

Фотосинтетическая активность подростка хвойных в связи с промышленными рубками

© 2024. В. В. Тужилкина, к. б. н., с. н. с.,

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения
Российской академии наук,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
e-mail: tuzhilkina@ib.komisc.ru

В статье рассматривается функционирование хвойного подростка предварительной и последующей генераций на вырубках в связи с промышленными рубками в подзоне средней тайги Республики Коми. Изучены пигментная деятельность, фотосинтетическая и дыхательная способности ассимиляционного аппарата подростка сосны (*Pinus sylvestris* L.) и ели (*Picea obovata* Ledeb.) на 3- и 10-летних вырубках после сплошнолесосечных рубок ельника и сосняка с помощью спектрофотометрического и газометрического методов. Выявлена функциональная перестройка пигментного аппарата у елового подростка предварительной генерации на вырубках. Хвоя приспосабливается к условиям среды на уровне пигментной системы путём изменения содержания и соотношения хлорофиллов и каротиноидов. Изменения в пластидах у елового подростка на 3-летней вырубке происходили за счёт снижения концентрации хлорофиллов и каротиноидов, а на 10-летней вырубке – активизации синтеза пигментов, что влияет на усвоение углекислоты в хлоропластах. Показано, что ассимиляционный аппарат подростка ели на вырубках поглощает CO_2 в 1,4 и 1,8 раза активнее, чем под пологом леса. Фотосинтетическая и дыхательная способности хвои елового подростка на вырубках не различаются, что свидетельствует о стабильном уровне важных процессов жизнедеятельности у подростка в течение десяти лет после рубки древостоя. Установлено, что хвоя подростка сосны и ели на вырубках способна поглощать CO_2 с довольно высокой скоростью до 5,73 и 2,7 $\mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ соответственно. Это способствует накоплению в ней ассимилятов и использованию их в процессах роста, а в итоге, увеличению продуктивности подростка на вырубках после сплошной рубки древостоя.

Ключевые слова: ель, сосна, подрост, хвоя, промышленные рубки, вырубка, пигменты, фотосинтез, дыхание.

Photosynthetic activity of coniferous undergrowth after industrial felling

© 2024. V. V. Tuzhilkina ORCID: 0000-0002-4415-6598

Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
e-mail: tuzhilkina@ib.komisc.ru

The functioning of coniferous undergrowth of preliminary and subsequent generations after industrial felling was considered in the middle taiga subzone of the Komi Republic. Using spectrophotometric and gasometric methods we analyzed the pigment activity, photosynthetic, and respiratory abilities of the assimilation apparatus of pine (*Pinus sylvestris* L.) and spruce (*Picea obovata* Ledeb.) undergrowth at the 3- and 10-year old clearings. The pigment apparatus functional rearrangement of the preliminary generation spruce undergrowth at clearings was found. Needles adapt to environmental conditions at the pigment system level by changing the content and ratio of chlorophylls and carotenoids. Changes in plastids in the spruce undergrowth at the 3-year clearings occurred due to a decrease in chlorophyll and carotenoid concentrations, and at the 10-year clearings due to activation of pigment synthesis which affects the carbon dioxide absorption in chloroplasts. The assimilation apparatus of spruce undergrowth at clearing absorbs CO_2 by 1.4 and 1.8 time more actively than that under the forest canopy. The photosynthetic and respiratory abilities of spruce needles at clearings do not differ. This indicates a stable level of important vital processes for the studied undergrowth at clearings during ten years after felling. Pine and spruce undergrowth needles are able to absorb CO_2 at a fairly high rate up to 5.73 and 2.7 $\mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ respectively. This rate contributes to the accumulation of assimilates in pine needles and their use for growth which logically increases the productivity of undergrowth at clearings. In general, the functional organization of spruce and pine undergrowth assimilating organs ensures their growth and favors the successful restoration of conifers at clearings in the middle taiga subzone of the European North-East.

Keywords: spruce, pine, undergrowth, needles, industrial felling, clearing, pigments, photosynthesis, respiration.

Промышленные рубки лесов являются значительным антропогенным стрессом, ведущим к трансформации лесных экосистем. Для Республики Коми эта проблема актуальна в связи с проведением интенсивной эксплуатации хвойных лесов. В лесном фонде республики рубками ежегодно охвачено в среднем 58 тыс. га, объём заготавливаемой древесины составляет 8–10 млн м³. В связи с этим проблеме восстановления леса на вырубках европейского Севера России придаётся всё большее значение. Важная роль при этом отводится эффективности естественного возобновления леса [1]. На 55–65% площади вырубок европейского Севера-Востока лесовосстановление осуществляется за счёт сохранения подроста хвойных пород [2].

В лесных сообществах после рубки происходят существенные изменения физико-химических свойств почв [3], запасов и потоков углерода [4–6] и экологических условий среды, которые влияют на функционирование подроста древесных растений. Следует отметить, что для ускоренного возобновления леса на сплошных вырубках необходимо знать основные процессы жизнедеятельности подроста как возобновившегося, так и сохранившегося после сплошнолесосечной рубки хвойных лесов. На территории европейского Севера России характер изменений физиологических процессов подроста хвойных после промышленных рубок рассматривался в 1970-е годы в единичных работах [6, 7]. В последнее время всё больше внимания уделяется изучению ответных физиологических реакций хвои подроста ели и сосны на изменение условий среды, связанных с проведением рубок ухода во вторичных сообществах [8–10]. В Республике Коми, где интенсивно ведутся промышленные рубки, основные процессы жизнедеятельности подроста на вырубках ельников и сосняков не изучались.

Цель данной работы – исследование пигментного комплекса, фотосинтетической и дыхательной способности хвои подроста сосны и ели на сплошных вырубках, и использование физиологических параметров для оценки естественного возобновления хвойных в средней тайге (Республика Коми).

Объекты и методы исследования

Исследования проводились на территории Чернамского лесоэкологического стационара (62°00' с. ш. и 50°20' в. д.) Института биологии Коми научного центра и Сыктывкарского

лесничества (61°35' с. ш., 51°02' в. д.) Республики Коми [11]. Объектами были подрост ели (высота около 1,0 м, возраст 25 лет), произрастающий под пологом древостоя и на 3- и 10-летней вырубках после сплошнолесосечной рубки хвойных лесов, и сосновый подрост высотой 1–1,3 м, возобновившийся на 10-летней вырубке сосняка черничного влажного. Следует отметить, что сплошнолесосечная рубка древостоя была проведена в зимний период.

Для исследований динамики фотосинтетических пигментов в течение вегетации 2016 г. (30 мая, 8 июля, 2 сентября) и 2018 г. (30 мая, 18 июля, 11 октября) отбирали образцы однолетней хвои с 10 деревьев подроста ели и сосны. Такая биологическая повторность считается достаточной для достоверной характеристики биохимического состава хвои [12]. Побеги срезали с середины кроны с южной стороны дерева. Количественный анализ фотосинтетических пигментов проводили спектрофотометрически на приборе UV-1800 (Shimadzu, Япония) в ацетоновых экстрактах. Расчёт доли хлорофилла в светособирающем комплексе (ССК) производили с учётом того, что весь хлорофилл *b* находится в ССК, а соотношение хлорофиллов *a/b* в ССК равно 1,2 [13, 14].

Фотосинтетическую способность оценивали по поглощению CO₂, измеренной инфракрасным (ИК) газоанализатором Li COR 6400 (Li COR, США) при насыщающей освещённости, температуре 20 °С и влажности 70%. Дыхание измеряли по выделению CO₂ ИК-газоанализатором в темноте при 20 °С, влажности воздуха 70%, естественной концентрации CO₂ в воздухе. Объект экспонировали в контролируемой камере 64002–2L (Li COR, США) до установления постоянной скорости CO₂-газообмена. Измерения фотосинтеза и дыхания хвои проводили на интактных побегах древесных растений в июле.

Статистическую обработку полученных данных проводили на персональном компьютере с использованием программ Excel и Statistica. Значимость отличий исследуемых показателей проверяли с помощью критерия Стьюдента. В таблицах даны среднеарифметические значения и их стандартные ошибки.

Результаты и обсуждение

Пигменты. Известно, что содержание и соотношение пигментов в листьях является одним из биохимических показателей реакции растений на изменение факторов среды, степени их адаптации к новым экологическим усло-

виям и может служить критерием при оценке функционирования растений. Исследования пигментной системы подростка сосны и ели на 10-летних вырубках показали, что общий фонд фотосинтетических пигментов изменяется в течение вегетации. Летом и в начале осени в хвое накапливалось наибольшее количество хлорофиллов, которое сопровождалось развитием тилакоидной системы хлоропластов [15]. Максимальное количество хлорофиллов в хвое ели и сосны в этот период отмечалось ранее для взрослых деревьев [16–18]. Поздней осенью с наступлением холодной и дождливой погоды в связи с перестройкой пластидного аппарата концентрация хлорофилла в хвое у подростка сосны снижалась на 14% по сравнению с летом (рис. 1). Величина соотношения хлорофиллов *a* и *b* снизилась с 4,1 до 2,8, что обусловлено торможением биосинтеза хлорофилла *a*, связанного с двумя фотосистемами. Доля хлорофилла в ССК в течение вегетации хвойных растений изменялась и составляла у подростка сосны 50–59%, а у ели – 50–66% от общего фонда зелёных пигментов.

Характер сезонной динамики каротиноидов, в отличие от хлорофиллов, как у елового подростка, так и соснового на черничных вырубках идентичен. Летом отмечается наименьшее количество жёлтых пигментов. К осени их фонд повышается, что свидетельствует об увеличении их содержания в пигментном аппарате, выполняющем протекторную роль [19, 20].

Полученные данные по содержанию фотосинтетических пигментов у подростка ели

позволили выявить различия в зависимости от условий произрастания. Так, в однолетней хвое елового подростка, произрастающего на 3-летней вырубке в условиях повышенной освещённости, после рубки древостоя накапливается хлорофиллов на 13,4% меньше, чем под пологом леса (табл. 1). На 10-летней вырубке, наоборот, в хвое подростка содержание зелёных пигментов на 28%, жёлтых на 33% выше, чем в ельнике. Изменения в пигментном комплексе хвои у подростка на 3-летней вырубке происходили за счёт уменьшения обеих форм хлорофилла, а на 10-летней – увеличения синтеза хлорофилла *a*. Для пигментного комплекса елового подростка, произрастающего под пологом древостоя, характерен более высокий показатель отношения хлорофиллов *a/b*, что указывает на сравнительно меньшую величину ССК.

Сравнительная оценка фонда пигментов подростка ели на вырубках в зависимости от давности рубки свидетельствует о различном накоплении зелёных пигментов. На третий год после рубки сосняка черничного в хвое елового подростка хлорофиллов содержится в 1,2 раза больше, чем на 10-летней вырубке ельника черничного, что, вероятно, обусловлено изменением экологических условий среды. Относительно постоянными на обеих вырубках являются величины соотношения хлорофиллов *a* и *b*. Хвоя подростка ели на вырубках характеризуется довольно стабильным накоплением фотосинтетических пигментов, относящихся к светособирающему комплексу.

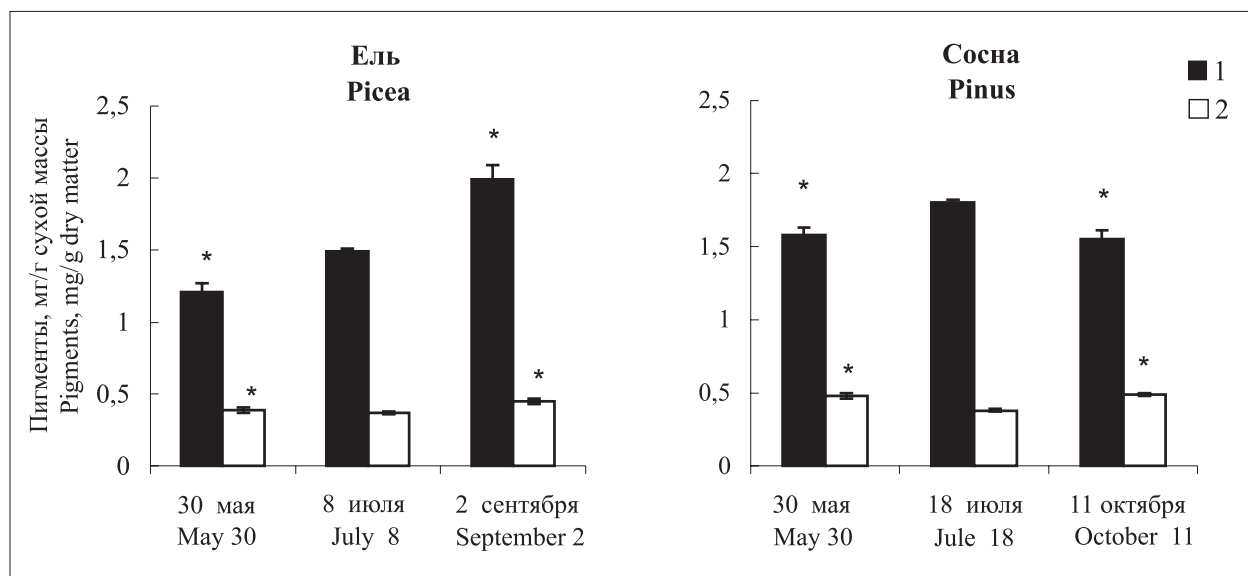


Рис. 1. Сезонная динамика фотосинтетических пигментов в хвое подростка ели и сосны на вырубках: 1 – хлорофилл *a+b*; 2 – каротиноиды; * – различия достоверны при $p \leq 0,01$

Fig. 1. Seasonal dynamics of photosynthetic pigments in spruce and pine undergrowth needles in cuttings: 1 – chlorophyll *a+b*; 2 – carotenoids; * – differences are significant at $p \leq 0.01$

Таблица 1 / Table 1

Содержание фотосинтетических пигментов в хвое елового подроста, июль 2018 г.
The photosynthetic pigments content in the needles of *Picea* undergrowth, July, 2018

| Показатель Characteristics | Вырубка / Cutting | | Лес / Forest | |
|--|--------------------|----------------------|----------------|------------------|
| | 3-летняя 3-year | 10-летняя 10-year | сосняк pine | ельник spruce |
| Хлорофилл <i>a+b</i> , мг/г сухой массы Chlorophyll <i>a+b</i> , mg/g dry weight | 1,72±0,08 | 1,49±0,02*** | 1,90±0,02* | 1,08±0,11** |
| Каротиноиды, мг/г сухой массы Carotenoids, mg/g dry weight | 0,39±0,02 | 0,37±0,01 | 0,41±0,01 | 0,26±0,03* |
| Хлорофилл <i>a</i> / Хлорофилл <i>b</i> Chlorophyll <i>a</i> / Chlorophyll <i>b</i> | 2,51 | 2,50 | 2,44 | 3,0 |
| Доля хлорофиллов в ССК, % Share of chlorophyll in LHC, % | 63 | 63 | 64 | 54 |
| Хлорофилл / Каротиноиды Chlorophyll / Carotenoids | 4,46 | 4,0 | 4,68 | 4,20 |

Примечание: ССК – светособирающий комплекс. Различия достоверны: * – на 3-летней вырубке и под пологом сосняка ($p \leq 0,05$); ** – на 10-летней вырубке и под пологом ельника ($p \leq 0,05$); *** – на 3- и 10-летней вырубках ($p \leq 0,01$).

Note: LHC – light-harvesting complex. The differences are significant: * – on a 3-year clearing and under a canopy of a pine forest ($p \leq 0.05$); ** – on a 10-year clearing and under a canopy of a spruce forest ($p \leq 0.05$); *** – on a 3-year and on a 10-year cuttings ($p \leq 0.1$).

Таблица 2 / Table 2

Интенсивность CO_2 -газообмена хвои подроста древесных растений на вырубках
 CO_2 -exchange intensity in undergrowth needles of woody plants on cuttings

| Параметр Parameter | Ель / Spruce | | Сосна / Pine |
|--|---|------------|--------------|
| | возраст вырубки, лет / age of cutting, year | | |
| | 3 | 10 | 10 |
| Максимальная скорость видимого фотосинтеза, мкмоль $CO_2/(m^2 \cdot c)$ (Φ_{max}) The maximum rate of visible photosynthesis, $\mu mol CO_2/(m^2 \cdot s)$ (F_{max}) | 2,44±0,28* | 2,69±0,06* | 5,73±0,50 |
| Скорость темного дыхания, мкмоль $CO_2/(m^2 \cdot c)$ (Дт) Dark respiration rate, $\mu mol CO_2/(m^2 \cdot s)$ (Dt) | -0,30±0,04 | -0,20±0,08 | -0,37±0,01 |
| $\Phi_{max}/Дт$ F_{max}/Dt | 8,1 | 13,4 | 15,5 |

Примечание: * – различия с сосной достоверны при $p \leq 0,01$.

Note: * – the differences with pine are significant at $p \leq 0.01$.

Таким образом, изменение содержания фотосинтетических пигментов в хвое елового подроста предварительной генерации после рубки древостоя свидетельствует о способности пигментной системы адаптироваться к новым условиям существования.

CO_2 -газообмен. Для выяснения особенностей фотосинтетической способности подроста ели и сосны на вырубках нами изучалась максимальная дневная интенсивность фотосинтеза хвои. Этому показателю придают большое значение многие исследователи, так как он характеризует потенциальные возможности ассимиляционной деятельности растений [21]. Летом при более благоприятном сочетании температурных

и световых условий хвоя древесных растений на вырубках усваивает CO_2 с высокой скоростью и достигает максимальных значений (табл. 2). Измерения CO_2 -газообмена хвои ели, проведенные при температуре 20–22 °С и насыщенной интенсивности света показали, что максимальные скорости видимого фотосинтеза у подроста под пологом в сосняке и ельнике составляют 1,36 и 1,90 мкмоль $CO_2/(m^2 \cdot c)$ соответственно. Через 3 года после рубки древостоя при насыщающей освещенности интенсивность видимого фотосинтеза хвои ели на вырубке увеличилась в 1,4 раза по сравнению фотосинтетической активностью подроста, произраставшего под пологом леса (рис. 2). На вырубке 10-летней давности эта

величина почти в 2 раза выше, чем под пологом древостоя.

Повышенная интенсивность фотосинтеза хвои у подростка ели после сплошной и выборочной рубки древостоя отмечалась ранее другими исследователями [7, 8, 22, 23]. Следовательно, улучшение условий освещения сохранившегося елового подростка предварительной генерации при проведении сплошной рубки приводит к увеличению максимальной интенсивности видимого фотосинтеза. Несмотря на то, что у елового подростка на вырубке наблюдается тенденция к повышению максимально возможной ассимиляционной способности, достоверных различий по этому показателю на вырубках различной давности не выявлено (табл. 2). В дни с переменной облачностью, характерной для изучаемого региона [24], скорость поглощения CO₂ хвоей снижалась на 40–45% от максимальной интенсивности фотосинтеза. Следует отметить, что на 10-летней вырубке сосняка черничного у возобновившейся сосны максимальная интенсивность фотосинтеза в 2 раза выше по сравнению с еловым подростом предварительной генерации, что обусловлено как видовой специфичностью, так и в некоторой степени возрастом подростка. В отличие от данных, полученных нами ранее по максимальной скорости видимого фотосинтеза 90-летних хвойных пород в ельниках и сосняках [25, 26], хвоя подростка ели и сосны на вырубках

поглощала CO₂ соответственно в 1,5 и 1,7 раза активнее, что свидетельствует об её повышенной фотосинтетической способности.

Измерение выделения CO₂ хвои елового подростка в темноте при 20 °С и влажности 70% показало, что на вырубках хвойных сообществ отсутствует различие по интенсивности дыхания (табл. 2). Ассимиляционный аппарат подростка ели на вырубках при относительно благоприятных температурных и световых условиях характеризуется низкими показателями соотношения фотосинтез/дыхание. Этот показатель на 3-летней вырубке сосняка черничного составил 12,3, а на 10-летних вырубках ельника и сосняка черничных типов – 6,5 и 7,4% соответственно от максимальной скорости поглощения CO₂, что свидетельствует о небольших энергетических затратах, используемых для роста подростка.

Заключение

Промышленные рубки таёжных лесов на Севере являются значимыми факторами, влияющими на сохранность и функционирование подростка ели и сосны как предварительной, так и последующей генерации.

Приведены новые сведения об интенсивности физиолого-биохимических процессов подростка хвойных после промышленных рубок в подзоне средней тайги. Выявлены адаптивные реакции подростка ели предварительной генерации на проведение сплошнорубочной рубки древостоя на уровне пигментной системы. Хвоя ели реагирует на изменение экологических условий среды через 3 года после рубки понижением концентрации хлорофиллов и каротиноидов, а через 10 лет – повышением содержания пигментов, что влияет на усвоение углекислоты в хлоропластах и способствует активизации фотосинтетической деятельности хвои.

Полученные нами результаты по скорости CO₂-газообмена подростка хвойных показали, что фотосинтетическая способность хвои у сохранившегося подростка ели на вырубках в 1,5 раза выше по сравнению как с подростом, произрастающим под пологом леса, так и в сравнении со взрослыми 90-летними деревьями. Хвоя подростка ели и сосны на вырубках способна поглощать углекислоту со скоростью до 2,7 и 5,73 мкмоль CO₂/(м² · с) соответственно, что способствует накоплению фотоассимилятов и их использованию в процессах роста. В целом, функциональная организация ассимилирующих органов ели

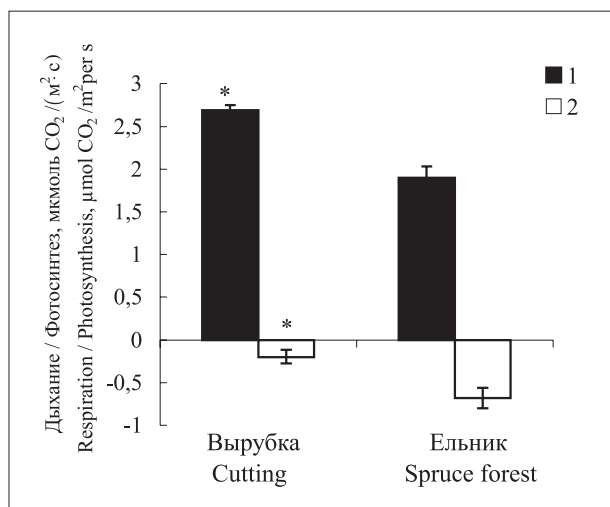


Рис. 2. Интенсивность CO₂-газообмена хвои елового подростка на вырубке и в ельнике черничном: 1 – фотосинтез; 2 – дыхание; * – различия достоверны при p ≤ 0,01

Fig. 2. Intensity of CO₂-gas exchange in the needles of spruce undergrowth on the clearing and in blueberry spruce forest: 1 – photosynthesis; 2 – respiration; * – the differences are significant at p ≤ 0.01

и сосны на вырубках обеспечивает успешный рост хвойного подростка и способствует ускоренному лесовосстановлению в подзоне средней тайги Республики Коми.

Таким образом, знание о влиянии промышленных рубок на основные физиологические процессы подростка хвойных важно для понимания механизмов влияния антропогенных нагрузок на функционирование лесного сообщества и для оценки естественного возобновления хвойных пород при их интенсивной эксплуатации.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН, номер гос. регистрации 1220401000318.

Автор благодарен ведущему инженеру отдела лесобиологических проблем Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН С. Н. Кузину за помощь при работе с газоанализатором.

Литература

1. Цветков В.Ф. Потенциал лесовозобновления на вырубках Европейского Севера России // Лесоведение. 2010. № 3. С. 3–14.
2. Ларин В.Б., Паутов Ю.А. Формирование хвойных молодняков на вырубках северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. 142 с.
3. Дымов А.А. Влияние сплошных рубок в бореальных лесах России на почвы (обзор) // Почвоведение. 2017. № 7. С. 787–798. doi: 10.7868/S0032180X17070024
4. Лиханова Н.В., Бобкова К.С. Пулы и потоки углерода в экосистемах вырубки ельников средней тайги Республики Коми // Теоретическая и прикладная экология. 2019. № 2. С. 91–100. doi: 10.25750/1995-4301-2019-2-091-100
5. Осипов А.Ф., Тужилкина В.В., Дымов А.А., Бобкова К.С. Запасы фитомассы и органического углерода среднетаёжных ельников при восстановлении после сплошнолесосечной рубки // Известия РАН. Серия биологическая. 2019. № 2. С. 215–224. doi: 10.1134/S0002332919020103
6. Веретенников А.В., Бурмина Л.Н. К вопросу о влиянии давности рубки на физиологические процессы подростка ели в условиях долгомошных вырубок // Доклады Академии наук СССР. 1963. Т. 148. № 6. С. 1422–1424.
7. Леина Г.Д. Фотосинтез елового подростка под пологом и на вырубках ельника черничника свежего в связи с давностью рубки // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса / Отв. ред. Ю. Л. Цельникер. М.: Наука, 1967. С. 232–236.
8. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н. Эколого-физиологические особенности ели в березняках черничных. Архангельск: ИД САФУ, 2014. 375 с.
9. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н. Динамика накопления пластидных пигментов у подростка ели при онтогенезе березняка черничного // Лесной журнал. 2018. № 3. С. 54–64. doi: 10.17238/issn 0536-1036.2018.3.54
10. Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Отток и распределение ¹⁴C-ассимилятов у ели при выборочных рубках в северо-таёжных фитоценозах // Лесной журнал. 2019. № 2. С. 40–55. doi: 10.17238/issn 0536-1036.2019.2.40
11. Осипов А.Ф. Эмиссия CO₂ с поверхности отдельных технологических элементов вырубок среднетаёжных сосняков черничных // Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения: материалы международной научно-практической конференции. Киров: ВятГУ, 2019. С. 138–141.
12. Helmisaari H.S. Spatial and age-related variation in nutrient concentration of *Pinus sylvestris* needles // Silva Fennica. 1992. V. 26. No. 3. P. 145–153. doi: 10.14214/sf.a15643
13. Lichtenthaler N.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. V. 148. P. 350–382. doi: 10.1016/0076-6879(87)48036-1
14. Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of the plant pigment systems // Photosynthetica. 1993. V. 29. P. 195–203.
15. Плюснина С.Н., Тужилкина В.В. Структурно-функциональная характеристика фотосинтетического аппарата подростка *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока // Ботанический журнал. 2021. Т. 106. № 11. С. 1072–1084. doi: 10.31857/S0006813621110077
16. Ладанова Н.В., Тужилкина В.В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1992. 95 с.
17. Ottander C., Campbell D., Quist G. Seasonal changes in photosystem II organisation and pigment composition in *Pinus sylvestris* // Planta. 1995. V. 197. P. 176–183. doi: 10.1007/BF00239954
18. Тужилкина В.В. Пигментный комплекс хвои сосны в лесах европейского северо-востока // Лесоведение. 2012. № 4. С. 16–23.
19. Demmig-Adams B., Adams III W.W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1992. V. 43. P. 599–626. doi: 10.1146/annurev.pp.43.060192.003123
20. Головки Т.К., Табаленкова Г.Н., Дымова О.В. Пигментный комплекс растений Приполярного Урала // Ботанический журнал. 2007. Т. 92. № 11. С. 1732–1741.
21. Вознесенский В.Л. Фотосинтез пустынных растений. Л.: Наука, 1977. 256 с.
22. Коссович Н.Л. Фотосинтез и продуктивность 45-летних елей в елово-лиственном древостое в результате рубок ухода шестилетней давности // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса / Отв. ред. Ю. Л. Цельникер. М.: Наука, 1967. С. 129–150.
23. Катрушенко И.В. Фотосинтез подростка ели во вторичных сообществах южной тайги // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса / Отв. ред. Ю. Л. Цельникер. М.: Наука, 1967. С. 237–242.
24. Галенко Э.П. Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса Европейского Севера. Л.: Наука, 1983. 128 с.
25. Тужилкина В.В., Плюснина С.Н. Комплексная оценка состояния хвои *Picea obovata* (Pinaceae) в условиях

аэротехногенного загрязнения // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50. № 4. С. 75–83.

26. Тужилкина В.В. Влияние аэротехногенного загрязнения целлюлозно-бумажного производства на пигментный комплекс сосны обыкновенной // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 1. С. 90–96. doi: 10.25750/1995-4301-2021-1-090-096

References

1. Tsvetkov V.F. Potential of reforestation in felled areas of the Russian European North // Lesovedenie. 2010. No. 3. P. 3–14 (in Russian).

2. Larin V.B., Pautov Yu.A. Formation of coniferous young trees in the cuttings of the North-East of the European part of the USSR. Leningrad: Nauka, 1989. 142 p. (in Russian).

3. Dymov A.A. The impact of clearcutting in boreal forests of Russia on soils: a review // Pochvovedenie. 2017. No. 7. P. 787–798 (in Russian). doi: 10.7868/S0032180X17070024

4. Likhanova N.V., Bobkova K.S. Pools and carbon fluxes in felling ecosystems spruce forests of the middle taiga of the Komi Republic // Theoretical and Applied Ecology. 2019. No. 2. P. 91–100 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2019-2-091-100

5. Osipov A.F., Tuzhilkina V.V., Dymov A.A., Bobkova K.S. Phytomass and organic carbon stocks in the middle taiga spruce forests during restoration after clear cutting // Izvestiya RAN. Serya biologicheskaya. 2019. No. 2. P. 215–224 (in Russian). doi: 10.1134/S0002332919020103

6. Veretennikov A.V., Burmina L.N. On the effect of the age of felling on the physiological processes of spruce undergrowth in conditions of long-term felling // Doklady Akademii nauk SSSR. 1963. V. 148. No. 6. P. 1422–1424 (in Russian).

7. Leina G.D. Photosynthesis of spruce undergrowth under the canopy and on the cuttings of fresh blueberry spruce forest in connection with the prescription of logging // Light regime, photosynthesis and forest productivity / Ed. Yu.L. Tselniker. Moskva: Nauka, 1967. P. 232–236 (in Russian).

8. Zarubina L.V., Konovalov V.N. Ecological and physiological features of spruce in blueberry birch forests. Arkhangel'sk: ID SAFU, 2014. 375 p (in Russian).

9. Zarubina L.V., Konovalov V.N. Accumulation dynamics of plastid pigments in spruce undergrowth in ontogenesis of the bilberry birch forest // Lesnoy Zhurnal. 2018. No. 3. P. 54–64 (in Russian). doi: 10.17238/issn 0536-1036.2018.3.54

10. Konovalov V.N., Zarubina L.V. Outflow and distribution of spruce ¹⁴C-assimilates after selective felling in the northern taiga phytocenoses // Lesnoy Zhurnal. 2019. No. 2. P. 40–55 (in Russian). doi: 10.17238/issn 0536-1036.2019.2.40

11. Osipov A.F. CO₂ emission from the surface of individual technological elements of cuttings of middle taiga blueberry pine forests // Conservation of forest ecosystems: problems and solutions: materialy mezhdunarodnoy

nauchno-prakticheskoy konferentsii. Kirov: VyatGU, 2019. P. 138–141 (in Russian).

12. Helmisaari H.S. Spatial and age-related variation in nutrient concentration of *Pinus sylvestris* needles // Silva Fennica. 1992. V. 26. No. 3. P. 145–153. doi: 10.14214/sf.a15643

13. Lichtenthaler N.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in Enzymology. 1987. V. 148. P. 350–382. doi: 10.1016/0076-6879(87)48036-1

14. Maslova T.G., Popova I.A. Adaptive properties of the plant pigment systems // Photosynthetica. 1993. V. 29. P. 195–203.

15. Plyusnina S.N., Tuzhilkina V.V. Structural and functional characteristics of the photosynthetic apparatus of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) regrowth in the middle taiga subzone of the European North-East // Botanicheskiy zhurnal. 2021. V. 106. No. 11. P. 1072–1084 (in Russian). doi: 10.31857/S0006813621110077

16. Ladanova N.V., Tuzhilkina V.V. Structural organization and photosynthetic activity of Siberian spruce needles. Syktyvkar: Komi NTs UrO RAN, 1992. 95 p. (in Russian).

17. Ottander C., Campbell D., Quist G. Seasonal changes in photosystem II organisation and pigment composition in *Pinus sylvestris* // Planta. 1995. V. 197. P. 176–183. doi: 10.1007/BF00239954

18. Tuzhilkina V.V. Pigment complex of pine in phytocenoses of the European North-East // Lesovedenie. 2012. No. 4. P. 16–23 (in Russian).

19. Demmig-Adams B., Adams III W.W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1992. V. 43. P. 599–626. doi: 10.1146/annurev.pp.43.060192.003123

20. Golovko T.K., Tabalenkova G.N., Dymova O.V. Pigment apparatus of subpolar Ural plants // Botanicheskiy zhurnal. 2007. V. 92. No. 11. P. 1732–1741 (in Russian).

21. Voznesensky V.L. Photosynthesis of desert plants. Leningrad: Nauka, 1977. 256 p. (in Russian).

22. Kossovich N.L. Photosynthesis and productivity of 45-year-old fir trees in the spruce-deciduous stand as a result of logging 6 years ago // Light regime, photosynthesis and forest productivity / Ed. Yu.L. Tselniker. Moskva: Nauka, 1967. P. 129–150 (in Russian).

23. Katrushenko I.V. Photosynthesis of spruce undergrowth in secondary communities of the southern taiga // Light regime, photosynthesis and forest productivity / Ed. Yu.L. Tselniker. Moskva: Nauka, 1967. P. 237–242 (in Russian).

24. Galenko E.P. Phytoclimate and energy factors of coniferous forest productivity in the European North. Leningrad: Nauka, 1983. 128 p. (in Russian).

25. Tuzhilkina V.V., Plyusnina S.N. Evaluation of *Picea obovata* (Pinaceae) needle condition under aerotechnogenic pollution // Plant Resources. 2014. V. 50. No. 4. P. 75–83 (in Russian).

26. Tuzhilkina V.V. Effect of aerotechnogenic impact of pulp and paper production on the pigment complex of Scots pine // Theoretical and Applied Ecology. 2021. No. 1. P. 90–96 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2021-1-090-096