УДК 574.24 DOI: 10.14258/pbssm.2026053

Особенности роста и функциональные параметры хвои *Pinus sylvestris* L. на ювенильной стадии развития при естественном возобновлении на золоотвале Рефтинской ГРЭС

Growth parameters and leaf functional traits of *Pinus sylvestris* L. at the juvenile stage of regenerating at the ash dump of the Reftinskaya power station

Калашникова И. В., Мигалина С. В., Юдина П. К., Ронжина Д. А.

Kalashnikova I. V., Migalina S. V., Yudina P. K., Ronzhina D. A.

Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, г. Екатеринбург, Россия
E-mails: iren.kalachnikova@gmail.com, fterry@mail.ru, yudina.p@yandex.ru, dar03@mail.ru
Institute Botanic Garden, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia

Реферат. Изучены особенности роста, структура биомассы и функциональные параметры хвои ювенильных растений *Pinus sylvestris* L. при естественном возобновлении на рекультивированном (зола+грунт) и нерекультивированном (зола) участках золоотвала Рефтинской ГРЭС (Свердловская область). Показано, что на данной стадии онтогенеза сеянцы сосны имеют значительные различия в структуре биомассы и морфологии корневых систем. У ювенильных растений в условиях недостатка азота и калия на зольном субстрате обнаружено значительно более высокое распределение биомассы в корневую систему, что сопровождалось увеличением длины и разветвленности горизонтальных корней. У сеянцев на участке с чистой золой наблюдались также изменения параметров ассимиляционного аппарата, которые проявлялись в существенном увеличении толщины и площади поверхности хвоинки при более низких значениях относительной массы и относительной площади хвои, по сравнению с рекультивированнымучастком. Высота и диаметр ствола, масса ствола, масса хвои и общая масса растения не зависели от эдафических условий и имели близкие значения у сеянцев из разных экотопов. Сделан вывод о том, что изменения морфологических параметров корневой системы, функциональных параметров листа и структуры биомассы отражают адаптацию сеянцев *Pinus sylvestris*, направленную на поддержание углеродного баланса и устойчивого роста в условиях на зольном субстрате.

Ключевые слова. Биомасса, золоотвал, морфология, параметры листа, *Pinus sylvestris.*

Summary. Plant growth parameters, biomass allocation, and leaf functional traits of *Pinus sylvestris* L. juveniles were studied during natural regeneration on the reclaimed (ash + soil) and non-reclaimed (ash) areas of the ash dump of the Reftinskaya state district power plant (Sverdlovsk Region). It was shown that at this stage of ontogenesis, the seedlings had significant differences in biomass allocation and root system morphology. On the ash substrate poor in nitrogen and phosphorus juvenile plants allocated significantly more biomass to the root system, which was accompanied by an increase in the length and branching of horizontal roots. Changes in the parameters of photosynthetic apparatus were also observed in juvenile plants on the plot with pure ash, which manifested themselves in a significant increase in the leaf thickness and leaf surface area, at lower values of the leaf mass ratio (LMR) and leaf area ratio (LAR), compared to seedlings on the plot soil+ash. Plant growth parameters (plant height and trunk diameter), as well as the mass of the trunk, needles, and the total mass of the plant, did not depend on the edaphic conditions and had similar values for seedlings from different ecotopes. It was concluded that changes in the morphological parameters of the root system, leaf functional traits, and biomass allocation reflect the adaptation of *Pinus sylvestris* seedlings aimed at maintaining carbon balance and sustainable growth under growth conditions on ash substrates.

Key words. Ash dump, biomass allocation, morphology, leaf parameters, *Pinus sylvestris.*

В промышленно развитых регионах снижение негативного влияния техногенных ландшафтов на окружающую среду и формирование на данных территориях устойчивых растительных формаций относится к числу актуальных экологических проблем. В этой связи большой интерес представляет изучение особенностей роста и оценка адаптивных возможностей видов, естественно возобновляю-

щихся на техноземах. Среди промышленных отвалов на Урале особое место занимают золошлакоотвалы тепловых электростанций. К числу древесных видов, активно возобновляющихся на техногенных отвалах, в том числе золоотвалах ТЭС, относится широко распространенная на Урале *Pinus sylvestris* L. Этот вид реализует пионерную экологическую стратегию и характеризуется высокой экологической пластичностью, что позволяет ему успешно развиваться в неблагоприятных почвенных условиях, в том числе заселять техногенные субстраты (Уфимцев, 2017; Филимонова и др., 2017). Сеянцы являются наиболее критической стадией развития древесных видов, поскольку они очень чувствительны к ограничениям окружающей среды, и выживаемость ювенильных особей считается наиболее важным фактором, влияющим на возобновление древесных растений (Evstigneev, Korotkov, 2016). В статье представлен анализ влияния эдафических условий на рост и продуктивность ювенильных растений *Pinus sylvestris* L. при естественном возобновлении на золошлакоотвалах тепловых электростанций.

Район исследований расположен в западной части Зауральской равнинной провинции, округа сосново-березовых предлесостепных лесов (Калашникова, Мигалина, 2018). Исследования проводились на двух участках золоотвала №1 Рефтинской ГРЭС (РГРЭС, Свердловская область): нерекультивированный (зола) и рекультивированный (зола+грунт).

Золотвалы РГРЭС слагаются продуктами сгорания каменных углей Экибастузского месторождения (Казахстан). Чистая зола представляет собой рыхлый субстрат с преобладанием пылевых фракций, с высокой водо- и воздухопроницаемостью и слабой теплопроводностью, имеющий сильнощелочную реакцию среды (pH ≥ 9,5) (Махнев и др., 2002). Данные золошлаки нетоксичны для растений и являются лесопригодными, вместе с тем, они практически лишены органического вещества и биодоступного азота, содержат мало калия и достаточно много подвижных фосфатов (Махнев и др., 2002). Совокупность всех выше перечисленных свойств делает твердые отходы ТЭС весьма специфичным субстратом для роста растений.

Консервация золоотвала началась в 90-х гг. XX в. Последующая рекультивация (1992–2005) отвала заключалась в проведении экспериментальных и крупномасштабных производственных (создание культур сосны обыкновенной) посадок и посевов с применением широкого ассортимента древесных и травянистых видов (Махнев и др., 2009). Участок «зола+грунт» является частью производственных лесных культур *Pinus sylvestris*, созданных в процессе рекультивации в 2004 г. Предпосадочная подготовка субстрата под культуры включала нанесение на поверхность золы слоя почвогрунта толщиной около 30 см. В междурядьях культур наблюдается естественное возобновление лесообразующих видов *Pinus sylvestris*, *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehth. На нерекультивированном участке золоотвала формируется естественный лесной фитоценоз с доминированием *Pinus sylvestris* (20–30 лет) и небольшой примесью *B. pendula* и *B. pubescens*. Самосев и подрост данных видов немногочислен. Древесный полог на участке не сомкнут, расположен мозаично, из кустарников обильно произрастает *Hippophae rhamnoides* L. Травяной покров имеет низкие показатели проективного покрытия и видовой насыщенности, встречаются мхи и лишайники, отсутствует выраженный слой разлагающегося опада. Показано, что спустя десятки лет с момента консервации на участках естественного зарастания золоотвала наблюдается снижение щелочности золы, при этом содержание NPK в золе существенно не меняется (Калашникова, Мигалина, 2018).

Адаптацию сеянцев сосны обыкновенной к условиям золоотвала оценивали на основе анализа ростовых параметров, функциональных параметров листа, а также структуры биомассы растений.

На каждом участке выкапывали сеянцы *Pinus sylvestris* естественного семенного происхождения на ювенильной стадии развития, то есть одноосные неразветвленные растения с листьями ювенильного типа (Evstigneev, Korotkov, 2016). Непосредственно во время раскопки измеряли параметры корневых систем в горизонтальной и вертикальной плоскости, определяли высоты и диаметры стволов. В лабораторных условиях, после разделения растений на фракции, определяли абсолютно сухую массу корней, ствола и хвои, а также структуру биомассы в относительных показателях, таких как отношение массы органа к массе целого растения. Для анализа листовых параметров отбирали хвою с побегов прошлого года, на которой определяли толщину, площадь поверхности хвои, поверхностную плотность хвои (УППЛ, сухой вес единицы площади листа). Также рассчитывали суммарную и относительную площадь хвои растения (отношение площади поверхности хвои к массе растения). Статистический анализ проведен с использованием критерия Манна–Уитни.

Полученные результаты исследований показали, что сеянцы сосны на обоих участках золоотвала не различались по возрасту (средний возраст сеянцев составлял 7 лет) и имели близкие средние значения высот, диаметров и обьемов ствола (табл. 1).

Таблица 1. Характеристика сеянцев *Pinus sylvestris*, произрастающих в техногенных экотопах на золоотвале №1 РефтинскойГРЭС

Показатель	Условия произрастания		*U* - тест Манна-Уитни
	зола	зола+грунт	
	m ± *SE*	*m* ± *SE*	*P-value*
Высота ствола, см	18,9 ± 0,62	19,5 ± 0,92	*0,880*
Диаметр у основания ствола, мм	2,8 ± 0,15	2,7 ± 0,14	*0,791*
Объём ствола, $см^3$	0,71 ± 0,06	0,67 ± 0,06	*0,570*
Средний диаметр корневой системы,см	22,7 ± 1,45	10,9 ± 1,19	*<0,001*
Глубина распространения корней,см	1,6 ± 0,19	23,7 ± 2,83	*<0,001*
Масса хвои, мг	404 ± 45	352 ± 22	*0,571*
Масса ствола, мг	293 ± 27	271 ± 18	*0,791*
Масса корней, мг	324 ± 32	194 ± 23	*0,006*
Толщина хвои, мкм	436 ± 7,3	393 ± 3,6	*<0,001*
Площадь поверхности хвои, $см^2$	0,86 ± 0,03	0,74 ± 0,02	*<0,001*
Удельная поверхностная плотность хвои, мг/$см^2$	6,21 ± 0,36	5,99 ± 0,25	*0,531*

Ювенильные растения, произрастающие в разных экотопах, значительно различались в морфологии корневых систем. На зольном субстрате сеянцы формировали более поверхностную корневую систему с протяженной и разветвленной сетью горизонтальных корней, при этом вертикальные корни проникали в толщу золы незначительно (табл. 1), а стержневой корень часто был редуцирован. На участке с насыпным грунтом, напротив, корни ювенильных *Pinus sylvestris* проникали на значительную глубину (в ряде случаев проникая в толщу золы), и формировали характерный для данной возрастной стадии стержневой тип корневой системы (Калинин, 1993). Эдафические условия оказывают непосредственное влияние на корневые системы растений. Развитие корневых систем определяет рост надземной части, что, в конечном счете, отражается на продуктивности и устойчивости растения в целом. Корневая система сосны обыкновенной обладает высокой пластичностью и микотрофностью, что позволяет виду произрастать в широком спектре экологических условий (Калинин, 1993; Веселкин, 2010). Показано, что при поселении *Pinus sylvestris* на субстратах, лишенных сложившихся комплексов эктомикоризных грибов, происходит адаптивное изменение несимбиотических параметров корневых систем (за счет увеличения длины проводящих корней и(или) количества безмикоризных поглощающих корней) (Веселкин, 2010). Увеличение линейных размеров и высокая разветвленность корневой системы является одним из типичных ответов древесных видов к недостатку водных и минеральных почвенных ресурсов (Poorter et al., 2012), в том числе и на техногенных отвалах (Калашникова, Махнев, 2013). В этой связи изменения морфологических параметров корней у сеянцев сосны на участке с золой можно рассматривать в качестве одного из направлений адаптации к недостатку питательных элементов зольном субстрате.

Оценка структуры биомассы сеянцев показала, что сосны из разных экотопов не имели значимых различий по массе ствола, хвои и общей сухой массе растения, при этом ювенильные растения, произрастающие на чистой золе, формировали большую по массе корневую систему (табл. 1). Абсолютные значения биомассы зависят от размеров растения и имеют высокий коэффициент варьирования даже у растений одного возраста. В нашем исследовании изменчивость массы разных органов составляла от 20 до 37 %. Значительно меньше варьировала структура биомассы, выраженная в относительных величинах (изменчивость составляла 9–15 %).

Согласно концепции «функционального равновесия» распределения биомассы, растения локализуют большую часть массы в органы, обеспечивающие поглощение наиболее ограниченного ресурса, что, в конечном счете, направлено на поддержание углеродного баланса (Shipley, Meziane 2002; Poorter et al., 2012). Мы обнаружили четкие различия в структуре биомассы в относительных величинах между соснами из разных экотопов. На золе ювенильные растения инвестировали больше ассимилятов в корневую систему и уменьшали распределение биомассы в стволовую часть, по сравнению с растениями на участке с насыпным грунтом (рис. 1), что является адаптивной реакцией на дефицит азота и недостаток калия в зольном субстрате. Известно, что высокий отток углеводов на развитие корневой системы позволяет поддерживать поглощение питательных веществ в более жестких эдафических условиях (Poorter et al., 2012; Trubat et al., 2012). Аналогичные изменения корневых систем (значительное увеличение протяженности горизонтальных корней и распределение высокой доли биомассы в корни) были показаны нами ранее у двух видов берез, произрастающих на участке золоотвала РГРЭС (Калашникова, Махнев, 2013).

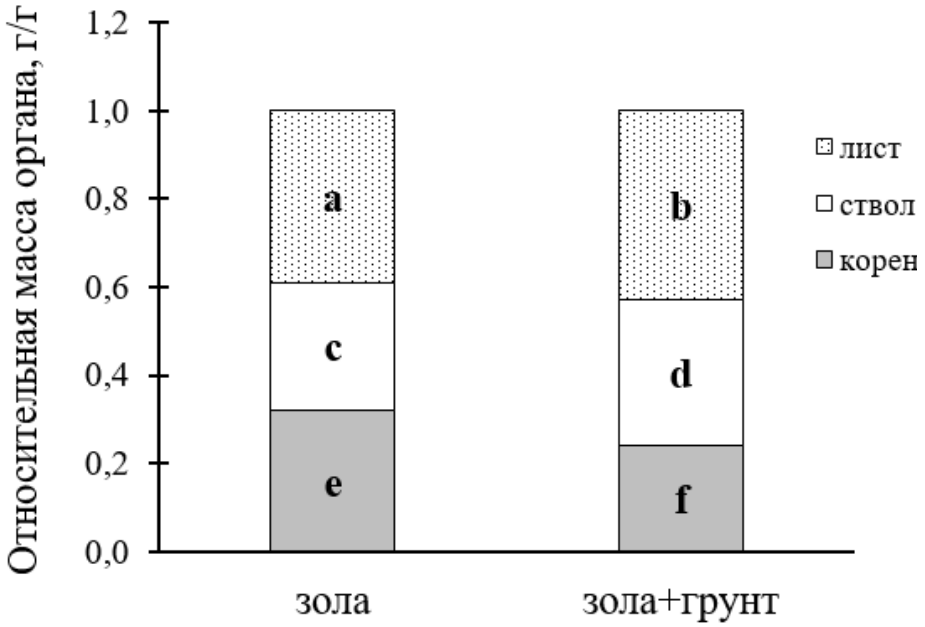


Рис. 1. Структура биомассы сеянцев *Pinus sylvestris* (в относительных величинах) в разных экотопах на золоотвале РГРЭС. Буквами (a, b, c, d, e, f) указаны значимые различия по относительной массе одного и того же органа у сеянцев, произрастающих на чистой золе и на участке золоотвала с нанесением почвогрунта (*P<0,05*).

Анализ параметров фотосинтетического аппарата показал, что ювенильные растения на золе отличались более низкой относительной массой (рис. 1) и относительной площадью хвои (63 ± 2,7 см^2/г на золе, 72 ± 2,5 см^2/г на участке с грунтом), по сравнению с растениями на участке с грунтом. У сеянцев на золе увеличивалась площадь поверхности хвои и ее толщина, по сравнению с сеянцами на почвогрунте (табл. 1). Мы не обнаружили влияния условий произрастания на изменение поверхностной плотности хвои: значения у сеянцев на золе и грунте не различались (табл. 1). Известно, что толщина листа во многом определяется структурой мезофилла и положительно связана с фотосинтезом (Pyankov et al., 1999), а также с содержанием азота в единице листовой поверхности (Niinemets, 1999). Ранее увеличение толщины листа было показано у *B. pendula* и *B. pubescens*, произрастающих на зольных субстратах РГРЭС и Верхнетагильской ГРЭС (Kalashnikova et al., 2021; Калашникова, Мигалина 2023). Кроме того, у берез на золе мы обнаружили увеличение интенсивности фотосинтеза на единицу площади листа, и установили тесную связь толщины листа с максимальной интенсивностью фотосинтеза и с содержанием азота в единице площади листа (Kalashnikova et al., 2021). Исходя из этого, увеличение толщины и площади поверхности хвои у сеянцев сосны на золе является адаптацией листового аппарата, направленной на оптимизацию газообмена и поддержание высокой фотосинтетической активности в условиях крайне низкой концентрацией доступных для растений форм азота.

Таким образом, проведенные исследования показали, что в процессе естественного возобновления на золоотвале рост и развитие сеянцев *Pinus sylvestris* на участке без нанесения почвогрунта на поверхность золы сопровождается значительными изменениями морфологии и структуры биомассы корневой системы. Увеличение протяженности горизонтальных корней и снижение глубины проникновения в субстрат вертикальных корней, также увеличение абсолютной и относительной массы корневых систем в условиях однородности субстрата и дефицита ресурсов позволяют повысить объем поглощения питательных элементов. Изменения структурно-функциональных параметров ассимиляционного аппарата у сеянцев на золе направлены на оптимизацию газообмена и поддержание высокой интенсивности фотосинтеза в условиях крайне низкого содержания азота. Обнаруженные адаптивные реакции сосны обыкновенной обеспечивают успешное возобновление на зольном субстрате и сравнимую с рекультивированными территориями скорость роста.

Благодарности. Работа выполнена в рамках госзадания Ботанического сада УрО РАН (№ госрегистрации: 123112700111-4).

ЛИТЕРАТУРА

Веселкин Д. В. Оценка влияния несимбиотических и симбиотических параметров подземных органов на развитие надземных органов всходов *Pinus sylvestris* // Экология, 2010. – № 6. – С. 414–419.

Калашникова И. В., Махнев А. К. Особенности структуры корневой системы основных лесообразующих видов в условиях золоотвалов на Среднем Урале // Экология, 2013. – № 5. – С. 339–344. https://doi.org/10.1134/S106741361305007X

Калашникова И. В., Мигалина С. В. Влияние золошлаков ТЭС на изменение параметров листьев *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. в условиях Зауралья // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2018. – № 17. – С. 353–356.

Калашникова И. В., Мигалина С. В. Особенности роста и функциональные параметры листьев берез при естественном возобновлении на золоотвале Верхнетагильской ГРЭС // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2023 – Т. 22, № 2. – С. 111–115. https://doi.org/10.14258/pbssm.2023109

Калинин М. И. Корневедение. – М.: Экология, 1991. – 173 с.

Махнев А. К., Чибрик Т. С., Трубина М. Р., Лукина Н. В., Гебель Н. Э., Терин А. А., Еловиков Ю. И., Топорков Н. В. Экологические основы и методы биологической рекультивации золоотвалов тепловых электростанций на Урале. – Екатеринбург: УрО РАН, 2002. – 356 с.

Махнев А. К., Терин А. А., Калашникова И. В., Махнева Н. Е. Особенности техногенной интродукции лесообразующих и других древесных видов в условиях крупного золоотвала в Асбестовско-Сухоложском промузле на Среднем Урале // Аграрная Россия, 2009. – № S2. – С. 66–67.

Уфимцев В. И. Опыт и современное состояние лесной рекультивации в Кузбассе // Сибирский лесной журнал, 2017. – № 4. – С. 12–27.

Филимонова Е. И., Лукина Н. В., Глазырина М. А., Шишаева О. С., Веселкин Д. В. Морфологические особенности самосева *Pinus sylvestris* L. на зарастающих лесом золоотвалах на Среднем Урале // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2017. – Т. 21, № 5. – С. 45–51. https://doi.org/10.18698/2542-1468-2017-5-45-51

Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journal of Ecosystem Ecology, 2016. – Vol. 2(2). – P. 1–31. https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-2-1

Kalashnikova I. V., Migalina S. V., Ronzhina D. A., Ivanov L. A., Ivanova L. A. Functional response of *Betula* species to edaphic and nutrient stress during restoration of fly ash deposits in the Middle Urals (Russia) // Environmental Science and Pollution Research, 2021. – Vol. 28. – P. 12714–12724. https://doi.org/10.1007/s11356-020-11200-5

Niinemets Ü. Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants // New Phytologist, 1999. – Vol. 144. – P. 35–47. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00466.x

Poorter H., Niklas K. J., Reich P. B., Oleksyn J. et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control // New Phytol., 2012. – Vol. 193. – P. 30–50. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03952.x

Pyankov V. I., Kondratchuk A. V., Shipley B. Leaf structure and specific leaf mass: the alpine desertplants of the Eastern Pamirs, Tadjikistan // New Phytol., 1999. – Vol. 143. – P. 131–142.

Shipley B., Meziane D. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation // Functional Ecology, 2002. – Vol. 16. – P. 326–331. https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00626.x

Trubat R., Cortina J., Vilagrosa A. Root architecture and hydraulic conductance in nutrient deprived *Pistacia lentiscus* L. seedlings // Oecologia, 2012. – Vol. 170. – P. 899–908. https://doi.org/10.1007/s00442-012-2380-2