (Меркурьев, Матвеев, 2018). Известно, что влияние алмазодобывающей промышленности на биологические системы имеет комплексный характер, негативное воздействие оказывается на все элементы экосистем: почвы, рельеф, водные объекты, растительные и животных организмы, человека (Шадрина и др., 2003; Олесова и др., 2009). С целью развития производства и создания необходимой инфраструктуры, при разработке месторождений затрагиваются природные ландшафты, повышается интенсивность механического и химического загрязнений (Вольперт, Шадрина, 2007).

Исследования по биотестированию техногенного загрязнения мерзлотных почв и грунтов в зоне воздействия алмазодобывающей промышленности на проростках *Allium fistulosum* показали значимое повышение показателя мутагенной активности, оцененное по частоте патологий митоза, на всех обследованных

нарушенных территориях (Шадрина и др., 2012). В зоне влияния алмазодобывающей промышленности наблюдалось повышение частоты флуктуирующей асимметрии в листьях березы повислой и ольхи кустарниковой (Шадрина и др., 2012). Вместе с тем, в мировой научной литературе до сих пор остаются мало изученными механизмы биохимической адаптации растений, включая древесные растения, произрастающих на территориях воздействия алмазодобывающих предприятий.

Таким образом, показано, что антропогенное загрязнение оказывает непосредственное влияние на физиологические, морфологические и биохимические характеристики растений, что может быть вызвано адаптационными механизмами к неблагоприятным условиям внешней среды обитания.

Глава 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объект исследования

Объектом исследования являлись ткани рода *Larix*, относящейся к семейству *Pinaceae* Lindl. Лиственница является основной лесообразующей породой, которая занимает 109.3 млн га, или 79% покрытых лесом земель Якутии (Максимов, 2007). На территории Республики произрастают два вида лиственницы - *Larix cajanderi* и *Larix gmelinii*.

В благоприятных условиях *Larix cajanderi* — 20-25-метровое дерево при диаметре ствола до 70 см. Годичные побеги желтовато-бурые, волоски рассеянные. Шишки рыхловатые, округлые, притупленные, длиной от 17 до 25 мм. Их чешуи (общим количеством от 20 до 30) узкие (до 8 мм ширины), усечённые или несколько выемчатые, голые, блестящие, при созревании семян отклоняются от оси шишки на 70—90° (Воробьев, 1968; Кабанов, 1977; Солодухин, 1962; Усенко, 1984).

Larix gmelinii вырастает до 30 м высоты при 80 см в диаметре ствола в благоприятных условиях. На Крайнем Севере это приземистое распростёртое деревце. Молодые побеги светлые, розоватые или охристо-соломенные, рассеянноволосистые. Кора ствола красноватая или серовато-бурая, толстая, с глубокими трещинами в нижней части старых стволов. Хвоя ярко-зелёная, длиной 15—30 мм, узколинейная, мягкая, на укороченных побегах в пучках по 25—40 штук. Шишки длиной 15—30 мм, овальные или яйцевидные. На мелких шишках 20—25 чешуй в четыре ряда, на крупных шишках 40—50 чешуй в шесть рядов. Семенные чешуи длиной 1—1.2 см, шириной 0.8—1 см. Семена созревают в августе — сентябре и в сухую погоду массово высыпаются из раскрывшихся шишек, когда семенные чешуи шишек отклоняются от стержней под углом 40—50° (Бобров, 1978; Воробьев, 1968; Кабанов, 1977; Солодухин, 1962; Усенко, 1984).

Сбор образцов

Для исследования эколого-географических особенностей накопления метаболитов в хвое рода *Larix* сбор образцов проводили с деревьев высотой 2–3 м в конце июля 2019 года с территории Центральной (МегиноКангаласский улус – 61°44' с.ш., 130°10' в.д.), Западной (Вилуйский улус – 63°44' с.ш., 122°55' в.д.; Нюрбинский район – 63°44' с.ш., 118°00' в.д.) и Северной (Кобяйский улус – 63°59' с.ш., 127°23' в.д.; Верхоянский район – 67°31' с.ш., 133°36' в.д.; Анабарский улус – 70°59' с.ш., 114°19' в.д.) Якутии. Метеорологические данные за 2019 г. взяты в online-архиве фактической погоды (<http://www.pogodaiklimat.ru>), по наблюдениям метеостанций, расположенных в непосредственной близости от точек сбора образцов.

Для изучения хемотаксономического исследования рода *Larix* произрастающих на территории Центральной Якутии сбор образцов хвои, коры и шишек *Larix sibirica*, *Larix gmelinii* и *Larix cajanderi* проводили на территории Ботанического сада ИБПК СО РАН г. Якутск. Средняя высота деревьев составляла 4-5 м. Сбор проб проводили в июне 2021 года.

Для изучения сезонной динамики накопления метаболитов в различных органах *Larix cajanderi* в условиях криолитозоны сбор образцов проводили с участка, расположенного в 40 км северо-восточнее г. Якутск, близ научной станции «Спаская Падь» Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (62°15' с.ш., 129°37' в.д.). Высота над уровнем моря 220 м. Средняя высота древостоя 1.8 м, его плотность 840 деревьев га⁻¹. Средний возраст древостоя 30 лет.

Для изучения влияния эпифитного лишайника сбор образцов *Larix cajanderi* проводился в середине июня 2022 года в лиственничном лесу в окрестностях города Якутск. Древостой на месте отбора представлен *Larix cajanderi*, характеризуется высотой до 4-6 м., сомкнутостью 0.5, классом бонитета Va и мощной подстилкой из хвои. Доминирующими видами подлеска являлись *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Vaccinium vitis-idaea*. Образцы для

исследований были отобраны в 3 группах деревьев, имевших разную степень пораженности эпифитными лишайниками - контрольная группа, слабо пораженная (средняя длина талломов 0.5 - 1 см), сильно пораженная группа (средняя длина >1 см). В каждой группе было по 15 деревьев со средней высотой 1.7 м. С каждого дерева отбирались следующие образцы: эпифитный лишайник *E. esorediosa*, хвоя, кора и камбий ствола в трех точках (выше на 10 см, в непосредственной близости, ниже на 10 см) от наиболее пораженного лишайниками участка, комель, корни. Полученные образцы подвергались лиофильному высушиванию в лабораторной лиофильной сушилке Jouan LP 3 (Франция) и затем сохранялись в вакууме в герметичной упаковке.

Для исследования влияния выбросов цементного завода на содержание метаболитов в хвое *Larix cajanderi* сбор хвои проводили с деревьев высотой 2–3 м в лиственничниках брусничных, в конце июля 2019 г. Точки отбора проб находились на расстоянии 1 км (61°24' с.ш., 128°58' в.д.), 2-х (61°25' с.ш., 128°59' в.д.), 3-х (61°25' с.ш., 129°00' в.д.), 4-х (61°25' с.ш., 129°01' в.д.) и 8 км (61°28' с.ш., 129°04' в.д. – условно чистая зона) от Мохсоголлохского цементного завода (Республика Саха (Якутия)) в северо-восточном направлении, в котором, согласно результатам, полученным В.А. Соромотиным (2008), регистрируется преимущественное пылевое загрязнение. Отбор проб хвои для каждой аналитической повторности производили с пяти разных деревьев.

Для исследования влияния алмазодобывающего предприятия на метаболиты в хвое *Larix gmelinii* сбор хвои проводили с деревьев высотой 2-3 метра в конце июня 2019 года вблизи сортировочных комплексов, используемых для получения концентрата из алмазоносных песков: СК "Устье" (70°54'24.6" с.ш., 113°37'39.6" в.д.), СК "Средний" (70°56'02.6" с.ш., 113°40'11.5" в.д.), СК "Исток" (70°59'25.1" с.ш., 114°53'13.2" в.д.) и СК "Моргогор верхний" (71°08'08.2" с.ш., 114°59'25.9" в.д.), а также в контрольной зоне возле устья р. Ырас-Юрях (70°57'29.3" с.ш., 113°56'41.5" в.д.) Анабарского района.

Определение годового прироста годовичных колец

Образцы спилов *Larix cajanderi* отбирались у комля дерева. Подсчет годовичных колец проводился по среднему радиусу на спиле. Полученные спилы предварительно зачищались и обрабатывались мелкозернистой наждачной бумагой, что гарантирует обнаружение чрезвычайно узких колец, часто имеющих всего один или два ряда клеток. Для увеличения контрастности колец в зачищенную поверхность керна втирался мелко размолотый зубной порошок. Измерение радиального прироста проводили с помощью бинокулярного стереоскопического микроскопа BRESSER Advance ICD 10x-160x Zoom Stereo-Microscope (Германия) с камерой TourCam UCMOS08000KPB (Китай) при 10x-20x кратном увеличении. Подсчет проводился при помощи программного обеспечения камеры TourView.

Определение густоты древостоя

Густота древостоя (количество деревьев на гектар) определялась подсчетом количества деревьев на единицу площади по спутниковым снимкам высокого разрешения. Использовались снимки с общественных ресурсов, подсчет и оцифровка проводилась с использованием программы ГИС «MapInfo 9.5».

Определение концентрации флавоноидов в тканях

Воздушно-сухое сырье экстрагировали метанолом (J.T. Baker) в соотношении 1:10, в течение 1 дня, при постоянном перемешивании, в комнатных условиях, после чего полученные экстракты пропускали через мембранный фильтр с диаметром пор 0.20 мкм. Определение содержания флавоноидов в метанольных экстрактах осуществляли методом ВЭЖХ на микроколоночном хроматографе Милихром А-02 фирмы «ЭкоНова» (Россия) с последующей компьютерной обработкой результатов исследования, используя программу «Мульти-Хром» для «Windows».

Разделение проводили по усовершенствованной методике (Шеин и др, 2014) в целях более полного разделения флавоноидов на хроматографической колонке ProntoSIL 120-5-C18 AQ (Россия) размером 75 мм × 2 мм. Оптимальное разделение соединений было достигнуто при следующих условиях: подвижная фаза элюент А – 1%-ный водный раствор уксусной кислоты (Panreac AppliChem); В – метанол (J.T. Baker), в градиентном режиме элюирования с возрастанием доли В от 5 до 30% в течение 2 мин, от 30 до 45% – в течение 16 мин, от 45 до 55% – в течение 5 мин и от 55 до 65% – в течение 7 мин при скорости потока 100 мкл/мин и температуре колонки 40 °С. Общее время анализа занимало 30 мин. Объем проб, вводимых в колонку, составлял 4 мкл. Детектирование проводили с помощью УФ-спектрофотометрического детектора при длинах волн 260, 280, 300, 320, 340 и 360 нм.

В качестве стандартных образцов использовали рутин, апигенин-7-О-гликозид, лютеолин-7-О-гликозид, кверцетин, дигидрокверцетин, лютеолин, апигенин и нарингенин производства Sigma-Aldrich. Смесь растворов стандартных образцов готовили в концентрациях 6.25, 12.5, 25.0, 50.0, 100.0 мкг/мл в метаноле. В качестве градуировочных зависимостей использовали уравнения линейной регрессии, связывающие концентрации характеризуемых соединений и площади пиков (Слепцов, Журавская, 2016).

Метаболомный анализ

Для метаболомного анализа 10 мг воздушно-сухого сырья экстрагировали в 1 мл метанола. Полученный экстракт выпаривали при 40° С на роторном испарителе, сухой остаток растворяли в 50 мкл пиридина. Для получения летучих триметилсилил-производных (ТМС) проводили дериватизацию с использованием 50 мкл N,O-бис-(триметилсилил)трифторацетамида (BSTFA) в течение 15 мин при 100 °С. Анализ проводили методом газовой хромато-масс-спектрометрии (ГХ-МС) на хроматографе “Маэстро” (Россия) с квадрупольным масс-спектрометром Agilent 5975C (США), колонка HP-5MS, 30 м × 0.25 мм. Для хроматографии использовали линейный градиент температуры от 70 до 320 °С со скоростью 4 °С/мин при потоке

газа (гелий) 1 мл/мин. Сбор данных осуществляли с помощью программного обеспечения Agilent ChemStation. Количественную интерпретацию хроматограмм проводили методом внутренней стандартизации по углеводороду C₂₃ (Петрова и др., 2018). Обработка и интерпретация масс-спектрометрической информации проводилась с использованием стандартной библиотеки NIST 2011.

Определение интенсивности перекисного окисления липидов (ПОЛ)

В основе метода лежит реакция между малоновым диальдегидом (МДА) и тиобарбитуровой кислотой (ТБК), которая при высокой температуре и кислом значении pH протекает с образованием окрашенного триметинового комплекса, содержащего одну молекулу МДА и две молекулы ТБК. Максимум оптической плотности при $\lambda = 532$ нм измеряли на спектрофотометре фирмы Shimadzu UV-2600.

Экстракт готовили путем гомогенизации 0.3-0.5 г хвои в фарфоровой ступке с 2 мл 50 %-ного этанола. Полученный гомогенат центрифугировали 15 мин при 5000 об/мин.

В пробирку с 0,5 мл экстракта последовательно добавляли 0.5 мл 1% раствора тритона X-100 приготовленного на 50% этиловом спирте, 0.2 мл 0.6 М раствор HCl и 0.8 мл 0.06 М рабочего раствор ТБК. Смесь нагревали на кипящей водяной бане в течение 15 мин. Охлаждение проводили при температуре 15°C в течение 10 мин. Для стабилизации окраски после охлаждения добавляли 0.2 мл 0.005 М раствор ЭДТА и 5 мл 96% этанола. Контролем служила пробирка, в которую добавляли все растворы, кроме анализируемой пробы (Владимиров, Арчаков, 1972). Расчет концентрации МДА (мкмоль/(г_{ткани})) как конечного продукта ПОЛ проводили по формуле:

$$C_{\text{МДА}} = (D - D_0) \cdot V_1 \cdot V_3) / (V_2 \cdot \varepsilon_{532} \cdot m)$$

где: D – оптическая плотность в опытной пробе;

D₀ – оптическая плотность в контрольной пробе;

V₁ – объем спирта, используемый для гомогенизации, мл;

V₂ – объем супернатанта, внесенного в пробирку, мл;

V_3 – объем реакционной смеси, мл;

m – масса исследуемого материала, г;

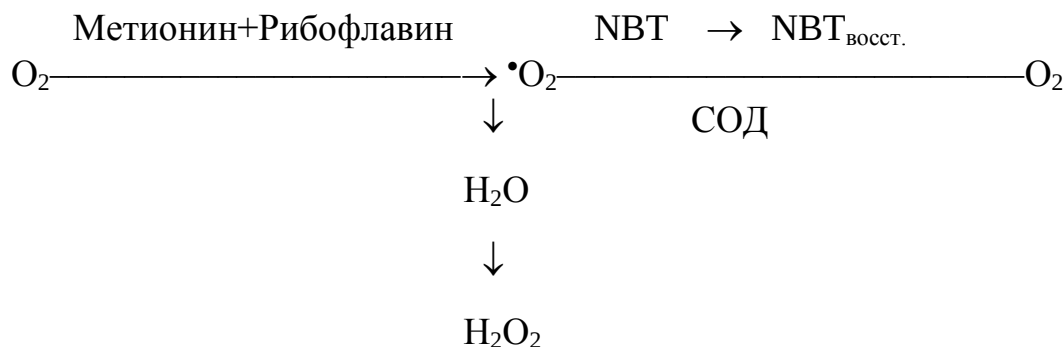
ϵ_{532} – молярный коэффициент экстинкции при $\lambda = 532$ нм равен $1.55 \cdot 10^5$
 $M^{-1} \text{ см}^{-1}$

Определение активности супероксиддисмутазы

Определение активности супероксиддисмутазы (СОД) основано на инактивации супероксидрадикала ($\cdot\text{O}_2^-$) этим ферментом (Giannopolitis, Ries, 1977).

Экстракцию СОД проводили следующим образом. Навеску хвои массой 0.3 - 0.5 г гомогенизировали в 0.2 мл 0.1 М Na-карбонатного буфера pH=10.2. Гомогенат центрифугировали при 3000 g в течение 10 минут. Супернатант сливали в пробирку и хранили в темноте при низкой температуре.

Схема реакции следующая:



Т.е. чем больше активность СОД, тем меньше образуется окрашенного продукта – восстановленного тетранитротетразолиевого синего (NBT восст.) или бисформаза.

Реакционная смесь состояла из: 0.1 мл (39.05 мкмоль/л) рибофлавина, 0.2 мл (122.3 ммоль/л) метионина, 0.1 мл (1.7 ммоль/л) NBT, 2.5 мл 0.1 М Na-карбонатного буфера pH=10.2 и 0.1 мл экстракта. Определяли начальную оптическую плотность при $\lambda=560$ нм на спектрофотометре фирмы Shimadzu UV-2600 (Япония). Затем кювету с реакционной смесью освещали люминесцентной лампой в течение 5 минут и измеряли $(\Delta D_{560})_{\text{опыт.}}$. Определение $(\Delta D_{560})_{\text{контр.}}$ проводили также, но без внесения экстракта. Активность СОД (ммоль/г·мин) рассчитывали по формуле:

$$\text{Акт. СОД} = ((\Delta D_{\text{контр}} - \Delta D_{\text{опыт}}) / \Delta t) V_1 \cdot V_3 \cdot 10^3 / V_2 \cdot \epsilon_{560} \cdot m,$$

где V_1 – объем буферной смеси, используемой для гомогенизации и экстракции, мл;

V_2 – объем экстракта, вносимый в реакционную смесь и используемый для анализа, мл;

V_3 – суммарный объем реакционной смеси;

m – масса исследуемого материала, г;

ϵ_{560} – молярный коэффициент экстинкции бисфармазана при $\lambda = 560$ нм равен $3.98 \cdot 10^3 \text{ M}^{-1} \text{ см}^{-1}$

Определение элементного состава хвои

Для определения элементного состава отобранных образцов хвои, предварительно промытых дистиллированной водой, использовался атомно-эмиссионный спектрометр с индуктивно связанной плазмой (АЭС ИСП) iCAP DUO 6500 фирмы Thermo Scientific (США) с программным обеспечением iTEVA.

Используемая методика заключается в кислотном разложении навески 100 мг измельченной пробы. Навески помещали в полипропиленовые пробирки системы HotBlock фирмы Environmental Express (США), добавляли по 1 мл 40%-ной фтористоводородной кислоты. Пробирки помещали в систему HotBlock и выдерживали при 130 °С в течение 60 мин. После 30 мин остывания в пробирки добавляли по 2 мл 70%-ной азотной кислоты и 8 мл 37%-ной соляной кислоты. Пробирки вновь выдерживали с закрытой крышкой при 130 °С в течение 60 мин в системе HotBlock. После 30 мин остывания пробирок на воздухе в каждую добавляли по 5 мл 37%-ной соляной кислоты и 20 мл 4%-ной борной кислоты. В качестве внутреннего стандарта для учета качества разбавления полученного раствора и различных эффектов матрицы при определении методом АЭС использовалась добавка 1 мл раствора нитрата индия с массовой концентрацией In^{3+} 1.25 мг/л. Полученный раствор разбавляли до 50 мл и фильтровали через бумажный фильтр марки “синяя лента”. Далее в фильтрате проводили определение концентраций Si, Ca, Fe, Al, Ti, Zn, Cr, Ni, V методом АЭС ИСП.

Выделение и определение количественного содержания моно- и олигосахаридов в тканях

50 мг сырья хвои экстрагировали в 2 мл чистого спирта (95%) сутки. Экстракцию останавливали центрифугированием. 0.5 мл экстракта высушивали в SpeedVac. К высушенному экстракту добавляли 2 мл дистиллированной воды и помещали в ультразвуковую баню. К 100 мкл экстракта добавляли 400 мкл дистиллированной воды и 1 мл 0.1%-ного раствора антрона в концентрированной серной кислоте, помещали в водяную баню. После остывания нагревали в термостате при 100°C в течение 7 мин. Охлаждали в водяной бане. Измеряли оптическую плотность при $\lambda=630$ нм (Ohemeng-Ntiamoah, Datta, 2018).

Выделение и определение количественного содержания водорастворимых полисахаридов в тканях

К шроту, оставшегося после этапа выделения моно- и олигосахаридов, добавляли 9 мл дистиллированной воды. Экстрагировали в водяной бане при 100 °C 4 часа, периодически перемешивая. Экстракцию останавливали центрифугированием. К 0.1 мл раствора добавляли 1.9 мл дистиллированной воды, перемешивали, далее отбирали 0.5 мл полученного раствора, добавляли 1 мл 0.1%-ного раствора антрона в концентрированной серной кислоте, помещали в водяную баню. После остывания нагревали в термостате при 100 °C в течение 7 мин. Охлаждали в водяной бане. Измеряли оптическую плотность при $\lambda=630$ нм (Ohemeng-Ntiamoah, Datta, 2018).

Определение лишайниковых веществ

Лиофилизированные образцы хвои, коры и камбия ствола, корни *L. gmelinii* измельчали на мельнице IKA M20 (Германия), после чего навески массой 0.8 г экстрагировали петролейным эфиром в колбе с обратным холодильником при постоянном нагревании в течении 6 часов. Полученный экстракт фильтровали, после чего выпаривали на роторном испарителе Heidolph Hei-VAP Value (Germany) до полного испарения петролейного эфира. К высушенному экстракту приливали

1 мл ацетона и экстрагировали на УЗ-бане Elma Elmasonic S30H (Germany). Полученные экстракты центрифугировали при 6000 g в течение 5 мин и затем выдерживали при 4 °C до анализа.

ВЭЖХ-ESI-MS анализ проводили на хроматографе Shimadzu Nexera X2 UHPLC (Япония). Для хроматографического разделения использовалась колонка Phenomenex Kinetex 100 мм × 2.1 мм с размером частиц неподвижной фазы C18 1.7 мкм. Подвижная фаза состояла из (А) водного раствора муравьиной кислоты (0.1%) и (Б) ацетонитрила. Анализы проводили при 40 °C со скоростью потока 0.4 мл/мин в режиме линейного градиентного элюирования с изменением доли В от 5 до 100 % в течение 10 мин. Объем вводимого образца составлял 0.5 мкл. После разделения образцы также анализировали на квадрупольно-времяпролетном (QqTOF) масс-спектрометре LCMS-9030 Q-TOF HR/AM (Япония) с ионизацией электрораспылением (ESI). Напряжение на капилляре при ЭСИ составляло -3.5 кВ; обогрев интерфейса: выключен; расход газа через распылитель 3 л/мин; температура осушительного газа (азот) 250 °C при расходе 5 л/мин. Регистрировались только отрицательно заряженные ионы, диапазон масс составлял 100–800 m/z. В целях подтверждения был проведен целевой анализ МС/МС. Ионы-предшественники отфильтровывали на квадруполе. Спектры МС/МС были получены в режиме расширения энергии столкновений (CE), в котором диапазон рампы CE был установлен на 30 ± 17 эВ. Полученные хроматограммы обрабатывали с помощью пакета программ MZmine 2 v. 2.53. Для идентификации веществ лишайников мы сравнили их полярность по времени удерживания (R_t), молекулярную формулу по точному измерению молекулярной массы, а также псевдомолекулярные и фрагментарные ионы с подлинными стандартами из коллекции Ботанического института им. Комарова (Prokopyev, 2022).

Статистическая обработка данных

Все аналитические измерения выполнены в трех повторностях. Полученные результаты представлены в виде средней арифметической величины и ее стандартного отклонения ($M \pm SD$). Сравнение средних значений выборок

проводили методом ANOVA. Значимость отличий от контроля определяли, используя критерии Ньюмена–Кейлса и Даннета для множественных сравнений при уровне $P < 0.05$. Для установления статистической взаимосвязи между биохимическими параметрами и суммарным содержанием элементов-поллютантов использовали коэффициент корреляции Пирсона. Расчет проводился с помощью пакета AnalystSoft, StatPlus – программа статистического анализа, Vol.2007. Статистическую обработку метаболомных профилей выполняли методом главных компонент (PCA) и дискриминантного анализа частичных наименьших квадратов (PLS-DA) в программе MetaboAnalyst (www.metaboanalyst.ca).

ГЛАВА 3 РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Влияние абиотических факторов на состав первичных и вторичных метаболитов рода *Larix* произрастающих на территории Якутии

3.1.1 Хемотаксономические исследования рода *Larix* произрастающих на территории Центральной Якутии

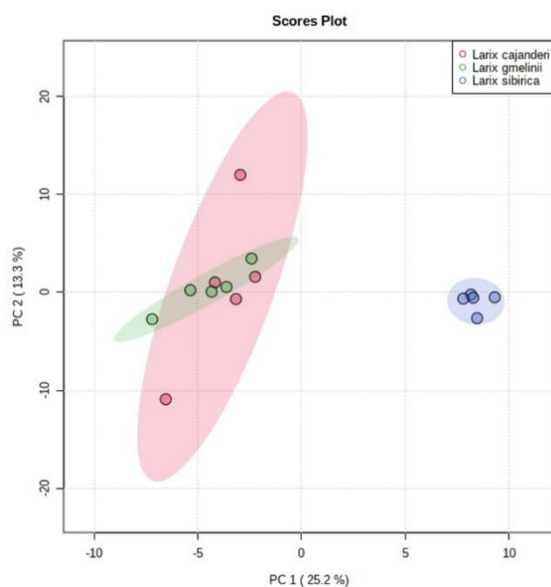
Согласно систематике дальневосточных видов лиственниц (Abaimov et al., 1998), на территории Якутии произрастают *Larix gmelinii* и *Larix cajanderi*. Для проведения исследований по изучению эколого-биохимических механизмов адаптации лиственниц, произрастающих на территории Якутии, был проанализирован метаболомный профиль *L. gmelinii* и *L. cajanderi*. На территории Ботанического сада ИБПК СО РАН г Якутск произрастают три вида лиственниц: *Larix sibirica*, *Larix gmelinii* и *Larix cajanderi*. Сбор образцов хвои, коры и шишек трех видов лиственниц проводили в июне 2021 года.

Известно, что важными диагностическими признаками этих видов лиственницы являются угол отклонения чешуй от оси шишки, ширина зрелых шишек и их форма (Абаимов, Коропачинский, 1984; Орлова, 2012). Также молекулярно-генетическим анализом были подтверждены различия между *L. gmelinii* и *L. cajanderi* (Семериков, Полежаева, 2007; Polezhaeva et al., 2010), но на уровне кариотипа различия между этими видами не были обнаружены (Goryachkina et al., 2013).

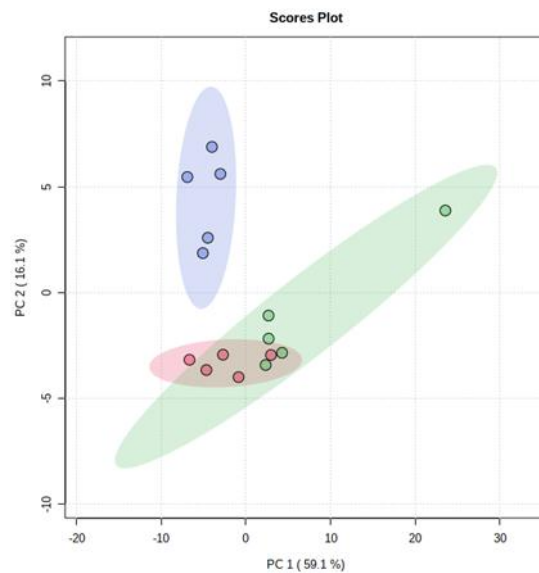
Для хемотаксономических исследований рода *Larix* произрастающих на территории Центральной Якутии проведен метаболомный анализ образцов хвои, коры и шишек *L. sibirica*, *L. gmelinii* и *L. cajanderi*. Для статистического анализа полученных метаболомных данных была создана матрица, на которой отражены метаболомные профили хвои, шишек и коры *L. sibirica*, *L. gmelinii* и *L. cajanderi* (рисунок 2). Построенный профиль включал 15 наблюдений по 96 метаболитам для хвои, 15 наблюдений по 100 метаболитам для коры и 15 наблюдений по 100

метаболитам для шишек. Полученный массив данных был обработан методом главных компонент (РСА).

А



Б



В

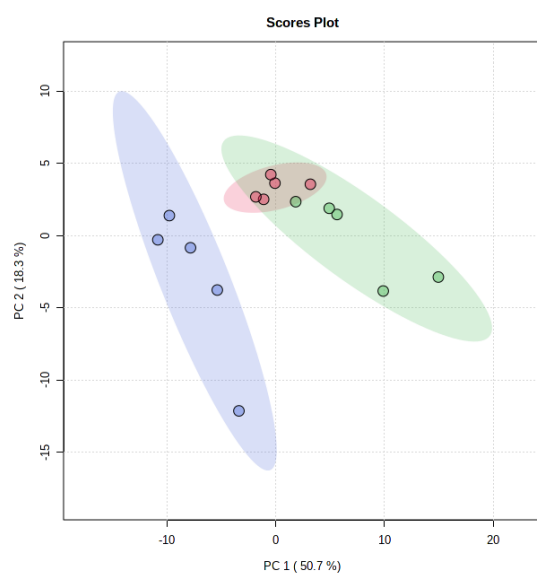
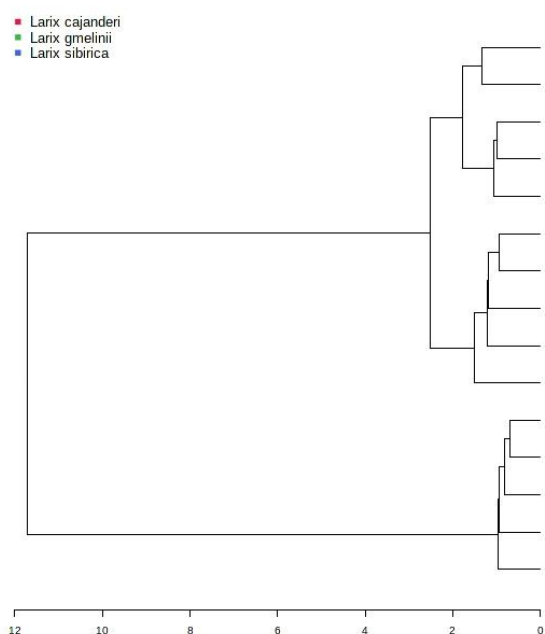
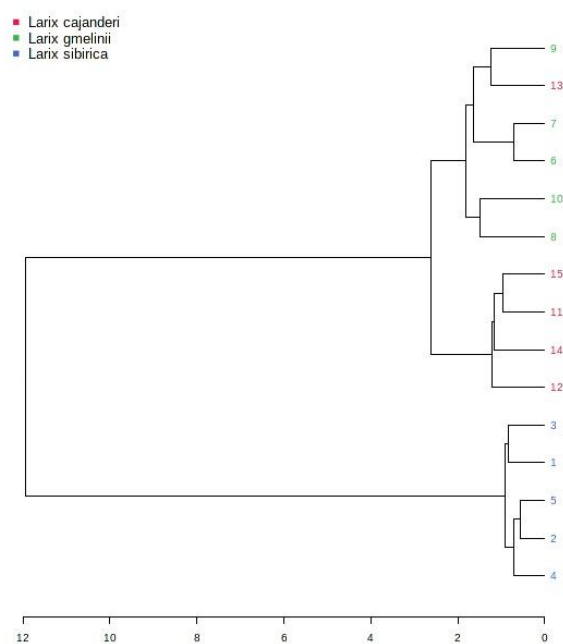


Рисунок 2 – Распределение метаболомов хвои (А), коры (Б) и шишек (В) *Larix sibirica*, *Larix gmelinii* и *Larix cajanderi*, произрастающих в Центральной Якутии, рассчитанные методом главных компонент

А



Б



В

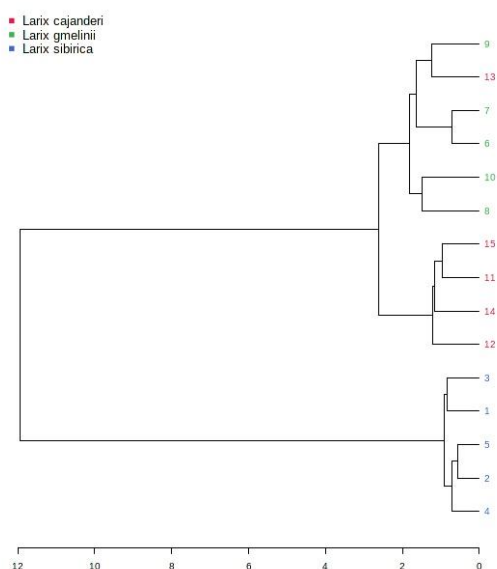


Рисунок 3 – Дендрограмма иерархической кластеризации метаболомов хвои (А), коры (Б) и шишек (В) *Larix sibirica*, *Larix gmelinii* и *Larix cajanderi*, произрастающих в Центральной Якутии

Метаболомные профили образцов хвои, коры и шишек *L. sibirica*, *L. gmelinii* и *L. cajanderi* сформировали 2 группы: 1 группа – *L. sibirica*; 2 - *L. gmelinii* и *L. cajanderi* (рисунок 2). Видно, что метаболомы хвои, шишек и коры *L. gmelinii* и *L.*

cajanderi, построенные методом главных компонент, в иерархической кластеризации (рисунок 3) перекрываются между собой, что указывает на незначительные отличия биохимического состава между данными видами.

В разделение метаболомных профилей методом главных компонент и иерархической кластеризации наибольший вклад внесли вторичные метаболиты: терпены и фенолы. Времена выхода (t_R) и основные ионы веществ в хвое, коре и шишках *L. sibirica*, *L. gmelinii* и *L. cajanderi* приведены в таблице 1.

Таблица 1 – Основные видоспецифичные вторичные метаболиты в тканях рода *Larix*

Орган	Класс соединений*	t_R	Основные ионы**	<i>L. sibirica</i>	<i>L. gmelinii</i>	<i>L. cajanderi</i>
Хвоя	Терпен	28.793	270; 360; 537	-	+	+
	Фенол	38.960	487; 559; 683	+	-	-
Кора	Терпены	19.322	171; 212; 315	-	+	+
		25.404	265; 355; 456	-	+	+
		26.746	255; 270; 349	-	+	+
		27.610	255; 275; 396	-	+	+
		29.867	257; 270; 446	+	-	-
Шишки	Терпены	28.978	255; 270; 469	-	+	+
		29.859	257; 360; 392	+	-	-
		38.809	270; 460; 548	-	+	+
	Фенолы	20.094	220; 275; 323	-	+	+
		24.506	307; 355; 458	-	+	+
		38.004	369; 561; 633	-	+	+
		39.069	354; 458; 548	-	+	+
		39.153	245; 380; 516	-	+	+

Примечание – * Для обнаруженных вещества удалось идентифицировать только класс соединений в соответствии NIST 2020; ** Основные ионы веществ получены методом электронной ионизация (EI) на ГХ-МС.

Полученные результаты позволяют предположить, что *L. gmelinii* и *L. cajanderi* хемотаксономически являются близкими видами в роду *Larix*.

3.1.2 Эколого-географические особенности накопления метаболитов в хвое рода *Larix* на территории Якутии

Важным фактором, влияющим на физиологические и биохимические характеристики растений Якутии, является резко континентальный климат, обусловленный большими колебаниями сезонных температур воздуха. Климат центральной части республики характеризуется малым количеством осадков (190–220 (300) мм), теплым и местами засушливым летним периодом. По сравнению с Центральной Якутией зима в Западной Якутии несколько теплее, а лето прохладнее, с большим количеством выпадающих осадков. Годовой климат характеризуется резко выраженным летним максимумом осадков и относительно сухой зимой. Среднегодовое количество осадков составляет 482 мм. Резко-континентальный климат Северной Якутии обусловлен очень низкими зимними и высокими летними температурами воздуха. Амплитуда минусовых и плюсовых температур может достигать 100 °С (Изюменко и др., 1982; Порядина, 2020; Пестерев, 2013).

Известно, что флавоноиды участвуют в процессах роста и развития растения, а их содержание варьируется и зависит от фенологической фазы и среды обитания растения (Çirak et al., 2007; Kazlauskas, Bagdonaite, 2003). Исследовано содержание флавоноидов, таких как дигидрокверцетин (ДКВ) и рутин, в хвое рода *Larix*, собранной в конце июля в ряде районов Якутии, относящихся к разным климатическим зонам (таблица 2). Показано, что максимальное содержание флавоноидов было зафиксировано в хвое рода *Larix*, собранной на арктических территориях (Анабарский улус, Верхоянский район, Кобяйский улус), где концентрации ДКВ и рутина варьировали от 1.73÷2.14 и 2.64÷4.88 мг/гсух. хвои соответственно. В центральной и западной части Якутии (Нюрбинский район, Вилюйский и Мегино-Кангаласский улусы) наблюдалось минимальное содержание ДКВ и рутина в хвое рода *Larix*, которое варьировало в интервалах 1.37÷1.49 и 1.72÷2.03 мг/гсух. хвои соответственно. Высокое содержание ДКВ и рутина в хвое рода *Larix* в Северной части Якутии может быть вызвано защитной

функцией флавоноидов от ультрафиолетового излучения (Caldwell et al., 1983). Показана прямая зависимость между содержанием в хвое рода *Larix* ДКВ ($r=0.93$; $P=0.01$) и рутина ($r=0.96$; $P=0.01$) от длительности светового дня в весенне-летний период в исследованных районах Якутии. Следует отметить, что корреляция содержания ДКВ ($r=-0.64$; $P=0.17$) и рутина ($r=-0.77$; $P=0.07$) в хвое со средней температурой воздуха в весенне-летний период является недостаточной. Такие данные могут свидетельствовать, что содержание ДКВ и рутина в хвое рода *Larix* зависит в большей степени от длительности светового дня, чем от температуры воздуха, что может подтверждать участие флавоноидов в защите растений от ультрафиолетового излучения.

Таблица 2 – Содержание дигидрокверцетина и рутина в хвое рода *Larix* на территории Якутии

Место сбора	Название района	Виды лиственницы	Средняя Т в весенне-летний период, °С	Длительность светового дня в весенне-летний период, ч	ДКВ, мг/г _{сух.} хвои	Рутин, мг/г _{сух.} хвои
Северная Якутия	Анабарский	<i>L. gmelinii</i>	4.9	16.5 – 24.0	1.92±0.16 ^a	4.51±0.54 ^a
	Верхоянский	<i>L. cajanderi</i>	12.0	15.5 – 24.0	2.14±0.20 ^a	4.88±0.34 ^a
	Кобяйский	<i>L. cajanderi</i>	14.8	14.5 – 21.0	1.73±0.33 ^{a,b}	2.64±0.21 ^b
Западная Якутия	Нюрбинский	<i>L. gmelinii</i>	14.7	13.4 – 20.5	1.46±0.19 ^b	1.72±0.15 ^c
	Вилуйский	<i>L. cajanderi</i>	15.4	13.6 – 20.8	1.49±0.29 ^b	1.93±0.24 ^c
Центральная Якутия	Мегино-Кангаласский	<i>L. cajanderi</i>	15.8	13.2 – 19.6	1.37±0.18 ^b	2.03±0.19 ^c

Примечание – Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при $p \leq 0.05$ по критерию Ньюмена-Кейлса, $n=4$.

Проведен метаболомный анализ образцов хвои рода *Larix* собранных на территории Мегино-Кангаласского улуса, Вилуйского улуса, Нюрбинского района, Кобяйского улуса, Верхоянского района и Анабарского улуса. Для статистического анализа полученных метаболомных данных была создана матрица, в которой отражены метаболомные профили хвои рода *Larix* в исследованных районах. Построенный профиль включал 24 наблюдения по 127 метаболитам. Полученный массив данных был обработан методом главных компонент (РСА). По результатам анализа установлено, что точки, являющиеся

отражением метаболома хвои рода *Larix*, разделились на 3 группы по эколого-географическим особенностям произрастания, соответствующие флористическому районированию Якутии (Захарова, Данилова, 2005) (рисунок 4). Основными метаболитами, которые оказывали наибольший вклад в разделении групп метаболомов, являлись моносахариды, дисахариды, полиолы, неорганические, органические, жирные и дитерпеновые кислоты.

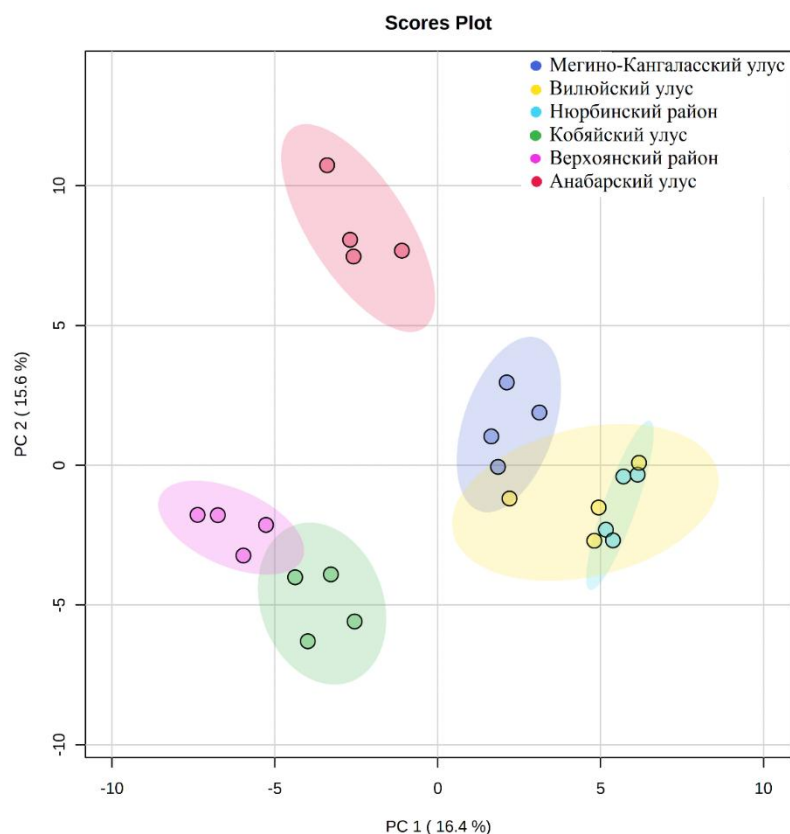


Рисунок 4 – Распределение метаболомов в хвое рода *Larix* в некоторых районах Республики Саха (Якутия), рассчитанное методом главных компонент

Метаболомные профили образцов хвои рода *Larix*, собранные на территориях Мегино-Кангалас-ского улуса, Вилуйского улуса, Нюрбинского района, сформировали отдельную группу, входящую в Центрально-Якутский флористический район. Образцы хвои, собранные на территории Верхоянского района и Кобяйского улуса, объединились в одну группу, соответствующую Яно-Индигирскому флористическому району. Отдельно от всех расположились метаболомные профили хвои из Анабарского улуса и соответствуют Арктическому флористическому району. Таким образом, установлено, что разделение

метаболических профилей хвои рода *Larix* соответствует флористическому районированию Якутии, что может быть связано с экологическими особенностями региона, на что, скорее всего, оказывает воздействие абиотические и биотические факторы среды произрастания.

Следует отметить, что по широтному распределению метаболитов в большей степени прослеживается изменение дитерпеновых кислот, которые, как известно, являются одними из основных защитных веществ хвойных растений (Keeling, Bohlmann, 2006; Holmbom et al., 2008). Так, известно, что дитерпеновые кислоты могут защищать растения от ультрафиолетового излучения (Zavala, Ravetta, 2002). Показано, что содержание изопимаровой и дегидроабиединовой кислот в хвое рода *Larix* снижается на 13÷66 и 36÷60%, соответственно (таблица 3) по мере уменьшения широты, что может быть связано с высокой инсоляцией и более продолжительным световым днем в весенне-летний период в Северной части Якутии.

Таблица 3 – Содержание дитерпеновых кислот в хвое рода *Larix* на территории Якутии

Место сбора	Название района	Вид лиственницы	Изопимаровая кислота, мкг/г сух. хвои	Дегидроабиединовая кислота, мкг/г сух. хвои
Северная Якутия	Анабарский	<i>L. gmelinii</i>	62.7±5.7 ^a	141.2±8.7 ^a
	Верхоянский	<i>L. cajanderi</i>	54.7±6.5 ^a	90.2±5.1 ^b
	Кобяйский	<i>L. cajanderi</i>	53.7±4.6 ^a	80.6±7.7 ^{b,c}
Западная Якутия	Вилуйский	<i>L. cajanderi</i>	36.8±4.2 ^b	66.4±5.6 ^c
	Нюрбинский	<i>L. gmelinii</i>	34.2±5.6 ^b	59.3±3.8 ^{c,d}
Центральная Якутия	Мегино-Кангаласский	<i>L. cajanderi</i>	21.4±2.9 ^c	57.1±4.4 ^d

Примечание – Значения представлены в виде среднего ± стандартное отклонение (M±σ). За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений. Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при $p \leq 0.05$ по критерию Ньюмена-Кейлса, $n=4$.

Показана прямая зависимость содержания изопимаровой ($r=0.89$; $P=0.02$) и дегидроабиединовой ($r=0.89$; $P=0.02$) кислот в хвое рода *Larix* с длительностью светового дня в весенне-летний период в исследованных районах Якутии. Следует отметить, что корреляция содержания изопимаровой кислоты ($r=-0.75$; $P=0.08$) в хвое со средней температурой воздуха в весенне-летний период является

недостаточно достоверной. Концентрация дегидроабиетиновой кислоты ($r=-0.98$; $P=0.01$), напротив, проявляет обратную взаимосвязь со средней температурой воздуха. Таким образом, показана прямая зависимость изопимаровой и дегидроабиетиновой кислот с длительность светового дня, что может быть подтверждением защиты дитерпеновых кислот от УФ-излучения.

Установлено, что максимальное содержание ДКВ, рутина, пимаровой, изопимаровой и дегидроабиетиновой кислот в хвое рода *Larix* зафиксировано в Северной части Якутии, что может быть связано с защитными функциями флавоноидов и дитерпеновых кислот от ультрафиолетового излучения в весенне-летний период. Наблюдалась прямая зависимость содержания исследованных флавоноидов и дитерпеновых кислот с длительность светового дня в весенне-летний период в исследованных районах Якутии, что может быть подтверждением их защитных функций от УФ-излучения. Показано, что в результате обработки метаболомных профилей образцов хвои рода *Larix* методом главных компонент сформировались три группы, которые соответствуют флористическим районам Якутии. Образцы хвои рода *Larix* собранные в Мегино-Кангаласском, Вилуйском улусах и Нюрбинском районе сформировали отдельную группу, входящую в Центрально-Якутский флористический район, с территории Верхоянского района и Кобяйского улуса соответствуют Яно-Индигирскому флористическому району, а из Анабарского улуса расположились отдельно и относятся к Арктическому флористическому району.

3.1.3 Сезонная динамика накопления метаболитов в различных органах *Larix cajanderi* на территории Центральной Якутии

Проведен сбор различных органов *Larix cajanderi* (хвоя, ветки, ствол, комель и придаточные корни) со станции «Спасская Падь» ИБПК СО РАН, расположенного в 40 км северо-восточнее г. Якутск. Средняя высота отобранных деревьев составляла 1.8 м, средний возраст - 30 лет. Сбор проб проводился в июне, июле, сентябре и декабре 2021 г.

Известно, что у деревьев, растущих в холодных зимних условиях, высокий уровень сахаров в течение вегетационного периода (Kagawa et al. 2006; Simard et al. 2013). Высокое содержание сахаров в тканях, выполняющих роль криозащиты и регулирования осмотического давления (Hoch, Korner 2003), объясняется как стратегия выживания при частых потерях биомассы, вызванных экстремальными климатическими условиями (Sveinbjörnsson, 2000).

Исследована динамика накопления моно-, олиго- и полисахаридов в хвое, ветках, стволе, комле и придаточных корнях *L. cajanderi* на территории криолитозоны (таблица 4). Показано, что общее содержание моно- и олигосахаридов в хвое на протяжении всего вегетационного периода остается на одном уровне, которое скорее всего связано с постоянным синтезом сахаров и их транспортировкой по флоэме в органы дерева. Концентрация водорастворимых полисахаридов (ВРПС) в хвое снижается в июле, что может быть связано с их переходом в структурные углеводы, которые не растворяются в воде. В сентябре наблюдается повышение содержания ВРПС в хвое, что может быть вызвано переходом некоторых структурных полисахаридов в водорастворимую форму, для перехода в более низкомолекулярные сахара для транспортировки в запасующие органы дерева.

Содержание моно- и олигосахаридов в ветках на протяжении вегетационного периода сохраняется на одном уровне, вследствие постоянной транспортировки фотоассимилятов из хвои в органы дерева. В сентябре наблюдается повышение содержания моно- и олигосахаридов в ветках на $42 \div 50\%$, вызванное миграцией фотоассимилятов из хвои в органы растений перед опадом хвои. В камбии верхней и нижней части ствола содержание моно- и олигосахаридов во всем исследованном периоде сохраняется на одном уровне, что вызвано постоянным потоком фотоассимилятов по проводящей ткани дерева. В древесине верхней и нижней части ствола наблюдалось повышение содержания моно- и олигосахаридов в $6 \div 9$ раз в осенний период, что скорее всего обусловлено запасанием питательных веществ перед переходом в состояние покоя. Содержание ВРПС в камбии кроны и нижней части ствола уменьшалось на $34-39\%$ в осенний период, что обусловлено

миграцией по сердцевинным лучам в клетки паренхимы древесины, где наблюдалось их повышение в $1.7 \div 2.6$ раза в сентябре.

Таблица 4 – Сезонная динамика накопления моно-, олиго- и полисахаридов в различных органах *Larix cajanderi* в условиях Центральной Якутии, мг/г сухой массы

Орган		Фракция углеводов	Июнь	Июль	Сентябрь	Декабрь
			09.06.2021	13.07.2021	17.09.2021	01.12.2021
Хвоя		Моно- и олигосахариды	94±6 ^a	91±7 ^a	109±8 ^a	-
		Водорастворимые полисахариды	57±8 ^a	34±5 ^b	51±9 ^a	-
Ветки		Моно- и олигосахариды	14±2 ^a	14±2 ^a	20±1 ^b	21±2 ^b
		Водорастворимые полисахариды	41±5 ^a	40±6 ^a	44±5 ^a	35±4 ^a
Верхняя часть ствола	Кора и камбий	Моно- и олигосахариды	11±1 ^a	9±1 ^a	10±1 ^a	13±2 ^a
		Водорастворимые полисахариды	101±10 ^a	93±9 ^a	79±8 ^{a,b}	67±4 ^b
	Древесина	Моно- и олигосахариды	9±2 ^a	8±2 ^a	27±2 ^b	72±6 ^c
		Водорастворимые полисахариды	33±6 ^a	44±6 ^a	85±15 ^b	38±4 ^a
Нижняя часть ствола	Кора и камбий	Моно- и олигосахариды	12±2 ^a	11±2 ^a	13±2 ^a	14±1 ^a
		Водорастворимые полисахариды	74±9 ^a	68±7 ^a	71±9 ^a	45±3 ^b
	Древесина	Моно- и олигосахариды	8±3 ^a	6±2 ^a	39±4 ^b	54±6 ^c
		Водорастворимые полисахариды	34±6 ^a	37±7 ^a	58±12 ^b	37±10 ^a
Комель	Кора и камбий	Моно- и олигосахариды	8±3 ^a	6±2 ^a	39±4 ^b	54±6 ^c
		Водорастворимые полисахариды	326±35 ^a	226±32 ^b	205±52 ^{b,c}	156±27 ^c
	Древесина	Моно- и олигосахариды	13±2 ^a	16±4 ^{a,b}	23±4 ^b	39±7 ^c
		Водорастворимые полисахариды	31±8 ^a	37±6 ^{a,b}	50±9 ^b	34±8 ^{a,b}
Придаточный корень		Моно- и олигосахариды	21±2 ^a	21±3 ^a	28±4 ^a	19±2 ^a
		Водорастворимые полисахариды	74±9 ^a	66±10 ^a	63±4 ^a	43±5 ^b

Примечание – Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при $p \leq 0.05$ по критерию Ньюмена-Кейлса, $n=5$.

Следует отметить, что концентрация ВРПС в древесине верхней и нижней части ствола с сентября по декабрь уменьшалась на 36÷55%, что вызвано ферментативным гидролизом полисахаридов на моно- и олигосахариды, что показывает роль полисахаридов как запасных веществ *L. cajanderi*.

В осенний период наблюдалось увеличение содержания моно- и олигосахаридов в камбии и древесине комля в 3÷7 раз, что обусловлено запасанием питательных веществ перед переходом в состояние покоя. Показано, что наибольшее содержание ВРПС наблюдалось в камбии комля в начале июня, но в июле зафиксировано снижение концентрации исследуемого показателя на 31%, что может быть вызвано интенсивными ростовыми процессами в данный период. Накопление запасных питательных веществ до опада хвои, также наблюдалось в древесине в виде ВРПС, которые в осенний период гидролизировались до моно- и олигосахаридов.

Содержание моно- и олигосахаридов в придаточных корнях на протяжении исследованного периода сохранялась на одном уровне. Показано, что концентрация ВРПС уменьшается в осенний период, что может быть вызвано активацией ростовых процессов в корневой системе.

Таким образом, показано, что основными запасными веществами *L. cajanderi* в летний период являются водорастворимые полисахариды, накопление которых происходило в клетках паренхимы древесины. С опадом хвои и наступлением первых заморозков, скорее всего происходил ферментативный гидролиз накопленных ВРПС с образование более низкомолекулярных форм углеводов, таких как моно- и олигосахаридов, которые являются запасными веществами *L. cajanderi* в зимний период. Накопление низкомолекулярных углеводов в древесине, происходит, вероятно, для исключения образования льдообразных структур воды в тканях дерева в зимний период, а также для улучшения транспортировки углеводов как источников энергии перед началом сокодвижения в весенний период, что обеспечивается осмо- и криопротекторными свойствами моно- и олигосахаридов (Krasensky, Jonak, 2012; Banu et al., 2010).

Известно, что олигосахариды способны снижать температуры кристаллизации воды (Holbrook, Zwieniecki, 2011; Bryant et al., 2001), что может способствовать сохранению внутриклеточной структуры дерева при воздействии низких температур в криолитозоне, а также приводить к их более экспрессной транспортировке в весенний период, как биоэнергетического субстрата, для раскрытия почек и образования новых хвоинок. Известно, что углеводы в тканях деревьев семейства *Pinaceae* транспортируются по органам растения в виде сахарозы (Gordon, Larson, 1968; Ursino, Paul, 1973; Fischer, Höll, 1991). Она также является продуктом фотосинтеза и играет важную роль в биоэнергетическом обеспечении метаболических процессов в тканях дерева (Winter et al., 1997; Komina et al., 2002; Rees et al., 1984; Copeland, 1990; Quick, Schaffer, 1996).

Изучена сезонная динамика накопления сахарозы и рафинозы в хвое, ветках, кроне, нижней части ствола, комеле и придаточном корне *L. cajanderi*, произрастающего в условиях криолитозоны (таблица 5). В июне низкие концентрации сахарозы в хвое, скорее всего обусловлены активной фазой роста и накоплением биомассы. Показано, что в июле наблюдалось повышение содержания сахарозы в хвое в 65 раз, что обусловлено активизацией транспорта продуктов фотосинтеза в другие органы дерева. В сентябре зафиксировано уменьшение содержания сахарозы в хвое на 46%, что скорее всего вызвано снижением активности фотосинтеза и повышением скорости миграции фотоассимилятов перед опадом хвои. Содержание сахарозы в ветках увеличивалось в 3.6 раза в осенний период, что подтверждает активизацию транспорта продуктов фотосинтеза перед опадом хвои. В камбии верхней части ствола содержание сахарозы статистически не изменялось в исследованном периоде, что может говорить о активном потоке фотоассимилятов между органами. Содержание сахарозы в камбии нижней части ствола в июле увеличилось на 58% с начала вегетации, что может быть связано с активным транспортом сахарозы в период активной вегетации и перед опадом хвои. В осенний период концентрация сахарозы в клетках камбия нижней части ствола уменьшалась на 32 %, что может быть связано с остановкой сокодвижения и подготовкой организма к переходу в

состояние зимнего покоя. В камбии комля наблюдалось понижение содержания сахарозы с июля по декабрь на 64%, что возможно обусловлено расходом сахарозы в осенний период на синтез компонентов клеточных стенок ксилемы (Мощенская и др., 2019) и подготовкой метаболизма к переходу в состояние зимнего покоя.

Таблица 5 – Сезонная динамика накопления сахарозы и раффинозы в различных органах *Larix cajanderi* в условиях Центральной Якутии, мг/г сухой массы

Орган		Углевод	Июнь	Июль	Сентябрь	Декабрь
			09.06.2021	13.07.2021	17.09.2021	01.12.2021
Хвоя		Сахароза	0.2±0.1 ^a	13±3 ^b	7±2 ^c	-
		Раффиноза	н/о	н/о	н/о	н/о
Ветки		Сахароза	14±4 ^a	28±5 ^b	51±3 ^c	49±6 ^c
		Раффиноза	сл.	сл.	4±2 ^a	8±3 ^a
Верхняя часть ствола	Кора и камбий	Сахароза	79±7 ^a	85±7 ^a	73±11 ^a	76±8 ^a
		Раффиноза	7±2 ^a	13±5 ^a	26±6 ^b	62±5 ^c
	Древесина	Сахароза	4±1 ^a	0.4±0.2 ^b	4±1 ^a	22±4 ^c
		Раффиноза	сл.	сл.	сл.	0.8±0.2 ^a
Нижняя часть ствола	Кора и камбий	Сахароза	31±4 ^a	49±5 ^b	47±7 ^b	32±5 ^a
		Раффиноза	2±0 ^a	3±1 ^a	8±5 ^{a,b}	11±3 ^b
	Древесина	Сахароза	0.6±0.8 ^a	0.1±0.1 ^a	3±1 ^b	11±2 ^c
		Раффиноза	сл.	сл.	сл.	0.7±0.3 ^a
Комель	Кора и камбий	Сахароза	69±8 ^a	61±7 ^a	45±6 ^b	25±4 ^c
		Раффиноза	сл.	0.3±0.1 ^a	0.7±0.2 ^b	1±0.3 ^b
	Древесина	Сахароза	1±1 ^a	2±1 ^a	4±1 ^{a,b}	6±2 ^b
		Раффиноза	сл.	сл.	сл.	сл.
Придаточный корень		Сахароза	55±6 ^a	46±6 ^a	58±7 ^a	17±3 ^b
		Раффиноза	сл.	сл.	сл.	сл.

Примечание – Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при $p \leq 0.05$ по критерию Ньюмена-Кейлса, $n=5$.

В древесине ствола (верхняя и нижняя часть) и комля дерева наблюдалось повышение содержания сахарозы в 5÷18 раз в декабре, что вызвано миграцией

фотоассимилятов из луба по сердцевинным лучам, связанной с накоплением фотоассимилятов перед переходом в состояние зимнего покоя для подготовки к весеннему периоду и началу сокодвижения. В придаточном корне наблюдалось понижение содержания сахарозы зимой на 69 % с начала периода вегетации, что может также подтверждать активацию ростовых процессов в корневой системе.

Раффиноза синтезируется из сахарозы путем последующего добавления активированных фрагментов галактинола, донором которых является галактинол (Peterbauer, Richter 2001). Раффиноза выполняет функцию по удалению гидроксильных радикалов для защиты растительных клеток от окислительного повреждения, а также осмопротекторную функцию (Nishizawa et al. 2008). Известно, что небольшие концентрации раффинозы снижают скорость кристаллизации сахаров (Caffrey et al., 1988). В работе Fischer и Höll (1991) установлено, что мелибиоза и раффиноза обнаруживается в хвое *P. sylvestris* только в зимний период, что может свидетельствовать об их криопротекторной функции.

В хвое *L. cajanderi* содержание раффинозы во всем исследованном периоде было на уровне следовых концентраций. Следует отметить, что накопление раффинозы в ветках происходило только в осенний период, что может быть связано с её криопротекторными свойствами.

Активное накопление раффинозы в камбии ствола и комля наблюдается в осенний период для сохранения целостности клеточных мембран в зимний период, так как известно, что даже низкие концентрации олигосахаридов семейства раффиноз снижают температуру кристаллизации смеси липидов и сахарозы (Caffrey et al., 1988). Незначительное накопление раффинозы в тканях древесины верхней и нижней части ствола наблюдалось в осенний период. Низкие концентрации раффинозы в древесине могут быть связаны с меньшим количеством в ней живых клеток.

Следует отметить градиент накопления раффинозы по камбию ствола в зимний период, где наибольшая концентрация наблюдается в верхней части, а минимальная концентрация – в комле. Таким образом, можно предположить, что в камбии комля и нижней части ствола при наступлении низких температур

происходит разрушение клеточных мембран и, вследствие этого, апоптоз клеток, что приводит к утолщению древесины и образованию годичного кольца. Известно, что ширина годичного кольца в комле больше, чем в верхних частях ствола.

Таким образом, показана транспортная функция сахарозы в метаболизме *L. cajanderi*. Установлено, что после полного формирования хвои, наблюдается активация транспорта фотоассимилятов в органы дерева. В осенний период происходит замедление миграции сахарозы, вследствие торможения сокодвижения и накопления сахарозы в сердцевинных лучах древесины. Показано, что одну из основных криопротекторных функций в *L. cajanderi* выполняет раффиноза, содержание которой возрастает в осенний период перед переходом в состояние зимнего покоя.

Синтез и хранение вторичных метаболитов можно рассматривать как стратегию защиты и коммуникации растений. Известно, что флавоноиды в растениях играют важную роль в защите растений от насекомых и патогенов (Harborne, Mabry, 1980), защите от повреждений ультрафиолетовым светом (Graham, 1991) и термическом стрессе (Wollenweber, 1993). Кроме того, некоторые соединения флавоноидного ряда играют важную роль в антиоксидантно-прооксидантной системе, в том числе ДКВ (Wink, 2013, Takshak, Agrawal, 2014).

Изучена динамика накопления ДКВ в хвое, ветках, стволе, комле и придаточных корнях *L. cajanderi* в условиях криолитозоны (таблица 6). Показано, что содержание ДКВ в хвое уменьшается с июня по сентябрь на 64÷68%. Наибольшее содержание ДКВ в хвое наблюдалось в июне, что может быть обусловлено защитными функциями флавоноидов от УФ-излучения, насекомых и патогенов на ранних стадиях развития вегетативных органов. В ветках и камбии ствола *L. cajanderi* наблюдалось уменьшение содержания ДКВ на 54÷63% в течение вегетационного периода, что возможно обусловлено активной миграцией ДКВ по проводящей ткани в органы дерева. Концентрация ДКВ в камбии ствола повышалась в 1.9÷2.8 раза в осенний период, что может быть вызвано миграцией флавоноида перед опадом хвои, но также и защитными функциями при низкотемпературном стрессе.

Таблица 6 – Сезонная динамика накопления дигидрокверцетина в различных органах *Larix cajanderi* в условиях Центральной Якутии, мкг/г сухой массы

Орган		Июнь	Июль	Сентябрь	Декабрь
		09.06.2021	13.07.2021	17.09.2021	01.12.2021
Хвоя		118±19 ^a	38±6 ^b	43±4 ^b	-
Ветки		1219±161 ^a	923±185 ^b	556±83 ^c	606±36 ^c
Верхняя часть ствола	Кора и камбий	230±21 ^a	137±16 ^b	86±12 ^c	238±48 ^d
	Древесина	27±5 ^a	26±3 ^a	24±2 ^a	21±3 ^a
Нижняя часть ствола	Кора и камбий	254±25 ^a	113±9 ^b	93±17 ^b	183±31 ^a
	Древесина	137±26 ^a	138±25 ^a	139±15 ^a	110±16 ^a
Комель	Кора и камбий	21±4 ^a	24±3 ^a	27±5 ^a	23±2 ^a
	Древесина	1227±135 ^a	1124±225 ^a	1371±188 ^a	1468±251 ^a
Придаточные корни		сл.	сл.	сл.	сл.

Примечание – Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при $p \leq 0.05$ по критерию Ньюмена-Кейлса, $n=5$.

Как известно, что в результате низкотемпературного стресса повышается содержание АФК и свободных радикалов (Агоса et al., 2001; Лукаткин, 2003; Попов и др., 2010), которые могут инактивироваться флавоноидами, такими как ДКВ. В древесине ствола содержание ДКВ сохранялось на одном уровне во всем исследованном периоде. Максимальное содержание ДКВ обнаружено в древесине комля, что скорее всего обусловлено защитными функциями флавоноидов, которые препятствуют проникновению в организм патогенных бактерий и грибов, содержащихся в почве. Следует отметить, что наблюдалось небольшое повышение концентрации ДКВ в древесине комля в течение исследованного периода, что может свидетельствовать о его накоплении и хранении в тканях *L. cajanderi*.

Таким образом, показано что ДКВ способствует защите хвои на ранних стадиях вегетации от УФ-излучения, насекомых и патогенов. Накопление и хранение ДКВ наблюдалось в древесине комля, что также связано с защитными функциями данного вещества.

3.2 Влияние биотического фактора, на примере эпифитного лишайника *Evernia esorediosa*, на состав первичных и вторичных метаболитов в тканях *Larix cajanderi*, и рост деревьев, произрастающих на территории Центральной Якутии

Проведен отбор образцов *Larix cajanderi*, имеющих разную степень нарастания эпифитного лишайника *Evernia esorediosa* (с различной высотой таллома - до 1 см (слабое поражение), больше 1 см (сильное поражение)), а также контрольные образцы *L. cajanderi*. Высота отобранных деревьев находилась на примерно одном уровне и в среднем составляла 173 см (рисунок 5). Были определены возраст деревьев, а также радиальный прирост по годовым кольцам комля *L. cajanderi*. Установлено, что средний возраст деревьев в контрольной группе составил 32 года, а в слабо и сильно пораженной эпифитным лишайником *E. esorediosa* группах 48 и 51 год, соответственно.

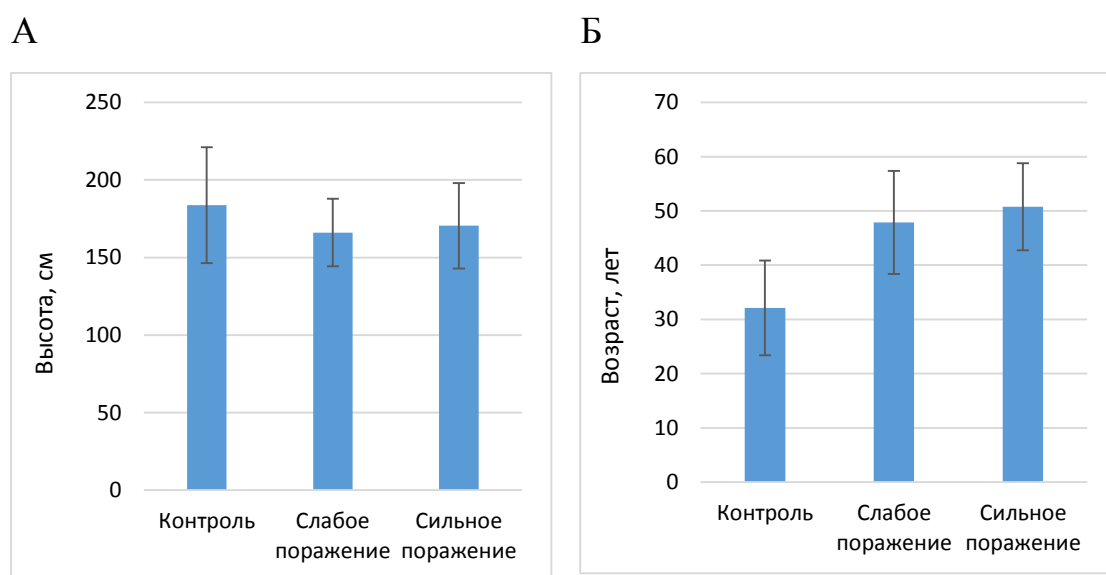
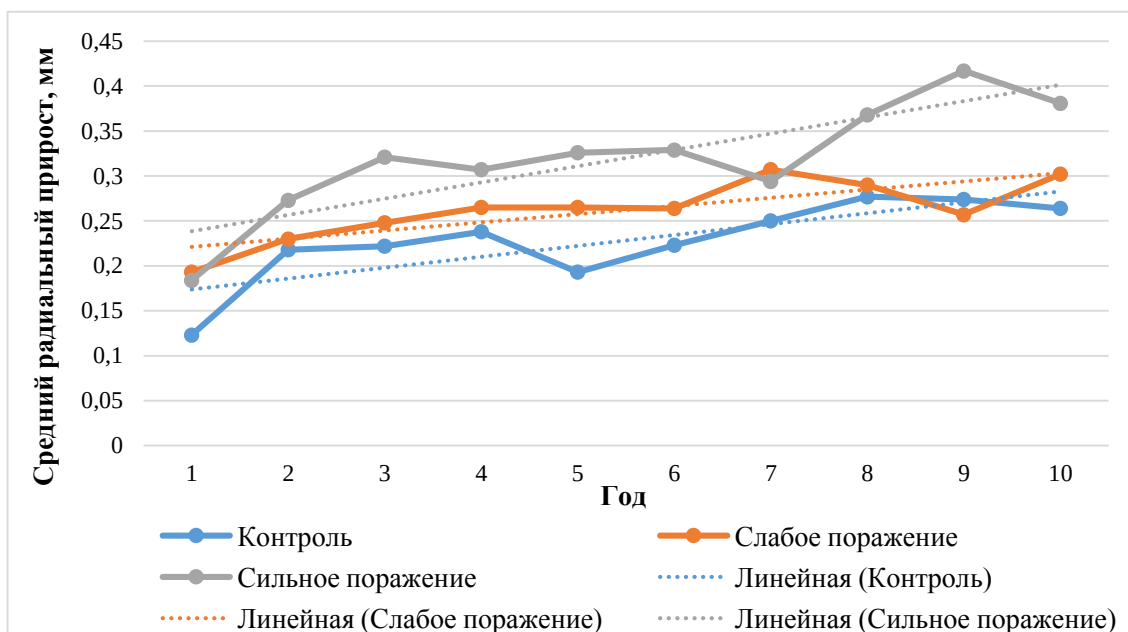


Рисунок 5 – Высота (А), возраст (Б) *Larix cajanderi* при поражении эпифитным лишайником *Evernia esorediosa* на территории Центральной Якутии (n=15)

Таким образом показано, что при статистически неотличимой высоте в отобранных образцах *L. cajanderi*, в группах деревьев, пораженных *E. esorediosa*, средний возраст был больше на 16-19 лет в сравнении с контролем.

По приведенным данным установлено, что радиальный прирост в первые 10 лет жизни дерева статистически достоверно не отличался как для контрольной группы, так и для обеих групп поражённых деревьев, что может свидетельствовать об однотипных условиях произрастания на ранних стадиях развития (рисунок 6).

А



Б

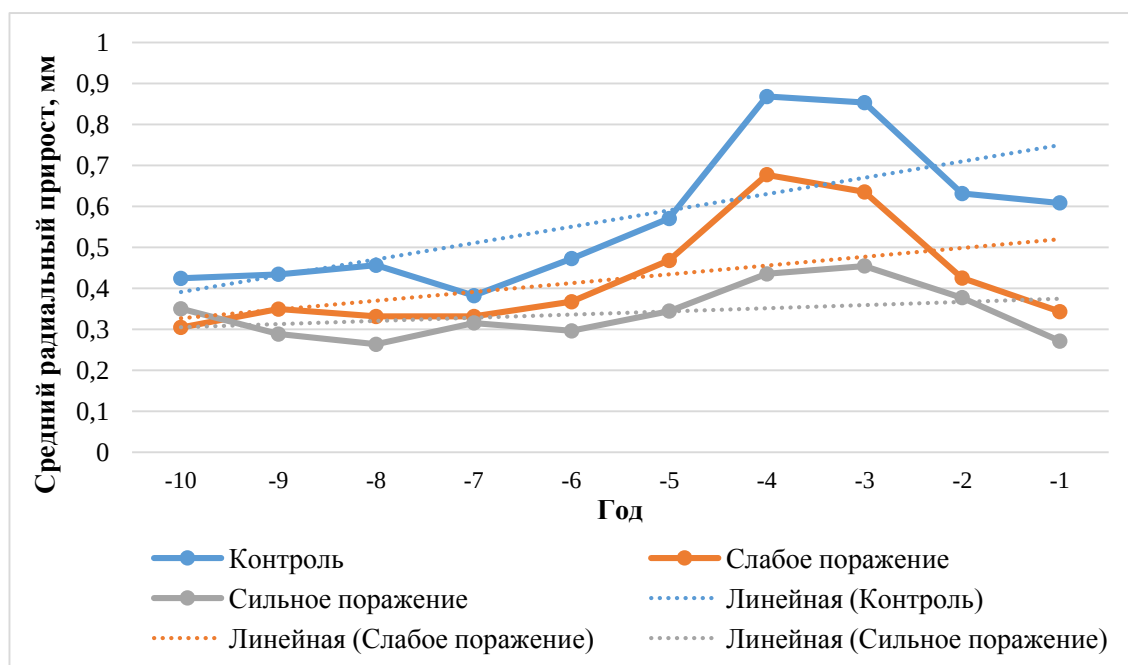


Рисунок 6 – Средний радиальный прирост в первые 10 лет (А) и последние 10 лет (Б) *Larix cajanderi* при поражении эпифитным лишайником *Evernia esorediosa* на территории Центральной Якутии (n=15)

Следует отметить, что в последние пять лет наблюдается статистически достоверное снижение среднего годового радиального прироста в слабо и сильно пораженных группах на 40 и 62% соответственно, по отношению к контролю.

Таким образом можно предположить, что поражение дерева эпифитным лишайником *E. esorediosa* ингибирует ростовые процессы *L. cajanderi*, что вызывает уменьшение высоты и радиального прироста в опытных группах. Следует отметить, что в последние пять лет наблюдается статистически достоверное снижение среднего годового радиального прироста в слабо и сильно пораженных группах на 40 и 62% соответственно, по отношению к контролю. Таким образом можно предположить, что поражение дерева эпифитным лишайником *E. esorediosa* ингибирует ростовые процессы *L. cajanderi*, что вызывает уменьшение высоты и радиального прироста в опытных группах.

В талломах лишайников содержатся лишайниковые вещества, которые в случае попадания в растение способны оказывать негативное воздействие, в том числе и ингибирование ростовых процессов. Нами исследовано содержание лишайниковых веществ в талломах *E. esorediosa*, собранных с деревьев *L. cajanderi* (рисунок 7).

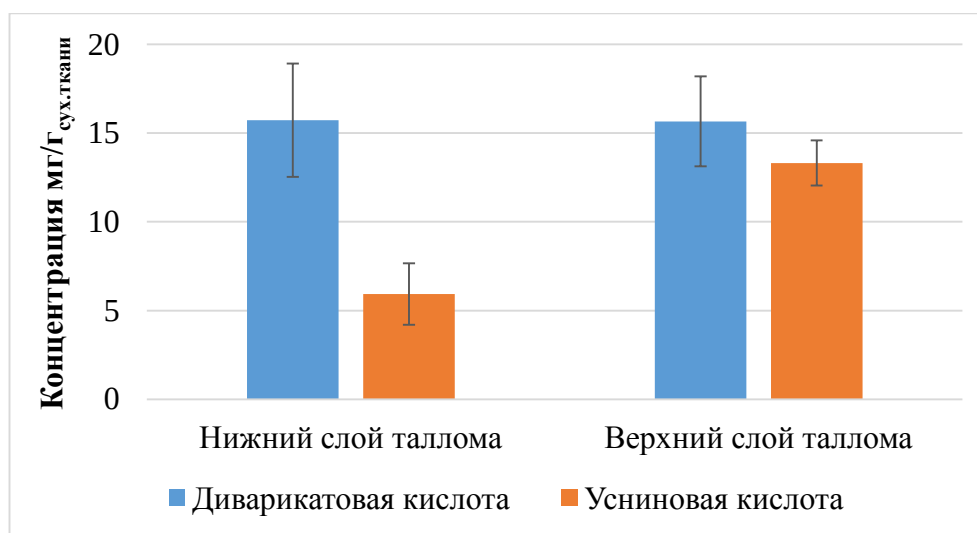


Рисунок 7 – Содержание диварикатовой и усниновой кислот в нижнем и верхнем слое таллома *Evernia esorediosa* на территории Центральной Якутии (n=15)

Показано, что в талломах *E. esorediosa* содержатся диварикатовая и усниновая кислоты. Следует отметить, что концентрация диварикатовой кислоты в

нижней и верхней части таллома *E. esorediosa* статически достоверно не отличается, а содержание усниновой кислоты в нижнем слое на 62% ниже в сравнении с верхним слоем. Более низкие значения усниновой кислоты в нижнем слое по сравнению с верхним слоем могут быть вызваны защитными функциями усниновой кислоты, так как известно, что она защищает клетки от УФ-излучения.

Изучено содержание усниновой кислоты в коре, камбии, древесине, корнях и хвое *L. cajanderi* (рисунок 8). Показано, что в коре и камбии *L. cajanderi* на месте роста эпифитного лишайника *E. esorediosa* обнаружена усниновая кислота, содержание которой составляло 3.2 и 9.2 мкг/г_{сух. ткани} в слабо и сильно пораженных группах соответственно, также следовые количества были обнаружены в древесине.

Концентрация усниновой кислоты в тканях *Larix cajanderi*



н/о – не обнаружено, следы – следовые количества

Рисунок 8 – Содержание усниновой кислоты в различных тканях *Larix cajanderi* на территории Центральной Якутии (n=15)

Следует отметить, что выше и ниже 10 см места роста *E. esorediosa* усниновая кислота не была обнаружена в коре, камбии и древесине *L. cajanderi* во всех исследованных группах. В сильно и слабо пораженных группах в корнях *L. gmelinii*

была обнаружена усниновая кислота, что может свидетельствовать о миграции по флоэме в корневую систему, где скорее всего наблюдается накопление данного лишайникового вещества. Установлены следовые количества усниновой кислоты в хвое *L. cajanderi* в слабо и сильно пораженных группах, что скорее всего вызвано транспортом по ксилеме из корневой системы с потоком воды. Таким образом показано, что лишайниковые вещества *E. esorediosa* попадают в клетки *L. cajanderi* не только в месте непосредственного роста лишайника, но также накапливаются в корнях и мигрируют в хвою.

Накопление усниновой кислоты в хвое *L. cajanderi*, возможно, способствовало нарушению метаболизма в фотосинтетических органах растения, что в свою очередь оказывало негативное воздействие на ростовые процессы дерева в целом. Проведен метаболомный анализ образцов хвои *L. cajanderi* с различной степенью пораженностью эпифитным лишайником *E. esorediosa* (контроль (без лишайников), слабо (<1 см) и сильно (>1 см) пораженная группа). Для статистического анализа полученных метаболомных данных была создана матрица, на которой отражены метаболомные профили хвои *L. cajanderi* (рисунок 9). Построенный профиль включал 45 наблюдений по 79 метаболитам. Полученный массив данных был обработан методом главных компонент (РСА). По результатам анализа установлено, что точки, являющиеся отражениями метаболомов образцов хвои *L. cajanderi*, распределились в соответствии со степенью поражения лишайником *E. esorediosa*. Такое распределение метаболомов хвои может свидетельствовать о влиянии лишайниковых веществ *E. esorediosa* на метаболизм *L. cajanderi*.

Получена термокарта основных метаболитов, оказавших наибольшее влияние на разделение метаболомов хвои *L. cajanderi* при различной степени поражения эпифитным лишайником *E. esorediosa* (рисунок 10). Показано, что в хвое образцов *L. cajanderi*, пораженных эпифитным лишайником наблюдалось повышение маннитола, адонитола и арабитола - веществ, которые являются основными полиолами лишайников, что свидетельствует о миграции лишайниковых метаболитов в фотосинтетические органы растения.

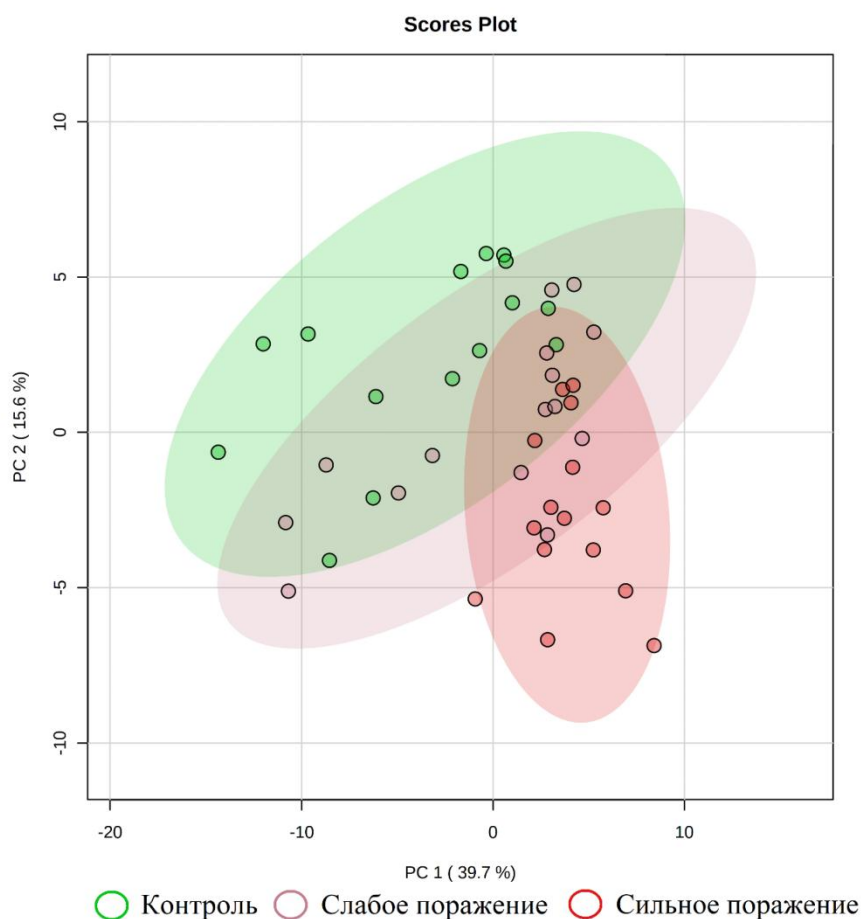


Рисунок 9 – Распределение метаболомов хвои *Larix cajanderi* при поражении эпифитным лишайником *Evernia esorediosa*, рассчитанное методом главных компонент

Также следует отметить повышение содержания изопимаровой кислоты и не идентифицированного терпена в хвое *L. cajanderi* в группах, пораженных эпифитным лишайником, что может быть связано с защитной функцией данных веществ. Показано, что в результате поражения эпифитным лишайником в хвое *L. cajanderi* наблюдалось снижение содержания моносахаридов, дисахаридов, фосфорной и органических кислот. Такие эффекты могут свидетельствовать о нарушении метаболических процессов фотосинтеза, цикла трикарбоновых кислот и окислительного фосфорилирования в хвое *L. cajanderi*, что, скорее всего, вызвано проникновением урсниновой кислоты в клетки растения. Известно, что урсниновая кислота угнетает фотосинтез, инактивирует реакционные центры ФС II тилакоидов и дестабилизирует тилакоидные мембраны (Endo T. et al. 1998). В

митохондриальных клетках печени мышей наблюдали диссоциацию окислительного фосфорилирования и подавление синтеза АТФ при действии усниновой кислоты (Abo-Khatwa et al. 1996).

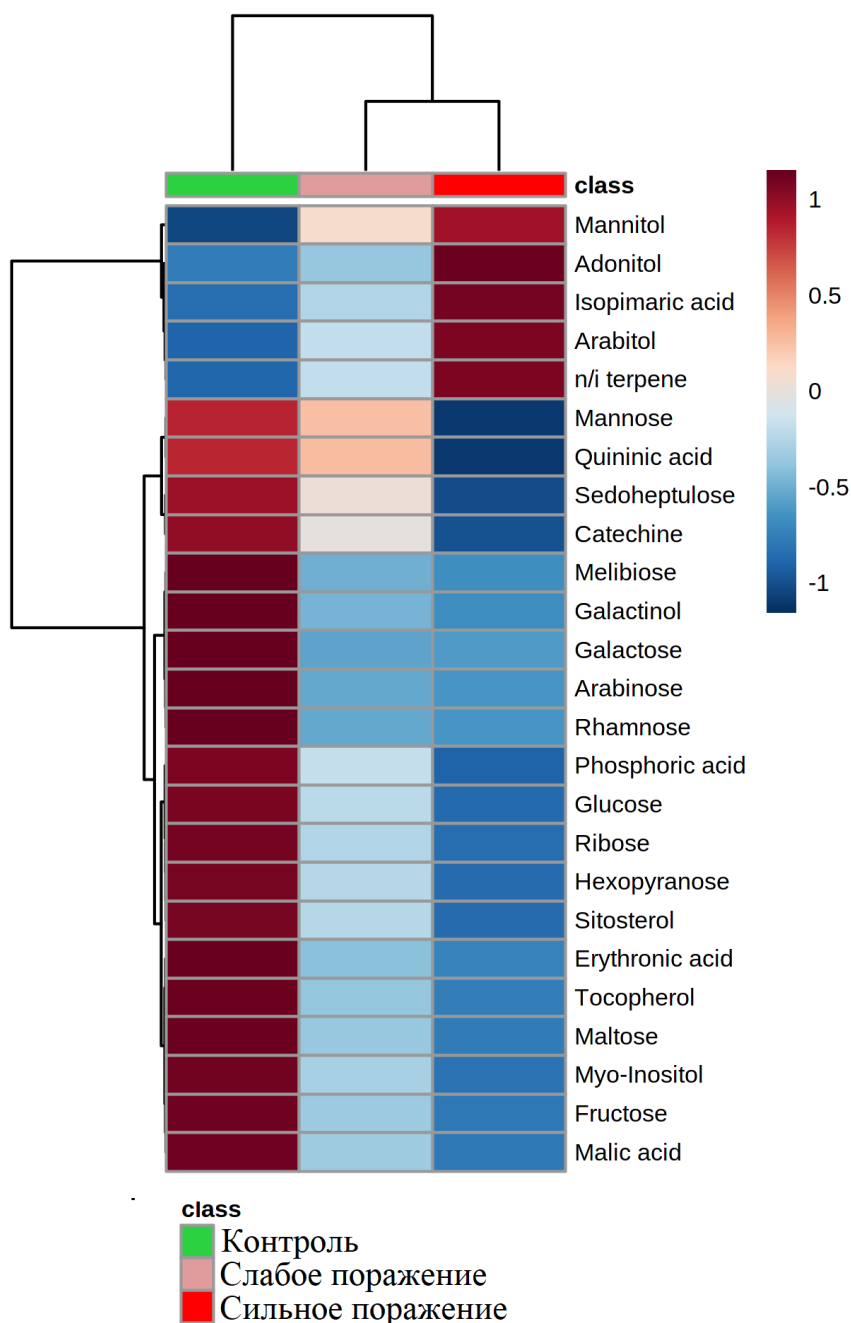


Рисунок 10 – Термокарта основных метаболитов хвои *Larix cajanderi* при поражении эпифитным лишайником *Evernia esorediosa*

Таким образом, установлено, что эпифитный лишайник *E. esorediosa* проявляет по отношению к субстрату, которым является *L. cajanderi*, аллелопатию,

механизмом которой является миграция УК в органы и клетки дерева, что в свою очередь способствует нарушению основных метаболических процессов в хвое, приводит к торможению радиального и верхушечного роста древесного организма. Вместе с тем, показана неспецифическая защитная ответная реакция деревьев *L. cajanderi* при воздействии эпифитного лишайника *E. esorediosa*, заключающаяся в повышении синтеза терпенов и смоляных кислот в ответ на проникновение УК в ткани дерева, интенсивности которой не хватает для защиты дерева от токсического действия УК.

3.3 Воздействие антропогенных факторов на состав первичных и вторичных метаболитов в тканях рода *Larix* произрастающего на территории Республики Саха (Якутия)

3.3.1 Воздействие выбросов цементного завода на метаболиты в хвое *Larix cajanderi*

Сбор хвои *Larix cajanderi* проводили с деревьев высотой 2–3 м в лиственничниках брусничных, в конце июля 2019 г. Точки отбора проб находились на расстоянии 1, 2, 3, 4 и 8 км от Мохсоголлохского цементного завода (Республика Саха (Якутия)) в северо-восточном направлении, в котором, согласно результатам, полученным В.А. Соромотиным (2008), регистрируется преимущественное пылевое загрязнение. Отбор проб хвои для каждой аналитической повторности производили с 5 разных деревьев.

Проведенные исследования показали, что по мере удаления от источника загрязнения содержание Si, Ca, Fe, Al, Ti, Zn, Cr, Ni и V статистически достоверно уменьшалось в хвое *L. cajanderi* (таблица 7). Следует отметить очень высокое содержание титана в хвое *L. cajanderi* вблизи цементного завода, которое превышало условно фоновое содержание в 37 раз, что согласуется с ранее проведенными исследованиями (Соромотин, 2008; Шашурин, Журавская, 2007). Это может быть связано с высокой концентрацией титана в перерабатываемой породе. Известно, что в результате пылевого загрязнения происходит проникновение поллютантов внутрь растительных клеток, приводящее к

повышению генерации АФК и интенсификации перекисного окисления мембранных полиненасыщенных жирных кислот, ведущее к повышению содержания малонового диальдегида (Erdal, Demirtas, 2010; Прокопьев и др., 2014).

Таблица 7 – Содержание элементов-поллютантов в хвое *Larix cajanderi* по мере приближения к цементному заводу

Элементы-поллютанты	Расстояние, км				
	8 (контроль)	4	3	2	1
Si, г/кг _{хвои}	8±1 ^a	10±1 ^b	12±1 ^b	16±1 ^c	20±2 ^d
Ca, г/кг _{хвои}	9±1 ^a	12±1 ^b	11±1 ^b	12±1 ^b	17±1 ^c
Fe, г/кг _{хвои}	0.2±0.1 ^a	0.4±0.1 ^b	0.4±0.1 ^b	0.8±0.1 ^c	1.0±0.1 ^c
Al, г/кг _{хвои}	0.15±0.03 ^a	0.23±0.03 ^a	0.40±0.05 ^b	0.56±0.05 ^c	0.91±0.06 ^d
Ti, мг/кг _{хвои}	8±1 ^a	16±4 ^b	15±3 ^b	108±13 ^c	296±37 ^d
Zn, мг/кг _{хвои}	26±2 ^a	23±3 ^a	26±2 ^a	41±3 ^b	44±4 ^b
Cr, мг/кг _{хвои}	4.2±0.3 ^a	5.2±0.4 ^b	4.9±0.3 ^b	6.5±0.5 ^c	7.0±0.5 ^c
Ni, мг/кг _{хвои}	1.4±0.1 ^a	1.6±0.1 ^a	1.6±0.1 ^a	3.2±0.2 ^b	3.6±0.2 ^b
V, мг/кг _{хвои}	0.4±0.0 ^a	0.6±0.1 ^b	0.9±0.1 ^c	1.3±0.2 ^d	1.5±0.2 ^d
Σ, г/кг _{хвои}	17±1 ^a	23±1 ^b	24±1 ^b	30±2 ^c	39±3 ^d

Примечание – Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при $p \leq 0.05$ по критерию Ньюмена-Кейлса, $n=3$.

Результаты исследований показали, что по мере приближения к цементному заводу наблюдалось статистически достоверное увеличение в хвое *L. cajanderi* концентрации МДА на 29÷86% (таблица 8). Выявлена прямая корреляция между концентрацией МДА в клетках и суммарным содержанием исследованных элементов-поллютантов ($r = 0.92$; $P = 0.02$), что может свидетельствовать об увеличении генерации АФК и свободных радикалов при действии техногенного загрязнения цементной пылью. Для инактивации АФК и свободных радикалов в растениях развиты сложные антиоксидантные системы защиты (Blokchina et al., 2003). Одним из важнейших их составляющих является фермент супероксиддисмутаза, который катализирует дисмутацию супероксида с образованием кислорода и пероксида водорода (Gill, Tuteja, 2010). По мере приближения к цементному заводу наблюдалось увеличение активности СОД в

хвое *L. cajanderi* в 3.4÷6.5 раз (таблица 8). Выявлена прямая взаимосвязь между активностью СОД и суммарным содержанием исследованных элементов-поллютантов ($r = 0.89$; $P = 0.04$), что может свидетельствовать о повышении концентрации супероксид радикалов.

Таблица 8 – Активность супероксиддисмутазы, концентрация малонового диальдегида, рутина и дигидрокверцетина в хвое *Larix cajanderi* по мере приближения к цементному заводу

Расстояние, км	СОД, МКМОЛЬ/Г _{ХВОИ} МИН	МДА, МКМОЛЬ/Г _{ХВОИ}	Рутин, МГ/Г _{ХВОИ}	ДКВ, МГ/Г _{ХВОИ}
8	0.3±0.0 ^a	0.14±0.01 ^a	0.58±0.02 ^a	0.29±0.02 ^a
4	1.7±0.2 ^b	0.18±0.01 ^b	0.62±0.03 ^{a,b}	0.37±0.02 ^b
3	2.6±0.2 ^c	0.19±0.01 ^b	0.71±0.05 ^b	0.46±0.05 ^{b,c}
2	2.9±0.3 ^{c,d}	0.26±0.02 ^c	1.02±0.12 ^c	0.51±0.03 ^c
1	3.4±0.3 ^d	0.26±0.02 ^c	0.91±0.07 ^c	0.86±0.10 ^d

Примечание – Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при $p \leq 0.05$ по критерию Ньюмена-Кейлса, $n=3$.

Флавоноиды также являются важнейшими низкомолекулярными антиоксидантами растений, которые вносят существенный вклад в защиту организма (Sytar et al., 2013). Известно, что низкомолекулярные антиоксиданты, в том числе и флавоноиды, участвуют в инактивации свободных радикалов, некоторые из них способны также образовывать с тяжелыми металлами нерастворимые соединения (Michalak, 2006). В хвое *L. cajanderi* зафиксировано увеличение концентрации рутина и ДКВ в 1.2÷1.7 и 1.3÷3.0 раза соответственно по мере приближения к цементному заводу (таблица 8), что, по-видимому, вызвано повышением содержания свободных радикалов и элементов-поллютантов в клетках. Подтверждением этого может служить прямая связь между содержанием рутина ($r = 0.80$; $P = 0.05$) и ДКВ ($r = 0.97$; $P = 0.01$) в хвое *L. cajanderi* и суммарным содержанием элементов-поллютантов.

Таким образом, показано, что при действии цементного загрязнения в хвое *L. cajanderi* повышается генерация АФК и свободных радикалов, вызванная проникновением в клетки элементов-поллютантов. В результате этого происходит

усиление интенсивности перекисного окисления липидов и наблюдается ответная защитная реакция организма, которая заключается в активации супероксиддисмутазы и увеличении концентрации флавоноидов. Вместе с тем, полученные результаты указывают на то, что повышение активности антиоксидантных систем оказывается недостаточным для компенсации повышения интенсивности ПОЛ в результате техногенного загрязнения цементной пылью.

По результатам метаболомного анализа установлено, что точки, являющиеся отражением метаболома хвои *L. cajanderi*, объединились в 5 групп, соответствующих расстоянию от цементного завода (рисунок 11). Построенный профиль включал 15 наблюдений по 124 метаболитам. Полученный массив данных был обработан дискриминантного анализа частичных наименьших квадратов (PLS-DA). Следует отметить, что полученные группы не перекрываются друг с другом, что может быть вызвано различной техногенной нагрузкой на исследованных участках. Исключением является небольшое перекрытие двух групп метаболомов хвои, собранной на расстоянии 3 и 4 км.

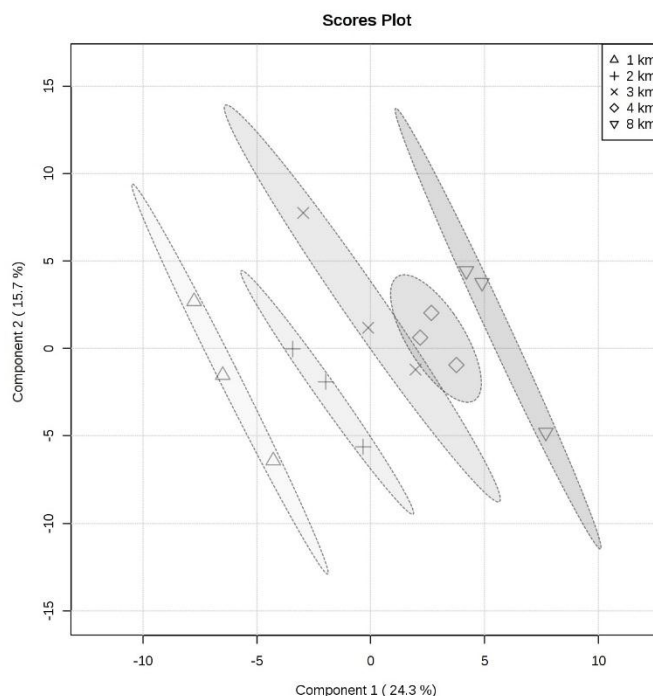


Рисунок 11 – Распределение метаболомов в хвое *Larix cajanderi* по мере приближения к цементному заводу, рассчитанное методом дискриминантного анализа частичных наименьших квадратов

Основными метаболитами, которые оказывали наибольший вклад в разделение групп метаболомов, являлись моносахариды, дисахариды, полиолы, неорганические, органические, жирные и дитерпеновые кислоты.

Показано, что по мере приближения к цементному заводу наблюдалось уменьшение содержания янтарной, фумаровой и яблочной кислот на $30 \div 58$, $22 \div 44$ и $21 \div 29\%$ соответственно (таблица 9) что, вероятно, вызвано образованием растворимых комплексов исследуемых веществ с металлами (Yang et al., 2000). Выявлена обратная корреляция между содержанием янтарной ($r = -0.93$; $P = 0.02$), фумаровой ($r = -0.99$; $P = 0.01$) и яблочной кислот ($r = -0.97$; $P = 0.01$) в хвое *L. cajanderi* и суммарным содержанием элементов-поллютантов.

Таблица 9 – Органические, неорганические и свободные жирные кислоты в хвое *Larix cajanderi* по мере приближения к цементному заводу, мг/г сухой хвои

Расстояние, км	Фосфорная кислота	Янтарная кислота	Фумаровая кислота	Яблочная кислота	Аскорбиновая кислота	Олеиновая кислота	Линолевая кислота
8	8.8±0.4 ^a	0.53±0.02 ^a	0.41±0.02 ^a	1.05±0.09 ^a	4.0±0.4 ^a	0.17±0.02 ^a	0.09±0.02 ^a
4	7.2±0.4 ^b	0.37±0.05 ^b	0.36±0.02 ^{a.b}	1.01±0.09 ^a	3.5±0.2 ^a	0.28±0.02 ^b	0.09±0.01 ^a
3	6.8±0.5 ^b	0.38±0.02 ^b	0.35±0.03 ^{a.b}	0.98±0.04 ^a	3.4±0.1 ^a	0.34±0.01 ^c	0.10±0.01 ^a
2	6.6±0.4 ^b	0.37±0.02 ^b	0.32±0.03 ^b	0.83±0.06 ^b	2.2±0.1 ^b	0.36±0.01 ^{c.d}	0.11±0.01 ^a
1	6.0±0.1 ^c	0.22±0.02 ^c	0.23±0.03 ^c	0.75±0.04 ^b	2.3±0.1 ^b	0.39±0.01 ^d	0.35±0.01 ^b

Примечание – Значения представлены в виде среднего ± стандартное отклонение ($M \pm \sigma$). За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений. Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при $p \leq 0.05$ по критерию Ньюмена-Кейлса, $n=3$.

Наблюдаемые эффекты могут свидетельствовать о снижении интенсивности клеточного дыхания при загрязнении цементной пылью, в результате закупоривания устьиц (Ильин, 2001). Вследствие этого, возможно, нарушались энергетические процессы в растительном организме, которые отражались в уменьшении концентрации фосфорной кислоты в хвое *L. cajanderi* на $17 \div 32\%$. ($r = -0.88$; $P = 0.04$) по мере приближения к цементному заводу.

С приближением к источнику загрязнения наблюдалось достоверное уменьшение (на $12 \div 43\%$) содержания аскорбиновой кислоты в хвое *L. cajanderi* (таблица 9). Выявлена обратная связь между содержанием аскорбиновой кислоты

и суммарным содержанием исследованных элементов-поллютантов ($r = -0.91$; $P = 0.03$), что может быть связано с повышением уровня перекисного окисления липидов. Так, известно, что аскорбиновая кислота способствует инактивации АФК и свободных радикалов (He, Hader, 2002). По мере приближения к цементному заводу концентрация в хвое свободных ненасыщенных жирных кислот, таких как олеиновая и линоленовая, увеличивалась в $1.6 \div 2.3$ и $1.2 \div 3.9$ раза, соответственно. Выявлена прямая связь между содержанием олеиновой ($r = 0.87$; $P = 0.05$) и линоленовой ($r = 0.87$; $P = 0.05$) кислот и суммарным содержанием исследованных элементов-поллютантов. Такие эффекты могут быть вызваны активацией десатураз жирных кислот, возникающих в результате компенсаторных биохимических адаптационных реакций в ответ на повышение интенсивности перекисного окисления липидов (Hochachka, Somero, 1984).

Таблица 10 – Содержание моносахаридов, дисахаридов и полиолов в хвое *Larix cajanderi* на разном удалении от цементного завода, мг/г сухой хвои

Расстояние, км	Галактоза	Фруктоза	Глюкоза	Манноза	Сахароза	Трегалоза	Пинитол
1	11 ± 1^a	40 ± 2^a	50 ± 1^a	34 ± 2^a	53 ± 2^a	0.27 ± 0.01^a	73 ± 4^a
2	11 ± 0^a	39 ± 3^a	$48 \pm 3^{a,b}$	31 ± 2^a	47 ± 2^a	0.22 ± 0.01^a	62 ± 3^b
3	11 ± 1^a	33 ± 1^b	45 ± 1^b	26 ± 1^b	29 ± 2^b	0.17 ± 0.01^b	55 ± 1^c
4	10 ± 1^a	28 ± 1^c	37 ± 1^c	27 ± 1^b	31 ± 1^b	0.14 ± 0.01^b	55 ± 2^c
8	8 ± 1^b	26 ± 1^c	34 ± 1^d	24 ± 1^b	33 ± 1^b	0.08 ± 0.01^c	47 ± 2^d

Примечание – За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений. Средние значения с разными буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически различаются при $p \leq 0.05$ по критерию Ньюмена-Кейлса, $n = 3$.

Известно, что клеточная стенка играет важную роль в защите организма при техногенном загрязнении (Macfie, Welbourn, 2000). При интоксикации тяжелыми металлами наблюдается утолщение клеточной стенки (Wierzbicka, 1998), так как она предотвращает поступление тяжелых металлов в клетки растения (Титов и др., 2012; Regvar, Vogel-Mikuš, 2008). Показана прямая корреляция между суммарным содержанием элементов-поллютантов и концентрацией галактозы ($r = 0.82$; $P = 0.05$), фруктозы ($r = 0.92$; $P = 0.02$), глюкозы ($r = 0.90$; $P = 0.03$), маннозы ($r = 0.98$;

$P = 0.01$), сахарозы ($r = 0.87$; $P = 0.05$), трегалозы ($r = 0.98$; $P = 0.01$) и пинитола ($r = 0.99$; $P = 0.00$) в хвое *L. cajanderi* (таблица 10). Повышение содержания моносахаридов, дисахаридов и пинитола в хвое *L. cajanderi* в результате пылевого загрязнения выбросами цементного завода может быть вызвано утолщением клеточной стенки.

Одними из важнейших метаболитов, участвующих в защите хвойных растений при воздействии абиотических и биотических факторов среды, являются дитерпеновые смоляные кислоты (Langenheim, 1994; Keeling, Bohlmann, 2006). Наши исследования показали, что по мере приближения к цементному заводу в хвое *L. cajanderi* наблюдалось повышение содержания таких дитерпеновых смоляных кислот, как изопимаровая и дегидроабетиновая в $2.5 \div 4.2$ и $1.7 \div 2.7$ раз, соответственно (таблица 11).

Выявлена прямая корреляция между содержанием изопимаровой ($r = 0.97$; $P = 0.01$) и дегидроабетиновой ($r = 0.94$; $P = 0.01$) кислот и суммарным содержанием элементов-поллютантов. Повышение содержания смоляных кислот в хвое при воздействии выбросов цементного завода обусловлено тем, что они могут участвовать в связывании тяжелых металлов за счет наличия карбоксильных групп. Так, известно, что лимонная, винная, щавелевая, янтарная, аспарагиновая и глутаминовая кислоты образуют растворимые комплексы с металлами, которые способствуют увеличению их подвижности в организме (Yang et al., 2000).

Таблица 11 – Изопимаровая и дегидроабетиновая кислоты в хвое *Larix cajanderi* по мере приближения к цементному заводу, мг/г сухой хвои

Расстояние, км	Изопимаровая кислота	Дегидроабетиновая кислота
8	0.08 ± 0.02^a	0.13 ± 0.01^a
4	0.20 ± 0.02^b	0.22 ± 0.01^b
3	0.21 ± 0.02^b	0.23 ± 0.02^b
2	0.24 ± 0.03^b	0.22 ± 0.02^b
1	0.34 ± 0.02^c	0.35 ± 0.03^c

Примечание – Значения представлены в виде среднего $\pm$ стандартное отклонение ($M \pm \sigma$). За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений. Средние значения с одинаковыми буквенными надстрочными индексами внутри столбца статистически неразличимы при $p \leq 0.05$ по критерию Ньюмена-Кейлса, $n=3$.

Установлено, что выбросы Мохсоголлохского цементного завода (Республика Саха (Якутия)) приводят к повышению содержания кремния, кальция, железа, алюминия, титана, цинка, хрома, никеля и ванадия в хвое *L. cajanderi*. В результате антропогенного загрязнения цементной пылью в хвое *L. cajanderi* наблюдалось повышение интенсивности ПОЛ, активация механизмов антиоксидантной защиты, синтеза ненасыщенных жирных кислот и ингибирование клеточного дыхания. Проникновение поллютантов в хвою *L. cajanderi* способствовало ответной биохимической реакции, проявляющейся в утолщении клеточной стенки и увеличении содержания дитерпеновых смоляных кислот, которые, возможно, способствовали их связыванию и выведению из растения. Результаты исследования показывают, что техногенное загрязнение окружающей среды, вызванное деятельностью цементного завода, приводит к существенным изменениям биохимических процессов в хвое *L. cajanderi*.

3.3.2 Воздействие алмазодобывающего предприятия на метаболиты в хвое *Larix gmelinii*

Исследованные участки отбора проб, включая контрольный, были типологически близкими, по своей структуре и составу относились к ненарушенным лиственничным редколесьям. Это позволяет заключить, что деятельность алмазодобывающего предприятия не оказывает значительного воздействия на характеристики древостоя на исследованных участках вблизи сортировочных комплексов. Изучено содержание элементов-поллютантов в образцах хвои *Larix gmelinii*, собранных вблизи сортировочных комплексов "Устье", "Средний", "Исток" и "Моргогор верхний", а также в контрольной зоне возле устья р. Ырас-Юрях Анабарского района (таблица 12). Полученные данные указывают на повышение содержания Si, Ca, Fe, Mn, Al, Na, Sr, Ba, Zn, Pb, Ni, V в хвое *L. gmelinii*, относительно контрольной зоны. Следует отметить, что наибольшее увеличение содержания элементов-поллютантов в хвое *L. gmelinii* зафиксировано для Fe, Mn и Al, концентрации которых в $2.6 \div 4.5$, $3.8 \div 12.6$ и $1.7 \div 6.9$ раз превышали соответствующие контрольные значения.

Полученные результаты позволяют заключить, что повышение содержания исследуемых элементов-поллютантов в образцах хвои *L. gmelinii*, собранных вблизи сортировочных комплексов, связано с техногенным загрязнением, вызванным деятельностью алмазодобывающего предприятия.

Таблица 12 – Содержание элементов-поллютантов в хвое *Larix gmelinii* при воздействии алмазодобывающего предприятия

Элементы-поллютанты	р. Ырас-Юрях (Контроль)	СК "Средний"	СК "Исток"	СК "Устье"	СК "Моргогор верхний"
Si г/кг _{хвои}	15.8±1.1	20.0±1.0*	22.8±0.7*	19.3±0.8*	25.2±0.3*
Ca г/кг _{хвои}	8.6±0.2	10.4±1.1*	10.2±0.6*	15.6±1.5*	11.2±0.6*
Fe мг/кг _{хвои}	134±18	526±52*	349±33*	605±27*	597±47*
Mn мг/кг _{хвои}	100±14	379±49*	692±30*	452±52*	1265±20*
Al мг/кг _{хвои}	63±10	369±48*	110±19*	346±16*	433±55*
Na мг/кг _{хвои}	194±22	276±29*	539±72*	355±48*	278±34*
Sr мг/кг _{хвои}	62±7	78±4*	86±4*	85±2*	91±4*
Ba мг/кг _{хвои}	24±2	32±2*	40±1*	29±2*	58±4*
Zn мг/кг _{хвои}	17±1	19±1*	21±2*	27±2*	24±1*
Pb мг/кг _{хвои}	2.8±0.2	4.0±0.4*	3.5±0.4*	3.4±0.2*	5.2±0.1*
Ni мг/кг _{хвои}	1.1±0.2	1.8±0.2*	2.5±0.3*	2.6±0.5*	2.6±0.4*
V мг/кг _{хвои}	0.23±0.04	0.89±0.13*	0.37±0.05*	0.86±0.11*	0.83±0.04*
Σ, г/кг _{хвои}	25±1	32±2*	35±2*	37±2*	39±1*

Примечание – * Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$, $n=4$.

В результате работы сортировочных комплексов основным источником антропогенного воздействия на *L. gmelinii* является пылевое загрязнение, связанное с открытым способом добычи алмазов из россыпных месторождений. Известно, что в результате такого загрязнения происходит проникновение поллютантов внутрь растительных клеток, приводящее к повышению генерации АФК и интенсификации перекисного окисления мембранных ненасыщенных жирных кислот, регистрируемого по повышению содержания МДА (Erdal, Demirtas, 2010; Prokopiev et al., 2014).

Показано, что в образцах хвои *L. gmelinii*, отобранных в непосредственной близости от сортировочных комплексов, наблюдалось статистически достоверное

увеличение концентрации МДА на 45÷87% относительно контрольной зоны (таблица 13). Выявлена прямая корреляция между концентрацией МДА в клетках с суммарным содержанием исследованных элементов-поллютантов ($r=0.95$; $P=0.01$), что свидетельствует об увеличении генерации АФК и свободных радикалов при воздействии алмазодобывающего предприятия. В образцах, собранных вблизи сортировочных комплексов, концентрация свободных ненасыщенных жирных кислот, таких как линолевая и линоленовая кислота, в хвое уменьшалась на 13÷58 и 24÷53%, соответственно. Выявлена обратная связь между содержанием линолевой ($r=-0.91$; $P=0.03$), линоленовой ($r=-0.96$; $P=0.01$) кислот и суммарным содержанием исследованных элементов-поллютантов. Такие эффекты могут быть вызваны повышением интенсивности перекисного окисления липидов (Владимиров, Арчаков, 1972).

Таблица 13 – Концентрация малонового диальдегида, флавоноидов, α -токоферола и свободных ненасыщенных жирных кислот в хвое *Larix gmelinii* при воздействии алмазодобывающего предприятия

Место сбора	МДА, мкмоль/г _{хвой}	ДКВ, мкг/г _{хвой}	Рутин, мкг/г _{хвой}	α - токоферол, мкг/г _{хвой} **	Линолевая кислота, мкг/г _{хвой} **	Линоленовая кислота, мкг/г _{хвой} **
Контроль	0.24±0.02	106±12	656±43	39±2	208±11	625±54
СК "Устье"	0.41±0.04*	70±8*	454±39*	25±2*	146±17*	338±52*
СК "Средний"	0.38±0.03*	78±8*	493±52*	21±2*	180±13*	474±26*
СК "Исток"	0.35±0.04*	66±4*	437±29*	24±4*	127±12*	475±22*
СК "Моргогор верхний"	0.45±0.06*	49±4*	347±27*	16±3*	87±6*	292±20*

Примечание – * Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$, $n=4$. ** За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений.

Для инактивации АФК и свободных радикалов растения развили сложные антиоксидантные системы защиты (Blokhina et al., 2003). Известно, что низкомолекулярные антиоксиданты, в том числе флавоноиды и α -токоферол, участвуют в инактивации свободных радикалов, некоторые из них способны также образовывать с тяжелыми металлами нерастворимые соединения (Michalak, 2006;

Liebler et al., 1986). Установлено, что в хвое *L. gmelinii* вблизи сортировочных комплексов уменьшались концентрации ДКВ, рутина и α -токоферола на $26 \div 54$, $25 \div 47$ и $36 \div 59\%$ относительно контроля, соответственно (таблица 13). Снижение концентрации исследованных флавоноидов (ДКВ, рутин) и α -токоферола, по-видимому, вызвано повышением содержания свободных радикалов и элементов-поллютантов в клетках. Это подтверждается обратной корреляцией между содержанием ДКВ ($r=-0.98$; $P=0.01$), рутина ($r=-0.97$; $P=0.01$), α -токоферола ($r=-0.89$; $P=0.04$) и суммарным содержанием элементов-поллютантов в хвое *L. gmelinii*.

Таким образом, показано, что при техногенном воздействии алмазодобывающего предприятия в хвое *L. gmelinii* повышается генерация АФК и свободных радикалов, вызванная проникновением элементов-поллютантов в клетки. В результате этого происходит усиление интенсивности перекисного окисления липидов, что подтверждается уменьшением концентрации ненасыщенных жирных кислот, приводящее к снижению содержания низкомолекулярных антиоксидантов, таких как ДКВ, рутин, α -токоферол.

Проведен метаболомный анализ образцов хвои *L. gmelinii*, собранных вблизи сортировочных комплексов алмазодобывающего предприятия. Для статистического анализа полученных метаболомных данных была создана матрица, в которой отражены метаболомные профили хвои *L. gmelinii* на исследованных участках. Построенный профиль включал 20 наблюдений по 132 метаболитам. Полученный массив данных был обработан методом главных компонент (РСА). По результатам анализа установлено, что точки, являющиеся отражением метаболома хвои *L. gmelinii*, объединились в 5 групп, соответствующих месту сбора образцов (рисунок 12). Следует отметить, что группы, собранные вблизи сортировочных комплексов, не перекрываются с контрольной зоной, что может объясняться техногенным загрязнением, возникающим в результате деятельности алмазодобывающего предприятия.

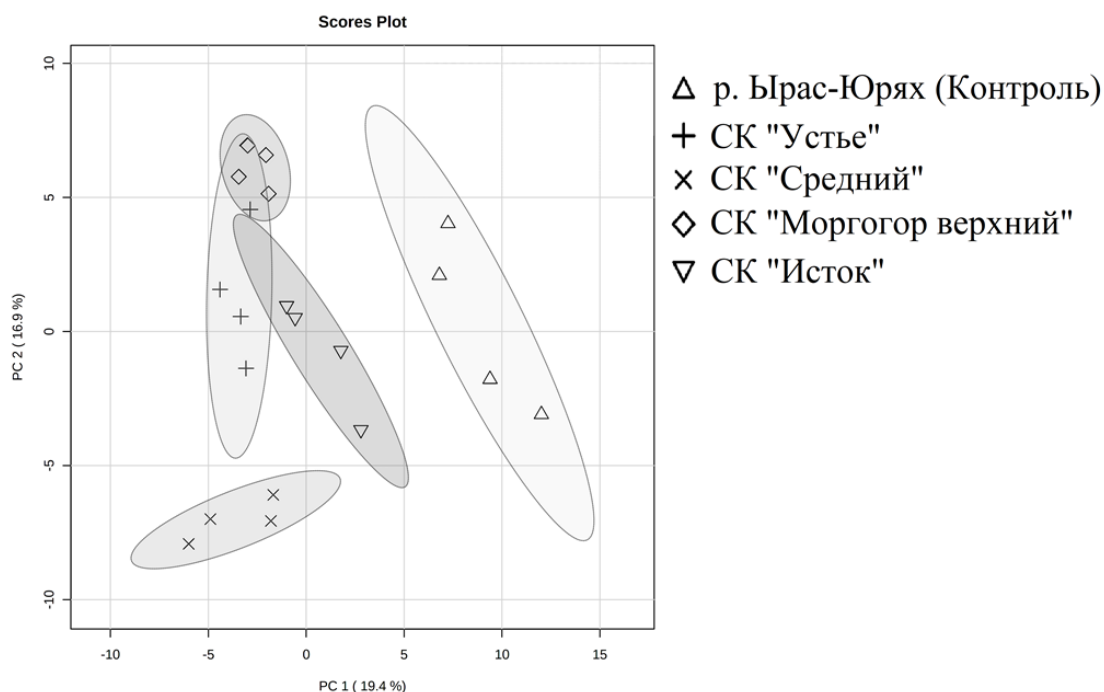


Рисунок 12 – Распределение метаболомов в хвое *Larix gmelinii* при воздействии алмазодобывающего предприятия, рассчитанное методом главных компонент

Основными метаболитами, оказывавшими наибольший вклад в разделение групп метаболомов, являлись фруктоза, глюкоза, манноза, галактоза, сахароза, пинитол, аланин, пролин, серин, треонин, линоленовая, линолевая, янтарная, фумаровая, яблочная, фосфорная, дегидроабиетиновая, абиетиновая, пимаровая, изопимаровая кислоты.

Вместе с тем, в отличие от влияния цементного завода, вблизи сортировочных комплексов наблюдалось увеличение содержания в хвое *L. gmelinii* янтарной ($r=0.92$; $P=0.03$), фумаровой ($r=0.96$; $P=0.01$) и яблочной ($r=0.98$; $P=0.01$) кислот в $1.2 \div 2.1$, $1.4 \div 1.7$, $2.0 \div 2.9$ раза, соответственно (таблица 14), что указывает на увеличение интенсивности клеточного дыхания при воздействии техногенного загрязнения на *L. gmelinii*, что можно объяснить ответной реакцией организма на закупоривание устьиц (Ильин, 1991; Hochachka, Somero, 1984) в режиме адаптивной «гиперкомпенсации», заключающейся в активации процесса окислительного фосфорилирования. Это подтверждается ростом в $1.5 \div 1.8$ раза ($r=0.89$; $P=0.04$) концентрации фосфорной кислоты в хвое *L. gmelinii* относительно контрольной зоны.

Таблица 14 – Органические и неорганические кислоты в хвое *Larix gmelinii* при воздействии алмазодобывающего предприятия, мкг/г сухой хвои

Место сбора	Янтарная кислота	Фумаровая кислота	Яблочная кислота	Фосфорная кислота
Контроль	116±8	58±7	316±30	1313±125
СК "Устье"	205±33*	80±7*	643±35*	1968±160*
СК "Средний"	136±7*	81±7*	783±82*	1977±92*
СК "Исток"	168±10*	98±10*	654±56*	2376±112*
СК "Моргогор верхний"	241±23*	100±8*	929±100*	2419±283*

Примечание – За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений. * Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$, $n=4$.

Известно, что в качестве одного из механизмов адаптации растений к пылевому загрязнению наблюдается увеличение количества устьиц (Беляева, 2015), вызывающее повышение интенсивности клеточного дыхания в организме. По результатам проведенных исследований установлена прямая корреляция между суммарным содержанием элементов-поллютантов и концентрацией пинитола ($r=0.97$; $P=0.01$), сахарозы ($r=0.96$; $P=0.01$), фруктозы ($r=0.88$; $P=0.05$), глюкозы ($r=0.92$; $P=0.02$), маннозы ($r=0.90$; $P=0.04$), и галактозы ($r=0.98$; $P=0.01$) в хвое *L. gmelinii* вблизи сортировочных комплексов (таблица 15).

Таблица 15 – Пинитол, сахароза и моносахариды в хвое *Larix gmelinii* при воздействии алмазодобывающего предприятия, мг/г сухой хвои

Место сбора	Пинитол	Сахароза	Фруктоза	Глюкоза	Манноза	Галактоза
Контроль	34±3	22±3	14±2	13±1	8±1	3.4±0.4
СК "Устье"	51±5*	46±5*	22±1*	22±1*	19±2*	5.3±0.3*
СК "Средний"	44±4*	35±1*	19±1*	18±1*	14±2*	4.3±0.3*
СК "Исток"	54±5*	43±2*	29±3*	32±5*	25±3*	5.2±0.3*
СК "Моргогор верхний"	58±6*	62±8*	47±4*	33±6*	28±3*	5.7±0.4*

Примечание – За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений. * Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$, $n=4$.

Повышение содержания пинитола, сахарозы и моносахаридов в хвое *L. gmelinii* в результате воздействия алмазодобывающего предприятия является, по-видимому, одним из молекулярных механизмов утолщения клеточной стенки.

Известно, что аминокислоты при интоксикации тяжелыми металлами проявляют множество функций, например, хелатируют ионы металлов, защищают макромолекулы, проявляют антиоксидантные свойства (Sharma, Dietz, 2006). При воздействии алмазодобывающего предприятия, в хвое *L. gmelinii* зафиксировано повышение содержания аланина, пролина, серина и треонина в $62 \div 70$, $7 \div 25$, $29 \div 57$ и $2 \div 3$ раза относительно контрольной зоны, соответственно (таблица 16). Показана прямая корреляция между суммарным содержанием элементов-поллютантов и концентрацией аланина ($r=0.96$; $P=0.01$), пролина ($r=0.88$; $P=0.05$), серина ($r=0.98$; $P=0.01$) и треонина ($r=0.96$; $P=0.01$) в хвое *L. gmelinii*, что может быть вызвано ответной биохимической реакцией на поступление элементов-поллютантов в организм и повышение интенсивности процесса перекисного окисления липидов (ПОЛ) в клетках.

Таблица 16 – Аминокислоты в хвое *Larix gmelinii* при воздействии алмазодобывающего предприятия, мкг/г сухой хвои

Место сбора	Аланин	Пролин	Серин	Треонин
Контроль	1±0	12±1	1±0	12±1
СК "Устье"	70±11*	126±14*	45±9*	28±3*
СК "Средний"	62±8*	85±8*	29±3*	24±3*
СК "Исток"	80±5*	170±8*	49±6*	32±5*
СК "Моргогор верхний"	91±15*	295±35*	57±8*	39±3*

Примечание – За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений. * Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$, $n=4$.

Одними из важнейших метаболитов, участвующих в защите хвойных растений при воздействии абиотических и биотических факторов среды, являются дитерпеновые смоляные кислоты (Langenheim, 1994; Keeling, Bohlmann, 2006). Показано, что в результате деятельности алмазодобывающего предприятия в хвое *L. gmelinii* наблюдалось повышение содержания таких дитерпеновых смоляных

кислот, как дегидроабиединовая, абиединовая, пимаровая, изопимаровая кислоты в 2.1÷5.8, 1.2÷1.8, 1.3÷1.6 и 1.9÷4.6 раз, соответственно (таблица 17).

Таблица 17 – Смоляные кислоты в хвое *Larix gmelinii* при воздействии алмазодобывающего предприятия, мкг/г сухой хвои

Место сбора	Дегидроабиединовая кислота	Абиединовая кислота	Пимаровая кислота	Изопимаровая кислота
Контроль	120±11	228±10	407±36	41±4
СК "Устье"	490±52*	314±39*	554±39*	174±19*
СК "Средний"	252±19*	268±18*	519±48*	77±6*
СК "Исток"	309±28*	293±28*	571±60*	84±7*
СК "Моргогор верхний"	695±53*	408±51*	636±73*	189±12*

Примечание – За 1 мг принят 1 мг TMS-производных идентифицированных соединений. * Различия статистически значимы по сравнению с контролем при $p \leq 0.05$, $n=4$.

Выявлена прямая корреляция между содержанием дегидроабиединовой ($r=0.91$; $P=0.03$), абиединовой ($r=0.89$; $P=0.05$), пимаровой ($r=0.97$; $P=0.01$), изопимаровой ($r=0.89$; $P=0.05$) кислот и суммарным содержанием элементов-поллютантов. Повышение содержания смоляных кислот в хвое при воздействии алмазодобывающего предприятия обусловлено тем, что они могут участвовать в связывании тяжелых металлов за счет наличия карбоксильных групп (Yang et al., 2000).

Проведенные исследования показали, что деятельность алмазодобывающей компании не оказала существенного влияния на характеристики древостоя на изучаемых участках Арктической зоны. Но в то же время, содержание таких элементов-поллютантов, как Si, Ca, Fe, Mn, Al, Na, Sr, Ba, Zn, Pb, Ni, V, в хвое *L. gmelinii* значительно выше по сравнению с контрольной зоной. На загрязненных участках выявлено более интенсивное перекисное окисление липидов, что приводит к меньшему содержанию низкомолекулярных антиоксидантов: флавоноидов, α -токоферола, а также свободных ненасыщенных жирных кислот. Биохимическая адаптация лиственницы к техногенной нагрузке приводит к более высокому содержанию аминокислот, прежде всего аланина, пролина, серина, треонина, и к более интенсивному процессу клеточного дыхания. Показано, что

проникновение поллютантов в хвою *L. gmelinii* вызывало ответные биохимические реакции утолщения клеточной стенки растения. Это описывает причину более высокого содержания фруктозы, глюкозы, маннозы, галактозы, сахарозы, пинитола, которые присутствовали в образцах, отобранных на загрязненных территориях. Роль дитерпеновых смоляных кислот в хвое лиственницы, по-видимому, заключалась в связывании и выведении загрязняющих веществ из растения, поэтому на загрязненных участках их было обнаружено повышенное количество. Несмотря на то, что деятельность алмазодобывающего предприятия не вызвала заметного изменения древостоя, были обнаружены изменения на биохимическом уровне, свидетельствующие об адаптивных изменениях метаболизма *L. gmelinii* в условиях техногенного загрязнения. По-видимому, благодаря биохимической адаптации *L. gmelinii* сохраняет способность произрастать в Арктике, на территориях, подверженных техногенному загрязнению в результате деятельности алмазодобывающего предприятия. Можно предположить, что современное техногенное воздействие недостаточно интенсивно, чтобы нарушить рост лесов на этих территориях.

Показано, что при техногенном воздействии цементного завода и алмазодобывающего предприятия степень пылевого загрязнения по сумме элементов-поллютантов в хвое рода *Larix* варьируется примерно на одном уровне. При загрязнение цементной пылью максимальное повышение концентрации в хвое рода *Larix* отмечено по Ti - в 37 раз, а при деятельности алмазодобывающего предприятия по Mn - в 13 раз. Пылевое загрязнение цементного завода приводило к снижению интенсивности клеточного дыхания, в результате закупоривания устьиц хвои, а при воздействии алмазодобывающего предприятия наблюдалась обратная ответная реакция, которая заключалась в активации процессов цикла трикарбоновых кислот. Такие эффекты могут быть связаны с природой пылевого загрязнения. Так известно, что интоксикация TiO₂ способствует ингибированию транспирации и роста листьев (Asli, Neumann, 2009). Пылевое загрязнение цементного завода и алмазодобывающего предприятия приводило к повышению интенсивности ПОЛ в хвое рода *Larix*, но ответные реакции антиоксидантной

системы были различными: в первом случае недостаточно компенсаторной, во втором – гиперкомпенсаторной, что, по-видимому, зависит от природы техногенного загрязнения. Показана также неспецифическая ответная реакция рода *Larix* при воздействии пылевого загрязнения, которая проявляется в утолщении клеточной стенки и увеличении содержания дитерпеновых кислот.

Выводы

1. Эколого-географические особенности условий произрастания деревьев рода *Larix* оказывают влияние на распределение метаболомов хвои, полученных методом главных компонент, которые группируются в соответствии с флористическими районами Якутии. Установлено, что метаболомы хвои, коры и шишек *L. gmelinii* и *L. cajanderi*, произрастающих в однотипных условиях Центральной Якутии, не отличаются по своему химическому составу. Это позволяет предположить, что *L. gmelinii* и *L. cajanderi* являются хемотаксономически близкими видами в роду *Larix*.

2. В результате адаптации *L. cajanderi* к экстремальным климатическим условиям Якутии накопление запасных веществ в период вегетации происходит в форме водорастворимых полисахаридов в клетках паренхимы в древесине ствола. В осенний период при подготовке к переходу в состояние зимнего покоя накопленные запасные водорастворимые полисахариды подвергаются ферментативному гидролизу до олигосахаридов, которые, обладая криопротекторными свойствами, способствуют защите организма при воздействии абиотического фактора Якутии - экстремально низких зимних температур. Одной из основных криопротекторных функций в камбии ствола *L. cajanderi* выполняет раффиноза, содержание которой возрастает в осенний период в 3.3÷4.8 раза перед переходом в состояние зимнего покоя.

3. Интенсивное накопление дигидрокверцетина в хвое наблюдалось в начале июня, что вызвано его защитными функциями от абиотического фактора высоких широт - УФ-излучения в период длинного светового дня, а также от биотического фактора - патогенных бактерий (как активнейшего антиоксиданта) на ранних стадиях формирования фотосинтезирующего органа. Накопление и хранение ДКВ в *L. cajanderi* происходит в комле – органе дерева, который в первую очередь контактирует с фитопатогенной бактериальной микрофлорой. Показано, что по мере увеличения широты на территории Якутии в хвое рода *Larix* повышается содержание смоляных кислот и флавоноидов, что так же свидетельствует об их защитной функции от УФ-излучения.

4. При поражении *L. cajanderi* эпифитным лишайником *Evernia esorediosa* (биотический фактор) наблюдалась миграция усниновой кислоты в луб, корни и хвою дерева, в результате которой происходило угнетение фотосинтеза, клеточного дыхания и окислительного фосфорилирования, и формировалась неспецифическая ответная реакция в хвое, заключающаяся в повышении синтеза терпенов, смоляных кислот. Установлено, что деревья *L. cajanderi*, пораженные эпифитным лишайником *E. esorediosa*, имеют более низкие параметры радиального и верхушечного роста, что вызвано угнетением биоэнергетических процессов, вследствие аллелопатического эффекта усниновой кислоты.

5. Техногенное загрязнение алмазодобывающего предприятия и цементного завода вызывает изменения биохимических процессов в хвое рода *Larix*, в результате которых изменяется адаптивный потенциал организма к данным загрязнениям. Показано, что проникновение элементов-поллютантов в хвою рода *Larix* в результате пылевого загрязнения от обоих изученных источников вызывает неспецифические ответные реакции, которые проявляются в повышении интенсивности ПОЛ, утолщении клеточной стенки и увеличении содержания смоляных кислот. В результате загрязнения цементной пылью максимальное повышение концентрации в хвое рода *Larix* отмечено по Ti - в 37 раз, а при деятельности алмазодобывающего предприятия по Mn - в 13 раз. Пылевое загрязнение цементного завода и алмазодобывающего предприятия приводило к различным ответным реакциям антиоксидантной системы в тканях рода *Larix*, которое зависит от количественного и качественного состава элементов-поллютантов. В результате воздействия алмазодобывающего предприятия ответная реакция формировалась в режиме гиперкомпенсации, которая приводила к повышению адаптивного потенциала, при этом не ингибировались биоэнергетические процессы. Воздействие цементного завода, приводило к недостаточной компенсации: происходило ингибирование биоэнергетических процессов и снижался адаптивный потенциал. Таким образом, показано, что ответная реакция деревьев рода *Larix* на техногенное воздействие

алмазодобывающего предприятия и цементного завода зависит от природы пылевого загрязнения.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

ПОЛ - перекисное окисление липидов

ЖК - жирная кислота

ТМС - триметилсилил производные

ГХ-МС - газовая хромато-масспектрометрия

МДА - малоновый диальдегид

ТБК- тиобарбитуровая кислота

ЭДТА - этилендиаминтетрауксусная кислота

АЭС ИСП - атомно-эмиссионный спектрометр с индуктивно связанной плазмой

ВЭЖХ - высокоэффективная жидкостная хроматография

УЗ - ультразвуковая баня

УФ-излучение - ультрафиолетовое излучение

ИБПК СО РАН – Институт биологических проблем криолитозоны Сибирского отделения Российской академии наук

РСА - principal component analysis (метод главных компонент)

ДКВ - дигидрокверцетин

АТФ - аденозинтрифосфорная кислота

АФК - активная форма кислорода

СОД - супероксиддисмутаза

УК - усниновая кислота

ВРПС – водорастворимый полисахарид

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абаимов, А.П. *Larix gmelinii* и *Larix cajanderi* / А.П. Абаимов, И.Ю. Коропачинский – Новосибирск: Наука, 1984. – 120 с.
2. Абаимов, А.П. Леса Красноярского Заполярья / А.П. Абаимов, А.И. Бондарев, О.А. Зырянова, С.А. Шитова. – Новосибирск: Наука, Сибирское предприятие РАН, 1997. – 208 с.
3. Азаров, В.Н. О загрязнении мелкодисперсной пылью воздушной среды городских территорий / В.Н. Азаров, Н.А. Маринин, Н.С. Барикаева, Т.Н. Лопатина // Биосферная совместимость: человек, регион, технологии. – 2013. – Т. 1. – С. 30-34.
4. Алаудинова, Е.В. Водорастворимые вещества лиственницы сибирской: особенности сезонного изменения состава и содержания / Е. В. Алаудинова, П.В. Миронов, В.В. Тарнопольская, А.С. Саволайнен // Новые достижения в химии и химической технологии растительного сырья: матер. VII всерос. конф. с междунар. участием. – Барнаул.: Изд-во АГУ, 2017. – С. 42-43.
5. Алаудинова, Е.В. Липиды меристем лесообразующих хвойных пород центральной Сибири в условиях низкотемпературной адаптации. 3. Особенности обмена нейтральных липидов меристем почек *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* L. и *Pinus silvestris* L / Е.В. Алаудинова, В.А. Поваляева, П.В. Миронов // Химия растительного сырья. – 2010. – № 1. – С. 67-74.
6. Алаудинова, Е.В. Сезонные изменения содержания воды в меристематических тканях почек *Picea obovata* L. и *Pinus sylvestris* L. и её распределение в клетках / Е.В. Алаудинова, С.Ю. Симкина, П.В. Миронов // Хвойные бореальной зоны. – 2007. – Т. 24. – №. 4-5. – С. 487-491.
7. Алексеев, В.Г. Устойчивость растений в условиях Севера: эколого-биохимические аспекты. – Новосибирск, 1994. – 152 с.
8. Андреев, М.П. Флора лишайников России: Род *Protoparmelia*, семейства *Coenogoniaceae*, *Gyalectaceae* и *Umbilicariaceae*. / М.П. Андреев, Д.Е. Гимельбрант. – Изд: Товарищество научных изданий КМК, 2017.

9. Барченков, А. П. Изменчивость генеративных органов лиственниц Гмелина и Каяндера в Восточной Сибири / А.П. Барченков, Л.И. Милютин // Хвойные бореальной зоны. – 2008. – Т. 25. – № 1–2. – С. 37–43.
10. Белых, О. Оценка эффективности инструментов реализации принципов устойчивого управления лесными системами в Восточной Сибири / О. Белых, Г. Д. Русецкая // Лесной вестник/Forestry bulletin. – 2019. – Т. 23. – №. 1. – С. 5-13.
11. Бенькова, А.В. Моделирование динамики неттопродуктивности хвойных в пределах циркумполярного кольца и Средней тайги: автореф.дисс.канд.биол.наук: спец. 03.00.28 / А.В. Бенькова. – Красноярск: Институт леса СО РАН, 2003. – 19 с.
12. Бенькова, В. Е. Особенности строения древесины северных популяций сибирских видов лиственницы / В.Е. Бенькова, А.В. Бенькова // Лесоведение. – 2006. – № 4. – С. 28-36.
13. Бобров, Е.Г. История и систематика лиственниц / Е.Г. Бобров. – Л., 1972. – 96 с.
14. Бобров, Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР / Е.Г. Бобров. – Л.: Наука, 1978. – 189 с.
15. Бобров, Е.Г. Основные хвойные леса Советского Союза / Е.Г. Бобров. – Л.: Наука, 1978.
16. Бязров, Л.Г. Лишайники в экологическом мониторинг / Л.Г. Бязров. – М.: Изд Научный Мир, 2002. – 336 с.
17. Бязров, Л.Г. Лишайниковые консорции в широколиственно-хвойных лесах Подмосковья / Л.Г. Бязров, Л.Н. Медведев, Н.М. Чернова // Биогеоценологические исследования в широколиственно-еловых лесах: сб. ст. – М., 1971. – С. 252-270.
18. Ваганов, Е.А. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской субарктике / Е.А. Ваганов., С.Г. Шиятов, В.С. Мазепа. – Новосибирский филиал Федерального государственного унитарного предприятия" Академический научно-издательский и книгораспространительский центр "Наука", 1996. – 244 с.

19. Ваганов, Е.А. Значение раннелетней температуры и сроков схода снежного покрова для роста деревьев в субарктике Сибири / Е.А. Ваганов, А.В. Кирдянов, П.П. Силкин // Лесоведение. – 1999. – № 6. – С. 3-14.
20. Ваганов, Е.А. Сезонный рост и структура годичных колец лиственницы на северном пределе леса / Е.А. Ваганов, Л.Г. Высоцкая, А.В. Шашкин // Лесоведение. – 1994. – № 5. – С. 3-15.
21. Вершинина, С.Э. Анализ состава растительного сырья *Cetraria laevigata* Rassad. 1945 и *C. islandica* (L.) Ach/1803 (*Parmeliaceae, lichens*) / С.Э. Вершинина, К.Е. Вершинин, О.Ю. Кравченко // Вест. ИГСХА. - 2010. - № 41. - С. 13–21.
22. Ветрова, В.П. Изменчивость и дифференциация *Larix cajanderi*, *L. dahurica* и *L. sibirica* по форме семенных чешуй шишек / В.П. Ветрова, Н.В. Синельникова, А.П. Барченков // Turczaninowia. – 2018. – Т. 21 – № 2. – С. 86-100.
23. Ветчинникова, Л.В. Особенности накопления тяжелых металлов в листьях древесных растений на урбанизированных территориях в условиях севера / Л.В. Ветчинникова, Т.Ю. Кузнецова, А.Ф. Титов // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2013. – №. 3. – С. 68-73.
24. Владимиров, Ю.А. Перекисное окисление липидов в биологических мембранах / Ю.А. Владимиров, А.И. Арчаков. – М.: Наука, 1972. – 252 с.
25. Вольперт, Я.Л. Основные факторы воздействия горнодобывающей промышленности на биологические ресурсы (на примере Якутии) / Я.Л. Вольперт, Е.Г. Шадрин // Альманах современной науки и образования. – 2007. – №. 6. – С. 31-33.
26. Воробьев, Д.П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока / Д.П. Воробьев. – М.: Наука, 1968.
27. Галиновский, В.И. Лиственничные леса Восточной Сибири / В.И. Галиновский // Лесная индустрия. – 1938. – №4. – С. 45-48.
28. Гозин, А.А. Влияние экологических факторов на накопление биологически активных веществ в бруснике / А.А. Гозин // Экология. – 1972. – №. 1. – С. 45-47.

29. Голлербах, М.М. Водоросли. Лишайники / Под ред. М.М. Голлербаха – М.: Просвещение, 2000. – Т. 3. – 487 с.
30. Граскова, И. А. Динамика сезонных изменений жирнокислотного состава, степени ненасыщенности жирных кислот и активности ацил-липидных десатураз в тканях некоторых лекарственных растений, произрастающих в условиях Предбайкалья / И.А. Граскова, Л.В. Дударева, М.А. Живетьев, А.В. Столбикова, Н.А. Соколова, В.К. Войников // Химия растительного сырья. – 2011. - № 4. – С. 223-230.
31. Граскова, И.А. Динамика сезонных изменений жирнокислотного состава, степени ненасыщенности жирных кислот и активности ацил-липидных десатураз в тканях некоторых лекарственных растений, произрастающих в условиях Предбайкалья / И.А. Граскова, Л.В. Дударева, М.А. Живетьев, А.В. Столбикова, Н.А. Соколова, В.К. Войников // Химия растительного сырья. – 2011. – №. 4. – С. 223-230.
32. Дадыкин, В.Н. Особенности поведения растений на холодных почвах / В.Н. Дадыкин. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – 279 с.
33. Дохунаев, В.Н. Корневая система растений в мерзлотных почвах Якутии / В.Н. Дохунаев. – Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1988. – 176 с.
34. Дылис, Н.В. Лиственница Сибири и Дальнего Востока / Н.В. Дылис. – М., 1961. – 209 с.
35. Егоров, А.Д. Витамин С и каротин в растительности Якутии / А.Д. Егоров. - М.: Изд-во АН СССР, 1954. - 246 с.
36. Ежкин, А.К. Эпифитный лишайниковый покров темнохвойных лесов юга Сахалинской области в районах техногенного и природного загрязнения: автореф.дисс.канд.биол.наук: спец. 03.02.08 / А.К. Ежкин. – СПб.: Ботан. ин-т им. ВЛ Комарова РАН, 2016. – 29 с.
37. Ефимов, А.И. Мерзлотные условия Центральной Якутии / А.И. Ефимов // Материалы о природных условиях и сельском хозяйстве Центральной Якутии. – 1954. – №. 1. – С. 222-233.

38. Журавлев, Ю.Н. ДНК-полиморфизм / Ю.Н. Журавлев, М.М. Козыренко, Е.А. Васюткина, И.Ю. Адрианова, Е.В. Артюкова, Г.Д. Реунова // Биоразнообразие лиственниц Азиатской России. – Новосибирск: ГЕО, 2010. – С. 72–91.
39. Журавская, А.Н. Адаптация к экстремальным условиям среды и радиочувствительность растений Якутии / А.Н. Журавская // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2012. – Т. 52. – №. 4. – С. 381-381.
40. Загирова, С.В. Современные представления о структуре и функционировании фотосинтетического аппарата у хвойных растений на Севере / С.В. Загирова // Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. – 2009. – № 6. – С. 2-5.
41. Запрометов, М.Н. Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях / М.Н. Запрометов. – М.; Наука, 1993. – 230 с.
42. Захарова В.И. Разнообразие растительного мира Якутии / В.И. Захарова, Н.С. Данилова. – Новосибирск, 2005. – 328 с.
43. Изюменко, С.А. Климат Якутска. Якутское террит. упр. по гидрометеорологии и контролю природ. среды, Якутская гидрометеорол. Обсерватория / С.А. Изюменко, З.И. Мещерякова, Л.И. Сазонова, Н.Р. Мяркяннов, В.К. Бекетов, В.М. Пивкин, Л.Ф. Черненко, и др.; под ред. Ц.А. Швер, С.А. Изюменко – Л.: Гидрометеоиздат, 1982.
44. Ильин, В.Б. Тяжелые металлы в системе почва–растение / В.Б. Ильин. – Новосибирск: Наука, 1991. – 151 с.
45. Исаев А.П. Особенности роста лиственницы Каяндера у северной границы ареала на острове Тит-Ары (низовья р. Лены) / А.П. Исаев, Л.П. Габышева, Л.Г. Михалева // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2009. – Т. 114. – №. 3 S1-3. – С. 59-62.
46. Исаев, А.П. Естественная и антропогенная динамика лиственничных лесов криолитозоны: дисс.д-ра биол.наук: спец. 03.02.08 / А.П. Исаев – Якутск, 2011. – С. 70-113.

47. Исаев, А.П. Лес и вечная мерзлота: Особенности состава и структуры лесов мерзлотного региона, проблемы рационального ведения хозяйства и охраны / Отв. ред. А.П. Исаев. – Якутск: Якутский госуниверситет, 2000. – 190 с.
48. Кабанов, Н.Е. Хвойные деревья и кустарники Дальнего Востока / Н.Е. Кабанов. – М.: Наука, 1977.
49. Карпель, Б.А. Плодоношение лиственницы даурской в Якутии / Б.А. Карпель, Н.С. Медведева. – Новосибирск: Наука, 1977. – 118 с.
50. Кершенгольц, Б.М. Неспецифические биохимические механизмы адаптации организмов к экстремальным условиям среды / Б.М. Кершенгольц // Наука и образование. – 1996. – №3. – С. 130–138.
51. Колесников, Б.П. К систематике и истории развития лиственниц секции *Pauciseriales Patshke* / Б.П. Колесников // Материалы по истории флоры и растительности СССР. – М.–Л., 1946. – Вып. 2. – С. 21–86.
52. Кондратьев, К.Я. Изменение глобального климата: реальность, предположения и вымысел / К.Я. Кондратьев // Исследование Земли из космоса. – 2002. – Т. 1. – С. 3–31.
53. Коропачинский, И.Ю. Голосеменные / И.Ю. Коропачинский // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. – 1989 – Т. 4. – С. 9–25.
54. Коропачинский, И.Ю. Древесные растения азиатской России / И.Ю. Коропачинский, Т.Н. Встовская. – Наука, 2002.
55. Косулина, Л.Г. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды / Л.Г. Косулина, Э.К. Луценко, В.А. Аксенова. – Ростов-на-Дону: Изд Ростовского университета, 1993. – 240 с.
56. Крамер, П.Д. Физиология древесных растений / П.Д. Крамер, Т.Т. Козловский. – М.: Лесн. промышленность, 1983. – 484 с.
57. Кременецкий, К.В. Об изменении северной границы ареалов некоторых видов деревьев и кустарников в голоцене / К.В. Кременецкий, Г.М. МакДональд, Р.О. Галабала, А.С. Лавров, О.А. Чычагова, К.Е. Пустовойтов // Ботанический журнал. – 1996. – Т. 81. – №4. – С. 10–25.

58. Кривова З.В. Влияние фосфорного голодания на жирнокислотный состав штаммов рода *Vischeria* / З.В. Кривова, Е.И. Мальцев, М.С. Куликовский // Вопросы современной альгологии. – 2021. – Т. 26. – №2. – С. 159–163.

59. Крылова, И.Л. Влияние экологических факторов на содержание эфирного масла и дубильных веществ в листьях багульника болотного / И.Л. Крылова, Л.И. Прокошева // Растительные ресурсы. – 1979. – Т. 15. – №. 4. – С. 585-583.

60. Куделя, В.А. Лиственничные древостой Центральной Якутии (строение, товарность, особенности таксации) / В.А. Куделя. – Красноярск: ИЛИД им. В.Н. Сукачева СО АН СССР, 1988. – 220 с.

61. Ларионова, А.Я. Генетический полиморфизм лиственниц. Изоэнзимный полиморфизм / А.Я. Ларионова, Н.В. Орешкова // Биоразнообразие лиственниц Азиатской России. – Новосибирск: ГЕО, 2010. – С. 51–71.

62. Лесной фонд России. Справочник. Книга для Лесного фонда Российской Федерации. Всероссийский научно-информационный центр лесных исследований Федеральной службы леса. – М.: Рослесхоз, 1999. – 280 с.

63. Лукаткин, А.С. Вклад окислительного стресса в развитие холодового повреждения в листьях теплолюбивых растений. 3. Повреждение клеточных мембран при охлаждении теплолюбивых растений / А.С. Лукаткин // Физиология растений. – 2003. – Т. 50. – С. 271-274.

64. Лыткина, Л.П. Дальность разлета семян лиственницы в лесах Якутии / Л.П. Лыткина, А.П. Исаев, И.И. Чикидов // Наука и образование. – 2005. – №2. – С. 16–17.

65. Лыткина, Л.П. Лесовосстановление на гарях Ленно-Амгинского междуречья (Центральная Якутия) / Л.П. Лыткина. – Новосибирск: Наука, 2010. – 118 с.

66. Максимов, Т. Х. Эколого-физиологические особенности фотосинтеза лиственницы Каяндера в криолитозоне / Т.Х. Максимов, А.П. Максимов, А.В. Кононов, А. Сугимото, А.Й. Долман, Э.Й. Мурс, Б.И. Иванов // Лесоведение. – 2005. – №. 6. – С. 3-10.

67. Максимов, Т.Х. Круговорот углерода в лиственничных лесах якутского сектора криолитозоны: дисс.д-ра биол.наук: спец. 03.00.16 / Т.Х. Максимов. – Красноярск, 2007. – 88 с.
68. Медведева, Н.С. Морфогенез генеративных органов лиственницы даурской в Северной Якутии / Н.С. Медведева // Половая репродукция хвойных. – Новосибирск: Наука, 1973. – Т.1. – С. 122-123.
69. Медведева, Н.С. Плодоношение лиственницы даурской на севере Якутии / Н.С. Медведева // Исследования растительности и почв в лесах Северо-Востока СССР. – Якутск: Кн. изд-во, 1971. – С. 69-75.
70. Меркурьев, А.Н. Проблемы обогащения алмазосодержащих песков на россыпных месторождениях Северо-Западного региона Якутии на примере работы АО " Алмазы Анабара" / А.Н. Меркурьев, А.И. Матвеев // Горный информационно-аналитический бюллетень. – 2018. – № 12. – С. 185–191.
71. Мощенская, Ю.Л. Роль сахарозосинтазы в акцепторных органах древесных растений / Ю.Л. Мощенская, Н.А. Галибина, Л.Л. Новицкая, К.М. Никерова // Физиология растений. – 2019. – Т.66. – № 1. – С. 13-25. – DOI: 10.1134/S0015330319010111
72. Неверова, Н.А. Исследование основных практически значимых экстрактивных веществ в ядровой древесине *Larix cajanderi* Mayr. / Н.А. Неверова, А.А. Левчук, Е.Н. Медведева, Л.А. Остроухова, Н.А. Онучина, В.А. Бабкин, Г.М. Голобкова // Химия растительного сырья. – 2014. – №4. – С. 45–54. – DOI: 10.14258/jscrpm.1304045.
73. Николаев, А.Н. Влияние гидродинамического режима мерзлотных почв на радиальный прирост лиственницы и сосны в Центральной Якутии / А.Н. Николаев, П.П. Федоров, А.Р. Десяткин // Сибирский экологический журнал. – 2011. – Т. 18. – №.2. – С. 189-201.
74. Николаев, А.Н. Дендрохронологический анализ природных процессов в криолитозоне: на примере Центральной Якутии: дисс.д-ра биол.наук: спец. 03.02.08 / А.Н. Николаев – Якутск, 2011. – 366 с.

75. Николаев, А.Н. Радиальный прирост лиственницы в Центральной Якутии в связи с изменением климата за последние 120 лет / А.Н. Николаев, А.П. Исаев, П.П. Федоров // Экология. – 2011. – №4. – С. 243–250.
76. Нохсоров, В.В. Свободные жирные кислоты и адаптация организмов к холодному климату Якутии / В.В. Нохсоров, Л.В. Дударева, В.А. Чепалов, В.Е. Софронова, В.В. Верхотуров, А. Перк, К.А. Петров // Вестник БГСХА им. ВР Филиппова. – 2015. – Т. 38. – №1. – С. 127–134.
77. Олесова, Л.Д. Изменение микроэлементного состава волос жителей алмазодобывающего города Республики Саха (Якутия) / Л.Д. Олесова, З.Н. Кривошапкина, Г.Е. Миронова // Здоровье и окружающая среда. – 2009. – №. 13. – С. 395-399.
78. Орлова, Л.В. Конспект дикорастущих и некоторых интродуцированных видов рода *Larix* Mill. (*Pinaceae*) флоры Восточной Европы / Л.В. Орлова // Новости сист. высш. раст. – 2012. – Т. 43. – С. 5–19.
79. Пестерев, А.П. Почвенный покров Западной Якутии / А.П. Пестерев // Вестник СВФУ. – 2013. – №3. – С. 10–17.
80. Петров, И.А. Оценка воздействия климатических изменений на древесные растения в горах Алтае-Саянского региона: дисс.канд.биол.наук: спец. 03.02.08 / И.А. Петров. – Красноярск, 2016. – 144 с.
81. Петров, К.А. Древесные растения Якутии и низкотемпературный стресс / К.А. Петров, В.Е. Софронова, В.В. Бубякина, А.А. Перк, Т.Д. Татаринова, А.Г. Пономарев, В.А. Чепалов, Ж.М. Охлопкова, И.В. Васильева, Т.Х. Максимов // Физиология растений. – 2011. – Т. 58. – №. 6. – С. 866-874.
82. Петрова, Н.В. Особенности метаболомного профиля на разных стадиях онтогенеза *Prunella vulgaris* (*Lamiaceae*) при выращивании в климатической камере / Н.В. Петрова, К.В. Сазанова, Н.А. Медведева, А.Л. Шаварда // Химия растительного сырья. – 2018. – №. 3. – С. 139–147. – <https://doi.org/10.14258/jcprm.2018033798>.
83. Поздняков, Л.К. *Larix dahurica* / Л.К. Поздняков. – М.: Наука, 1975. – 310 с.

84. Поздняков, Л.К. Гидроклиматический режим лиственничных лесов Центральной Якутии / Л.К. Поздняков. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 147 с.
85. Поздняков, Л.К. Лес на вечной мерзлоте / Л.К. Поздняков. – Новосибирск: Наука. 1983. - 96 с.
86. Поздняков, Л.К. Леса верхнего течения Яны / Л.К. Поздняков // Тр. Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1961б. – Вып. 7. – С. 162-242.
87. Поздняков, Л.К. Лиственничные и сосновые леса верхнего Алдана / Л.К. Поздняков. – М.: Изд-во АН СССР, 1961а. – 175 с.
88. Поздняков, Л.К. Сортиментные и товарные таблицы для даурской лиственницы / Л.К. Поздняков // Технические правила отпуска леса. – Якутск, 1946.
89. Полозова, Т.Г. О самых северных местонахождениях лиственницы (*Larix dahurica* Turcz.) и кустарной ольхи (*Alnaster fruticosus* Ldb.) в низовьях реки Лены / Т.Г. Полозова // Материалы по растительности Якутии. – 1961. – С. 291-294.
90. Попов, В.Н. Перекисное окисление липидов при низкотемпературной адаптации листьев и корней теплолюбивых растений табака / В.Н. Попов, О.В. Антипина, Т.И. Трунова // Физиология растений. - 2010. - Т. 57. - С. 153-157.
91. Порядина, Л.Н. Новые виды лишайников Центрально-Якутского флористического района / Л.Н. Порядина // Turczaninowia. – 2020. - Т. 23. - №. 1. - С. 99–109. – DOI: 10.14258/turczaninowia.23.1.10.
92. Прокопьев, И.А. Влияние городского техногенного загрязнения на морфологические, биохимические характеристики и семенную продуктивность ромашки аптечной / И.А. Прокопьев, Г.В. Филиппова, А.А. Шеин, Д.В. Габышев // Экология. – 2014. – №. 1. – С. 22-29.
93. Прокопьев, И.А. Влияние техногенного пылевого загрязнения на изменение физиолого-биохимических адаптаций и радиоустойчивость семенного потомства клоповника безлепестного (*Lepidium apetalum* Wild.) / И.А. Прокопьев, А.Н. Журавская, Г.В. Филиппова // Сибирский экологический журнал. – 2013. – Т. 20. – №. 2. – С. 248-253.

94. Саввинов, Д.Д. Распределение корневой системы лиственницы даурской в почвах северной тайги Западной Якутии / Д.Д. Саввинов, В.Н. Дохунаев // Мерзлота и почва (Биология, химия и плодородие мерзлотных почв). – Якутск, 1972. – Вып.2. – С. 5-41.
95. Санников, С.Н. Лесные пожары как эволюционно-экологический фактор возобновления популяций сосны в Зауралье / С.Н. Санников // Горение и пожары в лесу. – Красноярск, 1973. – С. 236-277.
96. Санников, С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной / С.Н. Санников. – М.: Наука, 1992. – 262 с.
97. Северин, Е.С. Биохимия / Е.С. Северин. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2003. – 779 с.
98. Селочник, Н.Н. Факторы деградации лесных экосистем / Н.Н. Селочкин // Лесоведение. – 2008. - № 5. - С. 51-60.
99. Семёнова, Н.В. Особенности липидного состава каллусной ткани эмбрионных клеточных линий лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb: дисс.канд.биол.наук: спец. 1.5.21 / Н.В. Семенова. – Иркутск, 2022. – 174 с.
100. Семериков, В.Л. Структура изменчивости митохондриальной ДНК лиственниц Восточной Сибири и Дальнего Востока / В.Л. Семериков, М.А. Полежаева // Генетика. – 2007. – Т. 43. – №. 6. – С. 782-789.
101. Синельникова, Н.В. Морфологическая изменчивость лиственницы Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr) в Оротукской котловине (долина р. Колыма) / Н.В. Синельникова, М.Н. Пахомов // Turczaninowia. – 2011. – Т. 14. – №. 3. – С. 62–68.
102. Слепцов, И.В. Динамика накопления флавоноидов в листьях *Amaranthus retroflexus*, *Agastache rugosa* и *Thlaspi arvense*, собранных в Центральной Якутии / И.В. Слепцов, А.Н. Журавская // Химия растительного сырья. – 2016. – №. 3. – С. 67-72.
103. Соколова, С.В. Изучение кинетики поступления и превращения моносахаридов в клетках проводящих пучков *Beta vulgaris* / С.В. Соколова // Физиология растений. – 1972. – Т. 19. – №. 6. – С. 1282-1291.

104. Солодухин, Е.Д. Деревья, кустарники и лианы советского Дальнего Востока / Е.Д. Солодухин. — Уссурийск, 1962.
105. Соромотин, В.А. Влияние выбросов цементного завода на растительный покров Центральной Якутии (на примере Мохсоголлохского цементного завода): дисс.канд.биол.наук: спец. 03.00.16 / В.А. Соромотин. — Якутск, 2008. - 153 с.
106. Стариков, Г.Ф. Леса Магаданской области / Г.Ф. Стариков. — Магадан: Кн.изд-во, 1958. — 224 с.
107. Степанов, Г.М. Лесовозобновление на гарях в северной тайге Якутии: автореф.дисс.канд.с-х.наук: спец. 06.03.03 / Г.М. Степанов. — Красноярск, 1985. — 24 с.
108. Судачкова, Н.Е. Динамика неструктурных углеводов в хвое и лубе сосны обыкновенной и лиственницы сибирской в годичном цикле в условиях средней СИБИРИ / Н.Е. Судачкова, И.Л. Милютина, Л.И. Романова // Актуальные проблемы лесного комплекса. — 2011. — № 30. — С. 92-95.
109. Судачкова, Н.Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины / Н.Е. Судачкова. — 1977.
110. Судачкова, Н.Е. Непротеиногенные аминокислоты в тканях основных лесообразующих видов хвойных Сибири / Н.Е Судачкова, И.Л. Милютина, Л.И. Романова, К.О. Жданов // Хвойные бореальной зоны. — 2008. — Т. 25. — №. 3-4. — С. 216-222.
111. Сукачев, В.Н. К истории развития лиственниц / В.Н. Сукачев // Лесное дело. — М.-Л., 1924. — С. 12-44.
112. Сукачев, В.Н. О двух новых ценных для лесного хозяйства древесных породах / В.Н. Сукачев // Тр. и исслед. по лесн. хоз-ву и лесн. пром-сти. — 1931. — №. 10. — С. 12-18.
113. Сукачев, В.Н. Основы лесной биогеоценологии / АН СССР; под ред. В.Н. Сукачева, Н.В. Дылиса. — М.: Наука, 1964. — 574 с.

114. Сукачев, В.Н. Растительность верхней части бассейна р. Тунгира Олекминского окр., Якутской обл. (Фито-социологический очерк) / В.Н. Сукачев. – 1912. – С. 1-286.

115. Татарина, Т.Д. Дегидрины и устойчивость древесных растений к экстремальному климату криолитозоны / Т.Д. Татарина, А.Г. Пономарев, А.А. Перк, И.В. Васильева // Съезд и конференция проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 18-04-20028 и № 18-04-20023) и ФАНО России. – 2018. – С. 340.

116. Тимофеев, П.А. Леса среднетаежной подзоны Якутии / П.А. Тимофеев, А.П. Исаев, И.П. Щербаков и др. – Якутск: ЯНЦ СО РАН. – 1994. – 140 с.

117. Титов, А.Ф. Устойчивость растений к кадмию / А.Ф. Титов, Н.М. Казнина, В.В. Таланова. – Петрозаводск, Карельский научный центр РАН, 2012. – 54 с.

118. Тихомиров, Б.А. К характеристике лесных форпостов в низовьях р. Лены / Б.А. Тихомиров, В.С. Штепа // Ботан. журн. – 1956. – Т. 41. – № 8. – С. 1107-1122.

119. Тищенко, Н.Ф. Охрана атмосферного воздуха. Часть 1: выделение вредных веществ / Н.Ф. Тищенко, А.Н. Тищенко. – Л.: Химия, 1993. – 192с.

120. Трасс, Х.Х. Лишайниковые синусии как компонент биогеоценозов (экосистем) / Х.Х. Трасс // Проблемы изучения грибов и лишайников: сб. ст. – 1965. – С.207-211.

121. Тютюкова, Е.А. Влияние климатических факторов на физико-химические показатели древесины лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) в лесотундровом экотоне: дисс.канд.биол.наук: спец. 03.02.08 / Е.А. Тютюкова. – Томск, 2020. – 154 с.

122. Усенко, Н.В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока / Н.В. Усенко. — Хабаровск: Книжное издательство, 1984.

123. Уткин, А.И. Леса Центральной Якутии / А.И. Уткин. – М.: Наука, 1965. – 208с.

124. Уткин, А.И. Некоторые особенности распространения корневых систем древесных пород в холодных почвах / А.И. Уткин. – М.: Сообщения Ин-та леса АН СССР, 1958. – Вып. 9. – С. 64-71.
125. Уткин, А.И. О естественном возобновлении лиственницы даурской в Центральной Якутии / А.И. Уткин // Сообщения лаборатории лесоведения. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – Вып. 2. – С. 44-68.
126. Фельдман, Г.М. Передвижение влаги в талых и промерзающих грунтах / Г.М. Фельдман. – Наука. Сиб. отд-ние, 1988.
127. Филиппов, Э.В. Влияние малых концентраций ионов свинца и кадмия на развитие проростков ромашки лекарственной (*Matricaria chamomilla* L.) / Э.В. Филиппов, А.А. Шеин, И.А. Прокопьев, Г.В. Филиппова // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. – 2014. – №. 3 (75). – С. 95-99.
128. Фирсов Г.А. Род лиственница (*Larix* Mill., *Pinaceae*) в ботаническом саду Петра Великого / Г.А. Фирсов, Л.В. Орлова, А.Г. Хмарик // Природные системы и ресурсы. – 2016. – №. 1 (15). – С. 6-15.
129. Хантемиров, Р.М. Основные этапы развития древесной растительности на Ямале в голоцене / Р.М. Хантемиров, С.Г. Шиятов // Экология. – 1999. – № 3.
130. Харпухаева, Т.М. Сравнительное описание апотециев видов *Evernia mesomorpha* и *Evernia esorediosa* / Т.М. Харпухаева // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. – 2018. – №. 19. – С. 65-68.
131. Харук, В. И. Лиственничники лесотундры и климатические тренды / В.И. Харук, К.Д. Рэнсон, С.Т. Им, М.М. Наурзбаев // Экология. – 2006. – №. 5. – С. 323-331.
132. Харук, В.И. Проникновение вечнозеленых хвойных деревьев в зону доминирования лиственницы и климатические тренды / В.И. Харук, М.Л. Двинская, К.Д. Рэнсон, С.Т. Им // Экология. – 2005. – №. 3. – С. 186-192.
133. Храмченкова, О.М. Влияние экстрактов из лишайников на прорастание семян сосны обыкновенной // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. – 2018. – № 2(14). – С. 50-55.

134. Храмченкова, О.М. Неоднозначность влияния биомассы лишайника на всхожесть и первичный рост двудольных сорняков / О.М. Храмченкова, Е.С. Назар // Известия Гомельского государственного университета имени Ф. Скорины. Сер.: Естественные науки. - 2020. - № 3 (120). - С. 92-98.

135. Цветков, П.А. Пирогенные свойства лиственницы Гмелина в северной тайге Средней Сибири: автореф. дисс. д-ра биол. наук: спец. 06.03.03 / П.А. Цветков. – Красноярск, 2005. – 40 с.

136. Цветков, П.А. Пирофитность лиственницы Гмелина с позиций жизненных стратегий / П.А. Цветков // Экология. – 2004. – №4. – С. 259-265.

137. Чабаненко, С.И. Конспект флоры лишайников юга Российского Дальнего Востока / С.И. Чабаненко. – Владивосток: Дальнаука, 2002. – 232 с.

138. Черняева, Г.Н. Динамика содержания суммы фенольных соединений в коре *Abies sibirica* Ledeb / Г.Н. Черняева, Г.И. Перышкина // Растительные ресурсы. – 1997. – Т. 33. – №. 4. – С. 105-108.

139. Чугунов, Б.В. Возобновление леса в Юго-Западной Якутии / Б.В. Чугунов // Материалы о лесах Якутии. Труды ИБ ЯФ СО АН СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – Вып. 8. – С. 260-323.

140. Шадрина, Е.Г. Биоиндикационная оценка изменения качества окружающей среды в результате воздействия алмазодобывающих предприятий / Е.Г. Шадрина, Я.Л. Вольперт, Н.Н. Алексеева, В.А. Данилов, Т.М. Пудова // Горный журнал. – 2012. – №. 2. – С. 79-83.

141. Шадрина, Е.Г. Биоиндикация воздействия горнодобывающей промышленности на наземные экосистемы Севера / Е.Г. Шадрина, Я.Л. Вольперт, В.А. Данилов, Д.Я. Шадрин. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2003. – 110 с.

142. Шашурин, М.М. Изучение адаптивных возможностей растений в зоне техногенного воздействия / М.М. Шашурин, А.Н. Журавская // Экология. – 2007. - №. 2. – С. 93–98.

143. Шеин, А.А. Влияние техногенного загрязнения на содержание фотосинтетических пигментов и флавоноидов *Matricaria Chamomila* (Asteraceae) /

А.А. Шеин, И.А. Прокопьев, Г.В. Филиппова, А.Н. Журавская // Растительные ресурсы. – 2014. – Т. 50. – №. 2. – С. 235-241.

144. Шербакова, А.И. Биологически активные вещества лишайников / А.И. Шербакова, А.В. Коптина, А.В. Канарский // Лесной журнал. – 2013. – №. 3. – С. 7-16.

145. Шиятов, С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале / С.Г. Шиятов. – М.: Наука, 1986. – 136 с.

146. Шиятов, С.Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах полярного Урала под влиянием современных изменений климата: монография / С.Г. Шиятов. – Екатеринбург: УрО РАН, 2009. – 216 с.

147. Шиятов, С.Г. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале / С.Г. Шиятов, М.М. Терентьев, В.В. Фомин // Экология. – 2005. – №. 2. – С. 83-90.

148. Шурдук, И.Ф. Динамика основных таксационных показателей насаждений лиственницы даурской в южной Якутии / И.Ф. Шурдук // Повышение продуктивности лесов Сибири и Дальнего Востока. – Красноярск: СибТИ, 1974. – С. 72-74.

149. Шурдук, И.Ф. Как вести уход за лесом / И.Ф. Шурдук // Вечен ли лес на вечной мерзлоте: как организовать общественный мониторинг в лесах мерзлотной зоны. – Якутск: Изд-во Якут, ун-та, 1999. – С.101-108.

150. Шурдук, И.Ф. Строение, рост и товарность древостоев лиственницы Южной Якутии: автореф. дисс.канд.с-х.наук: спец. 06.03.02 / И.Ф. Шурдук. – Красноярск, 1979. – 21 с.

151. Щелчкова, М.В. Влияние пылевых выбросов цементного завода ОАО ПО “Якутцемент” на химические и микробиологические свойства мерзлотных почв / М.В. Щелчкова, М.С. Жерготова // Проблемы региональной экологии. – 2014. – №. 5. – С. 31–36.

152. Щербаков, И.П. Лесной покров Северо-Востока СССР / И.П. Щербаков. – Новосибирск: Наука, 1975. – 344 с.

153. Щербаков, И.П. О восстановлении лесной растительности на крайнем северном пределе в Евразии / И.П. Щербаков // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. и медицин. наук. – 1965. – №8. – Вып. 2. – С. 54-61.
154. Щербатюк, А.С. Видовая специфичность реакции фотосинтеза хвойных на факторы среды / А.С. Щербатюк, Г.Г. Суворова, Л.С. Янькова, Л.В. Русакова, Л.Д. Копытова // Лесоведение. – 1999. – Т. 5. – С. 41-49.
155. Abaimov, A.P. Variability and ecology of Siberian larch species / A.P. Abaimov, L.I. Milyutin, J.A. Lesinski, O. Martinsson, – 1998.
156. Abaimov, A.P. Siberian larch species and their evolutionary adaptation to wildfire stress / A.P. Abaimov // Larix-98. World resources for breeding, resistance and utilization. Abstracts. IUFRO Interdivisional Symposium, Sept. 1-5, 1998, Krasnoyarsk, Russia. Krasnoyarsk: IF SB RAS. 1998. – P. 18.
157. Abo-Khatwa, A.N. Lichen acids as uncouplers of oxidative phosphorylation of mouse-liver mitochondria / A.N. Abo-Khatwa, A.A. Al-Robai, D.A. Al-Jawhari // Nat. Toxins. - 1996. - Vol. 4. – P. 96–102.
158. Akula, R. Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants / R. Akula, G.A. Ravishankar // Plant signaling & behavior. – 2011. – Vol. 6. – №. 11. – P. 1720-1731.
159. Aroca, R. Photosynthetic characteristics and protective mechanisms against oxidative stress during chilling and subsequent recovery in two maize varieties differing in chilling sensitivity / R. Aroca, J.J. Irigoyen, M. Sanchez-Diaz // Plant Science. - 2001. - Vol. 161. - P. 719-726.
160. Aroca, R. Plant responses to drought stress and exogenous ABA application are modulated differently by mycorrhization in tomato and an ABA-deficient mutant (sitians) / R. Aroca, M. del Mar Alguacil, P. Vernieri, J.M. Ruiz-Lozano // Microbial ecology. – 2008. – Vol. 56. – P. 704-719.
161. Ascaso, C. Epiphytic *Evernia prunastri* (L.) Ach.: ultrastructural facts / C. Ascaso, C. Gonzalez, C. Vicente // Cryptogam. Bryol. Lichenologie. - 1980. - Vol. 1. - P. 45-51.

162. Ashworth, E. N. Seasonal variations in soluble sugars and starch within woody stems of *Cornus sericea* L / E.N. Ashworth, V.E. Stirm, J.J. Volenec // *Tree Physiology*. – 1993. – Vol. 13. – №. 4. – P. 379-388.
163. Asli S. Colloidal suspensions of clay or titanium dioxide nanoparticles can inhibit leaf growth and transpiration via physical effects on root water transport / S. Asli, P.M. Neumann // *Plant, cell & environment*. – 2009. – Vol. 32. – №. 5. – P. 577-584.
164. Avalos, A. The occurrence of lichen phenolics in the xylem sap of *Quercus pyrenaica*, their translocation to leaves and biological significance / A. Avalos, M.E. Legaz, C. Vicente // *Biochem. Syst. Ecol.* - 1986. - Vol. 14. - P. 381–384.
165. Banu, M.N.A. Proline and glycinebetaine ameliorated NaCl stress via scavenging of hydrogen peroxide and methylglyoxal but not superoxide or nitric oxide in tobacco cultured cells / M.N.A. Banu, M.A. Hoque, M. Watanabe-Sugimoto, M.M. Islam, M. Uraji, K. Matsuoka, Y. Murata // *Bioscience, biotechnology, and biochemistry*. – 2010. – Vol. 74. – №. 10. – P. 2043-2049.
166. Begum, S. Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: understanding the role of temperature in wood formation of trees / S. Begum, S. Nakaba, Y. Yamagishi, Y. Oribe, R. Funada // *Physiologia plantarum*. – 2013. – Vol. 147. – №. 1. – P. 46-54.
167. Blokhina, O. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review / O. Blokhina, E. Virolainen, K.V. Fagerstedt // *Annals of botany*. – 2003. – Vol. 91. – №. 2. – P. 179-194.
168. Bonnier, G. Recherches sur la synthèse des lichens / G. Bonnier. – E. Martinez, 1889.
169. Brodo, I.M. A new species of the lichen genus *Sulcaria* (*Ascomycotina, Alectoriaceae*) from California / I.M. Brodo // *Mycotaxon*. – 1986. – Vol. 27. – P. 113-117.
170. Bryant, G. Membrane behaviour in seeds and other systems at low water content: the various effects of solutes / G. Bryant, K.L. Koster, J. Wolfe // *Seed Science Research*. – 2001. – Vol. 11. – №. 1. – P. 17-25.

171. Caffrey, M., Fonseca V., Leopold A. C. Lipid-sugar interactions: relevance to anhydrous biology / M. Caffrey, V. Fonseca, A.C. Leopold // *Plant Physiology*. – 1988. – Vol. 86. – №. 3. – P. 754-758.
172. Caldwell, M.M. Internal filters: prospects for UV-acclimation in higher plants / M.M Caldwell, R. Robberecht, S.D. Flint // *Physiologia plantarum*. – 1983. – Vol. 58. – №. 3. – P. 445-450.
173. Chen, L.M. Copper Toxicity in Rice Seedlings: Changes in Antioxidative Enzyme Activities, H₂O₂ Level, and Cell Wall Peroxidase Activity in Roots / L.M. Chen, C.C. Lin, C.H. Kao // *Bot. Bull. Acad. Sinica*. – 2000. – Vol. 41. – P. 99-103.
174. Chinnusamy, V. Salt stress signaling and mechanisms of plant salt tolerance / V. Chinnusamy, J. Zhu, J.K. Zhu // *Genetic engineering: principles and methods*. – 2006. – P. 141-177.
175. Christensen, K.I. Coniferopsida / K.I. Christensen // *Flora Nordica*. – 2000. – Vol. 1. – C. 91-115.
176. Copeland, L. Enzymes of sucrose metabolism / L. Copeland // *Methods Plant Biochem*. - 1990. - Vol. 3. - P. 73–85.
177. Çırak, C. Secondary metabolites in *Hypericum perforatum*: variation among plant parts and phenological stages / C. Çırak, J. Radušienė, V. Janulis, L. Ivanauskas // *Botanica Helvetica*. - 2007. - Vol. 117. - №. 1. P. 29–36.
178. Dahham, S.S. The anticancer, antioxidant and antimicrobial properties of the sesquiterpene β -caryophyllene from the essential oil of *Aquilaria crassna* / S.S. Dahham, Y.M. Tabana, M.A. Iqbal, M.B. Ahamed, M.O. Ezzat, A.S. Majid, A.M Majid // *Molecules*. – 2015. – Vol. 20. – №. 7. – P. 11808-11829.
179. Deslauriers, A. Intra-annual cambial activity and carbon availability in stem of poplar / A. Deslauriers, A. Giovannelli, S. Rossi, G. Castro, G. Fragnelli, L. Traversi // *Tree physiology*. – 2009. – Vol. 29. – №. 10. – P. 1223-1235.
180. Devi, N. Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the Polar Urals treeline during the 20th century / N. Devi, F. Hagedorn, P. Moiseev, H. Bugmann, S. Shiyatov, V. Mazepa, A. Rigling // *Global Change Biology*. – 2008. – Vol. 14. – №. 7. – P. 1581-1591.

181. Dixit, V. Differential antioxidative responses to cadmium in roots and leaves of pea (*Pisum sativum* L. cv. Azad) / V. Dixit, V. Pandey, R. Shyam // *Journal of Experimental Botany*. – 2001. – Vol. 52, №. 358. – P. 1101-1109.
182. El-Shabrawi, H. Redox homeostasis, antioxidant defense, and methylglyoxal detoxification as markers for salt tolerance in Pokkali rice / H. El-Shabrawi, B. Kumar, T. Kaul, M.K. Reddy, S.L. Singla-Pareek, S.K. Sopory // *Protoplasma*. – 2010. – Vol. 245. – P. 85-96.
183. Endo, T. Inhibition of photosystem II of spinach by lichen-derived depsides / T. Endo, T. Takahagi, Y. Kinoshita, Y. Yamamoto, F. Sato // *Bioscience, biotechnology, and biochemistry*. – 1998. – Vol. 62. – №. 10. – P. 2023-2027.
184. Erdal, S. Effects of cement flue dust from a cement factory on stress parameters and diversity of aquatic plants / S. Erdal, A. Demirtas // *Toxicology and industrial health*. – 2010. – Vol. 26. – №. 6. – C. 339-343.
185. Estévez, M.P. Estudios morfológicos sobre *Evernia prunastri* de vida saprofítica / M.P. Estévez, O. MI, C. Vicente. – 1980. – Vol. 1. - P. 33–41.
186. Farjon, A. A bibliography of conifers: selected literature on taxonomy and related disciplines of the Coniferales / A. Farjon // (No Title). – 2005. – 211 p.
187. Farjon, A. An atlas of the world's conifers: an analysis of their distribution, biogeography, diversity and conservation status/ A. Farjon, D. Filler. – Brill, 2013. – 524 p
188. Farjon, A. World checklist and bibliography of conifers London: Royal Botanic Gardens / A. Farjon // Kew. – 2001. – 309 p.
189. Favero-Longo, S.E. Lichen-plant interactions / S.E. Favero-Longo, R. Piervittori // *Journal of Plant Interactions*. – 2010. – Vol. 5. – №. 3. – P. 163-177.
190. Fedorov, A.N. The influence of boreal forest dynamics on the current state of permafrost in Central Yakutia / A.N. Fedorov, P.Y. Konstantinov, N.F. Vasilyev, A.A. Shestakova // *Polar Science*. – 2019. – Vol. 22. – P. 100483.
191. Ferry, B.W. Air pollution and lichens / B.W. Ferry, M.S. Baddeley, D. L. Hawksworth. – Athlone Press of the University of London, 1973.

192. Fischer, C. Food reserves of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) I. Seasonal changes in the carbohydrate and fat reserves of pine needles / C. Fischer, W. Höll // Trees. – 1991. – Vol. 5. – P. 187-195.
193. Fraire-Velázquez, S. Abiotic stress in plants and metabolic responses / S. Fraire-Velázquez, V.E. Balderas-Hernández // Abiotic stress—plant responses and applications in agriculture. – 2013. – Vol. 1. – P. 25-48/
194. Frank, A.B. Über die geologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten (Cohn's) / A.B. Frank // Beitr. Zur Biol. Pflanz. – 1877. – Vol. 2. – P. 123-200.
195. Fritts, H.C. Tree Rings and Climate / H.C. Fritts. – London; NY; San Francisco: Acad. Press, 1976. – 576 p.
196. Garg, A.K. Trehalose accumulation in rice plants confers high tolerance levels to different abiotic stresses / A.K. Garg, J.K. Kim, T.G. Owens, A.P. Ranwala, Y.D. Choi, L.V. Kochian, R.J. Wu // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2002. – Vol. 99. – №. 25. – P. 15898-15903.
197. Giannopolitis, C.N. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants / C.N. Giannopolitis, S.K. Ries // Plant physiology. – 1977. – Vol. 59. – №. 2. – P. 309-314.
198. Gill, S.S. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants / S.S. Gill, N. Tuteja // Plant physiology and biochemistry. – 2010. – Vol. 48. – №. 12. – P. 909-930.
199. Gordon J. C. Seasonal course of photosynthesis, respiration, and distribution of ^{14}C in young *Pinus resinosa* trees as related to wood formation / J.C. Gordon, P.R. Larson // Plant Physiology. – 1968. – Vol. 43. – №. 10. – P. 1617-1624.
200. Goryachkina, O.V. Molecular cytogenetic analysis of Siberian *Larix* species by fluorescence in situ hybridization / O.V. Goryachkina, E.D. Badaeva, E.N. Muratova, A.V. Zelenin, // Plant Systematics and Evolution. – 2013. – Vol. 299. – P. 471-479.
201. Govaerts, R. World Checklist of *Pinaceae* / R. Govaerts, A. Farjon // Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. – 2010.

202. Graham, T.L. Flavonoid and isoflavonoid distribution in developing soybean seedling tissues and in seed and root exudates / T.L. Graham // *Plant physiology*. – 1991. – Vol. 95. – №. 2. – P. 594-603.
203. Gruber, A. Spatial and seasonal variations in mobile carbohydrates in *Pinus cembra* in the timberline ecotone of the Central Austrian Alps / A. Gruber, D. Pirkebner, W. Oberhuber, G. Wieser // *European Journal of Forest Research*. – 2011. – Vol. 130. – P. 173-179.
204. Hanin, M. Plant dehydrins and stress tolerance: versatile proteins for complex mechanisms // *Plant signaling & behavior*. – 2011. – Vol. 6. – №. 10. – P. 1503-1509.
205. Harborne, J.B. The flavonoids: advances in research. / J.B. Harborne, T.J. Mabry // London: Chapman and Hall. – 1980. – P. 155–167.
206. Hartig, T. Über die Bewegung des Saftes in Holzpflanzen / T. Hartig // *Bot. Zeit.* 1958. – Vol. 16. – P. 329-342.
207. Hartmann, H. Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees—from what we can measure to what we want to know / H. Hartmann, S. Trumbore // *New Phytologist*. – 2016. – Vol. 211. – №. 2. – P. 386-403.
208. He, Y.Y. UV-B-induced formation of reactive oxygen species and oxidative damage of the cyanobacterium *Anabaena* sp.: protective effects of ascorbic acid and N-acetyl-L-cysteine / Y.Y. He, D.P. Häder // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. – 2002. – Vol. 66. – №. 2. – P. 115-124.
209. Hoch, G. Non-structural carbon compounds in temperate forest trees / G. Hoch, A. Richter, C. Körner // *Plant, Cell & Environment*. – 2003. – Vol. 26. – №. 7. – P. 1067-1081.
210. Hoch, G. The carbon charging of pines at the climatic treeline: a global comparison / G. Hoch, C. Körner // *Oecologia*. – 2003. – Vol. 135. – P. 10-21.
211. Hochachka, P.W. Biochemical adaptation / P.W. Hochachka, G.N. Somero. – New Jersey, 1984. – 537 p.
212. Holbrook, N.M. Vascular transport in plants / N.M. Holbrook, M.A. Zwieniecki. – Elsevier, 2011.

213. Holmbom, T. Composition of callus resin of Norway spruce, Scots pine, European larch and Douglas fir / T. Holmbom, M. Reunane, P. Fardim // *Holzforschung*. - 2008. - Vol. 62. - №.4. - P. 417–422.
214. Huang, W.L. Levels of endogenous abscisic acid and indole-3-acetic acid influence shoot organogenesis in callus cultures of rice subjected to osmotic stress / W.L. Huang, C.H. Lee, Y.R. Chen // *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*. – 2012. – Vol. 108. – P. 257-263.
215. Hughes, M. K. Twentieth-century summer warmth in northern Yakutia in a 600-year context / M.K. Hughes, E.A. Vaganov, S. Shiyatov, R. Touchan, G. Funkhouser // *The Holocene*. – 1999. – Vol. 9. – №. 5. – P. 629-634.
216. Igamberdiev, A.U. Organic acids: the pools of fixed carbon involved in redox regulation and energy balance in higher plants / A.U. Igamberdiev, A.T. Eprintsev // *Frontiers in Plant Science*. – 2016. – Vol. 7. – P. 1042.
217. Insarov, G. Lichen monitoring and climate change / G. Insarov, B. Schroeter // *Monitoring with lichens—Monitoring lichens*. – Dordrecht : Springer Netherlands, 2002. – P. 183-201.
218. IPCC, 2007: Climate Change 2007: Synthesis Report. Valencia, Spain. (http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/syr/ar4_syr_spm.pdf). Last accessed on 14 December 2009.
219. Jacoby Jr G.C. Reconstructed Northern Hemisphere annual temperature since 1671 based on high-latitude tree-ring data from North America / G.C. Jacoby Jr, R. D'Arrigo // *Climatic Change*. – 1989. – Vol. 14. – №. 1. – P. 39-59.
220. Kagawa, A. Seasonal course of translocation, storage and remobilization of ¹³C pulse-labeled photoassimilate in naturally growing *Larix gmelinii* saplings / A. Kagawa, A. Sigimoto, T.C. Maximov // *New Phytologist*. – 2006. – Vol. 171. – №. 4. – P. 793-804.
221. Kar, N. Cognitive behavioral therapy for the treatment of post-traumatic stress disorder: a review / N. Kar // *Neuropsychiatric disease and treatment*. – 2011. – P. 167-181.

222. Kazlauskas, S. Quantitative analysis of active substances in St. John's wort (*Hypericum perforatum* L.) by the high performance liquid chromatography method / S. Kazlauskas, E. Bagdonaite // *Medicina* (Kaunas, Lithuania). - 2003. - Vol. 40. - №. 10. - P. 975–981.
223. Keeling, C.I. Diterpene resin acids in conifers / C.I. Keeling, J. Bohlmann // *Phytochemistry*. - 2006. – Vol. 67. - №. 22. - P. 2415–2423.
224. Kharuk, V.I. Evidence of evergreen conifer invasion into larch dominated forests during recent decades in central Siberia / V.I. Kharuk, K.J. Ranson, M. L. Dvinskaya // *Eurasian Journal of Forest Research*. – 2007. – Vol. 10. – №. 2. – P. 163-171.
225. Kharuk, V.I. Expansion of evergreen conifers to the larch-dominated zone and climatic trends / V.I. Kharuk // *Russian Journal of Ecology*. – 2005. – Vol. 36. – P. 164-170.
226. Kharuk, V.I. Forest-tundra larch forests and climatic trends / V.I. Kharuk, K.J. Ranson, S.T. Im, M.M. Naurzbaev // *Russian Journal of Ecology*. – 2006. – Vol. 37. – P. 291-298.
227. Kharuk, V.I. Proceedings of an International Symposium "Improvement of Larch (*Larix* sp.) for better growth, stem form and wood quality" / V. I. Kharuk, K. J. Ranson, V. Tret'yakova, E. A. Shashkin. – France, 2002. - P. 289-295.
228. Kharuk, V.I. Response of *Pinus sibirica* and *Larix sibirica* to climate change in southern Siberian alpine forest–tundra ecotone / V.I. Kharuk, K.J. Ranson, S.T. Im, M. L. Dvinskaya // *Scandinavian Journal of Forest Research*. – 2009. – Vol. 24. – №. 2. – P. 130-139.
229. Kharuk, V.I. Tree vegetation of the forest-tundra ecotone in the Western Sayan Mountains and climatic trends / V.I. Kharuk, M.L. Dvinskaya, S.T. Im, K.J. Ranson // *Russian Journal of Ecology*. – 2008. – Vol. 39. – P. 8-13.
230. Kirdyanov, A.V. 20th century tree-line advance and vegetation changes along an altitudinal transect in the Putorana Mountains, northern Siberia / A.V. Kirdyanov, F. Hagedorn, A.A. Knorre, E.V. Fedotova, E.A. Vaganov, M.M. Naurzbaev, A. Rigling // *Boreas*. – 2012. – Vol. 41. – №. 1. – P. 56-67.

231. Kirdyanov, A.V. The importance of early summer temperature and data of snow melt for tree growth in the Siberian Subarctic / A.V. Kirdyanov, M. Huges, E.A. Vaganov, F. Schweingruber, P. Silkin // *Trees*. – 2003. – № 17. – P. 61-69.
232. Knops, J.M.H. The influence of epiphytic lichens on the nutrient cycling of an oak woodland / J.M.H. Knops, T.H. Nash III, W.H. Schlesinger // *Ecological Monographs*. – 1996. – Vol. 66. – №. 2. – P. 159-179.
233. Komina, O. In vivo and in vitro phosphorylation of membrane and soluble forms of soybean nodule sucrose synthase / O. Komina, Y. Zhou, G. Sarath, R. Chollet // *Plant Physiol.* - 2002. - Vol. 129. - P. 1664–1673.
234. Kontunen-Soppela, S. Seasonal fluctuation of dehydrins is related to osmotic status in Scots pine needles / S. Kontunen-Soppela, K. Laine // *Trees*. – 2001. – Vol. 15. – P. 425-430.
235. Koropachinskii I. Y., Milyutin L. I. Botanical-geographical and forestry aspects of introgressive hybridization of the Gmelin's larch (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) and *Cajander larch* (*L. cajanderi* Mayr) // *Contemporary Problems of Ecology*. – 2011. – Vol. 4. – C. 167-177.
236. Korotaeva, N.E. Variations in the content of stress proteins in the needles of common pine (*Pinus sylvestris* L.) within an annual cycle / N.E. Korotaeva, M.V. Oskorbina, L.D. Kopytova, G.G. Suvorova, G.B. Borovskii, V.K. Voinikov // *Journal of Forest Research*. – 2012. – Vol. 17. – №. 1. – P. 89-97.
237. Kozłowski, T.T. Carbohydrate sources and sinks in woody plants / T.T. Kozłowski // *The botanical review*. – 1992. – Vol. 58. – P. 107-222.
238. Kozyrenko, M.M. Genetic diversity and relationships among Siberian and Far Eastern larches inferred from RAPD analysis / M.M. Kozyrenko, E.V. Artyukova, G.D. Reunova, E.A. Levina, Y.N. Zhuravlev // *Russian Journal of Genetics*. – 2004. – Vol. 40. – P. 401-409.
239. Krasensky, J. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks / J. Krasensky, C. Jonak // *Journal of experimental botany*. – 2012. – Vol. 63. – №. 4. – P. 1593-1608.

240. Kuusinen, M. Epiphytic lichens on conifers in the 1960's to 1980's in Finland / M. Kuusinen, K. Mikkola, E.L. Jukola-Sulonen // Acidification in Finland. – Springer, Berlin, Heidelberg, 1990. – P. 397-420.
241. Kuznetsova, L.V. Flora of Yakutia: Composition and ecological structure / L.V. Kuznetsova, V.I. Zakharova, N.K. Sosina, E.G. Nikolin, E.I. Ivanova, E.V. Sofronova, L.I. Kopyrina // The far north: Plant biodiversity and ecology of yakutia. – 2010. – P. 24-140.
242. Langenheim, J.H. Higher plant terpenoids: a phytocentric overview of their ecological roles / J.H. Langenheim // Journal of chemical ecology. – 1994. – Vol. 20. – №. 6. – P. 1223-1280.
243. Latkowska, E. Allelopathic effects of epiphytic lichen *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. colonization on the spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) bark / E. Latkowska, E. Chrapusta, B. Bober, A. Kaminski, M. Adamski, J. Bialczyk // Allelopathy J. – 2015a. – Vol. 35. – №. 1. – P. 129-138.
244. Latkowska, E. Secondary metabolites of the lichen *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. and their presence in spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.) bark / E. Latkowska, B. Bober, E. Chrapusta, M. Adamski, A. Kaminski, J. Bialczyk // Phytochemistry. – 2015b. – Vol. 118. – P. 116-123.
245. Legaz, M.E. Epiphytic lichens inhibit the appearance of leaves in *Quercus pyrenaica* / M. Legaz, E. Perez-Urria, A. Avalos, C. Vicente // Biochemical systematics and ecology. – 1988. – Vol. 16. – №. 3. – P. 253-259.
246. Legaz, M.E. Harmful effects of epiphytic lichens on trees / M.E. Legaz, M.A. Monsó, C. Vicente // Recent Research Developments in Agronomy & Horticulture. – 2004. – Vol. 1. – P. 1-10.
247. LePage, B.A. A new species of *Larix* (*Pinaceae*) from the early tertiary of Axel Heiberg Island, Arctic Canada / B.A. LePage, J.F. Basinger // Review of Palaeobotany and Palynology. – 1991. – Vol. 70. – №. 1-2. – P. 89-111.
248. Li, L. Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils / L. Li, S.M. Li, J.H. Sun, L.L.

Zhou, X.G. Bao, H.G. Zhang, F.S. Zhang // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2007. – Vol. 104. – №. 27. – C. 11192-11196.

249. Li, N. Fatty acid and lipid transport in plant cells / N. Li, C. Xu, Y. LiBeisson, K. Philippar // *Trends Plant Sci.* – 2016. – Vol. 21, №2. – P. 145–158.

250. Liebler, D.C. Antioxidant protection of phospholipid bilayers by alpha-tocopherol. Control of alpha-tocopherol status and lipid peroxidation by ascorbic acid and glutathione / D.C. Liebler, D.S. Kling, D.J. Reed // *Journal of Biological Chemistry*. – 1986. – Vol. 261. – №. 26. – P. 12114-12119.

251. Loescher, W.H. Carbohydrate reserves, translocation, and storage in woody plant roots / W.H. Loescher, T. McCamant, J.D. Keller // *HortScience*. – 1990. – Vol. 25. – №. 3. – P. 274-281.

252. Luckman, B. Impact of climate fluctuations on mountain environments in the Canadian Rockies / B. Luckman, T. Kavanagh // *Ambio: A journal of the human environment*. – 2000. – Vol. 29. – №. 7. – P. 371-380.

253. Macfie, S.M. The cell wall as a barrier to uptake of metal ions in the unicellular green alga *Chlamydomonas reinhardtii* (Chlorophyceae) / S.M. Macfie, P.M. Welbourn // *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* – 2000. – Vol. 39. – P. 413–419.

254. Mandre, M. Pigment changes in Norway spruce induced by dust pollution / M. Mandre, L. Tuulmets // *Water, Air, and Soil Pollution*. – 1997. – Vol. 94. – P. 247-258.

255. Mattioli, R. Proline accumulation in plants: not only stress / R. Mattioli, P. Costantino, M. Trovato // *Plant signaling & behavior*. – 2009. – Vol. 4. – №. 11. – P. 1016-1018.

256. McCamant, T. Utilization and transport of storage carbohydrates in sweet cherry / T. McCamant // *Master's Thesis, Washington State University, Pullman, Washington, USA*. – 1988.

257. McCune, B. *Macrolichens of the Pacific Northwest* / B. McCune, L. Geiser // *Oregon State University Press; USDA Forest Service*. 1997.

258. McDonald, G.M. Climate change and the northern Russian treeline zone / G.M. McDonald, K.V Kremenetski, D.W. Beilman // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2008. – Vol. 363. – №. 1501. – P. 2283-2299.
259. Mene-Saffrane, L. Nonenzymatic oxidation of trienoic fatty acids contributes to reactive oxygen species management in *Arabidopsis* / L. Mene-Saffrane, L. Dubugnon, A. Chetelat, S. Stolz, C. Gouhier-Darimont, E.E. Farmer // *Journal of Biological Chemistry*. – 2009. – Vol. 284. – №. 3. – P. 1702-1708.
260. Michalak, A. Phenolic Compounds and Their Antioxidant Activity in Plants Growing under Heavy Metal Stress / A. Michalak // *Pol. J. Environ. Stud.* – 2006. – V. 15. – P. 523–530.
261. Moller, I.M. ROS signalling–specificity is required / I.M. Moller, L.J. Sweetlove // *Trends in plant science*. – 2010. – Vol. 15. – №. 7. – P. 370-374.
262. Monso, M.A. A biochemical approach to the hemiparasitic action of the epiphytic lichen *Evernia prunastri* on *Betula pendula* / M.A. Monso, M.E. Legaz, C. Vicente // *Annales Botanici Fennici*. – The Finnish Botanical Publishing Board, 1993. – P. 299-303.
263. Muetzel, S. Extractability and biological activity of tannins from various tree leaves determined by chemical and biological assays as affected by drying procedure / S. Muetzel, K. Becker // *Animal Feed Science and Technology*. – 2006. – Vol. 125. – №. 1-2. – P. 139-149.
264. Mutlu, S. Effect of cement dust on the diversity and the antioxidant enzyme activities of plants growing around a cement factory / S. Mutlu, O. Atici, Y. Kaya // *Fresenius Environmental Bulletin*. – 2009. – Vol. 18. – №. 10. – P. 1823-1827.
265. Nishizawa, A. Galactinol and raffinose constitute a novel function to protect plants from oxidative damage / A. Nishizawa, Y. Yabuta, S. Shigeoka // *Plant physiology*. – 2008. – Vol. 147. – №. 3. – P. 1251-1263.
266. Ohemeng-Ntiamoah, J. Evaluating analytical methods for the characterization of lipids, proteins and carbohydrates in organic substrates for anaerobic co-digestion / J. Ohemeng-Ntiamoah, T. Datta // *Bioresource Technology*. – 2018. – Vol. 247. – P. 697-704.

267. Oksanen, L. Predation, herbivory, and plant strategies along gradients of primary productivity / L. Oksanen, J.B. Grace, D. Tilman // Predation, herbivory, and plant strategies along gradients of primary productivity. – 1990. – P. 445-474.
268. Oreshkova, N.V. Genetic and phenotypic diversity of *Larix cajanderi* Mayr in the north of the Russian Far East / N.V. Oreshkova, V.P. Vetrova, N.V. Sinelnikova // Contemporary Problems of Ecology. – 2015. – Vol. 8. – P. 9-20.
269. Oribe, Y. Relationships between cambial activity, cell differentiation and the localization of starch in storage tissues around the cambium in locally heated stems of *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters / Y. Oribe, R. Funada, T. Kubo // Trees. – 2003. – Vol. 17. – P. 185-192.
270. Ots, K. Monitoring of heavy metals uptake and allocation in *Pinus sylvestris* organs in alkalised soil / K. Ots, M. Mandre // Environmental Monitoring and Assessment. – 2012. – Vol. 184. – P. 4105-4117.
271. Peterbauer, T. Biochemistry and physiology of raffinose family oligosaccharides and galactosyl cyclitols in seeds / T. Peterbauer, A. Richter // Seed Science Research. – 2001. – Vol. 11. – №. 3. – P. 185-197.
272. Phang, T.H. Salt tolerance in soybean / T.H. Phang, G. Shao, H.M. Lam // Journal of Integrative Plant Biology. – 2008. – Vol. 50. – №. 10. – P. 1196-1212.
273. Pizňak, M. Lichens affect boreal forest ecology and plant metabolism / M. Pizňak, M. Bačkor // South African Journal of Botany. – 2019. – Vol. 124. – P. 530-539.
274. Polezhaeva, M.A. Cytoplasmic DNA variation and biogeography of *Larix* Mill. in Northeast Asia / M.A. Polezhaeva, M. Lascoux, V.L. Semerikov // Molecular Ecology. – 2010. – Vol. 19. – №. 6. – P. 1239-1252.
275. Porres-Martínez, M. In vitro neuroprotective potential of the monoterpenes α -pinene and 1, 8-cineole against H₂O₂-induced oxidative stress in PC12 cells / M. Porres-Martínez, E. González-Burgos, M.E. Carretero, M.P. Gómez-Serranillos // Zeitschrift für Naturforschung C. – 2016. – Vol. 71. – №. 7-8. – P. 191-199.
276. Prokopiev, I. Chemical variation in the *Arctoparmelia separata* (Parmeliaceae, Lichenized Ascomycota) / I. Prokopiev, S. Chesnokov, E. Serebryakov, L. Konoreva // Biochemical Systematics and Ecology. – 2022. – Vol. 102. – P. 104418.

277. Prokopiev, I.A. Impact of urban anthropogenic pollution on seed production, morphological and biochemical characteristics of chamomile, *Matricaria chamomila* L. / I.A. Prokopiev, G.V. Filippova, A.A. Shein, D.V. Gabyshev // Russian Journal of Ecology. – 2014. – Vol. 45. – № 1. – P. 18-23.

278. Prokushkin, A.S. Fluxes of water soluble organic carbon in larch ecosystems of the Northern part of Middle Siberia / A.S. Prokushkin, S.G. Prokushkin, T. Koike, S. Mori, A.P. Abaimov // Proc. 8-th Symposium on the Joint Siberian Permafrost Studies between Japan and Russia in 1999. Jan. 19-20, Tsukuba, Japan / Eds. Inoue G. et al. Tsukuba: Isebu Pressю – 2000. – P. 135-142.

279. Prokushkin, A.S. Permafrost regime affects the nutritional status and productivity of larches in Central Siberia / A.S. Prokushkin, F. Hagedorn, O.S. Pokrovsky, J. Viers, A.V. Kirdeyanov, O.V. Masyagina, W.H. McDowell // Forests. – 2018. – Vol. 9. – №. 6. – P. 314.

280. Quick, W.P. Sucrose metabolism in sources and sinks // Photoassimilate distribution in plants and crops: source-sink relationships / W.P. Quick, A.A. Schaffer. Eds. Zamski E., Schaffer, A.A. – New York: Marcel Dekker, 1996. – P. 115–156.

281. Rees, A.P. The ability of *Sordaria fimicola* to take up and metabolize glucose and sucrose / A.P. Rees, P.M. Wilson, B.W. Wright // J. Gen. Microbiol. – 1984. – Vol. 130. – P. 3235–3238.

282. Regvar, M. Recent advances in understanding of plant responses to excess metals: exposure, accumulation, and tolerance / M. Regvar, K. Vogel-Mikuš // Sulfur Assimilation and Abiotic Stress in Plants. Springer, Berlin, Heidelberg, 2008. – P. 227-251.

283. Regvar, M. UV-B radiation affects flavonoids and fungal colonisation in *Fagopyrum esculentum* and *F. tataricum* / M. Regvar, U. Bukovnik, M. Likar, I. Kreft // Open Life Sciences. – 2012. – Vol. 7. – №. 2. – P. 275-283.

284. Reich, P.B. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude / P.B. Reich, J. Oleksyn // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2004. – Vol. 101. – №. 30. – P. 11001-11006.

285. Reich, P.B. Leaf phosphorus influences the photosynthesis–nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species / P.B. Reich, J. Oleksyn, I.J. Wright // *Oecologia*. – 2009. – Vol. 160. – P. 207-212.
286. Richardson, D.H.S. Pollution monitoring with lichens. Naturalists' Handbook 19 / D.H.S. Richardson // Slough, England: Richmond Publishing Co. – 1992.
287. Sandalio, L.M. Cadmium induced changes in the growth and oxidative metabolism of pea plants / L.M. Sandalio, H.C. Dalurzo, M. Gomez, M.C. Romero-Puertas, L.A. Del Rio // *Journal of experimental botany*. – 2001. – Vol. 52. – №. 364. – P. 2115-2126.
288. Schützendübel, A. Cadmium-induced changes in antioxidative systems, hydrogen peroxide content, and differentiation in Scots pine roots / A. Schützendübel, P. Schwanz, T. Teichmann, K. Gross, R. Langenfeld-Heyser, D.L. Godbold, A. Polle // *Plant physiology*. – 2001. – Vol. 127. – №. 3. – P. 887-898.
289. Semerikov, V.L. Conflicting phylogenies of *Larix* (*Pinaceae*) based on cytoplasmic and nuclear DNA / V.L. Semerikov, H. Zhang, M. Sun, M. Lascoux // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2003. – Vol. 27. – №. 2. – P. 173-184.
290. Semerikov, V.L. Intra-and interspecific allozyme variability in Eurasian *Larix* Mill. species / V.L. Semerikov, L.F. Semerikov, M. Lascoux // *Heredity*. – 1999. – Vol. 82. – №. 2. – P. 193-204.
291. Semerikov, V.L. Mitochondrial DNA variation pattern in larches of Eastern Siberia and the Far East / V.L. Semerikov, M.A. Polezhaeva // *Russian Journal of Genetics*. – 2007. – Vol. 43. – P. 646-652.
292. Sharma, S.S. The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress / S.S. Sharma, K.J. Dietz // *Journal of experimental botany*. – 2006. – Vol. 57. – №. 4. – P. 711-726.
293. Shelton, A.L. Variable chemical defences in plants and their effects on herbivore behaviour / A.L. Shelton // *Evolutionary Ecology Research*. – 2000. – Vol. 2. – №. 2. – P. 231-249.
294. Simard, S. Intra-annual dynamics of non-structural carbohydrates in the cambium of mature conifer trees reflects radial growth demands / S. Simard, A.

Giovannelli, K. Treydte, M.L. Traversi, G.M. King, D. Frank, P. Fonti // *Tree Physiology*. – 2013. – Vol. 33. – №. 9. – P. 913-923.

295. Sperling, O. Temperature gradients assist carbohydrate allocation within trees / O. Sperling, L.C. Silva, A. Tixier, G. Thérour-Rancourt, M.A. Zwieniecki // *Scientific reports*. – 2017. – Vol. 7. – №. 1. – P. 3265.

296. Sundberg, B. The relationship between crown size and ring width in *Pinus sylvestris* L. stems: dependence on indole-3-acetic acid, carbohydrates and nitrogen in the cambial region / B. Sundberg, A. Ericsson, C.A. Little, T. Näsholm, R. Gref // *Tree Physiology*. – 1993. – Vol. 12. – №. 4. – P. 347-362.

297. Sveinbjörnsson, B. North American and European treelines: external forces and internal processes controlling position / B. Sveinbjörnsson // *AMBIO: a Journal of the Human Environment*. – 2000. – Vol. 29. – №. 7. – P. 388-395.

298. Sytar, O. Heavy metal-induced oxidative damage, defense reactions, and detoxification mechanisms in plants / O. Sytar, A. Kumar, D. Latowski, P. Kuczynska, K. Strzałka, M.N.V. Prasad // *Acta physiologiae plantarum*. – 2013. – Vol. 35. – P. 985-999.

299. Takshak, S. Secondary metabolites and phenylpropanoid pathway enzymes as influenced under supplemental ultraviolet-B radiation in *Withania somnifera* Dunal, an indigenous medicinal plant / S. Takshak, S.B. Agrawal // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. – 2014. – Vol. 140. – P. 332-343. ISSN 1011-1344.

300. Thambavani, S. The monthly changes of chloroplast pigments content in selected plant species exposed to cement dust pollution / S. Thambavani, S.R. Kumar // *Journal of research in Biology*. – 2011. – Vol. 8. – P. 660-666.

301. Ursino, D.J. The long-term fate and distribution of ¹⁴C photoassimilated by young white pines in late summer / D.J. Ursino, J. Paul // *Canadian Journal of Botany*. – 1973. – Vol. 51. – №. 3. – P. 683-687.

302. Verbruggen, N. Proline accumulation in plants: a review / N. Verbruggen, C. Hermans // *Amino acids*. – 2008. – Vol. 35. – P. 753-759.

303. Verslues, P.E. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status / P.E. Verslues, M.

Agarwal, S. Katiyar-Agarwal, J. Zhu, J.K. Zhu // The Plant Journal. – 2006. – Vol. 45. – №. 4. – P. 523-539.

304. Vygodskaya, N.N. Leaf conductance and CO₂ assimilation of *Larix gmelinii* growing in an eastern Siberian boreal forest / N.N. Vygodskaya, I. Milyukova, A. Varlagin, F. Tatarinov, A. Sogachev, K.I. Kobak, E.D. Schulze // Tree Physiology. – 1997. – Vol. 17. – №. 10. – P. 607-615.

305. Wang, H. Tea flavonoids: their functions, utilisation and analysis / H.Wang, G.J. Provan, K. Helliwell // Trends in Food Science & Technology. – 2000. – Vol. 11. – №. 4-5. – P. 152-160.

306. Wang, Q. Activities of proteinase inhibitors in *Larix gmelinii* seedlings under the stresses of cutting needles and herbivore feeding / Q. Wang, S.C. Yan, J.Y. Wang, J. Zhang, H.E. Yuan // Acta Entomologica Sinica. – 2008. – Vol. 51. – №. 8. – P. 798-803.

307. Wang, X. Flavonoids as a novel class of human organic anion-transporting polypeptide OATP1B1 (OATP-C) modulators / X. Wang, A.W. Wolkoff, M.E. Morris // Drug metabolism and disposition. – 2005. – Vol. 33. – №. 11. – P. 1666-1672.

308. WCSP W. World checklist of selected plant families // Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. – 2018.

309. Wetmore, C.M. Lichens and Air Quality in Pictured Rocks National Lakeshore / C.M.Wetmore. – 1988.

310. Wierzbicka, M. Lead in apoplast of *Allium cepa* L. root tips – ultrastructural studies / M. Wierzbicka // Plant Sci. – 1998. – Vol. 133. – P. 105–119.

311. Wink, M. Evolution of secondary metabolites in legumes (*Fabaceae*) / M. Wink // South African Journal of Botany. – 2013. – Vol. 89. – P. 164-175.

312. Winter, H. Membrane association of sucrose synthase: changes during the gravi response and possible control by protein phosphorylation / H. Winter, J.L. Huber, S.C. Huber // FEBS Lett. – 1997. – Vol. 420. – P. 151–155.

313. Wollenweber, E. Flavones and flavonols. In The flavonoids advances in research since 1986 / E. Wollenweber. – London: Chapman and Hall, 1993. – P. 537–545.

314. Woods, H.A. Temperature and the chemical composition of poikilothermic organisms / H.A. Woods, W. Makino, J.B. Cotner, S.E. Hobbie, J.F. Harrison, K. Acharya, J.J. Elser // *Functional Ecology*. – 2003. – Vol. 17. – №. 2. – P. 237-245.

315. Yakovleva, A.I. Influence of cement plant emissions on medicinal properties of medicinal plants in Central Yakutia / A.I. Yakovleva, E.D. Okhlopkova, L.D. Olesova, Z.N. Krivoshapkina, L.I. Konstantinova, A.A. Grigorieva, G. E. Mironova // *Yakut Medical Journal*. – 2019. – P. 38–41.

316. Yakovleva, N.P. Natural resource use in the Russian North: a case study of diamond mining in the Republic of Sakha / N.P. Yakovleva, T. Alabaster, P.G. Petrova // *Environmental Management and Health*. – 2000. – Vol. 11. – №. 4. – P. 318-336.

317. Yang, R.B. The activated impact of plant root exudates on heavy metals in soils contaminated by tailing of lead-zinc ore / R.B. Yang, Q.R. Zeng, X.H. Zhou, B.Q. Tie, S.Y. Liu // *Agro-environmental Protection*. – 2000. – Vol. 19. – №. 3. – P. 152-155.

318. Yuanyuan, M. Roles of plant soluble sugars and their responses to plant cold stress / M. Yuanyuan, Z. Yali, L. Jiang, S. Hongbo // *African Journal of Biotechnology*. – 2009. – Vol. 8. – №. 10.

319. Zavala, J.A. The effect of solar UV-B radiation on terpenes and biomass production in *Grindelia chilensis* (Asteraceae), a woody perennial of Patagonia, Argentina / J.A. Zavala, D.A. Ravetta // *Plant Ecology*. – 2002. – Vol. 161. – №. 2. – P. 185–191.

320. Zhukov, A.V. Very-long-chain fatty acids (VLCFAs) in plant response to stress / A.V. Zhukov, M. Shumskaya // *Functional Plant Biology*. – 2020. – Vol. 47. – №. 8. – P. 695-703.