

УДК 630\*: 582.475

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.5.44

## ОЦЕНКА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ЕЛИ В БЕРЕЗНЯКЕ ЧЕРНИЧНОМ В ПРОЦЕССЕ ЕГО ВОЗРАСТНОГО РАЗВИТИЯ

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

*Л.В. Зарубина<sup>2</sup>, канд. с.-х. наук, доц.*

<sup>1</sup>Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова, наб. Северной Двины, д. 17, г. Архангельск, Россия, 163002;

e-mail: v.konovarov@narfu.ru

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

e-mail: Liliva270975@yandex.ru

Изучена динамика физиологических и ростовых процессов у подпологовой ели при возрастной смене березняка черничного. Установлено, что при этом рост и формирование еловой популяции обуславливаются совместным онтогенезом производного (березового) древостоя и восстанавливающейся популяции ели, полнотой и сомкнутостью листового полога. На начальных этапах формирования березового древостоя скорость физиологических процессов и рост ели в основном зависят от факторов среды. Максимальных значений прирост верхушечных побегов и интенсивность физиологических процессов у подростка ели достигают в березняке 6–8-летнего возраста на начальных этапах заселения листовых пород. В березняке такого возраста интенсивность фотосинтеза у подростка ели в 3–4 раза выше, чем под пологом взрослого древостоя. В этих условиях у ели активнее протекает водный обмен, интенсивнее работает корневая система. При дальнейшем возрастном развитии березового древостоя в связи с образованием верхнего листового полога и ухудшением светового режима физиологическая и ростовая активность у подпологовой ели начинает ослабевать. Уже в 13-летнем березняке подрост ели испытывает неблагоприятное экологическое воздействие со стороны березы. С 20–25-летнего возраста начинается полное биологическое угнетение ели березой, которое продолжается вплоть до выхода ели в первый ярус. Несмотря на высокое содержание пигментов, интенсивность фотосинтеза у подростка ели в насаждении такого возраста не превышает 5...8 мг СО<sub>2</sub>/(г·ч), что в 3–4 раза ниже, чем в 8-летнем березняке, и значительно слабее, чем в 13-летнем насаждении. Для улучшения состояния ели и повышения ее биологической устойчивости необходимо своевременное осуществление мер содействия путем проведения рубок ухода. Уже в возрасте березы 20...25 лет требуется проводить осветление ели. В спелых древостоях первый прием постепенных рубок целесообразно начинать в 50...60 лет, второй – через 8...10 лет.

*Ключевые слова:* подрост ели, формирующийся березняк, физиологические процессы, световой режим.

### *Введение*

Образование верхнего полога при формировании березового древостоя на месте вырубков приводит к уменьшению поступления под его полог

солнечной радиации и тепла [1, 14, 34, 35]. В результате недостатка солнечной радиации у елового подроста ухудшается работа корневой системы и ассимиляционного аппарата, задерживаются отток от листа и передвижение по растению ассимилятов, нарушаются скорость ростовых процессов, морфогенез и филогенез кроны [2–4, 9, 12–14, 29, 30, 32]. Выборочные и постепенные рубки, усиливая поступление света и тепла под полог древостоев, у подпологовой ели и сосны приводят к улучшению жизненного состояния, усилению физиологических процессов. Такие рубки положительно влияют также на морфоструктуру хвои, активизируют лесовосстановительные процессы [2, 4, 9–11, 13, 21, 25].

Другой причиной низкой физиологической активности и слабого роста, обычно отмечаемых у подростка ели в березняках черничных типов лесорастительных условий, является крайняя бедность почв минеральными элементами, особенно азотом [26, 28]. Вносимый в почву минеральный азот усиливает у подростка работоспособность корневой системы, повышает его физиологическую активность и корнеобеспеченность, активизирует ростовые процессы [12, 14, 19, 23, 26]. В березняках черничных азот ослабляет корневую конкуренцию между березой и елью.

Цель исследования состояла в изучении динамики светового режима, физиологических и ростовых процессов у подростка ели при возрастном развитии березняка черничного.

#### *Объекты и методы исследования*

Объектом исследования служил подрост ели (*Picea abies* Karst. (*Pinacea*)) в березняке черничном (*Betuletum myrtillosum*) на разных возрастных этапах его формирования (от вырубki до спелого древостоя). Полнота насаждения в ходе формирования древостоя менялась от 0,2 на вырубке до 1,0 в 23-летнем насаждении, оставаясь практически постоянной при дальнейшем увеличении его возраста.

Измерение интенсивности видимой радиации (освещенности) проводили в конце июня и в июле, в период полного облиствления березы и осины, на высоте 1,5 м с помощью двух люксметров Ю-116М по 35–40 постоянным точкам, закрепленным в натуре деревянными кольшками, в околополуденные часы (13 ч.) одновременно в лесу и на открытом месте [1, 14, 34, 35]. В основу методики изучения потенциального фотосинтеза и оттока ассимилятов положен радиометрический метод. Удельная радиоактивность газовой смеси ( $^{14}\text{CO}_2 + \text{CO}_2$ ) в замкнутой системе при изучении фотосинтеза и оттока ассимилятов составляла 0,2 и 8,0 МБк/л соответственно [7]. Интенсивность транспирации определяли путем 2-кратного быстрого взвешивания [15], интенсивность дыхания корней и хвои – методом Бойсен–Йенсена [6]. При изучении содержания пластидных пигментов пользовались спектрофотометрическим методом [31]. Массу хвои у подростка ели определяли в сухом виде.

*Результаты исследований и их обсуждение*

Известно, что в лиственнично-еловых лесах ежегодная смена ассимиляционного аппарата у лиственных пород вносит свои коррективы в общий световой режим леса. Результаты наших исследований показали, что наибольшее количество света еловый подрост получает на свежих вырубках и в 6–8-летних березовых насаждениях, когда лиственные породы еще не создают для него серьезного верхнего затемнения (рис. 1). По мере поселения и роста на вырубке быстрорастущих пород осины и березы световые условия для подполовой ели начинают постепенно ухудшаться. В 13-летних березово-еловых насаждениях береза и осина для ели еще не являются серьезными конкурентами за свет. В околополуденные часы ясных безоблачных дней июня-июля в условиях Севера под полог такого насаждения проникает около 65 % приходящего к кронам верхнего яруса солнечного света, количества которого вполне достаточного для нормального развития ели [1, 29]. При дальнейшем разрастании и укреплении эдафических позиций береза и осина постепенно начинают вытеснять ель во второй ярус, где условия для ее возобновления и роста становятся менее благоприятными. Продолжительность дневного освещения для ели значительно сокращается.

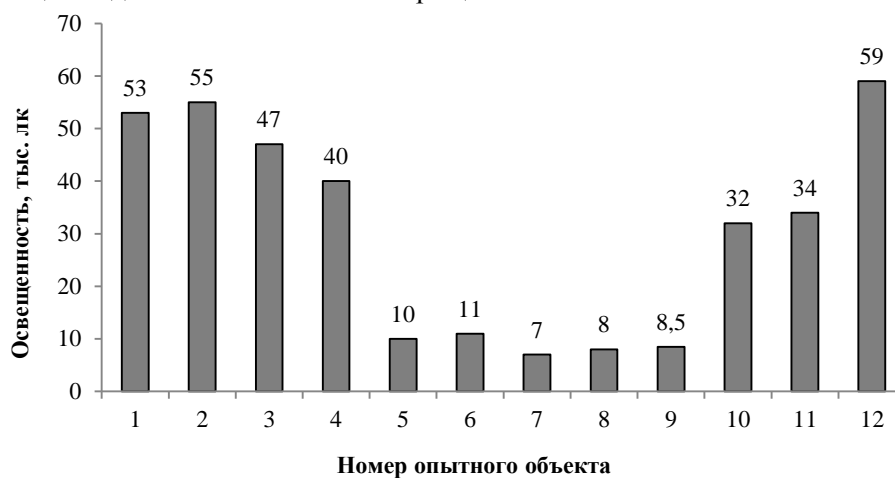


Рис. 1. Освещенность на опытных объектах: вырубки (1 – свежая, 2 – 1-летняя); березняки (3 – 8 лет; 4 – 13 лет; 5 – 23 года; 6 – 33 года; 7 – 53 года; 8 – 80 лет; 10 – 53 года с вырубкой 50 % запаса); осинники (9 – 53 года; 11 – 53 года с вырубкой 45 % запаса); 12 – открытое место

В северотаежной подзоне уже к 23-летнему возрасту березы в дневное время под полог проникает не более 10...12 % приходящего к верхнему лиственному пологу света. С этого возраста березы начинается полное биологическое угнетение ели березой, продолжающееся вплоть до выхода ели в первый ярус [14]. В то же время, согласно литературным данным [1, 29], необходимый

минимум света для формирования перспективного подроста ели не должен быть ниже 25...40 % от открытого места. После вырубki в 53-летних березняке и осиннике черничных до 45...50 % запаса освещенность под пологом древостоев увеличилась до 49 тыс. лк и стала соответствовать значениям, которые считают для ели оптимальными.

*Дыхание корней.* Корням принадлежит ведущая роль в жизнедеятельности растения. Корневая система, как орган, наделенный многообразными синтетическими функциями, не только снабжает растения питательными веществами и водой, но и сам участвует во многих обменных процессах, в синтезе весьма специфических веществ. Нормальная работа корня возможна лишь при благоприятных почвенных условиях. Она в значительной мере зависит также от текущего фотосинтеза и количества ассимилятов, поступающих в корни из надземной части [8, 12, 17, 36].

Наши исследования показали, что наиболее интенсивное выделение углекислого газа ( $\text{CO}_2$ ) корнями у подроста ели наблюдается на осветленных участках формирующегося березняка черничного, в которых фотосинтез не лимитируется недостатком световой энергии. Так, в 53-летнем березняке в июле мелкие всасывающие корешки у подроста ели в нетронутом рубкой древостое при температуре  $+20^\circ\text{C}$  дышали с активностью  $0,39 \text{ мг } \text{CO}_2/(\text{г сух. массы}\cdot\text{ч})$ , на участках постепенной рубки – от  $0,48$  до  $0,72 \text{ мг } \text{CO}_2/(\text{г}\cdot\text{ч})$  (табл. 1).

Таблица 1

**Фотосинтез и интенсивность дыхания ( $\text{мг } \text{CO}_2/(\text{г}\cdot\text{ч})$ ) мелких корней у подроста ели в 53-летнем березняке черничном через 2 года после постепенной рубки**

Интенсивность рубки, %	Фотосинтез			Дыхание корней		
	$M\pm m$	%	t	$M\pm m$	%	t
Контроль	$10,6 \pm 1,8$	100	–	$0,39 \pm 0,03$	100	–
35	$12,6 \pm 1,9$	143	2,9	$0,48 \pm 0,2$	123	2,3
50	$15,1 \pm 1,7$	162	3,4	$0,67 \pm 0,04$	172	4,9
70	$17,2 \pm 1,9$	170	4,0	$0,72 \pm 0,03$	185	5,7

Примечание. Здесь и далее, в табл. 2,  $M\pm m$  – среднее значение процесса с ошибкой определения; t – достоверность разницы между средними значениями.

В июле на разреженном участке 59-летнего березняка черничного всасывающие корни подроста на контрольном участке насаждения дышали с интенсивностью ( $0,71 \pm 0,12$ )  $\text{мг } \text{CO}_2/(\text{г}\cdot\text{ч})$ , проводящие – ( $0,39 \pm 0,12$ )  $\text{мг } \text{CO}_2/(\text{г}\cdot\text{ч})$ , на участке с рубкой – ( $1,08 \pm 0,13$ ) и ( $0,67 \pm 0,03$ )  $\text{мг } \text{CO}_2/(\text{г}\cdot\text{ч})$  соответственно. По данным Ю.Л. Цельникер [30], при увеличении освещенности в 10 раз интенсивность дыхания корней у древесных растений увеличивается в 3 раза.

Как показали наши исследования по оттоку  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов, повышенная интенсивность дыхания корней у подроста ели на участках с рубкой в обоих опытах была обусловлена более активным поступлением в них фотоассимилятов из кроны в результате повышенного фотосинтеза. Так, в 59-летнем березняке (в расчете на 1 г сухой массы) за 8 сут после подкормки его радиоуглекислотой ( $^{14}\text{CO}_2 + \text{CO}_2$ ) на контрольном участке в корни подроста поступило  $0,03 \cdot 10^3$  имп./мин, на участке с рубкой –  $0,26 \cdot 10^3$  имп./мин, за 17 сут соответственно  $0,17 \cdot 10^3$  и  $0,38 \cdot 10^3$  имп./мин. В другом аналогичном опыте, заложенном нами в 53-летнем березняке, за первые сутки в корни контрольных растений притекло 22 имп./мин, на участках с интенсивностью рубки 35, 50 и 70 % – 212, 434, 403 имп./мин, за 8 сут – 819, 1207, 1532, 1417 имп./мин соответственно [14].

*Водный режим ели.* Высокая обводненность клеток является необходимым условием для нормальной работы ассимиляционного аппарата. Наши исследования в березняке черничном на разных возрастных этапах его формирования показали, что хвоя подроста ели наиболее активно транспирирует в 8-летнем березняке (343 мг  $\text{H}_2\text{O}$  / (г свежей хвои·ч), когда отсутствует отенение его со стороны березы. На свежей и однолетней вырубках, из-за слабой работы корневой системы, интенсивность водоотдачи у подроста предварительных генераций еще достаточно низкая – не более 170 мг  $\text{H}_2\text{O}$ /(г·ч) (рис. 2). Затем с заселением на вырубке быстрорастущих пород (береза и осина) и в связи с появлением верхнего оттеняющего полога у подпологовой ели происходит постепенное снижение интенсивности транспирации. Уже в 13-летнем насаждении хвоя подроста ели транспирирует в 1,5 раза слабее, чем в 8-летнем. Дальнейшее увеличение возраста березового древостоя приводит к еще большему ухудшению светового режима для подроста и дальнейшему снижению у него интенсивности транспирации.

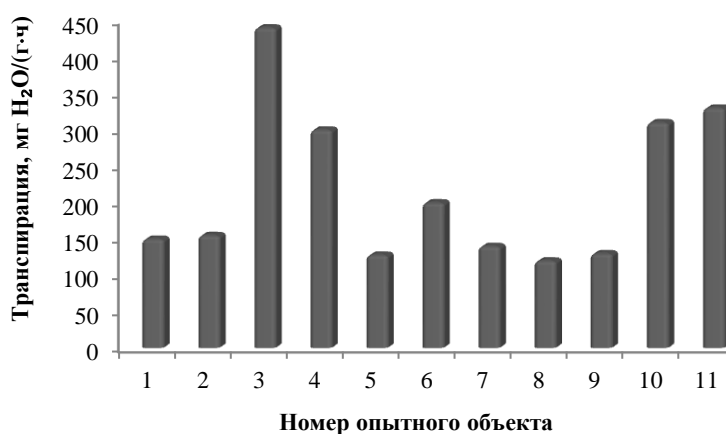


Рис. 2. Интенсивность транспирации хвои у подроста ели высотой 1,5 м (см. обозначения с 1 по 11 на рис. 1)

Самая низкая интенсивность транспирации (не более 150 мг H<sub>2</sub>O/(г·ч)) у хвой подроста ели обнаружена в спелом березняке. По данным В.Г. Карпова [16], причиной торможения транспирации у подроста под пологом леса является высокая корневая конкуренция со стороны крупных деревьев. Исключение конкуренции со стороны взрослых деревьев путем обрубки корней, по данным автора, у сеянцев ели повышало интенсивность транспирации почти в 3 раза, при этом одновременно увеличивалась обводненность хвои.

Другой причиной, способной вызвать нарушение водного режима у подроста ели, является часто наблюдающееся в березовых лесах иссушение корнеобитаемого слоя почвы вокруг подроста ели корнями березы [5].

Согласно нашим исследованиям, в молодом березняке наиболее интенсивно транспирируют мелкие категории подроста, в 60-летнем березняке все категории подроста транспирируют слабо и примерно с одинаковой скоростью. Так, в 13-летнем березняке мелкий подрост ели в течение 1 ч в процессе транспирации в среднем расходует 296...319 мг H<sub>2</sub>O/г свежей массы хвои, крупный подрост – 232 мг H<sub>2</sub>O/г, или на 22...27 % меньше (табл. 2).

Таблица 2

**Интенсивность транспирации (мг H<sub>2</sub>O / (г·ч))  
у подроста ели в березняках черничных**

Категория подроста ели	Возраст березняка, лет			
	60		13	
	<i>M±m</i>	<i>M±m</i>	t	%
Крупный (более 1,5 м)	148 ± 22	232 ± 23	4,9	155
Средний (0,6...1,5 м)	145 ± 16	240 ± 23	5,2	165
Мелкий (0,5 м и менее)	146 ± 16	296 ± 15	7,1	202
Всходы	155 ± 17	319 ± 19	7,0	206

В 60-летнем березняке транспирация у подроста ели раньше заканчивается и позже начинается, чем в 13-летнем. В июне в ясную солнечную погоду за 1 сут 1 г хвои у подроста ели высотой 1,5 м на транспирацию в 13-летнем березняке расходует 3,02 г влаги, в 60-летнем – 2,03 г.

*Пигменты.* Изменение светового режима при возрастной смене березняка черничного у подпологовой ели вызвало соответствующие изменения и в концентрации пигментов. Исследования показали (рис. 3), что наименьшее количество зеленых пигментов в хвое елового подроста содержится на 1-летней вырубке (0,40 мг хлорофилла *a* и 0,15 мг хлорофилла *b* на 1 г свежей массы). Это в 1,5–2 раза ниже, чем в спелых березняках черничных. На 10-дневной вырубке концентрация зеленых пигментов у подроста дорубочных генераций на 24 % меньше, чем в древостое, но их содержание в хвое все еще продолжает оставаться значительно (на 36 %) выше, чем на 1-летней вырубке.

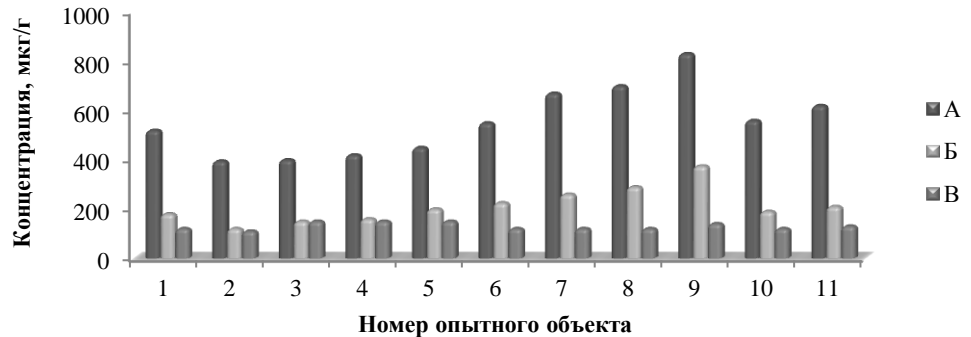


Рис. 3. Содержание хлорофилла *a* (А), хлорофилла *b* (Б), суммы каротиноидов (В) у подростка ели (см. обозначения с 1 по 11 на рис. 1)

Появление на вырубке лиственных пород и образование верхнего отгораживающего полога у подростка привели к усилению процессов, связанных с синтезом хлорофилла, и к накоплению его в хвое. Первые признаки усиления синтеза зеленых пигментов у ели начинают проявляться в 8-летнем березняке. К 23-летнему возрасту березы хвоя подростка содержит зеленых пигментов уже на 29 % больше, чем на 1-летней вырубке. Особенно активно в этот период начинает накапливаться хлорофилл *b*. Наблюдаемое при этом снижение соотношения хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* (с 2,6...3,0 на вырубке до 2,4...2,5 в 23-летнем березняке) может свидетельствовать об ослаблении жизненных позиций у молодой ели по отношению к березе, а также о возможной переориентации метаболических процессов у нее с синтеза клетчатки на биосинтез дополнительного количества пигментов.

Процесс накопления зеленых пигментов у подростка продолжается вплоть до формирования полнодревесного березового насаждения. Самое большое количество зеленых пигментов (986 мкг/г) подросток накапливает при достижении березой 60–80-летнего возраста. Фонд каротиноидных пигментов у подростка при возрастной смене березняка черничного изменяется мало.

*Фотосинтез.* Являясь относительно самостоятельным и слабо контролируемым генетическим кодом, фотосинтетический аппарат растений развивается в соответствии с факторами среды [18]. Исследования показали, что на свежих и 1-летних вырубках, несмотря на высокую освещенность, интенсивность фотосинтеза у вышедшего из-под полога леса подростка ели не превышает 11...15 мг CO<sub>2</sub>/(г сухой массы хвои·ч), что в 2–3 раза ниже, чем в 8-летнем березняке (рис. 4). Согласно литературным источникам [24, 29, 33], наращиванию фотосинтеза на свежих вырубках у вышедшей из-под полога молодой ели препятствует высокая солнечная инсоляция, которая, разрушая фотосинтетические пигменты, ингибирующе воздействует на способность хлоропластов к связыванию CO<sub>2</sub> в строме, вызывая при этом повреждения биомембран и инактивируя ферменты хлоропластных систем.

Самая высокая интенсивность фотосинтеза у подростка ели отмечена в 8-летнем насаждении (35,6 мг CO<sub>2</sub>/(г·ч)), в котором условия светового режима в связи со слабым развитием листового полога еще не лимитируют нормальное развитие ели. Однако уже в 13-летнем насаждении фотосинтез у ели начинает лимитироваться недостатком световой энергии. Опережающий рост лиственных пород, по сравнению с елью, постепенно приводит к формированию плотного верхнего полога и изоляции от солнечных лучей находящегося под пологом елового подростка.

К 23-летнему возрасту березы способность елового подростка к ассимиляции атмосферной углекислоты, несмотря на достаточно высокое содержание в хвое хлорофилла (0,70 мг), остается в 3–4 раза ниже, чем в 8-летнем березняке, и в 2–3 раза слабее, чем в 13-летнем насаждении. Дальнейшее увеличение возраста березы (33 года и старше) уже мало изменяет фотосинтетическую активность подростка.

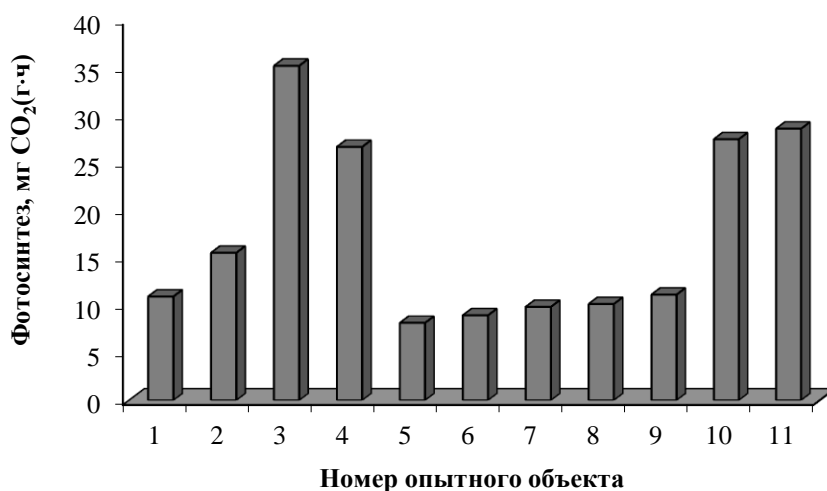


Рис. 4. Интенсивность потенциального фотосинтеза у подростка ели (см. обозначения с 1 по 11 на рис. 1)

Наши данные по оттоку <sup>14</sup>C-ассимилятов показывают, что низкий фотосинтез у ели ограничивает нормальную работу корневых систем в результате недостаточной выработки и недопоставки в корни энергетического материала из кроны (фотоассимилятов), сдерживает выработку корнями специфических продуктов обмена, необходимых для нормальной жизнедеятельности всего растения, ведет к снижению продуктивности растений.

*Отток и распределение <sup>14</sup>C-ассимилятов.* Известно, что среди физиологических проблем, связанных с продуктивностью растений, центральное место отводится проблеме интеграции фотосинтеза и накоплению органического вещества, взаимосвязи листового и корневого питания. На уровне



целого растения эти взаимосвязи опосредованы процессами транспорта органических веществ из фотосинтезирующей клетки к местам их потребления и реализуются через систему донорно-акцепторных взаимоотношений [20, 22, 27].

Первые опыты по изучению влияния светового режима на скорость накопления и оттока  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов у подростка ели нами были поставлены в 13-летнем березняке и 130-летнем елово-березовом древостое черничного типа 12 июня 1992 г. (стационар «Луковецкий леспромхоз», Архангельская область). Состав древостоев в 13-летнем березняке – 8Б2Е, в елово-березовом древостое – 6Е4Б+Ос. Освещенность во время опыта в 13-летнем березняке была близка к полной, в 130-летнем древостое колебалась от 7,8 до 9,1 тыс. лк. В день насыщения (подкормки) радиоактивными препаратами ( $^{14}\text{CO}_2 + \text{CO}_2$ ) лист на березе был почти полным. Молодые побеги у ели были свободны от почечных чешуек.

Данные радиохимического анализа хвои ели показали, что за время подкормки (0,5 ч) радиоуглекислотой 1–3-летней хвои у подростка ели в елово-березовом древостое было ассимилировано  $173,9 \cdot 10^3$  имп./мин, в 13-летнем березняке –  $262,2 \cdot 10^3$  имп./мин, т. е. в березняке в 1,6 раза больше. Максимальное количество радиоуглеродных соединений было ассимилировано хвоей 2-го года вегетации. В спелом насаждении хвоей этого возраста таких соединений было накоплено  $83,4 \cdot 10^3$ , в молодом березняке –  $118,4 \cdot 10^3$  имп./мин. Радиоактивность молодой хвои сразу после подкормки составляла  $13,1 \cdot 10^3$  и  $49,6 \cdot 10^3$  имп./мин соответственно (табл. 3).

После окончания подкормки у подростка началось активное перемещение ассимилированных радиоуглеродных соединений из старой хвои в зоны их потребления – в молодую хвою, луб, древесину, корни. В спелом древостое за сутки из ассимилированных 2–3-летней хвоей  $160,8 \cdot 10^3$  имп./мин в другие органы оттекло  $25,3 \cdot 10^3$  имп./мин, в 13-летнем березняке радиоактивность данной хвои за этот период уменьшилась на  $125,0 \cdot 10^3$  имп./мин.

Таблица 3

Скорость накопления и передвижения  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов ( $\times 10^3$  имп./мин) у подростка ели высотой 1,5...1,7 м

Объект исследований	130-летнее елово-березовое насаждение				13-летний березняк черничный			
	Время, прошедшее после экспозиции							
	0,5 ч	24 ч	8 сут	83 сут	0,5 ч	24 ч	8 сут	83 сут
Хвоя								
массой, г:								
1	13,1	33,4	168,3	49,6	45,7	79,1	66,0	13,2
2	83,4	80,5	24,5	5,7	118,4	55,7	14,9	3,0
3	77,4	55,0	25,6	2,5	98,1	45,8	16,1	2,2
Кора	0	0	1,0	0,3	0	0	0,8	1,4
Луб	0	0	4,0	0,8	0	3,0	0,4	1,2
Древесина	0	0	3,7	0,9	0	4,6	2,0	0,2
Корни	0	0	1,1	2,2	0	1,9	0,5	0,1

За 8 сут в спелом древостое из старой хвои в другие органы у подроста оттекло 69 % имеющейся к тому времени удельной радиоактивности, в молодом березняке – 86 %, т. е. в абсолютных показателях в последнем их оттекло в 1,7 раза больше. В 13-летнем березняке во второй декаде июня активной акцепторной зоной у подпологовой ели становятся корни, а также молодая хвоя. В этих условиях меченый углерод уже через сутки поступил в ее корни. В елово-березовом древостое первые признаки присутствия радиоуглеродных соединений в корнях подроста ели обозначились лишь на 2-е сутки, причем концентрация радиоуглеродных соединений в его корнях в этот период была небольшой и не превышала 218 имп./мин (в 13-летнем березняке – 2184 имп./мин). Принимая во внимание, что фотоассимиляты (сахароза) в ситовидных трубках передвигаются со скоростью 40...150 см/ч [27], этот процесс идет с затратой энергии, можно заключить, что в молодом березняке у ели процесс транспорта углеводов соединений протекает более активно, чем в спелом еловом древостое. Из приведенных выше данных видно, что при недостатке освещенности ассимиляты задерживаются в транспортных путях и не достигают нужных точек для их использования. Эти результаты свидетельствуют также о значительном ускорении формирования молодого ассимиляционного аппарата у ели в 13-летнем березняке по сравнению с ельником и более раннем переходе его на самостоятельное углеродное питание.

Высоким содержанием радиоуглеродных соединений у опытной ели в березняке отличались также луб и древесина. Спустя сутки после окончания подкормки у подроста в 13-летнем березняке радиоактивность луба составляла  $3,0 \cdot 10^3$ , древесины –  $4,6 \cdot 10^3$  имп./мин. В елово-березовом древостое радиоактивный углерод в этот период в указанные органы дерева еще не поступил. Только на 8-е сутки радиоактивность этих частей оказалась достаточно высокой (около  $4 \cdot 10^3$  имп./мин) и была значительно выше, чем в 13-летнем березняке. Можно полагать, что снижение радиоактивности тканей у подпологовой ели в молодом березняке к этому сроку было обусловлено влиянием радиоактивных метаболитов на процессы ксилогенеза и поддержание дыхания, поскольку суммарная радиоактивность этих тканей у ели в данном березняке до этого срока была достаточно высокой ( $7,6 \cdot 10^3$  имп./мин).

После окончания подкормки (12 июня) радиоактивность молодой хвои ввиду ее недостаточного развития к началу опыта стала быстро возрастать. Через сутки радиоактивность молодой хвои у подроста в спелом еловом древостое из-за ее недоразвитости к этому сроку возросла почти в 3 раза (от  $13,1 \cdot 10^3$  до  $33,4 \cdot 10^3$  имп./мин), в 13-летнем березняке в связи с ее более активным развитием она увеличилась лишь в 1,7 раза (от  $45,7 \cdot 10^3$  до  $79,1 \cdot 10^3$  имп./мин). В 130-летнем елово-березовом древостое у подроста за первые 8 сут из 2–3-летней хвои из имеющихся радиоуглеродных соединений (сахарозы) оттекло в другие органы 34 %, в 13-летнем березняке – 48 % (соответственно  $43,7 \cdot 10^3$  и  $62,1 \cdot 10^3$  имп./мин).

Под пологом 130-летнего елово-березового древостоя основная масса продуктов фотосинтеза во вторую декаду июня молодой елью расходовалась преимущественно на формирование нового ассимиляционного аппарата. В 13-летнем березняке значительная часть  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов у ели в этот период уже направлялась в ствол и корни.

Через 83 дн. у ели в елово-березовом древостое общая остаточная радиоактивность 1–3-летней хвои в подкормленных мутовках узла введения составляла  $57,8 \cdot 10^3$  имп./мин, в 13-летнем березняке черничном – лишь  $18,4 \cdot 10^3$  имп./мин, или 34 и 7 % от ее первоначальных значений. В этот же период радиоактивность молодой хвои у подростка в 13-летнем березовом насаждении оставалась почти в 4 раза ниже, чем в 130-летнем елово-березовом древостое (соответственно  $13,2 \cdot 10^3$  и  $49,6 \cdot 10^3$  имп./мин).

Таким образом, полученные нами данные свидетельствуют об ускоренном формировании нового ассимиляционного аппарата у подростка ели в молодом березняке черничном в условиях хорошей освещенности и о значительной задержке его формирования в спелом березняке при явно выраженном дефиците света. Кроме того, они указывают на усиление донорно-акцепторных взаимодействий у ели на начальных стадиях формирования березняка черничного в условиях лучшего светового режима, а также о положительном действии на этот процесс накапливающихся под действием света фитогормонов-стимуляторов – ауксинов, цитокининов, гиббереллинов [12].

*Морфологическая характеристика побегов.* Для ее изучения на каждой пробной площади было взято по 5–7 внешне перспективных моделей подростка ели примерно одинаковой высоты в соответствии с лесорастительными условиями. Как показали исследования, адаптация подростка к экологическим условиям местопроизрастания на морфологическом уровне происходит через изменение целого ряда биометрических показателей. На основании анализа имеющихся материалов установлено, что при возрастной смене березняка черничного у подпологовой ели наряду с физиологическими процессами в соответствии со световым режимом изменяются также длина главных и боковых побегов, количество и масса хвои на них [14]. Опыты показали, что наибольшая длина верхушечных побегов (22,4 см) и самая большая масса хвои на побегах (0,4 г) у подростка ели содержится в 8-летнем березняке. В 13-летнем насаждении из-за создаваемого березой небольшого отенения масса хвои на побегах у подростка ели снижается на 20 %. В 53-летнем березняке черничном на однолетних побегах содержится не более 0,10...0,12 г хвои, т. е. в 3–4 раза меньше, чем в 8-летнем березняке.

Наибольшая длина 100 шт. хвоинок (139 см) на побегах подростка обнаружена в 13-летнем насаждении. В данном березняке подрост ели на годовых побегах накапливает и самое большое количество хвоинок (до 105 шт.). Самая короткая хвоя (8,8...9,3 мм) и наименьшее количество хвоинок на побегах (59...62 шт.) у подростка ели отмечены в спелых древостоях. В хорошо возобновившемся 8-летнем березняке каждая хвоинка у подростка, по сравнению с 13-летним березняком, на 12 % короче, но по массе на 40 % тяжелее.

В результате общей массы хвои на побегах у ели в 8-летнем березняке на 25 % больше, чем в 13-летнем. Статистическая проверка с помощью показателя  $t$  подтвердила высокую достоверность разницы средних данных по длине и количеству хвоинок между 13- и 53-летними насаждениями в пользу первого ( $t_{\text{факт}} = 17,3$  и  $5,7$  соответственно). На разреженных участках спелого березняка масса хвои на побегах возросла в 3 раза по сравнению с контролем, количество хвоинок на них почти удвоилось.

Самая высокая насыщенность побегов хвоей у подростка в 65-летнем древостое. Здесь на 1 см побегов содержится от 18 до 21 хвоинки, в то время как в 8-летнем березняке на 1 см побега у ели имеется не более 13 шт.

Максимальная масса 100 шт. хвоинок у подростка в 8-летнем насаждении – 4,21 г. В березняке 53- и 65-летнего возраста она не превышает 1,9...2,0 г. [14]. При уменьшении общей массы хвои на побегах и в целом на деревце в худших условиях существования (т. е. при увеличении возраста древостоя и ухудшении световых условий), следует отметить, что доля хвои в общей массе кроны с увеличением его возраста и ухудшением освещенности также снижается. В 8-летнем насаждении в общей массе деревца на долю вегетирующей хвои приходится 27 %, в 65-летнем березняке – не более 12 %. Следует отметить, что и высота кроны у подростка с ухудшением условий произрастания также уменьшается (от 172 см в 8-летнем насаждении до 76 см в 65-летнем древостое). В связи с ее уплотнением ухудшаются условия для фотосинтеза [14]. Ширина годичного кольца у подростка ели в 59-летнем березняке черничном ниже ( $(0,41 \pm 0,02)$  мм), чем на участке с вырубкой 52 % запаса древесины ( $(0,63 \pm 0,03)$  мм) [14].

#### *Заключение*

Максимальных значений интенсивность физиологических и ростовых процессов при возрастной смене березняка черничного у ели достигает в 8-летнем березняке. Дальнейшее увеличение возраста березы вызывает дефицит солнечной радиации и слабый прогрев почвы у подпологовой ели, что приводит к ослаблению физиологических и ростовых процессов и появлению в морфоструктуре дерева изменений, ухудшающих его функциональную деятельность. Самый низкий фотосинтез и уко-роченные побеги у елового подростка отмечены в березняке, достигшем возраста спелости. Для сохранения высокого жизненного состояния ели в березняке при его возрастном развитии необходимо своевременное осуществление мер содействия путем проведения рубок ухода. Уже в возрасте березы 20...25 лет требуется проводить осветление ели. В спелых древостоях первый прием постепенных рубок целесообразно начинать в 50...60 лет, второй – через 8...10 лет.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев В.А. Световой режим леса. М.: Наука, 1975. 280 с.
2. Беляева Н.В. Оценка жизненного состояния популяций подростка ели на парцеллярном уровне // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2013. № 35. С. 38–41.

3. *Беляева Н.В., Грязькин А.В.* Особенности структуры подроста ели после сплошных рубок: науч. обозрение. СПб.: СПбГЛТУ, 2013. № 35. С. 19–24.
4. *Беляева Н.В., Казы И.А., Ицук Т.А.* Влияние рубок ухода разной интенсивности на появление подроста ели на вырубках и под пологом леса // Лесоведение. 1985. № 3. С. 7–14.
5. *Богатырев Ю.Г., Васильева И.Н.* Водный режим почв и подроста ели на вырубках и под пологом леса // Лесоведение. 1985. № 2. С. 16–25.
6. *Вальтер О.А., Пиневич Л.М., Варасова Н.Н.* Практикум по физиологии растений с основами биохимии. М.; Л.: Сельхозиздат, 1957. 341 с.
7. *Вознесенский Л.В., Заленский О.В., Семихатова О.А.* Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 305 с.
8. *Головки Т.К.* Дыхание растений. Физиологические аспекты. СПб.: Наука, 1999. 204 с.
9. *Григорьева А.А.* Оценка состояния подроста ели под пологом древостоев в разных типах леса // Изв. СПбГЛУ. 2008. № 183. С. 7–13.
10. *Дружинин Ф.Н., Постовский А.С.* Лесоводственная эффективность длительно-постепенных рубок в Вологодской области // Вестн. КрасГАУ. 2014. № 2. С. 131–136.
11. *Зарубина Л.В.* Состояние естественного возобновления ели в мелколиственных лесах на Севере России // Лесн. журн. 2016. № 3. С. 52–65. (Изв. высш. учеб. заведений).
12. *Зарубина Л.В., Коновалов В.Н.* Влияние прореживания и азота на сезонную динамику дыхания корней сосны и ели // Лесн. журн. 2016. № 1. С. 100–114. (Изв. высш. учеб. заведений).
13. *Зарубина Л.В., Коновалов В.Н.* Влияние рубок ухода на фотосинтез и отток <sup>14</sup>C-ассимилятов у подроста ели в березняках черничных // Вестн. ПГУ. Сер. «Естеств. науки». 2011. № 3. С. 49–54.
14. *Зарубина Л.В., Коновалов В.Н.* Эколого-физиологические особенности ели в березняках черничных. Архангельск: Изд-во САФУ, 2014. 378 с.
15. *Иванов Л.А., Силина А.А., Цельникер Ю.Л.* О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Ботан. журн. 1950. Т. 35, вып. 2. С. 171–185.
16. *Карпов В.Г.* Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983. 318 с.
17. *Коновалов В.Н., Зарубина Л.В.* Эколого-физиологические особенности хвойных на удобренных почвах. Архангельск: Изд-во САФУ, 2011. 338 с.
18. *Лайск А.Х.* Соответствие фотосинтезирующей системы условиям среды // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С. 221–234.
19. *Мельников Е.С., Беляева Н.В.* Функциональные изменения в лесном биогеоценозе после комплексных уходов за лесом // Лесоведение. 2008. № 8. С. 22–29.
20. *Мокронос А.Т.* Донорно-акцепторные отношения в онтогенезе растений // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С. 235–250.
21. *Помазенок В.А., Залесов А.С., Магосумова А.Г.* Влияние полостно-постепенных рубок на лесовозобновление в производных березняках Новоляинского лесхоза // Хвойные бореальной зоны. Красноярск: СибГТУ, 2012. Т. 30, № 3-4. С. 303–306.
22. *Роньжина Е.С., Мокронос А.Т.* Донорно-акцепторные отношения и участие цитокининов в регуляции транспорта и распределения органических веществ в растениях // Физиология растений. 1994. Т. 41, вып. 3. С. 448–459.
23. *Сарнацкий В.В.* Ельники: формирование, повышение продуктивности и устойчивости в условиях Белоруси. Минск: Тэхнолѳія, 2009. 240 с.

24. Семеновко В.Е. Механизмы эндогенной регуляции фотосинтеза и адаптивные свойства хлоропласта // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С. 164–187.
25. Судницина Т.Н. Влияние рубок на морфоструктуру хвои, рост и азотное питание сохраненного подростка ели в березняках южной тайги // Лесоведение. 2006. № 4. С. 61–67.
26. Судницина Т.Н., Озрина Р.Д. Особенности азотного и углеродного питания подростка ели при адаптации его к условиям вырубок // Лесоведение. 1983. № 4. С. 19–30.
27. Тарчевский И.А. Основы фотосинтеза: учеб. пособие. М.: Высш. шк., 1970. 253 с.
28. Федорец Н.Г. Трансформация азота в почвах лесных биогеоценозов Северо-Запада России: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1997. 41 с.
29. Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 215 с.
30. Цельникер Ю.Л. Дыхание корней и его роль в углеродном балансе древостоя // Лесоведение. 2005. № 6. С. 11–18.
31. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–169.
32. Юзбеков А.К., Замолодчиков Д.Г., Иващенко А.Н. Фотосинтез у ели европейской в лесных экосистемах экспериментального полигона «Лог Таежный» // Вестн. МГУ. Сер. «Биология». 2014. № 4. С. 32–35.
33. Lechowski Z., Bialczyk J. Fotoinaktywacja procesu fotosyntezy // Wiad. Bot. 1989. Vol. 33, N 4. S. 153–170.
34. Lieffers V.J., Messier C., Stadt K.J., Gendron F. et al. Predicting and managing light in the understory of boreal forests // Can. J. Forest Res. 1999. Vol. 29, N 6. S. 796–811.
35. Lieffers V.J., Stadt K.J. Growth of understory Picea glauca, relation to overstory light transmission // Can. J. Forest Res. 1994. Vol. 24, N 6. S. 1193–1198.
36. Sword M.A., Kuehler F.A., Tang Z. Seasonal fine root carbohydrate relation of plantation loblolly pine after thinning: Pap. Frontiers of Forest Biology: Proceedings of the joint Meeting of the North American Forest Biology Workshop and the West Forest Genetics Association. 1998. Pt. 2 // Sustainable Forest. 2000. Vol. 10, N 3-4. S. 295–305.

Поступила 19.05.15

UDC 630\* : 582.475

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.5.44

### Viability Evaluation of Spruce in a Bilberry Birch Forest in the Process of Its Developmental Age

V.N. Konovalov<sup>1</sup>, Doctor of Agricultural Sciences, Professor

L.V. Zarubina<sup>2</sup>, Candidate of Agricultural Sciences, Associate Professor

<sup>1</sup>Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov, Naberezhnaya Severnoy Dviny, 17, Arkhangelsk, 163002, Russian Federation;

e-mail: v.konovalov@narfu.ru

<sup>2</sup>Vologda State Dairy Farming Academy by N.V. Vereshchagin, Schmidt str., 2, Molochnoe, Vologda region, 160555, Russian Federation; e-mail: Liliva270975@yandex.ru

The paper studies the dynamics of physiological and growth processes of understory spruce at the age changing of a bilberry birch forest. The growth and formation of spruce populations are caused by a joint ontogeny of the secondary forest (birch) growth and restoring population

of spruce, and a leaf canopy density. In the initial stages of birch stand growing the rate of physiological processes and the growth of spruce largely depend on the environmental factors. The increment of terminal shoots and the intensity of physiological processes of the spruce undergrowth reach the maximum values in a birch forest of 6–8 years of age in the early stages of hardwood stocking. In a birch forest of this age the intensity of photosynthesis in the spruce undergrowth is higher by a factor of 3–4 than under the canopy of a mature stand. Under these conditions, the spruce water exchange and the root system are more intense. With further developmental age of a birch stand at the formation of the upper leaf canopy and deteriorating of light conditions the physiological and growth activity of understory spruce begins to weaken. Already in the 13-year-old birch forest the spruce undergrowth experiences a negative environmental impact from birch. A total biological oppression of spruce by birch begins from the age of 20–25 years, which continues until the period of spruce releasing into the first story. Despite the high pigment content, the rate of photosynthesis in the spruce undergrowth in plantations of this age does not exceed 5...8 mg CO<sub>2</sub>/(g·h), which is 3–4 times lower than in the 8-year-old birch forest, and considerably less than in the 13-year-old plantation. To improve the condition of spruce and increase its biological stability it is necessary to facilitate the timely implementation of thinning. At the birch age of 20–25 years it is required to carry out the lightening of spruce. In mature stands it is advisable to start the first gradual felling at the age of 50...60 years, the second – in 8...10 years.

*Keywords:* young spruce, forming birch forest, physiological process, light regime.

#### REFERENCES

1. Alekseev V.A. *Svetovoy rezhim lesa* [Forest Light Regime]. Moscow, 1975. 280 p.
2. Belyaeva N.V. Otsenka zhiznennogo sostoyaniya populyatsiy podrosta eli na partsel-yarnom urovne [Assessment of the State of Life of the Spruce Populations Undergrowth on the Cropping Level]. *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa*, 2013, no. 35, pp. 38–41.
3. Belyaeva N.V., Gryaz'kin A.V. *Osobennosti struktury podrosta eli posle sploshnykh rubok: nauch. obozrenie* [Features of the Structure of Spruce Undergrowth After Clear Cutting: Scientific Review]. St. Petersburg, 2013, no. 35, pp. 19–24.
4. Belyaeva N.V., Kazi I.A., Ishchuk T.A. Vliyanie rubok ukhoda raznoy intensivnosti na poyavlenie podrosta eli na vyrubkakh i pod pologom lesa [Influence of Thinning of Varying Intensity on the Spruce Undergrowth in the Clearings and Under the Canopy of the Forest]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1985, no. 3, pp. 7–14.
5. Bogatyrev Yu.G., Vasil'eva I.N. Vodnyy rezhim pochv i podrosta eli na vyrubkakh i pod pologom lesa [Water Regime of Soils and Spruce Undergrowth in the Clearings and Under the Forest Canopy]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1985, no. 2, pp. 16–25.
6. Val'ter O.A., Pinevich L.M., Varasova N.N. *Praktikum po fiziologii rasteniy s osnovami biokhimii* [Workshop on Plant Physiology with the Fundamentals of Biochemistry]. Moscow; Leningrad, 1957. 341 p.
7. Voznesenskiy L.V., Zalenskiy O.V., Semikhatova O.A. *Metody issledovaniya fotosinteza i dykhaniya rasteniy* [Methods of Study of Photosynthesis and Respiration of Plants]. Moscow; Leningrad, 1965. 305 p.
8. Golovko T.K. *Dykhaniye rasteniy. Fiziologicheskie aspekty* [Breath of Plants. Physiological Aspects]. St. Petersburg, 1999. 204 p.
9. Grigor'eva A.A. Otsenka sostoyaniya podrosta eli pod pologom drevostoev v raznykh tipakh lesa [Assessment of Spruce Undergrowth under the Canopy of Stands in

Different Forest Types]. *Izvestiya Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo lesotekhnicheskogo universiteta*, 2008, no. 183, pp. 7–13.

10. Druzhinin F.N., Postovskiy A.S. Lesovodstvennaya effektivnost' dlitel'no-postepennykh rubok v Vologodskoy oblasti [Silvicultural Efficiency of Two-Pass Cutting Systems in the Vologda Region]. *Vestnik KrasGAU* [the Bulletin of KrasGAU], 2014, no. 2, pp. 131–136.

11. Zarubina L.V. Sostoyanie estestvennogo vozobnovleniya eli v melkolistvennykh lesakh na Severe Rossii [Natural Regeneration of Spruce in Small-Leaved Forests in the North of Russia]. *Lesnoy zhurnal*, 2016, no. 3, pp. 52–65.

12. Zarubina L.V., Konovalov V.N. Vliyaniye prorezhivaniya i azota na sezonnyuyu dinamiku dykhaniya korney sosny i eli [Impact of Thinning and Nitrogen on Seasonal Dynamics of Pine and Spruce Root Respiration]. *Lesnoy zhurnal*, 2016, no. 1, pp. 100–114.

13. Zarubina L.V., Konovalov V.N. Vliyaniye rubok ukhoda na fotosintez i ottok  $^{14}\text{C}$ -assimilyatov u podrosa eli v bereznyakakh chernichnykh [Influence of Thinning on Photosynthesis and the Outflow of  $^{14}\text{C}$ -Assimilates of Spruce Undergrowth in Bilberry Birch Forests]. *Vestnik Pomorskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Estestvennye nauki*, 2011, no. 3, pp. 49–54.

14. Zarubina L.V., Konovalov V.N. *Ekologo-fiziologicheskie osobennosti eli v bereznyakakh chernichnykh* [Ecological and Physiological Features of Spruce in Bilberry Birch Forests]. Arkhangelsk, 2014. 378 p.

15. Ivanov L.A., Silina A.A., Tsel'niker Yu.L. O metode bystrogo vzveshivaniya dlya opredeleniya transpiratsii v estestvennykh usloviyakh [The Method of Rapid Weighing to Determine the Transpiration Under Natural Conditions]. *Botanicheskiy zhurnal*, 1950, vol. 35, no. 2, pp. 171–185.

16. Karpov V.G. *Faktory regulyatsii ekosistem elovykh lesov* [Factors of Ecosystems Regulation of Spruce Forests]. Leningrad, 1983. 318 p.

17. Konovalov V.N., Zarubina L.V. *Ekologo-fiziologicheskie osobennosti khvoynykh na udobrennykh pochvakh* [Ecological and Physiological Features of Conifers on Fertilized Soils]. Arkhangelsk, 2011. 338 p.

18. Laysk A.Kh. Sootvetstvie fotosinteziruyushchey sistemy usloviyam sredy [Compliance of the Photosynthetic System to the Environmental Conditions]. *Fiziologiya fotosinteza* [Physiology of Photosynthesis]. Moscow, 1982, pp. 221–234.

19. Mel'nikov E.S., Belyaeva N.V. Funktsional'nye izmeneniya v lesnom biogeotsenoze posle kompleksnykh ukhodov za lesom [Functional Changes in the Forest Ecosystems After the Forest Total Care]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2008, no. 8, pp. 22–29.

20. Mokronosov A.T. Donorno-aktseptornye otnosheniya v ontogeneze rasteniy [Donor-Acceptor Relationship in Plant Ontogenesis]. *Fiziologiya fotosinteza* [Physiology of Photosynthesis]. Moscow, 1982, pp. 235–250.

21. Pomazenyuk V.A., Zalesov A.S., Magosumova A.G. Vliyaniye polostno-postepennykh rubok na lesovozobnovlenie v proizvodnykh bereznyakakh Novolyainskogo leskhozha [The Impact of the Gradual Cuttings on Reforestation in the Secondary Growth Birch Forests in the Novolyainsk Forestry]. *Khvoynye boreal'noy zony* [Conifers of the Boreal Area], 2012, vol. 30, no. 3–4, pp. 303–306.

22. Ron'zhina E.S., Mokronosov A.T. Donorno-aktseptornye otnosheniya i uchastie tsitokininov v regulyatsii transporta i raspredeleniya organicheskikh veshchestv v rasteniyakh [Donor-Acceptor Ratio, and Cytokinins in the Regulation of Transport and Distribution of Organic Matters in Plants]. *Fiziologiya rasteniy*, 1994, vol. 41, no. 3, pp. 448–459.



23. Sarnatskiy V.V. *El'niki: formirovanie, povyshenie produktivnosti i ustoychivosti v usloviyakh Belorusi* [Spruce Forests: Formation, Increasing of Productivity and Sustainability in Belarus]. Minsk, 2009. 240 p.
24. Semenenko V.E. Mekhanizmy endogennoy regulyatsii fotosinteza i adaptivnye svoystva khloroplasta [Mechanisms of Endogenous Regulation of Photosynthesis and Adaptive Properties of Chloroplast]. *Fiziologiya fotosinteza* [Physiology of Photosynthesis]. Moscow, 1982, pp. 164–187.
25. Sudnitsina T.N. Vliyanie rubok na morfostrukturu khvoi, rost i azotnoe pitanie sokhranennogo podrosta eli v bereznyakakh yuzhnoy taygi [Effect of Logging on the Needles Morphostructure, Growth and Nitrogen Nutrition of the Saved Spruce Undergrowth in Birch Forests of the Southern Taiga]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2006, no. 4, pp. 61–67.
26. Sudnitsina T.N., Ozrina R.D. Osobennosti azotnogo i uglerodnogo pitaniya podrosta eli pri adaptatsii ego k usloviyam vyrubok [Features of Nitrogen and Carbon Nutrition of Spruce Undergrowth in Adapting It to the Felling Conditions]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1983, no. 4, pp. 19–30.
27. Tarchevskiy I.A. *Osnovy fotosinteza* [Fundamentals of Photosynthesis]. Moscow, 1970. 253 p.
28. Fedorets N.G. *Transformatsiya azota v pochvakh lesnykh biogeotsenozov Severo-Zapada Rossii*: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk [The Nitrogen Transformation in Soils of the Forest Ecosystems of the North-West of Russia: Dr. Biol. Sci. Diss. Abs.]. St. Petersburg, 1997. 41 p.
29. Tsel'niker Yu.L. *Fiziologicheskie osnovy tenevynoslivosti drevesnykh rasteniy* [Physiological Basis of Woody Plants Shade Tolerance]. Moscow, 1978. 215 p.
30. Tsel'niker Yu.L. Dykhanie korney i ego rol' v uglerodnom balanse drevostoya [Root Respiration and Its Role in the Carbon Balance of the Forest Stands]. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2005, no. 6, pp. 11–18.
31. Shlyk A.A. Opredelenie khlorofillov i karotinoidov v ekstraktakh zelenykh list'ev [Determination of Chlorophylls and Carotenoids in Extracts of Green Leaves]. *Biokhimicheskie metody v fiziologii rasteniy* [Biochemical Methods in Plant Physiology]. Moscow, 1971, pp. 154–169.
32. Yuzbekov A.K., Zamolodchikov D.G., Ivashchenko A.N. Fotosintez u eli evropeyskoy v lesnykh ekosistemakh eksperimental'nogo poligona "Log Tazhnyy" [Photosynthesis of Norway Spruce in the Forest Ecosystems of the Demonstration Trail "Log Tazhnyy"]. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya* [Moscow University Biological Sciences Bulletin], 2014, no. 4, pp. 32–35.
33. Lechowski Z., Bialczyk J. Fotoinaktywacja Procesu Fotosyntezy. *Wiad. Bot.*, 1989, vol. 33, no. 4, pp. 153–170.
34. Lieffers V.J., Messier C., Stadt K.J., Gendron F. et al. Predicting and Managing Light in the Understory of Boreal Forests. *Can. J. Forest Res.*, 1999, vol. 29, no. 6, pp. 796–811.
35. Lieffers V.J., Stadt K.J. Growth of Understory *Piceaglauca*, *Calamagrostiscanadensis*, and *Epilobiumangustifolium* in Relation to Overstory Light Transmission. *Can. J. Forest Res.*, 1994, vol. 24, no. 6, pp. 1193–1198.
36. Sword M.A., Kuehler E.A., Tang Z. Seasonal Fine Root Carbohydrate Relations of Plantation Loblolly Pine After Thinning. *Sustainable Forestry*, 2000, vol. 10, no. 3–4, pp. 295–305.

Received on May 19, 2015