

УДК 574.2/45/9+581.1/2/52+630.161.32  
DOI: 10.18698/2542-1468-2025-5-120-135  
Шифр ВАК 4.1.3; 4.1.6; 1.5.15

## АНАЛИЗ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ЕЛИ И ПИХТЫ РАЗНОГО САНИТАРНОГО СОСТОЯНИЯ

И.Л. Бухарина<sup>1✉</sup>, М.В. Ларионов<sup>2</sup>, А.С. Пашкова<sup>1</sup>,  
К.Е. Ведерников<sup>1</sup>, А.С. Белеля<sup>1</sup>

<sup>1</sup>ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет», Россия, 426034, Удмуртская Республика, г. Ижевск, ул. Университетская, д. 1

<sup>2</sup>ФГБОУ ВО «Российский биотехнологический университет (РОСБИОТЕХ)», Россия, 125080, Москва, Волоколамское шоссе, д. 11

buharin@udmlink.ru

Представлены результаты исследований фотосинтетических процессов методом пульс-амплитудной флуориметрии с помощью прибора Walz JUNIOR-PAM у хвойных древесных растений (ель и пихта) разных категорий санитарного состояния, произрастающих в Пермском крае. Проведены измерения флуориметром PAM, которые связаны с использованием нескольких типов освещения: измерительного света, актинического света и импульсов насыщения. С помощью актинического света индуцируется фотосинтетическая активность, а импульсы насыщения применяются для определения максимального выхода флуоресценции. Третий компонент, модулированный измерительный свет, сам по себе практически не вызывает фотосинтеза, но измеряет/наблюдает за изменениями (флуоресцентного) выхода. Флуориметр регистрирует только реакцию флуоресценции, вызванную модулированным светом. Выполнена оценка эффективного квантового выхода  $Y(II)$ , плотности транспорта электронов по электрон-транспортной цепи тилакоидных мембран (ETR), нефотохимического тушения флуоресценции хлорофилла (NPQ), а также коэффициента фотохимического тушения флуоресценции хлорофиллов (qP). Установлено, что показатели ETR,  $Y(II)$ , NPQ и qP у деревьев отражают их индивидуальное состояние: у деревьев 4-й категорий санитарного состояния эти показатели значительно снижаются, по сравнению с деревьями более высоких категорий, а показатель qP равен нулю или около нуля.

**Ключевые слова:** фотосинтез, продуктивность, пробные площади, флуориметрия, санитарное состояние деревьев, биоиндикация

**Ссылка для цитирования:** Бухарина И.Л., Ларионов М.В., Пашкова А.С., Ведерников К.Е., Белеля А.С. Анализ показателей фотосинтетической продуктивности у деревьев ели и пихты, полученных методом пульс-амплитудной флуориметрии // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2025. Т. 29. № 5. С. 120–135. DOI: 10.18698/2542-1468-2025-5-120-135

**РАМ-флуориметрия** (Pulse Amplitude Modulation — амплитудно-импульсная модуляция) представляет собой метод оценки процесса фотосинтеза при импульсно-модулированном возбуждении, т. е. не только фотосинтетической активности, но и нескольких основных регуляторных механизмов, контролирующих процесс фотосинтеза.

РАМ-флуориметрия измеряет фотосинтетическую активность внутри листа при минимальном или полном отсутствии внешнего воздействия. Подобно тому, как фотоаппарат может сделать цветное изображение листа, РАМ-камера может снять фотосинтез внутри листа. При коротком импульсе сильного света ( $< 1$  с) изображение РАМ «проявляется» и получается пространственная картина скорости фотосинтетического транспорта электронов

(фотосинтеза). Независимо от того, используется ли визуализация или более распространенное точечное измерение (измеряется всего несколько квадратных миллиметров листа, о чем и пойдет речь), информация, полученная с помощью РАМ-флуориметрии, оказалась очень важной для понимания механизмов фотосинтеза и того, как фотосинтез реагирует на изменения условий окружающей среды и стресс. РАМ-флуориметрия позволяет отслеживать динамическую природу фотосинтеза.

Растения, регулярно подвергающиеся воздействию яркого солнечного света, способны справляться с высокой интенсивностью освещения, но зачастую не очень эффективно воспринимают низкую интенсивность света. Если растениям необходимо приспособиться к низкой освещенности, деревья часто используют большие антенны реакционных центров PS II и низкую производительность цикла Кальвина — Бенсона.

При высокой освещенности деревья часто направляют процессы на создание большего количества реакционных центров PS II с меньшими антеннами и высокой производительностью цикла Кальвина — Бенсона [1].

Концепция физиологического состояния фотосинтетической системы является ключевой для понимания РАМ-флуориметрии. Физиологическое состояние обычно зависит от условий окружающей среды (эффекты памяти). Актуальны условия, которые приводят к стрессовым реакциям и проявляются на физиологическом уровне состояния растений, например экстремальные условия, в частности, засуха или высокая температура, могут вызвать изменения в структуре и функционировании фотосинтетического аппарата, влияющие на использование света и скорость фотосинтеза, а физиологическое состояние может оставаться измененным и после снятия стресса [2–6]. Даже слабые стрессы, происходящие в окружающей среде, такие как быстрые изменения освещенности в пасмурный день или мерцающий свет в лесу, связанный с движением ветвей и деревьев на ветру (солнечные пятна), могут оказать заметное влияние на эффективность использования растениями солнечного света [7].

К нарушениям лесного покрова приводят разные природные факторы. В частности, в Европе максимальная потеря лесов (46 %) происходит от ветровалов, 24 % лесов теряется от пожаров и 17 % лесов гибнет от воздействия вредителей, преимущественно стволовых. Однако в последние десятилетия на фоне глобального потепления климата леса все больше теряют устойчивость к воздействию болезней и вредителей. Площадь потерь лесов в Европе вследствие всплеск массового размножения вредителей удвоилась за последние 20 лет [8–10].

Динамические изменения в окружающей среде происходят в разных временных масштабах и в ответ на многие переменные окружающей среды. Растения чувствительны к этим изменениям. В процессе фотосинтеза у растений функционируют два типа антенн и реакционных центров, известные как фотосистемы I (PS I) и II (PS II). Из этих двух фотосистем именно PS II обладает характеристиками, полезными для РАМ-флуориметрии [11]. Например, фотосистема PS II и комплекс цитохрома  $b_6/f$  выделяют в просвет хлоропласта больше протонов, чем может использовать АТФ-синтаза. Это свидетельствует о том, что активность цикла Кальвина — Бенсона не успевает за темпами транспорта электронов в фотосинтетическом аппарате. Увеличение кислотности просвета приводит к замедлению потока электронов

к фотосистеме PS I и инициирует механизм, способствующий увеличению тепловыделения антенн PS II. Изменения pH просвета является частью механизма обратной связи, позволяющего фотосинтетическому аппарату приводить в равновесие транспорт электронов и активность цикла Кальвина — Бенсона [12–15].

Растения выработали некоторые механизмы, регулирующие захват света и теплоотдачу в ходе фотосинтеза. Фотосинтезирующие организмы нашли способ эффективно использовать низкую интенсивность света и в то же время эффективно рассеивать избыток поглощенного света, который не может быть использован для фотохимических реакций [16].

Хлорофилл — основной пигмент растительной клетки. Одно из свойств молекулы хлорофилла — способность флуоресцировать. Растворы хлорофилла *a*, преобладающей формы данного пигмента, характеризуются достаточно высоким квантовым выходом флуоресценции — 20...35 %. Квантовый выход флуоресценции хлорофилла, находящегося в живых растениях, гораздо ниже — 1...10 % [17].

Возбужденное состояние хлорофилла потенциально вредно для растений. Вероятность этого не очень высока, но энергия возбуждения может привести к образованию синглетных радикалов кислорода, которые могут вызвать окислительное повреждение фотосистемы PS II и фотосинтетического аппарата. Регуляция «безопасного» пути теплоотдачи в условиях высокой освещенности может значительно снизить этот риск. Регуляция пути рассеивания тепла означает снижение флуоресценции и потенциальное снижение фотохимических реакций. Эти изменения можно количественно оценить и контролировать с помощью РАМ-флуориметра [18, 19].

В настоящее время в исследованиях фотосинтеза широко используются методы, основанные на измерении и анализе замедленной флуоресценции хлорофилла. Большие перспективы развития данной области определяются интегральностью флуоресцентных показателей, позволяющей использовать параметры флуоресценции для получения разнообразных данных о функционировании фотосинтетического аппарата растений и изучения действия на фотосинтез различных факторов [20].

Изучение реакций фотосинтеза на стрессовые воздействия представляет собой важную задачу, которая может быть использована для оценки повреждений фотосинтетического аппарата под воздействием различных стрессоров [21, 22]. Регуляторные процессы, происходящие на уровне тилакоидных мембран, хлоропластов и растений в целом имеют ключевое значение

в формировании быстрых ответов растений на стрессовые факторы, включая механизмы нефотохимического тушения флуоресценции (NPQ), которые способствуют защите фотосистемы от избыточной световой энергии и предотвращают повреждение фотосинтетических компонентов [13, 23–25].

В контексте фотосинтеза флуоресценция представляет собой процесс, при котором молекулы хлорофилла *a* (Chl *a*) излучают свет в ответ на поглощение фотонов. Когда фотон, обладающий энергией, соответствующей специфической длине волны, инцидентно поглощается пигментом (например, хлорофиллом), происходит возбуждение электрона, что приводит к переходу его на более высокую энергетическую орбиталь. В результате, пигментная молекула оказывается в возбужденном состоянии. Эти возбужденные состояния характеризуются высокой нестабильностью и имеют очень короткие периоды (время жизни), варьирующие от  $10^{-12}$  до  $10^{-9}$  с. В конце этого периода молекулы теряют избыточную энергию, возвращаясь в основное состояние, что осуществляется либо через излучение флуоресцентного света, либо через тепловые потери [26, 27].

Физиологическое состояние фотосистемы PS II определяет время жизни энергии возбуждения: при коротком времени жизни выход флуоресценции составляет около 1...2 %, при длинном — может достигать 10 %. Это примерно 5–6-кратное увеличение от начального уровня флуоресценции (квантовый выход флуоресценции,  $F_0$ ) до максимального ( $F_m$ ) называется переменной флуоресценции. Она представляет ценную информацию об альтернативных путях получения энергии, а также о тепловых и фотохимических процессах. Переменная флуоресценция является ключевым понятием и служит индикатором процессов, связанных с фотосинтетической эффективностью [28–30].

## Цель работы

Цель работы — анализ основных показателей фотосинтетической активности фотосистемы PS II у деревьев (ели и пихты) разного санитарного состояния.

## Материалы и методы

Объектом исследований послужили фотосинтетические процессы у хвойных древесных растений произрастающие на территории трех лесничеств центральной и западной частях Пермского края. В составе темнохвойных пород на данной территории, в пределах 15 проб-

ных площадей произрастают пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) и ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.). Все указанные лесничества расположены на территории Южно-таежного района европейской части Российской Федерации [31]. Здесь представлены как здоровые, так и подвергшиеся усыханию в последние годы насаждения, что позволяет получить репрезентативные данные для анализа состояния лесного покрова.

Критерии оценки категорий санитарного состояния определены в некоторых нормативных документах [32, 33].

Зарубежные ученые [34] отмечают, что леса Российской Федерации представляют собой крупный поглотитель углерода, при этом последовательное увеличение уровня усыхания древостоев может привести к значительному сокращению площади лесов, выступающих как поглотитель углерода. Увеличение гибели насаждений может способствовать обезлесению и потере среды обитания. Потеря лесов представляет собой серьезную угрозу для биоразнообразия [35, 36].

Первоначальное ослабление или гибель части деревьев в насаждении, деградация и нарушение лесной экосистемы могут привести к последующим разрушительным последствиям, которые являются более обширными и значительными [37, 38].

Кроме того, массовое усыхание еловых древостоев способно привести к изменению состава и структуры лесов, к значительному изреживанию еловых древостоев, а также к смене пород. По мнению большинства ученых [39], смена коренных темнохвойных лесов на производные мягколиственные является нежелательным процессом, поскольку мягколиственные древостои менее продуктивны.

Всего на 15 пробных площадях с деревьев ели сибирской (*Picea obovata*) и пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) отобрано 75 образцов одно-двухлетних побегов (1–2-годовалого прироста) со средней трети кроны растений с помощью секатора на шесте. При отборе образцов растениям была присвоена двойная нумерация, где первое число — номер пробной площади, а второе — номер дерева по порядку, растения пихты были отмечены в скобках, шкала категорий состояния представлена в таблице.

Далее у каждой пробы пятикратно измерялись показатели фотосинтетической продуктивности методом PAM — флуориметрии с использованием флуориметра JUNIOR-PAM с импульсно-модулированным освещением (Heinz, Walz — Германия).

**Шкала категорий санитарного состояния хвойных деревьев [32, 33]****Sanitary Condition Classification Scale for Coniferous Trees [32, 33]**

| Категория санитарного состояния деревьев | Характеристика                         | Диагностические признаки                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
|------------------------------------------|----------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1                                        | Здоровые<br>(без признаков ослабления) | Деревья нормального развития, крона густая, нормальной формы (для этой породы, возраста, условий местопроизрастания и сезонного периода), окраска и величина хвои (листвы) нормальные, прирост текущего года нормального размера, повреждения вредителями и поражение болезнями отсутствуют, без механических повреждений ствола, скелетных ветвей, ран и дупел                                                                                                                                                                                                                                                                                |
| 2                                        | Ослабленные                            | Деревья с начальными признаками ослабления, крона разреженная, хвоя светло-зеленая, прирост уменьшен, но не более чем наполовину, отдельные ветви засохли, в кроне менее 25 % сухих ветвей, возможны признаки местного повреждения ствола и корневых лап, ветвей, допустимо наличие механических повреждений и небольших дупел, не угрожающих их жизни                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
| 3                                        | Сильно ослабленные                     | Деревья в активной стадии повреждения неблагоприятными факторами с явно выраженными признаками ухудшения состояния, крона ажурная, слабо развита, хвоя светло-зеленая, матовая, прирост слабый, менее половины обычного, отмечается наличие усыхающих или усохших ветвей, усыхание ветвей до 2/3 кроны, сухих ветвей от 25 до 50 %, имеются плодовые тела трутовых грибов или характерные для них дупла, возможны значительные механические повреждения ствола, суховершинность, часто имеются признаки повреждения ствола, корневых лап, ветвей, хвои болезнями и вредителями, в том числе попытки или местные поселения стволовых вредителей |
| 4                                        | Усыхающие                              | Деревья, в сильной степени поврежденные, с максимальной вероятностью их усыхания в текущем вегетационном периоде, крона сильно ажурная, изреженная, хвоя серая, желтоватая или желто-зеленая, прирост очень слабый или отсутствует, хвоя на побеге текущего года не развита, усыхание более 2/3 ветвей, сухих ветвей более 50 %, на стволе и ветвях выражены явные признаки заселения стволовых вредителей (входные отверстия, насечки, смолотечение, смоляные воронки, буровая мука и опилки, насекомые на коре, под корой и в древесине)                                                                                                     |
| 5                                        | Погибшие                               | Деревья, полностью утратившие жизнеспособность                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| 5(а)                                     | Свежий сухостой                        | Деревья, усохшие в течение текущего вегетационного периода, хвоя серая, желтая или красно-бурая, кора частично опала, на стволе, ветвях и корневых лапах часто признаки заселения стволовыми вредителями или их вылетные отверстия                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             |
| 5(б)                                     | Свежий ветровал                        | Деревья, вываленные ветром в текущем году с полностью или частично оборванными корнями, хвоя зеленая, серая, желтая или красно-бурая, кора обычно живая, ствол повален или наклонен с обрывом более 1/3 корней                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                 |
| 5(в)                                     | Свежий бурелом                         | Деревья со сломанными ветром стволами в текущем году, хвоя зеленая, серая, желтая или красно-бурая, кора ниже слома обычно живая, ствол сломлен ниже 1/3 протяженности кроны                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   |
| 5(г)                                     | Старый сухостой                        | Деревья, погибшие в предшествующие годы, живая хвоя (листва) отсутствует или сохранилась частично, мелкие веточки и часть ветвей опали, кора разрушена или осыпалась частично или полностью, на стволе и ветвях имеются вылетные отверстия насекомых, стволовые вредители вылетели, в стволе возможно наличие мицелия дереворазрушающих грибов, снаружи — плодовых тел трутовиков                                                                                                                                                                                                                                                              |
| 5(д)                                     | Старый ветровал                        | Деревья, вываленные ветром в предшествующие годы, с полностью оборванными корнями, живая хвоя (листва) отсутствует, кора и мелкие веточки осыпались частично или полностью, ствол повален или наклонен с обрывом более 1/3 корней, стволовые вредители вылетели                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                |
| 5(е)                                     | Старый бурелом                         | Деревья со сломанными ветром стволами в предшествующие годы, живая хвоя (листва) отсутствует, кора и мелкие веточки осыпались частично или полностью, ствол сломлен ниже 1/3 протяженности кроны, стволовые вредители выше места слома вылетели, ниже места слома могут присутствовать: живая кора, водяные побеги, вторичная крона, свежие поселения стволовых вредителей                                                                                                                                                                                                                                                                     |

Флуориметр JUNIOR-PAM не требует отдельного источника питания, электропитание происходит от компьютера через кабель USB. Все оптические и электронные компоненты прибора размещены внутри компактного базового блока (размеры 11,5×6,5×3,0 см). Получение сигнала от образца происходит с помощью оптоволоконного кабеля 1,5 мм диаметром и длиной 50 см. В комплекте два зажима-держателя для листьев: зажим 60° для измерений при внешнем освещении, а также магнитный зажим для измерения «темнового» измерения Fo-Fm и Fv/Fm. Также в прибор встроен источник «дальнего красного» света 745 нм (Far-red) для избирательного возбуждения системы ФС I [40].

Перед проведением измерений побеги подвергались темновой адаптации в течение 30 мин.

Максимум PPFD (Photosynthetic Photon Flux Density — плотность потока фотосинтетически активных фотонов) насыщающего импульса составил 10 000 мкмоль фотонов м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>, продолжительностью 0,6 с [41]. AL (Actinic light, актиничный свет) характеризовался длиной волны 450 нм и интенсивностью 420 мкмоль фотонов м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup>.

В ходе исследования были определены следующие показатели:

**Y(II)** — эффективный фотохимический квантовый выход фотосистемы PS II (эффективный квантовый выход фотохимического тушения) при адаптации тканей к свету, представляющий собой эффективность использования поглощенных фотонов в процессе фотосинтеза.

Для того, чтобы перевести показатель Y(II) в скорость фотосинтеза, необходимо независимое измерение поглощенного света. Для фотосинтеза уровень освещенности обычно измеряется в единицах потока фотонов, а не в ваттах (другая широко используемая единица измерения световой энергии). Фотонная основа имеет свои преимущества, поскольку высокоэнергетические синие фотоны так же эффективно индуцируют фотохимический перенос электронов, как и низкоэнергетические красные фотоны. Для обычных листьев поглощается ~85 % падающих фотонов (поглощение-A)). Для перевода поглощения фотонов и фотохимической эффективности в фотосинтез, учитывали, что для получения одного электрона требуется два фотохимических этапа: PS II и PS I.

В листьях соотношение между двумя фотосистемами часто принимается равным 1, исходя из этого, скорость фотосинтеза можно выразить как «скорость транспорта электронов» (ETR) из уравнения

$$ETR = Y(II) \cdot E \cdot A \cdot 0,5.$$

где ETR можно пересчитать на эквивалентную норму O<sub>2</sub>, разделив на 4 (4 e<sup>-</sup>/O<sub>2</sub>).

**ETR** — плотность транспорта электронов по электрон-транспортной цепи тилакоидных мембран;

**NPQ** — нефотохимическое тушение флуоресценции Chl *a*.

Процесс нефотохимического тушения описывается уравнением Штерна — Фольмера, согласно которому степень тушения флуоресценции пропорциональна количеству активных центров, что позволяет проводить анализ взаимодействий между флуоресцентными молекулами и различными факторами, влияющими на фотосинтетическую активность [42–45].

**qP** — коэффициент фотохимического тушения флуоресценции Chl, позволяет оценить эффективность фотохимических процессов, происходящих в фотосистеме, и служит индикатором состояния фотосинтетической активности, отражая баланс между открытыми и закрытыми центрами, что влияет на общую продуктивность фотосинтеза [46].

Контроль за процессом возбуждения и регистрации флуоресценции, а также оценку полученных количественных параметров индукционных кривых осуществляли с помощью полнофункционального программного обеспечения WinContro.

Статистическую обработку данных проводили с использованием стандартного пакета программы Microsoft Excel 2023. Статистически верными считались различия показателей при доверительном уровне  $p \leq 0,05$ .

## Результаты и обсуждение

На основании экспериментальных данных установлено, что у деревьев всех категорий санитарного состояния различий в показателе ETR (рис. 1–3) между елью и пихтой не наблюдается. Однако в целом с ухудшением санитарного состояния деревьев значение ETR демонстрирует тенденцию к снижению, что свидетельствует о снижении эффективности их фотосинтетической активности. У деревьев 4-й категории санитарного состояния отмечается значительный разброс показателей ETR для отдельных экземпляров, что подчеркивает важность учета индивидуальных особенностей состояния деревьев. Эти различия могут быть обусловлены как генетическими факторами, так и специфическими условиями мест обитания, которые влияют на фотосинтетические процессы и общее состояние деревьев.

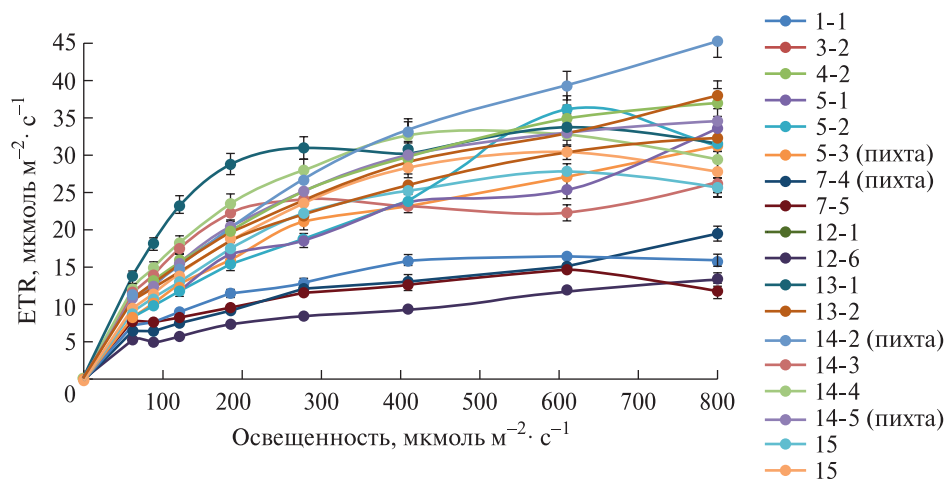


Рис. 1. Показатели ETR у деревьев 1–2 категорий санитарного состояния

Fig. 1. ETR values for trees in Sanitary Condition Categories 1–2

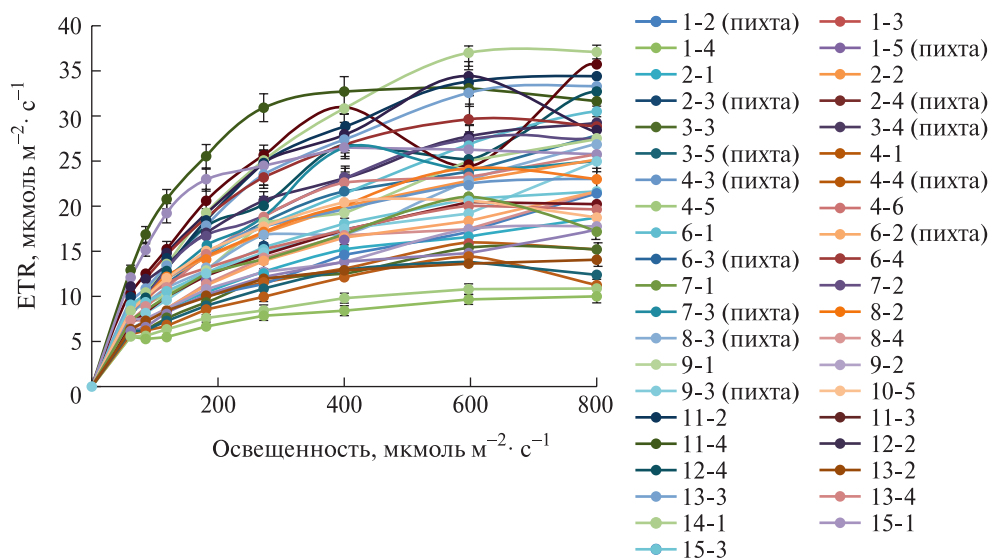


Рис. 2. Показатели ETR у деревьев 3-й категории санитарного состояния

Fig. 2. ETR values for trees in Sanitary Condition Category 3

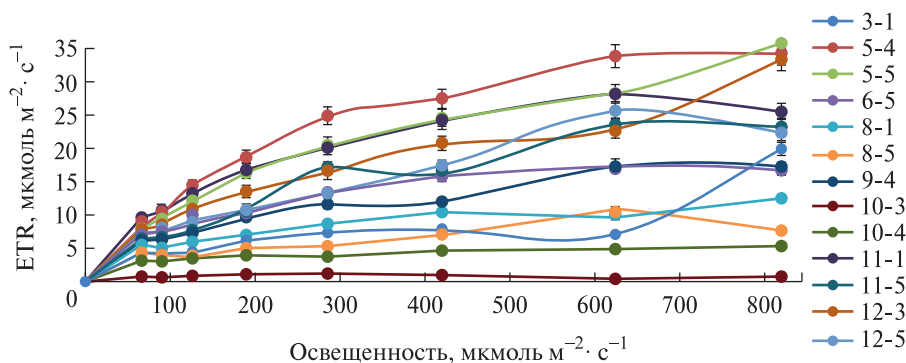
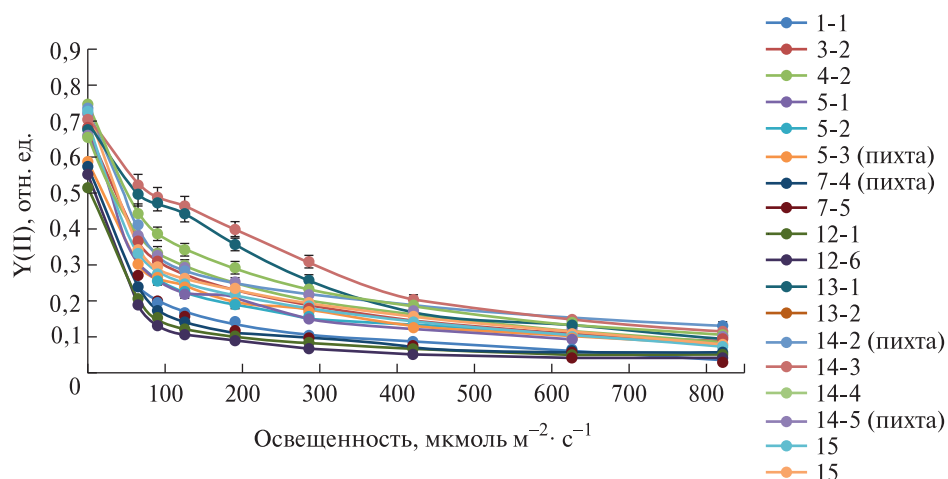
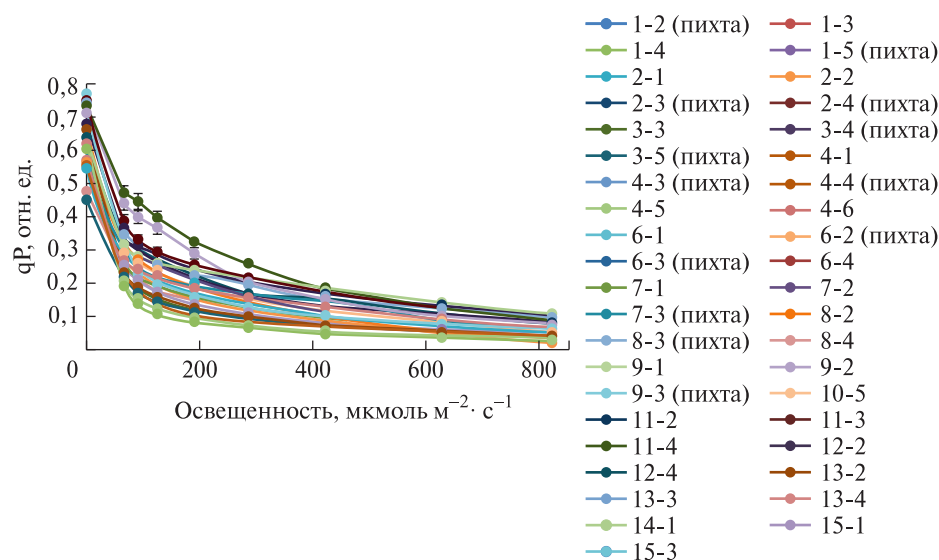


Рис. 3. Показатели ETR у деревьев 4-й категории санитарного состояния

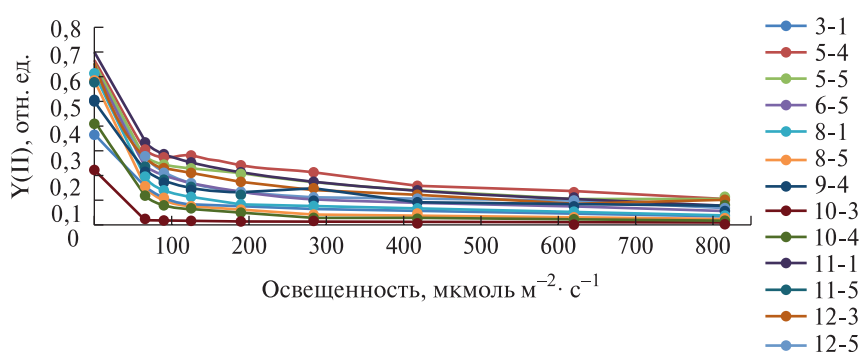
Fig. 3. ETR values for trees in Sanitary Condition Category 4



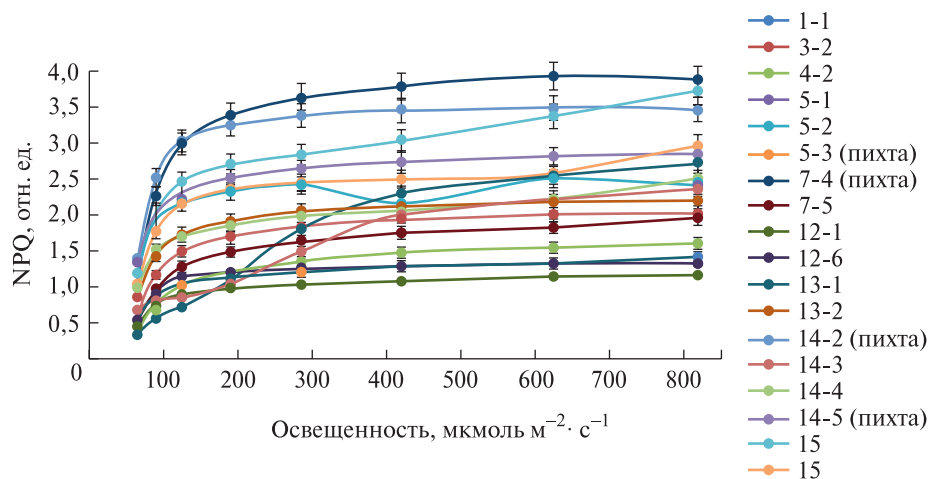
**Рис. 4.** Показатели  $Y(II)$  у деревьев 1–2-й категорий санитарного состояния  
**Fig. 4.**  $Y(II)$  values for trees in Sanitary Condition Categories 1–2



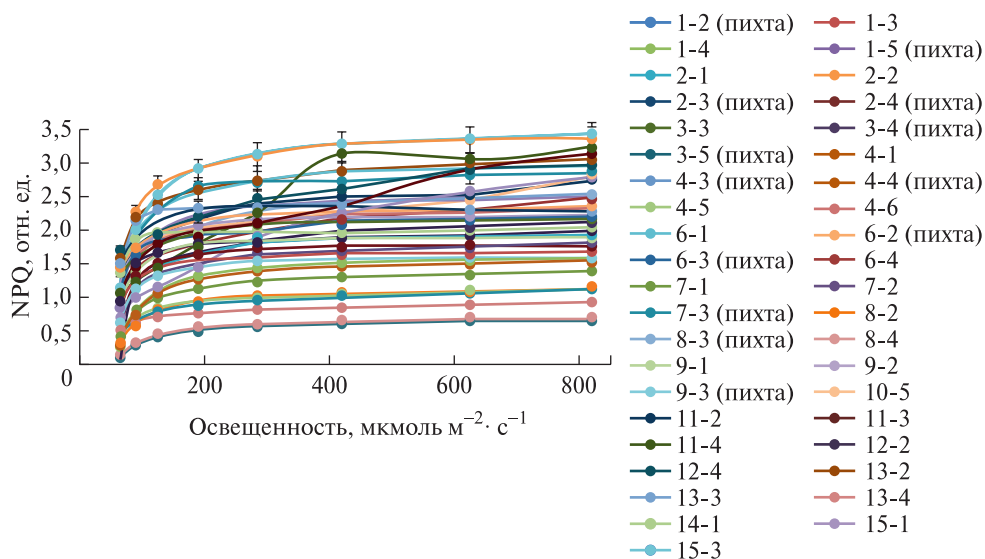
**Рис. 5.** Показатели  $Y(II)$  у деревьев 3-й категории санитарного состояния  
**Fig. 5.**  $Y(II)$  values for trees in Sanitary Condition Category 3



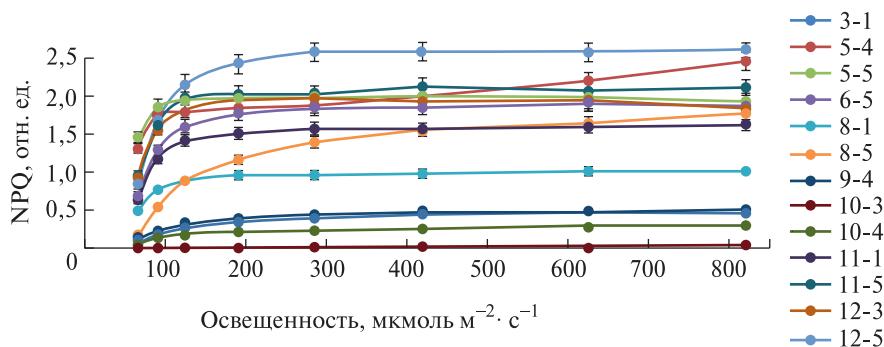
**Рис. 6.** Показатели  $Y(II)$  у деревьев 4-й категории санитарного состояния  
**Fig. 6.**  $Y(II)$  values for trees in Sanitary Condition Category 4



**Рис. 7.** Показатели NPQ у деревьев 1–2-й категорий санитарного состояния  
**Fig. 7.** NPQ values for trees in Sanitary Condition Categories 1–2



**Рис. 8.** Показатели NPQ у деревьев 3-й категории санитарного состояния  
**Fig. 8.** NPQ values for trees in Sanitary Condition Category 3



**Рис. 9.** Показатели NPQ у деревьев 4-й категории санитарного состояния  
**Fig. 9.** NPQ values for trees in Sanitary Condition Category 4

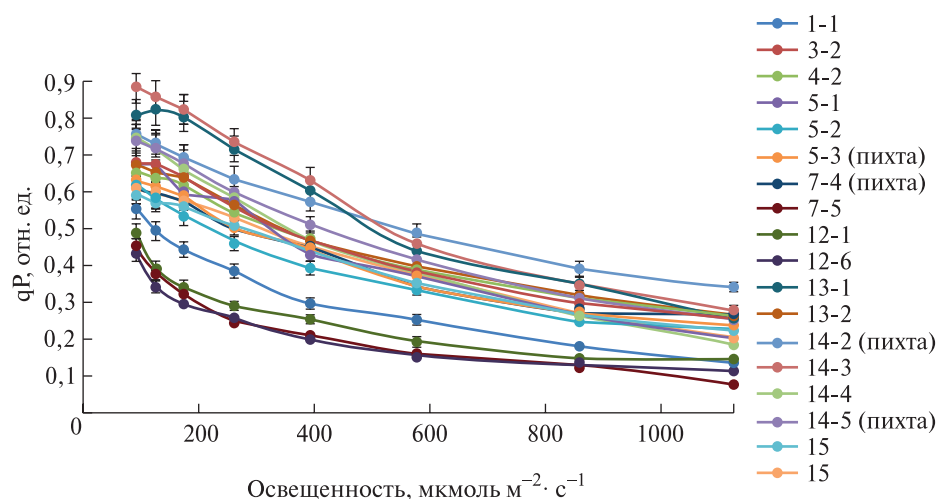


Рис. 10. Показатели qP у деревьев 1–2-й категорий санитарного состояния  
Fig. 10. qP indicators for trees in sanitary condition categories 1–2

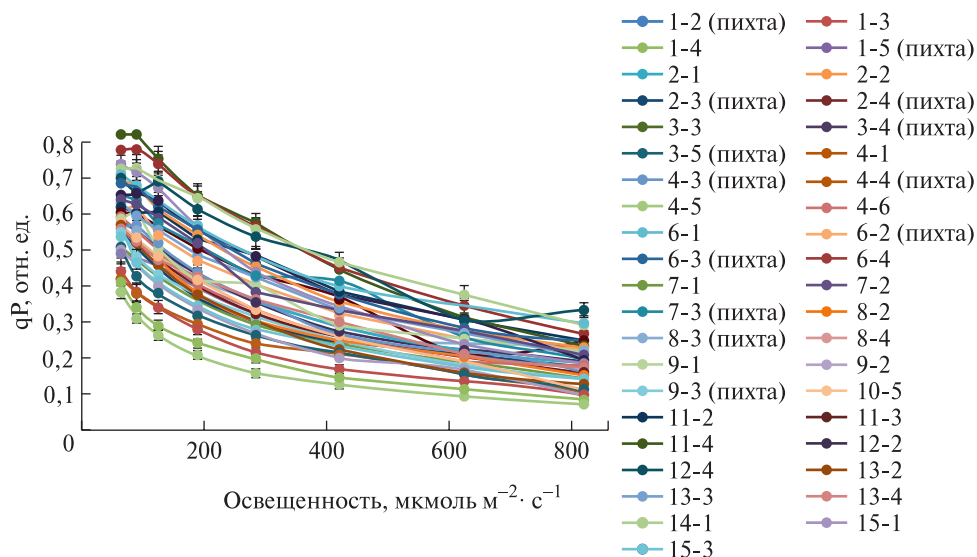


Рис. 11. Показатели qP у деревьев 3-й категории санитарного состояния  
Fig. 11. qP indicators for trees in sanitary condition category 3

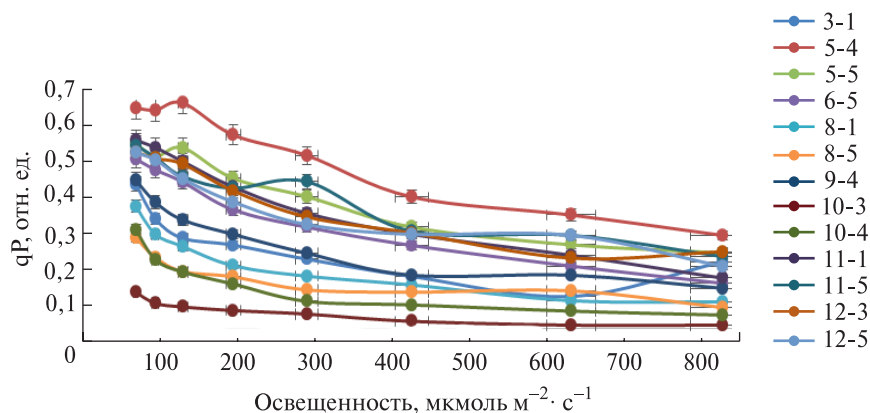


Рис. 12. Показатели qP у деревьев 4-й категории санитарного состояния  
Fig. 12. qP indicators for trees in sanitary condition category 4

Таким образом, мониторинг показателя ETR является важным инструментом для оценки состояния лесных экосистем и выявления индивидуальных реакций деревьев на стрессовые факторы.

В целом отмечается, что с ухудшением санитарного состояния деревьев показатель  $Y(II)$  (рис. 4–6) также имеет тенденцию к снижению. У отдельных образцов, относящихся к деревьям 4-й категории санитарного состояния, значение показателя  $Y(II)$  может приближаться к нулю или достигает этого значения, что указывает на значительное снижение фотосинтетической активности и, возможно, свидетельствует о критическом состоянии фотосинтетического аппарата растений как тревожном сигнале о состоянии фотосинтетической активности этих деревьев. Такое снижение может свидетельствовать о серьезных нарушениях в функционировании фотосистемы. Снижение показателя  $Y(II)$  служит индикатором не только физиологического состояния деревьев, но и их общей адаптивной способности к стрессовым условиям окружающей среды. У деревьев всех категорий санитарного состояния по показателю  $Y(II)$  различий между елью и пихтой не установлено.

В целом по мере ухудшения санитарного состояния деревьев наблюдается тенденция к снижению показателя NPQ (рис. 7–9). У отдельных образцов, относящихся к деревьям 4-й категории санитарного состояния, уровень NPQ приближается или равен нулю. Это указывает на снижение способности деревьев эффективно рассеивать избыточное световое возбуждение, что может приводить к повреждению фотосинтетических структур. Пониженный уровень NPQ свидетельствует о снижении защитных механизмов у деревьев, ослаблении их общего состояния и адаптивной способности к стрессовым воздействиям. Значения параметра NPQ для деревьев, относящихся к 1-й, 2-й и 3 категориям санитарного состояния, находятся в широком диапазоне, поскольку особи демонстрируют разнообразные уровни адаптации и физиологических реакций на окружающие условия. Деревья 1-й категории, имеющие оптимальные условия роста, способны эффективно регулировать фотосинтетические процессы и рассеивать избыточное световое возбуждение через механизмы нефотохимического тушения, что отражается в высоких значениях показателя NPQ. В то же время деревья 2-й и 3-й категорий могут испытывать стресс, связанный с различными факторами, такими как недостаток влаги, болезни или повреждения, что может либо увеличивать, либо снижать уровень показателя NPQ в зависимости от выраженности стресса и адаптивных механизмов,

задействованных у деревьев. Так, более стрессовые условия могут увеличивать значения показателя NPQ как защитную реакцию, тогда как в условиях серьезных повреждений или деградации механизмы рассеивания энергии могут ослабевать, что приводит к снижению этого показателя. Широкий диапазон значений показателя NPQ у деревьев 1-й, 2-й и 3 категорий санитарного состояния указывает на сложные взаимодействия между фотосинтетической активностью, стрессом и адаптивными механизмами, которые следует учитывать при интерпретации данных о санитарном состоянии деревьев и лесных экосистем в целом.

У деревьев всех категорий санитарного состояния по показателю NPQ различий между елью и пихтой не установлено.

В целом с ухудшением санитарного состояния деревьев наблюдается тенденция к снижению показателя qP (рис. 10–12).

У деревьев 4-й категории санитарного состояния фиксируется широкий спектр значений этого показателя, что отражает индивидуальные особенности состояния деревьев и адаптивной способности каждого растения. У некоторых образцов значение показателя qP было близко к нулю или даже равно ему, что указывает на значительное ослабление фотосинтетической активности и нарушение механизмов сбора энергии для фотосинтеза. В свою очередь высокие значения показателя qP отражают эффективную фотосинтетическую активность деревьев. Это указывает на то, что большая часть захваченной световой энергии используется для фотохимических процессов, таких как преобразование световой энергии в химическую в процессе фотосинтеза.

## Выводы

Полученные данные целесообразно использовать в работе по контролю за состоянием древостоев как естественного, так и искусственного происхождения. Результаты исследований имеют практическое значение при планировании работ по охране сохранившихся природных экосистем и реликтовых ландшафтов, лесовосстановлению, лесоразведению, биозащите окружающей среды и агролесомелиорации, эколого-защитному озеленению населенных пунктов и развитию садово-паркового хозяйства. А также они могут быть востребованы для организации мониторинга древостоев на ряде территорий с промышленным лесопользованием, в том числе на основе учета и коррекции параметров ассимиляционных систем и прочих биологических признаков рассмотренных видов.

Показатели ETR, Y(II), NPQ и qP у деревьев отражают их индивидуальное состояние. У деревьев 4-й категории санитарного состояния они значительно снижаются по сравнению с деревьями более высоких категорий санитарного состояния, показатель qP равен нулю или около нуля.

*Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-76-10057, <https://rscf.ru/project/24-76-10057/>*

## Список литературы

- [1] Maxwell K., Johnson G.N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide // J. of Experimental Botany, 2000, no. 51 (345), pp. 659–668.
- [2] Ведерников К.Е., Бухарина И.Л. Особенности видового состава нарушенных еловых экосистем // Проблемы популяционной биологии: материалы XIII Всероссийского Популяционного семинара с междунар. участием памяти Н.В. Глотова (к 85-летию со дня рождения), Уфа, 9–11 апреля 2024 г. Уфа: Аэтерна, 2024. С. 91–97.
- [3] Губанова Т.Б., Пилькевич Р.А., Харченко А.А., Бернацкий И.В. Валерьевич Влияние засухи на состояние фотосинтетического аппарата некоторых сортов *Ficus carica* // Биология растений и садоводство: теория, инновации, 2019. № 151. С. 109–119.
- [4] Платовский Н., Здиорук Н., Раля Т. Применение метода флуориметрии для оценки первичной теплоустойчивости флаговых листьев гексаплоидной пшеницы в зависимости от температуры теплового шока // Buletinul AŞM. Ştiinţele vieţii. Fiziologia şi Biochimia Plantelor, 2020, no. 2(341), pp. 67–72.
- [5] Кунина В.А. Использование хлорофилл-флуоресценции для диагностики функционального состояния растений (литературный обзор) // Субтропическое и декоративное садоводство, 2022. № 83. С. 157–166. DOI: 10.31360/2225-3068-2022-83-167-180
- [6] Шулико Н.Н., Юсова О.А., Киселёва А.А., Кубасова Е.В., Тукмачева Е.В., Юсов В.С. Применение хлорофилл-флуоресценции для диагностики функционального состояния растений яровой пшеницы при создании ризосферной азотфиксирующей ассоциации // Агрофизика, 2024. № 3. С. 35–47
- [7] Пиняскина Е.В., Маммаев А.Т. Изучение параметров фотосинтетической активности растений в зависимости от вертикальной поясности // Известия Самарского научного центра РАН, 2014. № 1–3. С. 788–791.
- [8] Forzieri G., Dakos V., McDowell N.G., Alkama R., Cescatti A. Emerging signals of declining forest resilience under climate change // Nature, 2022, v. 608 (7923), pp. 534–539. DOI: 10.1038/s41586-022-05071-9
- [9] Constandache C., Tudor C., Aga V., Popovici L. Ecological restoration of Norway spruce stands affected by drying from outside the natural range // Scientific Papers. Series E. Land Reclamation, Earth Observation & Surveying, Environmental Engineering, 2024, v. XIII, pp. 60–66.
- [10] Patacca M., Lindner M., Lucas-Borja M.E. Significant increase in natural disturbance impacts on European forests since 1950 // Global Change Biology, 2023, v. 29(5), pp. 1359–1376. DOI:0.1111/gcb.16531
- [11] Vedernikov K.E., Bukharina I.L., Udalov D.N., Pashkova A.S., Larionov M.V., Mazina S.E., Galieva A.R. The State of Dark Coniferous Forests on the East European Plain Due to Climate Change // Life, 2022, v. 12, no. 11, p. 1874.
- [12] Шмакова Н.Ю., Марковская Е.Ф., Ермолаева О.В., Морозова К.В. Фотосинтетический аппарат *Taraxacum arcticum* и *Taraxacum officinale* (Asteraceae) на Западном Шпицбергене // Ботанический журнал, 2021. Т. 106. № 7. С. 676–682.
- [13] Kalaji H.M., Jajoo A., Oukarroum A., Brestic M., Zivcak M., Samborska I., Cetner M.D., Goltsev V., Ladle R.J., Dąbrowski P., Ahmad P. The Use of Chlorophyll Fluorescence Kinetics Analysis to Study the Performance of Photosynthetic Machinery in Plants // Emerging Technologies and Management of Crop Stress Tolerance, 2014, v. 2, pp. 347–385.
- [14] Makarenko M.S., Kozel N.V., Usatov A.V., Gorbachenko O.F., Averina N.G. A state of PSI and PSII photochemistry of sunflower yellow-green plastome mutant // Online J. of Biological Sciences, 2016, v. 16, no. 4, pp. 193–198.
- [15] Matuszyńska A., Saadat N.P., Ebenhöf O. Balancing energy supply during photosynthesis – a theoretical perspective // Physiologia Plantarum, 2019, v. 166, no. 1, pp. 392–402.
- [16] Сухова Е.М., Воденеев В.А., Сухов В.С. Математическое моделирование фотосинтеза и анализ продуктивности растений // Биологические мембраны, 2021. Т. 38. № 1. С. 20–43.
- [17] Govindjee Photosystem II heterogeneity: the acceptor side // Photosynth. Res. 1990, v. 25, no. 3, pp. 151–160.
- [18] Смоликова Г.Н., Лебедев В.Н., Лопатов В.Е., Тимошук В.А., Медведев С.С. Динамика фотохимической активности фотосистемы II при формировании семян *Brassica nigra* L. // Вестник Санкт-Петербургского Университета. Серия 3: Биология, 2015. № 3. С. 53–65.
- [19] Шимкевич А.М., Макаров В.Н., Голоенко И.М., Давыденко О.Г. Функциональное состояние фотосинтетического аппарата у аллоплазматических линий ячменя // Экологическая генетика, 2006. Т. IV. № 2. С. 37–42.
- [20] Гаевский Н.А., Моргун В.Н. Использование переменной и замедленной флуоресценции хлорофилла для изучения фотосинтеза растений // Физиология растений, 2007. Т. 40. С. 136–145.
- [21] Кабашникова Л.Ф., Доманская И.Н., Пашкевич Л.В., Дремук И.А., Мартысюк А.В., Молчан О.В. Влияние интенсивности света и его спектрального состава на фотосинтетическую активность огурца *Cucumis sativus* при фузариозном заражении // Экспериментальная биология и биотехнология, 2022. № 3. С. 39–52.
- [22] Овсянников А.Ю. Сезонная структурно-функциональная трансформация фотосинтетического аппарата хвой *Picea pungens* Engl. и *P. obovata* Ledeb. на территории ботанического сада УРО РАН (г. Екатеринбург): дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. Екатеринбург, 2015. 148 с.
- [23] Андреев В.П., Плахотская Ж.В. Действие пресной воды на параметры индукции флуоресценции представителей рода *Fucus* в условиях Белого моря // Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология, 2017. Т. 7. № 3. С. 75–83.

- [24] Baker N.R., Rosenqvist E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities // *J. of Experimental Botany*, 2004, v. 55, pp. 1607–1621.
- [25] Holzwarth A.R., Lenk D., Jahns P. On the analysis of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching curves I. Theoretical considerations // *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Bioenergetics*, 2013, v. 1827, pp. 786–792.
- [26] Данилова Е.Д., Ефимова М.В., Коломейчук Л.В., Кузнецов В.В. Мелатонин поддерживает фотохимическую активность ассимиляционного аппарата и замедляет старение листьев однодольных растений // *Доклады Российской академии наук. Науки о жизни*, 2020. Т. 495. № 1. С. 545–550.
- [27] Пахарькова Н.В., Масенцова И.В., Гетте И.Г., Позднякова Е.Е., Калабина А.А. Фотосинтетический аппарат хвои сосны сибирской кедровой в период выхода из состояния зимнего покоя в условиях высотной поясности Западного Саяна // *ИзВУЗ Лесной журнал*, 2024. № 2. С. 41–49.
- [28] Kalaji H.M., Schansker G., Ladle R.J., Goltsev V., Bosa K., Allakhverdiev S.I., Brestic M., Bussotti F., Calatayud A., Dąbrowski P., Elsheery N.I., Ferroni L., Guidi L., Hogewoning S.W., Jajoo A., Misra A.N., Nebauer S.G., Pancaldi S., Penella C., DorothyBelle P., Pollastrini M., Romanowska-Duda Z.B., Rutkowska B., Serodio J., Suresh K., Szulc W., Tambussi E., Yanniccari M., Zivcak M. Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues // *Photosynth Research*, 2014, v. 122, pp. 121–158.
- [29] Lichtenthaler H.K., Buschmann C. and Knapp M. How to Correctly Determine the Different Chlorophyll Fluorescence Parameters and the Chlorophyll Fluorescence Decrease Ratio RFD of Leaves with the PAM Fluorometer. *Photosynthetica* // *Photosynthetica*, 2005, no. 43 (3), pp. 379–393.
- [30] Hua W., Zhu J., Shang Y., Wang J., Jia Q., Yang J. Identification of suitable reference genes for barley gene expression under abiotic stresses and hormonal treatments // *Plant Molecular Biology Reporter*, 2015, v. 33, pp. 1002–1012.
- [31] Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации от 18 августа 2014 г. № 367 «Об утверждении Перечня лесорастительных зон Российской Федерации и Перечня лесных районов Российской Федерации». URL: <https://docs.cntd.ru/document/420224339> (дата обращения 20.11.2024).
- [32] Постановление Правительства Российской Федерации от 20 мая 2017 г. № 607 «Об утверждении Правил санитарной безопасности в лесах». URL: <http://docs.cntd.ru/document/436736467> (дата обращения 20.11.2024).
- [33] Постановление Правительства Российской Федерации от 28 июля 2020 г. № 132 «О признании утратившими силу некоторых актов и отдельных положений некоторых актов Правительства Российской Федерации и об отмене некоторых актов федеральных органов исполнительной власти, содержащих обязательные требования, соблюдение которых оценивается при проведении мероприятий по контролю при осуществлении федерального государственного лесного надзора (лесной охраны), федерального государственного пожарного надзора в лесах и государственного надзора в области семеноводства в отношении семян лесных растений». URL: <https://docs.cntd.ru/document/565438868?mark=65A0IQ> (дата обращения 14.11.2024).
- [34] Лескин П., Линднер М., Веркерк П.И., Набуурс Г.Я., Ван Брусселен Й., Куликова Е., Хассегава М., Леринк Б. Леса России и изменение климата // *Что нам может сказать наука*, 2020. 142 с. DOI: <https://doi.org/10.36333/wsctu11>.
- [35] Thorn S., Seibold S., Leverkus A.B., Michler T., Müller J., Noss R.F., Stork N., Vogel S., Lindenmayer D.B. The living dead: acknowledging life after tree death to stop forest degradation // *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2020, v. 18 (9), pp. 505–512. DOI: 10.1002/fee.2252
- [36] Иванчина Л.А., Большаков Е.Г. Влияние усыхания на изреживание еловых древостоев и на изменение породного состава лесных насаждений Пермского края // *Лесотехнический журнал*, 2024. Т. 14. № 4 (56). С. 6–21. DOI: <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2024.4/1>
- [37] Burton P.J., Jentsch A., Walker L.R. The Ecology of Disturbance Interactions // *BioScience*, 2020, v. 70, no. 10, pp. 854–870. DOI: 10.1093/biosci/biaa088
- [38] Leverkus A.B., Buma B., Wagenbrenner J., Burton P.J., Lingua E., Marzano R., Thorn S. Tamm review: Does salvage logging mitigate subsequent forest disturbances? // *Forest Ecology and Management*, 2021, v. 481, p. 118721. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118721>
- [39] Теринов Н.Н., Андреева Е.М., Залесов С.В., Луганский Н.А., Магасумова А.Г. Восстановление еловых лесов: теория, отечественный опыт и методы решения // *Изв. вузов. Лесной журнал*, 2020. № 3. С. 9–23. DOI: 10.37482/0536-1036-2020-3-9-23
- [40] Andreev V.P., Maslov Yu.I., Sorokoletova E.F. Functional properties of photosynthetic apparatus in three Fucus species inhabiting the White sea: effect of dehydration. *Fiziologiya rastenii* // *Russian J. of Plant Physiology*, 2012, v. 59, no. 2, pp. 244–250.
- [41] Junior-PAM Chlorophyll Fluorometer: Operator's Guide. Ed. by E. Pfundel. Germany: Heinz Walz GmbH, 2007, 58 p.
- [42] Гольцев В.Н., Каладжи Х.М., Паунов М., Баба В., Хорачек Т., Мойский Я., Коцел Х., Аллахвердиев С.И. Использование переменной флуоресценции хлорофилла для оценки физиологического состояния фотосинтетического аппарата растений // *Физиология растений*, 2016. Т. 63. № 6. С. 881–907.
- [43] Доманский В.П. Дистанционное измерение параметров переменной флуоресценции растительных объектов // *Журнал прикладной спектроскопии*, 2018. Т. 85. № 3. С. 480–485.
- [44] Зульфугаров И.С., Пашаева А., Охлопкова Ж.М., Чун-Хван Ли. Практическое руководство по измерению уровня флуоресценции хлорофилла в растениях и расчету основных параметров флуоресценции хлорофилла // *Вестник СВФУ*, 2018. № 2 (64). С. 35–44.
- [45] Zaks J., Amarnath K., Kramer D.M., Niyogi K.K., Fleming G.R. A kinetic model of rapidly reversible nonphotochemical quenching // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2012, v. 109, no. 39, pp. 15757–15762.
- [46] Makarenko M.S., Kozel N.V., Usatov A.V., Gorbachenko O.F., Averina N.G. A State of PSI and PSII Photochemistry of Sunflower Yellow-Green Plastome Mutant // *OnLine J. of Biological Sciences*, 2016, no. 16 (4), pp. 193–198.

## Сведения об авторах

**Бухарина Ирина Леонидовна** <sup>✉</sup> — д-р биол. наук, профессор, директор Института гражданской защиты, ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет», г. Ижевск, Почетный работник сферы образования РФ, buharin@udmlink.ru

**Ларионов Максим Викторович** — д-р биол. наук, профессор, ФГБОУ ВО «Российский биотехнологический университет (РОСБИОТЕХ)», г. Москва; профессор, Государственный университет управления, г. Москва, m.larionow2014@yandex.ru

**Пашкова Анна Сергеевна** — канд. биол. наук, доцент, ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет», elena7108@yandex.ru

**Ведерников Константин Евгеньевич** — канд. биол. наук, доцент, ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет», wke-les@rambler.ru

**Белеля Александра Сергеевна** — аспирант, ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет», alex.belelya@gmail.com

Поступила в редакцию 16.04.2025.

Одобрено после рецензирования 23.07.2025.

Принята к публикации 31.08.2025.

## PHOTOSYNTHETIC ACTIVITY ANALYSIS FOR PICEA AND ABIES OF DIFFERENT SANITARY CONDITIONS

**I.L. Bukharina**<sup>1✉</sup>, **M.V. Larionov**<sup>2</sup>, **A.S. Pashkova**<sup>1</sup>,  
**K.E. Vedernikov**<sup>1</sup>, **A.S. Belelia**<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Udmurt State University, 1/1, Universitetskaya st., 426034, Izhevsk, Udmurtia, Russia

<sup>2</sup>Russian Biotechnological University (ROSBIOTECH University), 33, Talalikhina st., 109316, Moscow, Russia

buharin@udmlink.ru

Photosynthesis is the process that provides a plant cell with energy, therefore, the preservation of photosynthetic activity under conditions of physiological stress largely determines the plant's resistance to adverse environmental factors. The improvement of methods that make it possible to monitor changes in the state of the photosynthetic apparatus is of both theoretical and practical importance. Photosynthetic processes were studied by pulse-amplitude fluorimetry using the WALZ JUNIOR-PAM instrument in coniferous trees (spruce and fir) of different health categories growing in the Perm region of Russia. The measurements carried out using the PAM fluorimeter consist of three components: measuring light, actinic light and saturation pulses. Photosynthetic activity is induced by actinic light, and saturation pulses are used to determine the maximum fluorescence output. The third component, modulated measuring light, does not cause photosynthesis by itself, but measures/observes changes in (fluorescent) output. The fluorometer registers only the fluorescence reaction caused by modulated light. The study assessed the effective quantum yield of Y(II), the electron transport density along the electron transport chain of thylakoid membranes (ETR), the non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence (NPQ), and the coefficient of photochemical quenching of chlorophyll fluorescence (qP). It was found that the ETR, Y(II), NPQ, and qP indices in trees reflect their individual condition. In trees of the 4th category of sanitary condition, these indices are significantly lower than in trees of higher categories, and the qP index is zero or close to zero.

**Keywords:** photosynthesis, productivity, test plots, fluorimetry, sanitary condition of trees, bioindication

**Suggested citation:** Bukharina I.L., Larionov M.V., Pashkova A.S., Vedernikov K.E., Belelia A.S. *Analiz pokazateley fotosinteticheskoy produktivnosti u derev'ev eli i pikhty, poluchennykh metodom pul's-amplitudnoy fluorimetrii* [Photosynthetic activity analysis for Picea and Abies of different sanitary conditions]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2025, vol. 29, no. 5, pp. 120–135. DOI: 10.18698/2542-1468-2025-5-120-135

## References

- [1] Maxwell K., Johnson G.N. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 2000, no. 51 (345), pp. 659–668.
- [2] Vedernikov K.E., Bukharina I.L. *Osobennosti vidovogo sostava narushennykh elovykh ekosistem* [Species composition of disturbed spruce ecosystems]. *Problemy populyatsionnoy biologii: materialy XIII Vserossiyskogo Populyatsionnogo seminar s mezhdunar. uchastiem pamyati N. V. Glotova (k 85-letiyu so dnya rozhdeniya)* [Problems of Population Biology: Proceedings of the XIII All-Russian Population Seminar with international participation in memory of N.V. Glotov (on his 85th anniversary)]. Ufa, April 9–11, 2024. Ufa: Aeterna, 2024, pp. 91–97.

- [3] Gubanov T.B., Pil'kevich R.A., Kharchenko A.A., Bernatskiy I.V. *Vliyanie zasukhi na sostoyanie fotosinteticheskogo apparata nekotorykh sortov Ficus carica* [Effect of drought on the state of photosynthetic apparatus of some *Ficus carica* cultivars]. *Biologiya rasteniy i sadovodstvo: teoriya, innovatsii* [Plant Biology and Horticulture: Theory, Innovations], 2019, no. 151, pp. 109–119.
- [4] Platovskiy N., Zdioruk N., Ralya T. *Primenenie metoda fluorimetrii dlya otsenki pervichnoy teploustoychivosti flagovykh list'ev geksaploidnoy pshenitsy v zavisimosti ot temperatury teplovogo shoka* [Application of the fluorimetry method to assess the primary heat resistance of hexaploid wheat flag leaves depending on the heat shock temperature]. *Bulletinul AȘM. Științele vieții. Fiziologia și Biochimia Plantelor*, 2020, no. 2(341), pp. 67–72.
- [5] Kunina V.A. *Ispol'zovanie khlorofill-fluoresentsii dlya diagnostiki funktsional'nogo sostoyaniya rasteniy (literaturnyy obzor)* [Use of chlorophyll fluorescence for diagnostics of the functional state of plants (literature review)]. *Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo* [Subtropical and ornamental gardening], 2022, no. 83, pp. 157–166. DOI: 10.31360/2225-3068-2022-83-167-180
- [6] Shuliko N.N., Yusova O.A., Kiseleva A.A., Kubasova E.V., Tukmacheva E.V., Yusov V.S. *Primenenie khlorofill-fluoresentsii dlya diagnostiki funktsional'nogo sostoyaniya rasteniy yarovoy pshenitsy pri sozdanii rizosfernoy azotfiksiruyushchey assotsiatsii* [Application of chlorophyll fluorescence for diagnostics of functional state of spring wheat plants during creation of rhizosphere nitrogen-fixing association]. *Agrofizika* [Agrophysics], 2024, no. 3, pp. 35–47.
- [7] Pinyaskina E.V., Mammaev A.T. *Izuchenie parametrov fotosinteticheskoy aktivnosti rasteniy v zavisimosti ot vertikal'noy poyasnosti* [Study of photosynthetic activity parameters of plants depending on vertical zonality]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences], 2014, no. 1–3, pp. 788–791.
- [8] Forzieri G., Dakos V., McDowell N.G., Alkama R., Cescatti A. Emerging signals of declining forest resilience under climate change. *Nature*, 2022, v. 608 (7923), pp. 534–539. DOI: 10.1038/s41586-022-05071-9
- [9] Constandache C., Tudor C., Aga V., Popovici L. Ecological restoration of Norway spruce stands affected by drying from outside the natural range. *Scientific Papers. Series E. Land Reclamation, Earth Observation & Surveying, Environmental Engineering*, 2024, v. XIII, pp. 60–66.
- [10] Patacca M., Lindner M., Lucas-Borja M.E. Significant increase in natural disturbance impacts on Euro-pean forests since 1950. *Global Change Biology*, 2023, v. 29(5), pp. 1359–1376. DOI:0.1111/gcb.16531
- [11] Vedernikov K.E., Bukharina I.L., Udalov D.N., Pashkova A.S., Larionov M.V., Mazina S.E., Galieva A.R. The State of Dark Coniferous Forests on the East European Plain Due to Climate Change. *Life*, 2022, v. 12, no. 11, p. 1874.
- [12] Shmakova N.Yu., Markovskaya E.F., Ermolaeva O.V., Morozova K.V. *Fotosinteticheskiy apparat Taraxacum arcticum i Taraxacum officinale (Asteraceae) na Zapadnom Shpitsbergene* [Photosynthetic apparatus of *Taraxacum arcticum* and *Taraxacum officinale* (Asteraceae) in Western Svalbard]. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical Journal], 2021, v. 106, no. 7, pp. 676–682.
- [13] Kalaji H.M., Jajoo A., Oukarroum A., Brestic M., Zivcak M., Samborska I., Cetner M.D., Goltsev V., Ladle R.J., Dąbrowski P., Ahmad P. The Use of Chlorophyll Fluorescence Kinetics Analysis to Study the Performance of Photosynthetic Machinery in Plants. *Emerging Technologies and Management of Crop Stress Tolerance*, 2014, v. 2, pp. 347–385.
- [14] Makarenko M.S., Kozel N.V., Usatov A.V., Gorbachenko O.F., Averina N.G. A state of PSI and PSII photochemistry of sunflower yellow-green plastome mutant. *Online J. of Biological Sciences*, 2016, v. 16, no. 4, pp. 193–198.
- [15] Matuszyńska A., Saadat N.P., Ebenhöf O. Balancing energy supply during photosynthesis – a theoretical perspective. *Physiologia Plantarum*, 2019, v. 166, no. 1, pp. 392–402.
- [16] Sukhova E.M., Vodenev V.A., Sukhov V.S. *Matematicheskoe modelirovanie fotosinteza i analiz produktivnosti rasteniy* [Mathematical modeling of photosynthesis and analysis of plant productivity]. *Biologicheskie membrany* [Biological membranes], 2021, v. 38, no. 1, pp. 20–43.
- [17] Govindjee Photosystem II heterogeneity: the acceptor side. *Photosynth. Res.* 1990, v. 25, no. 3, pp. 151–160.
- [18] Smolikova G.N., Lebedev V.N., Lopatov V.E., Timoshchuk V.A., Medvedev S.S. *Dinamika fotokhimicheskoy aktivnosti fotosistemy II pri formirovani semyan Brassica nigra L.* [Dynamics of photochemical activity of photosystem II during seed formation of *Brassica nigra* L.]. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo Universiteta. Seriya 3: Biologiya* [Bulletin of St. Petersburg University. Series 3: Biology], 2015, no. 3, pp. 53–65.
- [19] Shimkevich A.M., Makarov V.N., Goloenko I.M., Davydenko O.G. *Funktsional'noe sostoyanie fotosinteticheskogo apparata u alloplazmaticheskikh liniy yachmenya* [Functional state of photosynthetic apparatus in alloplasmic lines of barley]. *Ekologicheskaya genetika* [Ecological Genetics], 2006, v. IV, no. 2, pp. 37–42.
- [20] Gayevskiy N.A., Morgun V.N. The use of variable and delayed chlorophyll fluorescence for studying plant photosynthesis. *Plant Physiology*, 2007, v. 40, pp. 136–145.
- [21] Kabashnikova L.F., Domanskaya I.N., Pashkevich L.V., Dremuk I.A., Martysuk A.V., Molchan O.V. *Vliyanie intensivnosti sveta i ego spektral'nogo sostava na fotosinteticheskuyu aktivnost' ogurtsa Cucumis sativus pri fuzarioznom zarazhenii* [Effect of light intensity and its spectral composition on photosynthetic activity of cucumber *Cucumis sativus* under Fusarium infestation]. *Eksperimental'naya biologiya i biotekhnologiya* [Experimental Biology and Biotechnology], 2022, no. 3, pp. 39–52.
- [22] Ovsyannikov A.Yu. *Sezonnaya strukturno-funktsional'naya transformatsiya fotosinteticheskogo apparata khvoi Picea pungens Engl. i P. obovata Ledeb. na territorii botanicheskogo sada URO RAN (g. Ekaterinburg)* [Seasonal structural and functional transformation of the photosynthetic apparatus of the needles of *Picea pungens* Engl. and *P. obovata* Ledeb. on the territory of the botanical garden of the URO RAS (Ekaterinburg)]. *Dis. Cand. Sci. (Biol.)* 03.02.08. Ekaterinburg, 2015, 148 p.

- [23] Andreev V.P., Plakhotskaya Zh.V. *Deystvie presnoy vody na parametry induktsii fluorestsentsii predstaviteley roda Fucus v usloviyakh Belogo morya* [The effect of fresh water on the parameters of fluorescence induction of representatives of the genus Fucus in the White Sea]. *Izvestiya vuzov. Prikladnaya khimiya i biotekhnologiya* [Izvestiya Vuzov. Applied chemistry and biotechnology], 2017, v. 7, no. 3, pp. 75–83.
- [24] Baker N.R., Rosenqvist E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities. *J. of Experimental Botany*, 2004, v. 55, pp. 1607–1621.
- [25] Holzwarth A.R., Lenk D., Jahns P. On the analysis of nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching curves I. Theoretical considerations. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA). Bioenergetics*, 2013, v. 1827, pp. 786–792.
- [26] Danilova E.D., Efimova M.V., Kolomeychuk L.V., Kuznetsov V.V. *Melatonin podderzhivaet fotokhimicheskuyu aktivnost' assimilatsionnogo apparata i zamedlyaet starenie list'ev odnodol'nykh rasteniy* [Melatonin supports photochemical activity of the assimilatory apparatus and slows down aging of leaves of monocotyledonous plants]. *Doklady Rossiyskoy akademii nauk. Nauki o zhizni* [Reports of the Russian Academy of Sciences. Life Sciences], 2020, v. 495, no. 1, pp. 545–550.
- [27] Pakhar'kova N.V., Masentsova I.V., Gette I.G., Pozdnyakova E.E., Kalabina A.A. *Fotosinteticheskiy apparat khvoi sosny sibirskoy kedrovoy v period vykhoda iz sostoyaniya zimnego pokoya v usloviyakh vysotnoy poynasnosti Zapadno-g Sayana* [Photosynthetic apparatus of Siberian pine needles during the period of emergence from the state of winter dormancy in the conditions of altitudinal belt of the Western Sayan]. *Russian Forest J.*, 2024, no. 2, pp. 41–49.
- [28] Kalaji H.M., Schansker G., Ladle R.J., Goltsev V., Bosa K., Allakhverdiev S.I., Brestic M., Bussotti F., Calatayud A., Dąbrowski P., Elsheery N.I., Ferroni L., Guidi L., Hogewoning S.W., Jajoo A., Misra A.N., Nebauer S.G., Pancaldi S., Penella C., DorothyBelle P., Pollastrini M., Romanowska-Duda Z.B., Rutkowska B., Serodio J., Suresh K., Szulc W., Tambussi E., Yannicari M., Zivcak M. Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues. *Photosynth Research*, 2014, v. 122, pp. 121–158.
- [29] Lichtenthaler H.K., Buschmann C. and Knapp M. How to Correctly Determine the Different Chlorophyll Fluorescence Parameters and the Chlorophyll Fluorescence Decrease Ratio RFd of Leaves with the PAM Fluorometer. *Photosynthetica*, 2005, no. 43 (3), pp. 379–393.
- [30] Hua W., Zhu J., Shang Y., Wang J., Jia Q., Yang J. Identification of suitable reference genes for barley gene expression under abiotic stresses and hormonal treatments. *Plant Molecular Biology Reporter*, 2015, v. 33, pp. 1002–1012.
- [31] *Prikaz Ministerstva prirodnnykh resursov i ekologii Rossiyskoy Federatsii ot 18 avgusta 2014 g. № 367 «Ob utverzhdenii Perechnya lesorastitel'nykh zon Rossiyskoy Federatsii i Perechnya lesnykh rayonov Rossiyskoy Federatsii»* [Order of the Ministry of Natural Resources and Environment of the Russian Federation dated August 18, 2014 No. 367 «On approval of the List of forest vegetation zones of the Russian Federation and the List of forest regions of the Russian Federation»]. Available at: <https://docs.cntd.ru/document/420224339> (accessed 20.11.2024).
- [32] *Postanovlenie Pravitel'stva Rossiyskoy Federatsii ot 20 maya 2017 g. № 607 «Ob utverzhdenii Pravil sanitarnoy bezopasnosti v lesakh»* [Resolution of the Government of the Russian Federation of May 20, 2017, no. 607 «On Approval of the Rules of Sanitary Safety in Forests»]. Available at: <http://docs.cntd.ru/document/436736467> (accessed 20.11.2024).
- [33] *Postanovlenie Pravitel'stva Rossiyskoy Federatsii ot 28 iyulya 2020 g. № 132 «O priznanii utrativshimi silu nekotorykh aktov i otdel'nykh polozheniy nekotorykh aktov Pravitel'stva Rossiyskoy Federatsii i ob otmene nekotorykh aktov federal'nykh organov ispolnitel'noy vlasti, soderzhashchikh obyazatel'nye trebovaniya, soblyudeniye kotorykh otsenivatsya pri provedenii meropriyatiy po kontrolyu pri osushchestvlenii federal'nogo gosudarstvennogo lesnogo nadzora (lesnoy okhrany), federal'nogo gosudarstvennogo pozharnogo nadzora v lesakh i gosudarstvennogo nadzora v oblasti semenovodstva v otnoshenii semyan lesnykh rasteniy»* [Resolution of the Government of the Russian Federation of July 28, 2020, no. 132 «On the invalidation of some acts and certain provisions of some acts of the Government of the Russian Federation and on the abolition of some acts of federal executive authorities containing mandatory requirements, compliance with which is assessed during control measures in the implementation of Federal State Forest Supervision (Forest Protection), federal state fire supervision in forests and state supervision in the field of seed production»]. Available at: <https://docs.cntd.ru/document/565438868?marker=65A0IQ> (accessed 14.11.2024).
- [34] Leskinen P., Lindner M., Verkerk P.Y., Nabuurs G.Ya., Van Brusselen Y., Kulikova E., Khassegava M., Lerink B. *Les Rossii i izmenenie klimata* [Forests of Russia and Climate Change]. *Chto nam mozhets kazat' nauka* [What Science Can Tell Us], 2020, 142 p. DOI: <https://doi.org/10.36333/wscu11>
- [35] Thorn S., Seibold S., Leverkus A.B., Michler T., Müller J., Noss R.F., Stork N., Vogel S., Lindenmayer D.B. The living dead: acknowledging life after tree death to stop forest degradation. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2020, v. 18 (9), pp. 505–512. DOI: 10.1002/fee.2252
- [36] Ivanchina L.A., Bol'shakov E.G. *Vliyanie usykhaniya na izrezhivanie elovykh drevostoev i na izmenenie porodnogo sostava lesnykh nasazhdeniy Permskogo kraya* [The Impact of Drying Out on Thinning of Spruce Stands and Changes in Species Composition of Forest Plantations in Perm Krai]. *Lesotekhnicheskii zhurnal* [Forest Engineering Journal], 2024, v. 14, no. 4 (56), pp. 6–21. DOI: <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2024.4/1>
- [37] Burton P.J., Jentsch A., Walker L.R. The Ecology of Disturbance Interactions. *BioScience*, 2020, v. 70, no. 10, pp. 854–870. DOI: 10.1093/biosci/biaa088
- [38] Leverkus A.B., Buma B., Wagenbrenner J., Burton P.J., Lingua E., Marzano R., Thorn S. Tamm review: Does salvage logging mitigate subsequent forest disturbances? *Forest Ecology and Management*, 2021, v. 481, p. 118721. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118721>
- [39] Terinov N.N., Andreeva E.M., Zalesov S.V., Luganskiy N.A., Magasumova A.G. *Vosstanovlenie elovykh lesov: teoriya, otechestvennyy opyt i metody resheniya* [Restoration of spruce forests: theory, domestic experience and solution methods]. *Russian Forestry J.*, 2020, no. 3, pp. 9–23. DOI: 10.37482/0536-1036-2020-3-9-23

- [40] Andreev V.P., Maslov Yu.I., Sorokoletova E.F. Functional properties of photosynthetic apparatus in three *Fucus* species inhabiting the White sea: effect of dehydration. *Fiziologiya rastenii*. Russian J. of Plant Physiology, 2012, v. 59, no. 2, pp. 244–250.
- [41] Junior-PAM Chlorophyll Fluorometer: Operator's Guide. Ed. by E. Pfündel. Germany, Heinz Walz GmbH, 2007, 58 p.
- [42] Gol'tsev V. N., Kaladzhi Kh. M., Paunov M., Baba V., Khorachek T., Moyskiy Ya., Kotsel Kh., Suleyman I. A. *Ispol'zovanie peremennoy fluorestsentsii khlorofilla dlya otsenki fiziologicheskogo sostoyaniya fotosinteticheskogo apparata rasteniy* [Using variable chlorophyll fluorescence to assess the physiological state of the photosynthetic apparatus of plants]. *Fiziologiya rasteniy* [Plant Physiology], 2016, v. 63, no. 6, pp. 881–907.
- [43] Domanskiy V.P. *Distsionnoe izmerenie parametrov peremennoy fluorestsentsii rastitel'nykh ob'ektov* [Remote measurement of variable fluorescence parameters of plant objects]. *Zhurnal prikladnoy spektroskopii* [J. of Applied Spectroscopy], 2018, v. 85, no. 3, pp. 480–485.
- [44] Zul'fugarov I.S., Pashaeva A., Okhlopko Zh.M., Chun-Khvan Li. *Prakticheskoe rukovodstvo po izmereniyu urovnya fluorestsentsii khlorofilla v rasteniyakh i raschetu osnovnykh parametrov fluorestsentsii khlorofilla* [Practical guide for measuring the level of chlorophyll fluorescence in plants and calculation of the main parameters of chlorophyll fluorescence]. *Vestnik SVFU*, 2018, no. 2 (64), pp. 35–44.
- [45] Zaks J., Amarnath K., Kramer D.M., Niyogi K.K., Fleming G.R. A kinetic model of rapidly reversible nonphotochemical quenching. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2012, v. 109, no. 39, pp. 15757–15762.
- [46] Makarenko M.S., Kozel N.V., Usatov A.V., Gorbachenko O.F., Averina N.G. A State of PSI and PSII Photochemistry of Sunflower Yellow-Green Plastome Mutant. *OnLine J. of Biological Sciences*, 2016, no. 16 (4), pp. 193–198.

*This study was supported by grant No. 24-76-10057 from the Russian Science Foundation, <https://rscf.ru/project/24-76-10057/>*

## Authors' information

**Bukharina Irina Leonidovna**  — Dr. Sci. (Biology), Professor, Director of the Institute of Civil Protection, Udmurt State University; Honorary Worker of Education of the Russian Federation, buharin@udmlink.ru

**Larionov Maksim Viktorovich** — Dr. Sci. (Biology), Professor of the Russian Biotechnological University (ROSBIOTECH); Professor of the State University of Management, m.larionow2014@yandex.ru

**Pashkova Anna Sergeevna** — Cand. Sci. (Biology), Associate Professor of the Udmurt State University, elena7108@yandex.ru

**Vedernikov Konstantin Evgen'evich** — Cand. Sci. (Biology), Associate Professor of the Udmurt State University, wke-les@rambler.ru

**Belelia Aleksandra Sergeevna** — pg. of the Udmurt State University, alex.belelya@gmail.com

Received 16.04.2025.

Approved after review 23.07.2025.

Accepted for publication 31.08.2025.

Вклад авторов: все авторы в равной доле участвовали в написании статьи

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов

Authors' Contribution: All authors contributed equally to the writing of the article

The authors declare that there is no conflict of interest