

УДК 57.033

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХИМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ГОДИЧНЫХ КОЛЕЦ *BETULA TORTUOSA* LEDEB., ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ В ЭКОТОНЕ АЛЬПИЙСКОЙ ЛЕСОТУНДРЫ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ

© *Е.А. Тюткова**, *С.Р. Лоскутов*, *Д.В. Доржиев*

*Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение
ФИЦ КНЦ СО РАН, Академгородок, 50/28, Красноярск, 660036 (Россия),
e-mail: tyukatie@gmail.com*

Условия роста древесной растительности заметно влияют на образование гемицеллюлоз, целлюлозы и лигнина. В этом исследовании мы проанализировали климатические реакции основных полимеров клеточной стенки березы извилистой (*Betula Tortuosa* Ledeb.) Нами были исследованы 35 годичных колец (1980–2015 гг.) деревьев березы извилистой, произрастающих в альпийской лесотундре Кузнецкого Алатау, с помощью пиролической газовой хромато-масс спектрометрии (Пи-ГХ/МС). Анализ корреляционной связи между показателями, полученными методом Пи-ГХ/МС, и средними значениями температуры воздуха и осадков показал, что, главным образом, погодные условия июня-августа определяют компонентный состав древесины березы. Основным фактором, лимитирующим формирование «уникальной» полимерной композиции клеточной стенки березы извилистой, произрастающей в экотоне горной лесотундры, является дефицит тепла. Осадки в конце сезона вегетации оказывают преимущественно отрицательное влияние на формирование основных полимерных компонентов клеточной стенки березы. Кроме того, выявлено, что ароматическая компонента годичных колец оказалась более чувствительной к изменяющимся климатическим факторам, чем углеводная. По нашему мнению, с использованием метода Пи-ГХ/МС открывается перспектива количественного прогнозирования последствий современного климатического тренда в развитии лесных экосистем Сибири.

Ключевые слова: береза извилистая, дендробиохимия, климатические изменения, Пи-ГХ/МС.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта Российского научного фонда «Стратегия адаптивного управления бореальными лесами Сибири в условиях глобальных изменений» (№ 21-46-07002) и с использованием оборудования Красноярского регионального центра коллективного пользования ФИЦ КНЦ СО РАН.

Введение

Ожидается, что будущее глобальное изменение климата в сочетании с дальнейшим увеличением концентрации атмосферного CO₂ окажет заметное влияние на рост и продуктивность растений и, как следствие, на состав и пространственное распределение видов в наземных экосистемах. Важнейший путь к пониманию влияния климатических переменных на производительность растений – это интерпретация информации, которая хранится в естественных архивах прошлого. Такими архивами являются годичные кольца, которые позволяют исследователям реконструировать колебания климата [1, 2]. В 2017 г. Локоселли и Бакеридж [3] вводят в обращение новый термин «дендробиохимия». Термин расширяет понимание взаимосвязи между условиями произрастания дерева и процессами, происходящими в годичном кольце, объединяя «особенности» этих процессов в единую картину. «Особенности» внутри годичных колец должны включать параметры, которые отражают физиологию и биохимию и которые можно измерить аналитически. Некоторые

*Тюткова Екатерина Александровна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник,
e-mail: tyukatie@gmail.com*

*Лоскутов Сергей Раджинович – доктор химических наук, заведующий лабораторией, e-mail: lsr@ksc.krasn.ru
Доржиев Данил Вячеславович – инженер,
e-mail: d.dorzhev@list.ru*

из перечисленных «особенностей» уже рассматриваются в современных исследованиях. Масс-спектрометрия стабильных изотопов $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{18}\text{O}$ позволяет экстраполировать устьичную проводимость и транспирацию при изучении «прошлого» дерева,

* Автор, с которым следует вести переписку.

которое связано с постоянно изменяющимся климатом [4]. Метод термогравиметрии позволяет установить, что погодные условия сезона роста по-разному влияют на соотношение основных полимерных компонентов в клеточных стенках ранних и поздних трахеид у березы извилистой и лиственницы сибирской. С применением кинетических моделей Озавы-Флинна-Уолла (ОФУ) и Бройдо установлена значимая вариабельность химического состава древесины лиственницы Гмелина, использование метода инфракрасной-Фурье спектроскопии показало значимую вариабельность степени кристалличности целлюлозы в ранней и поздней древесине годичных слоев лиственницы Гмелина [5]. В то же время слабоизученными остаются влияние изменения климата на лесные экосистемы, механизмы этого влияния; воздействие сходных изменений климата в прошлом на рост древесных растений. Дискуссионными являются вопросы, касающиеся развития лесных экосистем в аспекте динамики первичной продуктивности древесных сообществ, которые чувствительны к изменению климата. Наше исследование направлено на поиск ответа на вопрос о внутреннем и внешнем контроле ксилогенеза в изменяющейся среде. Исследование такого рода имеют высокую теоретическую значимость в развитии концепции образования (синтеза) и строения древесинного вещества как природной полимерной композиции. Перспективным подходом в данном случае является использование современного и экспрессного физического метода исследования, такого как пиролизическая газовая хромато-масс-спектрометрия (Пи-ГХ/МС).

Цель нашего исследования – получение информации о биохимической структуре в годичных приростах, сформировавшихся в разных погодных условиях на примере березы извилистой (*Betula Tortuosa* Ledeb.), произрастающей в экотоне альпийской лесотундры Кузнецкого Алатау.

Данное исследование является логическим продолжением работ по изучению отклика древостоев в экотоне горной лесотундры Алтае-Саянского региона, проводимых в течение десятка лет в лаборатории мониторинга леса Института леса им. В.Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН.

Экспериментальная часть

Описание условий произрастания. Исследования выполнялись в экотоне горной лесотундры Кузнецкого Алатау. Экотон горной лесотундры является зоной, где воздействие климата на рост древесной растительности является наиболее значимым вследствие лимита роста по температуре [6]. В высокогорьях (1350–1500 м н.у.м) растительность представлена тундровыми сообществами. Субальпийский пояс (1100–1350 м) занимают луга и редколесья, сформированные *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus sibirica* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb. и *Betula tortuosa* Ledeb. Верхняя и средняя части лесного пояса (600–1100 м) представлены преимущественно древостоями кедра с примесью пихты и ели [7]. Тепловой режим пояса верхней пихтово-кедровой и особенно черневой тайги имеет некоторые особенности. Плотный и высокоствольный древостой лесов представляет собой значительную преграду на пути ветровых потоков, а густой покров тайги и таежного высокотравья, затеняя почву, прикрытую рыхлым слоем лесной подстилки, значительно снижает расход тепла на физическое испарение влаги с ее поверхности. Почвы горной тайги практически никогда не пересыхают. Все это создает условия для весьма глубокого проникновения продуктов почвообразования по всему почвенному профилю [8]. Поясное распределение растительности на Кузнецком Алатау следующее: гольцово-тундрово-луговой, таежно-лесной (расчлененный, в свою очередь, на подпояса – верхний, пихтово-кедровой тайги, и нижний – черневой тайги) и пояс осиново-березовых лесов предгорий. Границы поясов здесь весьма условны и часто нарушаются инверсиями климата и эдафическими факторами [9].

Климат исследуемой территории континентальный, с холодной и длинной зимой и теплым летом. На склонах западной экспозиции сумма годовых осадков составляет 600–800 мм, в то время как в центральной наветренной части гор выпадает до 1500 мм осадков в год. Климатограмма, построенная за период с 1980 по 2015 г. по данным метеостанции «Ненастная» показывает, что средняя температура января и июля – -15.3°C и $+13.4^{\circ}\text{C}$ соответственно (рис. 1). По данным метеостанций с начала 1970 гг. наблюдается заметный тренд на увеличение среднегодовой температуры воздуха. Среднегодовая температура воздуха по данным станции Ненастная возросла с $-2.6 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$ (период 1950–1970 гг.) до $-1.5 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$ (период 1990–2010 гг.).

Подготовка образцов. Выбор объекта исследования обусловлен тем, что погодные условия сезона роста на территории Кузнецкого Алатау по-разному влияют на соотношение основных полимерных компонентов в клеточных стенках ранних и поздних трахеид у *Betula tortuosa* L. [10]. Для исследования физико-химической неоднородности древесины годичных колец было отобрано 5 здоровых деревьев *Betula tortuosa* L. со следующими характеристиками: деревья здоровые, 1–2 категории жизненного состояния; листва зеленого цвета; средний возраст 60 лет; средний диаметр 15 см; средняя высота 4.6 м. Ранее проведенный дендрохронологический анализ в этом регионе по 110 исследуемым деревьям *Betula tortuosa* L. [7]

выявил высокую синхронность их индексированных хронологий радиального прироста (межсерийный коэффициент корреляции $r > 0.6$; EPS (Expressed population signal) ~ 0.99).

Датировка годовых слоев на взятых с деревьев спилах проводилась на измерительном комплексе LINTAB v6.0. Годовые кольца разделяли под микроскопом при десятикратном увеличении. Приготовленные экспериментальные образцы годовых колец с 1980 по 2015 гг. кондиционировали до равновесной влажности с окружающей средой, влажность которой была близка к 65% при температуре 20 ± 2 °C. Связь исследуемых физико-химических показателей годовых слоев у березы извилистой и климатических переменных оценивалась по величине коэффициента корреляции Спирмана.

Пи-ГХ/МС. Пиролитическую хромато-масс-спектрометрию (Пи-ГХ/МС) компонентного состава продуктов пиролиза древесины проводили с помощью аналитической системы EGA/PY-3030D/GCMS-QP2020 («Shimadzu», Япония). Использовали капиллярную колонку «Ultra ALLOY-5» длиной 30 м, внутренним диаметром 0.25 мм, толщина слоя жидкой фазы (5% дифенил, 95% диметилполисилоксан) 0.25 мкм. Температура пиролиза 600 °C, масса образцов ~ 80 –95 мкг. Условия хроматографирования: газ-носитель – гелий с постоянным потоком 1.0 мл \cdot мин $^{-1}$; сплит-впрыск 1 : 50; температура инжектора 250 °C. Температурная программа: начальный изотермический участок 50 °C (5 мин), подъем температуры от 50 до 240 °C со скоростью 5 °C \cdot мин $^{-1}$, подъем температуры до 300 °C со скоростью 10 °C \cdot мин $^{-1}$, время выдержки при 300 °C 10 мин. Температура ионного источника 250 °C; температура интерфейса 300 °C; диапазон сканирования от 40 до 550 m/z. Идентификацию компонентов проводили методом сравнения, по наличию и соотношению характеристичных ионов-фрагментов с использованием базы данных стандартных образцов из масс-спектральной библиотеки «NIST» (2017 г.) и сравнением с литературными данными [11, 12].

Обсуждение результатов

Ранее проведенные исследования выявили [10], что деревья лиственницы сибирской и березы извилистой, произрастающие в экотоне горной лесотундры Кузнецкого Алатау, на той же пробной площади, что взята для настоящего исследования, обладают высокой экологической пластичностью, которая проявилась в выраженной зависимости радиального прироста стволовой древесины и клеточных характеристиках ранней и поздней древесины (средних значениях площади люмена и толщины стенок ранних и поздних трахеид) от погодных условий их формирования. С помощью методов термогравиметрии и дифференциальной сканирующей калориметрии было показано, что неодинаковая кинетика термодеструкции древесинного вещества, сформированного в разные сезоны роста, обусловлена различием химического состава древесины (как ранней, так и поздней) по основным полимерным компонентам. Компонентный состав ранних и поздних трахеид *Larix Sibirica* L. оказался не столь чувствительным к изменяющимся погодным условиям произрастания по сравнению с таковыми у *Betula tortuosa* L. По этой причине для выявления периодов в сезоне со значимым влиянием климатических факторов на радиальный прирост применяли расчет и анализ статистических связей спектральных показателей годовых слоев древесины *Betula tortuosa* L с климатическими переменными — среднемесячной температурой воздуха и количеством месячных осадков в период 1980–2015 гг.

В таблице 2 приведены основные идентифицированные соединения, выявившие корреляцию между среднемесячной температурой воздуха, а также корреляцию между среднемесячными осадками и относительным содержанием продуктов пиролиза в годовых кольцах у *Betula tortuosa* L. На рисунке 2 показана пирограмма, полученная для годового кольца 1995 года у *Betula tortuosa* L. На пирограмме каждого кольца деревьев обнаружено более сорока пиков. Выделены основные соединения, выявляющие корреляцию между среднемесячной температурой воздуха, а также корреляцию между среднемесячными осадками и относительным содержанием продуктов пиролиза компонентов у *Betula tortuosa* L.

Отрицательная связь проявилась между 1,4:3,6-диангидро- α -D-глюкопиранозой с апрельской температурой (-0.77). 2,5-дигидрофуран отрицательно связан с температурой в мае (-0.63). 1,4:3,6-диангидро- α -D-глюкопираноза отрицательно коррелирует с температурой июня (-0.58). Также стоит отметить, что 4-циклопентен-1,3-дион отрицательно связан с температурой августа (-0.59) (рис. 3а). Положительной значимой при $p < 0.001$ зависимости ароматических компонент и среднемесячными значениями температуры нами не выявлено (рис. 3б). Установлена значимая при $p < 0.001$ отрицательная связь эвгенола и сирингилацетона с весенними температурами. Корреляция эвгенола с апрельской температурой равна -0.59, корреляция сирингилацетона с температурой в мае составляет -0.58. Также установлена значимая при $p < 0.001$ отрицательная корреляция синапилового спирта с июньской и сентябрьской значениями температуры (-0.70 и -0.61 соответственно).

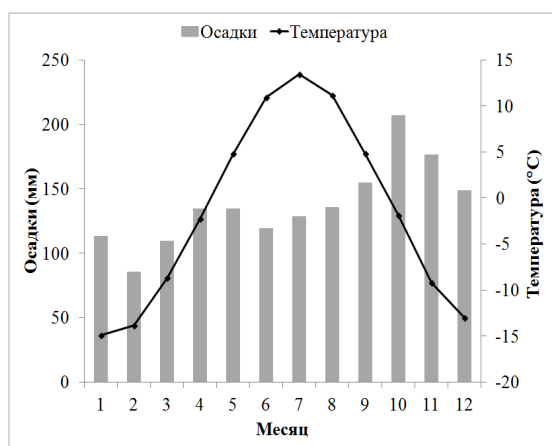


Рис. 1. Климатограмма района исследования по данным метеостанции «Ненастная» (1980–2015 гг.)

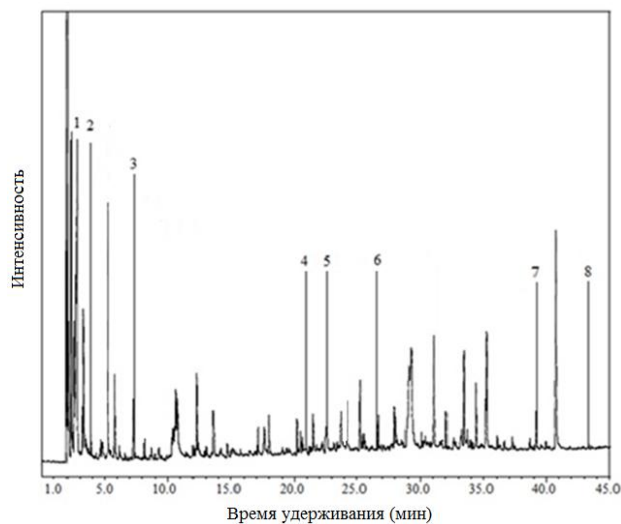


Рис. 2. Пирограмма годовичного кольца 1995 г. формирования у *Betula tortuosa* L.

Таблица 2. Продукты Пи-ГХ/МС из древесины *Betula tortuosa* L., разделенные на категории У – углеводы, Г – лигнин гваяцильного типа, С – лигнин сиригильного типа (пирограмма, рис. 2)

№	Время удерживания (мин)	Площадь пика %	Происхождение	Компонент
1	2.334	1.77	У	2,5-дигидрофуран
2	3.956	0.61	У	2-фуранон
3	7.467	0.65	У	4-циклопентен-1,3-дион
4	20.941	1.48	У	1,4:3,6-диангидро- α -D-глюкопираноза
5	22.994	0.75	С	3-метоксипирокатехин-
6	26.504	0.82	Г	Эвгенол
7	39.374	0.62	С	Сиригилацетон
8	43.214	2.31	С	Синапиловый спирт

Выявлено, что значения апрельских температур (~ -2 °C) положительным образом сказываются на относительном содержании продуктов пиролиза углеводного комплекса, в частности на 1,4:3,6-диангидро- α -D-глюкопиранозу. Возможным объяснением в данном случае может быть так называемое явление провокации. Ранее негативное влияние весенних оттепелей было показано для лесов Прибайкалья с помощью метода кондуктометрии [13], при этом значения электропроводимости прикамбиального слоя во время оттепелей приближались к уровню физиологической активности вегетирующего дерева. Как было показано, воздействие весенних оттепелей происходит на метаболическом уровне, а причиной для его возникновения служит чередование температур воздуха выше 0 °C и ниже -12 °C [13, 14]. Значения температуры воздуха мая и сентября (~ 5 °C) по-разному влияют на относительное содержание 2,5-дигидрофурана. Майская температура способствует понижению содержания 2,5-дигидрофурана в растительной клеточной стенке. Фурана участвует в защите растительной клетки от окислительного стресса [15]. Температура в начале и в конце сезона вегетации влияет на фуран, который впоследствии может изменять экспрессию генов и метаболизм растений, что приводит к изменению многих биологических функций в растении [16–18]. Стоит отметить повышение относительного содержания 4-циклопентен-1,3-диона в августе, который входит в группу «Циклопентендионы». Данная группа соединений является вторичными метаболитами и играет важную роль в росте и развитии растений, а также устойчивости растения к абиотическим стрессорам [19], следовательно, повышение относительного содержания этой группы в конце сезона вегетации при понижении температуры может быть, по нашему мнению, логичным объяснением. Также отмечено, что при повышении температуры воздуха в июне до ~ 12 °C выявлено уменьшение относительного содержания 1,4:3,6-диангидро- α -D-глюкопиранозы. Возможно, понижение содержания 1,4:3,6-диангидро- α -D-глюкопиранозы при июньских значениях температуры воздуха (~ 12 °C) негативно сказывается на силе межмолекулярных взаимодействий в целлюлозе.

Чувствительность фенольных соединений, таких как эвгенол, сирингилацетон, синапиловый спирт к температурам сезонов роста проявилась по-разному. Так, например, при повышении температуры в апреле (~ -2 °С) наблюдается увеличение относительного содержания эвгенола, что может объясняться описанным выше эффектом провокации. В мае (~5 °С) и июне (~12 °С) снижается относительное содержание сирингилацетона и синапилового спирта соответственно. А в сентябре (~5 °С) повышается относительное количество синапилового спирта. В период весеннего роста побегов активно протекает процесс конденсации фенольных соединений. Обычно отмечается накопление фенолов осенью перед уходом растений в состояние покоя [20]. Осенний максимум содержания фенолов может быть связан с регуляцией опадения листьев, подавлением распускания почек и общим снижением всех метаболических реакций в растении. Участие фенольных соединений в процессе опадания черешков листьев. Высокое содержание фенольных соединений с ингибиторными свойствами показано в осенний период в почках ряда древесных растений, что соответствовало периоду вхождения растений в покой [21].

Значимых при $p < 0.001$ отрицательных корреляций между показателями углеводного комплекса и суммой месячных осадкой не выявлено (рис. 4а). В то же время установлено, что осадки в июле положительно связаны с 1,4:3,6-диангидро- α -D-глюкопиранозой (0.65). Положительная значимая при $p < 0.001$ корреляция 2-фуранона выявлена с осадками в августе (0.62). 1,4:3,6-диангидро- α -D-глюкопираноза положительно связана с осадками в сентябре (0.62). На рисунке 4б представлена связь ароматической компоненты годичных слоев березы извилистой с месячными осадками. «Реакция» ароматического комплекса схожа с реакцией углеводной компоненты на осадки в июле и в сентябре. Так, установлена значимая $p < 0.001$ положительная корреляция эвгенола и 3-метоксипирокатехином с июльскими осадками (0.57, 0.61 соответственно), сирингилацетона с августовскими значениями (0.63), а синапилового спирта с сентябрьскими (0.70).

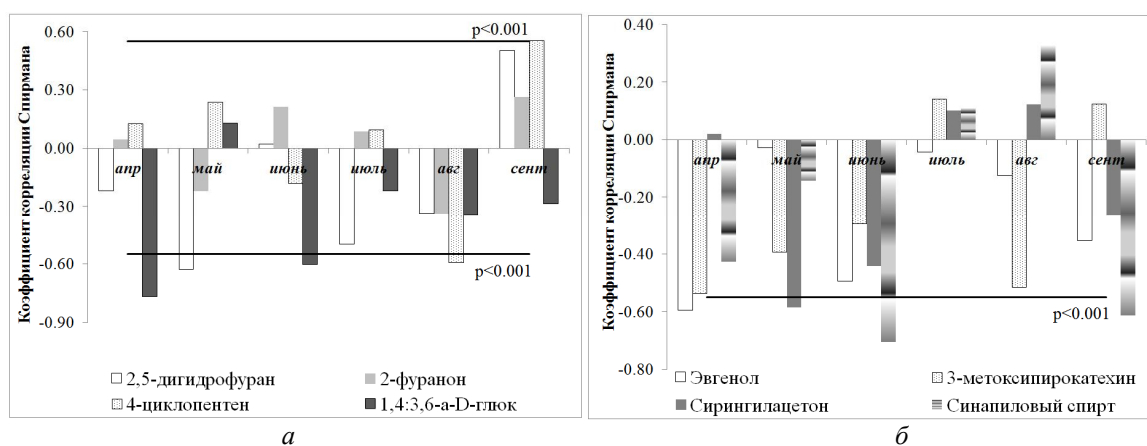


Рис. 3. Коэффициенты корреляции между среднемесячной температурой воздуха и относительным содержанием продуктов пиролиза ароматического (а) и углеводного (б) комплексов древесины годичных колец *Betula tortuosa* L.

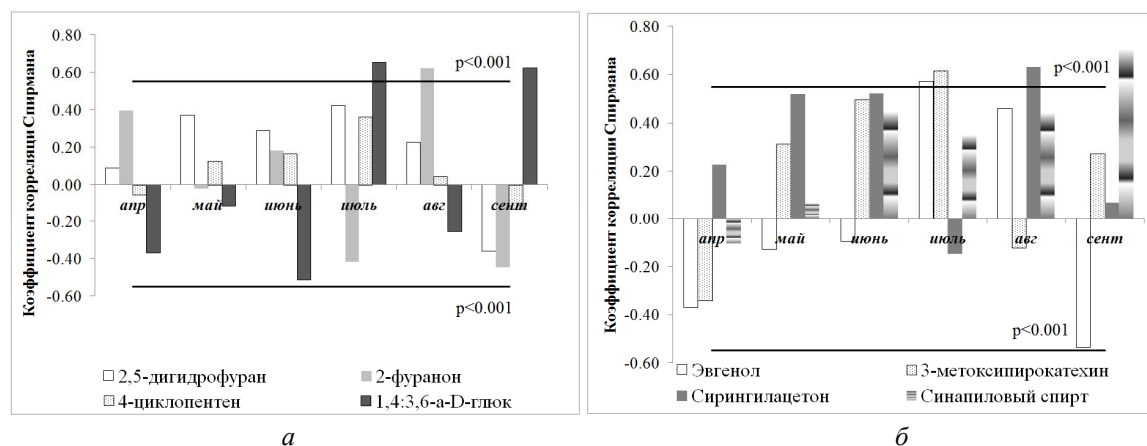


Рис. 4. Коэффициенты корреляции между среднемесячными осадками и относительным содержанием продуктов пиролиза углеводного (а) и ароматического (б) комплекса древесины годичных колец *Betula tortuosa* L.

В июле на исследуемой территории зафиксировано количество осадков, равное ~125 мм с постепенным их повышением до конца сезона вегетации (рис. 2). По этой причине увеличивается относительное содержание 1,4:3,6-диангидро- α -D-глюкопиранозы в клеточных стенках у березы извилистой. 1,4:3,6-диангидро- α -D-глюкопираноза, по нашему мнению, способствует ускоренному синтезу целлюлозы в период с уровнем осадков ~125 мм, что может способствовать поддержанию целостности клеточной стенки и давления тургора клеток, которые обеспечивают непрерывный рост клеток при низком водном потенциале [22]. Накопление 1,4:3,6-диангидро- α -D-глюкопиранозы в сентябре с максимальным количеством среднемесячных осадков и понижением температуры воздуха может быть связано с выработкой морозостойких механизмов защиты и акклиматизации к холодовому стрессу.

Так, с помощью Пи-ГХ/МС выявлено, что относительное количество 3-метоксипирокатехина и эвгенола увеличивается в июле, в августе увеличивается относительное содержание сирингилацетона, а в сентябре выявлено повышенное относительное содержание синапилового спирта. О влиянии воды на процесс лигнификации практически ничего не известно. Можно предположить, что уровень осадков в июле (~120 мм) вызывает активизацию 3-метоксипирокатехина и 3-метоксиэвгенола, что может повышать жесткость клеточной стенки, впоследствии клетка становится чуть более удлиненной и, следовательно, компактной, плотной и менее водопроницаемой. Это может позволить дереву поддерживать тургор листьев или корней при низком водном потенциале, предотвращая, таким образом, потерю воды апопластом [23–25]. С увеличением количества осадков и с понижением температуры в период с августа по сентябрь наблюдается повышение сирингилацетона и синапилового спирта, что может соответствовать периоду вхождения растений в покой [21].

Выводы

В настоящем исследовании с применением метода Пи-ГХ/МС получен новый фактический материал, характеризующий пиролитические особенности годичных колец березы извилистой. Выявлено, что погодные условия сезона роста существенно влияют на соотношение продуктов пиролиза каждого годичного кольца:

– в апрель-майский период предсезонной реактивации камбия и начала сезона роста при незначительном повышении температуры воздуха отмечено повышенное относительное содержание продуктов пиролиза углеводной и ароматической компонент и усиление межмолекулярных взаимодействий в лигноуглеводной матрице;

– в период активного роста отмечено снижение количества продуктов пиролиза углеводной и ароматической компонент, в то время как пониженное количество осадков периода вегетации определяет повышенное относительное содержание продуктов пиролиза углеводной и ароматической компоненты;

– в конце сезона вегетации повышается относительное содержание продуктов пиролиза углеводной и ароматической компоненты, обильные осадки определяют повышенное содержание продуктов пиролиза углеводной и ароматической компонент;

– ароматическая компонента годичных колец оказалась более чувствительной к изменяющимся климатическим факторам, чем углеводная;

– температура воздуха в большей степени оказывает влияние на синтез лигноуглеводной матрицы по сравнению с осадками.

Исследование показало, что метод Пи-ГХ/МС эффективен для детализации характеристик годичных колец у *Betula tortuosa* L., полученных на основе их физико-химических параметров в зависимости от климатических условий вегетационного периода. Применение этого метода позволит, по нашему мнению, прогнозировать последствия современного климатического тренда.

Список литературы

1. Schweingruber F.H. Dendrochronology – an extremely exact measuring tool for the study of environmental and human history // *Naturwissenschaften*. 1996. Vol. 83. Pp. 370–377.
2. Briffa K.R., Osborn T.J., Schweingruber F.H., Jones P.D., Shiyatov S.G., Vaganov E.A. Tree-ring width and density data around the northern hemisphere: part 1, local and regional climate signals // *Holocene*. 2002. Vol. 12. Pp. 737–757. DOI: 10.1191/0959683602hl587rp.
3. Locosselli G.M., Buckeridge M.S. Dendrochemistry, a missing link to further understand carbon allocation during growth and decline of trees // *Trees*. 2017. Vol. 31. Pp. 1745–1758. DOI: 10.1007/s00468-017-1599-2.
4. Gessler A., Ferrio J.P., Hommel R., Treydte K., Werner R.A., Monson K.R. Stable isotopes in tree rings: towards a mechanistic understanding of isotope fractionation and mixing processes from the leaves to the wood // *Tree Physiology*. 2014. Vol. 34. Pp. 796–818. DOI: 10.1093/treephys/tpu040.

5. Tyutkova E.A., Loskutov S.R., Shashkin A.V., Benkova V.E. Thermal analysis of earlywood and latewood of larch (*Larix gmelini* (Rupr.) Rupr.) found along the polar tree line: correlation of wood destruction values with climatic factors // *Journal of Thermal Analysis and Calorimetry*. 2017. Vol. 130. Pp. 1391–1397. DOI: 10.1007/s10973-017-6550-7.
6. Holtmeier F.K. *Mountain Timberlines: Ecology, Patchiness, and Dynamics*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 2009.
7. Петров И.А., Харук В.И., Двинская М.Л., Им С.Т. Реакция хвойных экотона альпийской лесотундры Кузнецкого Алатау на изменение климата // *Сибирский экологический журнал*. 2015. Т. 8. №4. С. 518–527. DOI: 10.15372/SEJ20150403.
8. Буко Т.Е. Почвы // *Заповедник «Кузнецкий Алатау»*. 1999. №8. С. 58–61.
9. Назимова Д.И., Молокова Н.И., Джансеитов К.К. Высотная поясность и климат в горах Южной Сибири // *География и природные ресурсы*. 1981. №2. С. 68–78.
10. Tyutkova E.A., Petrov I.A., Loskutov S.R. Thermal responses of mountain birch and Siberian larch of an alpine forest-tundra ecotone to climate change // *Journal of Thermal Analysis and Calorimetry*. 2021. Vol. 147. Pp. 3625–3632. DOI: 10.1007/s10973-021-10752-z.
11. Hidayata S., Bakara M.S.A., Yangb Y., Phusuntic N., Bridgwaterb A.V. Characterisation and Py-GC/MS analysis of *Imperata Cylindrica* as potential biomass for bio-oil production in Brunei Darussalam // *Journal of Analytical and Applied Pyrolysis*. 2018. Vol. 134. Pp. 510–519. DOI: 10.1016/j.jaap.2018.07.018.
12. Mattonai M., Watanabe A., Shiono A., Ribechini E. Degradation of wood by UV light: A study by EGA-MS and Py-GC/MS with on line irradiation system // *Journal of Analytical and Applied Pyrolysis*. 2019. Vol. 139. Pp. 224–232. DOI: 10.1016/j.jaap.2019.02.009.
13. Краснобаев В.А., Воронин В.И. Аномальные оттепели как одна из причин повреждений кроны молодых хвойных деревьев в южном Прибайкалье // *География и природные ресурсы*. 2011. №2. С. 75–78.
14. Краснобаев В.А., Воронин В.И. Экологический мониторинг: использование метода кондуктометрии для оценки сезонных изменений физиологического состояния древесных растений // *Инженерная экология*. 2009. №6. С. 53–62.
15. Stitt M., Hurry V. A plant for all seasons: Alterations in photosynthetic carbon metabolism during cold acclimation in *Arabidopsis* // *Current Opinion in Plant Biology*. 2002. Vol. 5. Pp. 199–206. DOI: 10.1016/S1369-5266(02)00258-3.
16. Goulas E., Schubert M., Kieselbach T., Kleczkowski L.A., Gardeström P., Schröder W., Hurry V. The chloroplast lumen and stromal proteomes of *Arabidopsis thaliana* show differential sensitivity to short- and long-term exposure to low temperature // *The Plant Journal*. 2006. Vol. 47. Pp. 720–734. DOI: 10.1111/j.1365-3113X.2006.02821.x.
17. Chinnusamy V., Zhu J., Zhu J.K. Cold stress regulation of gene expression in plants // *Trends in Plant Science*. 2007. Vol. 12. Pp. 444–451. DOI: 10.1016/j.tplants.2007.07.002.
18. Chang M.C., Chien W.F., Chao C.H., Lu M.K. Effects of cold stress on alterations of physiochemical and chemical properties of rice polysaccharides // *Carbohydrate Polymers*. 2010. Vol. 80. Pp. 373–376. DOI: 10.1016/j.carbpol.2009.11.035.
19. Sevcikova Z., Pour M., Novak D., Ulrichova J., Vacek J. Chemical properties and biological activities of cyclopentenones: a review // *Mini-Reviews in Medicinal Chemistry*. 2014. Vol. 14. Pp. 322–331. DOI: 10.2174/1389557514666140306130207.
20. Harris P.J., Stone B.A. Chemistry and molecular organization of plant cell walls. In *Biomass Recalcitrance: Deconstructing the Plant Cell Wall for Bioenergy*. Wiley-Blackwell. UK, 2008. 528 p.
21. Прусакова Л.Д., Кефели В.И., Вакуленко В.В., Кузнецова С.А. Роль фенольных соединений в растениях // *Агрохимия*. 2008. №7. С. 86–96.
22. Ricardi M.M., Gonzalez R.M., Zhong S., Dominguez P.G., Duffy T., Turjanski P.G., Salter J.D.S., Alleva K., Carrari F., Giovannoni J. Genome-wide data (ChIP-seq) enabled identification of cell wall-related and aquaporin genes as targets of tomato ASR1, a drought stress-responsive transcription factor // *BMC Plant Biology*. 2014. Vol. 14. Pp. 1–14. DOI: 10.1186/1471-2229-14-29.
23. Hura T., Hura K., Dziurka K., Ostrowska A., Bączek-Kwinta R., Grzesiak M. An increase in the content of cell wall-bound phenolics correlates with the productivity of triticale under soil drought // *Journal of Plant Physiology*. 2012. Vol. 169. Pp. 1728–1736. DOI: 10.1016/j.jplph.2012.07.012.
24. Hura T., Hura K., Ostrowska A., Grzesiak M., Dziurka K. The cell wall-bound phenolics as a biochemical indicator of soil drought resistance in winter triticale // *Plant, Soil and Environment*. 2013. Vol. 59. Pp. 189–195. DOI: 10.17221/665/2012-PSE.
25. Fan L. Progressive inhibition by water deficit of cell wall extensibility and growth along the elongation zone of maize roots is related to increased lignin metabolism and progressive stelar accumulation of wall phenolics // *Plant Physiology*. 2006. Vol. 140. Pp. 603–612. DOI: 10.1104/pp.105.073130.

Поступила в редакцию 10 августа 2022 г.

После переработки 12 октября 2022 г.

Принята к публикации 28 июля 2023 г.

Для цитирования: Тюткова Е.А., Лоскутов С.Р., Доржиев Д.В. Сезонная изменчивость химической структуры годичных колец *Betula Tortuosa* Ledeb., произрастающей в экотоне альпийской лесотундры Кузнецкого Алатау // *Химия растительного сырья*. 2023. №3. С. 63–70. DOI: 10.14258/jcprm.20230311761.

Tyutkova E.A.* , Loskutov S.R., Dorzhiev D.V. SEASONAL CHEMICAL STRUCTURE VARIABILITY IN *BETULA TORTUOSA* LEDEB. TREE RINGS IN ALPINE FOREST-TUNDRA OF KUZNETSK ALA TAU MOUNTAINS

V.N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 (Russia), e-mail: tyukatie@gmail.com

Woody vegetation growth conditions have marked effects on hemicellulose, cellulose and lignin formation. In this study, we analyzed the climatic responses of these major cell wall polymers in *Betula tortuosa*. We studied 35 annual rings (1980–2015) of *Betula Tortuosa* Ledeb. trees growing in the alpine forest-tundra of Kuznetsk Ala Tau using and pyrolysis gas chromatography mass spectrometry (Py-GC/MS). Our analysis of the correlation of the resulting spectra and Py-GC/MS values with mean air temperature and precipitation showed that the polymeric composition of *Betula Tortuosa* Ledeb. was mainly determined by June–August climate. The major factor limiting the development of the “unique” cell wall polymer composition of *Betula Tortuosa* Ledeb. found in alpine forest-tundra of Kuznetsk Ala Tau was a deficit of heat. At the end of the growing season, precipitation had largely a negative impact on polymer formation in *Betula Tortuosa* Ledeb. cell walls. We believe that Py-GC/MS is an effective approach to quantifying the consequences of current climate trends for Siberian forest ecosystems.

Keywords: *Betula Tortuosa* Ledeb, dendrochemistry, climate change, Py-GC/MS.

References

- Schweingruber F.H. *Naturwissenschaften*, 1996, vol. 83, pp. 370–377.
- Briffa K.R., Osborn T.J., Schweingruber F.H., Jones P.D., Shiyatov S.G., Vaganov E.A. *Holocene*, 2002, vol. 12, pp. 737–757. DOI: 10.1191/0959683602hl587rp.
- Locosselli G.M., Buckeridge M.S. *Trees*, 2017, vol. 31, pp. 1745–1758. DOI: 10.1007/s00468-017-1599-2.
- Gessler A., Ferrio J.P., Hommel R., Treydte K., Werner R.A., Monson K.R. *Tree Physiology*, 2014, vol. 34, pp. 796–818. DOI: 10.1093/treephys/tpu040.
- Tyutkova E.A., Loskutov S.R., Shashkin A.V., Benkova V.E. *Journal of Thermal Analysis and Calorimetry*, 2017, vol. 130, pp. 1391–1397. DOI: 10.1007/s10973-017-6550-7.
- Holtmeier F.K. *Mountain Timberlines: Ecology, Patchiness, and Dynamics*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, 2009.
- Petrov I.A., Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Im S.T. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*, 2015, vol. 8, no. 4, pp. 518–527. DOI: 10.15372/SEJ20150403. (in Russ.).
- Buko T.Ye. *Zapovednik “Kuznetskiy Alatau”*, 1999, no. 8, pp. 58–61. (in Russ.).
- Nazimova D.I., Molokova N.I., Dzhanseitov K.K. *Geografiya i prirodnnyye resursy*, 1981, no. 2, pp. 68–78. (in Russ.).
- Tyutkova E.A., Petrov I.A., Loskutov S.R. *Journal of Thermal Analysis and Calorimetry*, 2021, vol. 147, pp. 3625–3632. DOI: 10.1007/s10973-021-10752-z.
- Hidayata S., Bakara M.S.A., Yangb Y., Phusuntic N., Bridgewater A.V. *Journal of Analytical and Applied Pyrolysis*, 2018, vol. 134, pp. 510–519. DOI: 10.1016/j.jaap.2018.07.018.
- Mattonai M., Watanabe A., Shiono A., Ribechini E. *Journal of Analytical and Applied Pyrolysis*, 2019, vol. 139, pp. 224–232. DOI: 10.1016/j.jaap.2019.02.009.
- Krasnobayev V.A., Voronin V.I. *Geografiya i prirodnnyye resursy*, 2011, no. 2, pp. 75–78. (in Russ.).
- Krasnobayev V.A., Voronin V.I. *Inzhenernaya ekologiya*, 2009, no. 6, pp. 53–62. (in Russ.).
- Stitt M., Hurry V. *Current Opinion in Plant Biology*, 2002, vol. 5, pp. 199–206. DOI: 10.1016/S1369-5266(02)00258-3.
- Goulas E., Schubert M., Kieselbach T., Kleczkowski L.A., Gardeström P., Schröder W., Hurry V. *The Plant Journal*, 2006, vol. 47, pp. 720–734. DOI: 10.1111/j.1365-3113X.2006.02821.x.
- Chinnusamy V., Zhu J., Zhu J.K. *Trends in Plant Science*, 2007, vol. 12, pp. 444–451. DOI: 10.1016/j.tplants.2007.07.002.
- Chang M.C., Chien W.F., Chao C.H., Lu M.K. *Carbohydrate Polymers*, 2010, vol. 80, pp. 373–376. DOI: 10.1016/j.carbpol.2009.11.035.
- Sevcikova Z., Pour M., Novak D., Ulrichova J., Vacek J. *Mini-Reviews in Medicinal Chemistry*, 2014, vol. 14, pp. 322–331. DOI: 10.2174/1389557514666140306130207.
- Harris P.J., Stone B.A. *Chemistry and molecular organization of plant cell walls. In Biomass Recalcitrance: Deconstructing the Plant Cell Wall for Bioenergy*. Wiley-Blackwell. UK, 2008, 528 p.
- Prusakova L.D., Kefeli V.I., Vakulenko V.V., Kuznetsova S.A. *Agrokhimiya*, 2008, no. 7, pp. 86–96. (in Russ.).
- Ricardi M.M., Gonzalez R.M., Zhong S., Dominguez P.G., Duffy T., Turjanski P.G., Salter J.D.S., Alleva K., Carrari F., Giovannoni J. *BMC Plant Biology*, 2014, vol. 14, pp. 1–14. DOI: 10.1186/1471-2229-14-29.
- Hura T., Hura K., Dziurka K., Ostrowska A., Bączek-Kwinta R., Grzesiak M. *Journal of Plant Physiology*, 2012, vol. 169, pp. 1728–1736. DOI: 10.1016/j.jplph.2012.07.012.
- Hura T., Hura K., Ostrowska A., Grzesiak M., Dziurka K. *Plant, Soil and Environment*, 2013, vol. 59, pp. 189–195. DOI: 10.17221/665/2012-PSE.
- Fan L. *Plant Physiology*, 2006, vol. 140, pp. 603–612. DOI: 10.1104/pp.105.073130.

Received August 10, 2022

Revised October 12, 2022

Accepted July 28, 2023

For citing: Tyutkova E.A., Loskutov S.R., Dorzhiev D.V. *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*, 2023, no. 3, pp. 63–70. (in Russ.). DOI: 10.14258/jcprm.20230311761.

* Corresponding author.