

Научная статья
УДК 631.531:504.064.2
EDN CMFRTQ
DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2024.2.01

Морфофизиологические особенности хвои *Pinus sylvestris* L., произрастающей на отвалах Анатольско-Шилловских месторождений асбеста

Надежда Владимировна Чукина¹
кандидат биологических наук

Наталья Валентиновна Лукина²
кандидат биологических наук

Елена Ивановна Филимонова³
кандидат биологических наук

Маргарита Александровна Глазырина⁴
кандидат биологических наук

Антон Павлович Учаев⁵
кандидат биологических наук

Виктория Николаевна Климова⁶

Аннотация. Представлены результаты комплексных исследований структурно-функциональных параметров хвои *Pinus sylvestris* L. в естественных насаждениях на отвалах Анатольско-Шилловских месторождений асбеста. В неблагоприятных условиях среды у *P. sylvestris* установлено снижение длины и площади ассимилирующей поверхности хвои. Выявлено изменение анатомических признаков хвои: уменьшение площади центрального цилиндра, мезодермы, числа и площади смоляных ходов. В хвое *P. sylvestris* в условиях отвалов происходило достоверное снижение содержания общего азота и фосфора, а также фотосинтетических пигментов: хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов. Ответная реакция ассимиляционного аппарата на стресс заключалась в активации синтеза низкомолекулярных антиоксидантов, таких как аскорбиновая кислота, фенолы, в том числе флавоноиды. Отмечено, что основными лимитирующими факторами в условиях отвалов являются гранулометрический и агрохимический состав субстрата, а именно: слабая водоудерживающая способность, низкое содержание органического углерода и азота, щелочная реакция среды.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, хвоя, морфолого-анатомическое строение, адаптивные реакции, пигменты, антиоксиданты.

Для цитирования: Чукина Н.В., Лукина Н.В., Филимонова Е.И., Глазырина М.А., Учаев А.П., Климова В.Н. Морфофизиологические особенности хвои *Pinus sylvestris* L., произрастающей на отвалах Анатольско-Шилловских месторождений асбеста. – Текст: электронный // Лесохозяйственная информация. 2024. № 2. С. 5–18. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2024.2.01. <https://elibrary.ru/cmfrtq>

¹ Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина, доцент кафедры экспериментальной биологии и биотехнологий Института естественных наук и математики (Екатеринбург, Российская Федерация), nady_dicusar@mail.ru

² Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук и математики, доцент по специальности «Экология» (Екатеринбург, Российская Федерация), natalia.lukina@urfu.ru

³ Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук и математики (Екатеринбург, Российская Федерация), Elena.Filimonova@urfu.ru

⁴ Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина, старший научный сотрудник лаборатории антропогенной динамики экосистем Института естественных наук и математики, доцент по специальности «Экология» (Екатеринбург, Российская Федерация), Margarita.Glazyrina@urfu.ru

⁵ Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина, доцент Департамента наук о Земле и космосе Института естественных наук и математики (Екатеринбург, Российская Федерация), Anton.Uchaev@urfu.ru

⁶ Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина, магистрант Института естественных наук и математики (Екатеринбург, Российская Федерация), avomilkakiv@yandex.ru

Original article

EDN CMFRTQ

DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2024.2.01

Morphophysiological Features of *Pinus sylvestris* L. Needles Growing on the Dumps of the Anatol-Shilov Asbestos Deposit

Nadezhda V. Chukina¹

Candidate of Biological Sciences

Natalia V. Lukina²

Candidate of Biological Sciences

Elena I. Filimonova³

Candidate of Biological Sciences

Margarita A. Glazyrina⁴

Candidate of Biological Sciences

Anton P. Uchaev⁵

Candidate of Biological Sciences

Victoria N. Klimova⁶

Abstract. The results of complex studies of the structural and functional parameters of needles of *Pinus sylvestris* L. in natural plantings on the dumps of the Anatol'sko-Shilovsky asbestos deposit are presented. Under unfavorable environmental conditions in *P. sylvestris* needles a decrease of length, assimilating surface area, a decrease of the mesoderm area and the central cylinder was found. It was revealed that a significant low content of total nitrogen and phosphorus, as well as the photosynthetic pigments: chlorophyll a, chlorophyll b and carotenoids in the needles of *P. sylvestris* on the dumps compared to the control habitat was observed. In response to stress the increase of synthesis of low molecular weight antioxidants, such as ascorbic acid, phenols, including flavonoids in the pine needles. It is noted that the main limiting factors of dumps for trees are the granulometric and agrochemical composition of the substrate, namely, weak water-holding capacity, low organic carbon and nitrogen content, and alkaline reaction of the environment.

Key words: Scots pine, needles, morphological and anatomical structure, adaptive reactions, photosynthetic pigments, antioxidants.

For citation: Chukina N., Lukina N., Filimonova E., Glazyrina M., Uchaev A., Klimova V. Morphophysiological Features of *Pinus sylvestris* L. Needles Growing on the Dumps of the Anatol-Shilov Asbestos Deposit – Text : electronic // Forestry Information. 2024. № 2. P. 5–18. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2024.2.01. <https://elibrary.ru/cmfrtq>

¹ Ural Federal University named after the First President of Russia B.N. Yeltsin, Associate Professor of the Department of Experimental Biology and Biotechnology of the Institute of Natural Sciences and Mathematics (Yekaterinburg, Russian Federation), nady_dicusar@mail.ru

² Ural Federal University named after the First President of Russia B.N. Yeltsin, Senior Researcher at the Laboratory of Anthropogenic Dynamics of Ecosystems of the Institute of Natural Sciences and Mathematics, Associate Professor Specializing in Ecology (Yekaterinburg, Russian Federation), natalia.lukina@urfu.ru

³ Ural Federal University named after the First President of Russia B.N. Yeltsin, Senior Researcher at the Laboratory of Anthropogenic Dynamics of Ecosystems of the Institute of Natural Sciences and Mathematics (Yekaterinburg, Russian Federation), Elena.Filimonova@urfu.ru

⁴ Ural Federal University named after the First President of Russia B.N. Yeltsin, Senior Researcher at the Laboratory of Anthropogenic Dynamics of Ecosystems of the Institute of Natural Sciences and Mathematics, Associate Professor Specializing in Ecology (Yekaterinburg, Russian Federation), Margarita.Glazyrina@urfu.ru

⁵ Ural Federal University named after the First President of Russia B.N. Yeltsin, Senior Lecturer of the Department of Earth and Space Sciences of the Institute of Natural Sciences and Mathematics (Yekaterinburg, Russian Federation), Anton.Uchaev@urfu.ru

⁶ Ural Federal University named after the First President of Russia B.N. Yeltsin, Graduate Student of the Institute of Natural Sciences and Mathematics (Yekaterinburg, Russian Federation), avomilkakiv@yandex.ru

Введение

Современные темпы разработки полезных ископаемых, промышленного и гражданского строительства, деятельность перерабатывающих комбинатов и т. п. нередко вступают в противоречие с проблемой сохранения окружающей среды и, прежде всего, почвенного покрова. Вокруг городов с развитой промышленностью образуются «индустриальные пустыни», горы отвалов пустой породы, которые занимают огромные площади [1].

Одним из пионерных видов, способных заселять нарушенные территории с низким плодородием и неблагоприятным водным режимом, на Среднем Урале является *Pinus sylvestris* L. (сосна обыкновенная). Высокий адаптивный потенциал данного вида позволяет ему произрастать в широком диапазоне условий среды. *P. sylvestris* реагирует на загрязнение среды обитания продуктами техногенеза, отличается высокой чувствительностью к повышенным концентрациям токсических веществ в окружающей среде. Стрессовые условия нарушают физиологические и биохимические процессы и приводят к изменению морфологии и анатомии *P. sylvestris* [2–9].

Чувствительным к недостатку элементов питания является пигментный комплекс, что нередко выражается в снижении концентрации в хвое как основных, так и вспомогательных фотосинтетических пигментов [10, 11]. Деградация пигментного комплекса может негативно отражаться на фотосинтетической активности ассимиляционного аппарата и приводить к снижению жизнеспособности древесных растений.

Известно также, что неблагоприятные факторы внешней среды, такие как высокая инсоляция, водный дефицит и др., способны вызывать у растений окислительный стресс. Он связан с избыточным накоплением в клетках активных форм кислорода, отличающихся высокой реакционной способностью, что сказывается на морфологических и биохимических характеристиках растений. В ответ на окислительный стресс у растений индуцируется антиоксидантная защитная система. К числу основных антиоксидантов относятся такие низкомолекулярные соединения, как

аскорбиновая кислота, фенольные соединения, флавоноиды и ряд других. Повышение содержания низкомолекулярных антиоксидантов в условиях стресса рассматривается исследователями как приспособительная реакция растений [12, 13].

Комплексные исследования адаптивного потенциала хозяйственно ценных лесобразующих пород в условиях техногенного стресса позволяют понять механизмы устойчивости растений и обеспечивают основу долгосрочных прогнозов, так необходимых для сохранения лесных экосистем в индустриальных регионах [14]. В связи с этим весьма актуальным становится изучение анатомо-морфологических и биохимических параметров ассимиляционного аппарата *P. sylvestris* в условиях техногенного загрязнения.

Цель работы – провести сравнительный анализ анатомо-морфологических показателей, пигментного состава, а также параметров антиоксидантной системы хвои *P. sylvestris*, произрастающей на отвалах после добычи асбеста и в естественном лесном фитоценозе, и оценить влияние свойств субстрата на ее структурно-функциональные параметры.

Материалы и методы исследования

Исследования проводили в 2021–2022 гг. на отвалах Анато́льско-Шило́вской группы месторождений асбеста, расположенных на восточном склоне Среднего Урала в 132 км к северу от Екатеринбурга, в 2,5 км от пос. Новоасбест (таежная зона, подзона южной тайги). Рельеф района – грядово-лощинный, расчлененный, абсолютные отметки изменяются в пределах 298–325 м над ур. моря. Климат резко континентальный. Среднегодовая температура воздуха – +1,0 °С, средняя температура июля – +17,2 °С, средняя температура января – -16,0 °С (по данным метеостанции Нижнего Тагила). Среднегодовое количество осадков составляет 628 мм. Недостаточность увлажнения летом обуславливает преобладание ягодниковых или брусничниковых сосняков на сухой буроземовидной неоподзоленной маломощной сильнощебенистой почве [15].

Анатолийско-Шиловская группа месторождений асбеста расположена в пределах Тагило-Невьянского гипербазитового массива. Месторождения приурочены к линзовидным залежам тальково-хлоритово-карбонатных пород. В качестве полезного ископаемого на месторождениях добывали волокнистую разновидность серпентинитов – магнезиоарфведсонит, или режикит-асбест, относящийся к группе амфиболовых асбестов. Среднее содержание асбеста в породах составляло около 4–5 % [16].

Месторождения разрабатывали открытым способом с 1952 по 1992 г. После отбора асбестового сырья горные породы перемещали автомобильным транспортом в 2–5-ярусные отвалы. В результате промышленной разработки Анатолийско-Шиловских месторождений режикит-асбеста образовался карьерно-отвалный комплекс, в составе которого несколько карьеров с отвалами сопутствующих горных пород (Шиловский, Анатолийский, Южный) [17]. Субстраты отвалов сильнокаменистые: содержание камней и гравия диаметром более 3 мм составляет от 50 до 85 %. В составе мелкозема преобладают фракции песка, доля водоудерживающих глинистых частиц (< 0,25 мм) незначительна: на Шиловском отвале – 6–8 %, на Анатолийском – до 10–15 %, на Южном отвале – около 5 % [18]. Субстраты отвалов характеризовались повышенным содержанием Ni, Cr, Fe, Co [19].

Геоботаническое обследование 20–40-летних отвалов Анатолийско-Шиловских месторождений асбеста показало, что выровненные участки и склоны отвалов зарастают преимущественно древесной растительностью с доминированием *P. sylvestris*, *Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh. На сильнокаменистых открытых участках отвалов древостои разреженные, общее проективное покрытие травянистой растительностью очень низкое (0–5 %). На участках отвалов с примесью рыхлых вскрышных пород формируются лесные фитоценозы с доминированием *P. sylvestris* с сомкнутостью крон до 0,6–0,7.

Модельные деревья *P. sylvestris* отбирали на 4-х опытных площадках (ОП), заложенных на разных участках отвалов:

ОП 1 – лесной фитоценоз с доминированием *P. sylvestris*, формирующийся на выровненном, отсыпанном вскрышными породами уступе Шиловского отвала (57°44'55" с. ш. 60°12'33" в. д.);

ОП 2 – лесной фитоценоз с доминированием *P. sylvestris*, формирующийся на 2-м ярусе Шиловского отвала (57°44'54" с. ш. 60°12'37" в. д.);

ОП 3 – лесной фитоценоз, расположенный с юго-западной стороны Анатолийского отвала (57°43'32" с. ш. 60°12'35" в. д.);

ОП 4 – лесной фитоценоз с доминированием *P. sylvestris*, формирующийся на верхнем плато Южного отвала (57°43'05" с. ш. 60°12'45" в. д.).

Контрольная площадка (КП) расположена в естественном лесном фитоценозе (57°20'14.50" с. ш. 60°1'51.21" в. д.) рядом с пос. Белоречка в 65 км от Екатеринбурга.

Для изучения анатомо-морфологических показателей хвои *P. sylvestris* на каждой ОП было отобрано по 10 модельных деревьев в возрасте 25–30 лет. С нижней трети кроны (южная экспозиция) каждого модельного дерева собирали 2-летнюю хвою (по 100 хвоинок в каждом местообитании). Затем определяли длину свежесобранной хвои. Фиксированную в 70 %-м растворе этилового спирта хвою использовали для приготовления поперечных срезов на микротоме замораживающем МЗ-2 (Россия). Показатели измеряли на микрофотоснимках поперечных срезов с помощью микроскопа Olympus CX-41, используя программное обеспечение SIMAGIS MEZOPLANT.

Для количественного определения фотосинтетических пигментов: хлорофиллов (*Chl a* и *b*) и каротиноидов (*Car*) анализировали усредненную с каждой ОП пробу хвои в 5-кратной повторности (навеска 50 мг). Содержание пигментов определяли на основе измерения оптической плотности экстрактов в 80 %-м ацетоне с использованием спектрофотометра PD-303UV (APEL, Япония). Измерение и расчет концентрации пигментов проводили по стандартной методике [20].

Оценку содержания низкомолекулярных антиоксидантов в хвое осуществляли в 5-кратной биологической повторности (на усредненной пробе хвои) по стандартным методикам. Для

проведения анализа на содержание фенолов и флавоноидов использовали экстракт мелкоизмельченной хвои после суточного (24 ч) настаивания в 80 %-м этаноле. Измерение и расчет общего содержания фенолов в образцах проводили по галловой кислоте с использованием реактива Фолина-Чокалтеу [21]. Количество флавоноидов рассчитывали по рутину с использованием хлорида алюминия согласно методике [22]. Содержание аскорбиновой кислоты определяли спектрофотометрически при длине волны 265 нм [23]. Содержание фотосинтетических пигментов и антиоксидантов в хвое рассчитывали на сухую массу.

Образцы грунта отбирали на каждой ОП и в контроле с глубины 0–20 см. Основные физико-химические характеристики субстрата и почв устанавливали общепринятыми в почвоведении методами [24]. Гранулометрический состав определяли стандартным методом ситового анализа; общий органический углерод – по методу Тюрина; массовую долю щелочно-гидролизующего азота – по Корнфилдуду; содержание подвижных соединений фосфора (P_2O_5) – по Кирсанову [19]; pH анализировали потенциометрически. Обменный Ca и Mg устанавливали титрованием.

Удельную электропроводность и общее содержание солей измеряли в водной суспензии (10 г субстрата растворяли в 25 мл дистиллированной воды), используя портативный многопараметрический анализатор HI98129 Combo (Hanna Instruments GmbH, Австрия).

Полученные данные обрабатывали статистически с использованием стандартного пакета программ Microsoft Excel и StatSoft STATISTICA 12. Достоверность различий полученных результатов

определяли по непараметрическому критерию Манна–Уитни (при $p < 0,05$). Проведены дискриминантный и корреляционный анализы с использованием коэффициента ранговой корреляции Пирсона. В таблицах и на рисунках представлены средние значения и их стандартные ошибки.

Результаты и обсуждение

На основе исследований было выявлено, что субстраты изученных участков существенно варьировали по агрохимическим показателям (табл. 1). На ОП, расположенных на отвалах, pH субстрата изменялась от слабокислой (ОП 1, ОП 3) до слабощелочной (ОП 2, ОП 4). В контроле (КП) реакция среды была слабокислой. Количество Mg в субстрате отвалов (за исключением ОП 4) было больше, чем Ca. Субстраты отвалов содержали значительно меньше щелочно-гидролизующего азота и больше подвижных форм фосфора, а также характеризовались существенно меньшим количеством гигровлаги по сравнению с контролем. Самым низким содержанием гигровлаги, органического углерода и щелочно-гидролизующего азота характеризовались образцы с ОП 4.

По показателю удельной электропроводности и общему содержанию солей субстраты с ОП можно отнести к слабозасоленным (электропроводность менее 2 мСм/см) [25].

Известно, что в неблагоприятных условиях среды происходит снижение морфометрических параметров *P. sylvestris*, что является ответной реакцией растений на стресс [26–28].

Таблица 1. Агрохимические показатели субстратов

№ ОП	pH _{H₂O}	СОДЕРЖАНИЕ, г/100 г СУБСТРАТА		СОДЕРЖАНИЕ, мг/кг СУБСТРАТА		ОБЩИЙ ОРГАНИЧЕСКИЙ УГЛЕРОД, %	ГИГРОВЛАГА, %
		Ca	Mg	N	P ₂ O ₅		
1	6,45	0,094	0,208	41,1	65,4	4,0	4,69
2	7,31	0,069	0,112	35,5	31,7	1,5	2,55
3	6,83	0,092	0,170	84,0	58,4	2,6	4,39
4	8,06	0,109	0,056	11,2	69,2	0,5	1,42
КП	6,32	0,436	0,034	112,0	18,2	4,2	11,35

Анализ анатомо-морфологических параметров хвои показал, что в условиях отвалов на всех ОП у *P. sylvestris* наблюдалось достоверное ($p < 0,05$) снижение размеров хвои: длины и площади поверхности (табл. 2).

Уменьшение площади поперечного сечения хвои (в среднем в 1,5–1,6 раза), в свою очередь, было связано как с уменьшением площади центрального цилиндра (в 1,5–1,7 раза), так и с достоверным снижением площади ассимиляционных тканей – мезодермы (в среднем на 40 %) по сравнению с контролем (см. табл. 2). Выявленные изменения свидетельствуют о ксерофитизации условий произрастания в техногенных местообитаниях [7].

Важную защитную функцию у *P. sylvestris* выполняет смоловыделяющая система, отвечающая за образование и накопление смолы в смоляных ходах. Внешние условия могут оказывать существенное влияние на количество, размер смоляных ходов и интенсивность смоловыделения [29].

В хвое *P. sylvestris* в условиях отвалов (ОП 1–4) отмечено изменение параметров смоловыделяющей системы: уменьшение числа и диаметра смоляных ходов. Полученные нами данные согласуются с результатами исследований других авторов [3, 4, 6, 30].

Корреляционный анализ выявил высокое влияние агрохимического состава субстратов,

а именно: содержания Ca, Mg и гигровлаги – на длину хвои ($r_p = 0,80$; $r_p = 0,82$; $r_p = 0,83$ соответственно), площадь ее поперечного сечения ($r_p = 0,97$; $r_p = 0,97$; $r_p = 0,87$), площадь центрального цилиндра ($r_p = 0,99$; $r_p = 0,99$; $r_p = 0,87$), площадь мезодермы ($r_p = 0,96$; $r_p = 0,95$; $r_p = 0,84$) и число смоляных ходов ($r_p = 0,88$; $r_p = 0,87$; $r_p = 0,80$).

Многие авторы ранее отмечали влияние ряда факторов окружающей среды, таких как недостаток влаги, высокое содержание Mg, Ni и других металлов, на растительность, произрастающую на серпентиновых почвах [31, 32].

Толщина покровных тканей (эпидермы и гиподермы) в хвое *P. sylvestris*, произрастающей на отвалах, варьировала. Установлена высокая связь значений толщины эпидермы с показателями pH субстрата ($r_p = 0,79$). Изменения толщины гиподермы не имели однонаправленных тенденций (см. табл. 2).

Дискриминантный анализ, проведенный с использованием анатомо-морфологических параметров хвои, отделил КП от ОП 1–4 по первой дискриминантной функции с достоверностью 100 % (рис. 1). Максимальный вклад в данную функцию внесли такие параметры, как площадь поперечного сечения хвои (0,89), площадь центрального цилиндра (0,87), а также площадь мезодермы (0,77).

Таблица 2. Морфологические и анатомические характеристики хвои *P. SYLVESTRIS* на отвалах Анатольско-Шиловских месторождений асбеста

ХАРАКТЕРИСТИКИ ХВОИ	КП	ОП 1	ОП 2	ОП 3	ОП 4
Длина хвои, см	5,62±0,09с	4,47±0,06b	3,89±0,04а	3,80±0,02а	2,86±0,04а
Площадь поверхности хвои, мм ²	241,04±1,47d	142,58±2,76с	147,30±1,17с	114,60±2,24b	101,72±1,01а
Площадь поперечного сечения хвои, мм ²	1,09±0,01d	0,69±0,02b	0,64±0,01а	0,65±0,02b	0,75±0,02с
Площадь центрального цилиндра, мм ²	0,28±0,00с	0,17±0,01ab	0,17±0,00а	0,17±0,01ab	0,18±0,00b
Толщина эпидермы, мкм	19,32±0,24b	18,14±0,25а	18,08±0,21а	19,42±0,31b	20,87±0,45с
Толщина гиподермы, мкм	12,56±0,21с	10,06±0,16а	12,20±0,15bc	13,03±0,20с	11,68±0,30b
Число смоляных ходов, шт.	9,9±0,17с	8,23±0,26b	7,05±0,17а	6,94±0,34а	8,05±0,21b
Диаметр смоляных ходов, мкм	47,19±0,69с	46,73±1,09bc	40,54±1,12а	41,43±1,30а	44,45±1,47b
Площадь мезодермы, мм ²	0,73±0,01с	0,42±0,01а	0,42±0,01а	0,45±0,02а	0,51±0,01b

Примечание. Разные буквы в строках (а, b, c, d) указывают на достоверные различия изученных параметров между исследованными площадками при уровне значимости $p < 0,05$.

Во всех образцах хвои *P. sylvestris* с отвалов выявлено низкое содержание азота и фосфора (рис. 2). По данным А.Я. Орлова и С.П. Кошелькова [33], оптимальная концентрация азота в хвое *P. sylvestris* находится в пределах 1,60–2,40 %, фосфора – 0,10–0,15 %. Результаты анализа показали, что в образцах хвои с ОП 1–4 содержание азота в среднем составляло 1,10 %, что в 1,6 раза ниже, чем в контроле (1,90 %). Несмотря на то что фосфора в субстрате отвалов было больше, чем в контроле, его количество в хвое *P. sylvestris* с ОП 1–4 (0,06–0,08 %) в среднем в 2,5 раза меньше, чем с КП (0,19 %). Известно, что подвижность и, соответственно, доступность соединений фосфора растениям зависят от реакции среды, гранулометрического, минералогического состава и количества органического вещества в почве [34]. Корреляционный анализ выявил достоверно значимую связь между содержанием азота и фосфора в хвое и количеством Са ($r_p = 0,99$; $r_p = 0,99$ соответственно), Mg ($r_p = 0,99$; $r_p = 0,98$) и гигровлаги ($r_p = 0,99$; $r_p = 0,98$) и высокую связь ($r_p = 0,74$; $r_p = 0,76$) с содержанием азота в субстратах с ОП и КП.

Отмеченные закономерности по накоплению биогенных элементов в хвое *P. sylvestris* согласуются с данными, полученными нами ранее [18, 28], и с результатами исследований других авторов, отмечающих дисбаланс макроэлементов в хвое *P. sylvestris*, произрастающей на техногенно загрязненных территориях [13, 35–37].

Процесс фотосинтеза играет важнейшую роль в обеспечении роста, развития, а также накопления биомассы растительных организмов. Основными факторами окружающей среды, влияющими на фотосинтетическую деятельность растений, являются свет, температура, концентрация углекислоты в атмосфере, водообеспеченность и минеральный состав почв. Не менее важную роль в процессе фотосинтеза играют эндогенные факторы, такие как внутренняя организация ассимиляционного аппарата листа, содержание фотосинтетических пигментов, активность РуБисКо и других ферментов, участвующих в реакциях световых и темновых фаз.

Пигментный аппарат является одним из основных факторов, определяющих фотосинтетическую

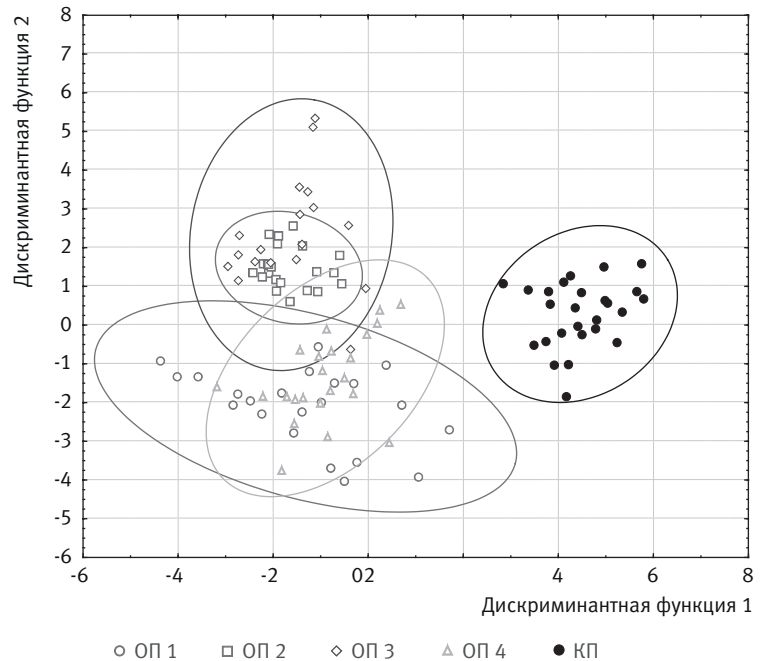


Рис. 1. ДИСКРИМИНАНТНЫЙ АНАЛИЗ ХВОИ *P. SYLVESTRIS* ПО АНАТОМИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ НА ОТВАЛАХ АНАТОЛЬСКО-ШИЛОВСКОГО МЕСТОРОЖДЕНИЯ АСБЕСТА ($F(32,366) = 23,362$; $P < 0,00001$)

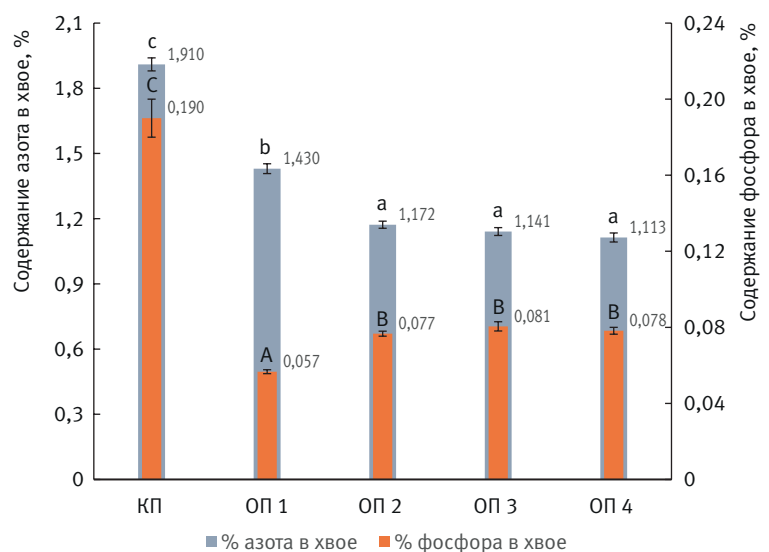


Рис. 2. СОДЕРЖАНИЕ АЗОТА И ФОСФОРА В ХВОЕ *P. SYLVESTRIS*, ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ НА ОТВАЛАХ АНАТОЛЬСКО-ШИЛОВСКИХ МЕСТОРОЖДЕНИЙ АСБЕСТА
 РАЗНЫЕ БУКВЫ УКАЗЫВАЮТ НА ДОСТОВЕРНЫЕ РАЗЛИЧИЯ ПО СОДЕРЖАНИЮ АЗОТА (a, b, c) И ФОСФОРА (A, B, C) В ХВОЕ *P. SYLVESTRIS* С РАЗНЫХ ПЛОЩАДОК ПРИ УРОВНЕ ЗНАЧИМОСТИ $P < 0,05$

способность растений, поскольку хлорофиллы и каротиноиды служат компонентами электротранспортной цепи мембран тилакоидов хлоропластов.

Молекулы хлорофиллов входят в состав реакционных центров фотосистем и непосредственно участвуют в таких важнейших стадиях фотосинтеза, как поглощение световой энергии и преобразование ее в фотохимических реакциях. Для световых фаз фотосинтеза существенна и роль антенных пигментов, так как они обеспечивают направленный и усиленный поток энергии возбуждения на хлорофилл *a*. Крайне важна также функция каротиноидов как антиоксидантов, препятствующих деструкции основных пигментов в условиях окислительного стресса, который нередко возникает в условиях высокой инсоляции, а также при воздействии других неблагоприятных факторов среды [38].

Известно, что пигментный комплекс *P. sylvestris* чувствителен к неблагоприятным факторам среды. В условиях загрязнения содержание пигментов в хвое снижается в результате их деградации или нарушения синтеза [39, 40]. В связи с этим уровень содержания фотосинтетических пигментов можно рассматривать как один из показателей устойчивости растений.

Результаты определения содержания пигментов в хвое *P. sylvestris*, произрастающей на отвалах (ОП 1–4) и КП, представлены на рис. 3.

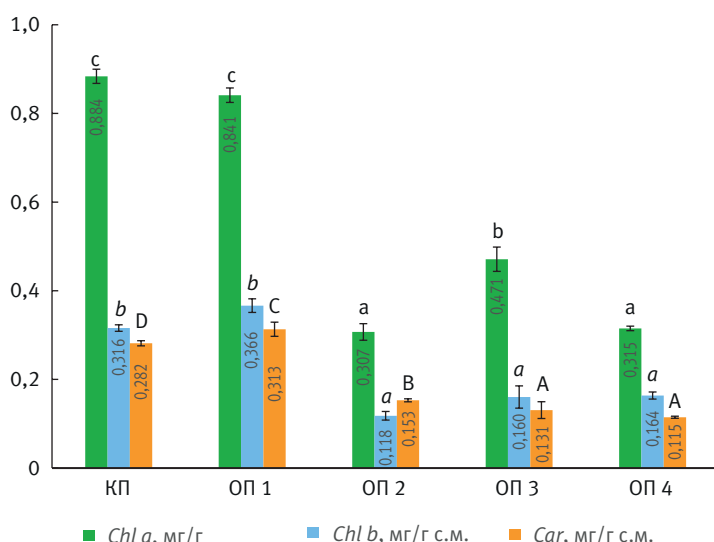


Рис. 3. СОДЕРЖАНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ И КАРОТИНОИДОВ В ХВОЕ *P. SYLVESTRIS*, ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ НА ОТВАЛАХ АНАТОЛЬСКО-ШИЛОВСКИХ МЕСТОРОЖДЕНИЙ АСБЕСТА

РАЗНЫЕ БУКВЫ УКАЗЫВАЮТ НА ДОСТОВЕРНЫЕ РАЗЛИЧИЯ ПО СОДЕРЖАНИЮ *Chl a* (a, b, c), *Chl b* (a, b) И *Car* (A, B, C, D) МЕЖДУ ИССЛЕДОВАНЫМИ ПЛОЩАДКАМИ ПРИ УРОВНЕ ЗНАЧИМОСТИ $P < 0,05$

Установлено, что в хвое *P. sylvestris*, произрастающей на ОП 2–4, содержание хлорофилла *a* (0,29–0,51 мг/г) и хлорофилла *b* (0,10–0,18 мг/г) было достоверно меньше, чем в контроле (0,86 мг/г и 0,31 мг/г соответственно). Анализ содержания каротиноидов также показал, что в хвое *P. sylvestris* на ОП 2–4 их концентрация (0,11–0,14 мг/г) достоверно снижается в сравнении с аналогичным показателем у *P. sylvestris* в условиях контроля (0,28 мг/г). В хвое с ОП 1 содержание хлорофиллов *a* и *b* (0,87 мг/г и 0,37 мг/г) и каротиноидов (0,31 мг/г) не отличалось от контроля, что, вероятно, связано с более высоким содержанием гигровлаги и общего углерода в субстрате данного участка, а также с более низкими значениями pH по сравнению с другими ОП.

Корреляционный анализ продемонстрировал достоверно значимую связь пигментного комплекса хвои *P. sylvestris* и агрохимических свойств субстрата, а именно: положительную связь содержания зеленых пигментов (*Chl a* и *Chl b*) и каротиноидов с содержанием в субстрате органического углерода ($r_p = 0,96$; $r_p = 0,84$; $r_p = 0,91$); и отрицательную связь с величиной pH ($r_p = -0,88$; $r_p = -0,73$; $r_p = -0,83$).

Снижение концентрации пигментов в хвое *P. sylvestris*, произрастающей в условиях высоких антропогенных нагрузок, показано и в исследованиях других авторов [10, 11, 39–41].

Как известно, неблагоприятные условия среды активируют у растений синтез метаболитов, осуществляющих антиоксидантные функции. Согласно данным С.А. Шавнина с соавт. [42], у *P. sylvestris* в условиях значительного техногенного загрязнения происходит повышение активности синтеза фенольных соединений, в том числе флавоноидов. Активация синтеза низкомолекулярных антиоксидантов в хвое *P. sylvestris* в ответ на антропогенное загрязнение среды отмечена и в работах других авторов [13]. Отмечается также, что уровень антиоксидантов в тканях растений может рассматриваться в качестве маркера антропогенного стресса [43].

Наши исследования показали, что в условиях отвалов (ОП 1–4) в хвое *P. sylvestris* содержание низкомолекулярных антиоксидантов увеличилось

по сравнению с контролем (рис. 4). Так, общее содержание фенольных соединений выросло на 30 %. Доля флавоноидов от общих фенольных соединений на КП составляла 18 %, а на отвалах (ОП 1–4) – 36 %.

Содержание в хвое аскорбиновой кислоты у *P. sylvestris* на всех ОП (6,69–8,52 мг/г сухого веса) было выше по сравнению с контролем (5,00 мг/г сухого веса), что, вероятно, связано с активацией синтеза данного антиоксиданта в условиях техногенного стресса. Максимальное (в 1,7 раза) увеличение концентрации аскорбиновой кислоты было отмечено у растений на ОП 4. Корреляционный анализ выявил высокую достоверно значимую отрицательную связь между уровнем накопления аскорбиновой кислоты в хвое и такими характеристиками субстрата, как содержание азота ($r_p = -0,95$) и гигровлаги ($r_p = -0,97$), и положительную связь с величиной рН ($r_p = 0,88$). Данный факт свидетельствует о том, что синтез аскорбиновой кислоты в хвое *P. sylvestris* активировался при недостатке азота и влаги в субстрате, а также в условиях щелочной среды.

Выводы

В хвое *P. sylvestris*, произрастающей на отвалах Анатолюско-Шилловских месторождений асбеста, выявлены видоспецифические морфолого-анатомические изменения. В условиях отвалов происходило снижение длины и площади ассимилирующей поверхности хвои, а также уменьшение площади поперечного среза хвои, центрального цилиндра, мезодермы, числа и площади смоляных ходов. Снижение анатомо-морфологических показателей хвои у *P. sylvestris* можно рассматривать как процесс адаптации, направленный на сохранение влаги и повышение устойчивости вида к неблагоприятным условиям.

В хвое *P. sylvestris* с отвалов наблюдалось достоверное снижение содержания общего азота и фосфора, а также фотосинтетических пигментов по сравнению с контрольными растениями из естественного лесного фитоценоза.

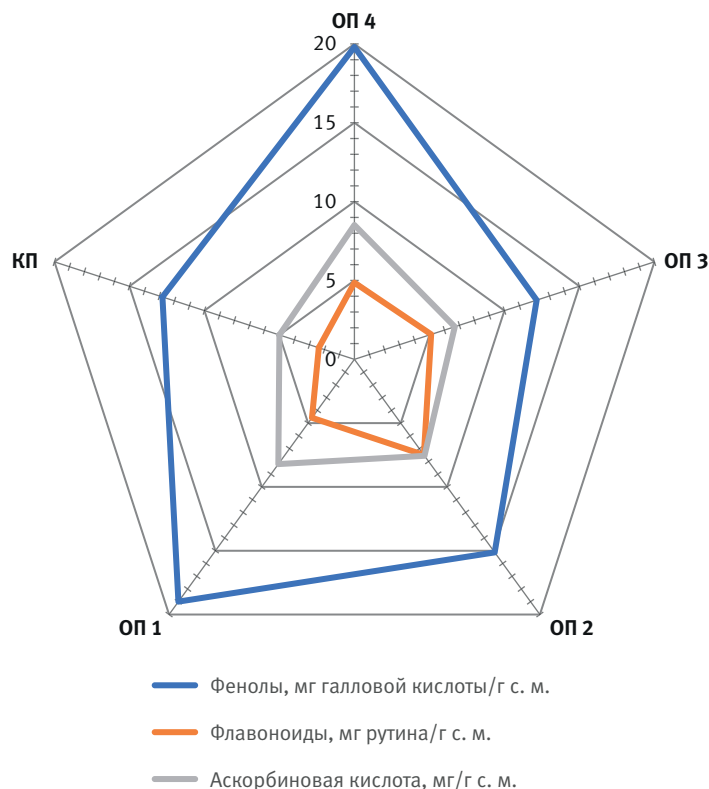


Рис. 4. СОДЕРЖАНИЕ НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ АНТИОКСИДАНТОВ В ХВОЕ *P. SYLVESTRIS*, ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ НА ОТВАЛАХ АНАТОЛЮСКО-ШИЛЛОВСКИХ МЕСТОРОЖДЕНИЙ АСБЕСТА

В неблагоприятных условиях асбестовых отвалов в хвое *P. sylvestris* выявлено увеличение синтеза низкомолекулярных антиоксидантов, таких как аскорбиновая кислота, фенолы, в том числе флавоноиды.

Показано, что достоверно значимое влияние на морфофизиологические параметры хвои *P. sylvestris* оказывало содержание гигровлаги, Са, Mg и органического углерода в субстрате отвалов.

Проведенные комплексные исследования *P. sylvestris* свидетельствуют, что используемые методы дают возможность выявлять анатомо-морфологические и биохимические изменения хвои в техногенно нарушенных местообитаниях, что позволяет рекомендовать данные методики для целей биомониторинга.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках выполнения государственного задания УрФУ FEUZ-2023-0019.

Список источников

1. Bolshakov, V. Biological recultivation : ural approach / V. Bolshakov, T. Chibrik // Science in Russia. – 2007. – № 3(159). – P. 106–112.
2. Кизеев, А.Н. Изменения морфологических и физиолого-биохимических показателей хвои сосны обыкновенной в условиях аэротехногенного загрязнения / А.Н. Кизеев // Молодой учёный. – 2011. – Т. I. – № 3(26). – С. 120–127.
3. Цандекова, О.Л. Анатомические и морфометрические характеристики *Pinus sylvestris* L., произрастающей на техногенно нарушенных землях угольного разреза «Кедровский» / О.Л. Цандекова, Е.Ю. Колмогорова // Вестник Алтайского ГАУ. – 2013. – № 10(108). – С. 59–63.
4. Цандекова, О.Л. Анатомио-морфологические перестройки ассимиляционного аппарата древесных растений, произрастающих в условиях породного отвала Кедровского угольного разреза / О.Л. Цандекова, О.М. Легощина // Известия Самарского научного центра РАН. – 2017. – Т. 19. – № 5. – С. 106–110.
5. Папина, О.Н. Влияние урбанизированной среды на покровные ткани и содержание воды в хвое видов семейства Pinaceae Lindl. / О.Н. Папина, Р.О. Собчак, Т.П. Астафурова // Вестник Томского гос. ун-та. Серия «Биология». – 2013. – № 3(23). – С. 152–161.
6. Морфолого-анатомические особенности хвои сосны обыкновенной под влиянием промышленных выбросов города Красноярск / Л.Н. Скрипальщикова, И.А. Днепровский, В.В. Стасова, М.А. Пляшечник, Н.В. Грешилова, О.В. Калугина // Сибирский лесной журнал. – 2016. – № 3. – С. 46–56.
7. Галдина, Т.Е. Влияние генетических и экологических факторов на анатомио-морфологические показатели хвои / Т.Е. Галдина, Е.П. Хазова // Успехи современного естествознания. – 2019. – № 4. – С. 7–13.
8. Подрост сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на отвалах месторождения хризотил-асбеста / Ю.В. Зарипов, С.В. Залесов, Е.С. Залесова, А.С. Попов, Е.П. Платонов, Н.И. Стародубцева // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2021. – № 5. – С. 22–33. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-5-22-33.
9. Махнева, С.Г. Качество пыльцы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в зоне действия выбросов АО «Карабашмедь» / С.Г. Махнева, С.Л. Менщиков // Лесной вестник. Forestry Bulletin. – 2021. – Т. 25. – № 1. – С. 32–44. DOI: 10.18698/2542-1468-2021-1-32-44.
10. Кулагин, А.Ю. Особенности содержания фотосинтетических пигментов в хвое сосны обыкновенной в условиях нефтяного загрязнения / А.Ю. Кулагин, Р.И. Шаяхметова // Известия Самарского научного центра РАН. – 2016. – Т. 18. – № 2(2). – С. 434–437.
11. Changes in nutrition and pigment complex in pine (*Pinus sylvestris* L.) needles under technogenic pollution in Irkutsk region, Russia / Т.А. Mikhailova, L.V. Afanasieva, O.V. Kalugina, O.V. Shergina, E.N. Taranenko // Journal of Forest Research. – 2017. – V. 22. – № 6. – P. 386–392. DOI: 10.1080/13416979.2017.1386020.
12. Шарова, Е.И. Антиоксиданты растений : учеб. пособие / Е.И. Шарова. – Санкт-Петербург : изд-во С.-Петербург. ун-та, 2016. – 140 с.
13. Kalugina, O.V. Biochemical adaptation of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) to technogenic pollution / O.V. Kalugina, T.A. Mikhailova, O.V. Shergina // Contemp. Probl. Ecol. – 2018. – № 11. – P. 79–88. DOI: 10.1134/S1995425518010043.
14. Коршиков, И.И. Адаптация растений к условиям техногенно загрязненной среды / И.И. Коршиков. – Киев : Наукова думка, 1996. – 238 с.
15. Шакиров, А.В. Физико-географическое районирование Урала / А.В. Шакиров. – Екатеринбург : УрО РАН, 2011. – 617 с.
16. Янин, Е.П. Асбестоносные площади и горные породы как природные источники поступления асбестовой пыли в окружающую среду / Е.П. Янин // Научные и технические аспекты охраны окружающей среды. – 2013. – № 5. – С. 18–47.
17. Forest phytocoenoses formation on serpentine dumps of asbestos deposit, Middle Urals, Russia / N.V. Lukina, E.I. Filimonova, M.A. Glazyrina, A.P. Uchaev, M.G. Maleva, G.G. Borisova // Forestry ideas. – 2022. – V. 28. – № 1(63). – P. 112–125.

18. Anatomical and Morphological Features of *Pinus sylvestris* Growing on the Dumps of the Mining Industry in the Middle Urals / N.V. Lukina, D.B. Bazhin, E.I. Filimonova, M.A. Glazyrina, G.G. Borisova, A. Ghanem // AIP Conference Proceedings. – 2021. – V. 2388. – P. 020019-1–020019-5. DOI: 10.1063/5.0068489.
19. A comparative study of *Epipactis atrorubens* in two different forest communities of the Middle Urals, Russia / E. Filimonova, N. Lukina, M. Glazyrina, G. Borisova, A. Kumar, Tripti, M. Maleva // Journal of Forestry Research. – 2020. – № 31(6). – P. 2111–2120. DOI: 10.1007/s11676-019-01010-y.
20. Lichtenthaler, H.K. Chlorophylls and carotenoids : pigments of photosynthetic biomembranes / H.K. Lichtenthaler // Methods in Enzymology. – 1987. – V. 148. – P. 350–382.
21. Singleton, V.L. Analysis of total phenols and other oxidation substrates and antioxidants by means of Folin–Ciocalteu reagent / V.L. Singleton, R. Orthofer, R.M. Lamuela-Raventos // Methods in Enzymology. – 1999. – V. 299. – P. 152–178.
22. Estimation of total flavonoid content in propolis by two complementary colorimetric methods / C.-C. Chang, M.-H. Yang, H.-M. Wen, J.-C. Chern // Journal of Food and Drug Analysis. – 2002. – V. 10. – № 3. – P. 178–182.
23. Методы оценки антиоксидантного статуса растений : учеб.-метод. пособие / Г.Г. Борисова, М.Г. Малева, Г.Ф. Некрасова, Н.В. Чукина ; отв. ред. Н.В. Чукина. – Екатеринбург : изд-во Урал. ун-та, 2012. – 72 с.
24. Аринушкина, Е.В. Руководство по химическому анализу почв / Е.В. Аринушкина. – Москва : изд-во МГУ, 1970. – 487 с.
25. Поздняков, А.И. Электрические параметры почв и почвообразование / А.И. Поздняков // Почвоведение. – 2008. – № 10. – С. 1188–1197.
26. Колясникова, Н.Л. Влияние аэротехногенного загрязнения на морфологические и эмбриологические признаки сосны обыкновенной / Н.Л. Колясникова, Т.Д. Карнажицкая, К.А. Паршакова // Вестник Удмуртского ун-та. Серия «Биология. Науки о Земле». – 2011. – № 2. – С. 31–35.
27. Григоренко, А.В. Морфометрические параметры хвои, элементный состав хвои и компонентный состав эфирного масла *Pinus sylvestris* L. Минусинского бора в условиях антропогенного загрязнения / А.В. Григоренко, А.И. Грибов // Вестник Пермского ун-та. – 2015. – Вып. 4. – С. 359–365.
28. Морфофизиологические особенности *Pinus sylvestris* L. в искусственных насаждениях на дражном отвале после золотодобычи. – Текст : электронный / Н.В. Лукина, Н.В. Чукина, Е.И. Филимонова, М.А. Глазырина, А.П. Учаев, Г.Г. Борисова // Лесохозяйственная информация. – 2022. – № 3. – С. 145–157. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2022.3.13. – Режим доступа: URL: <http://lhi.vniilm.ru>.
29. Морфолого-анатомические характеристики и пигментный состав хвои сосны обыкновенной в зеленых насаждениях г. Красноярск / В.В. Стасова, Л.Н. Скрипальщикова, Н.В. Астраханцева, А.П. Барченков // Сибирский лесной журнал. – 2022. – № 2. – С. 3–10.
30. Егорова, Н.Н. Изменчивость признаков анатомического строения ассимиляционного аппарата и проводящих корней сосны обыкновенной в экстремальных лесорастительных условиях / Н.Н. Егорова, А.А. Кулагин // Известия Оренбургского ГАУ. – 2014. – № 6(50). – С. 52–54.
31. Serpentine Geocology of Western North America / E.B. Alexander, R.G. Coleman, T. Keeler-Wolf, S. Harrison. – NY : Oxford University Press, 2007. – 512 p.
32. Brady, K.U. Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils / K.U. Brady, A.R. Kruckeberg, H.D. Bradshaw // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. – 2005. – V. 36. – P. 243–266.
33. Орлов, А.Я. Почвенная экология сосны / А.Я. Орлов, С.П. Кошельков. – Москва : Наука, 1971. – 323 с.
34. Бережнов, Д.И. Влияние применения удобрений и мелиорантов на содержание различных форм фосфора в чернозёме выщелоченном в условиях длительного стационарного опыта / Д.И. Бережнов, Е.С. Гасанова, К.Е. Стекольников // Вестник Воронежского гос. аграрного ун-та. – 2020. – № 4(67). – С. 183–197. DOI: 10.17238/issn2071-2243.2020.4.183.
35. Mandre, M. Vertical gradients of mineral elements in *Pinus sylvestris* crown in alkalisied soil / M. Mandre // Environmental Monitoring and Assessment. – 2009. – V. 159. – № 1–4. – P. 111–124. DOI: 10.1007/s10661-008-0616-8.

36. Элементный состав хвои и морфометрические параметры сосны обыкновенной в условиях атмосферного промышленного загрязнения в Западном Забайкалье / Л.В. Афанасьева, В.К. Кашин, А.С. Плешанов, Т.А. Михайлова, Н.С. Бережная // Хвойные бореальные зоны. – 2004. – Вып. 2. – С. 112–121.
37. Pietrzykowski, M. Scots pine needles macronutrient (N, P, K, CA, MG, and S) supply at different reclaimed mine soil substrates – As an indicator of the stability of developed forest ecosystems / M. Pietrzykowski, B. Woś, N. Haus // Environmental Monitoring and Assessment. – 2013. – V. 185. – № 9. – P. 7445–7457. DOI: 10.1007/s10661-013-3111-9.
38. Маока, Т. Carotenoids as natural functional pigments / Т. Маока // Journal of Natural Medicines. – 2020. – V. 74. – P. 1–16. DOI: 10.1007/s11418-019-01364-x.
39. Титова, Н.М. Реакция пигментной системы сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на загрязнение окружающей среды / Н.М. Титова // Вестник КрасГАУ. – 2013. – № 10. – С. 122–126.
40. Филимонова, М.В. Пигментный аппарат *Pinus sylvestris* L. Барсовой горы в зависимости от загрязнения среды обитания / М.В. Филимонова, И.В. Кравченко, С.Н. Русак // Хвойные бореальной зоны. – 2013. – Т. XXXI. – № 3–4. – С. 82–88.
41. Различия в акклимационных стратегиях сосны обыкновенной и ели сибирской на загрязнение воздушной среды / Н.В. Пахарькова, О.П. Калякина, А.А. Шубин, Ю.С. Григорьев, С.В. Пахарьков, Г.А. Сорокина // Хвойные бореальной зоны. – 2010. – Т. XXVII. – № 3–4. – С. 232–237.
42. Шавнин, С.А. Влияние урбанизации на состав и содержание фенольных соединений в хвое сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) / С.А. Шавнин, Е.В. Колтунов, М.И. Яковлева // Современные проблемы науки и образования. – 2014. – № 6. – С. 1451–1461.
43. Accumulation of heavy metals and antioxidant responses in *Pinus sylvestris* L. needles in polluted and non-polluted sites / M. Kandziora-Ciupa, R. Ciepał, A. Nadgórska-Socha, G. Barczyk // Ecotoxicology. – 2016. – № 25(5). – P. 970–981. DOI: 10.1007/s10646-016-1654-6.

References

1. Bolshakov, V. Biological recultivation : ural approach / V. Bolshakov, T. Chibrik // Science in Russia. – 2007. – № 3(159). – P. 106–112.
2. Kizeev, A.N. Izmeneniya morfologicheskikh i fiziologo-biohimicheskikh pokazatelej hvoi sosny obyknovenoj v usloviyah aerotekhnogennogo zagryazneniya / A.N. Kizeev // Molodoj uchyonyj. – 2011. – Т. I. – № 3(26). – S. 120–127.
3. Candekova, O.L. Anatomicheskie i morfometricheskie harakteristiki *Pinus sylvestris* L., proizrastayushchej na tekhnogенно narushennyh zemlyah ugol'nogo razreza «Kedrovskij» / O.L. Candekova, E.Yu. Kolmogorova // Vestnik Altajskogo GAU. – 2013. – № 10(108). – S. 59–63.
4. Candekova, O.L. Anato-morfologicheskie perestrojki assimilyacionnogo apparata drevesnyh rastenij, proizrastayushchih v usloviyah porodnogo otvala Kedrovskogo ugol'nogo razreza / O.L. Candekova, O.M. Legoshchina // Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN. – 2017. – Т. 19. – № 5. – S. 106–110.
5. Papina, O.N. Vliyanie urbanizirovannoj sredy na pokrovnye tkani i sodержanie vody v hvoe vidov semejstva Pinaceae Lindl. / O.N. Papina, R.O. Sobchak, T.P. Astafurova // Vestnik Tomskogo gos. un-ta. Seriya «Biologiya». – 2013. – № 3(23). – S. 152–161.
6. Morfologo-anatomicheskie osobennosti hvoi sosny obyknovenoj pod vliyaniem promyshlennyh vybrosov goroda Krasnoyarska / L.N. Skripal'shchikova, I.A. Dneprovskij, V.V. Stasova, M.A. Plyashechnik, N.V. Greshilova, O.V. Kalugina // Sibirskij lesnoj zhurnal. – 2016. – № 3. – S. 46–56.
7. Galdina, T.E. Vliyanie geneticheskikh i ekologicheskikh faktorov na anatomo-morfologicheskie pokazateli hvoi / T.E. Galdina, E.P. Hazova // Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya. – 2019. – № 4. – S. 7–13.

8. Podrost sosny obyknovnoy (*Pinus sylvestris* L.) na otvalah mestorozhdeniya hrizotil-asbesta / Yu.V. Zaripov, S.V. Zalesov, E.S. Zalesova, A.S. Popov, E.P. Platonov, N.I. Starodubceva // Izvestiya vysshih uchebnykh zavedenij. Lesnoj zhurnal. – 2021. – № 5. – S. 22–33. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-5-22-33.
9. Mahneva, S.G. Kachestvo pyl'cy sosny obyknovnoy (*Pinus sylvestris* L.) v zone dejstviya vybrosov AO «Karabashmed'» / S.G. Mahneva, S.L. Menshchikov // Lesnoj vestnik. Forestry Bulletin. – 2021. – T. 25. – № 1. – S. 32–44. DOI: 10.18698/2542-1468-2021-1-32-44.
10. Kulagin, A.Yu. Osobennosti sodержaniya fotosinteticheskikh pigmentov v hvoe sosny obyknovnoy v usloviyah neftyanogo zagryazneniya / A.Yu. Kulagin, R.I. Shayahmetova // Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra RAN. – 2016. – T. 18. – № 2(2). – S. 434–437.
11. Changes in nutrition and pigment complex in pine (*Pinus sylvestris* L.) needles under technogenic pollution in Irkutsk region, Russia / T.A. Mikhailova, L.V. Afanasieva, O.V. Kalugina, O.V. Shergina, E.N. Taranenko // Journal of Forest Research. – 2017. – V. 22. – № 6. – P. 386–392. DOI: 10.1080/13416979.2017.1386020.
12. Sharova, E.I. Antioksidanty rastenij : ucheb. posobie / E.I. Sharova. – Sankt-Peterburg : izd-vo S.-Peterb. un-ta, 2016. – 140 s.
13. Kalugina, O.V. Biochemical adaptation of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) to technogenic pollution / O.V. Kalugina, T.A. Mikhailova, O.V. Shergina // Contemp. Probl. Ecol. – 2018. – № 11. – P. 79–88. DOI: 10.1134/S1995425518010043.
14. Korshikov, I.I. Adaptaciya rastenij k usloviyam tekhnogenno zagryaznennoj sredy / I.I. Korshikov. – Kiev : Naukova dumka, 1996. – 238 s.
15. Shakirov, A.V. Fiziko-geograficheskoe rajonirovanie Urala / A.V. Shakirov. – Ekaterinburg : UrO RAN, 2011. – 617 s.
16. Yanin, E.P. Asbestonosnye ploschadi i gornye porody kak prirodnye istochniki postupleniya asbestovoj pyli v okruzhayushchuyu sredy / E.P. Yanin // Nauchnye i tekhnicheskie aspekty ohrany okruzhayushchej sredy. – 2013. – № 5. – S. 18–47.
17. Forest phytocoenoses formation on serpentine dumps of asbestos deposit, Middle Urals, Russia / N.V. Lukina, E.I. Filimonova, M.A. Glazyrina, A.P. Uchaev, M.G. Maleva, G.G. Borisova // Forestry ideas. – 2022. – V. 28. – № 1(63). – P. 112–125.
18. Anatomical and Morphological Features of *Pinus sylvestris* Growing on the Dumps of the Mining Industry in the Middle Urals / N.V. Lukina, D.B. Bazhin, E.I. Filimonova, M.A. Glazyrina, G.G. Borisova, A. Ghanem // AIP Conference Proceedings. – 2021. – V. 2388. – P. 020019-1–020019-5. DOI: 10.1063/5.0068489.
19. A comparative study of *Epipactis atrorubens* in two different forest communities of the Middle Urals, Russia / E. Filimonova, N. Lukina, M. Glazyrina, G. Borisova, A. Kumar, Tripti, M. Maleva // Journal of Forestry Research. – 2020. – № 31(6). – P. 2111–2120. DOI: 10.1007/s11676-019-01010-y.
20. Lichtenthaler, H.K. Chlorophylls and carotenoids : pigments of photosynthetic biomembranes / H.K. Lichtenthaler // Methods in Enzymology. – 1987. – V. 148. – P. 350–382.
21. Singleton, V.L. Analysis of total phenols and other oxidation substrates and antioxidants by means of Folin–Ciocalteu reagent / V.L. Singleton, R. Orthofer, R.M. Lamuela-Raventos // Methods in Enzymology. – 1999. – V. 299. – P. 152–178.
22. Estimation of total flavonoid content in propolis by two complementary colorimetric methods / C.-C. Chang, M.-H. Yang, H.-M. Wen, J.-C. Chern // Journal of Food and Drug Analysis. – 2002. – V. 10. – № 3. – P. 178–182.
23. Metody ocenki antioksidantnogo statusa rastenij : ycheb.-metod. posobie / G.G. Borisova, M.G. Maleva, G.F. Nekrasova, N.V. Chukina ; otv. red. N.V. Chukina. – Ekaterinburg : izd-vo Ural. un-ta, 2012. – 72 s.
24. Arinushkina, E.V. Rukovodstvo po himicheskomu analizu pochv / E.V. Arinushkina. – Moskva : izd-vo MGU, 1970. – 487 s.
25. Pozdnyakov, A.I. Elektricheskie parametry pochv i pochvoobrazovanie / A.I. Pozdnyakov // Pochvovedenie. – 2008. – № 10. – S. 1188–1197.
26. Kolyasnikova, N.L. Vliyaniye aerotekhnogennoy zagryazneniya na morfologicheskie i embriologicheskie priznaki sosny obyknovnoy / N.L. Kolyasnikova, T.D. Karnazhickaya, K.A. Parshakova // Vestnik Udmurtskogo un-ta. Seriya «Biologiya. Nauki o Zemle». – 2011. – № 2. – S. 31–35.

27. Grigorenko, A.V. Morfometricheskie parametry hvoi, elementnyj sostav hvoi i komponentnyj sostav efirnogo masla *Pinus sylvestris* L. Minusinskogo bora v usloviyah antropogennoho zagryazneniya / A.V. Grigorenko, A.I. Gribov // Vestnik Permskogo un-ta. – 2015. – Vyp. 4. – S. 359–365.
28. Morfofiziologicheskie osobennosti *Pinus sylvestris* L. v iskusstvennyh nasazhdeniyah na drazhnom otvale posle zolotodobychi. – Tekst : elektronnyj / N.V. Lukina, N.V. Chukina, E.I. Filimonova, M.A. Glazyrina, A.P. Uchaev, G.G. Borisova // Lesohozyajstvennaya informaciya. – 2022. – № 3. – S. 145–157. DOI 10.24419/LHI.2304-3083.2022.3.13. – Rezhim dostupa: URL: <http://lhi.vniilm.ru>.
29. Morfologo-anatomicheskie karakteristiki i pigmentnyj sostav hvoi sosny obyknovnohoj v zelenykh nasazhdeniyah g. Krasnoyarska / V.V. Stasova, L.N. Skripal'shchikova, N.V. Astrahanceva, A.P. Barchenkov // Sibirskij lesnoj zhurnal. – 2022. – № 2. – S. 3–10.
30. Egorova, N.N. Izmenchivost' priznakov anatomicheskogo stroeniya assimilyacionnogo apparata i provodyashchih kornej sosny obyknovnohoj v ekstremal'nykh lesorastitel'nykh usloviyah / N.N. Egorova, A.A. Kulagin // Izvestiya Orenburgskogo GAU. – 2014. – № 6(50). – S. 52–54.
31. Serpentine Geocology of Western North America / E.B. Alexander, R.G. Coleman, T. Keeler-Wolf, S. Harrison. – NY : Oxford University Press, 2007. – 512 p.
32. Brady, K.U. Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils / K.U. Brady, A.R. Kruckeberg, H.D. Bradshaw // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. – 2005. – V. 36. – P. 243–266.
33. Orlov, A.Ya. Pochvennaya ekologiya sosny / A.Ya. Orlov, S.P. Koshe'kov. – Moskva : Nauka, 1971. – 323 s.
34. Berezhnov, D.I. Vliyanie primeneniya udobrenij i meliorantov na sodержanie razlichnykh form fosfora v chernozyome vshchelochennom v usloviyah dlitel'nogo stacionarnogo opyta / D.I. Berezhnov, E.S. Gasanova, K.E. Stekol'nikov // Vestnik Voronezhskogo gos. agrarnogo un-ta. – 2020. – № 4(67). – S. 183–197. DOI: 10.17238/issn2071-2243.2020.4.183.
35. Mandre, M. Vertical gradients of mineral elements in *Pinus sylvestris* crown in alkalised soil / M. Mandre // Environmental Monitoring and Assessment. – 2009. – V. 159. – № 1–4. – P. 111–124. DOI: 10.1007/s10661-008-0616-8.
36. Elementnyj sostav hvoi i morfometricheskie parametry sosny obyknovnohoj v usloviyah atmosfernogo promyshlennogo zagryazneniya v Zapadnom Zabajkal'e / L.V. Afanas'eva, V.K. Kashin, A.S. Pleshanov, T.A. Mihajlova, N.S. Berezhnaya // Hvojnye boreal'nye zony. – 2004. – Vyp. 2. – S. 112–121.
37. Pietrzykowski, M. Scots pine needles macronutrient (N, P, K, CA, MG, and S) supply at different reclaimed mine soil substrates – As an indicator of the stability of developed forest ecosystems / M. Pietrzykowski, B. Woś, N. Haus // Environmental Monitoring and Assessment. – 2013. – V. 185. – № 9. – P. 7445–7457. DOI: 10.1007/s10661-013-3111-9.
38. Maoka, T. Carotenoids as natural functional pigments / T. Maoka // Journal of Natural Medicines. – 2020. – V. 74. – P. 1–16. DOI: 10.1007/s11418-019-01364-x.
39. Titova, N.M. Reakciya pigmentnoj sistemy sosny obyknovnohoj (*Pinus sylvestris* L.) na zagryaznenie okruzhayushchej sredy / N.M. Titova // Vestnik KrasGAU. – 2013. – № 10. – S. 122–126.
40. Filimonova, M.V. Pigmentnyj apparat *Pinus sylvestris* L. Barsovoj gory v zavisimosti ot zagryazneniya sredy obitaniya / M.V. Filimonova, I.V. Kravchenko, S.N. Rusak // Hvojnye boreal'nojzony. – 2013. – T. XXXI. – № 3–4. – S. 82–88.
41. Razlichiya v akklimacionnykh strategiyah sosny obyknovnohoj i eli sibirskoj na zagryaznenie vozduшной sredy / N.V. Pahar'kova, O.P. Kalyakina, A.A. Shubin, Yu.S. Grigor'ev, S.V. Pahar'kov, G.A. Sorokina // Hvojnye boreal'noj zony. – 2010. – T. XXVII. – № 3–4. – S. 232–237.
42. Shavnin, S.A. Vliyanie urbanizacii na sostav i sodержanie fenol'nykh soedinenij v hvoe sosny obyknovnohoj (*Pinus sylvestris* L.) / S.A. Shavnin, E.V. Koltunov, M.I. Yakovleva // Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya. – 2014. – № 6. – S. 1451–1461.
43. Accumulation of heavy metals and antioxidant responses in *Pinus sylvestris* L. needles in polluted and non-polluted sites / M. Kandziara-Ciupa, R. Ciepał, A. Nadgórska-Socha, G. Barczyk // Ecotoxicology. – 2016. – № 25(5). – P. 970–981. DOI: 10.1007/s10646-016-1654-6.