

УДК: 630\*161.4:631.811.1+630\*181.22:630\*232.31

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.3.54

## ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ ПЛАСТИДНЫХ ПИГМЕНТОВ У ПОДРОСТА ЕЛИ ПРИ ОНТОГЕНЕЗЕ БЕРЕЗНЯКА ЧЕРНИЧНОГО

*Л.В. Зарубина<sup>1</sup>, д-р с.-х. наук, проф.*

*В.Н. Коновалов<sup>2</sup>, д-р с.-х. наук, проф.*

<sup>1</sup>Вологодская государственная молочнохозяйственная академия им. Н.В. Верещагина, ул. Шмидта, д. 2, с. Молочное, г. Вологда, Россия, 160555;

e-mail: Liliya270975@yandex.ru

<sup>2</sup>Северный (Арктический) федеральный университет им. М.В. Ломоносова, наб. Северной Двины, д. 17, г. Архангельск, Россия, 163002; e-mail: v.konovалov@narfu.ru

С помощью бумажной хроматографии и спектрофотометрического метода у подростка ели в березняке черничных типов леса на Северо-Востоке России была изучена сезонная и многолетняя динамика накопления фотосинтетических пигментов при онтогенезе березового древостоя. Установлено, что минимальное количество хлорофилла и каротиноидных пигментов в хвое подростка ели содержится в 1–8-летних насаждениях березняка, когда поступающий под полог световой поток еще не ограничивает потребность ели в солнечной радиации. В этот период в хвое отмечаются максимальные соотношения между компонентами хлорофилла и минимальные между светособирающим и хлорофилл-белковыми комплексами в энергопреобразующей системе хлоропластов (1,05 : 1,40). По данным авторов, такие соотношения у подростка ели соответствуют максимальной интенсивности фотосинтеза и способствуют усилению в хлоропластах синтеза углеводов. При увеличении возраста березняка в связи с образованием верхнего затеняющего полога из листовых пород концентрация пигментов в хвое ели постепенно возрастает. Максимальная концентрация хлорофилла и минимальные соотношения между его компонентами у подростка ели наблюдаются в 50–80-летних березняках, когда подрост испытывает острый дефицит солнечной радиации. Постепенные рубки в березняках черничных типов леса интенсивностью по объему 45...52 %, увеличивая приток солнечного света под полог, приводят к снижению в хвое подростка ели содержания зеленых пигментов, особенно хлорофилла *b*, увеличивают соотношение хлорофилл *a*/хлорофилл *b*, сокращают соотношение в энергопреобразующей системе хлоропластов между светособирающим и хлорофилл-белковыми комплексами до 1,26, одновременно повышают интенсивность фотосинтеза в 2,2–2,4 раза и активизируют в клетке процессы, связанные с синтезом углеводов. Установлено, что у подростка ели в березняках черничных типов леса в зимний период явно выраженная деградация хлорофилла отсутствует, хотя обычно она отмечается. В сезонной динамике накопления зеленых пигментов у подростка ели явно отмечаются максимумы: первый большой летом, второй (менее значительный) после завершения листопада, который у деревьев ели отсутствует.

*Ключевые слова:* подрост ели, березняк черничный, хлорофилл, каротиноиды, энергопреобразующие комплексы пластид, освещенность.

### *Введение*

Изучению пигментного комплекса древесных растений посвящено значительное число публикаций. Интерес к данной проблеме вызван особой ролью

---

*Для цитирования:* Зарубина Л.В., Коновалов В.Н. Динамика накопления пластидных пигментов у подростка ели при онтогенезе березняка черничного // Лесн. журн. 2018. № 3. С. 54–64. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.3.54

хлорофилла и каротиноидных пигментов зеленого листа в процессе фотосинтеза. Концентрация зеленых и желтых пигментов в фотосинтезирующих органах растения часто используется в качестве биологического индикатора, определяющего потенциальную фотосинтетическую продуктивность вида, его реакцию на динамику факторов внешней среды, степень адаптации к изменяющимся экологическим условиям, скорость ассимиляции атмосферного углерода [2, 5, 11, 15, 17–19, 22–25]. В связи с этим определен интерес представляет изучение динамики накопления хлорофилла и каротиноидных пигментов в хвое подроста ели при онтогенезе березняка черничного на различных возрастных этапах его формирования, особенностей сезонной динамики в связи со сменой светового и температурного режимов. На Севере такие исследования до последнего времени не проводились.

Цель исследования – изучение сезонной и многолетней динамики накопления фотосинтетических пигментов в хвое подроста ели в березняке черничном при сезонной смене светового и температурного режимов, возрастном развитии подроста и проведении постепенных рубок. Для сравнения аналогичные исследования осуществлялись также в осиннике черничном.

#### *Объекты и методы исследования*

Изучение содержания пигментов в хвое подроста ели в березняке черничных типов леса на различных возрастных этапах развития подроста проводили на стационарных пробных площадях Северного научно-исследовательского института лесного хозяйства (опытные участки «Ломовое» и «Холмогорская»). Описание пробных площадей – в [4, 5]. Дополнительные исследования выполняли на временных пробных площадях березняка путем подбора хронорядов аналогичного состава и соответствующего возраста с одновременным определением в них светового режима. Для получения данных по содержанию пигментов в экстрактах свежей хвои использовали спектрофотометрический метод (спектрофотометр СФ-46М фирмы «ЛОМО») [20] и метод бумажной хроматографии [13], для определения хлорофилла в светособирающем и хлорофилл-белковых комплексах фотосистем I и II энергопреобразующей системы хлоропластов – методику [14]. Освещенность замеряли в околополуденные часы [1, 18, 24, 25].

#### *Результаты исследования и их обсуждение*

Результаты исследования светового режима на изучаемых объектах показали (рис. 1), что наибольшее количество света еловый подрост получает на свежих вырубках и в 1–8-летнем березняке, когда возобновляющиеся листовые породы для подроста еще не создают серьезного верхнего затенения (все показатели на рис. 1, 2 представляют собой средние значения, полученные на объектах двух опытных участков).

В 13-летнем березовом насаждении береза и примесь осины уже начинают создавать подросту ели конкуренцию за солнечную радиацию. В околополуденные часы ясных безоблачных дней июня–июля в условиях северотаежной подзоны под полог насаждения такого возраста проникает около 65 % солнечной радиации, приходящей к кронам верхнего полога. При дальнейшем разрастании и укреплении эдафических позиций береза и осина начинают вытеснять ель во второй ярус, где условия для ее возобновления и роста становятся крайне неблагоприятными. Продолжительность дневного освещения для подпологовой ели значительно сокращается.

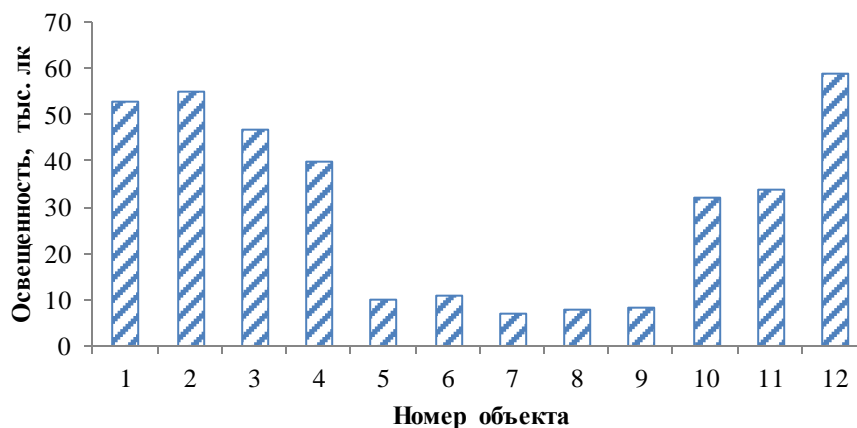


Рис. 1. Освещенность на опытных объектах: 1 – 10-дневная вырубка; 2–6, 8 – березняки возраста соответственно 1, 8, 13, 23, 33 и 80 лет; 7 и 10 – березняки возраста 53 года соответственно без вырубкой и с вырубкой 50% запаса; 9, 11 – осинники возраста 53 года соответственно без вырубкой и с вырубкой 45% запаса; 12 – открытое место

Уже к 23-летнему возрасту березняка в дневное время под его полог проникает не более 10...12% приходящей солнечной радиации. Установлено [1, 18, 24, 25], что для формирования перспективного подроста ели необходимый минимум освещенности не должен быть ниже 25...40%.

В березняке старшего возраста, несмотря на некоторое увеличение изреженности крон верхнего полога, световые условия для подпологовой ели остаются неблагоприятными и не соответствуют ее биологической потребности.

Исследования фонда фотосинтетических пигментов у подроста ели при онтогенезе березняка черничного типа леса показали (рис. 2), что наименьшая концентрация зеленых пигментов в его хвое содержится на однолетней вырубке (0,40 мг хлорофилла *a* и 0,15 мг хлорофилла *b* на 1 г свежей хвои) в условиях максимальной освещенности. Это в 1,5–2,0 раза меньше, чем в спелом березняке.

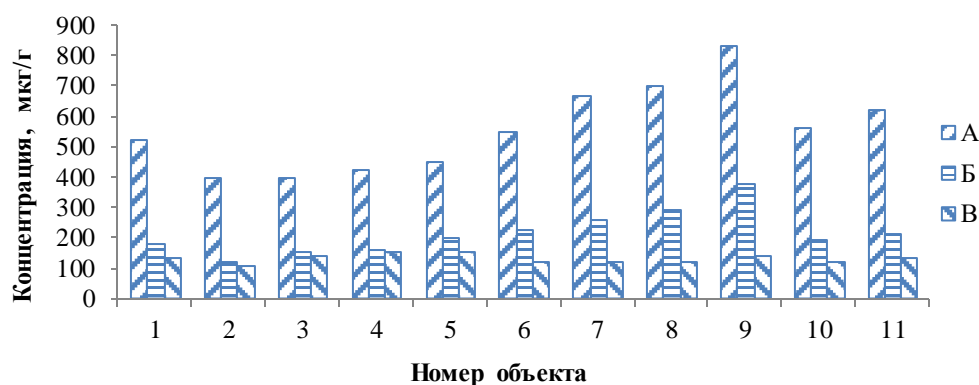


Рис. 2. Содержание хлорофилла *a* (А), хлорофилла *b* (Б), каротиноидов (В) у подроста ели на опытных объектах: 1 – 10-дневная вырубка; 2–6, 8 – березняки возраста соответственно 1, 8, 13, 23, 33 и 80 лет; 7 и 10 – березняки возраста 53 года соответственно без вырубкой и с вырубкой 50% запаса; 9 и 11 – осинники возраста 53 года соответственно без вырубкой и с вырубкой 45% запаса

На 10-дневной вырубке концентрация зеленых пигментов в хвое подроста ели дорубочных генераций еще сохраняется на достаточно высоком уровне, несмотря на отсутствие затеняющего полога. На вырубке такой давности концентрация пигментов в хвое подроста уже на 24 % ниже, чем в спелом березовом древостое, однако все еще продолжает быть на 36 % выше, чем у подроста на однолетней вырубке. По мере поселения и разрастания на вырубке березы и осины в результате ухудшения световых условий концентрация пигментов в хвое начинает постепенно увеличиваться. Уже в 23-летнем возрасте березняка концентрация зеленых пигментов становится на 29 % выше, чем на однолетней вырубке. Особенно активно в этот период в хвое накапливается хлорофилл *b*.

Наблюдаемое в этот период снижение в хвое отношения между хлорофиллом *a* и *b* (от 2,7–3,0 до 2,3–2,5) указывает на ослабление позиций ели по отношению к сопутствующим породам и ухудшение ее жизненного состояния, обуславливаемого общим недостатком световой энергии [14, 18, 19]. Ослабление позиций ели могло быть связано также с переориентацией метаболических процессов с синтеза клетчатки на биосинтез дополнительного количества пигментов, необходимых для улавливания рассеянной радиации. Такое состояние подроста подтверждается и его слабым ростом [3–5] из-за возможного снижения в хлоропластах синтеза углеводов [9, 16]. При увеличении возраста березняка содержание хлорофилла у подроста ели продолжает повышаться. Максимальное количество пигментов в его хвое накапливается в спелом березняке. В 53-летних березняке и осиннике черничных типов леса у подроста ели в однолетней хвое содержится 0,69...0,83 мг/г хлорофилла *a* и 0,28...0,38 мг/г хлорофилла *b*. Увеличение возраста березняка до 80 лет уже мало влияет на концентрацию зеленых пигментов у ели. После вырубки в 53-летних березняке и осиннике 45...50 % листовного запаса содержание хлорофилла в хвое на второй год снизилось на 18...27 %, что привело к росту соотношения хлорофилл *a* / хлорофилл *b* от 2,1–2,6 до 2,8–3,0, при этом у подроста значительно возросла интенсивность фотосинтеза [3–5]. Если обратиться к известной концепции А.Л. Курсанова [11], А.Т. Мокроносова [12] и Н.И. Судачковой [15], указывающих на существование в растительной клетке разветвленных путей использования ассимилятов и наличие конкуренции за них между отдельными метаболическими путями, можно заключить, что наблюдаемое в хвое ели увеличение отношения хлорофилл *a* / хлорофилл *b* после выборочных рубок является положительным результатом, поскольку позволяет клетке высвобождающуюся от синтеза пигментов часть углеводов эффективно использовать на синтез других не менее важных биологических соединений. Увеличение этого отношения у ели на вырубках может свидетельствовать также о возрастании в ее фотосинтезирующих клетках количества мембранных компонентов, повышении в них синтеза углеводных соединений [10, 14, 16], а также усилении интенсивности фотосинтеза и ростовых процессов [3–6].

Для подроста ели на разных стадиях формирования березняка черничного дополнительно были проведены расчеты размеров компонентов энергопреобразующего комплекса пластид светособирающего (ССК) и хлорофилл-белковых комплексов (ХБК) фотосистем I и II и отношений между ними. Интерес к проведению таких расчетов обусловлен тем, что установлена обратная статистически значимая закономерность между продуктивностью растения и соотношением ССК : ХБК в его ассимилирующих органах. Отмечено, что

увеличение этого соотношения у вида и сорта растения приводит к снижению его продуктивности и уменьшению в клеточных структурах мембранных комплексов электротранспортной сети [9, 10, 14, 16]. Наши расчеты показали, что в 1- и 8-летних березняках подрост ели, несмотря на низкое содержание у него пигментов, имеет самую высокую интенсивность фотосинтеза [3–5]. Соотношение ССК : ХБК у подрост ели в насаждениях такого возраста не превышает 1,05–1,30. Начиная с 13-летнего возраста березняка, в связи с ухудшением световых условий, соотношение между ССК и ХБК в хлоропластах повышается до 1,77–2,17, что может свидетельствовать об утрате подростом лидирующих позиций и ухудшении его роста. В 53- и 80-летнем березняке интенсивность фотосинтеза у подрост ели самая низкая несмотря на высокое содержание пигментов, а соотношение ССК : ХБК самое высокое (2,17). После вырубki 50 и 45 % запаса соответственно в 53-летнем березняке и осиннике соотношение ССК : ХБК у подрост ели уменьшилось до 1,26–1,27, при этом в 2,0–2,5 раза повысилась интенсивность фотосинтеза и ускорился рост его побегов [4, 5].

Фон каротиноидных пигментов у подрост ели при онтогенезе березняка черничного меняется мало. Это, по-видимому, связано с необходимостью постоянной защиты хлорофилла каротиноидами от неблагоприятных внешних воздействий: от яркого солнечного освещения в летний период и низких температур зимой.

Заслуживает особого рассмотрения сезонная динамика накопления пигментов у подрост ели в березняке. Такие исследования нами проведены на стационаре «Ломовое» СевНИИЛХа в 53-летнем березняке черничного типа леса III класса бонитета, сформировавшемся на месте сосняка черничного. Состав насаждения до рубки – 7Б2Ос1Е, возраст – 60 лет, высота березы – 14,3 м, полнота – 0,97, класс бонитета – III. Почва – гумусово-иллювиальный супесчаный подзол, подстилаемый на глубине 40...60 см тяжелым моренным суглинком. Количество жизнеспособного подрост ели – 4,9 тыс. экз./га. В 1991–1992 гг. у подрост ели средней крупности (1,0...1,5 м) на хвое 1991 г. была подробно изучена динамика накопления хлорофиллов *a* и *b*, а также сумма каротиноидных пигментов. Наблюдения за световым режимом показали, что в июле в околополуденные часы при ясной погоде под полог данного березняка к кронам подрост ели проникает не более 14 % проходящего к верхнему ярусу солнечного света, в утренние и вечерние часы – не более 6,9 тыс. лк [3].

В ходе изучения динамики накопления пигментов установлено, что в 53-летнем березняке наименьшее количество хлорофилла и каротиноидов у подрост ели в молодой хвое содержится ранней весной, сразу после распускания вегетативных почек (см. таблицу).

Визуально это обнаруживается по слабо-зеленому цвету и укороченному размеру хвои. В июне–июле с повышением температуры в хвое начинает интенсивно формироваться пигментный фонд. Так, только за период с 5 июня по 31 июля в хвое образовалось 67 % хлорофилла и 20 % каротиноидных пигментов от их максимального количества, характерного для первого года вегетации. Ранее нами было установлено, что примерно такое же количество пигментов за аналогичный период молодая хвоя деревьев ели накапливает в спелом ельнике черничного типа леса в пригундровой зоне России [6, 8].

В августе, перед началом листопада, процесс синтеза пигментов у подрост ели стабилизировался. После завершения листопада в связи с усилением светового режима в хвое произошло дальнейшее наращивание пигментов.

**Накопление хлорофилла и каротиноидов в хвое подростка ели по годам  
(мг/г свежей хвои)**

Дата	Хлорофилл				Каротиноиды
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a + b</i>	<i>a : b</i>	
<i>1991 г.</i>					
5.VI	0,074±0,004	0,029±0,003	0,103±0,010	2,55	0,036±0,004
20.VI	0,160±0,005	0,052±0,003	0,212±0,015	3,08	0,053±0,003
31.VII	0,438±0,008	0,197±0,006	0,635±0,010	2,22	0,078±0,003
27.VIII	0,420±0,009	0,194±0,004	0,614±0,018	2,16	0,079±0,004
10.X	0,539±0,009	0,251±0,005	0,790±0,013	2,15	0,138±0,006
<i>1992 г.</i>					
20.II	0,543±0,011	0,200±0,004	0,743±0,008	2,72	0,219±0,005
10.VI	0,520±0,013	0,242±0,002	0,762±0,017	2,15	0,146±0,006
13.VIII	0,666±0,017	0,266±0,006	0,932±0,011	2,50	0,126±0,010

К 10 октября содержание зеленых пигментов в молодой хвое по сравнению с предыдущим периодом увеличилось еще на 29 %, каротиноидов – на 43 %. Исследования показали, что общее увеличение фонда каротиноидных пигментов у ели в осенний период в значительной мере связано с синтезом более восстановленных пигментов – каротина и лютеина [6–8]. В феврале содержание хлорофилла в молодой хвое незначительно понизилось, а каротиноидов увеличилось еще на 59 %. В течение второго года вегетации содержание хлорофилла и каротиноидов в хвое возросло соответственно на 12 и 6 %. По исследованиям А.С. Щербатюка [21], в Предбайкалье пик накопления пигментов в хвое деревьев ели (в расчете на сухую массу) приходится на фазу разверзания почек, а потом оно поддерживается на стационарном уровне до окончания вегетации.

В сезонной динамике накопления фотосинтетических пигментов подрост ели в березняках черничных типов леса существенно отличается от деревьев ели в ельниках черничных типов леса [4, 6]. В наших исследованиях у подростка ели в березовом насаждении не обнаружено ярко выраженной зимней деградации фонда хлорофилла. Очевидно, что полог из лиственных пород служит для подростка определенным защитным экраном и в холодное время предохраняет его хлоропласты и молекулы зеленых пигментов от разрушения. В свою очередь, деревья ели, по сравнению с подростом, после летней вегетации больше не накапливают зеленых пигментов. Дальнейшее увеличение концентрации хлорофилла у них происходит только с наступлением положительных температур нового вегетационного периода [8–6].

Соотношение между отдельными компонентами хлорофилла (*a : b*) максимально у подростка ели в весенний период (2,6–3,1). Когда световые и температурные условия для синтеза хлорофилла *b* становятся менее благоприятными, это соотношение сокращается до 2,1. Максимум соотношения между зелеными и желтыми пигментами достигает летом (7,8–8,1), минимума – весной (2,9) и зимой (5,4).

#### *Заключение*

Результаты исследования свидетельствуют, что наиболее низкая концентрация хлорофилла и каротиноидных пигментов в хвое подростка ели

в березовом древостое черничных типов леса содержится на вырубке в начальные периоды формирования подроста. В его хвое в этом возрасте отмечаются самые низкие значения соотношения между компонентами энергопреобразующей системы (ССК и ХБК), самые высокие значения соотношения между хлорофиллами *a* и *b* в хлоропластах и наибольшая продуктивность деревьев по созданию органического вещества. Начиная с 13-летнего возраста березняка, когда световые условия в нем для подроста ели начинают постепенно ухудшаться в результате образования верхнего затеняющего полога, в его хвое происходит достаточно быстрое возрастание концентрации хлорофилла и каротиноидных пигментов, увеличение соотношения между ССК и ХБК и снижение соотношения между хлорофиллами *a* и *b*. Фонд фотосинтетических пигментов максимальных значений достигает при возрасте спелости березняка.

Сезонная динамика фонда зеленых и желтых пигментов свидетельствует о значительных флуктуациях их содержания у подроста ели в течение года. В березняках черничных типов лесорастительных условий количество всех пигментов у ели при формировании молодой хвои постепенно возрастает от весны к осени. Однако, если у деревьев концентрация зеленых пигментов в хвое максимума достигает к концу вегетационного периода (август) и с наступлением отрицательных температур понижается, то у подроста в березняках черничных типов леса первый пик в содержании хлорофилла приходится на июль, когда завершается видимый рост молодых побегов, второй, меньший, максимум – на октябрь, после окончания листопада, сохраняясь примерно на этом уровне и в зимние месяцы. Максимальное количество каротиноидных пигментов у деревьев и подроста накапливается зимой.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алексеев В.А.* Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 227 с.
2. *Воронин П.Ю., Ефимцев Е.И., Васильев А.А., Ватковский О.С., Мокроносов А.Т.* Проективное содержание хлорофилла и биоразнообразие растительности основных ботанико-географических зон России // Физиология растений. 1995. Т. 42, № 2. С. 295–302.
3. *Зарубина Л.В.* Эколого-биологическое обоснование постепенных рубок в березняках черничных северной подзоны тайги европейской части России: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Брянск, 2004. 19 с.
4. *Зарубина Л.В., Коновалов В.Н.* Эколого-физиологические особенности ели в березняках черничных: моногр. Архангельск: САФУ, 2014. 378 с.
5. *Зарубина Л.В., Коновалов В.Н.* Эколого-биологические особенности ели в северотаежных фитоценозах (состояние, антропогенное влияние): моногр. Архангельск: САФУ, 2015. 186 с.
6. *Коновалов В.Н.* Сезонная динамика содержания пластидных пигментов в хвое ели в связи с внесением минеральных удобрений // Журн. общей биологии. 1988. Т. XLIX, № 5. С. 611–617.
7. *Коновалов В.Н., Зарубина Л.В.* Биологические особенности подроста ели в березняках черничных после выборочных рубок // Вестн. КрасГАУ. 2011. № 8. С. 99–104.
8. *Коновалов В.Н., Зарубина Л.В.* Эколого-физиологические особенности хвойных на удобренных почвах: моногр. Архангельск: САФУ, 2011. 338 с.

9. Коновалов В.Н., Листов А.А. Динамика содержания пластидных пигментов у сосны в связи с внесением удобрений в северотаежных лишайниковых борах // Лесн. журн. 1985. № 6. С. 18–22. (Изв. высш. учеб. заведений).
10. Кренделева Т.А., Низовская Н.В., Тулбу Г.В., Храмова Г.А., Алауддин М. К вопросу об организации фотосинтетического аппарата у различных по продуктивности сортов риса // Физиология растений, 1985. Т. 32. Вып. 4. С. 651–660.
11. Курсанов А.Л. Эндогенная регуляция транспорта ассимилятов и донорно-акцепторные отношения у растений // Физиология растений. 1984. Т. 31, вып. 3. С. 579–595.
12. Мокроносов А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.
13. Попова И.А. Исследование пигментов пластид с помощью хроматографии на бумаге // Тр. БИН СССР. Вып. 16. Л., 1963. С. 154–164.
14. Рубин А.Б., Венедиктов П.С., Кренделева Т.Е., Пащенко В.З. Регуляция первичных стадий фотосинтеза при изменении физиологического состояния растений // Фотосинтез и продукционный процесс. М.: Наука, 1988. С. 29–39.
15. Судаchkова Н.Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск: Наука, 1977. 230 с.
16. Тарчевский И.А., Андрианова Ю.Е. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы // Физиология растений. 1980. Т. 27, вып. 2. С. 341–347.
17. Тужилкина В.В., Бобкова К.С. Хлорофильный индекс и ежегодный сток углерода в еловые фитоценозы // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. СПб.: Наука, 2001. С. 203–207.
18. Цельникер Ю.Л. Влияние интенсивности света на параметры структуры крон ели // Лесоведение. 1995. № 5. С. 73–78.
19. Цельникер Ю.Л., Малкина И.С. Хлорофильный индекс как показатель годичной аккумуляции углерода древостоями леса // Физиология растений. 1994. Т. 41, вып. 3. С. 325–330.
20. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–169.
21. Щербатюк А.С., Суворова Г.Г., Янькова Л.С., Русакова Л.В., Копытова Л.Д. Видовая специфичность реакции фотосинтеза хвойных на факторы среды // Лесоведение. 1999. № 5. С. 41–49.
22. Heinze M., Fiedler H.J. Beziehungen des Chlorophyllgehaltes zu Standortsfaktoren, Ernährungszustand und Wachstum bei Koniferen [Correlations between Chlorophyll Content and Site Factors, Nutritive Condition as Well as Growth of Conifers] // Flora. 1976. Vol. 165, iss. 3. Pp. 269–293.
23. Heinze M., Fiedler H.J. Wasserverbrauch, Ernährung und Wachstum von Kiefern sämlingen bei verschiedener Belichtung, Bewässerung und Düngung [Water Consumption, Nutrition and Growth of Pine Seedlings under the Conditions of Different Radiation Intensity, Watering and Fertilization] // Flora. 1980. Vol. 169, iss. 1. Pp. 89–103.
24. Loeffers V.J., Messier C., Stadt K.J., Gendron F., Comeau P.G. Predicting and Managing Light in the Understory of Boreal Forests // Canadian Journal of Forest Research. 1999. Vol. 29, no. 6. Pp. 796–811.
25. Loeffers V.J., Stadt K.J. Growth of Understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis*, and *Epilobium angustifolium* in Relation to Overstory Light Transmission // Canadian Journal of Forest Research. 1994. Vol. 24, no. 6. Pp. 1193–1198.



UDC 630\*161.4:631.811.1+630.181.22:630\*232.31

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.3.54

### Accumulation Dynamics of Plastid Pigments in Spruce Undergrowth in Ontogenesis of the Bilberry Birch Forest

*L.V. Zarubina*<sup>1</sup>, *Doctor of Agricultural Sciences, Professor*

*V.N. Kononov*<sup>2</sup>, *Doctor of Agricultural Sciences, Professor*

<sup>1</sup>Vologda State Dairy Farming Academy by N.V. Vereshchagin, ul. Shmidta, 2, Molochnoe, Vologda, 160555, Russian Federation; e-mail: Liliya270975@yandex.ru

<sup>2</sup>Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov, Naberezhnaya

Severnoy Dviny, 17, Arkhangelsk, 163002, Russian Federation;

e-mail: v.kononov@narfu.ru

The paper presents the study of the seasonal and long-term dynamics of accumulation of photosynthetic pigments in spruce undergrowth in the ontogenesis of birch stands in the bilberry birch forests of the Northeast of Russia. The study was carried out by the spectrophotometric method. The minimum amount of chlorophyll and carotenoid pigments in needles of spruce undergrowth is in 1–8-year-old stands of birch forests, when the light stream arriving under the canopy does not limit the need of spruce in solar radiation. During this period, the maximum ratios between the components of chlorophyll and the minimum ratios between the light-harvesting and chlorophyll-protein complexes in the energy-converting system of chloroplasts (1.05 : 1.40) are recorded in the needles. According to the authors' data, such proportions in spruce undergrowth correspond to the maximum intensity of photosynthesis and promote the synthesis of carbohydrates in chloroplasts. With increasing the age of the birch forest, due to the formation of the upper shading hardwood canopy, the concentration of pigments in the needles of spruce gradually increases. The maximum concentration of chlorophyll and the minimum ratios between its components in spruce undergrowth are observed in 50–80-year-old birch forests, when the undergrowth is experiencing an acute shortage in solar radiation. Gradual felling in bilberry birch forests with the volume intensity of 45...52 % increase the influx of sunlight under the canopy and lead to a decrease of the concentration of green pigments in the needles in spruce undergrowth, especially chlorophyll *b*, increase the ratio of chlorophyll *a* : chlorophyll *b*, reduce the ratio in the energy-converting chloroplast system between the light-harvesting and chlorophyll-protein complexes to 1.26, while improving the rate of photosynthesis to 2.2–2.4 times and activate the processes in the cell associated with carbohydrate synthesis. The salient degradation of chlorophyll is absent in spruce undergrowth in the bilberry birch forests during winter, although it is usually noted. In the seasonal dynamics of accumulation of green pigments maxima are clearly marked: the first is large in summer, and the second, which is less significant, is observed after the leaf fall, not found in spruce trees.

*Keywords:* spruce undergrowth, bilberry birch forest, chlorophyll, carotenoid, energy-converting plastid complex, illumination.

#### REFERENCES

1. Alekseev V.A. *Svetovoy rezhim lesa* [Forest Light Status]. Leningrad, Nauka Publ., 1975. 227 p. (In Russ.)

2. Voronin P.Yu., Efimtsev E.I., Vasil'ev A.A., Vatkovskiy O.S., Mokronosov A.T. *Proektivnoe sodержanie khlorofilla i bioraznoobrazie rastitel'nosti osnovnykh botaniko-geograficheskikh zon Rossii* [Projective Chlorophyll Content and Biodiversity of Vegetation

---

*For citation:* Zarubina L.V., Kononov V.N. Accumulation Dynamics of Plastid Pigments in Spruce Undergrowth in Ontogenesis of the Bilberry Birch Forest. *Lesnoy zhurnal* [Forestry journal], 2018, no. 3, pp. 54–64. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2018.3.54

of the Main Botanical and Geographical Zones of Russia]. *Fiziologiya rasteniy* [Russian Journal of Plant Physiology], 1995, vol. 42, no. 2, pp. 295–302.

3. Zarubina L.V. *Ekologo-biologicheskoe obosnovanie postepennykh rubok v bereznyakakh chernichnykh severnoy podzony taygi evropeyskoy chasti Rossii*: avtoref. dis. ... kand. s.-kh. nauk [Ecological and Biological Characteristics of the Gradual Felling in the Bilberry Birch Forests of the Northern Taiga Subzone: Cand. Agric. Sci. Diss. Abs.]. Bryansk, 2004. 19 p.

4. Zarubina L.V., Konovalov V.N. *Ekologo-fiziologicheskie osobennosti eli v bereznyakakh chernichnykh: monogr.* [Ecological and Physiological Characteristics of Spruce in the Bilberry Birch Forests]. Arkhangelsk, NArFU Publ., 2014. 378 p. (In Russ.)

5. Zarubina L.V., Konovalov V.N. *Ekologo-biologicheskie osobennosti eli v severotaezhnykh fitotsenozakh (sostoyanie, antropogennoe vliyanie)* [Ecological and Biological Features of Spruce in North Taiga Phytocenoses (State, Anthropogenic Influence)]. Arkhangelsk, NArFU Publ., 2015. 186 p. (In Russ.)

6. Konovalov V.N. Sezonnaya dinamika sodержaniya plastidnykh pigmentov v khvoe eli v svyazi s vneseniem mineral'nykh udobreniy [Seasonal Dynamics of the Plastid Pigment Content in Spruce Needles due to the Introduction of Mineral Fertilizers]. *Zhurnal obshchey biologii* [Biology Bulletin Reviews], 1988, vol. 49, no. 5, pp. 611–617.

7. Konovalov V.N., Zarubina L.V. Biologicheskie osobennosti podrosta eli v bereznyakakh chernichnykh posle vyborochnykh rubok [Young Spruce Biological Peculiarities in Bilberry Birch Forests after Selective Cuttings]. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [The Bulletin of KrasGAU], 2011, no. 8, pp. 99–104.

8. Konovalov V.N., Zarubina L.V. *Ekologo-fiziologicheskie osobennosti khvoynykh na udobrennykh pochvakh: monogr.* [Ecological and Physiological Features of Coniferous at the Fertilized Soils]. Arkhangelsk, NArFU Publ., 2011. 338 p. (In Russ.)

9. Konovalov V.N., Listov A.A. Dinamika sodержaniya plastidnykh pigmentov u sosny v svyazi s vneseniem udobreniy v severotaezhnykh lishaynikovyykh borakh [Dynamics of the Plastid Pigment Content in Pine due to the Introduction of Fertilizers in Northern Taiga Lichen Forests]. *Lesnoy zhurnal* [Forestry journal], 1985, no. 6, pp. 18–22.

10. Krendeleva T.A., Nizovskaya N.V., Tulbu G.V., Khramova G.A., Alauddin M. K voprosu ob organizatsii fotosinteticheskogo apparata u razlichnykh po produktivnosti sortov risa [On the Organization of the Photosynthetic Apparatus in Rice Varieties, Different in Their Productivity]. *Fiziologiya rasteniy* [Russian Journal of Plant Physiology], 1985, vol. 32, no. 4, pp. 651–660.

11. Kursanov A.L. Endogennaya regulyatsiya transporta assimilyatov i donorno-aktseptornye otnosheniya u rasteniy [Endogenous Regulation of Assimilate Transport and Donor-Acceptor Relations in Plants]. *Fiziologiya rasteniy* [Russian Journal of Plant Physiology], 1984, vol. 31, no. 3, pp. 579–595.

12. Mokronosov A.T. *Ontogeneticheskii aspekt fotosinteza* [Ontogenetic Aspect of Photosynthesis]. Moscow, Nauka Publ., 1981. 196 p. (In Russ.)

13. Popova I.A. Issledovanie pigmentov plastid s pomoshch'yu khromatografii na bumage [Investigation of Plastid Pigments by Paper Chromatography]. *Trudy BIN SSSR* [Proceedings of the Botanical Institute of the USSR], 1963, no. 16, pp. 154–164.

14. Rubin A.B., Venediktov P.S., Krendeleva T.E., Pashchenko V.Z. Regulyatsiya pervichnykh stadiy fotosinteza pri izmenenii fiziologicheskogo sostoyaniya rasteniy [Regulation of Primary Stages of Photosynthesis when a Change in the Physiological State of Plants]. *Fotosintez i produktsionnyy protsess* [Photosynthesis and the Production Process]. Moscow, Nauka Publ., 1988, pp. 29–39. (In Russ.)

15. Sudachkova N.E. *Metabolizm khvoynykh i formirovanie drevesiny* [Metabolism of Conifers and Wood Formation]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1977. 230 p. (In Russ.)

16. Tarchevskiy I.A., Andrianova Yu.E. Soderzhanie pigmentov kak pokazatel' moshchnosti razvitiya fotosinteticheskogo apparata u pshenitsy [Pigment Content as an Indicator of the Development Power of Photosynthetic Apparatus in Wheat]. *Fiziologiya rasteniy* [Russian Journal of Plant Physiology], 1980, vol. 27, no. 2, pp. 341–347.

17. Tuzhilkina V.V., Bobkova K.S. Khlorofil'nyy indeks i ezhegodnyy stok ugleroda v elovye fitotsenozy [Chlorophyll Index and Annual Carbon Sink in Spruce Phytocenoses]. *Bioproduktsionnyy protsess v lesnykh ekosistemakh Severa* [Bioproduction in Forest Ecosystems of the North]. Saint Petersburg, Nauka Publ., 2001, pp. 203–207. (In Russ.)

18. Tsel'niker Yu.L. Vliyanie intensivnosti sveta na parametry struktury kron eli [Influence of Light Intensity on the Parameters of the Crown Structure]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1995, no. 5, pp. 73–78.

19. Tsel'niker Yu.L., Malkina I.S. Khlorofil'nyy indeks kak pokazatel' godichnoy akkumulyatsii ugleroda drevostoyami lesa [Chlorophyll Index as an Indicator of Carbon Annual Accumulation by Forest Stands]. *Fiziologiya rasteniy* [Russian Journal of Plant Physiology], 1994, vol. 41, no. 3, pp. 325–330.

20. Shlyk A.A. Opredelenie khlorofillov i karotinoidov v ekstraktakh zelenykh list'ev [Determination of Chlorophylls and Carotenoids in Green Leaves Extracts]. *Biokhimicheskie metody v fiziologii rasteniy* [Biochemical Methods in Plant Physiology]. Moscow, Nauka Publ., 1971, pp. 154–169. (In Russ.)

21. Shcherbatyuk A.S., Suvorova G.G., Yan'kova L.S., Rusakova L.V., Kopytova L.D. Vidovaya spetsifichnost' reaktsii fotosinteza khvoynykh na faktory sredy [Specificity of the Photosynthesis Reaction of Conifers to Environmental Factors]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1999, no. 5, pp. 41–49.

22. Heinze M., Fiedler H.J. Beziehungen des Chlorophyllgehaltes zu Standortsfaktoren, Ernährungszustand und Wachstum bei Koniferen [Correlations between Chlorophyll Content and Site Factors, Nutritive Condition as Well as Growth of Conifers]. *Flora*, 1976, vol. 165, iss. 3, pp. 269–293.

23. Heinze M., Fiedler H.J. Wasserverbrauch, Ernährung und Wachstum von Kiefersämlingen bei verschiedener Belichtung, Bewässerung und Düngung [Water Consumption, Nutrition and Growth of Pine Seedlings under the Conditions of Different Radiation Intensity, Watering and Fertilization]. *Flora*, 1980, vol. 169, iss. 1, pp. 89–103.

24. Lieffers V.J., Messier C., Stadt K.J., Gendron F., Comeau P.G. Predicting and Managing Light in the Understory of Boreal Forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 1999, vol. 29, no. 6, pp. 796–811.

25. Lieffers V.J., Stadt K.J. Growth of Understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis*, and *Epilobium angustifolium* in Relation to Overstory Light Transmission. *Canadian Journal of Forest Research*, 1994, vol. 24, no. 6, pp. 1193–1198.

Received on December 05, 2017

---