

УДК 630* .1.

DOI: 10.36305/0513-1634-2022-144-122-131

БИОХИМИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗНОВОЗРАСТНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ И ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ РАЗНЫХ РОСТОВЫХ КАТЕГОРИЙ**Нина Федоровна Кузнецова, Людмила Владимировна Полякова**

ФГБУ «Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии»

394087, Россия, г. Воронеж, Ломоносова, 105

E-mail: nfsenyuk@mail.ru, polyakova_lv@mail.ru

Изучена изменчивость биохимических показателей (флаваноиды, проантоцианидины, белок) в хвое и лубе угнетенных, подчиненных, кодоминантных, доминантных по высоте и диаметру деревьев сосны обыкновенной, произрастающих в шести лесостепных популяциях разного возраста и происхождения. Изложены результаты степени их регуляции в пределах популяции и ростовых групп. Выявлена зависимость накопления веществ вторичного метаболизма от возраста популяции, ростовой категории деревьев и яруса (верхний / нижний) кроны. Показано, что кодоминантная и доминантная группы растений имеют более низкий уровень синтеза флаваноидов. Определены существенные различия по содержанию проантоцианидинов в хвое побегов нижних и верхних ярусов кроны доминантных и угнетенных групп деревьев. Охарактеризованы общие закономерности выявленных биохимических различий. Обсуждаются причины возникновения возрастной изменчивости, динамики в пределах кроны, их корреляции с энергетической и эпигенетической составляющей генома.

Ключевые слова: *сосна обыкновенная; лесные культуры; вторичные метаболиты; крона дерева; интенсивность роста; энергетика; эпигенетика*

Введение

Понимание природы устойчивости и продуктивности лесных древесных растений имеет важное значение для лесной селекции. Так как в семенном потомстве плюсовых деревьев достичь такого эффекта не удастся [6], большое значение придается изучению биохимических механизмов, влияющих на формирование фенотипического его разнообразия [4, 7, 12]. Считается, что признаки растения зависят не только от его генов, но и от того, насколько активно эти гены экспрессируются [1]. Исследования генома хвойных позволили обратить внимание на вещества вторичного обмена - группу флавоноидных структур [10, 11]. Авторы показали, что основными ядерными структурами некоторых видов р.р. Тахих и Tsuga являются простые катехины (флаванолы) – эпикатехин (ЭКТ), эпигаллокатехин (ЭГКТ), которые играют специфическую роль в транскрипционной активности на уровне эпигенетики. Эти структуры важны для поддержания целостности генома и влияют на внутривидовую экспрессию генов.

В предыдущей работе [2] была выявлена связь между уровнем накопления веществ вторичного метаболизма в клетках вторичной ксилемы и ростовой категорией дерева сосны обыкновенной. Показано, что дифференциацию на группы плюсовых, минусовых и средних (подчиненные и кодоминантные) форм можно объяснить, если допустить, что она во многом определяется изменчивостью исходного уровня энергии, заложенного в геноме растений в период полового воспроизведения [11]. Данный подход позволил глубже изучить формы внутривидовой изменчивости, объяснить природу многих явлений, в том числе причин изменчивости биохимических

показателей хвои в возрастной динамике и в кроне контрастных по росту группам деревьев сосны обыкновенной.

Цель исследования – рассмотреть особенности накопления флавоноидов, проантоцианидинов и белка у деревьев *Pinus sylvestris* L. разного возраста и ростовой категории; оценить отличия распределения проантоцианидинов в нижнем и верхнем ярусе кроны доминантных и угнетенных растений.

Объекты и методы исследования

Объектом исследования служили пять плантаций сосны обыкновенной разного возраста и происхождения (Украина, Харьковская обл., Изюмский лесхоз, ТУМ – В₂): 6-летнее полусибсовое потомство; 5-летний местный (юго-восток Украины) и близкий к местному воронежский климатипы; 21- и 56-летние лесные культуры. Культуры созданы из семян общего сбора – панмиктичное потомство (ПМ), или из семян 50-летнего плюсового дерева – полусибсовое потомство (ПС). Средняя выборка 20-40 деревьев, расположенных подряд в 2-3 рядах. Растения популяций в зависимости от высоты и диаметра разделили на 4 группы: I – угнетенных, значения ниже ($x-1\sigma$); II – подчиненных, в пределах ($x-\sigma$); III – кодоминантных ($x+\sigma$) и IV – доминантных, значения выше ($x+1\sigma$). Крайние группы объединили попарно: низкорослые (I + II) и быстрорастущие (III + IV), что позволило увеличить выборку для более надежной статистической обработки данных.

Биохимический анализ выполнен по описанным ранее методикам [4] и включал: определение содержания в хвое и флоэме деревьев вторичных веществ структуры флавонолов (производные кверцетина, ФЛ) и флаванолов (катехинов в низкомолекулярной форме и олигомерной – ПА); общее содержание белка – по реакции с амидо-черным. Степень эндогенной регуляции синтеза ПА в побегах верхнего и нижнего ярусов кроны деревьев вычисляли как соотношение показателей ПА хвои разных ярусов – R. Для вариационной статистики и определения корреляций использовали программу Excel.

Результаты и обсуждение

В ювенильном возрасте ростовая активность растений всех изученных популяций сильно варьировала. В раннем эмбриогенезе линейные размеры зародышей характеризуются высокой изменчивостью на индивидуальном уровне и в пределах материнского растения (коэффициент вариации 54%) [5]. Высокая изменчивость ростовых процессов зародышей сохраняется при различных типах опыления в разные годы: показатель ранговой корреляции 0,91 ($P < 0,05$). Эти данные подтверждают наличие генотипических отличий семенных потомств, которые были заложены в их геноме в виде индивидуального (исходного) энергетического уровня [11]. В ходе эмбриональной селекции удаляется большая часть отклоняющихся по форме и размерам генотипов, вариабельность зародышей снижается и представляет вариационную кривую с модой в зоне нормообразующих зародышей [5].

Модификационная (фенотипическая) изменчивость сеянцев расширяется во время прорастания семян. Фенофонд характеризуется повышенной вариабельностью и представляет кривую нормального распределения с отрицательной асимметрией: доминантная группа отклоняется от модального значения насаждения на 10-14%, угнетенная – на 20-32% [3]. По диаметру сдвиг еще выше и достигает в 70%. Это означает, что энергетический статус будущего растения при прорастании семян, или сохраняется на прежнем уровне, или становится ниже. В соответствии с ним трансформируются метаболические процессы и интенсивность роста.

Так, на площади выращивания 6-летнего ПС потомства, где рубки ухода не проводились, встречались деревья с приростом от 5 до 65 см (рис. 1). Коэффициент корреляции (CV) по показателю прироста был достаточно высоким и составил 43%. Эти данные также согласуются с предположением [11], что ростовая категория растения в онтогенезе зависит, во-первых, от исходного уровня энергии, и, во-вторых, от комплекса конкретных факторов среды в пределах его экологической ниши. Это объясняет причину разной продолжительности жизни деревьев, их дифференциацию по высоте и конкуренцию с первых лет жизни. Как следствие, растения с более высоким энергетическим потенциалом (доминантные и кодоминантные) в равных лесорастительных условиях занимают в популяциях лидирующие позиции, и как более конкурентоспособные формируют верхний полог леса (рис. 1).

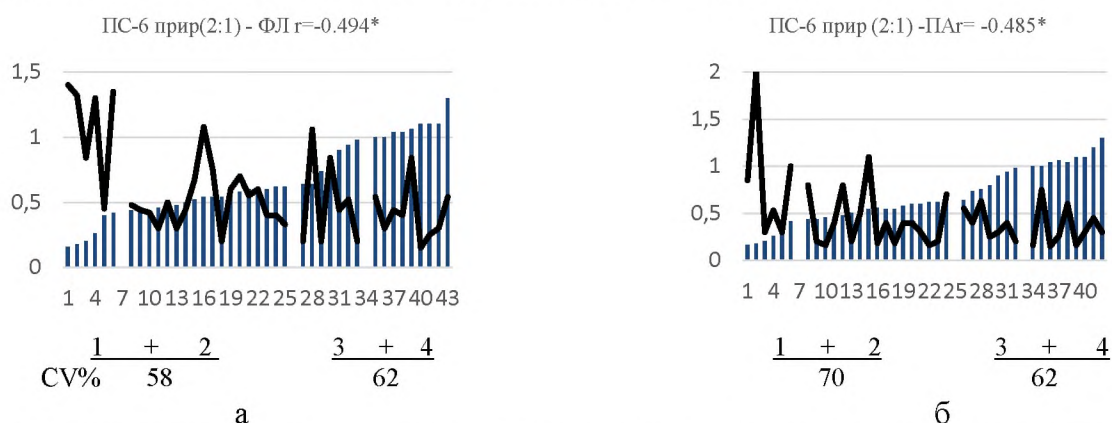


Рис. 1 Структура популяции 6-летнего полусибирского потомства сосны обыкновенной по приросту дерева в высоту
1 – угнетенная; 2 – подчиненная; 3 – кодоминантная; 4 – доминантная группа. Показатели прироста – гистограмма. Линия графика отражает в хвое деревьев содержание флавоноидов: а – ФЛ; б – ПА

Изучена индивидуальная изменчивость хвои сосны обыкновенной по содержанию вторичных метаболитов. Рисунок 1 показывает структуру популяции 6-летнего ПС потомства по приросту деревьев с учетом синтеза вторичных веществ в хвое побегов верхнего яруса. Обращает внимание высокий уровень изменчивости ФЛ и ПА в особях каждой ростовой группы.

Данные структуры популяций разного возраста по биохимическим и ростовым признакам выявили, с одной стороны, значительную вариабельность накопления вторичных метаболитов в хвое, а с другой, существенное отличие по их содержанию в группах деревьев разной ростовой категории. Наиболее заметная зависимость уровня синтеза флавоноидов от ростовой активности наблюдается в хвое побегов 6-летних растений. Она проявляется в снижении содержания обеих групп веществ (ФЛ и ПА) от угнетенных к доминантным особям, что подтверждает негативная корреляция ростовых и биохимических показателей (рис. 1, 2). Выявленная тенденция аналогична той, которая была обнаружена при изучении накопления веществ вторичного метаболизма в древесине 56-летних деревьев сосны разной ростовой категории [2]. Показано, что их содержание достоверно ниже у доминантных деревьев, по сравнению с угнетенными.

Аналогичный анализ, дополненный определением содержания белка в хвое флоэмы, выполнен для климатипов сосны 5-летнего и 21-летнего возраста. Выборка из 34 и 25 (21-летняя) растений позволила рассмотреть содержание ПА и белка на фоне распределения деревьев в группах разной ростовой активности (рис. 2). Линии графиков отражают содержание первичных метаболитов (белок, Б) на фоне синтеза вторичных метаболитов (ПА, гистограмма, темная окраска) в хвое 5-летних культур и

лубе 21-летней. Одной из особенностей накопления в хвое белка является низкая вариабельность признака во всех ростовых группах – на уровне 4-7% CV.

Несколько более высокий уровень изменчивости белка характерен для ПА в лубе 21-летних деревьев – 16-14%, что можно отнести к пониженному уровню. Таким образом, изучаемые популяции в отношении белка, содержание которого в хвое молодых растений относительно невелико, не обнаружили его связи с изменчивостью ПА и ростовой категорией дерева (рис. 2).

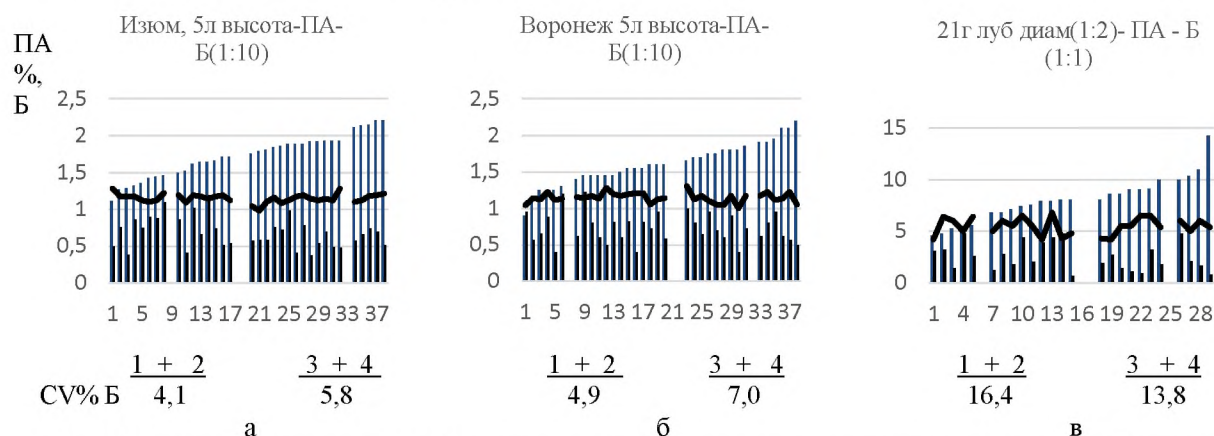


Рис. 2 Структура популяций 5, 21-летних географических культур сосны обыкновенной местного (а, в) и воронежского (б) климатипов в соответствии с групповым распределением особей по высоте и диаметру (в)

ПА - гистограмма, темная окраска. Линии графика отражают содержание белка (Б%) (1: 10) в хвое; Б% (1: 1) во флоэме.

Групповая вариабельность ПА в хвое и лубе популяций показана в таблице 1.

Таблица 1

Содержание проантоцианидинов в хвое и лубе культур сосны обыкновенной в зависимости от ростовой категории деревьев и вариабельности признака

Культура	Угнетенные	Подчиненные	Кодоминантные	Доминантные	r h- ПА	r h - Б
Местная, 6 лет 40 раст. CV- 76%	0,84±0,62* 73%	0,47±0,25 53%	0,37±0,25* 67%	0,27±0,16* 59%	-0,485*	-
Местная, 5 лет, 35 раст. CV – 30%	0,76±0,28 37%	0,74±0,27 36%	0,61±0,17 27%	0,63±0,20 31%	-0,248	-0,132
Воронеж, 5 лет, 34 раст. CV – 28%	0,77±0,29 37%	0,72±0,21 29%	0,74±0,19 25%	0,67±0,16 24%	-0,182	-0,040
Местная, 21 лет, 25 раст. CV – 16%	0,84±0,16 19%	0,80±0,17 21%	0,79±0,11 14%	0,78±0,05 6,4%	-0,047	-
Местная – 21 лет, 25 раст., луб CV – 51%	3,02±0,30* 40%	2,90±0,50 52%	1,86±0,60* 44%	2,35±0,78 72%	-0,381*	0,032
Местная 70 лет, 24 раст., луб CV – 26%	2,12±0,43 41%	2,19±0,22 27%	2,39±0,20 25%	2,05±0,19 18%	0,003	-

Примечания:

r – коэффициент корреляции Пирсона.

h – высота

Достоверность различий * P< 0,05

Установлено, что содержание ПА в хвое 5-6- и 21-летних деревьев разных ростовых групп находится на низком и достаточно близком уровне (от 0,4 до 0,8%), и, в отличие от белка, сопровождается высокими коэффициентами вариации (от 30 до 76%) (табл. 1). Луб более изменчив и его количество, по сравнению с хвоей 21-летних деревьев, выше в 2,0-3,5 раза. Отмечается высокая вариабельность признака – 51% при значительно более низком уровне (16%) в хвое деревьев одной и той же культуры. Это свидетельствует, что с возрастом селективное давление отбора смещается на стволовые ткани, в которых значительно возрастает синтез ПА и вариабельность показателей. При этом надо отметить, что в хвое нижнего яруса 21-летних деревьев (высота 10-20 м) уровень синтеза ПА был практически одинаковым у всех ростовых групп, что можно рассматривать как некоторую стабилизацию культуры по данному признаку. Напротив, высокий уровень ПА, значительная вариабельность показателей во флоэме, могут указывать на то, что окончательная стабилизация популяции еще не достигнута.

Действительно, в 70-летних деревьях (табл. 1), выдержавших более длительное давление отбора, вариабельность ПА (свободная фракция) во флоэме снижается почти вдвое – с 51% в 21-летней культуре до 26% при почти близком количественном уровне этих веществ. Изменчивость признака намного ниже, чем в 21-летней культуре, общий уровень ПА выравнивается, и влияние на ростовую активность не прослеживается. Коэффициенты корреляции диаметра деревьев и уровня ПА в лубе составили, соответственно: в 70-летней культуре $r = 0,003$, в 21-летней $r = -0,381$. Аналогичное влияние уровня изменчивости признака на корреляцию с ростовыми показателями отмечено в хвое 5-6-летних культур: при высоком уровне CV% связь с ростовыми показателями также высокая – от -0,485 до -0,248 и -0,182. Снижение вариабельности в хвое 21-летней культуры до 16% выявило корреляцию с высотой $r = -0,047$.

Данные табл. 1 показывают, что во всех изученных популяциях устойчиво сохраняется тенденция более высокого уровня синтеза ПА в угнетенной группе деревьев и заметно более низкого уровня в доминантной.

Модификации ДНК без изменения последовательности нуклеотидов принято рассматривать, как эпигенетическую составляющую генома [1, 14, 15]. Установлена связь между эпигенетической и фенотипической изменчивостью [8]. Отличие генетического и эпигенетического механизма отражает коэффициент вариации: ниже 10% (при достаточно большой популяционной выборке) свидетельствует о генетической регуляции, а выше 20% об эпигенетической. Эти различия подтверждаются установленной в популяциях сосны высокой вариабельностью вторичных метаболитов (ПА, CV = 30-70%) и низкой содержания белка (CV=5-7% в хвое и 16% во флоэме).

Показано, что флаванолы (ПА) присутствуют в хроматине ядер молодой хвои деревьев р.р. *Taxus* и *Tsuga*, и взаимодействуя с гистонами, косвенно влияют на эпигенетический код ДНК и участвуют в распределении генов в эухроматиновых или гетерохроматиновых районах хромосом [9]. Хотя генетический код ДНК при этом не меняется, в случае плотной упаковки хроматина имеет место репрессия транскрипционной активности генов, так как гетерохроматин блокирует доступ сигналов к синтезу гормонов, белков и энзимов ДНК [10]. Причем, как показано в работе [6], накопление их в ядре сопровождается высокой активностью синтеза ФЛ и ПА в эндоплазматическом ретикулуме. Feucht et al. [10] показали, что степень раскрытия потенциала эухроматина в отношении синтеза флаванолов по показателям стандартного отклонения может быть в 5 раз выше, чем «спящего» гетерохроматина, что открывает ему доступ к сигналам других генных сетей. Последнее, вероятно, характерно для особей угнетенных групп (см. рис. 1), где присутствие ФЛ и ПА может отвечать сверх экспрессии генов синтеза этих групп веществ [15].

По нашим данным пониженная ростовая активность деревьев всех популяций сопровождается более высоким уровнем синтеза ПА (табл. 1), что подтверждает концепцию Feucht et al. [9, 10] о потенциальном влиянии степени раскрытия хроматина в период формирования ювенильной хвои (2-4 мм) на доступ к сигналам гормонов роста в структуре ДНК. Наши исследования дополнили эти материалы тем, что состояние репрессии транскрипции генов, на которое влияет синтез ПА, не действует на общий синтез белка в хвое. Он поддерживается на уровне низкой и пониженной изменчивости в деревьях разной ростовой категории.

Обращаясь к другим причинам разной ростовой активности, отметим, что у доминантных деревьев пихты белой [13] деления клеток камбия начинаются на месяц раньше и продолжаются почти на 2 месяца дольше, чем у минусовых. Сезонная динамика образования древесины зависит от гормонального контроля. Ауксин может передвигаться к камбию, как из зрелой хвои, так и спящих почек, присутствует в древесине хвойных осенью и зимой, что необходимо для возобновления активности камбия весной [13]. Интенсивность ростовой активности дерева определяется рядом причин, в том числе исходным энергетическим потенциалом дерева [2, 11]. При этом генетическая изменчивость проявляется на популяционном уровне, как генотипическое разнообразие. Энергетическая составляющая реализуется в виде ростовых и возрастных отличий на организменном и популяционном уровне. Эпигенетическая изменчивость имеет место на популяционном, организменном, клеточном и субклеточном уровнях. Из проведенного популяционного анализа следует, что уровень наследуемого ДНК синтеза вторичных метаболитов и независимый от последних двух факторов общий уровень синтеза белка определяют все три ее типа. Экологические факторы накладывают на биохимическую (эндогенную) изменчивость, как на экологически зависимый процесс, свой отпечаток.

Пространственная организация кроны на организменном уровне представляет сложное, упорядоченное по возрасту и распределению энергии образование [11]. Верхний аполовый ярус имеет самый высокий энергетический уровень. По нисходящему градиенту за ним следует женский, смешанный, мужской и ярус отмирающих ветвей. Вдоль вертикальной и горизонтальной плоскости в течение жизни дерева происходит непрерывное перемещение зон роста и генеративных органов. Меристематические зоны закладываются в раннем эмбриогенезе и сохраняются в течение жизни растения. Определенный порядок наблюдается в последовательности вступления сосны в фазу семеношения. До 7-9-летнего возраста растения не плодоносят. Вначале появляется женское цветение, затем мужское. С возрастом женский ярус перемещается в верхнюю часть кроны, объем мужского увеличивается, ствол дерева очищается от нижних ветвей.

В верхушке побега находится апикальная меристема с самым высоким уровнем биологической энергии. Ниже в кроне дерева, помимо зон апикальных меристем ветвей, имеются горизонтальные зоны с более низким уровнем энергии, которые по нисходящему вектору распределены ступенчато. Ступенчатый принцип организации кроны заложен в механизме асимметричного митоза [2, 11]. Данный тип митоза дает начало двум разным по энергетической основе клеткам. Деление инициалей промеристемы и их производных ведет к появлению зон с одинаковыми уровнями энергии, формированию на их базе 5 ярусной кроны, динамичной во времени и с закономерными возрастными изменениями. Поэтому характеристика дерева не может ограничиться биохимическим анализом лишь одной точки кроны.

Определение ПА в хвое побегов нижней и верхней частей кроны выполнено для растений угнетенной и доминантной групп 6-летнего ПС потомства [4]. Несмотря на то, что крона сосны в данном возрасте полностью одноярусная, энергетически

зависимый принцип ее формирования находит отражение в показателях эндогенной регуляции синтеза ПА в побегах верхнего и нижнего ярусов контрастных по росту растений (рис. 3 А, Б).

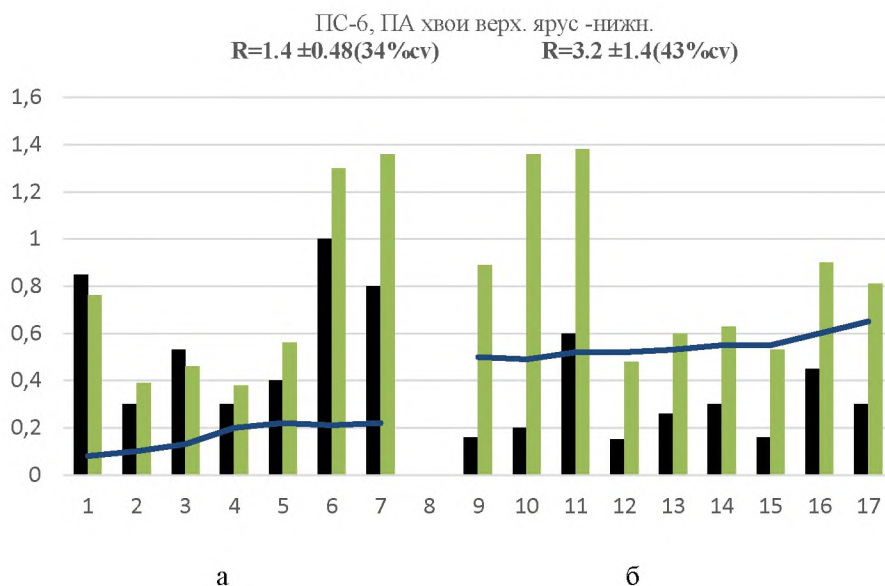


Рис. 3 Содержание ПА в хвое верхнего (темная заливка) и нижнего (светлая заливка) яруса угнетенных (а) и доминантных (б) растений сосны обыкновенной
R – степень эндогенной регуляции признака в кроне

Рисунок 3 показывает, что в хвое побегов верхнего яруса угнетенных растений (прирост 13 см) синтезируется значительно больше ПА, чем в доминантных (прирост 54 см). В нижнем ярусе угнетенных содержание ПА сохраняется на том же уровне, что и в верхнем. Степень эндогенной регуляции уровня ПА в их кронах близка к 1.0. Возможно, это обусловлено как низким энергетическим уровнем [11], так и более плотной упаковкой хроматина их хвои [9]. В кронах доминантных деревьев степень эндогенной регуляции ПА возрастает почти в 3 раза, что подтверждает гипотезу Feucht et al. [10], согласно которой доступ к активизации работы генов связан с ослаблением плотности упаковки хроматина и переводом его в эухроматин. Более высокий уровень ПА в хвое нижних побегов, по-видимому, свидетельствует о начале внутренней дифференциации одноярусной кроны 6-летних растений в 2-х ярусную (инициация развития женского яруса).

С возрастом показатели ПА для разных ярусов кроны меняются местами, как это имело место у 56-летних деревьев. На рисунке 4А видно, что у доминантных деревьев (3 группа - 8, 9, 10), которые имеют 5-ярусную крону и характеризуются интенсивным биосинтезом вторичных метаболитов, высокое содержание ПА, в отличие от молодых одноярусных популяций, наблюдался в хвое верхнего яруса, а самый низкий – в нижней части кроны. При этом степень эндогенной (энергетической и эпигенетической) регуляции синтеза ПА в пределах кроны не меняется: соотношение максимальных к минимальным показателям составили 3.1 у 56-летних деревьев (рис. 4 Б) и 3.2 у 6-летних (рис. 3). В хвое побегов нижнего яруса (отмирающих ветвей) содержание ПА меняется на противоположное. Возможно, это объясняется тем, что энергетический статус их клеток недостаточен для его биосинтеза.

На рисунке 3 отчетливо видно, что у некоторых деревьев средней ростовой категории (рис. 4 Б, 2 группа - 5, 6), по-видимому, произошла стабилизация синтеза ПА

в хвое и поддерживается в побегах разных ярусов на одном уровне с эндогенной (энергетической и эпигенетической) регуляцией 1.0 (рис. 4Б). У угнетенных растений, напротив, наблюдается повышенная степень регуляции 3.7 – 5.8 (1 группа, дер. 2 и 3). Высокий энергетический потенциал доминантных деревьев позволяет, вероятно, поддерживать оптимальную эндогенную регуляцию этой важной в физиологическом отношении группы вторичных веществ – ПА, которая, начиная с 6-летнего возраста, находится на уровне близком 3.0 (рис. 4А, Б. 3 группа, дер. 8, 9, 10).

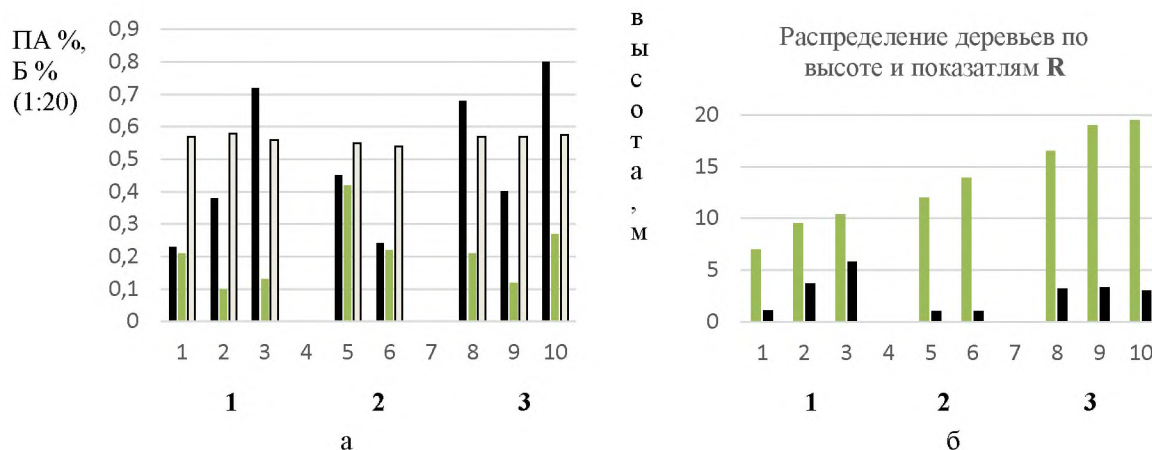


Рис. 4 Содержание ПА и белка (а) в хвое побегов верхнего и нижнего ярусов 56-летних деревьев (а) сосны обыкновенной разных ростовых категорий и показатели степени регуляции (R) признака в кроне (б)

а: 1 – угнетенная; 2 – подчиненная; 3 – доминантная группы. б: показатели R деревьев № 1, 2, 3 – 1.0; 3.7; 5.8; деревья № 5, 6 – 1.0; 1.0; деревья № 8, 9, 10 – 3.2; 3.3; 3.0.

В отличие 6-летних деревьев угнетенной группы ПС потомства (см. рис. 3А) в образцах доминантной группы наблюдается повышенная вариабельность эндогенной регуляции синтеза флавоноидов (CV 43%, см. рис. 3Б). В процессе формирования насаждения – это может приводить к переходу некоторых из них в группы деревьев пониженной ростовой активности. Определение степени регуляции ПА 56-летних деревьев служит подтверждением того, что только эндогенная регуляция в разных участках кроны на среднем оптимальном уровне – 3.0 может служить надежным показателем сохранения доминантной ростовой активности дерева в популяции в процессе онтогенеза (рис. 4Б). Возможно, высокая вариабельность эндогенной регуляции синтеза ПА в кроне доминантной группы деревьев (CV 43%) может быть одной из причин низкой эффективности плюсовой селекции. В приведенном анализе (см. рис. 1Б) ее объем составил 22% от популяционной выборки (9 особей из 40), а близкий к оптимальному для доминантной группы вариант степени регуляции ПА в кроне при среднем уровне 3.2 показали только 4 из 9 деревьев, что составило 44% от выборки (см. рис. 3Б).

Заключение

Выявленные отличия по уровню синтеза вторичных веществ в деревьях разных ростовых категорий (от угнетенной группы к доминантной) носят не случайный характер. Они определяется рядом внутренних механизмов и внешних факторов, включая дифференциацию деревьев по энергетической и эпигенетической составляющей генома. Установлено, что независимо от возраста культур, более высокий уровень синтеза ФЛ, ПА характерен для угнетенных и подчиненных растений, а пониженный для кодоминантной и доминантной групп, что, по-видимому,

обусловлено различиями энергетической составляющей их генома. В согласии с энергетическим статусом деревьев находятся данные о высокой вариабельности биохимических показателей в пределах популяции и ростовых групп. Их природа, вероятно, определяется и эпигенетической составляющей генома.

Показано, что проявлению пространственных и возрастных отличий кроны по морфологическим признакам предшествует трансформация биохимических процессов, инициация и протекание которых существенно отличается у деревьев разных ростовых категорий.

Список литературы

1. Ванюшин В.В. Эпигенетика сегодня и завтра // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2013. – Т. 17. – № 4/2. – С. 805-817.
2. Кузнецова Н.Ф., Полякова Л.В. Энергетические и биохимические механизмы выживания в засуху деревьев *Pinus sylvestris* L. разной ростовой категории // ФГБУ «ВНИИЛПСБИОТЕХ» – Наука и Практика. – М.: Изд-во «Перо», 2021. – С. 172-198.
3. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). – М.: Наука, 1973. – 283 с.
4. Полякова Л.В., Журова П.Т. Вещества вторичного обмена как маркеры генетической оценки некоторых количественных параметров деревьев сосны обыкновенной // Факторы экспериментальной эволюции организмов: сб. науч. тр. – Киев. – Логос, 2010. – С. 207-211.
5. Свинцова В.С. Характер изменчивости признаков *Pinus sylvestris* L. в условиях среднерусской лесостепи: Воронежская область: дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.05. / В.С. Свинцова – Воронеж, 2002. – 22 с.
6. Царев А.П. Программы лесной селекции: зарубежный и отечественный опыт (обзор) // Ученые записки Петрозаводского государств. ун-та (сельскохозяйственные науки). – 2014. – № 2. – С. 70-74.
7. Agati G., Azzarello E., Pollastri S., Tattini M. Flavonoids as antioxidants in plants: location and functional significance // Plant Science. – 2012. – V. 196. – P. 67-76.
8. Brautigam K., Vining K., Lafon-Placette C., Fossdal C.G., et al. Epigenetic regulation of adaptive responses of forest tree species to the environment // Ecol. Evol. – 2013. – V. 2 – № 3 – P. 399-415.
9. Feucht W., Lithmar H., Polster J. Nuclei of *Taxus baccata*: flavanols linked to chromatin remodeling factors // J. Botany. – 2009. – V. 323. – P. 1-9.
10. Feucht W., Schmid M., Treutter D. Nuclei of *Tsuga canadensis*: role of flavonoids in chromatin organization // Int. J. Sci. – 2011. – V. 10. – № 12. – P. 6834-6855.
11. Kuznetsova N.F. Introduction to the three-plane corpuscular-wave biology of forest tree species. – New York: Nova Science Publ., 2018. – 330 p.
12. McDowell N., Pockman W.T., Allen C.D., et al. Mechanisms of plant and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? // N. Phytol. – 2008. – V. 178. – P. 719-739.
13. Rathgeber C., Rossi S., Bontemps J-D. Cambial activity related to tree size in a mature silver-fir plantation // Annals of Botany. – 2011. – V. 108. – P. 429-438.
14. Stricker S.H., Köferle A., Beck S. From profiles to function in epigenomics // Nature Reviews Genetics. – 2016. – V. 18. – № 1. – P. 51-66.
15. Vogt T. Phenylpropanoid biosynthesis // Mol. Plant. – 2010. – № 3. – P. 2-20.

Статья поступила в редакцию 31.05.2022 г.

Kuznetsova N.F., Polyakova L.V. Biochemical variability of populations of different ages and trees of Scots pine of different growth categories // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2022. – № 144 – P. 122-131

The variability of biochemical parameters (flavanoids, proanthocyanidins, protein) in the needles and bast of oppressed, subordinate, codominant, dominant in height and diameter of Scots pine trees growing in six forest-steppe populations of different age and origin was studied. The results of the degree of their regulation within the population and growth groups are presented. The dependence of the accumulation of secondary metabolism substances on the age of the population, the growth category of trees and the tier (upper / lower) of the crown was revealed. It is shown that the codominant and dominant groups of plants have a lower level of flavanoid synthesis. Significant differences in the content of proanthocyanidins in the coniferous shoots of the lower and upper tiers of the crown of dominant and oppressed tree groups were determined. The general patterns of the revealed biochemical differences are characterized. The causes of age-related variability, dynamics within the crown, and their correlation with the energy and epigenetic components of the genome are discussed.

Key words: *scots pine; forest crops; secondary metabolites; tree crown; growth intensity; energy; epigenetics*