УДК 581.1(234.853) DOI: 10.14258/pbssm.2026057

Адаптация *Pinus sylvestris* L. к климатическим условиям горной тундры на Южном Урале

Adaptation of *Pinus sylvestris* L. to the alpine tundra climate in the Southern Urals

Мигалина С. В.[1], Григорьев А. А.[2], Михайлов А. П.[1], Ронжина Д. А.[1]

Migalina S. V.[1], Grigoriev A. A.[2], Mikhailov A. P.[1], Ronzhina D. A.[1]

[1] Ботанический сад Уральского отделения РАН, г. Екатеринбург, Россия
E-mail: Fterry@mail.ru, lesa16608@gmail.com, dar@mail.ru
[1] Botanical Garden UB RAS, Ekaterinburg, Russia

[2] Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН, г. Екатеринбург, Россия
E-mail: grigoriev.a.a@ipae.uran.ru
[2] Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia

Реферат. Интенсивная экспансия древесных и кустарниковых видов в высокогорные и арктические экосистемы вследствие глобальных климатических изменений является одной из актуальных проблем современной мировой науки. Быстрое внедрение древесной растительности в горно-тундровые сообщества происходит также во всех горных провинциях Урала. В последние годы на отдельных вершинах Южноуральских хребтов наблюдается возобновление и устойчивый рост *Pinus sylvestris* L. – вида, нехарактерного для горной тундры. В связи с этим механизмы адаптации сосны обыкновенной к экстремальному климату высокогорий представляют значительный интерес. В работе впервые представлен анализ функциональных параметров листового аппарата *Pinus sylvestris* в экотопах горного хребта Большой Таганай (Южный Урал). Показано, что вдоль высотного градиента увеличивались площадь поверхности, толщина и плотность хвои с максимальными значениями у деревьев в горно-тундровом поясе. Сделан вывод о том, что связанные с высотой произрастания изменения функциональных параметров листового аппарата отражают адаптацию исследованного вида к климату высокогорий, направленную на увеличение ассимилирующей поверхности и оптимизацию внутрилистовой диффузии CO_2. В экстремальных климатических условиях у *Pinus sylvestris* формируется структура хвои, обеспечивающая высокий фотосинтетический потенциал, что создает условия для поддержания положительного углеродного баланса, устойчивого роста и функционирования.

Ключевые слова. Плотность хвои, площадь поверхности хвои, толщина хвои, функциональные параметры, *Pinus sylvestris*.

Summary. The intensive expansion of tree and shrub species into high-mountain and arctic ecosystems due to global climate change is a pressing issue in modern global science. The rapid invasion of woody vegetation into alpine tundra communities is also occurring in all mountainous provinces of the Urals. In recent years, *Pinus sylvestris* L., a species uncommon in the Ural highlands, re-established and steadily grown on some peaks in the Southern Urals. Therefore, the adaptation of this species to the extreme climate of alpine tundra is of considerable interest. This paper presents the first analysis of leaf functional parameters of *Pinus sylvestris* in ecotopes of the Taganai Mountain Range (Southern Urals). The increasing of needles surface area, thickness, and density along the altitudinal gradient, with maximum values in trees from the alpine tundra has been shown. It was concluded that altitude-related changes in leaf functional traits of *Pinus sylvestris* reflect the adaptation to the highland climate, aimed at increasing the assimilating surface, enhancing light absorption efficiency, and optimizing intra-leaf diffusion of CO_2. Under extreme climate, *Pinus sylvestris* develops the leaf structure that provides high assimilation potential creating the basis for maintaining a positive carbon balance, sustainable growth and functioning.

Key words. Leaf area, leaf functional traits, leaf thickness, LMA, *Pinus sylvestris*.

Климатические изменения, проявляющиеся в непрерывных изменениях температуры и осадков, усилении деградации почв, аридизации, опустынивании и сезонных колебаниях погоды (Yoro, Daramola, 2020), существенно влияют на рост, функционирование и продуктивность растений (Lesk

et al., 2016; Ivanova et al., 2019). Следствием данных процессов является также интенсивная экспансия древесных видов в высокогорные экосистемы (Шиятов и др., 2020). Сообщества, находящиеся в экотонах верхней границы древесной растительности, характеризуются высокой чувствительностью к воздействию климата и сильным откликом даже на незначительные климатические флуктуации (Горчаковский, Шиятов, 1985), в связи с чем они являются хорошим индикатором глобальных климатогенных трансформаций растительности. Происходящее в последние годы смещение верхних границ лесов сопровождается увеличением сомкнутости древесного полога в высокогорных ценозах, изменением видового состава местной флоры с увеличением доли теплолюбивых видов и сокращением числа аборигенных (Hansson et al., 2021).

Стремительное внедрение древесной растительности в сообщества альпийских тундр происходит также во всех горных провинциях Урала (Шиятов и др., 2020). В верхних поясах горных массивов Южного Урала, помимо основных лесообразующих видов – *Picea obovata* Ledeb. и *Betula pubescens* Erhr., наблюдается возобновление и наличие жизнеспособного подроста *Pinus sylvestris* L. – более теплолюбивого, нетипичного для местных высокогорных сообществ вида, высотная граница ареала которого в регионе находится значительно ниже над уровнем моря (Кудрякова и др., 2025; Михайлов и др., 2025). В связи с этим механизмы адаптации сосны обыкновенной к экстремальным условиям роста в горной тундре представляют значительный интерес. В данной работе впервые представлен анализ изменения функциональных параметров листового аппарата *Pinus sylvestris* L. вдоль высотного градиента в горных экотопах Южного Урала.

Исследования проводили в популяциях сосны обыкновенной из горно-лесного, подгольцового и горно-тундрового поясов горы Дальний Таганай в составе северной части хребта Большой Таганай (55°22′10″ с. ш., 59°54′27″ в. д., высота – 1112 м над ур. м.). Среди древесных видов на склонах г. Дальний Таганай доминирует *Picea obovata*, на отдельных участках встречается *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* Ledeb. Выше границы леса распространен *Juniperus sibirica* Burgsd. (Григорьев и др., 2023). В настоящее время в горно-тундровых сообществах наблюдается возобновление и устойчивый рост *Pinus sylvestris* (Михайлов и др., 2025).

Климатические условия в районе исследования являются экстремальными для роста растений. Средняя годовая температура составляет –1,9 °С, средняя температура января –15,4 °С, среднемесячные значения июля +12,3 °С. Безморозный период длится около 100 дней. Продолжительность вегетационного периода 70–90 дней. Среднее годовое количество осадков достигает 1000 мм. Устойчивый снеговой покров сохраняется до 200 дней (Гурская и др., 2018). С увеличением высоты на каждые 100 м над ур. м. месячные суммы осадков в течение вегетационного периода (апрель-август) возрастают на 0,5–5,7 мм, температура воздуха снижается на 0,2–0,6 °С (Моисеев и др., 2016).

Адаптивные реакции сосны обыкновенной к экстремальным условиям роста в высокогорных экотопах оценивались на основе анализа функциональных параметров листового аппарата. К функциональным параметрам относятся показатели, влияющие на рост, выживание и размножение растений (Violle et al., 2007). Поскольку пластичность функциональных признаков при воздействии среды и ограничении ресурсов является предиктором адаптивной способности растений (Gratani, 2014), они могут быть использованы для оценки функционирования отдельных видов и сообществ.

Для анализа листовых параметров в каждом высотном поясе с 10 деревьев (в возрасте 7–20 лет) отбирали хвою предыдущего года в нижней, хорошо освещённой части кроны. Определялись листовые параметры, связанные с ключевыми показателями функционирования растений. Измерялись длина (L), площадь проекции и толщина (Tl) хвои. Длину и площадь проекции хвои определяли с использованием уникальной системы видеоанализа Siams Mesoplant (Екатеринбург, Россия). Толщину хвои измеряли электронным цифровым микрометром PK–1012E («Mitutoyo Corp.», Япония). На основе этих параметров рассчитывалась площадь поверхности хвои (S) по методу (Шевелина и др., 2019), а также определялась удельная поверхностная плотность хвои (LMA – leaf mass area) как отношение сухой массы хвои к площади поверхности хвои.

Анализ изменения листовых параметров показал, что деревья из горно-тундровой популяции отличались наиболее высокими значениями площади листовой поверхности (рис. 1).

Толщина хвои увеличивалась вдоль высотного градиента, достигая максимальных значений у деревьев из горной тундры (рис. 2). Утолщение листа вдоль высотных градиентов отмечается у многих видов и является одним из направлений адаптации растений к высокогорным местообитаниям

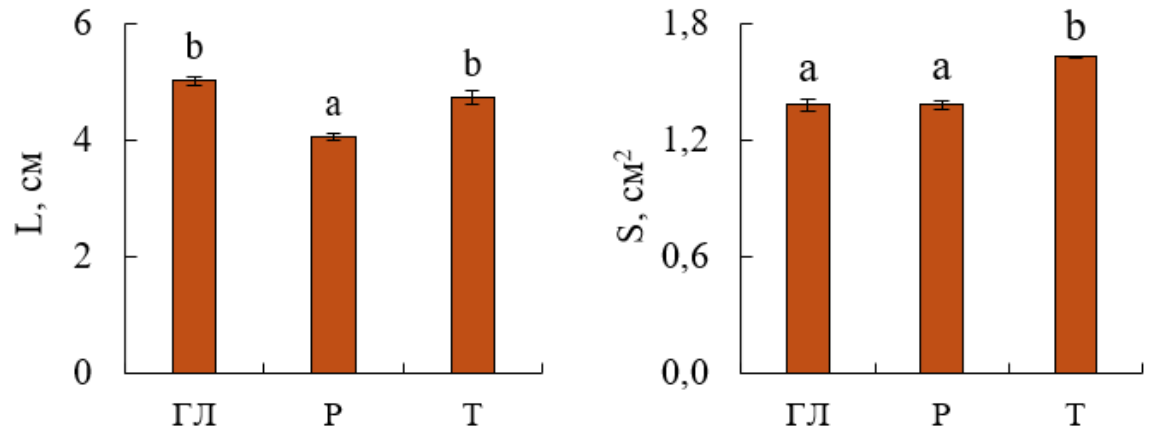


Рис. 1. Изменение размерных параметров хвои в популяциях *Pinus sylvestris* вдоль высотного градиента г. Дальний Таганай. Условные обозначения: ГЛ – горно-лесной пояс, Р – редколесье (подгольцовый пояс), Т – горная тундра. L – длина хвои, S – площадь поверхности хвои. Буквами a, b отмечены значимые различия между популяциями ($p < 0,05$).

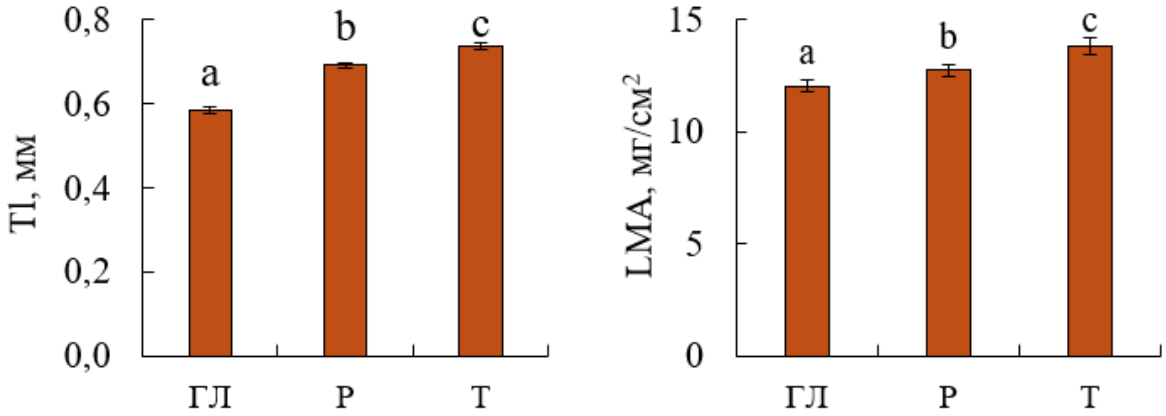


Рис. 2. Изменение толщины и плотности хвои в популяциях *Pinus sylvestris* в зависимости от высоты произрастания. Условные обозначения: ГЛ – горно-лесной пояс, Р – редколесье (подгольцовый пояс), Т – горная тундра. Tl – толщина хвои, LMA – удельная поверхностная плотность хвои. Буквами a, b, c отмечены значимые различия между популяциями ($p < 0,05$).

(Hovenden, Vander Schoor, 2003). Толщина листа играет важную роль в функционировании растений, она тесно связана с величиной клеток мезофилла и числом слоев ассимилирующей ткани, определяет эффективность светопоглощения (Pyankov et al., 1999) и величину максимальной проводимости мезофилла для CO_2 (скорость диффузии углекислого газа из межклеточного пространства листа в хлоропласты) (Hassiotou et al., 2010). Известно, что более толстые листья имеют большую площадь поверхности клеток мезофилла, контактирующих с межклеточными воздушными пространствами на единицу площади листа и меньшее объемное соотношение межклеточных пространств ко всему мезофиллу, что обеспечивает более высокую фотосинтетическую способность единицы листовой поверхности (Hanba et al, 1999). Кроме того, в более толстых листьях выше содержание азота и фотосинтетических ферментов (Körner et al., 1991). Последнее имеет значение для адаптации растений к низким температурам, поскольку виды с более высоким содержанием азота, как правило, имеют более высокую скорость фотосинтетической фиксации углерода, что компенсирует замедление биохимических реакций в условиях холодного климата (Reich, Oleksyn, 2004). Таким образом, обнаруженное нами у сосны

обыкновенной увеличение толщины хвои с высотой произрастания отражает адаптивное изменение структуры листового аппарата, обеспечивающее в экстремальных климатических условиях высокую фотосинтетическую способность единицы листовой поверхности.

LMA является одним из наиболее важных функциональных признаков растений, поскольку она тесно связана с максимальной скоростью фотосинтеза (Wright et al., 2004), количеством и размерами клеток мезофилла (Pyankov et al., 1999), продолжительностью жизни листа и потенциальной скоростью роста (Reich et al., 1992), а также отражает инвестицию биомассы в единицу листовой поверхности (Villar et al., 2013). У многих видов существует сильная взаимосвязь между LMA и климатическими параметрами (Wright et al., 2004; Ivanov et al., 2009; Yudina et al., 2017; Ronzhina et al., 2019). Ранее было показано, что в естественных местообитаниях LMA увеличивается с понижением температуры вдоль высотных градиентов (Zhang et al., 2020). В наших исследованиях LMA также значительно возрастала при продвижении от горно-лесного пояса к горной тундре, где зафиксированы максимальные величины (рис. 2). Известно, что виды с высокой LMA, как правило, расходуют больше ресурсов на построение единицы листовой поверхности, особенно на формирование механических тканей и утолщение клеточных стенок, что повышает физическую устойчивость к абиотическим и биотическим стрессам (Wright et al., 2004). С другой стороны, высокие инвестиции углерода в построение единицы ассимилирующей поверхности компенсируются большой продолжительностью жизни листа (Wright et al., 2004). Следовательно, увеличение УППЛ с высотой произрастания отражает адаптивные изменения листового аппарата *Pinus sylvestris*, направленные на повышение устойчивости растений в экстремальных условиях роста.

Таким образом, в результате проведенных исследований обнаружены закономерные изменения функциональных параметров сосны обыкновенной вдоль высотного градиента, связанные с адаптацией к условиям роста в горных экотопах. С увеличением высоты произрастания происходит значительная структурно-функциональная перестройка фотосинтетического аппарата, направленная на увеличение ассимилирующей поверхности, оптимизацию внутрилистовой диффузии CO_2, повышение фотосинтетической способности единицы листовой поверхности, увеличение продолжительности жизни листа. В экстремальных климатических условиях у *Pinus sylvestris* формируется структура хвои, обеспечивающая высокий ассимиляционный потенциал и эффективный газообмен, что создает условия для поддержания положительного углеродного баланса, успешного роста и функционирования. Полученные результаты позволяют предположить, что при дальнейшем смягчении климатических условий в высокогорьях адаптивный потенциал сосны обыкновенной позволит данному виду активно внедряться в тундровые сообщества в более северных широтах.

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

ЛИТЕРАТУРА

Григорьев А. А. Клям Р. С., Вьюхин С. О., Громов А. М., Балакин Д. С., Воробьев И. Б., Шалаумова Ю. В. Пространственно-временная динамика продвижения древесной и кустарниковой растительности в горную тундру Дальнего Таганая (Южный Урал) // Леса России и хозяйство в них, 2023. – № 3.– С. 28–38. https://doi.org/10.51318/FRET.2023.3.86.004

Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях**.** – М.: Наука, 1985. – 208 с.

Гурская М. А., Кукарских В. В., Григорьев А. А., Бубнов М. О. Типы экологических границ леса на горе Дальний Таганай на Южном Урале // Журнал Сиб. фед. университета. Серия: биология, 2018. – Т. 11, №3. – С. 237–247. https://doi.org/10.17516/1997-1389-0068

Кудрякова Т. О., Банных Е. С., Григорьев А. А. Сравнительный анализ шишек и всхожести семян *Pinus sylvestris* L. в равнинных и горных ценопопуляциях Южного Урала // Научное творчество молодежи – лесному комплексу России: Матер. всеросс. научно-техн. конф. (Екатеринбург, 1–10 апреля, 2025 г.) – Екатеринбург: Изд-во УГЛТУ, 2025. – С. 220–224.

Михайлов А. П., Банных Е. С., Григорьев А. А. Современная экспансия *Pinus sylvestris* L. в горную тундру горы Дальний Таганай // Научное творчество молодежи – лесному комплексу России: Матер. всеросс. научно-техн. конф. (Екатеринбург, 1–10 апреля, 2025 г.) – Екатеринбург: Изд-во УГЛТУ, 2025. – С. 282–287.

Моисеев П. А. Шиятов С. Г., Григорьев А. А. Климатогенная динамика древесной растительности на верхнем пределе ее распространения на хребте Большой Таганай за последнее столетие. – Екатеринбург: Изд-во УМЦ УПИ, 2016. – 136 с.

Шевелина И. В., Нагимов З. Я., Тимофеева Е. Е., Кожевников М. Р. Разработка методики оценки площади поверхности хвои сосны обыкновенной // Леса России и хозяйство в них, 2019. – № 4 (71). – С. 18–26.

Шиятов С. Г., Моисеев П. А., Григорьев А.А. Фотомониторинг древесной и кустарниковой растительности в высокогорьях Южного Урала за последние 100 лет. – Екатеринбург: Изд-во УГЛТУ, 2020. – 191 с.

Gratani L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors // Adv. in Bot., 2014. – Vol. 2014. – P. 1–17. http://dx.doi.org/10.1155/2014/208747

Hanba Y. T., Miyazawa S.-I., Terashima I. The influence of leaf thickness on the CO_2 transfer conductance and leaf stable carbon isotope ratio for some evergreen tree species in Japanese warm temperate forests // Funct. Ecol., 1999. – Vol. 13. – P. 632–639.

Hansson A., Dargusch P., Shulmeister J. A review of modern treeline migration, the factors controlling it and the implications for carbon storage // J. of Mount. Sci., 2021. – Vol. 18 (2). – P. 291–306. https://doi.org/10.1007/s11629-020-6221-1

Hassiotou F., Renton M., Ludwig M., Evans J. R., Veneklaas E. J. Photosynthesis at an extreme end of the leaf trait spectrum: ow does it relate to high leaf dry mass per area and associated structural parameters? // J. of Exp. Bot., 2010. – Vol. 61, № 11. – P. 3015–3028. https://doi.org/10.1093/jxb/erq128

Hovenden M. J., Vander Schoor J. K. Nature versus nurture in the leaf morphology of Southern Beech, *Nothofagus cunninghamii* (Nothofagaceae) // New Phyt., 2003. – Vol. 161. – P. 581–590.

Ivanov L. A., Ivanova L. A., Ronzhina D. A. Changes in the specific density of leaves of Eurasian plants along the aridity gradient // Dokl. Biol. Sci., 2009. – Vol. 428. – P. 430–433. https://doi.org/10.1134/S0012496609050111

Ivanova L. A., Ivanova L. A., Ronzhina D. A., Yudina P. K., Migalina S. V., Timurjav Sh., Gundsambuu Ts., Voronin P. Y., Anenkhonov O. A., Bazha S. N., Guning P. D. Leaf traits of C3- and C4-plants indicating climatic adaptation along a latitudinal gradient in Southern Siberia and Mongolia // Flora, 2019. – Vol. 254. – P. 122–134. https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.10.008

Körner Ch., Farquhar G. D., Wong S. C. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends // Oecologia, 1991. – Vol. 88. – P. 30–40.

Lesk C., Rowhani P., Ramankutty N. Influence of extreme weather disasters on global crop production // Nature, 2016. – Vol. 529. – P. 84–87. https://doi.org/10.1038/nature16467

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

Reich P. B. Walters M. B., Ellsworth D. S. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems // Ecol. Monographs, 1992. – Vol. 62(3). – P. 365–392. https://doi.org/10.2307/2937116

Reich P. B., Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude // PNAS, 2004. – Vol. 101, № 30. – P. 11001–11006. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0403588101

Ronzhina D. A., Ivanova L.A., Ivanov L. A. Leaf functional traits and biomass of wetland plants in forest and steppe zones // Rus. J. of Plant Phys., 2019. – Vol. 66, №3. – P. 393-402. https://doi.org/10.1134/S1021443719030129

Villar R., Ruiz-Robleto J., Ubera J. L., Poorter H. Exploring variation in leaf mass per area (LMA) from leaf to cell: an anatomical analysis of 26 woody species // American J. of Bot., 2013. – Vol. 100 (10). – P. 1969–1980. https://doi.org/10.3732/ajb.1200562

Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I., Garnier E. Let the concept of trait be functional! // Oikos, 2007. – Vol. 116. – P. 882–892. https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x

Yoro K. O., Daramola M. O. CO_2 emission sources, greenhouse gases, and the global warming effect // Adv. in Carbon Capt., 2020. – Elsevier Science. – Ch. 1. – P. 1–26. 10.1016/B978-0-12-819657-1.00001-32

Yudina P. K., Ivanova L. A., Ronzhina D. A., Zolotareva N. V., Ivanov L. A. Variation of leaf traits and pigment content in three species of steppe plants depending on the climate aridity // Rus. J. of Plant Phys., 2017. – Vol. 64, № 3. – P. 410–422. https://doi.org/10.1134/S1021443717020145

Wright I. J. Reich P. B., Westoby M., et al. The worldwide leaf economics spectrum // Nature, 2004. – Vol. 428. – P. 821–827.

Zhang L., Yang L., Shen W. Dramatic altitudinal variations in leaf mass per area of two plant growth forms at extreme heights // Ecol. Indic., 2020. – Vol. 110. – P. 105890. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105890