

DOI: 10.12731/2658-6649-2024-16-3-852

УДК 58.01/.07



Научная статья

ВЛИЯНИЕ СПОСОБА РЕКУЛЬТИВАЦИИ НА ФОРМИРОВАНИЕ ПИГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ТЕХНОГЕННЫХ ЗЕМЛЯХ

Н.В. Туманик

Обоснование. Изучение влияния способа рекультивации на формирование пигментного комплекса у сосны обыкновенной на техногенных землях является крайне важным. Понимание того, как гетерогенная среда влияет на содержание и распределение пигментов в хвое, позволяет более полно изучить адаптационные механизмы вида *Pinus sylvestris*. В свою очередь, информация об этих механизмах может быть использована для создания новых методов улучшения качества и устойчивости лесных насаждений.

Цель. Изучить влияние способа рекультивации на формирование пигментного комплекса у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в ходе посттехногенной сукцессии в условиях Южной Карелии.

Материалы и методы исследований. Исследование проводили на сопредельных пробных площадях (ПП), заложенных на территории отработанного песчано-гравийного карьера и в естественной среде сосняка брусничного в июле 2021 и 2022. Объектом исследования послужили деревья сосны обыкновенной, произрастающие в естественных условиях и в условиях лесной рекультивации песчано-гравийного карьера. Определение оптической плотности растворов проводили на спектрофотометре СФ-2000 (ОКБ Спектр, Россия). Статистическую обработку данных проводили с использованием программы Statistica 10 (StatSoft Inc., США).

Результаты. В ходе двух лет исследования наибольшее содержание пигментов было отмечено в хвое деревьев, произрастающих на более плодородных ПП относительно таковых на бедных техногенных почвах. Соотношения $X_{л\ a} / X_{л\ b}$ в хвое деревьев, произрастающих в условиях бедной техногенной почвы, отличалось более высокими значениями, относительно таковых на удобренном участке песчано-гравийного карьера и в естественных условиях леса в оба года исследования, что свидетельствует об адаптивных реакциях

пигментного комплекса растений на неблагоприятные условия среды посредством увеличения доли Хл а в комплексе зеленых пигментов.

Заключение. Установлено, что способ рекультивации оказывает значительное влияние на формирование пигментного комплекса у сосны обыкновенной в ходе посттехногенной сукцессии.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris L.*; хлорофилл; каротиноиды; хвоя; техногенные земли

Для цитирования. Туманик Н.В. Влияние способа рекультивации на формирование пигментного комплекса у сосны обыкновенной на техногенных землях // *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*. 2024. Т. 16, №3. С. 263-282. DOI: 10.12731/2658-6649-2024-16-3-852

Original article

THE REMEDIATION METHOD AS A FACTOR SHAPING THE PIGMENT PROFILE OF SCOTS PINE ON TECHNOGENIC LAND

N.V. Tumanik

Background. It is important to study how the remediation method influences the formation of the pigment complex in Scots pine, *Pinus sylvestris L.*, growing on technogenic land.

Thorough understanding of the influence produced by a heterogeneous environment on the content and distribution of pigments in conifers enables us to study the adaptive mechanisms of the species more comprehensively. In turn, information about these mechanisms can be used to create new methods for improving the quality and stability of tree stands.

Purpose. The study was designed to explore the effect of the remediation method on the pigment complex forming in Scots pine during a post-technogenic succession in southern Karelia.

Material and methods. Surveys were carried out in adjacent sample plots located in a decommissioned sand-and-gravel quarry and in a natural lingonberry-type pine forest site in July 2021 and 2022. The study objects were Scots pine trees growing in a natural forest site and in quarry sites remediated by forest planting. The optical density of the solutions was determined using SF-2000 spectrophotometer. Statistical data processing was done using Statistica 10 software (StatSoft Inc., USA).

Results. *During the two years of the study, the pigment content was the highest in needles of the trees growing on more fertile soils compared to those on poor man-made soils. The of Cl a /Cl b ratio in the needles of trees growing on poor soil was higher than in the fertilized area of the quarry or in the natural forest site in both years of the study, indicating that the plants' pigment complex adapted to the unfavorable environmental conditions by increasing the proportion of Cl a among green pigments.*

Conclusions. *The findings prove that the remediation method has a significant shaping effect on the pigment profile of Scots pine during post-technogenic successions.*

Keywords: *Pinus sylvestris L.; chlorophyll; carotenoids; needles; technogenic lands*

For citation. *Tumanik N.V. The Remediation Method as a Factor Shaping the Pigment Profile of Scots Pine on Technogenic Land. Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture, 2024, vol. 16, no. 3, pp. 263-282. DOI: 10.12731/2658-6649-2024-16-3-852*

Введение

Леса являются важным компонентом наземных экосистем, которые играют ключевую роль в поддержании биоразнообразия, сохранении почвенного покрова, защите водных ресурсов и смягчении климатических изменений [30]. В настоящее время, в связи с усиливающимся техногенным прессом на природные экосистемы, особое внимание уделяют проблеме восстановления антропогенно-нарушенных ландшафтов [24, 20]. В Республике Карелия карьеры по добыче песка и гравия являются одной из часто встречаемых форм техногенного ландшафта [3], поэтому рекультивация земель является важным направлением хозяйственной деятельности в регионе [24, 17]. Искусственное лесовосстановление является одним из вариантов решения проблемы сокращения лесов и ускоренной рекультивации нарушенных земель [12]. В связи с этим исследование различных аспектов жизнедеятельности растений на нарушенных землях представляет особый интерес.

Адаптация фотосинтетического аппарата является одной из важнейших характеристик растений, позволяющих им выживать в разных условиях внешней среды. Значительную роль в этом играют качественные и количественные изменения пигментной системы растений, поскольку хлорофиллы и каротиноиды ответственны за поглощение, передачу и преобразование световой энергии в основных реакциях фотосинтеза [9,

10]. Консервативный характер динамики содержания фотосинтетических пигментов в листьях древесных растений вдоль широтного градиента в условиях Европейского Севера, Южного Урала и Западной Сибири свидетельствует о наследственном контроле их биосинтеза [1, 4, 6, 22]. Вместе с тем состояние пигментного комплекса, тесно связанное с интенсивностью ростовых процессов, может отражать как устойчивость растения к воздействию различных стрессовых факторов, так и степень его адаптации к условиям произрастания.

К числу наиболее важных факторов внешней среды, влияющих на формирование пигментной системы растений, относят освещенность, температуру воздуха, а также обеспеченность почвы питательными веществами [29, 13]. Так, в условиях низкой освещенности у древесных видов растений (*Acer platanoides* L., *Ginkgo biloba* L., *Fagus sylvatica* L. и др.) отмечают меньшее содержание хлорофилла *a* по сравнению с таковым у деревьев, произрастающих в более освещенных условиях [32]. Этот факт объясняют тем, что в условиях низкой освещенности растения нуждаются в меньшем количестве хлорофилла для осуществления фотосинтеза. Вместе с тем избыточный свет может оказывать негативное влияние на накопление хлорофилла, что приводит к снижению его содержания [28, 37].

В работах по исследованию влияния типа почвы и ее плодородия на содержание фотосинтетических пигментов показано, что хвоя деревьев *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb, произрастающих на бедных почвах, отличается меньшим накоплением зеленых пигментов относительно таковых у сосны на плодородных почвах [22, 23], что связано с недостатком питательных веществ для синтеза хлорофилла, в частности, азота. Также вследствие дефицита азота отмечают снижение интенсивности процессов световой фазы фотосинтеза, синтеза ферментов, нарушение подвижности устьиц и уменьшение скорости темновых реакций фотосинтеза [9, 27].

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) является эврибионтным видом с широкой экологической амплитудой распространения, что определяет и наибольшую изученность ее структурно-функциональных характеристик среди хвойных растений в естественных условиях среды [7, 15-16, 26-27, 5, 18-19, 31]. Однако работ по пигментному комплексу у представителей рода *Pinus* L. на нарушенных землях крайне мало. В связи с этим целью работы было изучение влияния способа рекультивации на формирование пигментного комплекса у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в ходе посттехногенной сукцессии в условиях Южной Карелии.

Материалы и методы исследования

Работа выполнена в европейской части средней тайги (Южная Карелия, 62.101917° N, 33.969944° E) в июле 2021 и 2022 гг. Климат в районе исследования по классификации Кеппена-Гейгера субарктического типа [34], отличается значительным количеством осадков в течение года (550–750 мм) с максимумом в теплый период (350–400 мм) [14]. Среднегодовая температура воздуха за 30-летний период (1991–2020 гг.) составила +3.6°C [14], с минимальными значениями в январе (–8.4°C) и максимальными – в июле (+17.1°C). Средняя температура воздуха за вегетационный период (май–сентябрь) составляет +13°C. Суммарный радиационный баланс за вегетационный период составляет 1130 МДж·м⁻². В районе проведения исследований вегетационный период 2021 г. характеризовался в июне–июле аномальной жарой (3.2°C < $\Delta T_{\text{мес}}$ < 5.1°C) и засухой (31–39% нормы осадков) Теплый в целом сезон 2022 г. (0.7°C < $\Delta T_{\text{сез}}$ < 0.8°C) отличался избытком осадков (128% нормы) относительно предыдущего года (82% нормы).

Исследование проводили на сопредельных пробных площадях (ПП), заложенных на территории отработанного карьера по добыче песчано-гравийного материала и в естественной среде 110-летнего сосняка брусничного. Объектом исследования послужили 30-летние лесные культуры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), созданные в ходе рекультивации песчано-гравийного карьера. Лесная рекультивация территории карьера проведена в мае 1991 г. посредством посадки однолетних семян сосны обыкновенной на предварительно выровненном участке площадью 2 га [8]. Тогда же на участке площадью 0.5 га семена высаживали в песчаный техногенный грунт, на поверхность которого предварительно вносили торфяной субстрат. Измерения физиологических показателей растений проводили спустя 30 лет на трех модельных участках (размер каждого 25 ´ 40 м) с разными вариантами рекультивации: 1) посадка сосны в песчано-гравийный минеральный грунт – ПП 1 и 2; 2) в улучшенный торфом субстрат – ПП 3. Продуктивность искусственных насаждений на ПП 1, ПП 2 и ПП 3 составила V.9, V.2 и II.5 класс бонитета, запас древесины – 12, 20 и 144 м³/га соответственно [8]. Измерение биометрических параметров всех деревьев на ПП в условиях карьера позволило выбрать модельные деревья, средние значения высоты и диаметра ствола которых на ПП 1, ПП 2 и ПП 3 не превышали 3.1, 4.2 и 10.5 м, 3.8, 4.5 и 10.1 см соответственно. Почвенный покров ПП 1 и ПП 2 представлен псаммоземом серо-

гумусовым (SkeletalLeptosol), ПП 3 – реплантоземом серогумусовым (UmbricLeptosol) [8]. Важно отметить, что восстановление напочвенного покрова на ПП 1 и ПП 2 реализуется по типу сосняка лишайникового, на ПП 3 – сосняка черничного.

Измерения в естественных условиях произрастания проводили на ПП 4 (30' 40 м) в 110-летнем сосняке брусничном, существовавшем на данной территории до начала разработки карьера. В сосняке брусничном в составе спелого древостоя доминирует сосна *Pinus sylvestris* L. с участием березы *Betula pendula* Roth и ели *Picea abies* (9С1Б+Е). Деревья сосны первого яруса имеют средние значения высоты и диаметра ствола – 19.8 м и 18.8 см соответственно. Древостой IV класса бонитета, имеет относительную полноту 1.0 и запас древесины 346 м³/га. Второй ярус древостоя образован сосной более молодого поколения (70 лет), средняя высота и диаметр составили 10.5 м и 10.3 см соответственно. Почвенный покров представлен подбуром оподзоленным (EnticPodzol) [8].

Для определения содержания азота и фотосинтетических пигментов отбор однолетней (2-го года жизни) хвои сосны проводили в утренние часы из средней части кроны в 3-кратной повторности для каждого дерева и в 5-кратной повторности на каждой ПП. Определение содержания азота (N, %) выполняли с помощью элементного анализатора PE-2400 (PerkinElmer, США). Аналитическая повторность трехкратная. Экстракцию пигментов проводили 80% ацетоном. Определение оптической плотности растворов выполняли на спектрофотометре СФ-2000 (ОКБ Спектр, Россия) при длинах волн 663, 646 (хлорофиллы) и 470 нм (каротиноиды). Расчет содержания хлорофиллов (Хл *a*, Хл *b*, мг/г сырой массы) и каротиноидов (Кар, мг/г сырой массы) проводили согласно известным методикам [32, 2]. Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК, % от общего содержания хлорофиллов) рассчитывали, приняв, что практически весь Хл *b* находится в ССК и соотношение Хл *a* / Хл *b* в нем равно 1.2 [32].

Статистическую обработку данных проводили с использованием программы Statistica 10 (StatSoft Inc., США). Статистически значимыми считали различия при $p < 0.05$. Для оценки существенных различий между средними величинами использовали критерий Тьюки. Оценку влияния фитоценологических условий и года исследования на физиологические показатели растений проводили с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. На диаграммах и в таблицах приведены средние арифметические значения и их стандартные ошибки

Результаты

Сравнительный анализ влияния контрастных погодных условий июля за двухлетний период и фитоценологических условий разных ПП на показатели пигментного комплекса и содержания N в однолетней хвое *P. sylvestris* выявил значимое влияние ($p < 0.05$) обоих факторов на исследуемые параметры (табл. 1). Исключение составило отношение Хл ($a+b$) / Кар, которое не зависело ($p > 0.05$) от внешних условий. Содержание N отличалось стабильностью в оба года исследований ($p > 0.05$). На большинство показателей наибольшее влияние оказали фитоценологические условия разных ПП, тогда как на содержание Хл a и Хл ($a+b$) наиболее сильно повлияли погодные условия разных лет исследования.

Таблица 1.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния фитоценологических условий и года исследований на пигментный состав хвои *Pinus sylvestris*

Показатель	Влияние фактора (%)			
	Фитоценологические условия		Год исследования	
	p	η^2	p	η^2
Хл a	***	14	***	42
Хл b	***	35	**	5
Хл ($a+b$)	***	18	***	34
Хл a /Хл b	***	22	***	16
ССК	***	23	***	17
Кар	***	12	**	5
Хл ($a+b$)/Кар	<i>ns</i>	2	<i>ns</i>	2
N	***	44	<i>ns</i>	0,3

Примечание: Хл a – содержание хлорофилла a ; Хл b – содержание хлорофилла b ; Хл ($a+b$) – сумма зеленых пигментов; Хл a /Хл b – отношение хлорофилла a к хлорофиллу b ; ССК – светособирающий комплекс; Кар – каротиноиды; Хл ($a+b$)/Кар – отношение суммы зеленых пигментов к каротиноидам; N – содержание азота; * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, *ns* – не значимо ($p > 0.05$); η^2 – сила влияния фактора.

В оба года исследования наиболее высокие значения содержания N в условиях рекультивации отмечены в хвое культур *P. sylvestris* на ПП 3 (рис. 1). Так, в 2021 г. содержание N на ПП 3 составило 1.08%, что в 1.3 раза превышало накопление такового в хвое культур *P. sylvestris* на ПП 1 и ПП 2. Результаты 2022 г. показали наибольшее содержание N в хвое *P. sylvestris* на ПП 3 (1.05%) и, напротив, в 1.4 раза меньше – на ПП 2

(0.77%). При этом отмечено сходство ($p > 0.05$) величины исследуемого показателя в хвое культур *P. sylvestris* на ПП 1 (0.86%) со всеми экспериментальными участками. Также важно отметить, что в оба года исследований содержание N в хвое *P. sylvestris* в естественных условиях произрастания на ПП 4 было схожим с таковым на всех ПП ($p > 0.05$), и составило 0.96%.

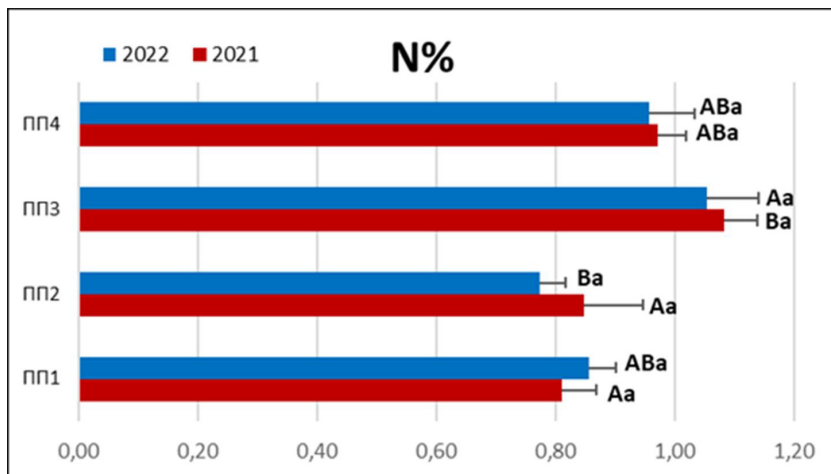


Рис. 1. Содержание N в однолетней хвое сосны обыкновенной на техногенных землях (ПП 1, ПП 2, ПП 3) и в естественных условиях сосняка брусничного (ПП 4) июле 2021 и 2022 гг. Разные строчные буквы (a, b) указывают на значимые различия ($p < 0.05$) средних каждого экспериментального участка при сравнении двух лет исследования. Разные заглавные буквы (A, B) указывают на значимые различия ($p < 0.05$) средних при сравнении всех экспериментальных участков за один год исследования.

Сравнительный анализ показателей пигментного комплекса показал в 2021 г. более высокое содержание Хл *a* в хвое культур *P. sylvestris* на ПП 3 (0.41 мг/г), тогда как в 2022 г. – в естественных условиях произрастания на ПП 4 (0.71 мг/г) относительно таковых у деревьев на менее плодородных участках ПП 1 и ПП 2 (рис. 2). В жаркий засушливый период 2021 г. содержание Хл *a* на ПП 1 и ПП 2 было на 34% ниже относительно удобренного торфяным субстратом экспериментального участка ПП 3. При этом отмечено сходство ($p > 0.05$) значений Хл *a* в хвое *P. sylvestris* в сосняке брусничном на ПП 4 (0.38 мг/г) и культур *P. sylvestris* на всех ПП в условиях карьера. В теплый дождливый период 2022 г. накопление Хл *a* в хвое культур *P. sylvestris* на ПП 1 и ПП 2 было меньше на 29% по сравнению с

таковым на ПП 4. Вместе с тем в июле 2022 г. значения Хл *a* в хвое культур *P. sylvestris* на ПП 3 (0.63 мг/г) были схожими ($p > 0.05$) с таковыми на всех ПП. Также важно отметить увеличение в 1.5–1.9 раза накопления Хл *a* в хвое *P. sylvestris* на всех экспериментальных участках в июле 2022 г. относительно предыдущего периода.

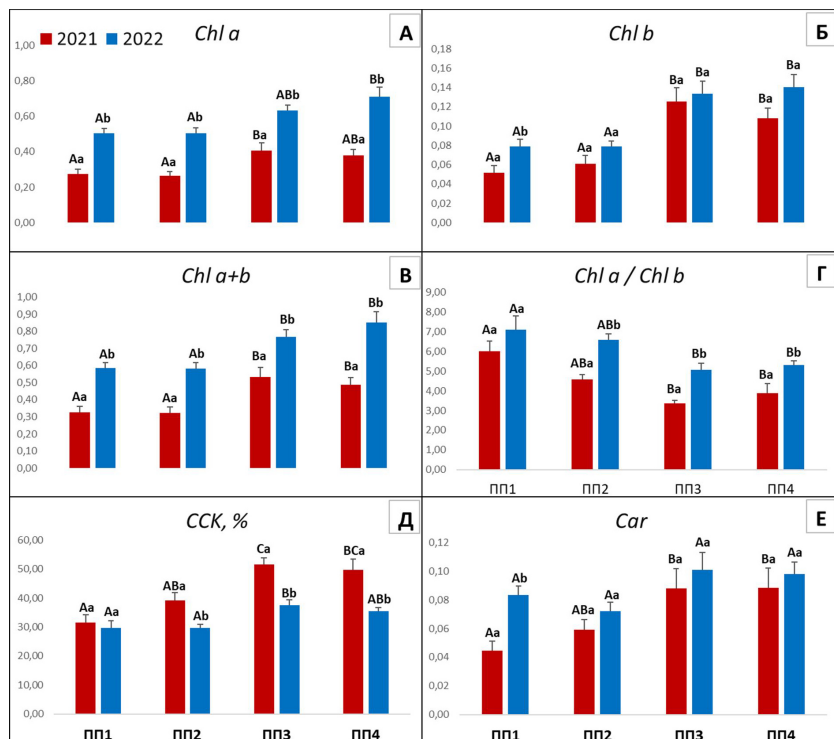


Рис. 2. Содержание Хл *a* (а), Хл *b* (б), Хл (*a+b*) (в), Хл *a*/Хл *b* (г), СКК (д), Кар (е) в однолетней хвое сосны обыкновенной на техногенных землях (ПП 1, ПП 2, ПП 3) и в естественных условиях сосняка брусничного (ПП 4) в июле 2021 и 2022 гг. Разные строчные буквы (а, б) указывают на значимые различия ($p < 0.05$) средних каждого экспериментального участка при сравнении двух лет исследования. Разные заглавные буквы (А, В) указывают на значимые различия ($p < 0.05$) средних при сравнении всех экспериментальных участков за один год исследования.

Содержание Хл *b* и Хл (*a+b*) в хвое культур *P. sylvestris* на экспериментальных участках с техногенными грунтами (ПП 1 и ПП 2) отличалось в 1.5–2 раза

более низкими значениями относительно таковых более плодородного участка карьера (ПП 3) и условий сосняка брусничного (ПП 4) в оба года исследования. При этом, накопление Хл ($a+b$) в июле 2022 г. относительно предыдущего 2021 г. в хвое *P. sylvestris* на всех экспериментальных участках увеличилось в 1.6–1.8 раза, тогда как Хл b – увеличилось в 1.4 раза на ПП 1 и ПП 2.

Соотношение Хл a / Хл b является еще одним информативным показателем, характеризующим работу фотосинтетического аппарата. Было отмечено, что данный параметр был выше на участках с меньшим содержанием азота в хвое, и снижался на ПП с большим его содержанием. Так, соотношение Хл a / Хл b в хвое культур *P. sylvestris* на плодородном участке карьера (ПП3) и в хвое деревьев, произрастающих в естественных условиях (ПП4), отличалось в 1.4–1.7 раза более низкими значениями относительно таковых на ПП1 в оба года исследования. При этом в 2021 и 2022 гг. на ПП 2 данный параметр был схожим ($p > 0.05$) с другими ПП.

В оба года исследования величина показателя ССК(%) была в 1.3-1.6 раза больше на удобренном участке карьера (ПП3), по сравнению с ПП имеющими бедные почвенные условия (ПП1, ПП2). В жаркий засушливый период 2021 г. рассматриваемый параметр был выше в 1.6 раза на ПП4 по сравнению с таковым на ПП 1. Важно отметить сходство ($p > 0.05$) показателя ССК в оба года исследования в хвое деревьев *P. sylvestris* на ПП3 и ПП4.

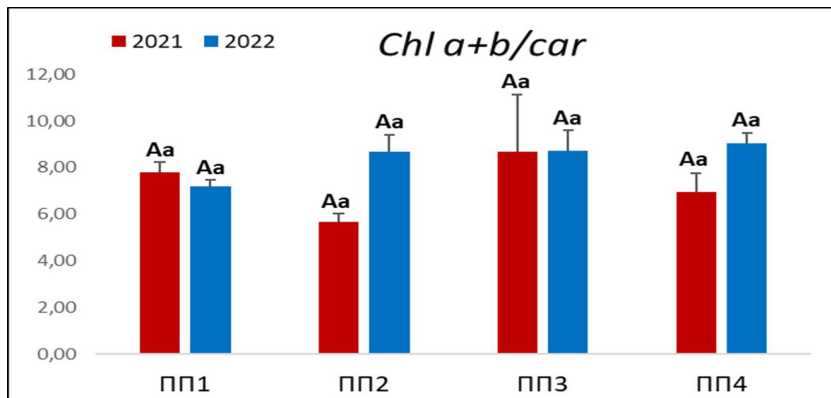


Рис. 3. Хл $a+b$ / Кар в однолетней хвое сосны обыкновенной на техногенных землях (ПП 1, ПП 2, ПП 3) и в естественных условиях сосняка брусничного (ПП 4) в июле 2021 и 2022 гг. Разные строчные буквы (a, b) указывают на значимые различия ($p < 0.05$) средних каждого экспериментального участка при сравнении двух лет исследования. Разные заглавные буквы (A, B) указывают на значимые различия ($p < 0.05$) средних при сравнении всех экспериментальных участков за один год исследования.

В июле 2021 г. наименьшее содержание Кар зафиксировано на ПП 1 и было в 1.7 раза меньше, чем на ПП 3 и ПП 4. В этот год содержание Кар на ПП 2 было схожим с другими ПП. В 2022 году значимых различий этого показателя между ПП отмечено не было.

Отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам ($Xл\ a+b / Кар$) играет важную роль при характеристике работы фотосинтетического аппарата. В ходе исследования не было отмечено достоверных различий по $Xл\ a+b / Кар$ между ПП (рис.3). Однако, установлено, что изменение пигментного состава происходит взаимосвязанно. Так, проведенный корреляционный анализ показал высокую силу корреляционной связи ($r = 0.7-0.9$) между суммой зеленых пигментов и каротиноидами.

Обсуждение

Проведенный анализ показал схожую в большинстве случаев направленность межгодовой динамики показателей пигментной системы в хвое деревьев вида *Pinus sylvestris* на разных экспериментальных участках, что свидетельствует о ведущей роли фитоценологических условий на формирование пигментного комплекса исследуемых растений. Вместе с тем консервативный характер динамики содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях древесных растений свидетельствует о наследственной обусловленности биосинтеза фотосинтетических пигментов [1, 4, 6, 22].

Нормальная жизнедеятельность целого растения, а также стабильная работа его фотосинтетического аппарата, зависит, в частности, от регулярного обеспечения элементами минерального питания. Для синтеза пигмента хлорофилла растений большую роль играет минеральный азот. Ранее было показано [7, 12], что существует четкая взаимосвязь между содержанием азота и состоянием насаждений, что хорошо согласуется с полученными данными. Также отмечают, что недостаток азота лимитирует фотосинтетическую активность растений вследствие снижения содержания пигментов в листьях [36].

В исследовании отмечается увеличение содержания пигментов в хвое деревьев на более плодородных ПП относительно культур, произрастающих на бедных техногенных почвах. При этом, в связи с тем, что в период формирования однолетней хвои 2022 года в районе проведения исследований, вегетационный период 2021 г. характеризовался в июне–июле аномальной жарой и засухой, показатель содержания Кар у однолетней хвои 2022 года можно рассматривать как адаптивную реакцию, направленную на повышение устойчивости фотосинтетического аппарата.

Более высокий показатель соотношения Хл а / Хл b в хвое деревьев, произрастающих в условиях бедной техногенной почвы, свидетельствует об адаптивных реакциях пигментного комплекса растений на неблагоприятные условия среды посредством увеличения доли Хл а в комплексе зеленых пигментов. Размер ССК и концентрация хлорофилла в нем могут изменяться в зависимости от интенсивности света и других факторов [35]. Более высокое процентное содержание ССК в хвое деревьев на ПП4 можно объяснить насыщенностью фотосинтетических процессов при низкой интенсивности освещения относительно таковых на ПП (ПП1, ПП2) с избыточной освещенностью. Однако, при отсутствии достоверных различий между условиями освещенности в сосняке лишайниковом и сосняке черничном, показатель ССК(%) на ПП3 был выше, что указывает на влияние множества факторов на состояние ССК, в том числе более высокое содержание азота в хвое и плодородие почв.

Не менее важную роль при характеристике работы фотосинтетического аппарата играет соотношение Хл а+b / Кар. В норме этот параметр очень чутко реагирует на различные внешние изменения [21]. Однако, невысокие значения показателя ССК и, напротив, высокие Хл а+b / Кар свидетельствуют также о низком содержании Хл b и Кар.

Опираясь на полученные данные, можно предположить, что на содержание пигментов в хвое деревьев *Pinus sylvestris* L. существенно повлияли эдафические условия исследуемых ПП.

Заключение

Хвоя деревьев вида *Pinus sylvestris* L., произрастающих в условиях бедных техногенных почв карьера имела отличный пигментный состав от хвои деревьев, произрастающих на удобренном участке карьера и естественных условий. Отмечено, что внесение торфяного субстрата, оказало влияние на формирование более продуктивных условий, в сравнении с ПП на которые не было внесено удобрение. При этом была отмечена закономерность в наибольшем содержании пигментов (Хл а, Хл b, Кар) на ПП с более высоким плодородием почв и уровнем содержания азота в хвое. Однако, доля Хл а в комплексе зеленых пигментов была больше в хвое деревьев, растущих на удобренных почвах карьера относительно таковых на более плодородных почвах, на что указывает более высокий показатель соотношения Хл а/Хл b. Полученные нами данные свидетельствуют об адаптивных изменениях пигментного комплекса хвои сосны в условиях рекультивации техногенных земель. Эта информация может быть исполь-

зована для создания новых методов улучшения качества и устойчивости лесных насаждений.

Информация о спонсорстве. Исследования выполнены в рамках государственного задания (номер госрегистрации - 121061500082-2) на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Благодарности. Автор выражает благодарность за помощь в организации исследования и подготовке рукописи к.б.н. В.Б. Придача. Автор благодарит Д.Е. Семина за помощь в отборе экспериментального материала и проведении биохимических исследований, И.Н. Софронову за помощь в освоении методов биохимических исследований.

Список литературы

1. Бендер О.Г., Горошкевич С.Н. Газообмен и содержание фотосинтетических пигментов у широтных экотипов кедр сибирского в опыте *ex situ* // Сибирский лесной журнал, 2020. № 5. С. 28-36.
2. Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Большой практикум по фотосинтезу. М.: Издательский центр «Академия», 2003. 256 с.
3. Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2022 г. 2023. Петрозаводск. 265 с.
4. Дымова О.В., Головки Т.К. Фотосинтетические пигменты в растениях природной флоры таежной зоны Европейского Северо-востока России // Физиология растений, 2019. Т. 66. № 3. С. 198-206.
5. Загирова С.В. Структура ассимиляционного аппарата и CO₂-газообмен у хвойных. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 108 с.
6. Иванов Л.А., Иванова Л.А., Ронжина Д.А., Юдина П.К. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале // Физиология растений, 2013. Т. 60. № 6. С. 856-864
7. Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С., Иванчиков А.А., Морозова Р.М. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: Наука, 1977. 304 с.
8. Костина Е.Э., Ахметова Г.В., Пеккоев А.Н., Харитонов В.А., Крышень А.М. Формирование растительного покрова при лесной рекультивации песчано-гравийного карьера в Республике Карелия // Растительные ресурсы, 2022. №3. С. 290-310.

9. Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений М.: Лесн. пром.-сть, 1983. 464 с.
10. Кузнецов В.В., Дмитриева Г. А. Физиология растений. М.: Высшая школа, 2006. 742 с.
11. Лиханова И.А., Кузнецова Е.Г., Новаковский А.Б. Формирование растительного покрова на карьерах после проведения лесной рекультивации в средней тайге республики Коми // Лесоведение. 2020. № 5. С. 424-432.
12. Лукина Н.В., Никонов В.В. Питательный режим лесов северной тайги: природные и техногенные аспекты. Апатиты: КНЦ РАН, 1998. 316 с.
13. Маслова Т. Г., Марковская Е. Ф., Слемнев Н. Н. Функции каротиноидов в листьях высших растений (обзор) // Журнал общей биологии, 2020. Т. 81. № 4. С. 297-310. <https://doi.org/10.31857/S0044459620040065>
14. Назарова Л.Е. Климатические условия на территории Карелии // Современные условия водоемов Севера. Петрозаводск: КарНЦРАН, 2021. С. 7-16.
15. Новицкая Ю.Е. Чикина П.Ф., Софронова Г.И., Габукова В.В., Макаревский М.Ф. Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л.: Наука, 1985. 156 с.
16. Сазонова Т. А., Болондинский В. К., Придача В. Б. Эколого-физиологическая характеристика сосны обыкновенной. Петрозаводск: Verso, 2011. 206 с.
17. Соколов А.И., Пеккоев А.Н., Харитонов В.А. Влияние многолетнего применения минеральных удобрений на рост сосны в толщину в посевах на паловых вырубках с песчаными почвами. I. Последствие 30-летнего ежегодного применения калийных удобрений на рост сосны в толщину и качество древесины // Лесной журнал. 2016. № 6. С. 42-55.
18. Суворова Г.Г. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири. Новосибирск: Гео, 2009. 192 с.
19. Судачкова Н.Е., Милотина И.Л., Романова Л.И. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири. Новосибирск: Гео, 2012. 178 с.
20. Сумина О. И. Формирование растительности на техногенных местообитаниях Крайнего Севера России. СПб.: Информ-Навигатор, 2013. 340 с.
21. Титова М. С. Содержание фотосинтетических пигментов в хвое *Picea abies* и *Picea koraiensis* // Вестник ОГУ. 2010. № 12. С. 9-12.
22. Тужилкина В. В. Пигментный комплекс хвои сосны в лесах Европейского Северо-Востока // Лесоведение. 2012. № 4. С. 16-23.
23. Тужилкина В.В. Фотосинтетические пигменты хвои ели сибирской в среднетаежных лесах европейского Северо-Востока России // Сиб. лесн. журн. 2017. № 1. С. 65-73.

24. Федорец Н.Г., Соколов А.И., Крышень А.М., Медведева М.В., Костина Е.Э. Формирование лесных сообществ на техногенных землях северо-запада таежной зоны России. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. 130 с.
25. Холопцева Е.С., Чернобровкина Н.П. Влияние азота, бора и люпина узколистного на рост и минеральное питание сеянцев сосны обыкновенной // Лесоведение. 2009. № 1. С. 25-32.
26. Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев, А. Г., Чмора С. Н., Мамаев В. В., Молчанов А. Г. Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. 256 с.
27. Чернобровкина Н.П. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб.: Наука, 2001. 175 с.
28. Шибаета Т.Г., Титов А.Ф. Влияние круглосуточного освещения на пигментный комплекс растений семейства Solanaceae // Труды Карельского научного центра РАН. 2017. № 5. С. 111-118. <https://doi.org/10.17076/eb498>
29. Croft H., Chen J.M. Leaf pigment content. Amsterdam: Elsevier Inc., 2017.
30. IPCC Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, 2013. 1535 p.
31. Kattge J. et al., TRY plant trait database—enhanced coverage and open access // Glob. Change Biol. 2020. Vol. 26. P. 119-188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
32. Lichtenthaler H. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. Vol. 148. P. 350-382. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
33. Lichtenthaler H., Babani F., Navrátil M., Buschmann C. Chlorophyll fluorescence kinetics, photosynthetic activity, and pigment composition of blue-shade and half-shade leaves as compared to sun and shade leaves of different trees // Photosynthesis Research. 2013. Vol. 117(1-3). <https://doi.org/10.1007/s11120-013-9834-1>
34. Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification // Hydrol. Earth Syst. Sci. 2007. Vol. 11(5). P. 1633-1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
35. Randall S. Alberte, Peter R. McClure, J. Philip Thornber. Photosynthesis in Trees: Organization of Chlorophyll and Photosynthetic Unit Size in Isolated Gymnosperm Chloroplasts // Plant Physiol. 1976. Vol. 58(3). P. 341-344. <https://doi.org/10.1104/pp.58.3.341>
36. Singh H., Verma A., Krishnamoorthy M., Shukla A. Consequence of diverse nitrogen levels on leaf pigments in five rice genotypes under field emergent cir-

cumstance // Int. J. Bio-Resour. Stress Manag. 2010. № 1. P. 189-193. <https://ojs.pphouse.org/index.php/IJBSM/article/view/89>

37. Tang W., Guo H., Baskin C.C. et al. Effect of Light Intensity on Morphology, Photosynthesis and Carbon Metabolism of Alfalfa (*Medicago sativa*) Seedlings // *Plants* (Basel). 2022. Vol. 11, № 13, 1688. <https://doi.org/10.3390/plants11131688>

References

1. Bender O.G., Goroshkevich S.N. Gazoobmen i sodержanie fotosinteticheskikh pigmentov u shirotnykh jekotipov kedra sibirskogo v opyte eksitu [Gas exchange and the content of photosynthetic pigments in latitudinal ecotypes of Siberian cedar in the exsitu experiment]. *Sibirskij lesnoj zhurnal* [Siberian Journal of Forest Science], 2020, no. 5, pp. 28-36.
2. Gavrilenko V.F., Zhigalova T.V. *Bol'shoj praktikum po fotosintezu* [Large workshop on photosynthesis]. Moscow, 2003, 256 p.
3. *Gosudarstvennyj doklad o sostojanii okruzhajushhej sredy Respubliki Karelija v 2022* [The National Environmental Report of the Republic of Karelia in 2022]. Petrozavodsk, 2023, 265 p.
4. Dymova O.V., Golovko T.K. Fotosinteticheskie pigmenty v rastenijah prirodnoj flory taezhnoj zony Evropejskogo Severo-vostoka Rossii [Photosynthetic pigments in plants of the native flora of the taiga zone of the European Northeast of Russia]. *Fiziologija rastenij* [Russian Journal of Plant Physiology], 2019, vol. 66, no. 3, pp. 198-206.
5. Zagirova S.V. *Struktura assimiljacionnogo apparata i CO₂-gazoobmen u hvojnykh* [The structure of the assimilation apparatus and CO₂-gas exchange in conifers]. Ekaterinburg, 1999, 108 p.
6. Ivanov L.A., Ivanova L.A., Ronzhina D.A., Judina P.K. Izmenenie sodержanija hlorofillov i karotinoidov v list'jah stepnykh rastenij vdol' shirotnogo gradienta na Juzhnom Urale [Changes in the content of chlorophylls and carotenoids in the leaves of steppe plants along the latitudinal gradient in the Southern Urals]. *Fiziologija rastenij* [Russian Journal of Plant Physiology]. 2013, vol. 60, no. 6, pp. 856-864.
7. Kazimirov N.I., Volkov A.D., Zjabchenko S.S., Ivanchikov A.A., Morozova R.M. *Obmen veshhestv i jenergii v osnovnykh lesah Evropejskogo Severa* [Metabolism and energy exchange in the pine forests of the European North]. Leningrad, 1977, 304 p.
8. Kostina E.Je., Ahmetova G.V., Pekkoev A.N., Haritonov V.A., Kryshen' A.M. Formirovanie rastitel'nogo pokrova pri lesnoj rekul'tivacii peschano-grajvno-

- go kar'era v Respublike Karelija [Formation of vegetation cover during forest reclamation of a sand and gravel quarry in the Republic of Karelia]. *Rastitel'nye resursy* [Russian journal of plant resources], 2022, no. 3, pp. 290-310.
9. Kramer P.D., Kozlovskij T.T. *Fiziologija drevesnyh rastenij* [Physiology of woody plants]. Moscow, 1983, 462 p.
 10. Kuznecov V.V., Dmitrieva G. A. *Fiziologija rastenij* [Plant physiology]. Moscow, 2006, 742 p.
 11. Lihanova I.A., Kuznecova E.G., Novakovskij A.B. Formirovanie rastitel'nogo pokrova na kar'erah posle provedenija lesnoj rekul'tivacii v srednej tajge respubliki Komi [Formation of vegetation cover on quarries after forest reclamation in the middle taiga of the Komi Republic]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2020, no. 5, pp. 424-432.
 12. Lukina N.V., Nikonov V.V. *Pitatel'nyj režim lesov severnoj tajgi: prirodnye i tehnogennye aspekty* [Nutritional regime of the northern taigaforests: natural and man-made aspects]. Apatites, 1998, 316 p.
 13. Maslova T. G., Markovskaja E. F., Slemnev N. N. Funkcii karotinoidov v list'jah vysshih rastenij (obzor) [Functions of carotenoids in leaves of higher plants (review)]. *Zhurnal obshhej biologii* [Journal of General Biology], 2020, vol. 81, no. 4, pp. 297-310. <https://doi.org/10.31857/S0044459620040065>
 14. Nazarova L.E. Klimaticheskie uslovija na territorii Karelii [Climatic conditions on the territory of Karelia]. *Sovremennye uslovija vodoemov Severa* [Modern conditions of reservoirs of the North]. Petrozavodsk, 2021, pp. 7-16.
 15. Novickaja Ju.E. Chikina P.F., Sofronova G.I., Gabukova V.V., Makarevskij M.F. *Fiziologo-biohimicheskie osnovy rosta i adaptacii sosny na Severe* [Physiological and biochemical bases for growth and adaptation of pine trees in the North]. Leningrad, 1985, 156 p.
 16. Sazonova T. A., Bolodinskij V. K., Pridacha V. B. *Jekologo-fiziologicheskaja harakteristika sosny obyknovЕННОj* [Ecological and physiological characteristics of scots pine. Petrozavodsk]. Petrozavodsk, 2011, 206 p.
 17. Sokolov A.I., Pekkoev A.N., Haritonov V.A. Vlijanie mnogoletnego primenenija mineral'nyh udobrenij na rost sosny v tolshhinu v posevah na palovyh vyrubkah s peschanyimi pochvami. I. Posledstvie 30-letnego ezhegodnogo primenenija kalijnyh udobrenij na rost sosny v tolshhinu i kachestvo drevesiny [The effect of the long-term use of mineral fertilizers on the growth of pine in thickness inestabishments on cut-over and burnt forest land with sandy soil. I. The consequence of the 30-year-long annual use of potash fertilizers on the growth of pine in thickness and wood quality]. *Lesnoj zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2016, no. 6, pp. 42-55.

18. Suvorova G.G. *Fotosintez hvojnih derev'ev v uslovijah Sibiri* [Photosynthesis of coniferous trees in Siberia]. Novosibirsk, 2009, 192 p.
19. Sudachkova N.E., Miljutina I.L., Romanova L.I. *Biohimicheskaja adaptacija hvojnih k stressovym uslovijam Sibiri* [Biochemical adaptation of conifers to the stressful conditions of Siberia]. Novosibirsk, 2012, 178 p.
20. Sumina O. I. *Formirovanie rastitel'nosti na tehnogennyh mestoobitanijah Krajnogo Severa Rossii* [Vegetation formation in technogenic habitats of the Far North of Russia]. Saint Petersburg, 2013, 340 p.
21. Titova M. S. Soderzhanie fotosinteticheskikh pigmentov v hvoe *Picea abies* i *Picea koraiensis* [The content of photosynthetic pigments in the conifers of *Picea abies* and *Picea koraiensis*]. *Vestnik OGU* [Bulletin of the Orenburg State University], 2010, no. 12, pp. 9-12.
22. Tuzhilkina V. V. Pigmentnyj kompleks hvoi sosny v lesah Evropejskogo Severo-Vostoka [The pigment complex of pine needles in the forests of the European Northeast]. *Lesovedenie* [Russian Forest Sciences], 2012, no. 4, pp. 16-23.
23. Tuzhilkina V.V. Fotosinteticheskie pigmenty hvoi eli sibirskoj v srednetaeznyh lesah evropejskogo Severo-Vostoka Rossii [Photosynthetic pigments of Siberian spruce needles in the Middle taiga forests of the European Northeast of Russia]. *Sib. lesn. zhurn.* [Siberian Journal of Forest Science], 2017, no. 1, pp. 65-73.
24. Fedorec N.G., Sokolov A.I., Kryshen' A.M., Medvedeva M.V., Kostina E.Je. *Formirovanie lesnyh soobshestv na tehnogennyh zemljah severo-zapada taezhnoj zony Rossii* [Formation of woodlandson technogenic lands of the north-west of the taiga zone of Russia]. Petrozavodsk, 2011, 130 p.
25. Holopceva E.S., Chernobrovkina N.P. Vlijanie azota, bora i ljupina uzkolistnogo na rost i mineral'noe pitanie sejancev sosny obyknovnoj [The effect of nitrogen, boron and lupine on the growth and mineral nutrition of Scots pine seedlings]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2009, no. 1, pp. 25-32.
26. Cel'niker Ju. L., Malkina I. S., Kovalev, A. G., Chmora S. N., Mamaev V. V., Molchanov A. G. *Rost i gazoobmen SO₂ u lesnyh derev'ev* [Growth and gas exchange of CO₂ in forest trees]. Moscow, 1993, 256 p.
27. Chernobrovkina N.P. *Jekofiziologicheskaja karakteristika ispol'zovanija azota sosnoj obyknovnoj* [Ecophysiological characteristics of nitrogen use by scots pine]. Saint Petersburg, 2001, 175 p.
28. Shibaeva T.G., Titov A.F. Vlijanie kruglosutochnogo osveshhenija na pigmentnyj kompleks rastenij semejstva Solanacea [The effect of round-the-clock lighting on the pigment complex of plants of the *Solanaceae*]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN* [Proceedings of the Karelian Research Centre

- of the Russian Academy of Sciences], 2017, no. 5, pp. 111-118. <https://doi.org/10.17076/eb498>
29. Croft H., Chen J.M. Leaf pigment content. Amsterdam: Elsevier Inc., 2017.
 30. IPCC Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, 2013, 1535 p.
 31. Kattge J. et al., TRY plant trait database–enhanced coverage and open access. *Glob. Change Biol.*, 2020, vol. 26, pp. 119-188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
 32. Lichtenthaler H. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, 1987. vol. 148, pp. 350-382. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
 33. Lichtenthaler H., Babani F., Navrátil M., Buschmann C. Chlorophyll fluorescence kinetics, photosynthetic activity, and pigment composition of blue-shade and half-shade leaves as compared to sun and shade leaves of different trees. *Photosynthesis Research*, 2013, vol. 117(1-3). <https://doi.org/10.1007/s11120-013-9834-1>
 34. Peel, M.C., Finlayson, B.L. and McMahon, T.A. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 2007, vol. 11(5), pp.1633-1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
 35. Randall S. Alberte, Peter R. McClure, J. Philip Thornber. Photosynthesis in Trees: Organization of Chlorophyll and Photosynthetic Unit Size in Isolated Gymnosperm Chloroplasts. *Plant Physiol.*, 1976, vol. 58(3), pp. 341-344. <https://doi.org/10.1104/pp.58.3.341>
 36. Singh, H., Verma, A., Krishnamoorthy, M., Shukla, A. Consequence of diverse nitrogen levels on leaf pigments in five rice genotypes under field emergent circumstance. *Int. J. Bio-Resour. Stress Manag.*, 2010, no. 1, pp. 189-193. <https://ojs.pphouse.org/index.php/IJBSM/article/view/89>
 37. Tang W., Guo H., Baskin C.C. et al. Effect of Light Intensity on Morphology, Photosynthesis and Carbon Metabolism of Alfalfa (*Medicago sativa*) Seedlings. *Plants (Basel)*, 2022, vol. 11, no. 13, 1688. <https://doi.org/10.3390/plants11131688>

ДАнные ОБ АВТОРЕ

Туманик Наталья Владимировна, аспирант, м.н.с. лаборатории физиологии и цитологии древесных растений

Институт леса Карельского научного центра Российской академии наук (ИЛ КарНЦ РАН)

*ул. Пушкинская, 11, г. Петрозаводск, 185910, Российская Федерация
tumanik@krc.karelia.ru*

DATA ABOUT THE AUTHOR

Natalia V. Tumanik, Postgraduate Student, Junior Research Associate of Laboratory of Physiology and Cytology of Woody Plants
*Forest Research Institute of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
11, Pushkinskaya Str., Petrozavodsk, 185910, Russian Federation
tumanik@krc.karelia.ru*

Поступила 08.11.2023

После рецензирования 28.11.2023

Принята 05.12.2023

Received 08.11.2023

Revised 28.11.2023

Accepted 05.12.2023