

Министерство России
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр Российской академии наук»
(КарНЦ РАН)

На правах рукописи

Туманик Наталья Владимировна

НАУЧНЫЙ ДОКЛАД
об основных результатах научно-квалификационной работы
(диссертации)
на тему: СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ
В УСЛОВИЯХ ЛЕСНОЙ РЕКУЛЬТИВАЦИИ

Подготовленной в соответствии с требованиями
Федерального государственного образовательного стандарта
высшего образования по направлению 06.06.01. Биологические науки
(уровень подготовки кадров высшей квалификации)

Научный руководитель:
заведующий лабораторией физиологии и
цитологии древесных растений
ИЛ КарНЦ РАН,
к.б.н. В.Б.Придача

СОДЕРЖАНИЕ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ	3
ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	6
ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	6
ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ	10
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	23
ВЫВОДЫ	25
СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ АВТОРОМ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ.....	25

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Адаптация фотосинтетического аппарата – ключевой процесс, обеспечивающий выживание растений в различных условиях окружающей среды (Цельникер, 1978; Горышина, 1989; Adams, Terashima, 2018). Несмотря на большую изученность мезоструктуры хвои *Pinus sylvestris* в естественных условиях (Эзау, 1980; Нестерович, 1986; Chaturvedi, 1998; Загирова, 1999; Еремин, Зеркаль, 2002; Зверева, 2014, 2021), аналогичные исследования у представителей рода *Pinus* в условиях посттехногенных биогеоценозов не так многочисленны (Егорова, Кулагин, 2006; Kuznetsova et al., 2010; Цандекова, Колмогорова, 2013; Лукина и др., 2022). Между тем искусственное лесовосстановление является одним из вариантов решения проблемы сокращения лесов и ускоренной рекультивации нарушенных земель (Лукина, Никонов, 1998; Соколов, 2016). В связи с этим исследования адаптивного потенциала древесных растений, произрастающих на рекультивируемых территориях, представляют особый интерес. На сегодняшний день существует много дискуссионных вопросов при оценке изменчивости структурно-функциональных характеристик растений, в частности бореальных видов древесных растений, в сукцессионных процессах и при адаптации растений к факторам среды (Cruiziat et al., 2002; Niinemets, 2010; Gratani, 2014; Reich et al., 2018; Poorter et al., 2019), а также в зависимости от их ценотического положения в древостое (Злобин, 1989; Габукова и др., 1991; Dobbertin, 2005), что требует более детального изучения.

Цель исследования – выявить структурные и функциональные особенности фотосинтетического аппарата сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), определяющие устойчивость и продуктивность вида в условиях лесной рекультивации (на примере Республики Карелия).

Задачи исследования:

1. Определить структурно-функциональные характеристики фотосинтетического аппарата *Pinus sylvestris* L. в естественных и посттехногенных биогеоценозах.
2. Оценить влияние фитосоциального статуса дерева на структурно-функциональные параметры хвои в культурах *Pinus sylvestris* L. на посттехногенных землях песчано-гравийного карьера.

3. Выявить функциональные связи показателей мезоструктуры листа с эколого-физиологическими характеристиками фотосинтетического аппарата *Pinus sylvestris* L.

Научная новизна исследования. Впервые на объектах лесной рекультивации выполнен комплексный анализ анатомо-морфологических признаков и эколого-физиологических показателей, параметров $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена и гидравлических характеристик фотосинтетического аппарата деревьев *Pinus sylvestris* L. Впервые в посттехногенных биогеоценозах проведена оценка влияния фитосоциального статуса дерева на комплекс анатомо-морфологических признаков и эколого-физиологических показателей, параметров $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена и гидравлических характеристик фотосинтетического аппарата деревьев *Pinus sylvestris* L. Впервые рассмотрено влияние комплекса абиотических факторов разных посттехногенных биогеоценозов на структурно-функциональные признаки клеток хлоренхимы хвои *P. sylvestris*, в частности на степень складчатости клеток и содержание пигментов, а также гидравлические характеристики ксилемы хвои. Результаты работы позволили оценить вклад внутривидовой изменчивости и влияния условий внешней среды на функциональные характеристики хвои деревьев *Pinus sylvestris* L. в посттехногенных биогеоценозах.

Теоретическая и практическая значимость. Оценка анатомо-морфологических и эколого-физиологических характеристик фотосинтетического аппарата (ФСА) древесных растений позволяет выявить механизмы адаптации ФСА *Pinus sylvestris* L. к условиям гетерогенной среды и потенциал конкурентоспособности деревьев разного фитосоциального статуса в пределах одного биогеоценоза. Понимание того, как меняющиеся условия внешней среды и фитосоциальный статус дерева влияют на структурно-функциональные характеристики, хвои *Pinus sylvestris* L., позволяет более полно изучить адаптационные механизмы на уровне вида. Исследуемый комплекс структурных и функциональных характеристик хвои может быть использован для мониторинга состояния деревьев *Pinus sylvestris* L. в посттехногенных биогеоценозах и создания новых методов улучшения качества и устойчивости лесных насаждений в таежной зоне.

Положения, выносимые на защиту.

1. Комплекс абиотических факторов в разных биогеоценозах оказывает влияние на структурно-функциональные признаки клеток хлоренхимы хвои *P. sylvestris*, в частности на степень складчатости клеток и содержание пигментов, а также толщину клеток покровных тканей и гидравлические характеристики ксилемы хвои.
2. Фитосоциальный статус деревьев *P. sylvestris* в пределах одного насаждения обусловлен внутривидовой изменчивостью анатомических признаков и гидравлических характеристик ксилемы хвои, шириной слоя покровных тканей, интенсивностью CO₂/H₂O-газообмена хвои, что в целом определяет биологическую продуктивность лидирующих, средних по древостою и отстающих в росте деревьев.

Личный вклад автора. Полевые исследования, в частности измерение таксационных показателей деревьев *Pinus sylvestris* и отбор растительного материала на всех экспериментальных участках проведены при личном участии автора. Автором лично проведена фиксация растительного материала, подобран метод окрашивания срезов, изготовлены более 1600 временных микропрепаратов поперечных и продольных срезов хвои, сделаны более 9000 микрофотографий, на которых были проведены измерения анатомических параметров хвои *Pinus sylvestris*. Автор принимала личное участие в камеральных исследованиях содержания фотосинтетических пигментов в хвое *Pinus sylvestris*. Автором были получены, обобщены и проанализированы результаты исследования.

Апробация работы. Основные результаты работы были представлены на XXVIV Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2022), XV Сибирском совещании и школе молодых ученых по климато-экологическому мониторингу (Томск, 17–20 октября 2023 г.), V Международной молодежной конференции «Перспективы развития и проблемы современной ботаники» (Новосибирск, 2024), XXXII Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2025).

Структура и объем работы. Научно-квалификационная работа изложена на 130 страницах, состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы (190 наименование), иллюстрирована 24 рисунками, содержит 19 таблиц.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю к.б.н. В.Б. Придача за помощь в организации исследования и подготовке рукописи, к.с.-х.н. А.Н. Пеккоеву и сотрудникам лаборатории физиологии и цитологии древесных растений Института леса КарНЦ РАН Д.Е. Семину, И.Н. Софроновой, Д.С. Ивановой и Л.И. Семеновой, а также А.И. Храпченко.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Проведен анализ литературных источников по теме научно-квалификационной работы. В первом разделе главы рассмотрены ареал, экология и внутривидовая систематика *Pinus sylvestris* L. (Правдин, 1964; Краснобаева, 2014; Кузьмина, Кузьмин, 2017; Михайлова и др., 2023). Во втором разделе главы представлены сведения о структурно-функциональных характеристиках листа *P. sylvestris* (Эзау, 1980; Нестерович, 1986; Кузьмин и др., 2012; Зверева, 2014, 2021). В третьем разделе главы проведен анализ экспериментальных работ о влиянии факторов среды на мезоструктуру и функциональные характеристики хвои *Pinus sylvestris*, в частности влиянии эдафических условий на содержание фотосинтетических пигментов в хвое (Тужилкина, 2012), воздействии длительной почвенной засухи (Кайбияйнен, 2003) на анатомо-морфологические признаки хвои. Четвертый раздел посвящён обзору исследований адаптационных механизмов фотосинтетического аппарата древесных растений к факторам внешней среды. Рассмотрено влияние температуры почвы и воздуха (Болондинский и др., 2020), доступности почвенной влаги (Молчанов, 2005; Оскорбина и др., 2010; Сазонова и др., 2017) и минеральных веществ (Кузнецов и др., 2005) на формирование ФСА, на примере видов *Pinus sylvestris* L., *Picea obovata* L., *Betula pubescens* Ehrh. и *Betula pendula* Roth. и *Quercus robur* L. В пятом разделе главы рассмотрены особенности роста древесных растений семейства *Pinaceae* разного фитосоциального статуса (Придача и др., 2011; Сазонова, Придача, 2020; Браславская, Ефименко, 2021).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объекты исследований. Исследование проводили в европейской части средней тайги (Республика Карелия, Кондопожский район, 62°06'07" с.ш., 33°58'12" в.д.) на территории отработанного песчано-гравийного карьера и в естественной

среде спелого сосняка брусничного в течении двух контрастных вегетационных сезонов 2021 г. (жаркий засушливый) и 2022 г. (теплый дождливый).

Объектом исследования послужили 30-летние лесные культуры сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), созданные при лесной рекультивации карьера по добыче песчано-гравийного материала весной 1991 г. посредством посадки семян сосны: 1) в песчаный техногенный грунт — пробные площади ПП 1 и ПП 2; 2) в улучшенный торфом субстрат — ПП 3. Запас древесины по учетам 2021 г. на трех модельных участках (размер каждого 25 x 40 м) ПП 1, ПП 2 и ПП 3 составил 12, 20 и 144 м³/га соответственно. Почвенный покров ПП 1 и ПП 2 представлен псаммоземом серогумусовым (SkeletalLeptosol), ПП 3 — реплантоземом серогумусовым (UmbricLeptosol) (Костина и др., 2022). Восстановление напочвенного покрова на ПП 1 и ПП 2 реализуется по типу сосняка лишайникового, на ПП 3 — сосняка черничного. Наблюдения в естественных условиях проводили на ПП 4 (30 x 40 м) в спелом 110-летнем сосняке брусничном (запас древесины 346 м³/га), существовавшем на данной территории до начала разработки карьера. Для исследования был выбран второй ярус древостоя, образованный 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). На посттехногенных участках без внесения торфа (ПП 1 и ПП 2) вследствие высокой дифференциации деревьев было выделено 3 группы деревьев *P. sylvestris* разного фитосоциального статуса: А — лидирующие деревья (высокой интенсивности роста), В — средние по древостою деревья (средней интенсивности роста), С — отстающие в росте деревья (низкой интенсивности роста). На ПП 1 средние значения высоты и диаметра ствола деревьев *P. sylvestris* в группах А, В и С составили 5.4, 3.5, 1.9 м и 8, 5.1, 2.4 см соответственно, на ПП 2 — 6.5, 4.6, 2.6 м и 7.9, 4.9, 2.2 см соответственно.

Методы анатомо-морфологических исследований. Отбор хвои первого и второго года жизни проводили в утренние часы из средней части кроны в пятикратной повторности для каждого дерева и для каждой группы (А, В, С) на всех экспериментальных участках в последнюю декаду июля 2021–2022 гг. Измерения длины хвоинок (мм) в полевых условиях проводили с помощью штангенциркуля. Поперечные, большие радиальные и парадермальные срезы хвои толщиной от 24 до

28 мкм изготавливали на замораживающем микротоме Frigomobil 1205 (Leica, Германия). Для окрашивания срезов использовали контрастные красители на водной основе – сафранин 0.5% и альциановый синий 1%. После окрашивания изготавливали временные препараты с глицерином (Барыкина и др., 2004). Микрофотографии срезов получали на световом микроскопе AxioImager A1 (Karl Zeiss, Германия) с помощью фотокамеры ADF PRO03 и программного обеспечения ADF Image Capture (ADF Optics, Китай). В целом было получено и проанализировано более 2400 изображений поперечных срезов, 2400 изображений радиальных срезов и 1600 микрофотографий парадермальных срезов хвои *P. sylvestris*. Изучены 53 структурных признаков хвои.

Методы эколого-физиологических исследований. Для определения содержания фотосинтетических пигментов и биогенных элементов отбор хвои *P. sylvestris* первого и второго года жизни проводили в последнюю декаду июля 2021–2022 гг. в утренние часы из средней части кроны в 3-кратной повторности для каждого дерева и в 5-кратной повторности для каждой группы (А, В, С) на всех экспериментальных участках. Для определения пигментов фиксацию хвои в полевых условиях и последующую их экстракцию в камеральных условиях 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 (Chl *a*, Chl *b*, мг/г сырой массы) и каротиноидов (Car, мг/г сырой массы) проводили согласно известным методикам (Lichtenthaler, 1987; Гавриленко, Жигалова, 2003). Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК, % от общего содержания хлорофиллов) рассчитывали, приняв, что практически весь Chl *b* находится в ССК фотосистемы II и соотношение Chl *a* / Chl *b* в нем равно 1.2 (Lichtenthaler, 1987). Данные по содержанию пигментов в работе представлены в пересчете мг/г сухой массы.

Определение содержания азота (N, %) выполняли с помощью элементного анализатора PE-2400 (Perkin Elmer, США); калия (K, %), кальция (Ca, %), магния (Mg, %) – методом атомно-абсорбционной и атомно-эмиссионной спектрофотометрии на атомно-абсорбционном спектрофотометре AA-7000 (Shimadzu, Япония); фосфора (P, %) – спектрофотометрическим методом с

молибденовой синью с помощью СФ-2000 (ОКБ-спектр, Россия). Аналитическая повторность трехкратная.

Измерения устьичной проводимости (g_s , моль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$), интенсивности фотосинтеза (A , $\mu\text{моль} \text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$) и транспирации (E , $\text{ммоль} \text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$) хвои *P. sylvestris* на рекультивируемых участках карьера и в естественных условиях сосняка брусничного проводили в июле 2021 и 2022 гг. в течение светового дня с 10 до 16 ч. на хвое отделенных побегов с помощью портативной фотосинтетической системы LI-6400XT (LI-COR Inc., США). Измерения показателей $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -газообмена хвои проводили сразу же после срезания побегов с дерева и размещения их в сосуд с водой. Наблюдения у всех растений проводили по единой методике в стандартной листовой камере с источником света LI-6400-02B LED (LI-COR Inc.) при освещенности $1600 \mu\text{моль} \text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$, концентрации CO_2 $400 \mu\text{моль} \text{моль}^{-1}$, температуре воздуха 23°C , относительной влажности воздуха в диапазоне 50–70% и интенсивности потока воздуха $400 \mu\text{моль} \text{с}^{-1}$. Измерения показателей проводили в 3-кратной повторности для каждого дерева и в 5-кратной повторности для каждой группы (А, В, С) на всех экспериментальных участках. Измерения величины предрассветного (Ψ_{max} , МПа) и полуденного (Ψ_{min} , МПа) водного потенциала проводили в предрассветные (3:00–5:00) и полуденные часы (13:00–15:00) в июле 2021 и 2022 гг. на отделенном охвоенном побеге с помощью камеры давления Plant Moisture Vessel SKPM 1400 (Skye Instruments Ltd., Великобритания) с точностью определения 0.01 МПа. Показатель определяли в 3-кратной повторности для каждого дерева и в 5-кратной повторности для каждой группы (А, В, С) на всех экспериментальных участках.

Теоретическую гидравлическую проводимость трахеид (K_{th_t} , кг м/с МПа) рассчитывали согласно закону Хагена-Пуазейля (Cruiziat. et al., 2002). Гидравлическую проводимость ксилемы (K_{s_xylem} , кг/м с МПа) рассчитывали из соотношений величины K_{th_n} к площади ксилемы (Gebauer et al., 2018). Регистрация микроклиматических условий проведена с помощью портативных регистраторов температуры и относительной влажности ТРВ-2 (Инженерные технологии, Россия), а также измерительных приборов системы LI-6400XT (LI-COR Inc., США). Влажность почвы регистрировали с помощью датчика объемной влажности почвы ECH2O EC-5 (Decagon Devices, Inc., США).

Статистическая обработка данных. Статистическую обработку данных проводили с использованием программных комплексов – Past 5 и Statistica 12 и статистического пакета анализа данных Microsoft Excel.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Структурно-функциональная характеристика и анализ функциональных связей показателей хвои деревьев *Pinus sylvestris* L. в естественных и посттехногенных биогеоценозах. Проведенное исследование показало хорошую согласованность отмеченных нами величин морфологических параметров хвои *Pinus sylvestris* L. с более ранними данными, полученными для данного вида в условиях Карелии и соседних регионов (Правдин, 1964; Кузьмин, 2004; Пахарькова и др., 2014). Короткая тонкая хвоя, значения длины, ширины и толщины которой не превышали 40, 1.5 и 1 мм соответственно, была характерна для деревьев всех исследуемых биогеоценозов. Несмотря на изменчивость величин отдельных параметров (длины, ширины или толщины) в разных биогеоценозах, общая площадь поверхности у молодой и зрелой хвои в большинстве случаев была схожа между всеми деревьями в естественных и посттехногенных биогеоценозах в оба года исследования, что указывает на консервативный характер формирования структуры, направленный на поддержание постоянства ассимиляционной поверхности в разных условиях среды. Данная особенность также была отмечена для устьичного аппарата хвои разного возраста. Так, при различии отдельных параметров устьиц (длина, ширина устьица и устьичной поры и др.) плотность устьиц на единицу поверхности была в основном схожа между всеми деревьями в естественных и посттехногенных биогеоценозах в оба года исследования.

Листья хвойных растений обладают ксероморфной структурой, что связано, прежде всего, с резкими изменениями температур в течение года и недостатком воды в зимнее время (Jankowski et al., 2017). При этом анатомическая структура, в частности выраженность ксероморфных черт, напрямую связана с условиями произрастания деревьев (Галдина, Хазова, 2020). Нами показано, что разные биогеоценозические условия оказали влияние на выраженность ксероморфных признаков в хвое *Pinus sylvestris*, что проявилось в увеличении ширины слоя эпидермы при уменьшении размеров клеток ассимиляционной ткани, водопроводящих элементов и значений удельной гидравлической проводимости

ксилемы на бедных посттехногенных участках карьера (ПП 1 и ПП 2), относительно более плодородных, в частности участка карьера с торфом (ПП 3) и естественного насаждения (ПП 4) (Рисунок 1).

Доля вклада ассимиляционной ткани в общую площадь поперечного сечения показала однонаправленные изменения в хвое обоих лет жизни в разных биогеоценотических условиях. Так, более высокая доля вклада хлоренхимы в общую площадь сечения получена для деревьев более плодородных участков (ПП 3 и ПП 4) – 48–50% относительно бедных посттехногенных участков карьера (ПП 1 и ПП 2) – 45–48%. Важно отметить, что несмотря на то, что все экспериментальные участки находятся в одном климатическом районе с одинаковым уровнем солнечной радиации, поступающей к земной поверхности при малооблачной погоде в полуденные часы, древостои на ПП 1 и ПП 2 с низкой сомкнутостью крон (0.3–0.4) имеют большее световое довольствие по сравнению с таковыми на ПП 3 и ПП 4 с сомкнутостью крон 1.0–1.1. В этой связи отмеченные различия доли вклада ассимиляционной ткани в общую площадь среза можно объяснить влиянием разного уровня светового довольствия и плодородия почв биогеоценозов.

Структурные признаки клеток хлоренхимы также отличались между деревьями бедных посттехногенных участков карьера (ПП 1 и ПП 2) и более плодородных участков карьера (ПП 3) и естественного насаждения (ПП 4) (Рисунок 2). Частота встречаемости рассечённых клеток мезофилла в продольном сечении хвои со стороны гиподермы и эндодермы в молодой и зрелой хвое была более высокой (на 9–10%) на более плодородных участках карьера (ПП 3) и сосняка брусничного (ПП 4) относительно таковой в хвое деревьев двух бедных участков карьера в оба года исследования. Глубина рассеченности клеток по отношению к их длине в большинстве случаев была значимо больше (на 1.4–2.9%) в молодой и зрелой хвое деревьев более плодородных участков (ПП 3 и ПП 4) относительно таковой у деревьев, произрастающих на бедных посттехногенных участках карьера (ПП 1 и ПП 2) в оба года исследования.

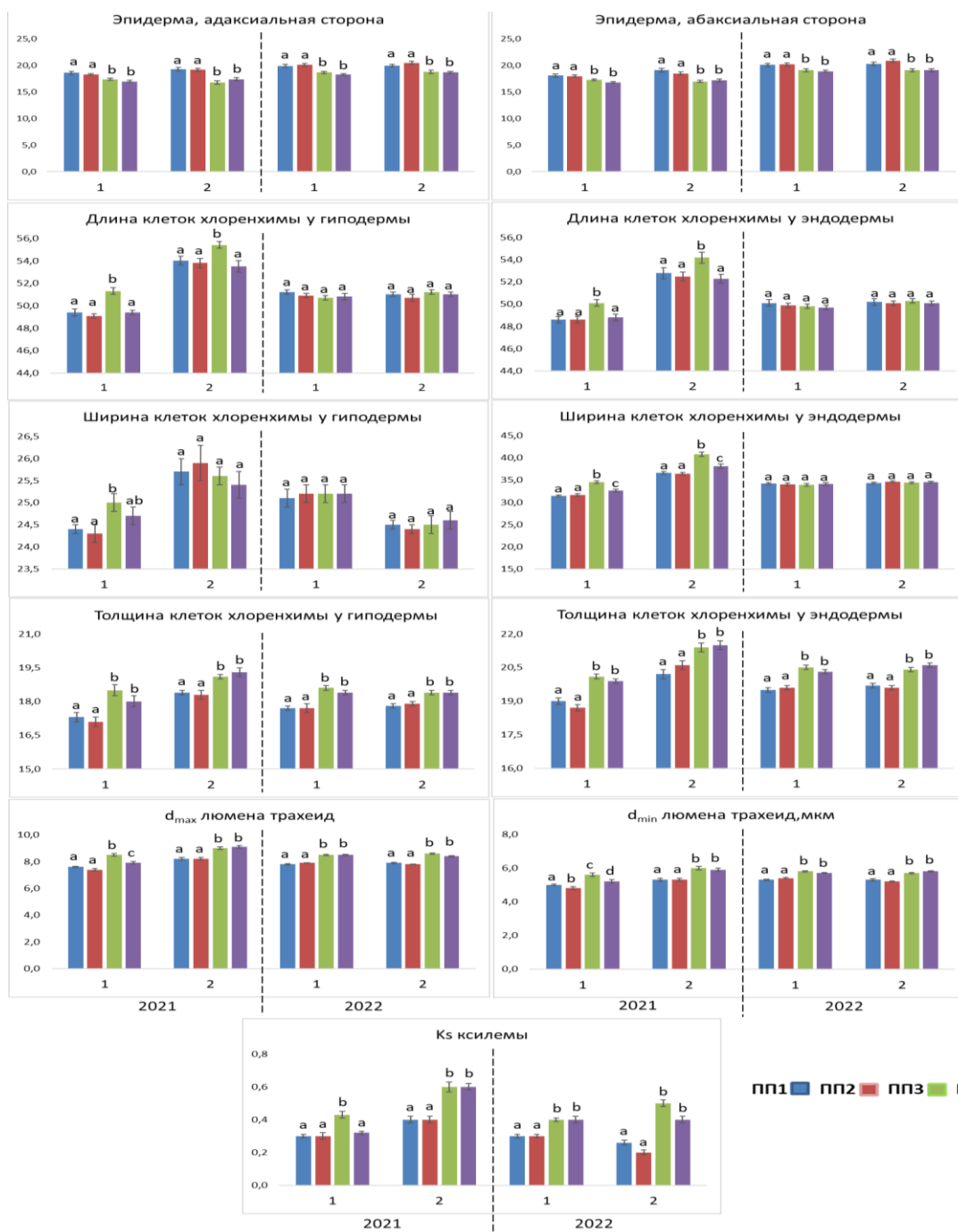


Рисунок 1. Ширина слоя клеток эпидермы (мкм), длина, ширина и толщина клеток хлоренхимы (мкм), большой и малый диаметр люмена трахеид ксилемы (мкм), удельная гидравлическая проводимость ксилемы (K_s , кг/м с МПа) хвои первого и второго года жизни у деревьев *P. sylvestris* рекультивируемых участков карьера (ПП 1, ПП 2, ПП 3) и естественного насаждения (ПП4) в июле 2021–2022 гг. Разные строчные буквы (a, b) указывают на значимые различия ($p < 0.05$) при сравнении хвои одного года жизни у деревьев разных экспериментальных участков. Цифрами обозначен возраст хвои: 1 – хвоя первого года, 2 – хвоя второго года жизни.

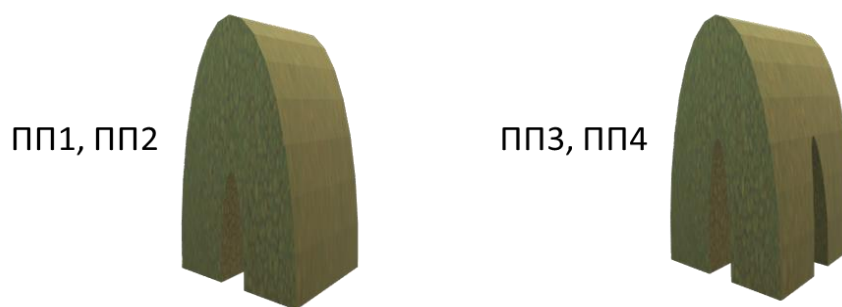


Рисунок 2. Проекция складчатых клеток хлоренхимы хвои первого и второго года жизни у деревьев *P. sylvestris* рекультивируемых участков карьера (ПП 1, ПП 2, ПП 3) и естественного насаждения (ПП4) в июле 2021–2022 гг.

Можно предположить, что деревья на рекультивируемом участке карьера с торфом (ПП 3) и в сосняке брусничном (ПП 4), произрастающие в условиях относительно меньшей доступности света и, напротив, относительно большей доступности минеральных веществ по сравнению с таковыми на бедных посттехногенных участках карьера (ПП 1 и ПП 2), имели достаточно ресурсов для увеличения ассимиляционной поверхности. Полученные данные о структуре клеток хорошо согласуются с результатами по пигментному составу, поскольку складчатость клеток хлоренхимы обеспечивает увеличение площади ассимиляционной поверхности (Зверева, 2014) и сопряжена с большим содержанием зеленых пигментов.

Сопоставление содержания хлорофиллов и каротиноидов (мг/г сухой массы) в молодой и зрелой хвое в разных биогеоценотических условиях выявило в большинстве случаев большее накопление фотосинтетических пигментов в хвое деревьев, произрастающих на более плодородных участках (ПП 3 и ПП 4) относительно бедных рекультивированных участков (ПП 1 и ПП 2) в оба года исследования, увеличение значений которых составило для Chl a, Chl b и Chl (a+b) 1.3–1.5, 1.6–2.1, 1.4–1.6 раз соответственно (Рисунок 3). В молодой хвое в 2021 г. наибольшие значения ССК (на 33%) и, напротив, наименьшие соотношения Chl a / Chl b (на 28%) были отмечены у деревьев, произрастающих на удобренном участке карьера (ПП 3) относительно таковых на бедных посттехногенных участках (ПП 1 и ПП 2). В 2022 г. в хвое первого года жизни значения рассматриваемых показателей были схожи у деревьев всех экспериментальных участков. В зрелой хвое в оба года исследования наблюдалось увеличение значений ССК (на 23–48%) и

уменьшение значений соотношения Chl a / Chl b (24–48%) на более плодородных участках относительно бедных посттехногенных участков карьера (ПП 1 и ПП 2). В оба года исследования отмечалась стабильность показателя Chl (a + b) / Car в молодой и зрелой хвое.

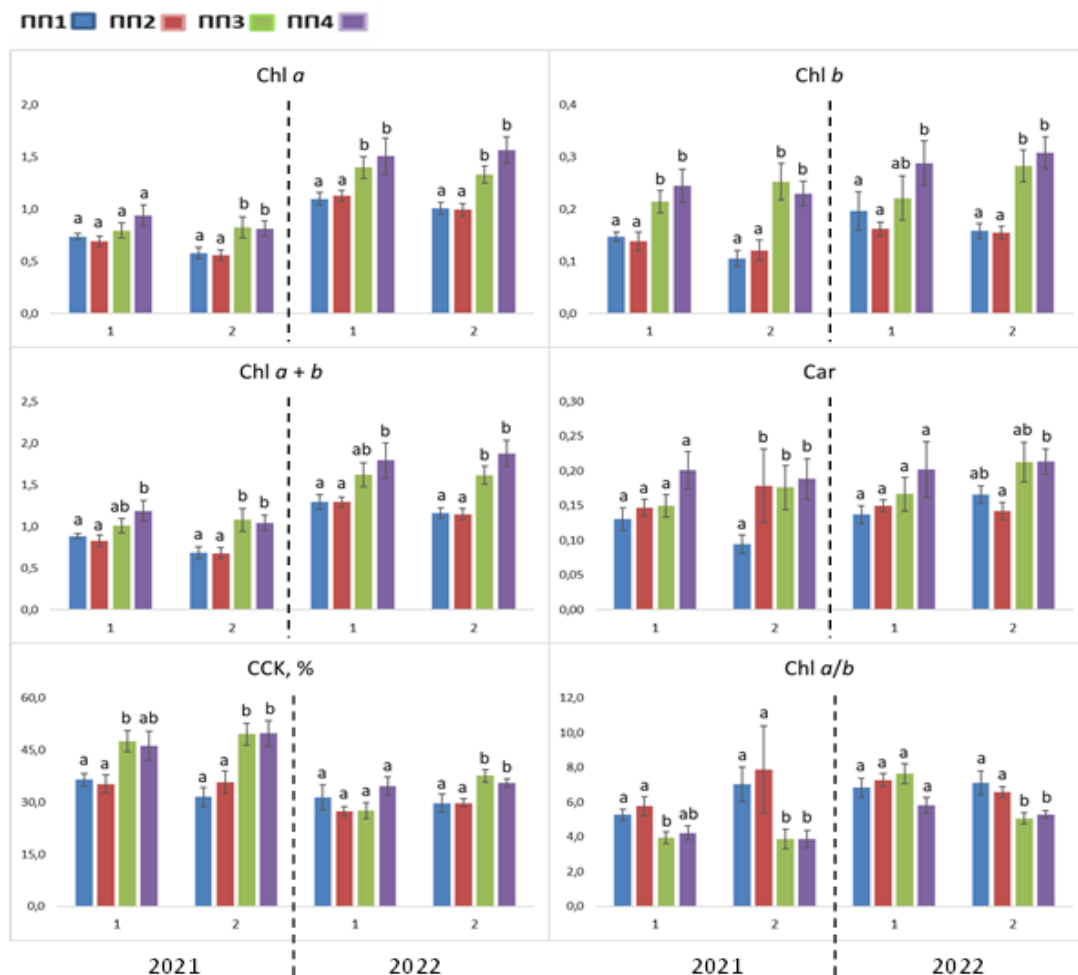


Рисунок 3. Содержание Chl a, Chl b, Chl (a + b), Car, отношение Chl a / Chl b и ССК в хвое разного возраста у деревьев *P. sylvestris* рекультивируемых участков карьера (ПП 1, ПП 2, ПП 3) и естественного насаждения (ПП 4) в июле 2021–2022 гг. Разные строчные буквы (a, b) указывают на значимые различия ($p < 0.05$) при сравнении хвои одного года жизни у деревьев разных экспериментальных участков. Цифрами обозначен возраст хвои: 1 – хвоя первого года, 2 – хвоя второго года жизни.

Для зрелой хвои в оба года исследования нами отмечено большее содержание азота у деревьев на удобренном участке карьера (ПП 3) и в условиях сосняка брусничного (ПП 4) относительно двух бедных участков карьера. Этот факт хорошо согласуется с результатами факторного анализа, который выявил связь ССК и отношения зеленых пигментов (Chl a / Chl b) с содержанием азота в зрелой хвое.

Данный факт можно объяснить потребностью растений в азоте для синтеза пигмента хлорофилла, а также тем, что недостаток макроэлемента приводит к снижению содержания пигментов в листьях (Singh et al., 2010). Содержание азота в хвое *P. sylvestris* на посттехногенных землях находится в соответствии с обеспеченностью этим макроэлементом почв разных экспериментальных участков (Придача и др., 2024), что хорошо согласуется с известными данными о влиянии условий произрастания, в частности плодородия почв, на потребление биогенных веществ древесными растениями (Казимиров и др., 1977; Новицкая и др., 1985; Сазонова и др., 2011). Проведенное на наших экспериментальных участках исследование (Придача и др., 2024) показало более высокое накопление общего азота в корнеобитаемом слое реплантоземов на ПП 3 по сравнению с псаммоземами (ПП 1 и ПП 2), что обусловлено положительным действием внесенного при рекультивации торфяного субстрата, а также доминированием сосудистых растений в составе напочвенного покрова (Костина и др., 2022), поскольку последние более активно стимулируют накопление гумуса и азота в почве в отличие от мхов и лишайников (Махонина, 2003). Сходная в большинстве случаев направленность межгодовой динамики показателей пигментной системы молодой и зрелой хвои *P. sylvestris* на разных экспериментальных участках свидетельствует о генетической детерминированности биосинтеза фотосинтетических пигментов (Иванов, 2013; Дымова, Головкин, 2019; Бендер, Горошкевич, 2020), а также объясняет отмеченную нами стабилизацию отношения $\text{Chl } (a + b) / \text{Кар}$ в контрастных условиях внешней среды.

Противоположные результаты были получены для ССК и отношения зеленых пигментов $\text{Chl } a / b$ (Рисунок 3). Это обусловлено тем, что в отличие от $\text{Chl } a$, входящего в состав коровых комплексов фотосистем (ФС I и ФС II), $\text{Chl } b$ локализован в ССК фотосистем (ССК I и ССК II), и в первую очередь необходим в условиях недостатка света (Golovko et al., 2014; Тютерева, 2017; Simkin et al., 2022) или в условиях высокого варьирования освещенности под пологом леса, в связи с этим с повышением общего содержания хлорофилла b , происходит повышение ССК и снижение $\text{Chl } a / b$. Отмеченная динамика показателя $\text{Chl } a / b$ может отражать различия в условиях освещенности крон деревьев (Цельникер и др. 1993; Gratani, 2014; Poorter et al., 2019), обусловленные разной полнотой и, соответственно,

сомкнутостью полога древостоев на разных экспериментальных участках. В этом случае высокие значения отношения $\text{Chl } a / b$ в хвое *P. sylvestris* на ПП 1 и ПП 2, очевидно, отражают адаптивные изменения пигментного комплекса к условиям более высокой освещенности, способствующие увеличению эффективности использования световой энергии и фотосинтетического потенциала (Esteban et al., 2015; Simkin et al., 2022).

Накопление $\text{Chl } a$ и $(\text{Chl } a + b)$ в июле 2022 г. относительно предыдущего 2021 г. было больше в 1.5–1.8 и 1.5–1.6 раза в молодой хвое и в 1.6–1.9 и 1.5–1.8 раза в зрелой хвое *P. sylvestris* на всех экспериментальных участках. Уменьшение содержания $\text{Chl } a$ и $(\text{Chl } a + b)$ в молодой и зрелой хвое *P. sylvestris* на всех экспериментальных участках в условиях вегетационного периода 2021 г. относительно 2022 г. обусловлено аномальной жарой и засухой. Среди возможных причин снижения количества хлорофиллов при засухе отмечают дезорганизацию пигмент-белковых комплексов тилакоидных мембран и повреждения хлоропластов избытком активных форм кислорода (Golovko et al., 2014; Khorobrykh et al., 2020; Song et al., 2021; Li, Kim, 2022). Важно отметить, что содержание пигментов зависит от оводненности тканей растения. При недостаточной влагообеспеченности происходит ингибирование биосинтеза хлорофилла и его распад (Golovko et al., 2014; Суворова и др., 2011; Major, Mosseler, 2021; Ghazghazi et al., 2022). Согласно данным о влиянии влагообеспеченности песчаных почв на параметры водообмена *P. sylvestris* (Сазонова, Придача, 2015; Сазонова и др., 2019), отмеченный за двухлетний период диапазон величин $\Psi_{\max}$ (–0.66...–0.77 МПа) и $\Psi_{\min}$ (–1.72...–1.43 МПа) свидетельствует о высоком водном дефиците растений в условиях невысокой обеспеченности песчаной почвы влагой на всех экспериментальных участках. При этом уровень дневного водного дефицита был наибольшим ($\Psi_{\min}$ –1.72 МПа) в засушливый период 2021 г. по сравнению с 2022 г. ($\Psi_{\min}$ –1.43 МПа). Этот факт, вероятно, способствовал запуску адаптивных механизмов, связанных со структурно-функциональными перестройками, в частности, снижением $\text{Chl } a$ и $(\text{Chl } a + b)$ в молодой и зрелой хвое в июле 2021 г.

Общие размеры клеток хлоренхимы молодой хвои, интенсивный рост которой пришелся на жаркий, засушливый вегетационный период 2021 г., имели меньшие размеры на 3–4 (длина), 3–4 (ширина) и 4% (толщина) для клеток у гиподермы и на

2–3, 4–8 и 2–4% соответственно для клеток у эндодермы относительно клеток хлоренхимы молодой хвои, сформированной в теплый влажный период лета 2022 г. При этом линейные размеры клеток (длина, ширина и толщина) зрелой хвои были больше в 2021 г. относительно таковых в 2022 г. на 5–8, 5, 2–5% соответственно у гиподермы и на 4–8, 5–19, 4–5% у эндодермы на всех ПП. Клетки ксилемы проводящих пучков молодой хвои, интенсивный рост которой пришелся на жаркий, засушливый вегетационный период 2021 г., имели меньшие размеры (на 3–6 и 4–10% для большого и малого диаметра люмена трахеид соответственно) относительно клеток ксилемы молодой хвои, сформированной в теплый влажный период лета 2022 г. При этом размеры трахеид ксилемы зрелой хвои 2021 года отбора были больше на 3–9% ($d_{\max}$) и на 3–4 ($d_{\min}$), относительно таковых в зрелой хвое 2022 года. Увеличение ксероморфных черт хвои, связанное с меньшими размерами клеток ассимиляционной ткани и водопроводящих элементов в молодой хвое, интенсивный рост которой пришелся на жаркий, засушливый вегетационный период 2021 г., относительно клеток молодой хвои, сформированной в теплый влажный период лета 2022 г., является адаптивной реакцией анатомических структур при недостаточной влагообеспеченности растения. Данный факт также подтверждается тем, что у хвои второго года жизни, сформированной в более благоприятный вегетационный период 2020 г., отмечены бóльшие размеры клеток относительно таковых у хвои 2022 г., формированию которой сопутствовали экстремальные гидротермические условия вегетационного периода 2021 г.

Важной особенностью хвойных является способность к смолообразованию. Выделяемые смолы имеют барьерную функцию и придают дополнительную механическую прочность хвое (Graciela Inés et al., 2014). Также смола содержит антиоксиданты, которые нейтрализуют свободные радикалы, защищая клеточные структуры хвои от окислительного стресса (Koutsaviti et al., 2021). Меньшее число смоляных каналов в большинстве случаев было отмечено у деревьев в условиях естественного насаждения (на 19–38%) относительно экспериментальных участков карьера как в молодой, так и зрелой хвое, что может быть связано с возрастными особенностями деревьев. При этом отмеченное в 2022 г. увеличение числа смоляных каналов в зрелой хвое деревьев *P. sylvestris*, произрастающих на бедных участках карьера (ПП 1 и ПП 2), относительно меньших (на 21%) и схожих значений

показателя у деревьев удобренного участка карьера (ПП 3) и сосняка брусничного (ПП 4), может указывать на адаптивную реакцию деревьев на стресс, вызванный совокупным влиянием низкого плодородия этих участков и экстремальных гидротермических условий года формирования хвои (2021 г.).

Структурно-функциональная характеристика и анализ функциональных связей показателей хвои деревьев *Pinus sylvestris* L. разного фитосоциального статуса в посттехногенных биогеоценозах. В работе отмечены изменения размеров хвои у деревьев разного фитосоциального статуса, различные для разных лет исследования. Так, несмотря на разнонаправленные изменения отдельных параметров (длины, ширины или толщины) в сухой и жаркий период вегетационного сезона 2021 г., общая площадь поверхности у молодой и зрелой хвои была схожа между всеми деревьями разного фитосоциального статуса на обоих экспериментальных участках карьера (ПП 1 и ПП 2), что указывает на разность адаптационных стратегий, направленных на поддержание общей площади ассимиляционной поверхности и максимизации фотосинтеза в условиях стресса у деревьев разной интенсивности роста. В более благоприятный вегетационный период 2022 г. лимитирующим фактором, влияющим на размеры хвои, были ростовые характеристики деревьев *P. sylvestris*. Так, во всех случаях общие размеры хвои (длина, ширина и толщина) были больше у деревьев высокой интенсивности роста относительно таковых у деревьев двух других групп. При этом различия значений площади поверхности хвои были отмечены только для зрелой хвои, что, по-видимому, связано также с возрастными особенностями хвои.

В молодой и зрелой хвое у деревьев разного фитосоциального статуса значения доли вклада хлоренхимы в общую площадь поперечного среза были в пределах 44–50% на техногенных участках карьера (ПП 1 и ПП 2), что характерно для деревьев вида *P. sylvestris* (Рисунок 4). Изменение значений доли вклада площади центрального цилиндра с обкладкой эндодермы у деревьев разного фитосоциального статуса было различным в разные годы исследования. В 2022 г. в большинстве случаев рассматриваемый параметр был больше в молодой и зрелой хвое у деревьев высокой интенсивности роста, относительно других групп на обоих ПП карьера, что связано с большим развитием проводящих тканей (ксилемы и флоэмы) хвои у деревьев этой группы. При этом в жаркий и засушливый период 2021

г. различия доли вклада площади центрального цилиндра с обкладкой эндодермы у деревьев разного фитосоциального статуса были менее выражены, а в хвое второго года жизни на ПП 1 наблюдалось увеличение отмеченного показателя у отстающих в росте деревьев и средних по древостою, относительно такового у лидирующих деревьев. Результаты исследования, полученные в 2021 г., вероятно, могут быть связаны с большим развитием механической ткани – склеренхимы и увеличением ширины слоя клеток эндодермы у деревьев средней и низкой интенсивности роста, что является адаптивной реакцией, направленной на повышение устойчивости растения в ответ на стресс (Fedorchak, 2024), вызванный водным дефицитом.

В молодой формирующейся хвое доля вклада ксилемы в общую площадь проводящего пучка выше у хвои первого года жизни, относительно таковой у хвои второго года жизни. Так, было отмечено, что в хвое второго года жизни содержание флоэмы составляло более 50% от площади проводящего пучка, в то время как в хвое первого года жизни менее 50%. В свою очередь увеличение доли вклада флоэмы в общую площадь проводящего пучка при сокращении доли вклада ксилемы свидетельствует об адаптивных реакциях растения (Барахтенова, 1991; Шаяхметова, Егорова, 2016). В работе подобные случаи были описаны в условиях ПП 1 для молодой хвои деревьев средней и низкой интенсивности роста в 2021 г. и низкой интенсивности роста в 2022 г., что указывает на влияние фитосоциального статуса. Отмеченное нами увеличение доли вклада флоэмы на фоне уменьшения доли вклада ксилемы в общую площадь проводящего пучка в молодой хвое было более выражено в жарких засушливых условиях вегетационного периода 2021 г., что, вероятно, можно объяснить повышенным спросом на фотоассимиляты от акцепторных органов, в частности корней, для ростовой деятельности в условиях ограниченной доступности почвенной влаги.

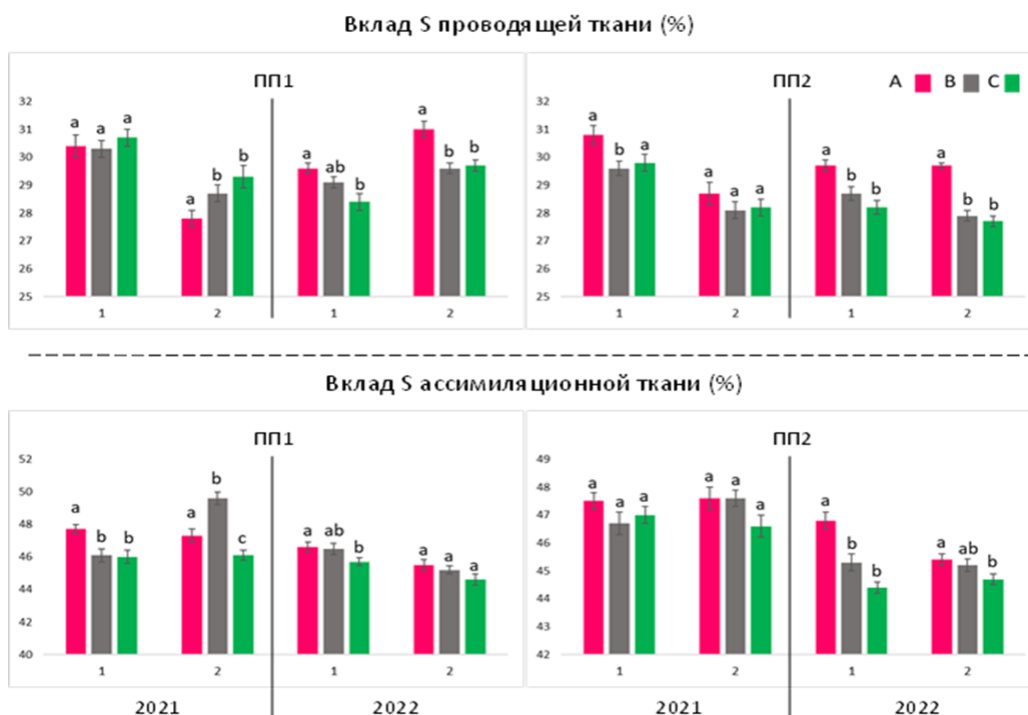


Рисунок 4. Вклад проводящей и ассимиляционной ткани (%) относительно площади поперечного среза хвои разного возраста у деревьев *P. sylvestris* разного фитосоциального статуса (А, В, С) на рекультивируемых участках карьера (ПП 1 и ПП 2) в июле 2021–2022 гг. Разные строчные буквы (a, b) указывают на значимые различия ($p < 0.05$) при сравнении хвои одного года жизни у групп деревьев разного статуса. Цифрами обозначен возраст хвои: 1 – хвоя первого года, 2 – хвоя второго года жизни.

В июле 2021 г., по сравнению с аналогичным периодом 2022 г., в молодой и зрелой хвое деревьев разного фитосоциального статуса отмечена более низкая доля азота и, напротив, более высокая доля вклада фосфора и калия в соотношении N:P:K. Так, на ПП 1 в 2021 г. в хвое текущего года и однолетней хвое доля N в соотношении N:P:K составила 48–53 и 59–61%, тогда как доля P – 8–9 и 6–7%, доля K – 39–43 и 31–34% соответственно. При этом в 2022 г. в молодой и зрелой хвое доли макроэлементов в соотношении N:P:K составили, соответственно, 58–63 и 65–69% (N), 7–8 и 5–7% (P), 29–34 и 25–30% (K). Для деревьев на ПП 2 отмечена схожая межгодовая изменчивость долей макроэлементов в соотношении N:P:K. Так, в 2021 г. в молодой и зрелой хвое доли N, P и K составили 50–53% (56–59%), 8–9% (7–8%) и 39–41% (34–36%) соответственно. В 2022 г. в хвое первого и второго года жизни доли макроэлементов в соотношении N:P:K составили, соответственно, 56–61 и 66–67% (N), 6–7 и 5–6% (P), 33–37 и 28% (K). Калий регулирует работу устьиц, снижая

интенсивность транспирации (Munson, Steven, 1985; Rawat et al, 2022), а фосфор участвует в биосинтезе нуклеотидов, АТФ и коферментов (Габукова, 1989; Odoom, Ofosu, 2024). Их увеличение в период жаркого и засушливого лета 2021 г. является адаптивной реакцией в ответ на водный дефицит. В свою очередь уменьшение доли вклада азота связано с тем, что в экстремальных условиях жары и засухи замедляется деятельность почвенных микроорганизмов, которые переводят почвенный азот в доступную для растений форму (Fikri, Mehdi et al, 2021).

Структурно-функциональные характеристики хвои напрямую связаны с ростовыми особенностями деревьев *P. sylvestris*. Так, в большинстве случаев в молодой и зрелой хвое отмечалось увеличение слоя клеток эпидермы, при уменьшении диаметра и количества водопроводящих элементов и удельной проводимости ксилемы с понижением фитосоциального статуса деревьев на обоих экспериментальных участках карьера (ПП 1 и ПП 2) (Рисунок 5). Интересен тот факт, что деревья с низкой интенсивностью роста, несмотря на произрастание в условиях одного биогеоценоза с деревьями двух других групп, демонстрируют изменение структурно-функциональных характеристик как адаптивную реакцию на ограниченную доступность жизненно важных ресурсов. Так, известно, что в условиях одного биогеоценоза фитосоциальный статус дерева определяется доступностью жизненно важных ресурсов (Цветков, 2004). В условиях невысокой обеспеченности песчаной почвы влагой и элементами минерального питания, решающим фактором, определяющим фитосоциальный статус *Pinus sylvestris* L. в сосновых древостоях, является корневая конкуренция (Робакидзе, Бобкова, 2022). По-видимому, фактором, лимитирующим запуск адаптационных механизмов, является относительно меньшее поглощение воды и минеральных веществ корнем отстающих в росте деревьев по сравнению с лидирующими деревьями вследствие корневой конкуренции. При этом нами не отмечено четкой закономерности, связанной с уменьшением азота с понижением положения дерева в древостое, что, в свою очередь, объясняется тем, что изменение содержания элементов минерального питания в почве может не сказываться на состоянии биохимического состава хвои в течение длительного времени (Чернышенко, Васильев., 2019), поскольку древесные растения, наряду с травянистыми видами, обладают способностью избирательно

поглощать элементы минерального питания (Сазонова, Придача, 2002; Придача и др., 2012).



Рисунок 5. Ширина слоя клеток эпидермы, большой и малый диаметр люмена трахеид ксилемы, число клеток ксилемы, удельная гидравлическая проводимость ксилемы (K_s , кг/м с МПа) хвои первого и второго года жизни у деревьев *P. sylvestris* разного фитосоциального статуса (А, В, С) рекультивируемых участков карьера (ПП 1 и ПП 2) в июле 2021–2022 гг. Разные строчные буквы (a, b) указывают на значимые различия ($p < 0.05$) при сравнении хвои одного года жизни у групп деревьев разного статуса. Цифрами обозначен возраст хвои: 1 – хвоя первого года, 2 – хвоя второго года жизни.

Неравноценность доступности почвенной влаги и минеральных веществ может увеличиваться в условиях жары и засухи, что, в свою очередь, сказывается на плотности устьиц. Данный факт, обусловлен тем, что устьица регулируют процесс транспирации, а интенсивность этого процесса зависит, в частности, от плотности устьиц (Кузьмин и др., 2012). Так, в условиях жаркого и засушливого лета 2021 г. плотность устьиц в молодой и зрелой хвое в большинстве случаев была больше на 23–77% у деревьев высокой интенсивности роста относительно двух других групп на обоих экспериментальных участках карьера (ПП 1 и ПП 2). При этом в условиях теплого и дождливого лета 2022 г. значения показателя были схожи между всеми группами деревьев.

Влияние фитосоциального статуса на основные показатели пигментного состава (Chl *a*, Chl (*a* + *b*) и Car) было отмечено только для хвои первого года жизни на ПП 1 и ПП 2, что объясняется возрастными особенностями хвои. Сопоставление содержания Chl *a*, Chl (*a* + *b*) и Car в молодой хвое у деревьев разного фитосоциального статуса на посттехногенных экспериментальных участках (ПП 1 и ПП 2) выявило в большинстве случаев меньшее накопление фотосинтетических пигментов в хвое деревьев низкой интенсивности роста относительно деревьев высокой интенсивности роста в 1.4, 1.4, 1.6 (ПП 1) и в 1.7, 1.6, 1.4–1.8 (ПП 2) соответственно. Исключительный случай схожего содержания Chl *a* и Chl (*a* + *b*) в молодой хвое у деревьев разного фитосоциального статуса на ПП 2 в 2021 г. хорошо согласуется со значениями доли вклада ассимиляционной ткани в общую площадь среза. Так, доля вклада хлоренхимы в общую площадь среза у молодой хвои на ПП 2 в 2021 г. была схожа у деревьев разного фитосоциального статуса (Рисунок 4).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенная работа направлена на выявление структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата *Pinus sylvestris* L., определяющих устойчивость и продуктивность вида в условиях лесной рекультивации (на примере Республики Карелия). В ходе работы были определены структурно-функциональные характеристики фотосинтетического аппарата (ФСА) *P. sylvestris* в естественных и посттехногенных биогеоценозах, оценено влияние фитосоциального статуса дерева на структурно-функциональные параметры хвои в культурах *P. sylvestris* на посттехногенных землях песчано-гравийного карьера, а

также выявлены функциональные связи показателей мезоструктуры листа с эколого-физиологическими характеристиками фотосинтетического аппарата *P. sylvestris*.

Комплексный анализ анатомо-морфологических признаков и эколого-физиологических показателей позволил подробно оценить структурно-функциональные особенности ФСА деревьев *P. sylvestris*, произрастающих в естественных и посттехногенных биогеоценозах, отличающихся разным способом рекультивации и биологической продуктивностью насаждений, а также деревьев разного фитосоциального статуса в пределах одного биогеоценоза. Сделаны выводы о структурно-функциональных особенностях хвои первого и второго года жизни деревьев *P. sylvestris*, связанных с различными условиями биогеоценозов, а также с интенсивностью роста деревьев в условиях одного биогеоценоза. Отмечено влияние контрастных условий вегетационных сезонов 2021 г. (жаркого и засушливого) и 2022 г. (теплого и дождливого) на формирование ФСА хвои разного возраста у деревьев *P. sylvestris*. Исследования показали, что хвоя деревьев, произрастающих в условиях менее плодородных экспериментальных участков карьера, имела более выраженные признаки ксероморфности относительно деревьев более плодородных экспериментальных участков. Следует отметить, что структурно-функциональные различия у деревьев разных биогеоценозов имели в большинстве случаев схожий характер изменчивости как для хвои первого, так и второго года жизни. В условиях одного биогеоценоза ростовые особенности деревьев *P. sylvestris* определяли структурно-функциональные характеристики хвои, в частности диаметр и количество водопроводящих элементов, удельную проводимость ксилемы, а также ширину слоя клеток эпидермы. Различия данных показателей у деревьев разного фитосоциального статуса имели схожий характер для молодой и зрелой хвои.

Рассмотренный в работе комплекс структурных и функциональных характеристик хвои может быть использован для мониторинга состояния деревьев *P. sylvestris* в посттехногенных биогеоценозах и создания новых методов улучшения качества и устойчивости лесных насаждений в таежной зоне.

ВЫВОДЫ

1. Для разновозрастной хвои деревьев *P. sylvestris*, произрастающих в условиях бедных посттехногенных почв карьера характерны более выраженные черты ксероморфности, проявляющиеся в увеличении ширины слоя эпидермы при уменьшении размеров клеток ассимиляционной ткани, водопроводящих элементов и значений удельной гидравлической проводимости ксилемы относительно удобренного торфом участка карьера и естественных условий сосняка брусничного.

2. Разная доступность ресурсов (свет и почвенное питание) в посттехногенных и естественных биогеоценозах оказывает влияние на структурно-функциональные признаки клеток хлоренхимы хвои *P. sylvestris*, в частности на степень складчатости клеток и содержание пигментов.

3. Адаптационные стратегии *P. sylvestris* направлены на поддержание постоянства ассимиляционной поверхности в разных условиях среды, что выражено в сохранении общей площади поверхности у молодой и зрелой хвои при разнонаправленных изменениях отдельных морфологических параметров (длины, ширины или толщины).

4. В условиях одного биогеоценоза структурно-функциональные характеристики, в частности диаметр и количество водопроводящих элементов, удельная проводимость ксилемы, а также ширина слоя клеток эпидермы хвои, напрямую связаны с ростовыми особенностями деревьев *P. sylvestris*.

5. В условиях рекультивируемого участка карьера с низким плодородием у деревьев *P. sylvestris* низкой интенсивности роста в молодой хвое происходит увеличение доли вклада флоэмы в общую площадь проводящего пучка при сокращении доли вклада ксилемы.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ АВТОРОМ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

По материалам исследования опубликовано 8 работ, из них 3 статьи в журналах из перечня ВАК (*Scopus*, *РИНЦ (WS)*):

1. Туманик Н.В., Семин Д.Е., Придача В.Б. Влияние фитоценологических условий на формирование пигментного комплекса хвои сосны обыкновенной в условиях Южной Карелии // Материалы IV Всероссийской (XIX) молодежной

научной школы-конференции «Молодежь и наука на Севере» (Сыктывкар, 21–25 марта 2022 г.). С. 203–204. (РИНЦ)

2. Pridacha V.B., **Tumanik N.V.**, Semin D.E., Sazonova T.A. Shading effects needle xylem traits and leaf gas exchange parameters in Scots pine // Environ. Sci. Proc. 2022. Vol. 22(1):39. DOI: 10.3390/IECF2022-13122 (*Google Scholar*)

3. Pridacha V.B., Tarelkina T.V., Neronova Ya.A., **Tumanik N.V.** Significance of coordination between stem xylem traits and leaf gas exchange parameters during adaptation formation in some boreal species of Karelia // Botanicheskii Zhurnal. 2023. Vol. 108. № 7. P. 690–708. DOI: 10.31857/S000681362306008X. (*Scopus*, РИНЦ (WS))

4. Придача В.Б., Семин Д.Е., **Туманик Н.В.**, Сазонова Т.А. Древесные растения европейского севера в условиях меняющейся природной среды // XV Сибирское совещание и школа молодых ученых по климато-экологическому мониторингу: Материалы Всерос. конференции с междун. участием (Томск, 17–20 октября 2023 г.). Томск, 2023. С. 174–176. (РИНЦ)

5. **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. (*Scopus*, РИНЦ (WS))

6. Придача В.Б., **Туманик Н.В.**, Семин Д.Е. Влияние абиотических факторов на содержание азота, пигментный комплекс и параметры водного обмена хвои *Pinus sylvestris* (Pinaceae) на посттехногенных землях // Растительные ресурсы. 2024. Т. 60. № 3. С. 62–78. (РИНЦ (WS))

7. **Туманик Н.В.**, Придача В.Б. Влияние условий произрастания на структурно-функциональные характеристики хвои *Pinus sylvestris* L. // Материалы V Международной молодежной конференции «Перспективы развития и проблемы современной ботаники» (Новосибирск, 18–20 сентября 2024 г.). Новосибирск: Академиздат, 2024. С. 37–39. (РИНЦ)

8. **Туманик Н.В.**, Придача В.Б. Оценка структуры хлоренхимы и пигментного состава хвои *Pinus sylvestris* L. на объектах лесной рекультивации // Материалы XXXII Всероссийской молодежной научной конференции «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 17–21 марта 2025 г.). В печати.