

## ВЛИЯНИЕ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА СОДЕРЖАНИЕ АЗОТА, ПИГМЕНТНЫЙ КОМПЛЕКС И ПАРАМЕТРЫ ВОДНОГО ОБМЕНА ХВОИ *PINUS SYLVESTRIS* (PINACEAE) НА ПОСТТЕХНОГЕННЫХ ЗЕМЛЯХ

© 2024 г. В. Б. Придача<sup>1, \*</sup>, Н. В. Туманик<sup>1</sup>, Д. Е. Семин<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт леса ФИЦ “Карельский научный центр Российской академии наук”, г. Петрозаводск, Россия

\*e-mail: pridacha@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 25.12.2023 г.

После доработки 19.04.2024 г.

Принята к публикации 22.04.2024 г.

Приведены результаты исследования содержания азота, показателей пигментного комплекса хвои 1-го и 2-го года жизни и параметров водного обмена в 30-летних культурах *Pinus sylvestris* L. на посттехногенных землях песчано-гравийного карьера и в естественных условиях среднетаежного сосняка брусничного (Республика Карелия). При рекультивации территории проводилась посадка однолетних сеянцев *P. sylvestris* в песчаный техногенный грунт (пробные площади ПП 1 и ПП 2) и улучшенный торфом субстрат (ПП 3). Наблюдения проводили в течение двух контрастных вегетационных сезонов 2021 г. (жаркий засушливый) и 2022 г. (теплый дождливый). Выявлено влияние фитоценологических условий и климатических факторов на исследуемые показатели. В ряду рекультивируемых участков более высокое содержание хлорофиллов и каротиноидов отмечено в хвое деревьев на улучшенном торфом техногенном субстрате (ПП 3). Низкое плодородие посттехногенных участков ПП 1 и ПП 2 относительно естественных условий произрастания в сосняке брусничном (ПП 4) определяет более низкое содержание азота, зеленых и желтых пигментов в молодой и зрелой хвое, и, напротив, более высокую долю Хл *a* для отношения Хл *a*/Хл *b*. Более высокое отношение Хл *a*/Хл *b* в хвое деревьев низкополотных насаждений на ПП 1 и ПП 2 по сравнению с высокополотными насаждениями на ПП 3 и ПП 4 отражает адаптивную перестройку пигментной системы к локальным условиям освещения. Показано негативное влияние высокого водного дефицита хвои на формирование пигментного комплекса в жарких засушливых условиях вегетационного периода 2021 г. Полученные данные свидетельствуют о схожих адаптивных механизмах пигментной системы молодой и зрелой хвои *P. sylvestris* при изменении условий внешней среды и могут быть использованы для мониторинга состояния и прогноза продуктивности экосистем на нарушенных землях.

**Ключевые слова:** *Pinus sylvestris*, хлорофиллы, каротиноиды, содержание азота, водный потенциал, засуха, лесная рекультивация, Южная Карелия

DOI: 10.31857/S0033994624030042, EDN: PTYMRD

Леса, как важнейший компонент наземных экосистем, играют ключевую роль в сохранении биоразнообразия, защите почвы и водных ресурсов, а также в смягчении климатических изменений [1] посредством активного поглощения растениями CO<sub>2</sub> из атмосферы в процессе фотосинтеза, аккумуляции углерода в наземной и подземной фитомассе и почве, поступления H<sub>2</sub>O в атмосферу в результате эвапотранспирации, влияния на радиационный, тепловой и водный режим земной

поверхности и приземного слоя воздуха. В связи с усиливающимся техногенным давлением на природные экосистемы особое значение придается восстановлению антропогенно преобразованных биогеоценозов [2, 3]. В условиях Европейского Севера, в частности на территории Республики Карелия, карьеры по добыче песка и гравия являются одной из часто встречаемых форм техногенного ландшафта [4], поэтому рекультивация земель является важным направлением экономической

деятельности в регионе [5]. Формирование растительного покрова с помощью искусственного лесовосстановления является одним из вариантов решения проблемы сокращения лесов и ускоренной рекультивации нарушенных земель [6, 7]. Исследование различных аспектов жизнедеятельности растений в ходе посттехногенной сукцессии представляет особый интерес для оценки эффективности методов восстановления лесов на нарушенных землях и разработки мер экологически ориентированного природопользования.

Пигментная система является информативным показателем функционального состояния растений при их адаптации к различным природным факторам [8, 9]. К числу наиболее важных экологических факторов, влияющих на формирование пигментной системы растений, относят освещенность, температуру воздуха, обеспеченность почвы влагой и питательными веществами [8–11]. Отмечают высокую изменчивость содержания зеленых и желтых пигментов и их соотношений, которая позволяет растениям адаптироваться к условиям как высокой, так и низкой освещенности [12–14]. Снижение содержания фотосинтетических пигментов в жарких засушливых условиях связывают с водным дефицитом у растения, который оказывает депрессивное воздействие на биосинтез пигментов [15–17]. Для древесных растений, в частности хвойных — сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), показано, что хвоя деревьев, произрастающих в лесных фитоценозах на бедных почвах, отличается более низким накоплением зеленых пигментов, чем на более плодородных почвах [18, 19]. Снижение содержания фотосинтетических пигментов в хвое *P. sylvestris* и *P. obovata* в фитоценозах, сформированных на переувлажненных болотно-подзолистых почвах [18, 19], связывают с влиянием анаэробного стресса, в частности корневой гипоксией [20]. У хвойных деревьев в сосняках и ельниках, произрастающих на автоморфных и полугидроморфных типах почв, отмечают прямую зависимость содержания хлорофиллов в хвое от температуры корнеобитаемого слоя почвы и воздуха [19–21]. Также показана изменчивость ультраструктуры клеток мезофилла, содержания и соотношения зеленых и желтых пигментов в хвое *P. sylvestris* в сезонной динамике [21–23]. Вместе с тем, у хвойных видов древесных растений с многолетней хвоей, в частности *P. sylvestris*,

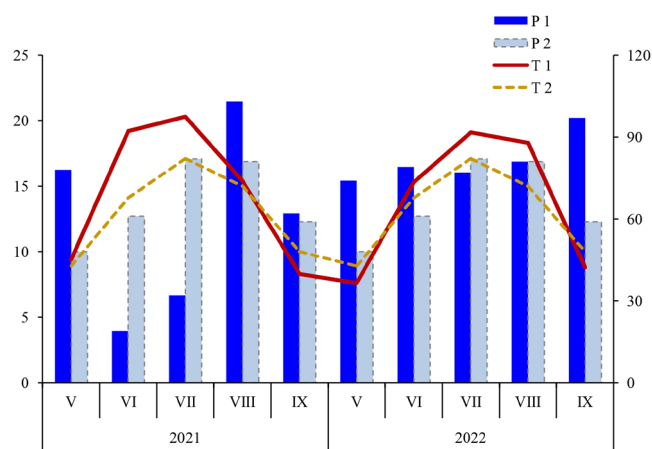
отмечают тесную взаимосвязь этапов онтогенеза хвои и содержания в ней биогенных элементов и пигментов [24–29].

Несмотря на относительно большую изученность структурно-функциональных характеристик *Pinus sylvestris* среди хвойных растений в естественных условиях произрастания [20–22, 30–35], исследования фотосинтетических пигментов у представителей рода *Pinus* в условиях рекультивации пока немногочисленны [36, 37]. Вместе с тем широкий ареал *P. sylvestris* на территории Евразии в областях, контрастных по климатическим и лесорастительным условиям, свидетельствует о невысокой требовательности ее к почвенному плодородию и низкой чувствительности к засухам [38–40], что делает этот вид хорошим объектом для рекультивации нарушенных земель и лесовосстановления [41, 42].

Цель работы — оценка влияния абиотических факторов на содержание азота, пигментный комплекс и параметры водного обмена культур *P. sylvestris* на территории песчано-гравийного карьера в условиях Южной Карелии.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили в европейской части средней тайги (Южная Карелия, 62.101917° N, 33.969944° E) в июле 2021 и 2022 г. Климат региона субарктического типа [43], среднегодовая температура воздуха за 30-летний период (1991–2020 гг.) составляет +3.6°C [44], 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. Количество осадков в течение года значительно — 550–750 мм, с максимумом в период с мая по октябрь (350–400 мм) [44]. Согласно данным метеонаблюдений станции Кондопога (<https://gr5.ru>), расположенной в 20 км от экспериментальных участков, летние месяцы (июнь, июль) 2021 г. (рис. 1) характеризовались аномальной жарой ( $3.2^{\circ}\text{C} < \Delta T_{\text{мес.}} < 5.1^{\circ}\text{C}$ ) и сухой (31–39% нормы осадков). Теплый в целом сезон 2022 г. ( $0.7^{\circ}\text{C} < \Delta T_{\text{сез.}} < 0.8^{\circ}\text{C}$ ) отличался избытком осадков (128% нормы) относительно предыдущего года (82% нормы). Полуденные значения интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР) на открытом месте в июле 2021 и 2022 гг. варьировали от 1700 до 1900 мкмоль м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>. Влажность почвы (слой 0–5 см) в районе исследу-



**Рис. 1.** Изменчивость температуры воздуха (Т) и количества атмосферных осадков (Р) в период с мая (V) по сентябрь (IX) 2021 и 2022 гг. по фактическим среднемесячным (1) и среднедолголетним среднемесячным данным за период 1991–2020 гг. (2) для Карелии. По горизонтали – месяц и год исследования; по вертикали – температура воздуха, °С (основная ось), атмосферные осадки, мм (вспомогательная ось).

**Fig. 1.** Variability of air temperature (Т) and precipitation (Р) from May (V) to September (IX) 2021 and 2022 based on true monthly mean (1) and monthly average long-term values over the 1991–2020 period (2) for Karelia. X-axis – month and year of the study; y-axis – air temperature, °С (main axis), precipitation, mm (auxiliary axis).

дования в июле 2022 г. отличалась более высокими значениями (3.6 об.%) по сравнению с 2021 г. (2.9 об.%).

Работа выполнена на территории обработанного песчано-гравийного карьера (ПГК) и в естественной среде 110-летнего сосняка брусничного. Объектом исследования послужили 30-летние культуры *Pinus sylvestris*, созданные в ходе лесной рекультивации ПГК, которую провели в мае 1991 г. на предварительно выровненном участке (2 га) посредством посадки однолетних семян *P. sylvestris* в техногенный грунт [45]. Тогда же на участке площадью 0.5 га однолетние сеянцы *P. sylvestris* высаживали в песчаный техногенный грунт, на поверхность которого предварительно вносили торфяной субстрат.

Наблюдения проводили спустя 30 лет на трех пробных площадях (ПП), размером 25 × 40 м, с разными вариантами рекультивации: 1) посадка сосны в песчано-гравийный минеральный грунт – ПП 1 и ПП 2; 2) в улучшенный торфом субстрат – ПП 3. Почвенный покров ПП 1 и ПП 2 представлен псаммоземом серогумусовым (Skeletal Leptosol), ПП 3 – реплантоземом серогумусовым (Umbric Leptosol) [46]. Почвы всех трех

ПП находятся на начальных стадиях почвообразования и имеют укороченный маломощный профиль (30–35 см), для которого отмечена слабая дифференциация на генетические горизонты. Почвы ПП 1 и ПП 2 характеризуются высокой кислотностью ( $pH_{KCl}$  – 4.5–5.2), низким содержанием азота и углерода, максимальное количество которых отмечено в верхних подстилочном и подподстилочном горизонтах (N – 0.01–0.04%, C – 0.4–0.7%). Верхние горизонты почв ПП 3 отличаются более высокой кислотностью ( $pH_{KCl}$  – 4) и большим содержанием биогенных элементов (N – 0.04–0.34%, C – 0.8–8.3%). Восстановление напочвенного покрова на ПП 1 и ПП 2 реализуется по типу сосняка лишайникового, на ПП 3 – сосняка черничного. 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 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup> соответственно [45]. Средние значения высоты и диаметра ствола модельных деревьев на ПП 1, ПП 2 и ПП 3 составляли 3.1, 4.2 и 10.5 м, 3.8, 4.5 и 10.1 см, соответственно.

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 составе спелого древостоя доминирует *P. sylvestris* с участием *Betula pendula* Roth и *Picea abies* L. (9С1Б+Е). Древостой IV класса бонитета, имеет относительную полноту 1.0 и запас древесины 346 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>. Сформирован на подбуре оподзоленном (Entic Podzol) [46]. Почвы ненарушенного лесного участка характеризуются типичным для альфегумусовых почв профилем, сильной кислотностью ( $pH_{KCl}$  – 3.7–4.2), невысоким содержанием азота и углерода, распределение которых по профилю носит регрессивно-аккумулятивный характер – максимальные значения приходятся на подстилку (N – 0.78%, C – 38.3%), с глубиной их содержание резко падает (N – 0.03–0.16%, C – 0.9–8%). Деревья *P. sylvestris* первого яруса имеют средние значения высоты и диаметра ствола – 19.8 м и 18.8 см соответственно. Для измерений использовали модельные деревья *P. sylvestris* более молодого поколения (70 лет), произрастающие во втором ярусе древостоя, средняя высота и диаметр которых не превышали 10.5 м и 10.3 см соответственно. Более детально характеристики растительного и почвенного покрова всех ПП были представлены ранее [45, 46].

Для определения содержания азота и фотосинтетических пигментов отбор молодой (1-го года жизни) и зрелой 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 (Perkin Elmer, США). Аналитическая повторность трехкратная. Для количественного определения фотосинтетических пигментов использовали спектрофотометрический метод, основанный на регистрации спектров поглощения пигментов в вытяжке [47, 48]. Экстракцию пигментов проводили 80%-ным 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 [47]. Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК, % от общего содержания хлорофиллов) рассчитывали, приняв, что практически весь Хл *b* находится в ССК фотосистемы 2 (ФС II) и соотношение Хл *a*/Хл *b* в нем равно 1.2 [47].

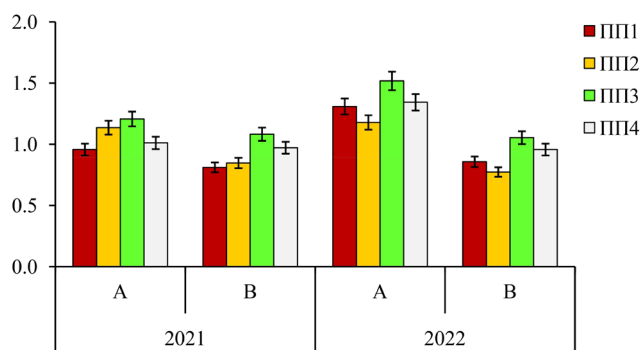
Измерения предрассветного ( $\Psi_{\max}$ , МПа) и полуденного ( $\Psi_{\min}$ , МПа) водного потенциала проводили в утренние (3:00–5:00) и дневные часы (13:00–15:00) в июле 2021 и 2022 гг. на отделенном охвоенном побеге с помощью камеры давления Plant Moisture Vessel SKPM 1400 (Skye Instruments Ltd., United Kingdom). Интенсивность ФАР определяли с помощью измерительной системы LI-6400XT (LI-COR Inc., США). Влажность почвы регистрировали с помощью датчика объемной влажности почвы ECH2O EC-5 (Decagon Devices, Inc., США).

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 ИССЛЕДОВАНИЙ

Сравнительный анализ влияния контрастных погодных условий летних месяцев за двухлетний период (рис. 1) и фитоценологических условий разных экспериментальных участков на показатели пигментного комплекса и содержания N в молодой и зрелой хвое *P. sylvestris* выявил значимое влияние обоих факторов на исследуемые параметры (табл. 1). Исключение составило отношение Хл (*a+b*)/Кар в молодой и зрелой хвое, которое не зависело от внешних условий. Содержание Хл *b* и Кар в молодой хвое, а также содержание N в зрелой хвое отличались стабильностью в оба года исследований. При этом заметное влияние на величину предрассветного ( $\Psi_{\max}$ ) и полуденного ( $\Psi_{\min}$ ) водного потенциала охвоенного побега оказали погодные условия разных лет исследования.

Важно отметить, что в оба года исследований наиболее высокое содержание N в молодой и зрелой хвое культур *P. sylvestris* отмечено в условиях рекультивации на удобренном торфяным субстратом участке ПП 3 (рис. 2). Оно в 1.1–1.3 раза превышало соответствующие величины в хвое деревьев на бедных посттехногенных участках ПП 1 и ПП 2 и в природных условиях на ПП 4. При этом на всех экспериментальных участках более высокие значения содержания макроэлемента отмечены для молодой хвои и относительно зрелой, как в 2021 г. (1.1–1.3 раза), так и в 2022 г. (1.4–1.5 раз).



**Рис. 2.** Содержание азота в хвое 1-го (А) и 2-го года жизни (В) у *Pinus sylvestris* на посттехногенных землях (ПП 1, ПП 2, ПП 3) и в естественных условиях сосняка брусничного (ПП 4) в июле 2021 и 2022 гг. По горизонтали — год исследования; по вертикали — содержание элемента, % сухой массы.

**Fig. 2.** Nitrogen content in current-year (A) and 1-year-old (B) needles of *Pinus sylvestris* on post-technogenic lands (SP 1, SP 2, SP 3) and in natural lingonberry pine forest (SP 4) in July 2021 and 2022. X-axis — year of the study; y-axis — element content, % dry weight.

**Таблица 1.** Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния условий фитоценоза (ПП 1, ПП 2, ПП 3, ПП 4) и года исследований (2021 и 2022 гг.) на пигментный комплекс и показатели водного обмена хвои 1-го (над чертой) и 2-го года жизни (под чертой) *Pinus sylvestris*

**Table 1.** Results of two-way ANOVA for the effect of phytocenosis conditions (SP 1, SP 2, SP 3, SP 4) and the year of study (2021, 2022) on pigment complex and water metabolism indicators of current-year (above the line) and 1-year-old (below the line) needles in *Pinus sylvestris*

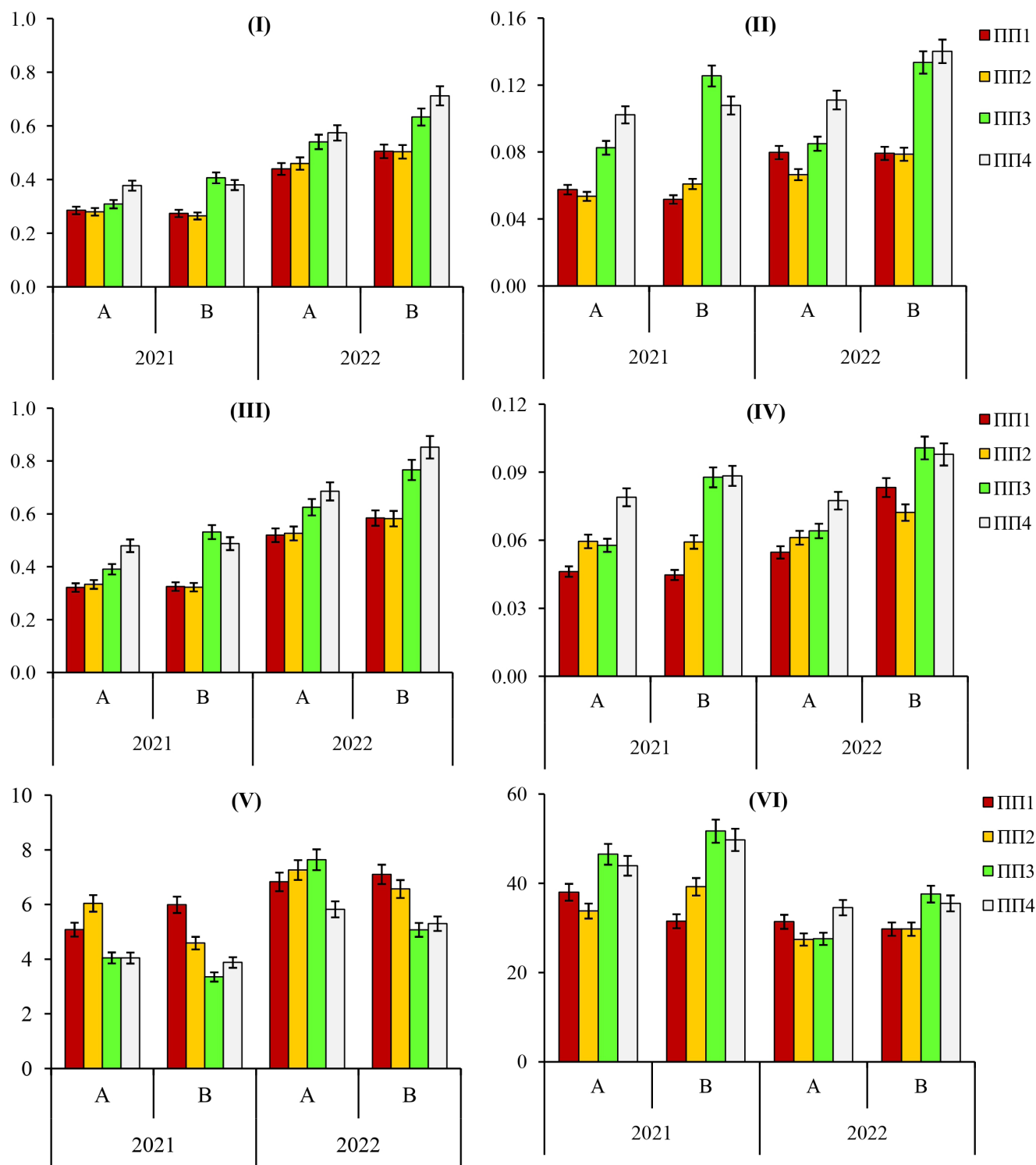
Показатель Parameter	Фактор Factors		Взаимодействие факторов Interaction of factors	
	фитоценоз phytocenosis	год исследования year of study	фитоценоз phytocenosis	год исследования year of study
Хл <i>a</i> Chl <i>a</i>	8 <sup>1**</sup> 14 <sup>***</sup>	33 <sup>***</sup> 42 <sup>***</sup>	 	 
Хл <i>b</i> Chl <i>b</i>	14 <sup>***</sup> 35 <sup>***</sup>	2 <sup>ns</sup> 5 <sup>**</sup>	 	 
Хл ( <i>a+b</i> ) Chl ( <i>a+b</i> )	10 <sup>***</sup> 18 <sup>***</sup>	26 <sup>***</sup> 34 <sup>***</sup>	 	 
Хл <i>a</i> /Хл <i>b</i> Chl <i>a</i> /Chl <i>b</i>	8 <sup>**</sup> 22 <sup>***</sup>	23 <sup>***</sup> 16 <sup>***</sup>	 	 
ССК LHC	6 <sup>*</sup> 23 <sup>***</sup>	16 <sup>***</sup> 17 <sup>***</sup>	 	 
Кар Car	9 <sup>*</sup> 12 <sup>***</sup>	1 <sup>ns</sup> 5 <sup>**</sup>	 	 
Хл ( <i>a+b</i> )/Кар Chl ( <i>a+b</i> )/Car	4 <sup>ns</sup> 2 <sup>ns</sup>	6 <sup>*</sup> 2 <sup>ns</sup>	 	 
N	15 <sup>*</sup> 45 <sup>***</sup>	31 <sup>***</sup> 0.4 <sup>ns</sup>	 	 
<i>max</i>	8 <sup>ns</sup>	19 <sup>***</sup>		2 <sup>ns</sup>
<i>min</i>	3 <sup>ns</sup>	19 <sup>***</sup>		1 <sup>ns</sup>

Примечание. <sup>1</sup>Доля объясненной дисперсии ( $SS_x/SS_{\text{общ}} \times 100, \%$ ) и уровень значимости (\*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$ ; ns – не достоверно,  $p > 0.05$ ). 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;  $\Psi_{\text{max}}$  – предраусветный водный потенциал охвоенного побега;  $\Psi_{\text{min}}$  – полуденный водный потенциал охвоенного побега.

Note. <sup>1</sup>Proportion of explained variance ( $SS_x/SS_{\text{total}} \times 100, \%$ ) and significance level (\*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$ ; ns – not significant,  $p > 0.05$ ). Chl *a* – chlorophyll *a* content; Chl *b* – chlorophyll *b* content; Chl (*a+b*) – sum of green pigments; Chl *a*/Chl *b* – ratio of chlorophyll *a* to chlorophyll *b*; LHC – light-harvesting complex; Car – carotenoids; Chl (*a+b*)/Car – ratio of the sum of green pigments to carotenoids; N – nitrogen content;  $\Psi_{\text{max}}$  – predawn water potential of shoot;  $\Psi_{\text{min}}$  – midday water potential of shoot.

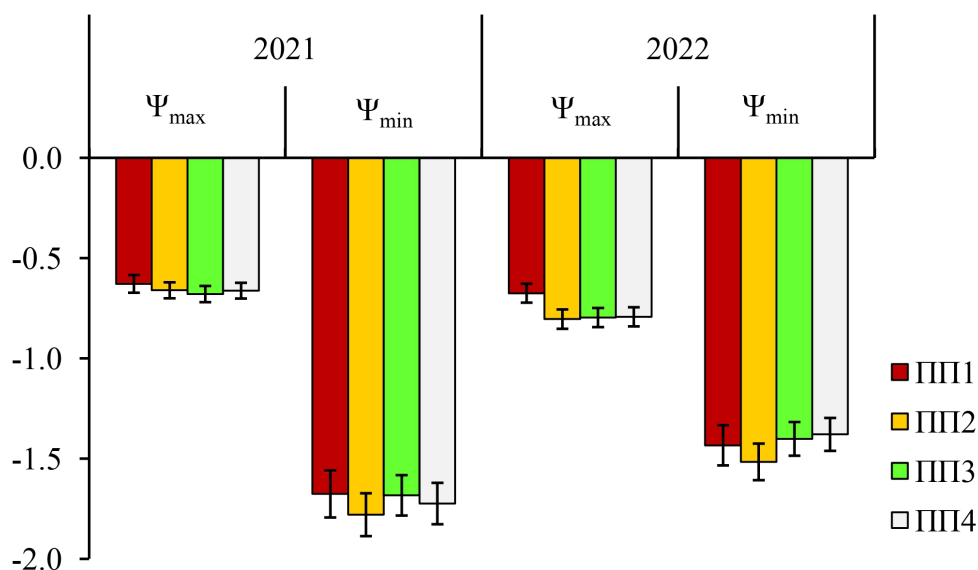
\*Сопоставление содержания хлорофиллов и каротиноидов в молодой и зрелой хвое *P. sylvestris* в разных фитоценологических условиях (рис. 3) выявило в большинстве случаев большее накопление фотосинтетических пигментов на более плодородных почвах ПП 3 и ПП 4 по сравнению с бедными почвами рекультивированных участков ПП 1 и ПП 2. На первых двух участках содержание Хл *a*, Хл *b*,

Хл (*a+b*) и Кар было соответственно в 1.2–1.5, 1.3–2, 1.3–1.6 и 1.2–1.7 раза выше. При этом в жаркий засушливый период 2021 г. отмечено практически одинаковое накопление зеленых и желтых пигментов в молодой и зрелой хвое. Исключение составил удобренный участок ПП 3, где содержание Хл *a*, Хл *b*, Хл (*a+b*) и Кар в зрелой хвое превышало в 1.3–1.5 раза соответствующие величины в молодой хвое. В теплый дождливый



**Рис. 3.** Содержание Хл *a* (I), Хл *b* (II), Хл (*a+b*) (III), Кар (IV), отношение Хл *a*/Хл *b* (V) и ССК (VI) в хвое 1-го (A) и 2-го года жизни (B) у *Pinus sylvestris* на посттехногенных землях (ПП 1, ПП 2, ПП 3) и в естественных условиях сосняка брусничного (ПП 4) в июле 2021 и 2022 г. По горизонтали – год исследования; по вертикали – содержание пигмента, мг/г сырой массы, ССК, %.

**Fig. 3.** The content of Chl *a* (I), Chl *b* (II), Chl (*a+b*) (III), Car (IV), Chl *a*/Chl *b* ratio (V) and LHC (VI) in current-year (A) and 1-year-old (B) needles of *Pinus sylvestris* on post-technogenic lands (SP 1, SP 2, SP 3) and in natural lingonberry pine forest (SP 4) in July 2021 and 2022. X-axis – year of the study; y-axis – pigment content, mg/g wet weight, LHC, %.



**Рис. 4.** Величины предрассветного ( $\Psi_{max}$ ) и полуденного ( $\Psi_{min}$ ) водного потенциала охвоенного побега *Pinus sylvestris* на посттехногенных землях (ПП 1, ПП 2, ПП 3) и в естественных условиях сосняка брусничного (ПП 4) в июле 2021 и 2022 г. По горизонтали – год исследования; по вертикали – водный потенциал, МПа.

**Fig. 4.** Predawn ( $\Psi_{max}$ ) and midday ( $\Psi_{min}$ ) water potential of shoot in *Pinus sylvestris* on post-technogenic lands (SP 1, SP 2, SP 3) and in natural lingonberry pine forest (SP 4) in July 2021 and 2022. X-axis – year of the study; y-axis – water potential, MPa.

период 2022 г. на всех экспериментальных участках отмечены достоверно более высокие значения содержания Хл *a*, Хл *b*, Хл (*a+b*) и Кар в зрелой хвое (1.1–1.6 раз) относительно молодой хвои. Важно отметить значительное увеличение накопления Хл *a* (1.5–1.9 раз) и Хл (*a+b*) (1.4–1.8 раз) в молодой и зрелой хвое *P. sylvestris* в июле 2022 г. относительно предыдущего периода на всех экспериментальных участках.

Сравнительный анализ отношения Хл *a*/Хл *b* в зрелой хвое за двухлетний период выявил его более высокие значения (в 1.4–1.6 раза) на удобренных субстратах (ПП 1 и ПП 2) по сравнению с таковыми на удобренном участке ПП 3 и сосняком брусничным на ПП 4. Для молодой хвои схожая закономерность отмечена только для засушливого периода 2021 г., тогда как в дождливый период 2022 г. исследуемый показатель на экспериментальных участках достоверно не различался. При этом как в условиях рекультивации, так и в естественных условиях произрастания отмечено заметное увеличение величины Хл *a*/Хл *b* в молодой и зрелой хвое *P. sylvestris* в 2022 г. относительно 2021 г. (соответственно в 1.3–1.9 и 1.4–1.5 раза).

Значения показателя ССК в зрелой хвое деревьев *P. sylvestris* на удобренном участке карьера (ПП 3) и

в естественных условиях произрастания на ПП 4 оба года исследования были в 1.3–1.6 раза выше по сравнению с таковыми на бедных посттехногенных участках ПП 1 и ПП 2. Для молодой хвои схожая закономерность отмечена только для июля 2021 г. (34–38% на ПП 1 и ПП 2 относительно 44–47% на ПП 3 и ПП 4), в 2022 г. заметных различий выявлено не было. При этом, в отличие от других показателей пигментного комплекса, величина ССК в молодой и зрелой хвое *P. sylvestris* в июле 2022 г. уменьшилась в 1.3–1.4 раза относительно предыдущего вегетационного периода 2021 г., и составил для всех экспериментальных площадей 27–35 и 30–38% соответственно. В целом, для молодой и зрелой хвои за двухлетний период на разных экспериментальных участках получен схожий диапазон ССК.

Сопоставление предрассветных ( $\Psi_{max}$ ) и полуденных ( $\Psi_{min}$ ) величин водных потенциалов охвоенных побегов *P. sylvestris* за двухлетний период выявило их сходство на разных экспериментальных участках (рис. 4) и существенные межгодовые различия. Так, в засушливый вегетационный период 2021 г. отмечены в 1.2 раза более высокие (менее отрицательные) значения  $\Psi_{max}$  на фоне более низких (в 1.2 раза) значений  $\Psi_{min}$  охвоенных побегов *P. sylvestris* на всех ПП относительно более дождливого вегетационного периода 2022 г.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Содержание азота в хвое *P. sylvestris* на пост-техногенных землях (рис. 2) находится в соответствии с обеспеченностью этим макроэлементом почв разных экспериментальных участков. Этот факт согласуется с данными о влиянии условий произрастания, в частности плодородия почв, на потребление биогенных веществ древесными растениями [21, 30, 34]. Отмеченное нами [46] более высокое накопление общего азота в корнеобитаемом слое реплантоземов на ПП 3 по сравнению с псаммоземами (ПП 1 и ПП 2) обусловлено положительным действием внесенного при рекультивации торфяного субстрата, а также доминированием сосудистых растений в составе напочвенного покрова [45], поскольку последние более активно стимулируют накопление гумуса и азота в почве в отличие от мхов и лишайников [49]. Вместе с тем низкое плодородие псаммоземов ПП 1 и ПП 2 является причиной меньшего содержания азота, зеленых и желтых пигментов в молодой и зрелой хвое деревьев *P. sylvestris* по сравнению с содержанием этих элементов на более плодородных участках ПП 3 и ПП 4.

Наличие более высокого содержания азота (% сухой массы) на фоне меньшего содержания хлорофиллов и каротиноидов (мг/г сырой массы) в молодой хвое в сравнении с более зрелой можно объяснить более высоким содержанием воды в хвое текущего года на всех экспериментальных участках. Так, в оба года исследований содержание воды в молодой хвое было в 1.3–1.5 раза выше (1.36–1.61 г воды г<sup>-1</sup> сухой массы), чем в зрелой хвое (0.97–1.18 г воды г<sup>-1</sup> сухой массы), что посредством «эффекта разбавления» приводит к уменьшению содержания пигментов на единицу произведенной сырой массы хвои текущего года относительно такового в зрелой хвое 2-го года жизни.

Сходная в большинстве случаев направленность межгодовой динамики показателей пигментной системы молодой и зрелой хвои *P. sylvestris* на разных экспериментальных участках (рис. 3) свидетельствует о генетической детерминированности биосинтеза фотосинтетических пигментов [50–52], а также объясняет отмеченную нами стабилизацию отношения  $\text{Хл } (a+b)/\text{Кар}$  (8–10) в контрастных условиях внешней среды. Сходство накопления зеленых и желтых пигментов в молодой и зрелой хвое в 2021 г., в отличие от 2022 г., может быть обусловлено оттоком пластических веществ, необходимых для биосинтеза пигментов в период активного роста молодой хвои,

из хвои 2-го года жизни в хвою 1-го года жизни в засушливых условиях вегетационного периода 2021 г. по сравнению с вегетационным периодом 2022 г, отличавшегося более благоприятными гидротермическими условиями. Более низкие в целом значения параметров пигментной системы молодой и зрелой хвои в 2021 г. по сравнению с 2022 г. хорошо согласуются с известными данными о депрессивном влиянии аридных условий на биосинтез пигментов [8–10].

Вместе с тем отмеченные за двухлетний период более высокие значения показателя  $\text{Хл } a/\text{Хл } b$  в хвое деревьев, произрастающих на бедных техногенных грунтах (ПП 1 и ПП 2) по сравнению с более плодородными грунтами (ПП 3 и ПП 4), могут свидетельствовать об адаптивных реакциях пигментного комплекса растений на неблагоприятные условия среды, в частности низкую обеспеченность почв азотом [8]. Компенсация лимитирующего биогенного элемента реализуется, вероятно, посредством увеличения доли  $\text{Хл } a$  в общем количестве зеленых пигментов (рис. 3) и, напротив, снижения доли дополнительного пигмента  $\text{Хл } b$  в условиях недостатка азота. Так, в засушливый период 2021 г. на более обеспеченных азотом экспериментальных участках (ПП 3 и ПП 4) соотношение  $\text{Хл } a/\text{Хл } b$  для молодой и зрелой хвои в среднем составило 78:22, тогда как на бедных пост-техногенных участках (ПП 1 и ПП 2) – 83:17. Схожая динамика соотношения  $\text{Хл } a/\text{Хл } b$  в хвое *P. sylvestris* в разных фитоценологических условиях отмечена и для вегетационного периода 2022 г.: 83:17 (ПП 3 и ПП 4) и 86:14 (ПП 1 и ПП 2).

С другой стороны, отмеченная динамика показателя  $\text{Хл } a/\text{Хл } b$  может отражать различия в условиях освещенности крон деревьев [13, 14, 31], обусловленные разной полнотой и, соответственно, сомкнутостью полога древостоев на разных экспериментальных участках. Так, 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 ПП 3 и ПП 4 с сомкнутостью 1.0–1.1. В этом случае высокие значения отношения  $\text{Хл } a/\text{Хл } b$  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 [53, 54].



Более высокие значения ССК и содержания Хл *b* в хвое *P. sylvestris* на удобренном посттехногенном участке ПП 3 и в естественных условиях ПП 4 относительно рекультивируемых участков ПП 1 и ПП 2 также могут свидетельствовать об адаптации фотосинтетического аппарата исследуемых растений к разным световым условиям. В отличие от Хл *a*, входящего в состав коровых комплексов фотосистем (ФС I и ФС II), Хл *b* локализован в ССК фотосистем (ССК I и ССК II) и в малой антенне ФС II, и в первую очередь необходим в условиях недостатка света [10, 54, 55] или в условиях высокого варьирования освещенности под пологом леса. При этом снижение в целом невысокой доли хлорофиллов в ССК в более благоприятный по гидротермическим условиям вегетационный период 2022 г. по сравнению с 2021 г. можно объяснить тем, что содержание Хл *b* было невысоким в оба года исследования, и его рост в 2022 г. был менее заметным, в то время как содержание Хл *a* увеличилось в 1.5–1.9 раза на всех экспериментальных участках. Напротив, отмеченное увеличение доли хлорофиллов в ССК молодой и зрелой хвои в жарких засушливых условиях вегетационного периода 2021 г. относительно 2022 г. может быть обусловлено адаптивным механизмом компенсации снижения общего количества зеленых пигментов, направленным на поддержку работы ФС II в стрессовых условиях [8, 53, 54].

Важно отметить, что содержание пигментов зависит от оводненности тканей растения. При недостаточной влагообеспеченности происходит ингибирование биосинтеза хлорофилла и его распад [8, 15–17]. Критический порог потери влаги связывают с величиной  $\Psi$ , индуцирующей потерю гидравлической проводимости ксилемы ствола хвойных [56] и листовых видов древесных растений [57] на 50 и 80% соответственно. Ранее при изучении физиологической нормы реакции фотосинтетического аппарата хвои сеянцев *P. sylvestris* в условиях индуцированного водного дефицита показано снижение на 10–15% содержания зеленых пигментов и, напротив, увеличение содержания каротиноидов на 25–40%, по сравнению с контролем [58]. Рост содержания каротиноидов связывают с их фотозащитной функцией рассеивания избыточной энергии [11, 53] для поддержания нормальной фотохимической активности хлоропластов в условиях сильного водного дефицита. Напротив, избыточное накопление не связанного с белковыми комплексами хлорофилла и его предшественников, обладающих высокой фотосенсибилизирующей активностью, может привести

к фотоокислительному повреждению клеток [54, 59]. Очевидно, что уменьшение содержания зеленых пигментов 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 [8, 60–62]. Согласно нашим данным о влиянии влагообеспеченности песчаных почв на параметры водообмена *P. sylvestris* [63, 64], 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 (рис. 4). 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), что и вызвало более низкое содержание фотосинтетических пигментов в молодой и зрелой хвое в июле 2021 г. Следует также отметить, что ранее при нарастании дефицита воды в хвое *P. sylvestris* в периоды «атмосферных засух» до уровня –1.3...–1.5 МПа ( $\Psi_{min}$ ) было отмечено снижение интенсивности фотосинтеза в дневное время в 1.5 раза по сравнению с его максимальной продуктивностью при хорошей влагообеспеченности растений [65].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование содержания азота, показателей пигментного комплекса хвои 1-го и 2-го года жизни и параметров водного обмена сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в ходе посттехногенной сукцессии в условиях Южной Карелии в течение двух вегетационных сезонов позволило выявить ряд закономерностей.

Наиболее высокое содержание хлорофиллов и каротиноидов в ряду рекультивируемых экспериментальных участков отмечено в молодой и зрелой хвое деревьев на удобренном торфяным субстратом участке ПП 3. Низкое плодородие посттехногенных участков ПП 1 и ПП 2 коррелировало с минимальным содержанием азота, зеленых и желтых пигментов в молодой и зрелой хвое и, напротив, максимальной долей Хл *a* в комплексе зеленых пигментов. При этом отмечено влияние локальных условий освещения, обусловленных разной полнотой исследуемых

двумя насаждениями, на относительное содержание зеленых пигментов. Выявлено негативное влияние высокого водного дефицита хвои на формирование пигментного комплекса. В целом, полученные данные свидетельствуют о схожих адаптивных механизмах пигментной системы молодой и зрелой хвои *Pinus sylvestris* к изменению фитоценологических и погодных условий, и могут быть использованы для мониторинга состояния и прогноза продуктивности экосистем на нарушенных землях.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН). Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук». Авторы выражают благодарность А. Н. Пеккоеву за помощь в проведении таксационных исследований.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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. 2013. Cambridge. 1535 p. <https://www.globalchange.gov/reports/ipcc-climate-change-2013-physical-science-basis>
2. *Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы*. 2008. М. 453 с.
3. Сумина О. И. 2013. Формирование растительности на техногенных местообитаниях Крайнего Севера России. СПб. 340 с.
4. *Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2021 г.* 2022. Петрозаводск. 263 с. <http://resources.krc.karelia.ru/krc/doc/presentations/gosdoklad-rk-2021.pdf>
5. Федорец Н. Г., Соколов А. И., Крышень А. М., Медведева М. В., Костина Е. Э. 2011. Формирование лесных сообществ на техногенных землях северо-запада таежной зоны России. Петрозаводск. 130 с.
6. Соколов А. И. 2016. Повышение ресурсного потенциала таежных лесов лесокультурным методом. Петрозаводск. 178 с. [http://elibrary.krc.karelia.ru/303/1/povyshenie\\_il\\_2016.pdf](http://elibrary.krc.karelia.ru/303/1/povyshenie_il_2016.pdf)
7. Лиханова И. А., Кузнецова Е. Г., Новаковский А. Б. 2020. Формирование растительного покрова на карьерах после проведения лесной рекультивации в средней тайге Республики Коми. — *Лесоведение*. 5: 424–432. <https://doi.org/10.31857/S0024114820050095>
8. *Photosynthetic pigments – chemical structure, biological function and ecology*. 2014. Syktyvkar. 448 p. <https://ib.komisc.ru/rus/book-2014/1395-photosynthetic-pigments-chemical-structure-biological-function-and-ecology>
9. Lambers H., Oliveira R.S. 2019. *Plant physiological ecology*. Cham. 736 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-29639-1>
10. Слемнев Н. Н., Шереметьев С. Н., Маслова Т. Г., Цоож Ш., Алтанцоож А. 2012. Разнообразие фотосинтетического аппарата растений Монголии: анализ биологических, экологических и эволюционных рядов. — *Бот. журн.* 97(11): 1377–1396. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18041535>
11. Маслова Т. Г., Марковская Е. Ф., Слемнев Н. Н. 2020. Функции каротиноидов в листьях высших растений (обзор). — *Журнал общей биологии*. 81(4): 297–310. <https://doi.org/10.31857/S0044459620040065>
12. Valladares F., Niinemets Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. — *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39: 237–257. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
13. Gratani L. 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. — *Advances in botany*. 2014: 208747. <https://doi.org/10.1155/2014/208747>
14. Poorter H., Niinemets Ü., Ntagkas N., Siebenkäs A., Mäenpää M., Matsubara S., Pons T. 2019. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. — *New Phytol.* 223(3): 1073–1105. <https://doi.org/10.1111/nph.15754>

15. Суворова Г. Г., Оскорбина М. В., Копытова Л. Д., Янькова Л. С., Попова Е. В. 2011. Сезонные изменения фотосинтетической активности и зеленых пигментов у сосны обыкновенной и ели сибирской в оптимуме и экстремальных условиях увлажнения. — Сибирский экологический журнал. 18(6): 851–859. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17110126>
16. Major J. E., Mosseler A. 2021. Chlorophyll pigment and needle macronutrient responses and interactions to soil moisture and atmospheric CO<sub>2</sub> treatments of eight pine and spruce species. — *Trees*. 35(6): 2069–2085. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02173-0>
17. Ghazghazi H., Riahi L., Yangui I., Messaoud C., Rzigui T., Nasr Z. 2022. Effect of drought stress on physio-biochemical traits and secondary metabolites production in the woody species *Pinus halepensis* Mill. at a juvenile development stage. — *J. Sustain. For.* 41(9): 878–894. <https://doi.org/10.1080/10549811.2022.2048263>
18. Тужилкина В. В. 2012. Пигментный комплекс хвои сосны в лесах Европейского Северо-Востока. — *Лесоведение*. 4: 16–23. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17929380>
19. Тужилкина В. В. 2017. Фотосинтетические пигменты хвои ели сибирской в среднетаежных лесах европейского Северо-Востока России. — *Сиб. лесн. журн.* 1: 65–73. <https://doi.org/10.15372/SJFS20170107>
20. Судацкова Н. Е., Милютин И. Л., Романова Л. И. 2012. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири. Новосибирск. 178 с.
21. Новицкая Ю. Е., Чикина П. Ф., Софронова Г. И., Габукова В. В., Макаревский М. Ф. 1985. Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на Севере. Л. 156 с.
22. Загирова С. В. 1999. Структура ассимиляционного аппарата и СО<sub>2</sub>-газообмен у хвойных. Екатеринбург. 108 с.
23. Плюснина С. Н., Тужилкина В. В. 2021. Структурно-функциональная характеристика фотосинтетического аппарата подроста *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока. — *Бот. журн.* 106(11): 1072–1084. <https://doi.org/10.31857/S0006813621110077>
24. Новицкая Ю. Е., Чикина П. Ф. 1980. Азотный обмен у сосны на Севере. Л. 166 с.
25. Судацкова Н. Е., Гирс Г. И., Прокушкин С. Г. 1990. Физиология сосны обыкновенной. Новосибирск. 248 с.
26. Helmisaari H. S. 1992. Spatial and age-related variation in nutrient concentrations of *Pinus sylvestris* needles. — *Silva Fennica*. 26(3): 145–153. <https://doi.org/10.14214/sf.a15643>
27. Бобкова К. С., Загирова С. В. 1999. Некоторые аспекты структурно-функциональной организации сосновой хвои разного возраста. — *Лесоведение*. 4: 58–63.
28. Придача В. Б., Сазонова Т. А. 2004. Возрастные изменения содержания и соотношения азота, фосфора и калия в органах *Pinus sylvestris* и *Picea abies* (Pinaceae). — *Бот. журн.* 89(9): 1486–1496. <https://elibrary.ru/item.asp?id=17076074>
29. Придача В. Б., Сазонова Т. А. 2013. Макроэлементный состав *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в зависимости от этапа онтогенеза дерева и жизненного состояния ветвей. — *Раст. ресурсы*. 3: 319–330. <https://elibrary.ru/item.asp?id=19139456>
30. Казимиров Н. И., Волков А. Д., Зябченко С. С., Иванчиков А. А., Морозова Р. М. 1977. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л. 304 с.
31. Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев А. Г., Чмора С. Н., Мамаев В. В., Молчанов А. Г. 1993. Рост и газообмен СО<sub>2</sub> у лесных деревьев. М. 256 с.
32. Чернобровкина Н. П. 2001. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной. СПб. 175 с.
33. Суворова Г. Г. 2009. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири. Новосибирск. 194 с.

34. Сазонова Т. А., Болондинский В. К., Придача В. Б. 2011. Эколого-физиологическая характеристика сосны обыкновенной. Петрозаводск. 210 с.
35. Kattge J., Bönnisch G., Díaz S., et al. 2020. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. — *Glob Change Biol.* 26(1): 119–188.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
36. Цандекова О. Л., Неверова О. А. 2015. Анализ содержания эфирных масел и пигментов в хвое *Pinus sylvestris* L. в условиях породного отвала угольного разреза. — *Изв. Самарского НЦ РАН.* 17(4): 226–231. [http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2015/2015\\_4\\_226\\_231.pdf](http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2015/2015_4_226_231.pdf)
37. Лукина Н. В., Чукина Н. В., Филимонова Е. И., Глазырина М. А., Учаев А. П., Борисова Г. Г. 2022. Морфофизиологические особенности *Pinus sylvestris* L. в искусственных насаждениях на дражном отвале после золотодобычи. — *Лесохозяйственная информация.* 3: 145–157.  
<https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2022.3.13>
38. Козубов Г. М., Муратова Е. Н. 1986. Современные голосеменные (морфолого-систематический обзор и кариология). Л. 192 с.
39. Farjon A., Filer D. 2013. An atlas of the world's conifers: an analysis of their distribution, biogeography, diversity and conservation status. Brill. 512 p.  
<https://doi.org/10.1163/9789004211810>
40. Рысин Л. П. 2015. Биогеоценология лесов сосны обыкновенной. М. 303 с.
41. Kuznetsova T., Mandre M., Klõseiko J., Pärn H. 2010. A comparison of the growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in a reclaimed oil shale post-mining area and in a Calluna site in Estonia. — *Environ. Monit. Assess.* 166: 257–65.  
<https://doi.org/10.1007/s10661-009-0999-1>
42. Beś A., Warmański K., Adomas B. 2019. Long-term responses of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) to the contamination of light soils with diesel oil. — *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 26(11): 10587–10608.  
<https://doi.org/10.1007/s11356-019-04328-6>
43. Peel M. C., Finlayson B. L., McMahon T. A. 2007. Updated world map of Köppen-Geiger climate classification. — *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 11(5): 1633–1644.  
<https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
44. Назарова Л. Е. 2021. Климатические условия на территории Карелии. — В кн.: *Современные исследования водоемов Севера.* Петрозаводск. С. 7–16. [https://www.cnsnb.ru/Vexhib/vex\\_news/2022/vex\\_220305/04059743.pdf](https://www.cnsnb.ru/Vexhib/vex_news/2022/vex_220305/04059743.pdf)
45. Костина Е. Э., Ахметова Г. В., Пеккоев А. Н., Харитонов В. А., Крышень А. М. 2022. Формирование растительного покрова при лесной рекультивации песчано-гравийного карьера в Республике Карелия. — *Раст. ресурсы.* 3: 290–310. <https://elibrary.ru/item.asp?id=49420236>
46. Pridacha V. B., Akhmetova G. V., Semin D. E. 2024. Effect of forest reclamation on carbon stocks and respiration of soils of natural and technogenic ecosystems of southern Karelia. — *Eurasian Soil Sci.* 57(2): 301–312.  
<https://doi.org/10.1134/S106422932360286X>
47. Lichtenthaler H. 1987. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes. — *Methods in Enzymol.* 148: 350–382.
48. Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. 2003. Большой практикум по фотосинтезу. М. 256 с.
49. Махонина Г. И. 2003. Экологические аспекты почвообразования техногенных экосистем Урала. Екатеринбург. 356 с.
50. Иванов Л. А., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Юдина П. К. 2013. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале. — *Физиология растений.* 60(6): 856–864.  
<https://doi.org/10.7868/S0015330313050072>
51. Дымова О. В., Головки Т. К. 2018. Фотосинтетические пигменты в растениях природной флоры таежной зоны европейского северо-востока России. — *Физиология растений.* 65(3): 294–300.

<https://doi.org/10.1134/S0015330319030035>

52. Бендер О. Г., Горошкевич С. Н. 2020. Газообмен и содержание фотосинтетических пигментов у широтных экотипов кедра сибирского в опыте *ex situ*. — Сиб. лес. журн. 5: 28–36.  
<https://doi.org/10.15372/SJFS20200503>
53. Esteban R., Barrutia O., Artetxe U., Fernández-Marín B., Hernández A., García-Plazaola J. I. 2015. Internal and external factors affecting photosynthetic pigment composition in plants: a meta-analytical approach. — *New Phytol.* 206(1): 268–280.  
<https://doi.org/10.1111/nph.13186>
54. Simkin A. J., Kapoor L., Doss C. G. P., Hofmann T. A., Lawson T., Ramamoorthy S. 2022. The role of photosynthesis related pigments in light harvesting, photoprotection and enhancement of photosynthetic yield in planta. — *Photosynth. Res.* 152(1): 23–42.  
<https://doi.org/10.1007/s11120-021-00892-6>
55. Тютерева Е. В., Дмитриева В. А., Войцеховская О. В. 2017. Хлорофилл *b* как источник сигналов, регулирующих развитие и продуктивность растений (обзор). — *Сельскохозяйственная биология.* 52(5): 843–855.  
<https://doi.org/10.15389/agrobiol.2017.5.843rus>
56. Brodribb T. J., Cochard H. 2009. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. — *Plant Physiol.* 149(1): 575–584.  
<https://doi.org/10.1104/pp.108.129783>
57. Urli M., Porté A. J., Cochard H., Guengant Y., Burrett R., Delzon S. 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. — *Tree Physiol.* 33(7): 672–683.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpt030>
58. Воронин П. Ю., Рахманкулова З. Ф., Тарнопольская Е. Е., Кузнецов В. В. 2018. Закрывание устьиц хвои сосны в условиях водного дефицита определяется снижением водного потенциала апопласта мезофилла подустьичной полости. — *Физиология растений.* 65(4): 294–300.  
<https://doi.org/10.7868/S001533031804005X>
59. Дымова О. В., Головки Т. К. 2018. Фотосинтетические пигменты: функционирование, экология, биологическая активность. — *Изв. Уфимского НЦ РАН.* 3(4): 5–16.  
<https://doi.org/10.31040/2222-8349-2018-4-3-5-16>
60. Khorobrykh S., Havurinne V., Mattila H., Tyystjärvi E. 2020. Oxygen and ROS in photosynthesis. — *Plants.* 9(1): 91.  
<https://doi.org/10.3390/plants9010091>
61. Song Y., Feng L., Alyafei M. A. M., Jaleel A., Ren M. 2021. Function of chloroplasts in plant stress responses. — *Int. J. Mol. Sci.* 22(24): 13464.  
<https://doi.org/10.3390/ijms222413464>
62. Li M., Kim C. 2022. Chloroplast ROS and stress signaling. — *Plant Commun.* 3(1): 100264.  
<https://doi.org/10.1016/j.xplc.2021.100264>
63. Сазонова Т. А., Придача В. Б. 2015. Влияние влагообеспеченности песчаных почв на параметры водообмена сосны обыкновенной в Южной Карелии. — *Лесоведение.* 6: 470–477. <https://elibrary.ru/item.asp?id=25067432>
64. Сазонова Т. А., Болондинский В. К., Придача В. Б. 2019. Соппротивление движению влаги в проводящей системе сосны обыкновенной. — *Лесоведение.* 6: 556–566.  
<https://doi.org/10.1134/S0024114819060081>
65. Сазонова Т. А., Болондинский В. К., Придача В. Б. 2017. Влияние водного дефицита хвои сосны обыкновенной на фотосинтез в условиях достаточного почвенного увлажнения. — *Лесоведение.* 4: 311–318.  
<https://doi.org/10.7868/S0024114817040076>

## Abiotic Impacts on Nitrogen Content, Pigment Complex and Water Exchange Parameters of *Pinus Sylvestris* (Pinaceae) Needles on Post-Industrial Lands

© 2024. V. B. Pridacha<sup>1</sup>, \*, N. V. Tumanik<sup>1</sup>, D. E. Semin<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Forest Research Institute, Karelian Research Centre,  
Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

\*e-mail: pridacha@krc.karelia

**Abstract.** The paper presents the results of studies on the traits of the pigment complex and nitrogen content in current-year and 1-year-old needles and parameters of water metabolism in 30-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees planted on post-industrial land in a sand-gravel quarry and growing naturally in a mid-boreal lingonberry pine forest (Republic of Karelia). The post-industrial site was remediated by planting 1-year-old *P. sylvestris* seedlings in plots with: 1) sandy–gravelly mineral soil (sample plots SP 1 and SP 2) and 2) peat-enriched soil (SP 3). Surveys were carried out during two growing seasons with contrasting conditions: 2021 (hot and dry) and 2022 (warm and rainy). The influence of phytocenotic conditions and climatic factors on the studied traits was revealed. Among the remediated plots, the content of chlorophylls and carotenoids in needles was the highest in the fertilized plot SP 3. The low fertility of the post-industrial plots SP 1 and SP 2 compared to the natural lingonberry pine forest conditions (SP 4) predetermines the lowest content of nitrogen, green and yellow pigments in young and mature needles, and, on the contrary, the highest proportion of Chl *a* for the Chl *a*/Chl *b* ratio. The higher Chl *a*/Chl *b* ratio in the needles of trees in low-density stands in SP 1 and SP 2 compared to high-density stands of SP 3 and SP 4 reflects the rearrangement of the pigment complex in response to the local light conditions. The negative effect of high water deficit in needles on pigment complex formation under the hot and dry conditions of the growing season 2021 is shown. The results indicate the pigment system of young and mature needles of *P. sylvestris* employ similar adaptive mechanisms under changing environmental conditions, which can be used to monitor the state and predict the productivity of ecosystems on disturbed lands.

**Keywords:** *Pinus sylvestris*, chlorophylls, carotenoids, nitrogen, water potential, drought, forest reclamation, southern Karelia

### ACKNOWLEDGMENTS

This work was funded within a framework of state assignment of the Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute KarRC RAS). This study was carried out using equipment of the Core Facility of the Karelian Research Centre RAS. The authors are grateful to A.N. Pekkojev for assistance in assessing the taxation characteristics of the pine stands.

### REFERENCES

1. 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. 2013. Cambridge. 1535 p. <https://www.globalchange.gov/reports/ipcc-climate-change-2013-physical-science-basis>
2. [Monitoring of Russian forests biodiversity: methodology and methods]. 2008. Moscow. 453 p. (In Russian)
3. Sumina O.I. 2013. [Formation of vegetation in technogenic habitats of the Russian Far North]. St. Petersburg. 340 p. (In Russian)
4. [State report on the state of the environment of the Republic of Karelia in 2021]. 2022. Petrozavodsk. 263 p. <http://resources.krc.karelia.ru/krc/doc/presentations/gosdoklad-rk-2021.pdf> (In Russian)
5. Fedorets N.G., Sokolov A.I., Kryshen' A.M., Medvedeva M.V., Kostina E.E. 2011. [Formation of forest communities on technogenic lands in the north-west of the taiga zone of Russia]. Petrozavodsk. 130 p. (In Russian)
6. Sokolov A.I. 2016. [Increasing the resource potential of taiga forests by silvicultural method]. Petrozavodsk. 178 p. [http://elibrary.krc.karelia.ru/303/1/povyshenie\\_il\\_2016.pdf](http://elibrary.krc.karelia.ru/303/1/povyshenie_il_2016.pdf) (In Russian)
7. Likhanova I.A., Kuznetsova Ye.G., Novakovskiy A.B. 2020. Vegetative cover forming in quarries after forest recultivation being performed in middle taiga subzone of the north-east of the European Russia. — Russ. J. Forest Sci. 5: 424—432. <https://doi.org/10.31857/S0024114820050095> (In Russian)
8. Photosynthetic pigments — chemical structure, biological function and ecology. 2014. Syktyvkar. 448 p. <https://ib.komisc.ru/rus/book-2014/1395-photosynthetic-pigments-chemical-structure-biological-function-and-ecology>

9. *Lambers H., Oliveira R.S.* 2019. Plant physiological ecology. Cham. 736 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-3-030-29639-1>
10. *Slemnev N.N., Sheremetyev S.N., Maslova T.G., Tsoozh Sh., Altantsoozh A.* 2012. Diversity of photosynthetic apparatus in plants of Mongolia: analysis of biological, ecological and evolutionary series. — *Botanicheskii Zhurnal*. 97(11): 1377–1396.  
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18041535> (In Russian)
11. *Maslova T.G., Markovskaya E.F., Slemnev N.N.* 2021. Functions of carotenoids in leaves of higher plants (review). — *Biol. Bull. Rev.* 11(5): 476–487.  
<https://doi.org/10.1134/S2079086421050078>
12. *Valladares F., Niinemets Ü.* 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. — *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39: 237–257.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
13. *Gratani L.* 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. — *Advances in botany*. 2014: 208747.  
<https://doi.org/10.1155/2014/208747>
14. *Poorter H., Niinemets Ü., Ntagkas N., Siebenkäs A., Mäenpää M., Matsubara S., Pons T.* 2019. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. — *New Phytol.* 223(3): 1073–1105. <https://doi.org/10.1111/nph.15754>
15. *Suvorova G.G., Oskorbina M.V., Kopytova L.D., Yan'kova L.S., Popova E.V.* 2011. Seasonal changes in photosynthetic activity and chlorophylls in the Scots pine and Siberian spruce with optimal or insufficient moistening. — *Contemp. Probl. Ecol.* 4(6): 626–633. <https://doi.org/10.1134/S1995425511060105>
16. *Major J.E., Mosseler A.* 2021. Chlorophyll pigment and needle macronutrient responses and interactions to soil moisture and atmospheric CO<sub>2</sub> treatments of eight pine and spruce species. — *Trees*. 35(6): 2069–2085.  
<https://doi.org/10.1007/s00468-021-02173-0>
17. *Ghazghazi H., Riahi L., Yangui I., Messaoud C., Rzigui T., Nasr Z.* 2022. Effect of drought stress on physio-biochemical traits and secondary metabolites production in the woody species *Pinus halepensis* Mill. at a juvenile development stage. — *J. Sustain. For.* 41(9): 878–894.  
<https://doi.org/10.1080/10549811.2022.2048263>
18. *Tuzhilkina V.V.* 2012. Pigment complex of pine in phytocenoses of the European North-East. — *Russ. J. Forest Sci.* 4: 16–23. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17929380> (In Russian)
19. *Tuzhilkina V.V.* 2017. Photosynthetic pigments of the Siberian spruce needles in the middle taiga forests of the European North-East Russia. — *Sib. J. Forest Sci.* 1: 65–73.  
<https://doi.org/10.15372/SJFS20170107> (In Russian)
20. *Sudachkova N.E., Milyutina I.L., Romanova L.I.* 2012. Biochemical adaptation of conifers to stressful conditions of Siberia. Novosibirsk. 178 p. (In Russian)
21. *Novitskaya Yu.E., Chikina P.F., Sofronova G.I., Gabukova V.V., Makarevsky M.F.* 1985. [Physiological and biochemical bases of growth and adaptation of pine in the North]. Leningrad. 156 p. (In Russian)
22. *Zagirova S.V.* 1999. [Structure of assimilation apparatus and CO<sub>2</sub>-gas exchange in conifers]. Ekaterinburg. 108 p. (In Russian)
23. *Plyusnina S.N., Tuzhilkina V.V.* 2021. Structural and functional characteristics of the photosynthetic apparatus of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) regrowth in the middle taiga subzone of the European North-East. — *Botanicheskii Zhurnal*. 106(11): 1072–1084.  
<https://doi.org/10.31857/S0006813621110077> (In Russian)
24. *Novitskaya Yu.E., Chikina P.F.* 1980. [Nitrogen metabolism in pine in the North]. Leningrad. 166 p. (In Russian)
25. *Sudachkova N.E., Girs G.I., Prokushkin S.G.* 1990. [Physiology of Scots pine]. Novosibirsk. 248 p. (In Russian)
26. *Helmisaari H.S.* 1992. Spatial and age-related variation in nutrient concentrations of *Pinus sylvestris* needles. — *Silva Fennica*. 26(3): 145–153.  
<https://doi.org/10.14214/sf.a15643>
27. *Bobkova K.S., Zagirova S.V.* 1999. [Some aspects of structural and functional organization in pine needles of different ages]. — *Rus. J. For. Sci.* 4: 58–63. (In Russian)
28. *Pridacha V.B., Sazonova T.A.* 2004. Age changes and ratio of nitrogen, phosphorus and potassium contents in the organs of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* (Pinaceae). — *Botanicheskii Zhurnal*. 89(9): 1486–1496. <https://elibrary.ru/item.asp?id=17076074> (In Russian)

29. Pridacha V.B., Sazonova T.A. 2013. Macroelement composition in *Pinus sylvestris* (Pinaceae) in relation to ontogenesis stage and vitality of branches. — Rastitelnye resursy. 49(3): 319–330. <https://elibrary.ru/item.asp?id=19139456> (In Russian)
30. Kazimirov N.I., Volkov A.D., Zyabchenko S.S., Ivanchikov A.A., Morozova R.M. 1977. [Metabolism and energy exchange in the pine forests of the European North]. Leningrad. 304 p. (In Russian)
31. Tselniker Yu.L., Malkina I.S., Kovalev A.G., Chmora S.N., Mamaev V.V., Molchanov A.G. 1993. [The growth and CO<sub>2</sub> exchange in forest trees]. Moscow. 256 p. (In Russian)
32. Chernobrovkina N.P. 2001. [Ecophysiological characteristics of nitrogen utilization by Scots pine]. St. Petersburg. 175 p. (In Russian)
33. Suvorova G.G. 2009. [Photosynthesis of coniferous trees in Siberia]. Novosibirsk. 194 p. (In Russian)
34. Sazonova T.A., Bolondinskii V.K., Pridacha V.B. 2011. [Eco-physiological characteristics of Scots pine]. Petrozavodsk. 207 p. (In Russian)
35. Kattge J., Bönisch G., Díaz S., et al. 2020. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. — Glob Change Biol. 26(1): 119–188.  
<https://doi.org/10.1111/gcb.14904>
36. Tsendekova O.L., Neverova O.A. 2015. Analysis of the content of essential oils and pigments in the needles of *Pinus sylvestris* L. in the conditions of a coal dump. — Izvestia RAS SamSC. 17(4): 226–231. [http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2015/2015\\_4\\_226\\_231.pdf](http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2015/2015_4_226_231.pdf) (In Russian)
37. Lukina N., Chukina N., Filimonova E., Glazyrina M., Uchaev A., Borisova G. 2022. Morphophysiological features of *Pinus sylvestris* L. in artificial plants on dredge dump after gold mining. — Forestry information. 3: 145–157.  
<https://doi.org/10.24419/LHI.2304-3083.2022.3.13> (In Russian)
38. Kozubov G.M., Muratova E.N. 1986. [Modern gymnosperms (morphological-systematic review and karyology)]. Leningrad. 192 p. (In Russian)
39. Farjon A., Filer D. 2013. An atlas of the world's conifers: an analysis of their distribution, biogeography, diversity and conservation status. Brill. 512 p.  
<https://doi.org/10.1163/9789004211810>
40. Rysin L.P. 2015. [Scots pine forest biogeocenology]. Moscow. 303 p. (In Russian)
41. Kuznetsova T., Mandre M., Klöseiko J., Pärn H. 2010. A comparison of the growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in a reclaimed oil shale post-mining area and in a *Calluna* site in Estonia. — Environ. Monit. Assess. 166: 257–65.  
<https://doi.org/10.1007/s10661-009-0999-1>
42. Beş A., Warmiński K., Adomas B. 2019. Long-term responses of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) to the contamination of light soils with diesel oil. — Environ. Sci. Pollut. Res. Int. 26(11): 10587–10608.  
<https://doi.org/10.1007/s11356-019-04328-6>
43. Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. — Hydrol. Earth Syst. Sci. 11(5): 1633–1644.  
<https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
44. Nazarova L.E. 2021. Climatic conditions in the Republic of Karelia. — Modern research of northern water bodies. Petrozavodsk. P. 7–16. [https://www.cnsnb.ru/Vexhib/vex\\_news/2022/vex\\_220305/04059743.pdf](https://www.cnsnb.ru/Vexhib/vex_news/2022/vex_220305/04059743.pdf) (In Russian)
45. Kostina E.E., Akhmetova G.V., Pekkoev A.N., Kharitonov V.A., Kryshen A.M. 2022. Development of vegetation cover of the forest restoration sites (case study of a sand and gravel pit in Karelia). — Rastitel'nye resursy. 3: 290–310. <https://elibrary.ru/item.asp?id=49420236> (In Russian)
46. Pridacha V.B., Akhmetova G.V., Semin D.E. 2024. Effect of forest reclamation on carbon stocks and respiration of soils of natural and technogenic ecosystems of southern Karelia. — Eurasian Soil Sci. 57(2): 301–312.  
<https://doi.org/10.1134/S106422932360286X>
47. Lichtenthaler H. 1987. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes. — Methods in Enzymol. 148: 350–382.
48. Gavrilenko V.E., Zhigalova T.V. 2003. [Extended practical course on photosynthesis]. Moscow. 256 p. (In Russian)
49. Makhonina G.I. 2003. [Ecological aspects of soil formation in technogenic ecosystems of the Urals]. Ekaterinburg. 356 p. (In Russian)
50. Ivanov L.A., Ivanova L.A., Ronzhina D.A., Yudina P.K. 2013. Changes in the chlorophyll and carotenoid contents in the leaves of steppe plants along a latitudinal gradient in South Ural. — Russ. J. Plant Physiol. 60(6): 812–820.



- <https://doi.org/10.1134/S1021443713050075>
51. *Dymova O.V., Golovko T.K.* 2019. Photosynthetic pigments in native plants of the taiga zone at the European Northeast Russia. — *Russ. J. Plant Physiol.* 66(3): 384–392.  
<https://doi.org/10.1134/S1021443719030038>
52. *Bender O.G., Goroshkevich S.N.* 2020. Gas exchange and photosynthetic pigment content in latitudinal ecotypes of the Siberian stone pine *ex situ*. — *Sib. J. Forest Sci.* 5: 28–36.  
<https://doi.org/10.15372/SJFS20200503> (In Russian)
53. *Esteban R., Barrutia O., Artetxe U., Fernández-Marín B., Hernández A., García-Plazaola J.I.* 2015. Internal and external factors affecting photosynthetic pigment composition in plants: a meta-analytical approach. — *New Phytol.* 206(1): 268–280.  
<https://doi.org/10.1111/nph.13186>
54. *Simkin A.J., Kapoor L., Doss C.G.P., Hofmann T.A., Lawson T., Ramamoorthy S.* 2022. The role of photosynthesis related pigments in light harvesting, photoprotection and enhancement of photosynthetic yield in planta. — *Photosynth. Res.* 152(1): 23–42.  
<https://doi.org/10.1007/s11120-021-00892-6>
55. *Tyutereva E.V., Dmitrieva V.A., Voitsekhovskaja O.V.* 2017. Chlorophyll *b* as a source of signals steering plant development (review). — *Agricultural Biology.* 52(5): 843–855.  
<https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.5.843eng>
56. *Brodribb T.J., Cochard H.* 2009. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. — *Plant Physiol.* 149(1): 575–584.  
<https://doi.org/10.1104/pp.108.129783>
57. *Urli M., Porté A. J., Cochard H., Guengant Y., Burlett R., Delzon S.* 2013. Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees. — *Tree Physiol.* 33(7): 672–683.  
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpt030>
58. *Voronin P.Y., Rakhmankulova Z.F., Tarnopolskaya E.E., Kuznetsov V.I.* 2018. Closure of stomata in water-stressed pine needles results from the decreased water potential of the mesophyll apoplast in the substomatal cavity. — *Russ. J. Plant Physiol.* 65(4): 518–523.  
<https://doi.org/10.1134/S1021443718030081>
59. *Dymova O.V., Golovko T.K.* 2018. Photosynthetic pigments: functioning, ecology, biological activity. — *Izvestia RAS Ufa SC.* 3(4): 5–16.  
<https://doi.org/10.31040/2222-8349-2018-4-3-5-16> (In Russian)
60. *Khorobrykh S., Havurinne V., Mattila H., Tyystjärvi E.* 2020. Oxygen and ROS in photosynthesis. — *Plants.* 9(1): 91.  
<https://doi.org/10.3390/plants9010091>
61. *Song Y., Feng L., Alyafei M.A.M., Jaleel A., Ren M.* 2021. Function of chloroplasts in plant stress responses. — *Int. J. Mol. Sci.* 22(24): 13464.  
<https://doi.org/10.3390/ijms222413464>
62. *Li M., Kim C.* 2022. Chloroplast ROS and stress signaling. — *Plant Commun.* 3(1): 100264.  
<https://doi.org/10.1016/j.xplc.2021.100264>
63. *Sazonova T.A., Pridacha V.B.* 2015. The effect of moisture availability of sandy soils on water exchange of Scots pine in Southern Karelia. — *Russ. J. Forest Sci.* 6: 470–477. <https://elibrary.ru/item.asp?id=25067432> (In Russian)
64. *Sazonova T.A., Bolondinskii V.K., Pridacha V.B.* 2019. Resistance to moisture transport in the conductive system of Scots pine. — *Russ. J. Forest Sci.* 6: 556–566.  
<https://doi.org/10.1134/S0024114819060081> (In Russian)
65. *Sazonova T.A., Bolondinskii V.K., Pridacha V.B.* 2017. The effect of water deficit in needles on photosynthesis of the Scots pine under normal soil moistening. — *Russ. J. Forest Sci.* 4: 311–318.  
<https://doi.org/10.7868/S0024114817040076> (In Russian)