

13. OST 56-69-83. Ploshhadi probny`e lesoustroitel`ny`e. Metod zakladki [All-Union Standard 56-69-83. Sample plots forest management. Establishment method] : Otrasleyvoj standart [Substandard] : data vvedeniya [Effective date] 1984-01-01 / Central`noe byuro nauchno-texnicheskoj informacii Goslessoxa SSSR [Head office of scientific technical information of governmental Forestry Agency of USSR]. – Izdanie oficial`noe [Official publication]. – Moscow : 1983. – 60 p. (In Russ.).

14. Ob utverzhdenii Pravil sanitarnoj bezopasnosti v lesax [On approval of Regulations of sanitary Safety] : utverzhdeny` Postanovleniem Pravitel`stva RF [approved by the RF Government Decree] on December 9, 2020 No. 2047. (In Russ.). URL: https://www.consultant.ru/document/cons_doc_LAW_370645/0b3dfd4779a800d94c98bb0d44cd53e1dae94450/?ysclid=m3pjix3xsh627809010.

15. Sortimentny`e i tovarny`e tablicy dlya ravninny`x lesov Urala [Single-tree assortment and stand assortment tables for the Ural plain forests] : utverzhdeny` Prikazom Federal`noj sluzhby` lesnogo khozyajstva Rossii [approved by the Order of the Federal Forestry Service of Russia] on May 25, 2000 No. 83. (In Russ.). URL: <https://www.consultant.ru/cons/cgi/online.cgi?req=doc&base=EXP&n=605972&ysclid=m3pjssji8414355550#LqDIeU UgBQbjP2421>.

16. Nagimov Z.Ya., Shevelina I.V., Nagimov V.Z., Artem`eva I.N. Taksaciya lesnogo fonda [Estimation of total forest area]. Yekaterinburg, Ural State Forest Engineering University. 2023: 150. (In Russ.).

17. Bocharov M.K., Samojlovich G.G. Matematicheskie osnovy` deshifirovaniya ae`rosnimkov lesa. [Mathematical fundamentals of forest aerophoto interpretation]. Moscow, Forestry industry. 1964: 222. (In Russ.).

18. Sidel`nik N.Ya., Mashkovskij V.P., Sevruc P.V. Lesnaya biometriya [Forestal biometry]. Minsk, Belarusian State Technological University. 2021: 120. (In Belarus).

19. Pukinskaya M.Yu. Smena porod v nemoral`ny`x el`nikax Central`no-Lesnogo zapovednika. [Tree change in nemoral spruce forests of the Central forest reserve]. Povolzhskij e`kologicheskij zhurnal. [Povolzhskiy Journal of Ecology]. 2020; 4: 459-476. (In Russ.). DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-4-459-476>.

20. Thrippleton T., Lüscher F., Bugmann H. Climate change impacts across a large forest enterprise in the Northern Pre-Alps: dynamic forest modelling as a tool for decision support. European J. of Forest Research. 2020; 139: 483-498. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10342-020-01263-x>.

Сведения об авторах

✉ *Иванчина Людмила Александровна* – кандидат с.-х. наук, зав. лабораторией Устойчивого лесопользования Естественного научного института, доцент кафедры биогеоценологии и охраны природы ФГАОУ ВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет», ул. Букирева, 15, г. Пермь, 614068, Российская Федерация, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9476-8683>, e-mail: ivanchina.ludmila@yandex.ru.

Большаков Евгений Григорьевич – директор Пермского филиала ФГБУ «Рослесинфорг», ул. Маршрутная, 14Ж, г. Пермь, 614990, Российская Федерация, e-mail: b.e.g@mail.ru.

Information about the authors

✉ *Ludmila A. Ivanchina* – Cand. Sci. (Agric.), Head of the Laboratory of sustained yield forest Management of Natural Science Institute, Associate Professor of Department of Biogeocoenology and environment Conservancy, Perm State University, 15 Bukireva str., Perm, 614068, Russian Federation, ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9476-8683>, e-mail: ivanchina.ludmila@yandex.ru.

Evgeny G. Bolshakov – Director of Roslesinforг Federal State Budgetary Institution, Perm branch, 14Zh Marshrutnaya str., Perm, 614990, Russian Federation, e-mail: b.e.g@mail.ru.



Оценка поглощения углекислого газа у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) ювенильного возраста

Петр М. Евлаков, peter.evlakov@yandex.ru, <http://orcid.org/0000-0003-0138-2410>

Владлена С. Рыжкова, vladlena.r11@yandex.ru, <http://orcid.org/0009-0000-9727-3088>

Татьяна А. Гродецкая , tatyana.pokusina@yandex.ru, <http://orcid.org/0000-0002-5448-2792>

ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», ул. Тимирязева, 8, г. Воронеж, 394087, Российская Федерация

Изучение фотосинтетической активности древесных пород критически важно для понимания потенциала углеродной секвестрации карбоновых полигонов. Эти исследования помогают осмыслить вклад древесных пород в углеродный цикл экосистемы, а также могут помочь в разработке устойчивых стратегий увеличения высокопродуктивных лесных площадей и сохранения биоразнообразия. В статье оцениваются поглощение углекислого газа у ювенильной сосны (*Pinus sylvestris* L.) четырехлетнего возраста и физиологические параметры, влияющие на газообмен хвои в вегетационный период 2023 года. Объекты исследования включали растения сосны обыкновенной с открытой (ОКС) и закрытой (ЗКС) корневой системой, выращенные на экспериментальном калибровочном полигоне питомнического комплекса Воронежской области. Для оценки скорости поглощения углекислого газа хвоей, неотделенной от растения, была использована портативная газометрическая система CI-340 (США). На основании полученных данных было установлено, что сезонная динамика видимого фотосинтеза у сосен с различными корневыми системами имеет похожие тенденции. Скорость усвоения углекислоты достигает максимума в начале вегетации (май) и минимума в конце фазы интенсивного роста (вторая половина августа), совпадающей с периодом засухи. При этом растения с ОКС демонстрируют менее выраженные колебания фотосинтетической активности, что может указывать на их предварительную адаптацию к стрессовым условиям. Растения, выращенные в контейнерах с ЗКС, проявляют значительно более выраженную реакцию усвоения CO₂ на изменения в почвенно-климатических условиях.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, *Pinus sylvestris* L., интенсивность фотосинтеза, транспирация, закрытая корневая система, открытая корневая система, вегетационный период

Финансирование: Исследование проводилось в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации № 1023013000020-6-4.1.2 «Отбор хозяйственно ценных и устойчивых к изменению климата древесных культур, отличающихся высокой биологической продуктивностью и потенциалом секвестрации углерода с учетом региональных почвенно-климатическим особенностей для реализации лесоклиматических проектов (FZUR-2023-0002)».

Благодарности: авторы благодарят рецензентов за вклад в экспертную оценку статьи.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Евлаков, П. М. Оценка поглощения углекислого газа у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) ювенильного возраста / П. М. Евлаков, В. С. Рыжкова, Т. А. Гродецкая // Лесотехнический журнал. – 2024. – Т. 14. – № 4 (56). – С. 22–37. – Библиогр.: с. 35-37 (21 назв.). – DOI: <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2024.4/2>.

Поступила 11.09.2024. Пересмотрена 11.12.2024. Принята 12.12.2024. Опубликована онлайн 27.12.2024.

Assessment of carbon dioxide absorption in juvenile Scots pine (*Pinus sylvestris* L.)

Peter M. Evlakov ✉, peter.evlakov@yandex.ru,  <http://orcid.org/0000-0003-0138-2410>

Vladlena S. Ryzhkova ✉, vladlena.r11@yandex.ru,  <http://orcid.org/0009-0000-9727-3088>

Tatiana A. Grodetskaya, tatyana.pokusina@yandex.ru,  <http://orcid.org/0000-0002-5448-2792>

Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov, 8, Timiryazeva str., Voronezh, 394087, Russian Federation

Abstract

Studying the photosynthetic activity of tree species is critical for understanding carbon sequestration in carbon polygons. These studies help to understand the contribution of tree species to the ecosystem carbon cycle and can also help in developing sustainable strategies for increasing highly productive forest areas and preserving biodiversity. The article assesses the absorption of carbon dioxide by four-year-old juvenile pines (*Pinus sylvestris* L.) and physiological parameters affecting gas exchange in needles during the vegetation period of 2023. The objects of the study were pine plants grown in the open ground, and container plants grown on the experimental calibration plot of the nursery complex of the Voronezh region. To assess the rate of carbon dioxide absorption by needles not separated from the plant, a portable gasometric system CI-340 (USA) was used. Based on the data obtained, it was found that the seasonal dynamics of visible photosynthesis in pines with different root systems have similar trends. The rate of carbon dioxide absorption reaches a maximum at the beginning of the growing season (May), and a minimum at the end of the intensive growth phase (the second half of August), which coincides with the drought period. At the same time, plants grown in open ground demonstrate less pronounced fluctuations in photosynthetic activity, which may indicate their preliminary adaptation to stress conditions. Plants grown in containers demonstrate a significantly more pronounced reaction of CO₂ absorption to changes in soil and climatic conditions.

Keywords: *scots pine, Pinus sylvestris L., photosynthesis intensity, transpiration, container plants, open ground, growing season*

Funding: The study was conducted within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation No. 1023013000020-6-4.1.2 «Selection of economically valuable and climate-resistant tree crops with high biological productivity and carbon sequestration potential, taking into account regional soil and climatic features for the implementation of forest climate projects (FZUR-2023-0002)».

Acknowledgments: authors thank the reviewers for their contribution to reviewing the article.

Conflict of interest: authors declare no conflict of interest.

For citation: Evlakov P. M., Ryzhkova V. S., Grodatskaya T. A. (2024). Assessment of carbon dioxide absorption in juvenile Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) *Lesotekhnicheskii zhurnal* [Forestry Engineering journal], Vol. 14, No. 4 (56), pp. 22-37 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2024.4/2>.

Received 11.09.2024. **Revised** 11.12.2024. **Accepted** 12.12.2024. **Published online** 27.12.2024.

Введение

Изучение фотосинтетической активности древесных пород имеет ключевое значение в контексте современных экологических вызовов и изменения климата [1-3]. Одной из важнейших задач глобальной экологии является разработка эффективных методов для повышения углеродной секвестрации — поглощения углекислого газа из атмосферы и его последующего удержания в биомассе растений, что непосредственно связано с фотосинтетической активностью деревьев [4]. Древесные породы, являясь доминирующими компонентами лесных экосистем, играют центральную роль в глобальном углеродном цикле, выступая естественными резервуарами углекислого газа и защищая климатическую устойчивость регионов [4-8].

Актуальность исследования, направленного на выявление факторов, влияющих на интенсивность фотосинтеза у древесных пород, особенно хвойных, также обусловлена необходимостью более полного понимания их потенциала в экологически устойчивом управлении лесными ресурсами. В условиях усиливающихся климатических экстремумов, таких как засухи или избыточное увлажнение, имеются ограничения в знаниях о физиологических механизмах адаптации хвойных растений, таких как сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), к изменениям окружающей среды.

Сосна обыкновенная занимает значительные площади в лесных массивах Европы и Азии и является одним из ключевых видов для восстановления и сохранения лесов в условиях антропогенного и техногенного воздействия. Исследование фотосинтетической активности этой породы позволяет не только углубить знания о её потенциале секвестрации углекислого газа, но и выявить наиболее эффективные физиолого-биохимические механизмы её продуктивности в условиях изменения почвенно-климатических факторов.

Кроме того, разработка научно-обоснованных подходов к определению параметров, повышающих фотосинтетическую и биологическую продуктивность древесных пород, представляет значительный практический интерес для лесоводов и экологов. Это может способствовать созданию генетически улучшенных, устойчивых к стрессам пород,

что особенно важно для ослабленных и деградированных экосистем.

В рамках борьбы с изменением климата и обеспечения экологической устойчивости лесных экосистем проведение подобного рода исследований является чрезвычайно актуальной научной задачей, результаты которой могут быть использованы для разработки долгосрочных стратегии управления природными ресурсами, сохранения биоразнообразия и увеличения площади продуктивных лесных насаждений.

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) обладает относительно высокой фотосинтетической активностью и устойчивостью к различным условиям окружающей среды. Фотосинтетическая активность сосны обыкновенной зависит от нескольких физиологических параметров, таких как содержание хлорофилла, размер и количество листьев, толщина кутикулы и степень открытия устьиц. Кроме того, на фотосинтетическую активность влияют такие факторы, как влажность, температура, уровень освещенности и содержание углекислого газа в атмосфере.

Одним из ключевых параметров, определяющих фотосинтетическую активность, является содержание хлорофилла. Хлорофилл играет ключевую роль в процессе фотосинтеза, поглощая световую энергию и преобразуя ее в химическую энергию. Чем больше хлорофилла содержится в хвое сосны, тем выше ее фотосинтетическая активность [9-10].

Размер и количество хвои также играют важную роль. Более крупные и многочисленные хвойники обеспечивают большую поверхность для усвоения углекислоты, соответственно, большую фотосинтетическую активность. Однако, слишком большое количество хвои может привести к снижению фотосинтетической активности из-за конкуренции за свет и питательные вещества [11].

Исследования в этой области необходимы для более глубокого понимания роли древесных пород в углеродном цикле и экосистеме. Оценка фотосинтетической и биологической продуктивности может послужить основой для разработки экологически устойчивых стратегий по увеличению лесных площадей и содействию сохранению биоразнообразия региона.

Для получения генетически улучшенных высокоурожайных сортов необходимо определить соответствующие физиологические признаки, которые могут служить надежными показателями высокой продуктивности. Такой физиологический подход к изучению продуктивности необходим, так как вполне возможно эти признаки являются полигенными и не поддающимися влиянию только одного гена. После их выявления они могут использоваться как составная часть традиционной селекции деревьев и молекулярных программ при условии наличия молекулярных маркеров [13,14].

Целью нашего исследования являлась оценка поглощения углекислого газа у сосны обыкновенной (*P. sylvestris* L.) ювенильного возраста, а также определение физиологических параметров, влияющих на результирующий углекислотный газообмен хвои растений в течение вегетационного периода 2023 года. Такие исследования могут послужить основой для определения наиболее эффективных пород для лесных плантаций.

Материалы и методы

Объектами данного исследования выступали растения сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с открытой (ОКС) и закрытой (ЗКС) корневыми системами. Семенной материал был получен из шишек сосны обыкновенной, собранных в 2019 году, в результате популяционного отбора и предоставлен Воронежским лесным селекционно-семеноводческим центром (ВЛСЦ). Посадочный материал сосны с ЗКС выращивался в условиях специализированного питомнического комплекса Воронежской области (АО), доводясь до стандартного состояния. Растения сосны с ОКС были подготовлены на территории питомника учебно-опытного лесничества ВГЛТУ, а затем высажены на экспериментальном калибровочном полигоне. При пересадке деревьев с открытой корневой системой наблюдался стресс, что, вероятно, способствовало формированию их адаптивных особенностей на ранних этапах роста и развития.

Для оценки скорости поглощения двуокси углерода хвоей, остающейся на растении, была использована переносная газоанализирующая система CI-340 (CID Bioscience, США), обеспечивающая

возможность измерения различных фотосинтетических показателей в режиме реального времени. Данный прибор представляет собой современный инструмент для анализа процессов газообмена у растений. Его конструкция оснащена воздушным насосом с интегрированным датчиком массового расхода воздуха, а встроенный микропроцессор позволяет гибко настраивать скорость потока воздуха в соответствии с потребностями эксперимента.

Измерения параметров газообмена и транспирации проводились на хвое побегов второго года жизни, находящихся в условиях хорошей освещенности. В измерительную камеру помещали три пары хвоинок, располагая их так, чтобы они не перекрывали друг друга, как предписывается соответствующей методикой [16] (рис. 1).

Повторность анализа для каждой точки была 3-5 кратной. Расчет нетто фотосинтеза прибором осуществляли при помощи встроенного программного обеспечения по следующей формуле (1):

$$Pn = -W \times (C_0 - C_i) = -2005.39 \times \frac{V \times P}{T_a \times A} \times (C_0 - C_i) \quad (1)$$

где Pn – скорость наблюдаемого фотосинтеза для открытых систем ($\text{мкмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$);

W – массовый расход на площадь листа ($\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$) для открытых систем;

$C_0 (C_i)$ – концентрация CO_2 на выходе (входе) в газоанализатор (мл м^{-3} или мкмоль моль^{-1});

V – скорость потока газа через кювету (л мин^{-1});

P – атмосферное давление (бар);

T_a – температура воздуха (К);

A – площадь листа (см^2).

Прибор CI-340 обладает функцией автоматического сохранения собранных данных, что значительно упрощает их обработку и анализ. Объем встроенной памяти устройства составляет 4 МБ, что позволяет сохранять значительное количество записей во время экспериментов. Передача файлов с прибора на персональный компьютер осуществляется с помощью специализированного программного обеспечения CI340, разработанного компанией CID Bioscience (США). Это ПО обеспечивает удобный интерфейс для управления данными и проведения их базового анализа.



Рисунок 1. Измерение параметров газообмена и транспирации сосны с помощью инфракрасного газового анализатора CI-340

Figure 1. Measurement of gas exchange and transpiration parameters of pine using the CI-340 infrared gas analyzer

Источник: собственная композиция авторов
Source: author's composition

В рамках исследования также использовались данные, предоставленные ближайшей метеорологической станцией, расположенной в городе Воронеж. Были проанализированы показатели средней температуры воздуха, а также данные по суммарному количеству осадков. Метеорологическая информация включала среднемноголетние значения, рассчитанные за последние 10 лет, а также данные, собранные за вегетационный период 2023 года — с марта по ноябрь. Эта информация позволила учесть климатические факторы и их возможное влияние на фотосинтетическую активность растений.

Для обработки полученных данных и проведения их статистической интерпретации использовалось программное обеспечение Statistica версии 12.6 («StatSoft, Inc.», США). Этот мощный аналитический инструмент обеспечил проведение сложной статистической оценки, включая сравнение параметров, выявление корреляций и построение графических интерпретаций результатов. Такой подход позволил получить наиболее точные и обоснованные выводы.

Результаты и обсуждение

Вегетационный период 2023 года отличался весьма контрастными климатическими условиями, что было выражено чередованием интенсивных дождей и продолжительных периодов засухи. Летний сезон был особенно примечателен, так как общее количество атмосферных осадков за этот период составило 282 мм, что оказалось на 133 мм выше среднелетнего уровня. Такой избыток влаги создавал благоприятные условия для роста и развития растений. Однако в сентябре 2023 года произошло резкое изменение погодных условий: количество осадков составило всего лишь 1,1 мм. Это очевидно свидетельствовало о наступлении засухи, вызвавшей стресс у растительных организмов и изменившей водный баланс экосистемы.

Температурные параметры в течение вегетационного периода 2023 года также демонстрировали аномалии. Среднемесячные температуры воздуха в мае, июне, июле и августе оказались ниже климатической нормы на 0,6–3,6 °С, что могло повлиять на темпы вегетативного роста растений и замедлить процессы метаболизма. Однако в сентябре ситуация изменилась: средняя температура воздуха превысила многолетние значения на 1,5 °С, что опять-таки существенно повлияло на биологические процессы.

Для детальной оценки климатических условий в 2023 году был рассчитан гидротермический коэффициент (ГТК) увлажнения Селянинова. Этот показатель является важным индикатором, который помогает определить уровень влагообеспеченности территории или ее подверженность влагонедостаточности. Расчет значений ГТК осуществлялся по стандартной формуле:

$$K = R \times 10 / \sum t,$$

где R — это сумма атмосферных осадков (в мм) за период с температурами выше +10 °С, а $\sum t$ — это сумма температур (в °С) за тот же временной промежуток.

Полученные значения ГТК за 2023 год представлены в табл. 1 и дают возможность оценить баланс между температурным режимом и количеством выпавших осадков. Эти данные имеют важное значение для анализа состояния растительности и выявления влияния засух или избыточности влаги на экосистему. Учет подобных климатических особенностей позволяет лучше понимать адаптационные возможности различных видов растений и прогнозировать их развитие в аналогичных условиях.

Таблица 1

Краткая характеристика климатических условий по месяцам за 2023 год

Table 1

Brief description of climatic conditions by month for 2023

Месяц Month	Среднемесячная температура воздуха, °С Average monthly air temperature, °С	Многолетняя температура за последние 10 лет, °С Long-term temperature over the last 10 years, °С	Гидротермический Коэффициент (ГТК) Hydrothermal coefficient (HTC)	Оценка по ГТК Assessment by HTC
Январь January	-5,6	-5,4	—	—
Февраль February	-3,8	-3,6	—	—
Март March	6	11	8,41	избыточная влажная excess moisture
Апрель April	3,7	0,7	2,51	избыточная влажная excess moisture
Май May	9,9	9,4	0,55	очень засушливая very arid

Окончание табл. 1

Июнь June	14,8	17,1	2,08	избыточная влажная excess moisture
Июль July	17,5	21,1	1,88	избыточная влажная excess moisture
Август August	20,5	22,8	0,72	засушливая arid
Сентябрь September	21,6	22,2	0,02	сухая dry
Октябрь October	16,1	14,6	5,08	избыточная влажная excess moisture
Ноябрь November	7,8	7,1	—	—
Декабрь December	—	-2,5	—	—

Источник: данные метеостанции г. Воронеж, собственные вычисления авторов

Source: data from the Voronezh meteorological station, authors' own calculations

Избыток и недостаток влаги представляют собой две крайности, которые могут оказывать критическое воздействие на жизнедеятельность большинства растений, включая древесные породы. Переувлажнение почвы приводит к нарушению ее аэрации, так как избыточное содержание воды вытесняет кислород из почвенных пор. Это, в свою очередь, негативно влияет на активность почвенной микрофлоры и фауны, включая полезных микроорганизмов, отвечающих за преобразование органического вещества и доступность питательных элементов для корней растений. В условиях нехватки кислорода корневая система теряет способность полноценно функционировать, замедляются процессы обмена веществ, что ослабляет растения и снижает их устойчивость к стрессам и болезням.

С другой стороны, дефицит влаги проявляется не менее разрушительно. Постоянная нехватка воды вызывает увядание растений, так как нарушается транспирация и доставка питательных веществ из почвы. Если засушливый период затягивается, это зачастую приводит к полной утрате тургора клеток, гибели тканей и, в конечном итоге, к отмиранию растений. Для древесных пород этот процесс особенно неблагоприятен, так как период их восстановления может быть долгим и не всегда успешным.

Тем не менее, несмотря на контрастные погодные условия вегетационного периода 2023 года, в целом почвенно-климатическая обстановка оказалась достаточно благоприятной для роста и развития экспериментальных древесных пород, участвующих в исследовании. Наблюдаемые параметры температуры и осадков, хотя и имели отклонения от средне-многолетних норм, не достигали критически экстремальных значений, которые могли бы ощутимо затормозить развитие деревьев. Периоды обильных осадков обеспечивали достаточный уровень влаги для насыщения корнеобитаемого слоя почвы без заметного переувлажнения, а засушливые эпизоды, хотя и вызывали некоторый стресс, не стали фатальными для испытываемых растений.

Таким образом, 2023 год можно рассматривать как относительно благоприятный для произрастания и адаптации древесных пород в рамках проводимого эксперимента. Умеренные климатические стрессы, вызванные колебаниями уровня влаги, могли сыграть даже положительную роль, стимулируя формирование адаптивных защитных механизмов у растений, что важно для их дальнейшего успешного развития. На рис. 2 представлены изменения сезонной динамики интенсивности фотосинтеза сосны обыкновенной с ЗКС и ОКС.

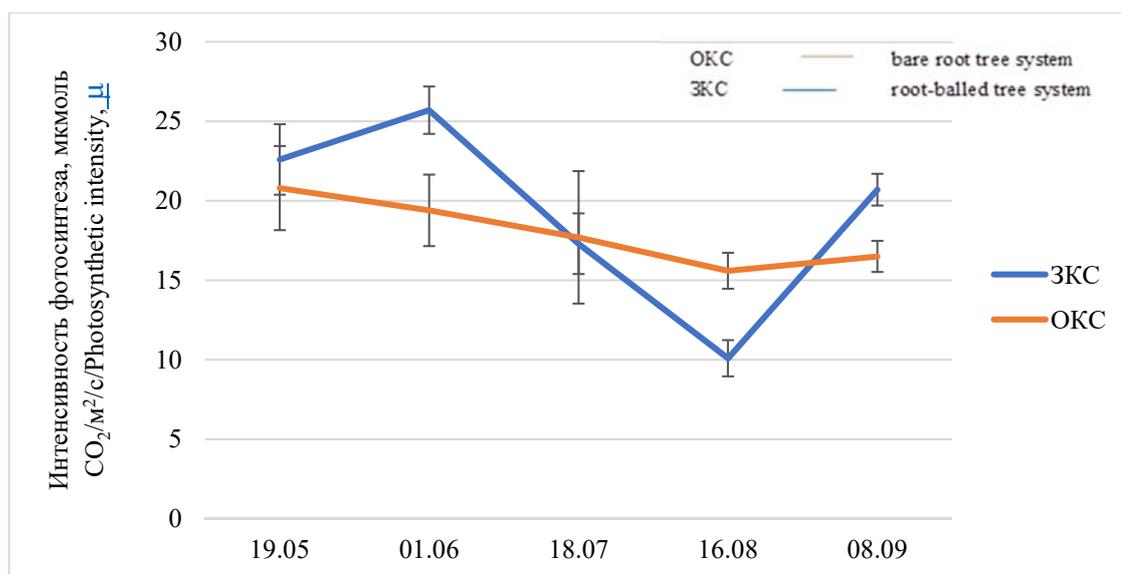


Рисунок 2. Сезонная динамика интенсивности фотосинтеза сосны обыкновенной с ЗКС и ОКС (май – сентябрь 2023 г.)

Figure 2. Seasonal dynamics of photosynthesis intensity container Scots pine plants and Scots pine plants grown in the open ground (May – September 2023)

Источник: собственные экспериментальные данные

Source: own experimental data

Наибольшее значение интенсивности фотосинтеза у растений сосны обыкновенной с ЗКС за рассматриваемый период с мая по сентябрь 2023 года было зафиксировано в начале июня и составило 25,7 мкмоль/м²/с. Вероятно, это связано с тем, что перед этим в мае выпало незначительное количество осадков, и в регионе установились засушливые условия (ГТК в мае составлял 0,55).

В июне, благодаря наступлению более благоприятных условий почвенного увлажнения, наблюдалось значительное увеличение запаса доступной влаги в верхнем 50-сантиметровом слое почвы, составлявшее 109 мм. Это улучшение водного режима почвы создало благоприятные предпосылки для активизации процессов физиологической активности у растений. В частности, физиологический показатель интенсивности фотосинтеза продемонстрировал заметное увеличение, возросши в 1,1 раза по сравнению с предыдущими периодами. Это свидетельствует о том, что достаточное увлажнение почвы играет ключевую роль в активации процесса фотосинтетической продукции, так как вода является важнейшим компонентом биохимических реакций, на которых базируется фотосинтез.

Что касается сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с открытой корневой системой (ОКС), то у этих растений в мае был зафиксирован максимум интенсивности фотосинтеза, который составил 20,8 мкмоль/м²/с. Этот весенний пик фотосинтетической активности связан, с одной стороны, с благоприятными климатическими условиями, характерными для начала вегетационного периода (умеренные температуры, достаточная освещенность), а с другой – с физиологическими особенностями хвойных пород. На весенний максимум интенсивности фотосинтеза у растений хвойных пород указывали и другие авторы. В частности, Г.Г. Суворова [21] в своих исследованиях сезонной динамики фотосинтетической активности хвойных древесных культур Иркутской области также отмечала аналогичное явление. Важно подчеркнуть, что весенний максимум ИФ (интенсивности фотосинтеза) у сосны обыкновенной является закономерным процессом, обусловленным не только внешними факторами (например, температурным и световым режимом), но и внутренними механизмами физиологической регуляции. После выхода из состояния зимнего покоя деревья активно используют весенние ресурсы – такие как

накопленные за предыдущий год питательные вещества и комфортный уровень почвенного увлажнения – для восстановления и запуска активных процессов роста и метаболизма. Это позволяет им эффективно распределять ресурсы и увеличивать биомассу, а также готовиться к более жарким и засушливым летним условиям.

Таким образом, задокументированный эффект благоприятного почвенного увлажнения и его влияние на фотосинтетический процесс у сосны обыкновенной с ОКС подтверждает ключевую роль влаги в адаптационных процессах растений. Эти

данные подчеркивают значимость комплексного подхода в изучении сезонной и экологической физиологии древесных видов и их способности отвечать на изменения условий окружающей среды.

Также на появление высоких показателей интенсивности фотосинтеза у растений сосны обыкновенной с ЗКС и ОКС могли повлиять высокие значения интенсивности освещения в мае и июне (табл. 2), поскольку для древесных растений освещенность – один из важных экологических факторов, влияющих на структуру и функциональную активность ассимиляционного аппарата [17, 18].

Таблица 2

Количественные результаты физиологических параметров сосны обыкновенной с ЗКС и ОКС в течение вегетации 2023 г.

Table 2

Quantitative results of physiological indicators of container Scots pine plants and Scots pine plants grown in the open ground during the vegetation period of 2023

Дата Date	Сосна обыкновенная Scots pine	Интенсивность освещения (PAR), мкмоль/м ² /с Illumination intensity (PAR), μmol/m ² /s	Температура листа (Tleaf), C Leaf temperature (Tleaf), C	Устьичная проводимость (C), ммоль/м ² /с Stomatal conductance (C), mmol/m ² /s	Эффективность использования воды (ЭИВ) Water Use Efficiency (WUE)
19.05	ЗКС containers	1456±15	29,6±0,72	308±21	3,6
	ОКС open ground	1125±287	28,4±0,72	369±26	3,3
01.06	ЗКС containers	1783±7	29,4±0,16	419±4	3,4
	ОКС open ground	1091±467	28,9±0,84	341±30	3,2
18.07	ЗКС containers	1134±72	29,1±1,05	392±12	3,0
	ОКС open ground	1005±300	31,6±1,06	278±22	3,2
16.08	ЗКС containers	1114±12	24,3±0,33	389±74	9,0
	ОКС open ground	1351±444	30,1±2,68	322±29	2,8
8.09	ЗКС containers	558±73	19,8±0,70	426±46	6,6
	ОКС open ground	544±102	19,7±0,15	356±28	6,1

Источник: собственные экспериментальные данные | Source: own experimental data

Постепенное уменьшение интенсивности фотосинтеза у растений сосны обыкновенной с ЗКС и

ОКС в июле 2023 года в 1,4 раза и в 1,1 раза соответственно предположительно связано с увеличением

температуры воздуха. Средняя температура воздуха в июне составляла 14,8 °С, в июле – 17,5 °С. Температура листа, находящегося в листовой камере, достигала 28-29 °С, особенно она возрастала в июле у растений сосны с ОКС (31 °С). Воздействие высоких температур на фотосинтетическую активность происходит через увеличивающийся градиент паров воды, существующий между атмосферой и внутренними структурами хвои. Это приводит к снижению устьичной проводимости, что, в свою очередь, ограничивает поступление CO₂ в хлоропласты. В июле устьичная проводимость у растений сосны обыкновенной с ЗКС уменьшилась в 1,1 раза и составляла 392 ммоль/м²/с, у растений с ОКС – в 1,2 раза – 278 ммоль/м²/с (табл. 2). Одновременно с этим повышенная температура оказывает негативное влияние на истинный фотосинтез и мезофильную проводимость, провоцируя одновременное увеличение дыхательной активности растений. В результате таких физиологических изменений происходит снижение общей эффективности фотосинтетических процессов, что может привести к угнетению роста и развитию растений в условиях термического стресса [19].

Наименьшие значения интенсивности фотосинтеза сосны обыкновенной с ЗКС и ОКС равны 10,07 мкмоль/м²/с и 15,61 мкмоль/м²/с соответственно в августе 2023 года объясняются высокими температурами, уменьшением количества осадков и наступлением засухи (ГТК в августе составлял 0,72). Водный стресс является основным фактором, лимитирующим сезонный ход фотосинтеза. Обусловленный дефицитом влаги, проистекающим из ограниченного поступления воды через корневую систему, водный стресс оказывает значительное влияние на функционирование устьичного аппарата. Это воздействие осуществляется как напрямую, через сигналы абсцизовой кислоты, выделяемой корнями, так и опосредованно, через изменения водного потенциала ксилемы. Подобные изменения инициируют физиологические реакции, приводящие к частичному закрытию устьиц, что, в свою очередь, снижает транспирацию и ограничивает потоки углекислого газа, необходимого для фотосинтеза.

В начале сентября интенсивность фотосинтеза у растений сосны обыкновенной с ЗКС составляла 20,7 мкмоль/м²/с, что в 2 раза больше, чем в

предыдущем месяце, а у растений с ОКС – 16,5 мкмоль/м²/с. Устьичная проводимость у растений с ЗКС и ОКС так же увеличилась и была равна 426 ммоль/м²/с и 356 ммоль/м²/с соответственно. Вероятно, это связано с выпадением осадков во второй половине августа после продолжительной засухи и, как следствие, увеличением устьичной проводимости и интенсивности транспирации.

Результаты наших исследований показали, что наибольшие значения интенсивности фотосинтеза у растений сосны обыкновенной с ЗКС отмечаются в начале вегетационного периода – в июне, а наименьшие значения во второй половине вегетации – в августе. Наибольшие значения интенсивности фотосинтеза сосны обыкновенной с ОКС наблюдаются так же в начале вегетации, но в мае. В течение всего рассматриваемого периода данный параметр изменяется незначительно, что, по-видимому, может быть связано с повышенной адаптивной способностью этих растений в ювенильном возрасте, и как следствие, высокой фотосинтетической активностью хвои.

Существуют исследования фотосинтетической и транспирационной активности растений в условиях оптимальной почвенной влажности, которые показывают, что различия в их дневном ходе обусловлены особенностями зависимости каждого процесса от внешних факторов. В частности, фотосинтез демонстрирует большую стабильность по сравнению с транспирацией. В условиях оптимума фотосинтетическая активность остается в основном зависимой от мезофильной проводимости, которая, в свою очередь, практически не подвержена влиянию других внешних факторов, кроме световой радиации. Напротив, транспирация зависит от разности водяных паров между внутренней средой растения и окружающей атмосферой.

Экспериментально установлено, что мезофильная проводимость сосны обыкновенной играет регуляторную роль в фотосинтетических процессах лишь при минимальных изменениях внешних условий в течение дня. В то же время, на протяжении вегетационного периода, особенно при наличии нехватки влаги, ведущую роль в управлении фотосинтетической скоростью исполняет устьичная прово-

димность. Таким образом, взаимодействие этих факторов становится решающим для обеспечения жизнедеятельности растений в условиях изменяющейся окружающей среды.

На рис. 3 представлены изменения сезонной динамики интенсивности транспирации сосны обыкновенной с ЗКС и ОКС.

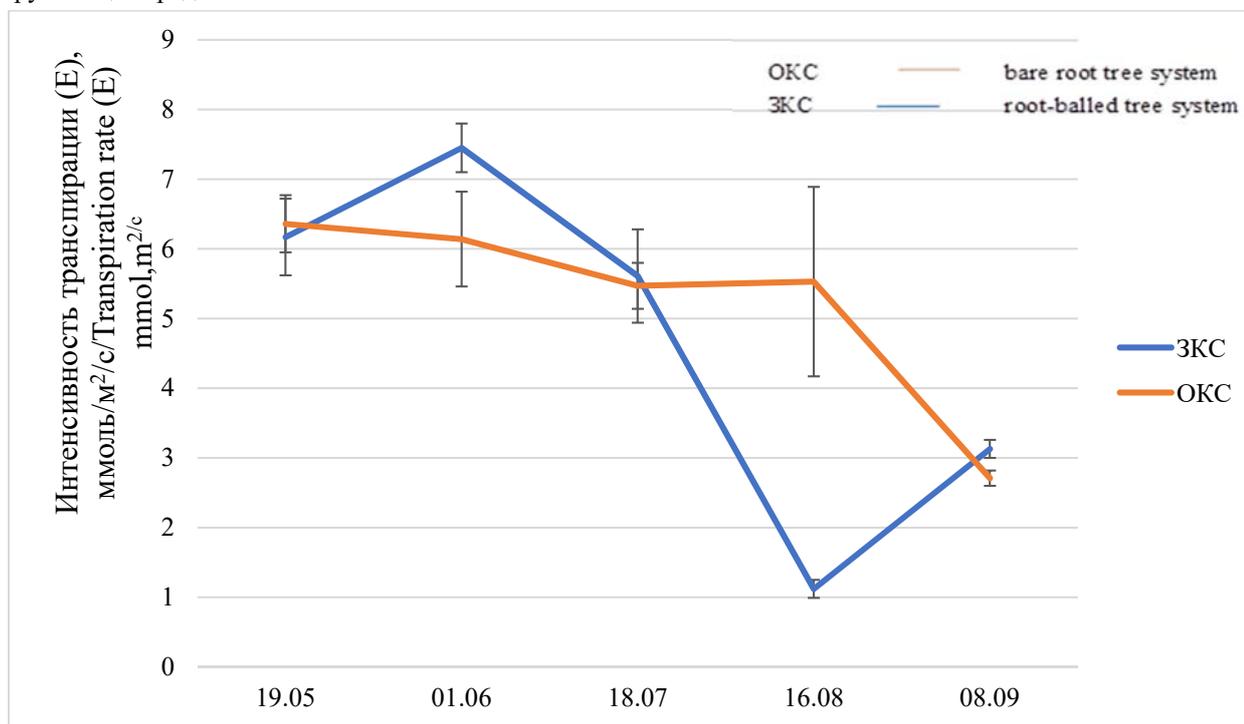


Рисунок 3. Сезонная динамика интенсивности транспирации сосны обыкновенной с ЗКС и ОКС (май – сентябрь 2023 г.)

Figure 3. Seasonal dynamics of transpiration intensity container Scots pine plants and Scots pine plants grown in the open ground (May – September 2023)

Источник: собственные экспериментальные данные
Source: own experimental data

Наибольшее значение интенсивности транспирации у растений сосны обыкновенной с ЗКС за вегетационный период с мая по сентябрь 2023 года было зафиксировано в начале июня и составило 7,45 ммоль/м²/с. Самое высокое значение интенсивности транспирации у растений с ОКС отмечали в мае, оно составило 6,36 ммоль/м²/с. Предположительно, такие значения тоже могут быть связаны с повышением температуры и увеличением интенсивности освещённости в начале вегетации. Уровень освещённости является ключевым фактором, инициирующим процесс открытия устьиц. Свет оказывает влияние на устьица как прямым образом, так и через формирование градиента концентрации CO₂, который возникает между подустыичными поло-

стями и атмосферой в ходе фотосинтетических реакций. Температурные условия окружающей среды также играют значительную роль в регулировании степени открытости устьиц, причем это влияние осуществляется как напрямую, так и косвенно. При изменении температуры происходит модификация условий испарительных процессов и метаболизма CO₂, что влияет на поведение устьиц. Например, в условиях супероптимальных температур, устьица могут открываться значительно шире даже при отсутствии светового потока.

Можно также предположить, что растения сосны обыкновенной с ЗКС оказались более чувствительны к уровню влажности в почве. Как уже отмечалось ранее, в начале вегетационного пери-

ода засушливые условия сменились более благоприятными дождливыми, что увеличило содержание воды в почве, и, следовательно, повлияло на процессы транспирации.

С июня по июль у растений сосны обыкновенной с ЗКС и ОКС наблюдали постепенное снижение интенсивности транспирации в 1,3 и в 1,1 раза соответственно. Подобные изменения могут быть связаны с воздействием высоких температур в середине лета, обуславливающих низкую устьичной проводимости, которая понижает парциальное давление CO_2 внутри листа, приводя к увеличению фотодоыхания.

В августе у растений сосны обыкновенной с ЗКС отмечали наименьшие значения интенсивности транспирации – $1,12 \text{ ммоль/м}^2/\text{с}$. Эффективность использования воды (ЭИВ) при этом была равна 9. Полученные данные подтверждают то, что растения в ответ на изменение внешних условий, продолжают поддерживать стабильный уровень водного резерва внутри тканей, поскольку это критически важно для процессов ассимиляции углерода. Эта способность к регуляции внутренней гидратации позволяет им эффективно управлять метаболическими процессами, обеспечивая необходимую среду для фотосинтетических реакций.

Самое низкое значение интенсивности транспирации у сосны обыкновенной с ОКС – $2,71 \text{ ммоль/м}^2/\text{с}$ было зафиксировано в сентябре, когда засуха уже заметно усилилась (ГТК в сентябре соответствовал 0,02), эффективность использования воды при этом была самой высокой за рассматриваемый период – 6,1.

Физиологическое регулирование водного потенциала и транспирационной активности растений происходит за счёт осмотического потенциала, а также проводимости устьиц и мезофилла хвои. Осмотическая регуляция, которая проявляется в снижении осмотического потенциала за счет накопления солей в клетках в условиях водного дефицита, представляет собой универсальную реакцию как для травянистых, так и для древесных видов на засуху. Тем не менее, существуют исследования, результаты которых свидетельствуют о том, что уменьшение скорости транспирации как ответ на водный стресс оказывается более значительным адаптивным механизмом, чем осмотическая регуляция [20].

Исходя из полученных результатов, можно сделать вывод о том, что в то время как параметр интенсивности транспирации у растений сосны обыкновенной с ЗКС и ОКС уменьшался, параметр эффективности использования воды возрастал. Согласно литературным данным, это явление связано с изменением устьичной проводимости растений – при её уменьшении не только сокращаются потери воды, но и увеличивается её использование. Однако результаты наших исследований свидетельствуют о незначительном изменении проводимости устьиц (табл. 2), что требует дальнейшего изучения данного механизма.

В табл. 2 представлены количественные показатели основных параметров, влияющих на результирующий углекислотный газообмен хвои сосны обыкновенной в течение вегетационного периода 2023 года.

Все растения могут эффективно функционировать при изменении интенсивности света в диапазоне около трех порядков. Обычно листья поглощают 80–85 % падающего света в фотосинтетически активной области спектра. Хлорофиллы имеют два максимума поглощения света – в синей (430–460 нм) и красной (650–700 нм) областях спектра, каротиноиды играют роль вспомогательных светособирающих пигментов в той части солнечного спектра (450–570 нм), где слабо поглощает хлорофилл [9].

Параметры световой зависимости фотосинтеза достаточно подвижны в течение дня, сезона, года, что отражает высокую динамичность процесса в целом. В то же время они могут быть видоспецифичными, так как показывают адаптацию вида к определенным световым условиям произрастания.

В табл. 2 показано, что самому высокому значению интенсивности освещения сосны обыкновенной с ЗКС равному $1783 \text{ мкмоль/м}^2/\text{с}$ в рассматриваемый период соответствует самое высокое значение интенсивности фотосинтеза. В то же время самому высокому значению интенсивности освещения сосны обыкновенной с ОКС, которое составляло $1351 \text{ мкмоль/м}^2/\text{с}$ соответствует самое низкое значение интенсивности фотосинтеза. Имеющиеся данные дают возможность предположить существование тенденции к световому насыщению фотосинтеза

у сосны обыкновенной с ОКС, а также влияние таких факторов, как индивидуальные характеристики дерева, условия адаптации и дальнейшего роста.

Значение температуры хвои у растений сосны обыкновенной с ЗКС в первой половине вегетационного периода (май-июль 2023 года) практически не изменялось и составляло приблизительно 29°C. В августе температура хвои уменьшилась на 4,8 °C и в сентябре достигла минимального значения – 19,8 °C.

У растений сосны обыкновенной с ОКС значение температуры хвои постепенно возрастало с момента начала вегетации и в июле увеличилось до 31,6°C. Затем в августе данный параметр уменьшился на 1,5 °C и в сентябре достиг значения 19,7 °C.

Заключение

1. Вегетационный период характеризовался резкими контрастами в уровнях влажности и температурного режима, что оказало значительное влияние на рост и развитие растительности. Обильные осадки в летние месяцы (282 мм) создали комфортные условия для развития растений, в то время как минимальное количество осадков в сентябре (1,1 мм) привело к стрессовому состоянию экосистемы. Расчеты гидротермического коэффициента (ГТК) подтвердили чередование избыточной увлажненности и засушливых периодов, что обозначает необходимость адаптации растений к экстремальным климатическим условиям.

2. Аномально низкие температуры воздуха в мае-августе (-0,6 до -3,6 °C ниже многолетней нормы) замедлили метаболизм растений, что повлияло на их вегетативный рост. Напротив, повышение температуры в сентябре (+1,5 °C выше нормы), наложившееся на недостаток влаги, усилило засушливый эффект, что могло вызвать снижение водного потенциала растений и транспирационной активности.

3. Данные ГТК четко отразили уровень влагообеспеченности почвы на различных этапах вегетационного периода. Показатели избыточного увлажнения наблюдались в марте (ГТК = 8,41) и апреле (ГТК = 2,51), что способствовало восстановлению весеннего потенциала почвы. Однако, начиная с мая (ГТК = 0,55), периоды влажности сменялись на засушливые. В сентябре ГТК упал до критического

уровня (ГТК = 0,02), что подтверждает воздействие экстремальных погодных условий.

4. Противоречивые климатические условия способствовали демонстрации адаптационных механизмов растений, таких как снижение интенсивности транспирации в засушливые периоды и поддержание водного резерва в тканях. Например, у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с закрытой корневой системой (ЗКС) в августе наблюдалась минимальная интенсивность транспирации (1,12 ммоль/м²/с), что сопровождалось увеличением эффективности использования воды (ЭИВ = 9), свидетельствующим о физиологической адаптации к водному дефициту.

5. Интенсивность фотосинтеза растений прямо коррелировала с условиями освещенности и увлажнения. Например, максимальная интенсивность фотосинтеза у сосны обыкновенной с ЗКС наблюдалась при освещении 1783 мкмоль/м²/с. Одновременно световая насыщенность была ограничена у сосны с открытой корневой системой (ОКС), где даже при освещении 1351 мкмоль/м²/с фотосинтез оставался низким, что могло быть связано с физиологическими ограничениями, вызванными засухой.

6. Значение устьичной проводимости у растений сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) ювенильного возраста имеет ключевое значение в регуляции процессов фотосинтеза. Устьичная проводимость не только прямо коррелирует с интенсивностью фотосинтетической активности, но и играет фундаментальную роль в поддержании баланса между процессами газообмена и транспирации. Она обеспечивает оптимальный уровень притока углекислого газа (CO₂), который является основным субстратом для реакции фотосинтеза, и одновременно минимизирует потери воды через устьица, что особенно важно в условиях засушливого климата или недостатка влаги в почве.

Таким образом, полученные результаты подтвердили, что растения сосны обыкновенной демонстрируют высокий уровень адаптационных способностей к изменяющимся климатическим условиям. Выявленные закономерности, такие как снижение транспирации и повышение ЭИВ, указывают на эф-

фektivность физиологических механизмов растений в условиях водного дефицита. Эти данные могут быть использованы для совершенствования методов

лесохозяйственной практики и управления природными экосистемами, особенно при прогнозировании изменений климата.

Список литературы

1. Bussotti F., Gerosa G., Digrado A., Pollastrini M. Selection of chlorophyll fluorescence parameters as indicators of photosynthetic efficiency in large scale plant ecological studies. *Ecological Indicators*. 2020; 108: 105686, ISSN 1470-160X. <https://doi.org/1.1016/j.ecolind.2019.105686>.
2. Luan G., Zhang Sh., Lu X., Engineering cyanobacteria chassis cells toward more efficient photosynthesis, *Current Opinion in Biotechnology*. 2020; 62: 1-6, <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2019.07.004>.
3. Sembada A.A, Faizal A. Sulistyawati E. Photosynthesis efficiency as key factor in decision-making for forest design and redesign: A systematic literature review. *Ecological Frontiers*. 2024; 44:1128-1139. <https://doi.org/10.1016/j.ecofro.2024.07.008>.
4. Perera-Castro A.V., Flexas J. The ratio of electron transport to assimilation (ETR/AN): underutilized but essential for assessing both equipment's proper performance and plant status. *Planta*. 2023; 257(2): p. 29, 10.1007/s00425-022-04063-2.
5. Li T, Wu X-C, Wu Y, Li M-Y. Forest Carbon Density Estimation Using Tree Species Diversity and Stand Spatial Structure Indices. *Forests*. 2023; 14(6):1105. <https://doi.org/10.3390/f14061105>.
6. Wang, X.; Feng, Z.; Ouyang, Z. Vegetation carbon storage and density of forest ecosystems in China. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao* 2001, 12, 13–16 [Google Scholar].
7. Joshi, V.C.; Negi, V.S.; Bisht, D.; Sundriyal, R.; Arya, D. Tree biomass and carbon stock assessment of subtropical and temperate forests in the Central Himalaya, India. *Trees For. People* 2021, 6, 100147. [Google Scholar].
8. Ali, A.; Ashraf, M.I.; Gulzar, S.; Akmal, M. Estimation of forest carbon stocks in temperate and subtropical mountain systems of Pakistan: Implications for REDD+ and climate change mitigation. *Environ. Monit. Assess.* 2020, 192, 198.
9. Rabinowitch E. I., Govindjee G. The Role of Chlorophyll in Photosynthesis. *Scientific American* 213 (1): 74-83. DOI: 10.1038/scientificamerican0765-74.
10. Krayem M., Khatib S. El, Hassan Y., Deluchat V., Labrousse P. In search for potential biomarkers of copper stress in aquatic plants. *Aquatic Toxicology*. 2021; 239: 105952, <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2021.105952>.
11. Li X., Wang Y., Yang Z. et al. Photosynthesis adaption in Korean pine to gap size and position within *Populus davidiana* forests in Xiaoxing'anling, China. *Journal of Forestry Research*. 2022. V. 33. №. 5. P. 1517-1527. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11676-021-01439-0>.
12. Smith E. N., van Aalst M., Tosens T., Niinemets Ü., Stich B. et. al. Improving photosynthetic efficiency toward food security: Strategies, advances, and perspectives. *Molecular Plant*. 2023; 16 (10): 1547-1563, <https://doi.org/10.1016/j.molp.2023.08.017>.
13. Flexas J., Carriquí M. Photosynthesis and photosynthetic efficiencies along the terrestrial plant's phylogeny: lessons for improving crop photosynthesis. *Plant J*. 2020; 101: pp. 964-978.
14. Cuperus J.T. Single-cell genomics in plants: current state, future directions, and hurdles to overcome. *Plant Physiol*. 2021; 188:749-755.
15. Sendall, K.M., Muñoz, C.M.M., Ritter, A.D. et al. Effects of Warming and Elevated CO₂ on Stomatal Conductance and Chlorophyll Fluorescence of C₃ and C₄ Coastal Wetland Species. *Wetlands* 44, 43 (2024). <https://doi.org/10.1007/s13157-024-01780-0>.
16. Sazeides C.I., Christopoulou A., Fyllas N.M. Coupling photosynthetic measurements with biometric data to estimate gross primary productivity (GPP) in Mediterranean pine forests of different post-fire age. *Forests*. 2021. V. 12. №. 9. P. 1256. DOI: <https://doi.org/10.3390/f12091256>.

17. Joswig J.S., Wirth C., Schuman M.C. et al. Climatic and soil factors explain the two-dimensional spectrum of global plant trait variation. *Nat Ecol Evol* 6, 36–50 (2022). <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01616-8>.
18. Kattge J. et al. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Glob. Change Biol.* 2020; 26: 119–188.
19. Beugnon R., Le Guyader N., Milcu A., Lenoir J., Puissant J., Morin X., Hättenschwiler S. Microclimate modulation: An overlooked mechanism influencing the impact of plant diversity on ecosystem functioning. *Global Change Biology*, 2024; 30: e17214. <https://doi.org/10.1111/gcb.172>.
20. Yang X., Lu M., Wang Y., Wang Y., Liu Z., Chen S. Response Mechanism of Plants to Drought Stress. *Horticulturae*. 2021; 7(3):50. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7030050>.
21. Суворова Г. Г. Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири / Г. Г. Суворова. – Новосибирск: Академическое издательство "Гео", 2009. – 195 с. – ISBN 978-5-9747-0167-2.

References

1. Bussotti F., Gerosa G., Digrado A., Pollastrini M. Selection of chlorophyll fluorescence parameters as indicators of photosynthetic efficiency in large scale plant ecological studies. *Ecological Indicators*. 2020; 108: 105686, ISSN 1470-160X. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105686>.
2. Luan G., Zhang Sh., Lu X., Engineering cyanobacteria chassis cells toward more efficient photosynthesis, *Current Opinion in Biotechnology*. 2020; 62: 1-6, <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2019.07.004>.
3. Sembada A.A, Faizal A. Sulistyawati E. Photosynthesis efficiency as key factor in decision-making for forest design and redesign: A systematic literature review. *Ecological Frontiers*. 2024; 44:1128-1139. <https://doi.org/10.1016/j.ecofro.2024.07.008>.
4. Perera-Castro A.V., Flexas J. The ratio of electron transport to assimilation (ETR/AN): underutilized but essential for assessing both equipment's proper performance and plant status. *Planta*. 2023; 257(2): p. 29, 10.1007/s00425-022-04063-2.
5. Li T, Wu X-C, Wu Y, Li M-Y. Forest Carbon Density Estimation Using Tree Species Diversity and Stand Spatial Structure Indices. *Forests*. 2023; 14(6):1105. <https://doi.org/10.3390/f14061105>.
6. Wang, X.; Feng, Z.; Ouyang, Z. Vegetation carbon storage and density of forest ecosystems in China. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao* 2001, 12, 13–16 [Google Scholar].
7. Joshi, V.C.; Negi, V.S.; Bisht, D.; Sundriyal, R.; Arya, D. Tree biomass and carbon stock assessment of subtropical and temperate forests in the Central Himalaya, India. *Trees For. People* 2021, 6, 100147. [Google Scholar].
8. Ali, A.; Ashraf, M.I.; Gulzar, S.; Akmal, M. Estimation of forest carbon stocks in temperate and subtropical mountain systems of Pakistan: Implications for REDD+ and climate change mitigation. *Environ. Monit. Assess.* 2020, 192, 198.
9. Rabinowitch E. I., Govindjee G. The Role of Chlorophyll in Photosynthesis. *Scientific American* 213 (1): 74-83. DOI: 10.1038/scientificamerican0765-74.
10. Krayem M., Khatib S. El, Hassan Y., Deluchat V., Labrousse P. In search for potential biomarkers of copper stress in aquatic plants. *Aquatic Toxicology*. 2021; 239: 105952, <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2021.105952>.
11. Li X., Wang Y., Yang Z. et al. Photosynthesis adaption in Korean pine to gap size and position within *Populus davidiana* forests in Xiaoxing'anling, China. *Journal of Forestry Research*. 2022. V. 33. №. 5. P. 1517-1527. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11676-021-01439-0>.
12. Smith E. N., van Aalst M., Tosens T., Niinemets Ü., Stich B. et. al. Improving photosynthetic efficiency toward food security: Strategies, advances, and perspectives. *Molecular Plant*. 2023; 16 (10): 1547-1563, <https://doi.org/10.1016/j.molp.2023.08.017>.
13. Flexas J., Carriqui M. Photosynthesis and photosynthetic efficiencies along the terrestrial plant's phylogeny: lessons for improving crop photosynthesis. *Plant J*. 2020; 101: pp. 964-978.