



УДК 630\*161.02+630\*174.754

DOI: 10.37482/0536-1036-2021-6-9-23

## ВЫСОКОПРОДУКТИВНЫЕ СОСНОВЫЕ ЛЕСА В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЯЮЩЕГОСЯ КЛИМАТА

*Н.Ф. Кузнецова, канд. биол. наук; ResearcherID: [H-7344-2014](https://orcid.org/0000-0001-9947-6698),*

*ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9947-6698>*

*Е.С. Клушевская, аспирант; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2228-3470>*

*Е.Ю. Аминова, канд. с.-х. наук; ResearcherID: [S-8866-2019](https://orcid.org/0000-0001-6800-7944),*

*ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6800-7944>*

Всероссийский научно-исследовательский институт лесной генетики, селекции и биотехнологии, ул. Ломоносова, д. 105, г. Воронеж, Россия, 394087; e-mail: [nfsenyuk@mail.ru](mailto:nfsenyuk@mail.ru), [ekogenlab@gmail.com](mailto:ekogenlab@gmail.com)

---

Оригинальная статья / Поступила в редакцию 28.02.20 / Принята к печати 15.06.20

---

**Аннотация.** Лесостепь Центрально-Черноземного района относится к зоне высокопродуктивных сосновых лесов. В 2015 г. на его территории впервые зафиксирована частичная, затронувшая популяционный, организменный и клеточный уровни дестабилизация сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Дестабилизация вызвана 8-летней тепловой волной 2007–2014 гг., сопровождавшейся резким падением уровня грунтовых вод и четырьмя сильными засухами (2007, 2010, 2012 и 2014 гг.). Анализ проводили на двух участках лесных культур сосны, произрастающих на экологически благоприятной территории: Ступинский тест-объект (Воронежская обл., типичное для Центрально-Черноземного р-на насаждение) и Усманский объект (Липецкая обл., земли с повышенным уровнем грунтовых вод). Представлены результаты морфологического, цитогенетического и биохимического изучения модельных деревьев Ступинского тест-объекта в периоды: 4 оптимальных по погодным условиям года, засушливый 2014 г. и 2015 г. – год дестабилизации. Выявлено, что продолжительный гидротермический стресс вызвал переход сосны из основного равновесного состояния в слабо неравновесное состояние. Пусковым механизмом стала сильная почвенная засуха 2014 г., после которой растения ушли в зиму ослабленными. В 2015 г., несмотря на то, что он был оптимальным по погодным условиям, отмечены уменьшение биопродуктивности шишек по признакам полнозернистости и общему числу семян на шишку, изменение структурированности популяционной выборки, увеличение числа патологий митоза, повышение содержания пролина в хвое. Процесс возвращения вида в исходное состояние изучался 3 последующих оптимальных года на примере ступинской и усманской популяций. Экспериментальные данные свидетельствуют, что процессы нормализации жизненного состояния сопряжены с глубокими изменениями метаболизма и требуют определенных энергетических затрат. Ступинской популяции для возвращения к региональной норме понадобилось больше времени. Это указывает на разную глубину дестабилизации генетического материала деревьев двух исследуемых популяций.

**Для цитирования:** Кузнецова Н.Ф., Клушевская Е.С., Аминова Е.Ю. Высокопродуктивные сосновые леса в условиях изменяющегося климата // Изв. вузов. Лесн. журн. 2021. № 6. С. 9–23. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-6-9-23

**Финансирование:** Работа выполнена в рамках государственного задания Всероссийского научно-исследовательского института лесной генетики, селекции и биотехнологии.

**Ключевые слова:** сосна обыкновенная, семенная продуктивность, пролин, патологии митоза, норма реакции, равновесное состояние, дестабилизация, засуха.

## HIGHLY PRODUCTIVE PINE FORESTS IN A CHANGING CLIMATE

*Nina F. Kuznetsova*, Candidate of Biology; ResearcherID: [H-7344-2014](https://orcid.org/0000-0001-9947-6698),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9947-6698>

*Elena S. Klushevskaya*, Postgraduate Student; ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2228-3470>

*Elena Yu. Amineva*, Candidate of Agriculture; ResearcherID: [S-8866-2019](https://orcid.org/0000-0001-6800-7944),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6800-7944>

All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology, ul. Lomonosova, 105, Voronezh, 394087, Russian Federation; e-mail: [nfsenyuk@mail.ru](mailto:nfsenyuk@mail.ru), [ekogenlab@gmail.com](mailto:ekogenlab@gmail.com)

---

Original article / Received on February 28, 2020 / Accepted on June 15, 2020

---

**Abstract.** Forest steppe of the Central Chernozem Region (CCR) of Russia belongs to the zone of highly productive pine forests. In 2015, for the first time a partial destabilization of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) was recorded within the territory of the CCR. It affected the population, organism and cellular levels of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). The destabilization was caused by the 8-year heatwave of 2007–2014 followed by a sharp drop in the water table and four severe droughts (2007, 2010, 2012, and 2014). The analysis was carried out on two sites of pine forest plantations growing in the environmentally sound region: the Stupino test site (Voronezh region, typical plantation for the CCR) and the Usman site (Lipetsk region, lands with elevated groundwater level). The results of morphological, cytogenetic and biochemical studies of model trees of the Stupino test site during the following periods are presented: 4 optimal years in terms of weather conditions, 2014 drought year and 2015 destabilization year. It was found that prolonged hydrothermal stress resulted in the transition of pine from the basic equilibrium state to a slightly nonequilibrium state. The trigger mechanism for changing their vital state was a severe autumn soil drought in 2014, after which the plants became weakened right before winter. A decrease in cone bioproductivity by the traits of seed fullness and the total number of seeds per cone, a change in population sampling structure, an increase in the number of mitosis pathologies, and an increase in proline content in needles were observed despite optimal weather conditions in 2015. The recovery of species was studied for three subsequent optimal years on the example of the Stupino and Usman populations. Experimental data indicate that the processes of vital state normalization involve profound changes in metabolism and require certain energy expenditures. It took the Stupino population longer to return to the regional norm, which indicates a different depth of destabilization of the tree genetic material of the studied populations.

**For citation:** Kuznetsova N.F., Klushevskaya E.S., Amineva E.Yu. Highly Productive Pine Forests in a Changing Climate. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2021, no. 6, pp. 9–23. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-6-9-23

**Funding:** The research was carried out within the framework of the state assignment of the All-Russian Research Institute of Forest Genetics, Breeding and Biotechnology.

**Keywords:** Scots pine, seed productivity, proline, mitosis pathologies, reaction norm, equilibrium state, destabilization, drought.

---

This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International (CC BY 4.0) license • The authors declare that there is no conflict of interest

### Введение

Лесостепь Центрально-Черноземного района (ЦЧР) до середины XX столетия характеризовалась гомеостазом (постоянством) природной среды. Исторически здесь взаимодействовали две формации: лес и степь. Их пространственно-функциональные связи находились под влиянием температуры, влажности почвы и воздуха. На юге видового оптимума сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) достаточно сбалансировано соотношение имеющихся ресурсов и потребностей этого дерева, что обуславливало высокий бонитет сосновых лесов, наиболее благоприятную для отдельных экземпляров плотность распределения популяций, численность в них растений, равновесие между половой репродукцией и выживаемостью деревьев, соответствие подавляющего числа растений генотипической и фенотипической норме и др. В настоящее время естественные сосновые боры на территории ЦЧР сохранились в основном в заповедниках. В регионе прогнозируют ухудшение ситуации [32]. Есть вероятность дестабилизации сосновых лесов, трансформации в элемент переключения (tipping element) [27, 30] и реализации самого негативного сценария – последующей их гибели. Этот прогноз уже частично подтвердился: усилилась континентальность климата, понизился уровень грунтовых вод, увеличилось число засух [8, 12]. С 2010 г. отмечается депрессия прироста сосны, пыление сместилось на более ранние сроки [8, 10].

В центре ареала сосна встречается в двух жизненных состояниях [31, 34]: основном равновесном и слабо неравновесном. Основное равновесное состояние – зона видового оптимума. Большинство деревьев в популяциях соответствуют генотипической и фенотипической норме вида, максимально обеспечивают передачу наследственной информации от родителей к потомкам, на базе неспецифической и специфической реакции реагируют на погодный стресс [28]. При устранении внешнего воздействия система возвращается в исходное состояние. Слабо неравновесное состояние (частичная, глубокая, полная дестабилизация) – зона видового оптимума и пессимума (южная и северная граница ареала, болота, высокогорья, техногенно загрязненные территории). При частичной и глубокой дестабилизации популяции деревьев характеризуются повышенной изменчивостью признаков, стерильностью, пониженной жизнеспособностью, более слабым откликом на дополнительный стресс, карликовостью и уродствами. В пессимальной зоне эти качества сохраняются в системе «родители–потомки», что указывает на стабильность данного жизненного состояния. При полной дестабилизации происходит гибель растений и лесных экосистем – необратимый, предсказуемый из-за нарушений, несовместимых с жизнью, конечный результат.

Цель исследований – оценка изменчивости морфологических, биохимических и цитогенетических признаков сосны обыкновенной на основе изучения процессов, происходящих на Ступинском тест-объекте в год дестабилизации и в предшествующие ему оптимальный и засушливый годы, и семенной продуктивности шишек в контрастных местообитаниях ступинской и усманской популяций сосны в оптимальные годы.

### Объекты и методы исследования

Исследования проводили на двух экспериментальных площадках, примыкающих к Воронежскому биосферному заповеднику. Ступинский тест-объект

(контроль) с 1987 г. является местом изучения систем семенного размножения сосны. Это типичное для ЦЧР по вегетативной и семенной продуктивности насаждение сосны, произрастающее на песчаном склоне левого берега р. Воронеж (Воронежская обл., Рамонский р-н, 55–60-летние культуры, 30 дер.). Территория относится к числу эталонных земель с ненарушенным растительным покровом [17]. Тип условий местности – А<sub>2</sub>, сосняк травяной, тип почвы – влажные пески, что подходит для сосны. Усманский опытный объект находится северо-восточнее контрольного на 25–30 км (Липецкая обл., Усманский р-н, 30-летние лесные культуры, 30 дер.). Насаждение расположено в бассейне р. Усманки и ее притока Девицы на землях с высоким уровнем залегания грунтовых вод (не глубже 1 м), поэтому гидрологические риски для данного лесного массива в засуху существенно ниже, чем для ступинской популяции.

Все деревья контрольного и опытного объектов относятся к категории нормальных деревьев. По состоянию – здоровые, по семенной и вегетативной продуктивности – плюсовые, нормальные лучшие, нормальные. Интенсивность семеношения оценивали визуально по обилию шишек с применением 5-балльной шкалы В.Г. Каппера. С каждого дерева брали по 10–14 неповрежденных шишек и определяли число полных и пустых семян. Полнозернистость вычисляли для каждого дерева и объекта как отношение количества полных семян к общему числу семян. Для определения частотности весь диапазон изменчивости деревьев в оптимальные годы был разбит на 4 класса продуктивности. Полнозернистость семян в границах: I – 0,0–24,9 %; II – 25,0–49,9 %; III – 50,0–74,9 %; IV – 75,0–100,0 %; число семян на шишку: I – 0,0–9,9 семян; II – 10,0–19,9 семян; III – 20,0–29,9 семян; IV – 30,0 семян и выше.

Биохимические исследования начаты в 2013 г. Образцы хвои отбирали в начале 3-й декады мая с побегов 2-го года жизни (Ступинский тест-объект, 11 модельных дер.). Содержание свободного пролина определяли в воздушно-сухих пробах методом Bates [22] с использованием нингидринового реактива (30 мл ледяной уксусной кислоты + 20 мл 6М H<sub>3</sub>PO<sub>4</sub> + 1,25 г нингидрина). Интенсивность окраски оценивали спектрофотометрическим методом при длине волны  $\lambda = 520$  нм. Полученное значение пересчитывали в мкмоль/г, учитывая массу навески и объем экстракта.

Цитогенетический мониторинг семенного потомства 6 модельных деревьев сосны Ступинского тест-объекта проводится с 2010 г. Проростки корешков длиной 0,5–1,0 см фиксировали в утренние часы в спиртово-уксусной смеси. Давленные препараты (10 корешков проростков для каждого дерева) изготавливали по методике Л.А. Топильской и др. [18] и окрашивали ацетогематоксилином. Анализировали не менее 100 делящихся клеток корневой меристемы с каждого препарата. Микросъемку проводили с помощью цифровой камеры окуляра DCM500 (WEBBERS Myscope 500 M). Учитывали частоту и спектр патологий митоза (ПМ).

Статистическую обработку результатов осуществляли с помощью программы Statistica 6. Для сравнения выборок разных лет по патологиям митоза и содержанию пролина использовали непараметрический X-критерий Ван-дер-Вардена, т. к. эти признаки не подчиняются нормальному распределению.

За годы мониторинга в регионе произошло 7 засух. Последние 4 сильные засухи (2007, 2010, 2012, 2014 гг.) сопровождалась понижением уровня грун-

товых вод (с 2–3 до 5–6 м) и представляют собой самую продолжительную и мощную тепловую волну за всю историю метеонаблюдений [8].

### *Результаты исследования и их обсуждение*

Устойчивость равновесных лесных экосистем проявляется в способности сохранять ими характеристики видовой нормы до определенных пределов флуктуации внешней среды [14, 35]. Многие признаки вегетативной и генеративной сферы сосны обыкновенной достаточно изменчивы, что обеспечивает жизнеспособность и экологическую стабильность вида на большей части ареала.

*Оптимальные годы.* Мониторинг генеративной сферы сосны в условиях лесостепного района ЦЧР проводится с начала 70-х гг. XX в. [2, 3, 15, 29]. Интенсивность цветения исследуемых популяций в оптимальные по погодным условиям годы высокая – 4 балла (2–5 баллов у отдельных деревьев). Показатели семенной продуктивности – полнозернистость и число семян на шишку – являются генетически обусловленными и экологически зависимыми. Они, как и все количественные признаки, характеризуются потенциальной и реализованной (адаптивной) нормой реакции.

Потенциальная норма реакции по полнозернистости семян составляет 0–100 %. Реализованная норма оптимальных лет вдвое уже потенциальной и смещена к левому пределу. Урожайность сосны в типичные по погодным условиям годы на обоих объектах высокая (рис. 1, а). Модальные значения признака изменяются от 76,2 до 87,7 %; у деревьев – 49,2–95,7 % (Ступино) и 67,0–96,8 % (Усмань) [28]. 4/5 растений от объема выборок составляет высокопродуктивный IV класс, во II класс входят единичные формы, а I – отсутствует.

Потенциальная норма реакции по числу семян на шишку – 0–50 шт. Ее максимальную амплитуду мы приняли за 100 %. Число семян на обоих объектах соответствует региональной норме (22–23 шт., рис. 1, б) при варьировании средних значений признака 19,6–26,1 шт. (Ступино) и 20,8–25,5 шт. (Усмань). У деревьев ее размах равен 6,8–44,0 шт. (Ступино) и 7,5–46,9 шт. (Усмань), это составляет соответственно 74,4 и 78,8 % от потенциальной. Большая часть растений и модальные значения признака приходятся на область II и III класса бонитета. В I низко- и IV высокопродуктивный класс входят по 2–4 растения. Такие данные свидетельствуют о том, что обе популяции находятся в равновесном состоянии и достаточно устойчивы к засухе – основному типу погодного стресса в регионе. В оптимальные годы различия между ступинской и усманской популяциями по признакам полнозернистости и числу семян статистически недостоверны.

Частота и спектр аномалий митоза, которые в системе «норма–патология» отражают степень нарушения хромосомного аппарата хвойных растений, являются наиболее чувствительными к погодному стрессу параметрами [5, 25]. Установлено, что у семенного потомства деревьев ступинского объекта в оптимальные годы уровень частоты ПМ составляет  $1,4 \pm 0,2$  %, что в 3,5 раза ниже нормы спонтанного мутирования 5 % [1].

Вегетативная сфера сосны ступинской популяции оценивалась весной и осенью по содержанию пролина в свежесобранной хвое модельных деревьев. Доказано, что данная аминокислота вырабатывается в значительных количествах в клетках в ответ на засуху и повышенную температуру [7, 36].

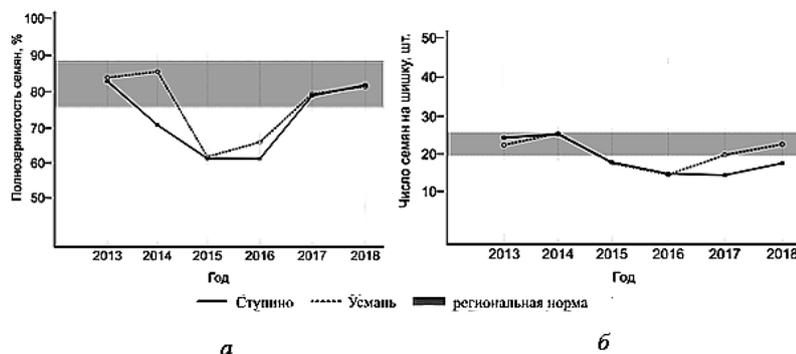


Рис. 1. Динамика изменения полнозернистости семян (а) и числа семян на шишку (б) для ступинской и усманской популяций сосны обыкновенной в течение 6 лет: оптимальные 2013, 2016–2018 гг., засушливый 2014 г. и 2015 г. – год дестабилизации

Fig. 1. Dynamics of changes in seed fullness (a) and number of seeds per bud (b) for the Stupino and Usman populations of Scots pine over 6 years: 2013, 2016–2018 optimal years, 2014 drought year and 2015 destabilization year

Пролин как стрессовый метаболит обладает полифункциональными свойствами: поддерживает внутриклеточный гомеостаз, способствует адаптации растений к неблагоприятным условиям [24, 36]. На рис. 2 представлена динамика изменения содержания пролина в образцах хвои в 2013–2015 гг. Весной оптимального 2013 г. хвоя содержала небольшое количество пролина –  $2,96 \pm 0,27$  мкмоль/г (варьирование признака –  $1,84$ – $4,53$  мкмоль/г) [6]. Осенью его концентрация стала несколько выше,  $3,75 \pm 0,50$  мкмоль/г. Амплитуда изменчивости увеличилась за счет сдвига верхней границы,  $1,86 \pm 0,02$ – $8,35 \pm 0,33$  мкмоль/г. Различия между весенними и осенними пробами статистически недостоверны.

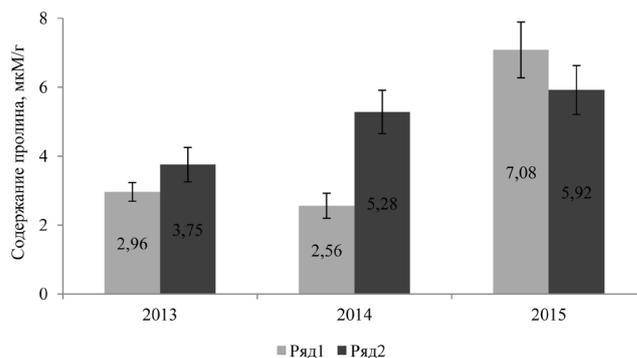


Рис. 2. Содержание пролина (мкмоль/г) в хвое сосны обыкновенной: весенние (ряд 1) и осенние (ряд 2) образцы

Fig. 2. Proline content ( $\mu\text{mol/g}$ ) in Scots pine needles: spring (row 1) and autumn (row 2) samples

*Засушливый 2014 год.* Выживание растений в экстремальных погодных условиях требует энергетических затрат [23, 26]. Считается, что стабильность деревьев и популяций в такие годы достигается направлением энергетических потоков или на защиту, или на онтогенез, или на половые процессы (чаще перераспределение между перечисленным) [13, 33]. В первом случае от засухи больше страдает генеративная сфера, во втором – развитие дерева, в третьем – частично функционирование обеих систем. Показано, что засуха инициирует

развитие у сосны неспецифической и специфической реакций [28]. На следующий год стресс-реакция исчезает, а генетическая система возвращается к региональной норме. Способность популяций к самовосстановлению после засухи, во-первых, является одним из показателей устойчивости вида к погодному стрессу и, во-вторых, свидетельствует, что популяции находятся в равновесном состоянии.

В 2014 г. наблюдалось два засушливых периода – слабая весенняя атмосферная и осенняя почвенная засухи. Весенняя засуха привела к незначительному снижению урожайности сосны ступинской популяции. Уровень полнозернистости выборки составил  $71,0 \pm 1,8$  %, что на 12 % ниже показателя оптимальных лет. Диапазон изменчивости признака увеличился до 37,7–88,9 %. Число семян в шишках соответствовало числу в хорошие по погодным условиям годы ( $25,2 \pm 1,5$  шт. при вариации 9,1–42,1 шт.). Генеративная сфера усманской популяции от данной засухи не пострадала: полнозернистость и число семян на шишку –  $85,6 \pm 2,1$  % и  $25,5 \pm 2,0$  шт. соответственно. Значимые различия выявлены только для полнозернистости.

Число ПМ у семенного потомства увеличилось почти вдвое ( $2,7 \pm 0,3$  %), это достоверно выше, чем в предыдущем оптимальном году. В засуху 2010 г. спектр ПМ представлен 9–10 типами нарушений, в 2014 г. их количество уменьшилось до 7 [11]. Мосты на стадиях ана- и телофазы являются преобладающим типом структурных нарушений. По литературным данным, увеличение их частоты в спектре ПМ свидетельствует об активности функционирования систем репарации в клетках [4].

В весенних пробах хвои содержание пролина осталось на уровне 2013 г. –  $2,56 \pm 0,36$  мкмоль/г в пределах  $1,32 \pm 0,14$ – $5,07 \pm 0,01$  мкмоль/г, т. к. в мае количество почвенной влаги еще было достаточным. Произошло лишь расширение в 1,4 раза границ признака. В ноябре (конец 2-го засушливого периода) средние значения выросли почти в 1,5 раза за счет существенного смещения нижней границы в сторону больших показателей. Минимум составил  $3,11 \pm 0,06$  мкмоль/г, что в 1,7 раза выше минимума осени 2013 г. и практически сопоставимо со средними показателями. Максимальные значения  $8,36 \pm 0,02$  мкмоль/г не отличаются от максимума 2013 г. Достоверные отличия между образцами двух лет не зафиксированы.

В засуху погодный стресс, то усиливаясь, то ослабевая, «расшатывает» популяции и растения на всех уровнях организации. Изменчивость признаков, как правило, не выходит за пределы равновесного состояния. В последний год тепловой волны состояние генеративной сферы деревьев Усмани и Ступино было близким к нормальному. Отклик ступинской популяции на слабую весеннюю засуху типичен для генеративной сферы сосны. На популяционном уровне это первая ступень трансформации семенного генофонда, протекающая на базе неспецифической и специфической реакций [28]. Погодный стресс отразился на полнозернистости семян и числе ПМ, в то время как их спектр и число семян на шишку остались на уровне оптимальных лет. Как показывает биохимический анализ, осенью вегетативная сфера сосны, вероятно, еще находилась в состоянии равновесия.

*Дестабилизация сосны.* В ЦЧР негативные последствия глобального изменения климата становятся все более явными [8, 12]. Каждое десятилетие оказывается теплее предыдущего, ежегодно фиксируются новые температурные

рекорды, увеличиваются число волн тепла и напряженность засух. Тепловая волна 2007–2014 гг. была самой мощной и продолжительной. 4-я ее засуха существенно усугубила экологическую ситуацию в регионе. Количество осадков за вегетационный сезон 2014 г. составило 55 % от нормы. Осенью осадков выпало менее 20 % от нормы: сентябрь – 8 %, октябрь – 36 %, ноябрь – 15 %. Обмелели реки. В октябре уровень грунтовых вод в Докучаевском колодце снизился до 7,6 м. Сосна ушла в зиму в ослабленном состоянии. В сентябре у многих деревьев начали раскрываться шишки, пожелтела и стала массово опадать хвоя. Вероятность перехода сосновых лесов из равновесного в слабо неравновесное состояние существенно возросла. Для реализации необходим был лишь небольшой толчок. Весной таким толчком, вероятно, стал выход сосны из состояния покоя.

2015 г. был оптимальным по погодным условиям. Среднегодовое количество осадков соответствовало многолетней норме (96,2 %). В течение года они выпадали равномерно. Уровень грунтовых вод колебался в пределах 5–6 м. Однако сосна, несмотря на благоприятные погодные условия, не вернулась к региональной норме. Такое произошло впервые за историю наблюдений. Интенсивность цветения и семеношения снизилась на 7 объектах Воронежской, Липецкой и Белгородской областей. Признаком ослабления сосновых лесов ЦЧР стало широкое распространение в 2015–2016 гг. очагов соснового пилильщика. Осенью значительная часть шишек на деревьях была повреждена личинками шишковой смолевки. В августе отмечены пожелтение хвои, частичная дефолиация крон.

Эти данные свидетельствуют, что произошло переключение популяций сосны на качественно другой тип упорядоченности. Покинув равновесное состояние, они сменили его на энергетически менее затратное слабо неравновесное состояние (частичной дестабилизации). Слабо неравновесные системы – это системы, которые способны достичь состояния нового равновесия в измененных условиях [19]. На такие системы распространяются законы термодинамики, их поведение достаточно предсказуемо. До достижения критического уровня изменения идут по накопительному принципу, смена типа осуществляется скачкообразно. Она затрагивает клеточный, организменный и популяционный уровни организации вида.

Биохимические исследования подтвердили смену жизненного состояния сосны. Сравнивая соотношение между образцами проб, видим, что в мае 2015 г. произошел резкий скачок концентрации пролина в хвое (см. рис. 2). Его содержание составило  $7,08 \pm 0,81$  мкмоль/г, статистически достоверное превышение – 2,4 раза по сравнению с весенними и 1,9 раза по сравнению с осенними показателями 2013 г.; 2,8 раза по сравнению с показателями весны 2014 г. Амплитуда признака достигла максимума – 7 мкмоль/г ( $4,12 \pm 0,1$  до  $11,21 \pm 0,28$  мкмоль/г).

Частичный дисбаланс – один из способов выживания вида в условиях, когда его биология и экологическая ниша перестают совпадать полностью. По теории стресса [16], сосна весной находилась в фазе шока. Уровень пролина был максимальным. В это время реализуются возможности растений к адаптации под условия среды в новом жизненном состоянии, происходит поиск путей изменения внутриклеточного метаболизма. Затем начинается непосредственно перестройка метаболизма, а за ней следует фаза стабилизации, когда растения

приспосабливаются к функционированию в условиях слабо неравновесной системы. Осенью наметилась лишь неотчетливая тенденция снижения в 1,2 раза концентрации пролина ( $5,92 \pm 0,71$  мкмоль/г). При этом область распределения признака высокая – 8,66 мкмоль/г. Максимальные значения сохраняются на прежнем уровне  $11,28 \pm 0,17$  мкмоль/г, тогда как минимальные приблизились к уровню оптимальных лет  $2,62 \pm 0,11$  мкмоль/г.

Дестабилизация затронула оба признака биопродуктивности шишек. Средняя полнозернистость составила  $61,4 \pm 3,6$  %, что достоверно ниже полнозернистости в оптимальные годы на 25 % и в засушливый 2014 г. – на 13,5 % (см. рис. 1, а). Амплитуда изменчивости деревьев увеличилась, и реализованная норма реакции приблизилась к потенциальной (16,2–87,2 %). Асимметричный характер кривой распределения деревьев кардинально изменился. Мода признака переместилась в область III класса. Число высокопродуктивных форм снизилось более чем в 2,5 раза, низкопродуктивного II класса, наоборот, повысилось. Появились два растения, полнозернистость которых соответствует I классу. Число семян на шишку уменьшилось на 20 % ( $18,0 \pm 1,3$  шт.), структура выборки изменилась (см. рис. 1, б). Верхняя граница реализованной нормы реакции сдвинулась в область более низких значений, диапазон изменчивости стал уже (8,3–28,0).

Реакция усманской популяции, не пострадавшей от засухи 2014 г., на смену жизненного состояния была аналогичной (см. рис. 1, а). Урожайность резко снизилась относительно уровня двух предыдущих лет: полнозернистость –  $61,6 \pm 3,4$  %; число семян –  $17,7 \pm 1,8$  шт. При этом значения сопоставимы с показателями ступинской популяции. Распределение деревьев по классам продуктивности такое же, как на контрольном объекте, а диапазон изменчивости признаков несколько шире (14,7–89,9 % и 9,8–34,4 шт.). Различия между показателями двух предыдущих лет достоверны. Полученные данные свидетельствуют о том, что на обоих объектах произошла разбалансировка систем семенного размножения сосны.

Частота ПМ в 2015 г. соответствует показателю предыдущего засушливого года и вдвое ниже уровня оптимальных лет. Максимальный показатель отмечен у дерева № 98 ( $4,5 \pm 1,1$  %). Качество семенного потомства после перехода насаждений в слабо неравновесное состояние в целом удовлетворительное.

Обращаясь к причинам дестабилизации, отметим, что переход сосновых лесов в слабо неравновесное состояние сопряжен с понижением их энергетического статуса. Растения вынуждены тратить часть энергии на поддержание гомеостаза в условиях более сухого и теплого климата. Пониженный уровень энергии не может обеспечить высокую упорядоченность систем, это ведет к уменьшению продуктивности деревьев и увеличению изменчивости признаков и процессов по причине прямой связи энергии, структуры и функции. Индивидуальные нормы реакции расширяются и перекрываются, отклик растений на дополнительную стрессовую нагрузку становится более сглаженным, а групповая изменчивость исчезает [9].

*Выход из состояния дестабилизации.* Любая неравновесная система при нормализации внешних условий стремится вернуться в равновесие. Информация о продолжительности и этапах перехода сосны к региональной норме (с уровня энергетически более низкого к высокому) в условиях *ex situ* отсутствует. Как отмечалось, переключение развития с одного типа системы на другой и адаптация к ним связаны с перестройкой внутриклеточного метаболизма. Однако если

при переходе из равновесного в более низкое, неравновесное, состояние высвобождаемая энергия становится источником энергии для перестройки метаболизма, то для реализации обратного процесса растение должно решить проблему аккумуляции ресурсов, а они могут накапливаться только в оптимальные годы.

Температурный режим 2016–2018 гг. соответствовал региональной норме или несколько превышал ее. 2016 г. был дождливым. В апреле выпал 431 % от нормы осадков, и в почве скопился достаточный запас влаги. В 2017 г. количество осадков находилось на уровне оптимальных лет. Зима и весна 2018 г. характеризовались обильными снегопадами и дождями. Повышенный уровень грунтовых вод сохранялся до конца июня. На рис. 1 приведена динамика изменения урожайности ступинской и усманской популяций в течение трех оптимальных лет.

Анализ структуры урожая 2016 г. ступинской популяции показал, что биопродуктивность шишек уменьшилась только по числу семян. Полнозернистость осталась на уровне предыдущего года –  $61,1 \pm 3,4$  %. Наметилась лишь тенденция к сужению диапазона изменчивости признака (27,8–86,9 %), что отразилось на структурированности выборки. Исчез I низкопродуктивный класс, и число классов сократилось до трех. Только на 3-й год начался активный выход сосны из состояния дестабилизации. Благоприятные погодные условия вегетационного сезона 2017 г. во многом способствовали этому: ровные по температурному режиму май–июль и достаточный запас влаги в почве из-за обильных дождей в апреле–мае. Урожайность сосны в этот год повысилась на 23 % и вышла на нижний уровень региональной нормы ( $78,9 \pm 2,1$  %). Размах варьирования признака и его структурированность оказались в соответствии с региональной нормой (45,9–94,9 %). В 2018 г. урожайность сосны вернулась к норме и составила  $82,7 \pm 1,3$  %.

В 2016 г. модальное значение по числу семян стало меньше на 18 %, чем в 2015 г.:  $14,7 \pm 1,2$  шт., при размахе варьирования признака 4,5–27,5 семян. Различия с 2013 и 2014 гг. являются достоверными. Количество деревьев низкопродуктивного I класса достигло 7. В 2017 г. оно стабилизировалось на минимальном уровне ( $14,1 \pm 1,7$  семян), число экземпляров I класса сократилось с 7 до 4. Только на 3-й год началось повышение показателей. В 2018 г. семян стало  $17,4 \pm 0,9$  шт., что, однако, меньше региональной нормы. Верхняя граница реализованной нормы реакции переместилась в область высокопродуктивных классов (5,6–33,6 семян). Число семян восстановилось до среднего регионального уровня ( $23,7 \pm 1,8$ ) в 2019 г., т. е. только на 4-й год после дестабилизации.

Период восстановления генеративной сферы сосны усманской популяции оказался на год короче (см. рис. 1), чем период восстановления ступинской. В 2016 г. наметился сдвиг в направлении повышения урожайности, причем только по полнозернистости семян ( $66,0 \pm 3,5$  %). Достоверных различий между 1-м и 2-м годом дестабилизации (2015 и 2016 гг.) по данному показателю обнаружено не было. Реализованная норма признака, несмотря на некоторое смещение в область высоких значений (22,1–92,1 %), по-прежнему варьирует в широких пределах – 70 %. В последующие два года полнозернистость вышла на уровень региональной нормы:  $79,5 \pm 2,1$  (2017 г.) и  $82,7 \pm 1,3$  % (2018 г.).

В 2016 г. среднее число семян на шишку у усманской популяции, как и в Ступино, еще раз понизилось и составило  $14,5 \pm 1,2$  шт. (6,1–27,7 семян), что достоверно ниже, чем в 2013 и 2014 гг. Распределение деревьев по классам

продуктивности близко к контролю. На следующий год мода признака существенно не изменилась –  $14,0 \pm 1,2$  шт. (6,6–30,2 семян). Его величина начала повышаться на 3-й год, причем также в 2 этапа. В 2018 г. число семян достигло уровня  $19,8 \pm 1,5$  шт.; в 2019 г. – региональной нормы ( $22,5 \pm 1,1$  шт.). Следовательно, восстановление усманской популяции по 2-му признаку было на год короче по сравнению с контролем, что свидетельствует о глубине дестабилизации генетического материала.

Объяснение полученных данных дает теория стабилизирующего отбора [20] и консервативной функции полового процесса [21]. Так, по многолетним данным, пустоосемянность сосны в ЦЧР составляет около 20 %. В оптимальные годы из семенного генофонда удаляется во время эмбриогенеза большая часть генетически нарушенных, инбредных, отклоняющихся по форме и размерам генотипов. Показано, что в засуху структуры репродукции в прогамный (от опыления до оплодотворения) период развития достаточно устойчивы к погодному стрессу, а ранний эмбриогенез чувствителен к нему, что является причиной редукции биопродуктивности шишек в такие годы [28]. Развитие структур репродукции в слабо неравновесном состоянии менее упорядочено, что повышает вариабельность размерных показателей зародышей [15]. В 1-й год дестабилизации (2015 г.) уровень пустоосемянности на обоих объектах увеличился вдвое. Одним из механизмов, стабилизирующих отбор, по-видимому, является повышенная эмбриональная смертность, не позволяющая зародышам, наиболее отклоняющимся по форме и размерам, перейти от глобулярной стадии развития к внутренней дифференциации.

Гаметогенез у сосны протекает в течение двух вегетационных сезонов в шишках 1-го и 2-го годов развития. В конце 1-го вегетационного сезона гибель семяпочек в фертильной зоне шишки происходит в основном по причине недоопыленности. В начале 2-го вегетационного сезона отстающие в росте семяпочки погибают из-за летальности женских гаметофитов. В районе исследований степень редукции потенциальной семенной продуктивности в прогамный период низкая и составляет в оптимальные годы около 6 % [15]. При дестабилизации количество семян в шишках снижается в течение двух лет более чем на треть, а затем еще год сохраняется на минимальном уровне. Процесс восстановления числа семян до региональной нормы также осуществляется в два этапа. То есть морфологический эффект редукции и восстановления в обоих случаях растянут на два года. Вероятно, это объясняется тем, что в 1-й год уменьшение количества семян обусловлено повышенной гибелью семяпочек в шишках только 2-го года развития. На следующий год проявляется кумулятивный эффект дисбаланса гаметогенеза двух лет, годов опыления и оплодотворения. По этой причине восстановление биопродуктивности шишек по данному признаку также происходит в 2 этапа.

### Заключение

Проведен морфологический, биохимический и цитогенетический анализы перехода сосны обыкновенной из основного равновесного состояния в слабо неравновесное. Одной из причин переключения сосновых лесов на данный путь развития является потепление климата в ЦЧР и тепловая волна, во время которой более аридная среда перестала совпадать с биологией вида *Pinus sylvestris* L.

Индуктором перехода выступила сильная почвенная засуха 2014 г. Так как энергия прямо связана со структурой и функцией, то эффект дестабилизации в первую очередь проявился в снижении жизненного состояния популяций. При этом пострадали генеративная и вегетативная сферы деревьев одновременно. Понижилась устойчивость сосновых древостоев к вредителям, уменьшилось количество и качество семенной продукции, произошла разбалансировка биохимических процессов, увеличилось число хромосомных аномалий.

Впервые в пределах онтогенеза прослежен путь восстановления дестабилизированного семенного генофонда до региональной нормы. Показано, что у ступинской популяции сосны, произрастающей в типичных для ЦЧР условиях, данный срок составил 4 года; усманской популяции, испытывающей меньший гидрологический стресс, потребовалось 3 года. 4 оптимальных года подряд бывают в регионе редко, особенно в последние десятилетия. Произошедшая дестабилизация в зоне высокопродуктивных сосновых лесов является очень тревожным знаком.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Буторина А.К., Калаев В.Н., Миронов А.Н., Смородинова В.А., Мазурова И.Э., Дорошев С.А., Сенькевич Е.В. Цитогенетическая изменчивость в популяциях сосны обыкновенной // *Экология*. 2001. № 3. С. 216–220. Butorina A.K., Kalaev V.N., Mironov A.N., Smorodinova V.F., Mazurova I.E., Doroshev S.A., Sen'kevich E.V. Cytogenetic Variation in Populations of Scotch Pine. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology], 2001, no. 3, pp. 216–220. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1011366328809>
2. Ефимов Ю.П. Семенные плантации в селекции и семеноводстве сосны обыкновенной. Воронеж: Истоки, 2010. 253 с. Efimov Yu.P. *Seed Orchards in Selection and Seed Breeding of Scots Pine*. Voronezh, Istoki Publ., 2010. 253 p.
3. Исаков Ю.Н., Авраменко Р.С., Буторина А.К., Иевлев В.В., Кузнецова Н.Ф., Мурая Л.С., Пожидаева И.М., Свицкова В.С., Соустова Н.М. Системы семенного размножения древесных растений и селекция // *Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений*. М.: ЦНИИ лесн. генетики и селекции, 1989. С. 47–54. Isakov Yu.N., Avramenko R.S., Butorina A.K., Iyevlev V.V., Kuznetsova N.F., Muraya L.S., Pozhidayeva I.M., Svintsova V.S., Soustova N.M. Systems of Seed Reproduction of Woody Plants and Breeding. *Forest Genetics and Breeding and Physiology of Woody Plants*. Voronezh, TsNII lesnoy genetiki i selektsii Publ., 1989, pp. 47–54.
4. Калаев В.Н., Карпова С.С. Цитогенетический мониторинг: методы оценки окружающей среды и состояния генетического аппарата организма. Воронеж: ВГУ, 2004. 80 с. Kalayev V.N., Karpova S.S. *Cytogenetic Monitoring: Methods for Assessing the Environment and the State of the Organism's Genetic Apparatus*. Voronezh, VSU Publ., 2004. 80 p.
5. Калашиник Н.А. Хромосомные нарушения как индикатор оценки степени техногенного воздействия на хвойные растения // *Экология*. 2008. № 4. С. 276–286. Kalashnik N.A. Chromosome Aberrations as Indicator of Technogenic Impact on Conifer Stands. *Ekologiya* [Russian Journal of Ecology], 2008, no. 4, pp. 276–286. DOI: <https://doi.org/10.1134/S106741360804005X>
6. Клушевская Е.С., Кузнецова Н.Ф. Оценка устойчивости сосны обыкновенной к засухе по физиологическим характеристикам хвои // *Лесоведение*. 2016. № 3. С. 216–222. Klushevskaya E.S., Kuznetsova N.F. The Scots Pine Draught Tolerance Assessment Based on Needle Physiological Indices. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2016, no. 3, pp. 216–222.

7. Кузнецов Вл.В., Шевякова Н.И. Пролин при стрессе: биологическая роль, метаболизм, регуляция // Физиология растений. 1999. Т. 46, № 2. С. 321–336. Kuznetsov V.I.V., Shevyakova N.I. Prolone under Stress: Biological Role, Metabolism, and Regulation. *Fiziologiya rastenij* [Russian Journal of Plant Physiology], 1999, vol. 46, no. 2, pp. 321–336.
8. Кузнецова Н.Ф. Засухи в лесостепной зоне Центрально-Черноземного региона и критерии оценки их интенсивности // Изв. СГУ. Нов. сер. Сер.: Науки о Земле. 2019. Т. 19, вып. 3. С. 142–148. Kuznetsova N.F. Droughts in the Forest-Steppe Zone of Central Chernozemic Region and Criteria for Evaluation of Their Intensity. *Izvestiya Saratovskogo universiteta. Novaya seriya. Seriya Nauki o Zemle* [Izvestiya of Saratov University. Earth Sciences], 2019, vol. 19, iss. 3, pp. 142–148. DOI: <https://doi.org/10.18500/1819-7663-2019-19-3-142-148>
9. Кузнецова Н.Ф., Машкина О.С. Реакция на стресс и ее последствие у сосны обыкновенной в онтогенезе и при смене поколений // Хвойные бореальной зоны. 2011. Т. XXVIII, № 1-2. С. 83–90. Kuznetsova N.F., Mashkina O.S. Stress Reaction and It After-Effect of *Pinus sylvestris* L. in Ontogeny and at Alternation of Generations. *Hvojnye boreal'noj zony* [Conifers of the Boreal Area], 2011, vol. XXVIII, no. 1-2, pp. 83–90.
10. Матвеев С.М. Климатический сигнал в радиальном приросте сосновых древостоев модальных типов леса Воронежской области // Лесохоз. информ.: электрон. сетевой журн. 2017. № 1. С. 99–108. Matveev S.M. The Signal of Climate in the Radial Increment of Pine Stands of the Voronezh Region. *Lesokhozyaystvennaya informatsiya* [Forestry information], 2017, no. 1, pp. 99–108.
11. Пардаева Е.Ю., Машкина О.С., Попов В.Н. Состояние генеративной сферы *Pinus sylvestris* L. по данным цитогенетического анализа в условиях изменяющегося климата на территории Воронежской области // Сиб. экол. журн. 2017. Т. 24, № 3. С. 313–320. Paradaeva E.Y., Mashkina O.S., Popov V.N. State of *Pinus sylvestris* L. Generative Sphere According to Cytogenetic Analysis in Changing Climate Conditions in the Territory of Voronezh Oblast. *Sibirskiy Ekologicheskij Zhurnal* [Contemporary Problems of Ecology], 2017, vol. 24, no. 3, pp. 313–320. DOI: <http://dx.doi.org/10.15372/SEJ20170308>
12. Переведенцев Ю.П., Гоголь Ф.В., Наумов Э.П., Шанталинский К.М. Глобальные и региональные изменения климата на рубеже XX и XXI столетий // Вестн. ВГУ. Сер.: География. Геоэкология. 2007. № 2. С. 5–12. Perevedentsev Yu.P., Gogol F.V., Naumov E.P., Shantalinskiy K.M. Globaland Regional Climate Changes on the Boundary of the XX th and XXI st Centuries. *Vestnik VGU. Seriya: Geografiya. Geoekologiya* [Proceedings of Voronezh State University. Series: Geography. Geoecology], 2007, no. 2, pp. 5–12.
13. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: МГУ, 1978. 384 с. Rabotnov T.A. *Phytocenology*. Moscow, MSU Publ., 1978. 384 p.
14. Рожков А.А., Козак В.Т. Устойчивость лесов. М.: Агропромиздат, 1989. 239 с. Rozhkov A.A., Kozak V.T. *Sustainability of Forests*. Moscow, Agropromizdat Publ., 1989. 239 p.
15. Свинцова В.С. Характер изменчивости признаков репродуктивной сферы *Pinus sylvestris* L. в условиях среднерусской лесостепи (Воронежская область): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2002. 22 с. Svintsova V.S. *Variability Nature of Reproductive Traits of Pinus sylvestris* L. in Conditions of Central Russian Forest Steppe (Voronezh Region): Cand. Biol. Sci. Diss. Abs. Voronezh, 2002. 22 p.
16. Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме. М.: Медгиз, 1960. 254 с. Sel'ye G. *Essays on the Adaptation Syndrome*. Moscow, Medgiz Publ., 1960. 254 p.
17. Середя Л.О., Яблонских Л.А., Куролан С.А. Оценка эколого-геохимического состояния почвенного покрова городского округа город Воронеж // Вестн. ВГУ. Сер.: География. Геоэкология. 2015. № 4. С. 59–65. Sereda L.O., Yablonskikh L.A., Kurolap S.A. Assessment of Ecological and Geochemical Situation of Soil Cover in the Voronezh City. *Vestnik VGU. Seriya: Geografiya. Geoekologiya* [Proceedings of Voronezh State University. Series: Geography. Geoecology], 2015, no. 4, pp. 59–65.

18. Топильская Л.А., Лучникова С.А., Чувашина Н.П. Изучение соматических и мейотических хромосом смородины на ацетогематоксилиновых давленных препаратах // Бюл. науч. информ. Центр. генет. лаб. им. И.В. Мичурина. 1975. Вып. 22. С. 58–61. Topil'skaya L.A., Luchnikova S.A., Chuvashina N.P. Study of Somatic and Meiotic Chromosomes of Currants on Acetohematoxylin Squash Preparations. *Byulleten' nauchnoy informatsii Tsentral'noy geneticheskoy laboratorii im. I.V. Michurina*, 1975, iss. 22, pp. 58–61.
19. Третьякова Е.П. Теория организации. М.: КНОРУС, 2014. 224 с. Tretyakova E.P. *Organizational Theory*. Moscow, KNORUS Publ., 2014. 224 p.
20. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 1968. 451 с. Schmalhausen I.I. *Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection*. Moscow, Nauka Publ., 1968. 451 p.
21. Щербakov В.П. Эволюция как сопротивление энтропии: II. Консервативная роль полового размножения // Журн. общей биологии. 2005. Т. 66, № 4. С. 300–309. Shcherbakov V.P. Evolution as Resistance to Entropy. II. A Conservative Role for the Sexual Reproduction. *Zhurnal obshchey biologii* [Journal of General Biology], 2005, vol. 66, no. 4, pp. 300–309.
22. Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D. Rapid Determination of Free Proline for Water-Stress Studies. *Plant and Soil*, 1973, vol. 39, pp. 205–207. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
23. Byers J.E., Cuddington K., Jones C.G., Talley T.S. Using Ecosystem Engineers to Restore Ecological Systems. *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, vol. 21, iss. 9, pp. 493–500. DOI: [10.1016/j.tree.2006.06.002](https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.06.002)
24. Dar M.I., Naikoo M.I., Rehman F., Naushin F., Khan F.A. Proline Accumulation in Plants: Roles in Stress Tolerance and Plant Development. *Osmolytes and Plant Acclimation to Changing Environment: Emerging Osmic Technologies*. New Delhi, Springer, 2016, pp. 155–166. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-81-322-2616-1\\_9](https://doi.org/10.1007/978-81-322-2616-1_9)
25. Geras'kin S., Evseeva T., Oudalova A. Effects of Long-Term Chronic Exposure to Radionuclides in Plant Populations. *Journal of Environmental Radioactivity*, 2013, vol. 121, pp. 22–32. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2012.03.007>
26. Grime J.P. *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*. Chichester, Wiley, 2006. 456 p.
27. Hansen M.C., Potapov P.V., Moore R., Hancher M., Turubanova S.A., Tyukavina A., Thau D., Stehman S.V., Goetz S.J., Loveland T.R., Kommareddy A., Egorov A., Chini L., Justice C.O., Townshend J.R.G. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, 2013, vol. 342, iss. 6160, pp. 850–853. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1244693>
28. Kuznetsova N.F. Self-Fertility in Scots Pine as a System for Regulating Close Relationships and Species Survival in an Adverse Environment. *Advances in Genetic Research*. New York, Nova Science Publishers, Inc., 2012, pp. 83–106.
29. Kuznetsova N.F., Semenov M.A., Sautkina M.Yu. Pine Forests of East European Plain: Distribution Trends, Functions and Development Problems. *Pinus: Growth, Distribution and Uses*. New York, Nova Science Publishers, Inc., 2019, pp. 1–47.
30. Lenton T.M., Held H., Kriegler E., Hall J.W., Lucht W., Rahmstorf S., Schellnhuber H.J. Tipping Elements in the Earth's Climate System. *PNAS*, 2008, vol. 105, no. 6, pp. 1786–1793. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0705414105>
31. Mori A.S. Ecosystem Management Based on Natural Disturbances: Hierarchical Context and Non-Equilibrium Paradigm. *Journal of Applied Ecology*, 2011, vol. 48, iss. 2, pp. 280–292. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01956.x>

32. Shvidenko A.Z., Schepaschenko D.G. Climate Change and Wildfires in Russia. *Contemporary Problems of Ecology*, 2013, vol. 6, iss. 7, pp. 683–692. DOI: <https://doi.org/10.1134/S199542551307010X>

33. Spiess R. Überlebens und Reproductions Strategien höherer Pflanzen Ergebnisse einer Literaturanalyse. *Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung*, 1989, vol. 29, no. 3, pp. 1–198.

34. Sprugel D.G. Disturbance, Equilibrium, and Environmental Variability: What is ‘Natural’ Vegetation in a Changing Environment? *Biological Conservation*, 1991, vol. 58, iss. 1, pp. 1–18. DOI: [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(91\)90041-7](https://doi.org/10.1016/0006-3207(91)90041-7)

35. Thompson I., Mackey B., McNulty S., Mosseler A. *Forest Resilience, Biodiversity, and Climate Change*. Technical Series No. 43. Montreal, Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2009. 67 p. Available at: <https://www.cbd.int/doc/publications/cbd-ts-43-en.pdf> (accessed 28.02.20).

36. Verbruggen N., Hermans C. Proline Accumulation in Plants: A Review. *Amino Acids*, 2008, vol. 35, iss. 4, pp. 753–759. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00726-008-0061-6>