

УДК 582.475.3:581.456:630*221.01(1-924.82)

ВЛИЯНИЕ ПРОМЫШЛЕННОЙ РУБКИ НА СТРУКТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ХВОИ ПОДРОСТА ЕЛИ

© 2025 г. С. Н. Плюснина[®], М. А. Кузнецов

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, ГСП-2, 167982 Россия

[®]e-mail: pljusnina@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 05.02.2024 г.

После доработки 03.05.2024 г.

Принята к публикации 04.05.2024 г.

Изучены морфология однолетних побегов и изменения структурных параметров хвои у подроста ели сибирской (*Picea obovata* L.), сохранившегося после сплошнолесосечной рубки среднетаежного ельника черничного. Показано превосходство подроста ели на вырубке по длине однолетних побегов и числу хвои на них, а также по толщине и ширине хвои, что связано с увеличением числа и/или размеров клеток слагающих хвою тканей. Выявлены различия в сезонной динамике ультраструктуры клеток мезофилла хвои подроста ели под пологом леса и на вырубке и общие для обоих вариантов характеристики. Отмечены адаптивные признаки тилакоидной системы хлоропластов к условиям повышенной инсоляции на вырубке.

Ключевые слова: ель сибирская, хвоя, структура, подрост, вырубки

DOI: 10.31857/S1026347025010108

В Республике Коми наибольшую площадь покрытых лесной растительностью земель лесного фонда (54.2 %), а также запас древесины среди лесных насаждений имеют сообщества ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) (Государственный доклад..., 2023). Еловые леса преобладают в северной (5.1 млн га) и средней (6.7 млн га) тайге республики. В подзоне средней тайги доминируют ельники чернично-зеленомошные (Леса Республики Коми, 1999). Возрастная структура ельников представлена спелыми и перестойными лесами (Коренные еловые..., 2006). Они являются основным источником промышленных лесозаготовок. Фактическая заготовка древесины за период 2013–2022 гг. составила 7.6–9.9 млн м³ в год (Государственный доклад..., 2023).

Известно, что рубка леса приводит к резкому изменению светового и водного режимов, температуры воздуха и почвы, растительного покрова (Побединский, 1966; Орфанитский, Орфанитская, 1971; Паутов, Ильчуков, 2001; Крышень, 2006; Уланова, 2018; Долгая, Бахмет, 2021; Dymov *et al.*, 2022). Промышленные рубки оказывают существенное влияние на особенности лесовозобновления. Важными факторами являются технология и сезон проведения лесозаготовительных работ, качественный и количественный состав сохраненного подроста (Львов, Ипатов, 1980).

Большое практическое значение сохранения елового подроста для естественного возобновления леса при сплошных рубках древостоя отмечается с начала прошлого века (Световой режим..., 1967). Этот эффективный способ лесовосстановления, позволяющий предотвратить смену пород и ускорить оборот рубки, в настоящее время по-прежнему актуален, особенно для северных регионов. По последним данным, в Республике Коми лесовосстановление за счет сохранения подроста хвойных пород при лесозаготовках охватывает 69% площадей сплошных вырубок (Государственный доклад..., 2023).

Взаимосвязь между экологическими условиями и жизнеспособностью разных категорий подроста ели под пологом древостоя в разных типах леса и на сплошных вырубках давно является предметом для изучения (Световой режим..., 1967). Исследованы уязвимые категории подроста, страдающие после сплошнолесосечных рубок, показаны причины его гибели (Тихонов, Ковязин, 2019; Osipov, Kuznetsov, 2023). Были проведены физиологические исследования подроста в процессе приспособления его к новым экологическим условиям на вырубках (Световой режим..., 1967), позже биохимические и физиологические параметры были получены при помощи современных методов исследований (Тужилкина, 2022). Изучение ультраструктуры

ассимиляционного аппарата жизнеспособного подроста ели на вырубке необходимо для понимания механизмов его успешной адаптации после выхода из-под полога леса вследствие сплошнолесосечной рубки древостоя и его дальнейшего роста.

Цель настоящих исследований – выявить изменения в структурных характеристиках фотосинтетического аппарата подроста ели сибирской, сохранившегося после проведения сплошной рубки древостоя в подзоне средней тайги Республики Коми.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследований был 20–25-летний здоровый (благонадежный) подрост ели высотой до 150 см, возобновившийся в среднетаежном ельнике черничном влажном, и подрост предварительной генерации на вырубке ельника черничного влажного на торфянисто-подзолисто-глееватых почвах на территории Чернамского лесного стационара Института биологии Коми научного центра УрО РАН ($62^{\circ}21'$ с.ш., $50^{\circ}29'$ в.д.). Согласно лесоводственно-таксационным исследованиям, проведенным в 2003 г. (Коренные еловые..., 2006), на месте вырубки произрастал ельник разновозрастный (70–210 лет), древостой V класса бонитета. Подрост был представлен только елью (табл. 1). По жизненному состоянию (без учета сухого) 45% подроста характеризовалось как “здоровый”. Доля участия сомнительного и усыхающего подроста составляла по 28% от их общего количества. Согласно (Побединский, 1966), к подросту относят древесные растения высотой более 0.25 м и диаметром до 6 см.

В зимний период 2005–2006 гг. в рассматриваемом ельнике была проведена сплошнолесосечная рубка с сохранением подроста. В 2009 г. на вырубке ельника были проведены лесоводственно-таксационные работы (Bobkova, Likhanova, 2012). В породном составе подроста на 4-летней вырубке доминировали ель и береза. Еловый подрост в основном здоровый (97%) (табл. 1). Резкое изменение

экологических условий на вырубке вызвало активизацию естественного возобновления, накопление самосева ели происходило (1130 экз./га) значительно медленнее, чем березы (3815 экз./га) (Лиханова, 2015). Согласно нашим данным перечета, проведенного в 2021 г., на вырубке ельника черничного влажного 15-летней давности доля ели в породном составе подроста снижается (табл. 1), еловый подрост здоровый (98%).

Для отбора образцов срезали по 5 ветвей с каждого из 5–7 деревьев ели, растущих под пологом леса, и с 5–7 деревьев на вырубке, с южной стороны из средней части кроны.

Морфология побегов. Для морфологического описания побеги ели отбирали 3 июля 2013 г. и 2021 г. На однолетних побегах II и III порядков ветвления определяли: длину годичных побегов ($n \geq 20$), число хвои на побеге ($n \geq 20$), длину хвои ($n \geq 360$). На побегах разного возраста определяли охвоенность (число хвои на 1 мм длины побега).

Анатомия хвои. На поперечных срезах ($n \geq 30$) однолетней хвои анализировали: толщину, ширину и площадь сечения хвои; абсолютные и относительные площади сечений эпидермы и гиподермы (суммарно), смоляных ходов с клетками обкладки, мезофилла, эндодермы, центрального цилиндра ($n = 30$ для каждого параметра); число клеток эпидермы, гиподермы, мезофилла, эндодермы ($n \geq 30$ для каждого параметра); радиальный и тангенциальный диаметры клеток эпидермы, гиподермы и эндодермы ($n \geq 40$ для каждого параметра), площадь сечения клеток мезофилла ($n \geq 100$). Поперечные срезы для приготовления временных препаратов получали из средней трети хвои. Срезы просматривали под микроскопом Axiovert 200 M (Carl Zeiss, Германия). Фотосъемку проводили цифровой камерой AxioCam ERc 5s (Carl Zeiss, Германия), морфометрические измерения – при помощи программы ZEN 2011 (Carl Zeiss, Германия).

Электронная микроскопия. Хвою для электронно-микроскопических исследований клеток мезофилла отбирали с однолетних побегов II порядка ветвления 23 мая, 3 июля и 8 октября 2013 г.

Таблица 1. Распределение подроста ели по жизненному состоянию в спелом ельнике и на вырубке ельника, экз./га

Ельник черничный влажный	Формула подроста	Подрост ели, экз./га			
		здоровый	сомнительный	усыхающий	всего
До рубки ¹	100Е	720	450	445	1615
Вырубка 4 года ²	57Б30Е13Рб ед.С,Ос	1320	35	0	1355
Вырубка 15 лет	70Б21Е+С,Рб ед.Ос	3500	40	30	3570

Примечание. Составлено по: ¹ – “Коренные еловые...” (2006); ² – Bobkova K.S., Likhanova N.V. (2012). Б – береза, Е – ель, Os – осина, Rb – рябина, С – сосна.

Фрагменты из центральной части хвои фиксировали в течение 4.5 ч в 2.5%-ном глутаральдегиде, приготовленном на фосфатном буфере с pH 7.4. Постфиксацию проводили в 1%-ном водном растворе тетраоксида осмия в течение 4 ч. После дегидратации в сериях растворов этилового спирта и ацетона образцы заключали в смолу. Ультратонкие срезы были получены на ультрамикротоме PowerTome PC (Boeckeler Instruments, США). Продольные срезы просматривали под электронным микроскопом Tesla BS 500 (Tesla, Чехословакия) и получали следующие характеристики клеток мезофилла в 20–60-кратной повторности: площадь сечения клетки, число и площадь сечения профилей хлоропластов, митохондрий и липидных глобул в клетке; долю хлоропластов, содержащих крахмал, толщину клеточной оболочки. На срезах хлоропластов определяли относительную площадь (парциальный объем) зерна крахмала, число пластиглобул, число гран и число тилакоидов в гране.

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

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Морфология побегов. Показано, что однолетние вегетативные побеги ели на вырубке статистически значимо превосходят побеги под пологом леса по длине на 45–47 %, по числу хвои – на 44–53 % (табл. 2). Так как удлинение побега сопровождается увеличением количества хвои, охвоенность однолетних побегов не различается между вариантами. Однако ветви и кроны подроста под пологом леса, как

правило, выглядят более ажурными, чем на вырубке. Это связано в том числе с разной интенсивностью потери хвои (дефолиацией). Под пологом леса на пятый год жизни охвоенность побега в 1.5 раза ниже, чем у побегов на вырубке.

По длине хвои значимых различий не показано (табл. 2), однако по площади сечения, толщине и ширине хвоя на вырубке крупнее на 27, 13 и 15% соответственно ($p < 0.001$). Отношение толщины к ширине хвои одинаково на участках и составляет 1.6.

Анатомия хвои. Увеличение площади поперечного сечения хвои на вырубке связано с равномерным увеличением абсолютных показателей площадей всех основных тканей и их комплексов на 24–32 %. В результате соотношение тканей в сложении хвои при выходе из-под полога леса практически не меняется (табл. 3). Значительная доля (более 70%) относится к основной фотосинтезирующей ткани листа – мезофиллу. Оставшаяся часть распределяется между эпидермой, гиподермой, эндодермой, центральным цилиндром и смоляными ходами. Показано, что хвоя ели на вырубке превосходит таковую под пологом леса по числу клеток покровной ткани эпидермы и лежащей под ней механической ткани гиподермы ($p < 0.001$) (табл. 3). Кроме того, клетки эпидермы хвои на вырубке характеризуются большим тангенциальным диаметром ($p < 0.01$). Увеличение вышеуказанных параметров вносит вклад в возрастание площади поперечного сечения хвои на вырубке.

В мезофилле закладывается 1–2 смоляных хода, которые примыкают к гиподерме. В каждой пятой хвоинке смоляные ходы не образуются. На вырубке средний их диаметр (125 ± 4.6 мкм), включая клетки обкладки, статистически значимо больше ($p < 0.001$), чем под пологом леса (95 ± 3.3 мкм). На поперечном срезе мезофилла межклетники не выражены (Ovsyannikov, Koteyeva, 2020), а клетки не имеют таких глубоких инвагинаций клеточной оболочки

Таблица 2. Морфология однолетних побегов подроста ели

Параметры	Возраст вырубки, лет	Ельник	Вырубка
Длина побега, мм	7	47.0 ± 6.0	$87.5 \pm 12.3^*$
	15	35.0 ± 1.5	$63.0 \pm 3.4^{**}$
Число хвои на побеге, шт.	7	62 ± 12.2	$131 \pm 9.7^*$
	15	57 ± 3.6	$102 \pm 7.7^{**}$
Охвоенность побега, шт./мм	7	1.66 ± 0.19	1.54 ± 0.11
	15	1.64 ± 0.07	1.62 ± 0.08
Длина хвои, мм	7	8.8 ± 0.2	9.5 ± 0.1
	15	9.9 ± 0.3	10.9 ± 0.5
Площадь поперечного сечения хвои, мм^2	7	0.457 ± 0.014	$0.623 \pm 0.015^{**}$
Толщина хвои, мм	7	1.046 ± 0.026	$1.209 \pm 0.016^{**}$
Ширина хвои, мм	7	0.641 ± 0.014	$0.758 \pm 0.016^{**}$

Примечание. Различия между вариантами в ельнике и на вырубке статистически значимы при: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.001$.

Таблица 3. Характеристика тканей и их комплексов на поперечном срезе однолетней хвои ели

Параметры	Ельник	Вырубка
Площадь поперечного сечения: абсолютная, тыс. мкм ² / относительная, %		
Эпидерма + гиподерма	<u>76.6 ± 2.1</u> 16.8 ± 0.2	<u>101.0 ± 2.5**</u> 16.2 ± 0.2
Мезофилл	<u>337.0 ± 11.1</u> 73.5 ± 0.4	<u>459.1 ± 10.5**</u> 73.8 ± 0.4
Эндодерма	<u>9.4 ± 0.3</u> 2.1 ± 0.1	<u>13.8 ± 0.9**</u> 2.2 ± 0.2
Центральный цилиндр	<u>22.9 ± 0.8</u> 5.1 ± 0.2	<u>33.4 ± 1.8**</u> 5.3 ± 0.2
Смоляные ходы	<u>14.1 ± 1.2</u> 3.1 ± 0.3	<u>20.2 ± 1.8*</u> 3.1 ± 0.2
Число клеток на поперечном срезе хвои		
Эпидерма	105.7 ± 1.4	118.2 ± 1.0**
Гиподерма	112.7 ± 1.7	119.8 ± 1.0**
Мезофилл	153.0 ± 2.3	174.0 ± 1.9**
Эндодерма	14.7 ± 0.2	15.1 ± 0.3
Размеры клеток: радиальный диаметр / тангенциальный диаметр, мкм		
Эпидерма	<u>16.0 ± 0.2</u> 22.1 ± 0.4	<u>15.9 ± 0.2</u> 23.9 ± 0.6*
Гиподерма	<u>17.7 ± 0.2</u> 21.6 ± 0.4	<u>18.2 ± 0.2</u> 22.6 ± 0.6
Эндодерма	<u>19.8 ± 0.4</u> 42.8 ± 0.7	<u>19.4 ± 0.4</u> 45.9 ± 0.6*
Мезофилл, площадь сечения, мкм ²	3134 ± 57	3259 ± 62

Примечание. Различия между вариантами в ельнике и на вырубке статистически значимы при: * – $p < 0.01$; ** – $p < 0.001$.

(складок), как у сосны обыкновенной. Согласно нашим данным, площадь поперечного сечения клеток мезофилла в хвое на вырубке составляет 2000–5300 мкм², под пологом леса – 1900–5000 мкм² ($Cv = 19\text{--}20\%$). Средние значения на вырубке на 4% больше, чем под пологом леса, однако различия не значимы (табл. 3). По числу клеток мезофилла хвоя подроста ели на вырубке на 12% превосходит хвою под пологом леса ($p < 0.001$), что, наряду с вышеуказанными параметрами, вносит вклад в увеличение площади ее поперечного сечения. На продольном срезе клетки мезофилла расположены цепочками от гиподермы до эндодермы, межклетники хорошо выражены (Ovsyannikov, Koteyeva, 2020). На продольных срезах были выполнены ультраструктурные исследования клеток мезофилла однолетней хвои ели.

Ультраструктура клеток мезофилла. Показано, что клетки мезофилла однолетней хвои здорового подроста ели в сезонной динамике

отличаются между вариантами по количественным характеристикам митохондрий, хлоропластов и их тилакоидной системы, а также запасных включений в клетке.

Площадь сечения клеток мезофилла на продольном срезе в период наблюдений заметно варьировала ($Cv = 18\text{--}23\%$) (табл. 4), поэтому учитывали не абсолютные значения количества хлоропластов и митохондрий, а их число на единицу площади сечения клетки. Показано, что в ельнике в начале периода вегетации отмечено минимальное количество хлоропластов и митохондрий на 1 тыс. мкм² площади сечения клетки, в то время как в условиях повышенной инсолиации плотность этих органелл имеет высокие значения уже в мае и до октября слабо варьирует (табл. 4). Высокая плотность хлоропластов и митохондрий весной характерна также для клеток мезофилла в хвое подроста сосны на вырубках (Плюснина, Тужилкина, 2021). Однако у ели снижение насыщенности клеток органеллами практически не выражено (табл. 4).

И под пологом леса, и на вырубке показано уменьшение содержания крахмала в хлоропластах на протяжении вегетационного периода (табл. 4). Уменьшение крахмала в начале вегетации связано с его оттоком в растущие органы, а в конце периода – с подготовкой к зиме, и трансформацией нерастворимых углеводов в растворимые формы (Плюснина, Тужилкина, 2021). Помимо крахмала, в строме хлоропластов накапливаются пластоглобулы – осмиофильные образования, содержащие в том числе резервный пул липидов, пластохинонов (Хедт, 2011) и α -токоферол (Steinmüller, Tevini, 1985). Как показали наши исследования, число пластоглобул в хлоропластах не отличается между вариантами в летний период, а в весенний и осенний сроки наблюдений выше в 2.7 раза на вырубке, чем под пологом леса. Максимальное их число в обоих местах произрастания отмечено в конце периода вегетации, что, как показано далее, сопровождается частичной деградацией фотосинтетических мембран при подготовке к зиме. У листопадных растений максимальное количество пластоглобул в хлоропластах также наблюдается осенью, в период отмирания листьев, что, по-видимому, связано с накоплением в этих структурах продуктов деградации мембранных тилакоидов стареющих хлоропластов (Хедт, 2011).

В течение сезона менялось не только число хлоропластов и включений в их строме, но и количество фотосинтетических мембран. Максимальное количество гранальных тилакоидов в пластидах было отмечено для середины вегетации и под пологом леса, и на вырубке. Их увеличение в начале и сокращение в конце периода вегетации в хлоропласте происходит как за счет числа гран, так и за счет числа тилакоидов в гране (табл. 4). И если

Таблица 4. Характеристика митохондрий и хлоропластов в клетках мезофилла на продольном срезе однолетней хвои подроста ели

Параметры	Вариант	23 мая	3 июля	8 октября
Площадь сечения клетки, тыс. мкм ²	Ельник	1.6 ± 0.04	1.2 ± 0.03	1.1 ± 0.03
	Вырубка	1.3 ± 0.03	1.1 ± 0.04	1.5 ± 0.04
Число митохондрий на 1 тыс. мкм ² клетки	Ельник	16.6 ± 1.98	26.9 ± 1.52	28.5 ± 2.04
	Вырубка	27.5 ± 1.96*	26.4 ± 3.06	25.3 ± 2.28
Число хлоропластов на 1 тыс. мкм ² клетки	Ельник	10.8 ± 0.73	15.9 ± 0.76	14.5 ± 0.82
	Вырубка	15.9 ± 0.79**	14.1 ± 0.75	13.1 ± 1.06
Площадь сечения хлоропласта без крахмала, мкм ²	Ельник	7.8 ± 0.4	6.0 ± 0.3	7.6 ± 0.2
	Вырубка	8.2 ± 0.7	6.6 ± 0.6	12.5 ± 0.7**
Площадь сечения хлоропласта с крахмалом, мкм ²	Ельник	17.0 ± 0.7	13.1 ± 0.8	7.9 ± 4.0
	Вырубка	25.4 ± 1.0**	19.4 ± 1.4**	16.7 ± 1.2**
Доля хлоропластов с крахмалом, %	Ельник	88.8 ± 1.7	73.1 ± 4.5	4.9 ± 1.5
	Вырубка	92.7 ± 1.1	89.3 ± 2.7**	25.2 ± 3.4**
Парциальный объем крахмального зерна в хлоропласте, %	Ельник	64.1 ± 2.4	58.5 ± 5.4	16.4 ± 8.4
	Вырубка	68.9 ± 1.9	46.4 ± 3.2	16.8 ± 3.0
Число гран на срез хлоропласта	Ельник	28.1 ± 2.5	37.1 ± 5.3	23.4 ± 1.8
	Вырубка	28.2 ± 3.4	35.5 ± 2.3	18.1 ± 1.0
Доля гран с двумя тилакоидами, %	Ельник	52.5	2.2	37.5
	Вырубка	76.0	16.7	83.3
Число тилакоидов в гране	Ельник	2.6 ± 0.07	5.5 ± 0.38	3.5 ± 0.11
	Вырубка	2.3 ± 0.08*	4.4 ± 0.31*	2.9 ± 0.06**
Сумма гранальных тилакоидов на срезе хлоропласта	Ельник	73.1	204.1	81.9
	Вырубка	64.9	156.2	52.5
Число пластоглобул на срез хлоропласта	Ельник	21.4 ± 1.6	28.9 ± 3.0	32.2 ± 2.6
	Вырубка	58.6 ± 4.6*	28.9 ± 2.8	86.0 ± 3.9*

Примечание. Различия между показателями в ельнике и на вырубке статистически значимы при: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.001$.

весной их показатели между вариантами близки, то на протяжении летнего и осеннего периодов ель на вырубке уступает ели под пологом леса по числу тилакоидов в гране и суммарному числу гранальных тилакоидов на срезе хлоропласта. При пересчете суммы тилакоидов на единицу площади хлоропласта описанная выше сезонная динамика сохраняется. Весной и осенью показана высокая доля гран, состоящих из двух тилакоидов (табл. 5), характерных для пластид в периоды подготовки к зиме и при выходе из физиологического покоя. Причем доля их выше во все сроки наблюдений на вырубке.

Помимо крахмала в хлоропластах, в фотосинтезирующих клетках подроста ели, как и у сосны обыкновенной (Плюснина, Тужилкина, 2021), отмечены липидсодержащие накопления 2-х типов: крупные глобулы средней электронной плотности в толще цитоплазмы и осмифильные мелкие (липидные капли), преимущественно вдоль клеточной стенки. Последние имеют хорошо выраженную сезонную динамику. В конце периода вегетации их число резко возрастает, а к началу

вегетационного периода снижается. В летний период они практически отсутствуют. Число липидных капель в хвое на вырубке в осенний период накапливается в 1.7 раза больше, чем под пологом леса. Крупные липидные образования в толще цитоплазмы, напротив, в большом количестве накапливаются в летний период (табл. 5). Рост числа липидных капель в клетках мезофилла в конце периода вегетации отмечен также и для подроста сосны обыкновенной (Плюснина, Тужилкина, 2021). Описанные липидные накопления и их сезонная динамика – общее явление для хвойных пород бореальной зоны.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Вырубка леса – одна из форм антропогенного изменения растительного покрова, при которой наряду с резкой трансформацией состава и структуры ценоза происходит кардинальное изменение фитоклиматической обстановки (Горышина, 1989). Даже при проведении коридорных рубок обновления в ельнике черничном на пасечных участках

в период вегетации отмечены увеличение освещенности и температуры воздуха и снижение влажности воздуха (Торбик, Феклистов, 2009). Известно, что в первые два года после рубки происходит интенсивный отпад елового подроста на вырубках, связанный с резким изменением микроклимата и механическими повреждениями при лесозаготовке. Лучшую выживаемость на вырубках имеет подрост ели высотой 0.5–1.5 м, а также куртинный подрост более 1.5 м (Писаренко, 1977). Подробно изучена взаимосвязь между экологическими условиями и жизнеспособностью разных категорий подроста ели под пологом древостоев и на сплошных вырубках (Световой режим..., 1967). Показано, что усиленная транспирация хвои из-за высокой температуры воздуха и ветра на вырубке и слаборазвитая корневая система приводят к тому, что теневой (ненадежный) подрост страдает от засухи (Тихонов, Ковязин, 2019). Эти явления и процессы фотодеструкции в зимне-ранневесенний период приводят к пожелтению хвои и гибели ненадежного подроста. Из-за сильного ветра гибнет также крупный подрост ели (Osipov, Kuznetsov, 2023). В результате в первые годы после сплошнолесосечной рубки древостоя количество живого подроста ели может снижаться по сравнению с еловыми древостоями, соотношение категорий выжившего подроста меняется в пользу “здорового” (табл. 1). Снижение количества подроста ели отмечено также в первые годы после рубок сосняков (Osipov, Kuznetsov, 2023). Вследствие резкого изменения экологических условий на вырубке ельника в последующем происходит активизация естественного возобновления, через 15 лет после сплошнолесосечной рубки на исследуемом участке доля «здорового» подроста сохраняется на высоком уровне – 98% (табл. 1). Высокая доля

благонадежного подроста ели (около 90%) показана также для березово-елового молодняка послерубочного происхождения (Пристова, 2019).

Помимо изменений светового и температурного режимов, показано (Bobkova, Likhanova, 2012), что при сплошнолесосечной заготовке древесины в ельниках более 50% массы химических элементов, сконцентрированных в древостоях, остается на лесосеке и вовлекается в биологический круговорот последующим поколением возобновляющихся древесных растений.

Столь многогранное изменение условий произрастания после сплошнолесосечных рубок приводит к ответной реакции выжившего подроста ели, в том числе на морфологическом и ультраструктурном уровнях. Показано укрупнение побегов сохранившегося на вырубке здорового подроста: длина годичных побегов статистически значимо в 1.8–1.9, а площадь поперечного сечения хвои в 1.3 раза больше, чем под пологом леса ($p < 0.05$). Возрастание площади поперечного сечения хвои связано с увеличением размеров клеток и/или их числа в тканях, включая эпидерму, гиподерму и мезофилл. Повышение числа клеток в хвое на вырубке говорит о более активной деятельности меристем. Увеличение прироста до 2 раз показано ранее для здорового подроста ели на вырубке березняков в южной тайге (Судницина, 2006). В этой же работе выявлено увеличение линейной плотности хвои (масса 1 см сухой хвои) до 1.6 раза на вырубке по сравнению с древостоем. Установлено (Тужилкина, 2022), что фотосинтетическая способность хвои у подроста ели на вырубке в 1.5 раза выше, чем в ельнике, что способствует накоплению ассимилятов и использованию их в ростовых процессах. Автор также показала, что скорость темнового дыхания хвои

Таблица 5. Запасные включения в клетках мезофилла на продольном срезе однолетней хвои подроста ели

Параметры	Вариант	23 мая	3 июля	8 октября
Число липидных глобул на срез клетки	Ельник	0.3 ± 0.1	3.0 ± 0.4	1.3 ± 0.3
	Вырубка	0.2 ± 0.1	3.8 ± 0.7	3.1 ± 0.6
Площадь липидной глобулы, μm^2	Ельник	2.9 ± 0.4 $0.6...8.0$	5.4 ± 0.3 $1.9...10.6$	6.0 ± 0.9 $1.2...31.8$
	Вырубка	9.6 ± 1.5 $0.6...30.0$	15.3 ± 3.0 $3.8...56.7$	5.9 ± 0.8 $0.6...17.5$
Число липидных капель на срез клетки	Ельник	4.8 ± 0.9	1.4 ± 0.5	44.4 ± 4.8
	Вырубка	< 1	-	76.6 ± 7.7
Площадь липидной капли, μm^2	Ельник	1.2 ± 0.2	0.4 ± 0.1	0.14 ± 0.01
	Вырубка	1.2 ± 0.2	-	0.19 ± 0.03
Толщина клеточной оболочки, μm	Ельник	0.72 ± 0.01	0.72 ± 0.02	0.69 ± 0.01
	Вырубка	$0.61 \pm 0.01^*$	0.66 ± 0.03	0.68 ± 0.04

Примечание. В числителе приведено среднее значение \pm ошибки среднего, в знаменателе – минимальное и максимальное значения выборки. * – различия между вариантами в ельнике и на вырубке статистически значимы при $p < 0.05$.

подроста ели на вырубке ниже в 3.5 раза, чем под пологом леса, и при дыхании хвои подроста при благоприятных условиях среды на вырубке окисляется лишь 7.4% ассимилированного в процессе фотосинтеза углерода (Тужилкина, 2022). Близкое значение (7%) показано ранее для подроста сосны обыкновенной на вырубке (Плюснина, Тужилкина, 2021). При изучении интенсивности фотосинтеза подроста ели под пологом леса и на вырубке в ельнике черничном (Комиссаров, Штейнвольф, 1967) авторы приходят к выводу, что после рубки древостоя у подроста ели из покоящихся почек развивается типичная световая хвоя, приспособленная к сильному освещению и отличающаяся повышенной интенсивностью фотосинтеза. Судя по данным, полученным В. В. Тужилкиной (2022), эти признаки у хвои ели сохраняются и в последующие после рубки годы.

Согласно нашим данным, на 7-летней вырубке, по сравнению с ельником, под воздействием повышенной инсоляции гранальная система в хлоропластах формируется с большей долей гран с двумя тилакоидами не только в период физиологического покоя, но и во время вегетации. Как показали комплексные исследования фотосинтетического аппарата сосны обыкновенной (Bag *et al.*, 2020), перестройка тилакоидной системы в осенне-зимне-весенний период, так же как и у ели, характеризуется снижением числа гран на хлоропласт и сокращением числа тилакоидов в гране, формированием гран преимущественно с 2–3 тилакоидами (Bag *et al.*, 2020). Как указывают авторы, дестекинг тилакоидов приводит к активизации процессов, способствующих «устойчивому гашению» зимней/ранневесенней хвои и играющих ключевую роль в зимней акклиматизации и защите вечнозеленых хвойных растений в boreальных лесах (Bag *et al.*, 2020). Поскольку описанные авторами процессы направлены на сохранение фотосинтетического аппарата в условиях низких температур и высокой инсоляции в зимний и ранневесенний периоды, становится понятным, почему доля сдвоенных тилакоидов в хвое подроста ели так высока именно на вырубке (табл. 4), где подрост выходит из-под защиты древостоя и подвергается более интенсивному действию этих факторов, усугубленных ничем не сдерживаемыми ветрами. Ранее изучение ассимиляционного аппарата подроста сосны обыкновенной на вырубке также показало активную перестройку гранальной системы в хлоропластах с образованием сдвоенных тилакоидов в процессе подготовки к перезимовке (Плюснина, Тужилкина, 2021).

Как показали проведенные в то же время биохимические исследования (Тужилкина, 2022), несмотря на интенсивное формирование фотосинтетических мембран, в хвое ели под пологом леса

суммарное количество зеленых пигментов в летний и осенний периоды на 18–25, а желтых на 18–35% было ниже, чем на вырубке. Интересно, что и на вырубке, и под пологом леса максимальное накопление хлорофилла и каротиноидов отмечено осенью (Тужилкина, 2022), когда происходит деградация фотосинтетических мембран при подготовке растения к перезимовке (табл. 4). Это говорит об отсутствии у сформированной хвои прямой связи между числом фотосинтетических мембран и концентрацией пигментов в хвое.

В целом, согласно нашим исследованиям, на протяжении вегетации в однолетней хвое здорового подроста ели на вырубке характер изменений в ультраструктуре клеток мезофилла схож с таковым в клетках мезофилла подроста сосны на вырубке (Плюснина, Тужилкина, 2021): высокое содержание митохондрий и хлоропластов, а также крахмала в пластидах отмечено в начале, максимальная насыщенность фотосинтетическими мембранами пластид в середине, а накопление липидных капель в цитоплазме клеток мезофилла – в конце периода вегетации.

Таким образом, анализ собственных и имеющихся в литературе данных позволяет заключить, что у здорового подроста ели предварительной генерации на вырубке формируется ассимиляционный аппарат, который позволяет не только успешно функционировать в изменившихся фитоклиматических условиях, но и превосходить здоровый подрост ели под пологом леса по структурным параметрам.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН по теме «Средообразующая роль и продуктивность лесных и болотных экосистем Европейского Северо-Востока России» (номер государственной регистрации 125020501547-8).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны С. П. Швецову за помощь при работе с электронным микроскопом.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горышина Т.К.* Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 202 с.
- Государственный доклад «О состоянии окружающей среды Республики Коми в 2022 году»: Гос. доклад / Минприроды Республики Коми [и др.]. Под общ. ред. ГБУ РК «ТФИ РК». – Электронная версия. – Сыктывкар: Минприроды Республики Коми, 2023. 164 с.
- Долгая В.А., Бахмет О.Н.* Свойства лесных подстилок на ранних этапах естественного лесовозобновления после сплошных рубок в средней тайге Карелии // Лесоведение. 2021. № 1. С. 65–77.
DOI: 10.31857/S0024114821010022
- Комиссаров Д.А., Штейнвальф Л.П.* Интенсивность фотосинтеза подроста ели в разных экологических условиях / В кн.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука, 1967. С. 243–254.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / Отв. ред. К.С. Бобкова, Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Крышень А.М.* Раствительные сообщества вырубок Карелии. М.: Наука, 2006. 262 с.
- Леса Республики Коми / Под ред. Г.М. Козубова, А.И. Таскаева. М.: Дизайн. Информация. Картография, 1999. 332 с.
- Лиханова Н.В.* Влияние сплошнолесосечной рубки на круговорот азота и зольных элементов в ельниках средней тайги: Автореф. дис. канд. биол. наук. Сыктывкар: Ин-т биологии Коми науч. центра УрО РАН, 2015. 22 с.
- Львов П.Н., Ипатов Л.Ф., Плохов А.А.* Лесообразовательные процессы и их регулирование на Европейском Севере. М.: Лесная промышленность, 1980. 112 с.
- Орфанистский Ю.А., Орфанистская В.Г.* Почвенные условия таежных вырубок. М.: Лесная промышленность, 1971. 96 с.
- Паутов Ю.А., Ильчуков С.В.* Пространственная структура производных насаждений на сплошных концентрированных вырубках в Республике Коми // Лесоведение. 2001. №2. С. 27–32.
- Писаренко А.И.* Лесовосстановление. М.: Лесная промышленность, 1977. 250 с.
- Побединский А.В.* Изучение лесовосстановительных процессов. М.: Наука, 1966. 64 с.
- Плюснина С.Н., Тужилкина В.В.* Структурно-функциональная характеристика фотосинтетического аппарата подроста *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока России // Ботанический журнал. 2021. Т. 106. № 11. С. 1072–1084.
DOI:10.31857/s0006813621110077
- Пристова Т.А.* Динамика древесной растительности в лиственных насаждениях послерубочного происхождения (подзона средней тайги Республики Коми) // Принципы экологии. 2019. Т. 8. № 3. С. 3–14.
- Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука, 1967. 275 с.
- Судницина Т.Н.* Влияние рубок на морфоструктуру хвои, рост и азотное питание сохраненного подроста ели в березняках южной тайги // Лесоведение. 2006. № 4. С. 61–67.
- Тихонов А.С., Ковязин В.Ф.* Лесоводство: Учебник. СПб.: Лань, 2019, 480 с.
- Торбик Б.Н., Феклистов П.А.* Влияние обновительных рубок ухода на некоторые элементы микроклимата в ельниках черничных // Лесной вестник. 2009. № 1. С. 85–88.
- Тужилкина В.В.* Функциональная характеристика хвои подроста ели сибирской под пологом и на вырубке ельника черничного в подзоне средней тайги // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2022. № 6. С. 107–116.
DOI: 10.37482/0536-1036-2022-6
- Уланова Н.Г.* Основные тренды динамики биоразнообразия после природных и антропогенных “катастроф” в ельниках европейской части России // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. 2018. № 3. С. 317–335.
DOI: 10.26456/vtbio20
- Хелдт Г.-В.* Биохимия растений. М.: БИНОМ, 2011. 471 с.
- Bag P., Chukhutsina V., Zhang Z., Paul S., Ivanov A.G., Shutova T., Croce R., Holzwarth A.R., Jansson S.* Direct energy transfer from photosystem II to photosystem I confers winter sustainability in Scots Pine // Nature Communications. 2020. V. 11. P. 6388.
DOI:10.1038/s41467-020-20137-9
- Bobkova K.S., Likhanova N.V.* Removal of Carbon and Mineral Nutrients upon Clear Felling of Spruce Forests in the Middle Taiga // Contemporary Problems of Ecology. 2012. V. 5. № 7. P. 633–644.
DOI: 10.1134/S1995425512070037
- Dymov A.A., Startsev V.V., Gorbach N.M., Severgina D.A., Kutyavin I.N., Osipov A.F., Dubrovsky Yu.A.* Changes in soil and vegetation with different number of passes of wheeled forestry equipment (middle taiga, Komi Republic) // Eurasian Soil Science. 2022. V. 55. № 11. P. 1633–1646.
DOI:10.1134/S1064229316050021
- Ovsyannikov A. Y., Koteyeva N. K.* Seasonal movement of chloroplasts in mesophyll cells of two *Picea* species. Protoplasma. 2020. V. 257. № 1. P. 183–195.
DOI: 10.1007/s00709-019-01427-6
- Osipov A. F., Kuznetsov M. A.* Influence of clear-cutting on ground vegetation biomass and dwarf shrubs increment in the Scots pine forests of the European North-East // Cerne. 2023. V. 29. e-103107.
DOI: 10.1590/01047760202329013107.
- Steinmiller D., Tevini M.* Composition and function of plastoglobuli // Planta. 1985. V. 163. P. 201–207.

Influence of industrial felling on the structure of spruce undergrowth needles

S. N. Plyusnina[#], M. A. Kuznetsov

*Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural branch of the Russian Academy of Sciences,
Kommunisticheskaya str., 28, Syktyvkar, 167982 Russia
[#]e-mail: pljusnina@ib.komisc.ru*

Changes in the structure of spruce undergrowth needles (*Picea obovata* L.) after clearcutting were studied. The study was carried in the bilberry spruce forest and in a spruce forest clearing in the middle taiga of the European North-East of Russia. Annual vegetative shoots of spruce at the clearcut were statistically significantly superior to shoots under the forest canopy by 45–47% in length and by 44–53% in number of needles ($p < 0.05$). The loss of needles with age is more intensive under the forest canopy. The needle number of fifth year shoots is 1.5 times lower than that of shoots in the clearcut. The needles in the clearcut are 27, 13 and 15% larger in cross-sectional area, thickness and width, respectively ($p < 0.001$). It is associated with an increase in the number and/or size of cells of the needle tissues. The observed changes in the ultrastructure of mesophyll cells of annual needles during the growing season differed between plots. In the spruce forest the density of chloroplasts in cytoplasm increases from the beginning to the middle of the vegetation period, the number of mitochondria increases until fall. The maximum density of mesophyll cell organelles in the clearcut was observed in spring. The following are common for needles under the forest canopy and on the clearcut: gradual decrease of starch in green plastids from May to October, maximum number of granal thylakoids in chloroplasts in summer and accumulation of lipid droplets in the cytoplasm of mesophyll cells at the end of the vegetation period. Due to adaptation of the photosynthetic apparatus to increased insolation, chloroplasts in mesophyll cells at the clearcut are characterized by a greater proportion of twinned thylakoids throughout the growing season, compared to the spruce forest.

Keywords: Siberian spruce, needles, structure, undergrowth, clearcut