

УДК 630*221.045

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.2.40

ОТТОК И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ¹⁴C-АССИМИЛЯТОВ У ЕЛИ ПРИ ВЫБОРОЧНЫХ РУБКАХ В СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ**В.Н. Коновалов¹, д-р с.-х. наук, проф.****Л.В. Зарубина², д-р с.-х. наук, проф.**¹Северный (Арктический) федеральный университет им. М.В. Ломоносова, наб. Северной Двины, д. 17, г. Архангельск, Россия, 163002; e-mail: v.konovалov@narfu.ru²Вологодская государственная молочнохозяйственная академия им. Н.В. Верещагина, ул. Шмидта, д. 2, с. Молочное, г. Вологда, Россия, 160555; e-mail: liliya270975@yandex.ru

Одним из направлений успешного решения проблемы повышения продуктивности северных лесов может служить рациональная система рубок. Применяемые в лесоводстве физиологические методы исследований и, прежде всего, изучение донорно-акцепторных отношений у деревьев позволяют получать необходимые сведения об эффективности данного мероприятия, не дожидаясь конечного результата в виде прироста побегов. В древостоях разного состава и возраста на почвах различного механического состава у подроста ели в течение ряда лет изучалось влияние главной рубки и рубок ухода на скорость фотосинтеза, накопления, оттока и передвижения ¹⁴C-ассимилятов в разновозрастной хвое в целях ускоренного получения необходимой информации об эффективности выбранной системы рубок. Объектом исследования служили осушаемый мелкой мелиорацией кустарничково-сфагновый сосняк с подростом ели, ельники и березняки черничных лесорастительных условий с разной интенсивностью рубки. Установлено, что под пологом спелых древостоев освещенность не превышает 8...12 % от открытого места и не соответствует биологической норме для ели. Из-за недостатка света у подроста ели снижается интенсивность фотосинтеза, нарушаются донорно-акцепторные связи между надземной и подземной системами, работа корневой системы, задерживается формирование ассимиляционного аппарата. Выборочные рубки и рубки ухода, увеличивая поступление под полог солнечного света и тепла, активизируют у подроста работу корневой системы и ассимиляционного аппарата, усиливают донорно-акцепторные взаимосвязи, ускоряют освобождение ассимиляционного аппарата от продуктов фотосинтеза и переход его на самостоятельное углеродное питание, благоприятно влияют на ростовые процессы. Высокая интенсивность рубки (70 %) в первый прием, как и ее отсутствие, у подроста ели отрицательно сказывается на перечисленных процессах. Изучение донорно-акцепторных отношений у деревьев позволяет достаточно быстро иметь необходимые данные об эффективности выбранного мероприятия даже без наличия информации о приросте побегов, которую можно получить только через 3–5 лет после рубки.

Для цитирования: Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Отток и распределение ¹⁴C-ассимилятов у ели при выборочных рубках в северотаежных фитоценозах // Лесн. журн. 2019. № 2. С. 40–55. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.2.40

Ключевые слова: ель, сосняк сфагновый, ельник, березняки черничные разного возраста, интенсивность рубки, освещенность, фотосинтез, отток ¹⁴C-ассимилятов, донорно-акцепторные связи.

Введение

Проблема повышения продуктивности лесов Европейского Севера в настоящее время является одной из ключевых. Она чрезвычайно важна

и актуальна, что обусловлено истощением лесных запасов Севера, интенсивной сменой коренных хвойных насаждений производными лиственными и лиственно-хвойными насаждениями. Успешное решение этой проблемы может быть достигнуто несколькими методами, одним из которых является применение разнообразных видов рубок с сохранением подроста как резерва для воспроизводства хвойных насаждений. Важное место при этом отводится физиологическим методам, позволяющим ускоренно выявлять наиболее эффективные применяемые лесохозяйственные мероприятия и значительно сокращать сроки для принятия необходимых мер. Среди физиологических методов ведущее место занимает интеграция продуктов фотосинтеза и роста древесного организма, скорости оттока и снабжения аттрагирующих зон растения энергетическим материалом (фотоассимилятами). На уровне растения это реализуется через систему донорно-акцепторных связей, которая позволяет сбалансированно распределять продукты фотосинтеза, ускорять их поступление к активно функционирующим системам, сохранять согласованность между основными физиологическими и ростовыми процессами. Существование корреляции между фотосинтетической функцией листа и суммарной активностью аттрагирующих центров позволяет достаточно быстро отслеживать уровень реакции фотосинтезирующих органов, прежде всего листьев, а также корневой системы на действие внешних факторов [2, 19, 22]. Так, блокирование оттока ассимилятов при любых условиях (при затоплении корней либо недостатке света и других условиях) влечет за собой повышение содержания в листе растворимых углеводов, снижение интенсивности фотосинтеза, усиление активности фото- и темнового дыхания, деструкцию хлорофилла, способствует переориентации части потока ассимилятов с одного органа на другие менее важные для растения функционирующие системы. Уменьшение уровня минерального питания усиливает эти тенденции [5, 9, 10, 13, 22, 30].

Ключевая роль в функционировании донорно-акцепторной системы принадлежит активным соединениям – ассимилятам, фитогормонам – и потребляющим органам, активность которых в свою очередь определяется особенностями условий местопроизрастания растений и отложения веществ в запас [11, 13, 14, 19, 22, 23].

Работ, касающихся особенностей сезонного формирования ассимиляционного аппарата, взаимосвязей между физиологическими процессами в кроне и в подземных частях древесного растения в период его вегетации под действием светового режима, корневого питания, практически нет, за исключением [5, 20, 31]. Однако такие исследования представляют значительный интерес не только с научной точки зрения, но и в связи с прикладными проблемами светового и минерального питания лесных деревьев.

Цель исследования – изучение сезонной динамики оттока и распределения углерода-14, вводимого в лист путем фотосинтеза, у подроста ели в древостоях разного породного состава и лесорастительных условий. Через активность углерода-14 возможно комплексно оценить эффективность применяемых в лесу видов рубок для подроста, закономерность распределения в дереве ^{14}C -продуктов с последующим отслеживанием метки в его органах в течение вегетационного периода во время развития молодой хвои.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования выступали: интенсивно осушаемый с помощью мелкой мелиорации 52-летний сосняк кустарничково-сфагновый (Исакогорское

участковое лесничество, кв. 22; расстояние между осушителями – 30 м, их глубина – 50 см); 53- и 59-летние березняки черничных типов лесорастительных условий, произрастающие на суходольных почвах в средней подзоне тайги (Левашское участковое лесничество, кв. 92 и 93); 13-летний березняк и 127-летний ельник черничный (мастерский участок «Воджером» Луковецкого участкового лесничества).

В 13-летнем березняке и 52-летнем сосняке выборочную рубку деревьев проводили равномерно по всей площади ручным способом с укладкой порубочных остатков в кучи для перегнивания. В 53-летнем березняке опытную рубку выполняли традиционным способом с применением бензопилы «Урал» и трактора ТДТ-55 (интенсивность рубки 35, 50 и 70 %). Часть насаждения оставляли в качестве контроля. Разработку лесосек в 59-летнем березняке и 127-летнем ельнике черничных типов леса производили промышленным способом по узкопосечной технологии с рубкой деревьев и вывозкой сортиментов. Выборка в березняке составляла 52 %, в ельнике – 48 %, в сосняке – 22 % по запасу. В березняке рубку выполняли комплексом машин харвестер («Софит-х») + форвардер («Софит-6ф»), в ельнике – на базе многооперационной лесоповалочно-трелевочной машины канадской фирмы «Кёринг».

В каждом древостое (на опытных и контрольных участках) в течение вегетационного периода исследовали влияние выборочной рубки на скорость фотосинтеза, отток и распределение ^{14}C в органах подроста ели средней высоты.

Измерение интенсивности видимой солнечной радиации (освещенности) проводили в июне–июле на высоте 1,5 м от поверхности почвы с помощью двух люксметров Ю-116М по 30...40 постоянным точкам, которые были закреплены в натуре деревянными кольшками, в околополуденные часы (13^{00}) одновременно в лесу и на открытом месте [1, 29, 33, 32]. При введении в дерево ^{14}C освещенность замеряли через каждые 5 мин непосредственно над камерой. Основу методики изучения потенциального фотосинтеза и оттока ассимилятов составил радиометрический метод [6]. Расчетная концентрация $^{14}\text{CO}_2$ в газовой смеси ($^{14}\text{CO}_2 + ^{12}\text{CO}_2$) при изучении фотосинтеза составляла 0,2 МБк/л, при изучении оттока ассимилятов – 8,0 МБк/л. Продолжительность экспозиции побегов в период подкормки верхних 3...5 мутовок дерева в газовой смеси – 30 мин, при определении фотосинтеза – 10 мин. Сроки отбора растительных образцов от деревьев при изучении оттока ассимилятов в каждом конкретном опыте определяли в соответствии с принятым регламентом опыта. Собранный и абсолютно высушенный растительный материал измельчали в металлической ступке с ребристой круговой нарезкой с помощью медного пестика. Подсчет радиоактивности (количество имп./мин) проводили на низкофоновом радиометре Б-3 со счетчиком МСТ-17 в 2–4-кратных аналитических повторностях. Биологическая повторность каждого опыта 2-кратная.

Данные в таблицах и на графиках представлены в виде среднего арифметического показателя, полученного из 4...6 аналитических повторностей. Массу хвои определяли в абсолютно сухом виде.

Результаты исследования и их обсуждение

Известно, что недостаток солнечной радиации и тепла в древостоях ухудшает жизненное состояние подпологовых растений, снижает у них интенсивность фотосинтеза и нарушает донорно-акцепторные связи [3, 4, 7, 8, 11, 15, 17, 19, 28]. Выборочные рубки, увеличивая поступление света и тепла под основной полог древостоев, положительно воздействуют на жизненное

состояние естественного возобновления сосны и ели, улучшают их функциональное состояние и рост [9, 16, 20, 21, 24–26].

Результаты оценки влияния способа рубки на световой режим на объектах исследования приведены в табл. 1. Все данные получены в период постановки опытов спустя 2–12 лет после проведенной рубки.

Таблица 1

Освещенность на пробных площадях (ПП)

№ ПП	Дата опыта	Тип лесорастительных условий	Возраст, лет	Вид рубки	Процент выборки по запасу	Освещенность	
						тыс. лк	%
1	2.VII. 2003 г.	Сосняк кустарничково-сфагновый	52	Контроль	0	11,7	21,0
				Выборочная	22	23,3	41,8
				Открытое место	100	55,7	100,0
2	20.VI. 1986 г.	Ельник черничный	127	Контроль	0	7,7	13,2
				Выборочная	48	14,8	25,4
				Открытое место	100	58,3	100,0
3	12.VI. 1992 г.	Березняк черничный	13	Контроль	0	42,6	64,2
				Рубки ухода	78	53,8	81,8
				Открытое место	100	66,3	100,0
3-а	12.VI. 1992 г.	Ельник черничный	160	Контроль	0	8,2	14,1
				Открытое место	100	58,3	100,0
4	30.V. 1990 г.	Березняк черничный	53	Контроль	0	8,0	12,1
				Выборочная	35	12,6	19,0
				Выборочная	50	34,3	51,7
				Выборочная	70	57,9	87,3
				Открытое место	100	66,3	100,0
5	5.VI. 2001 г.	Березняк черничный	59	Контроль	0	8,8	11,6
				Выборочная	52	35,6	47,5
				Открытое место	100	75,9	100,0

Анализ данных табл. 1 показывает, что максимальное количество солнечной радиации подрост ели получает в 13-летнем березняке черничного типа леса (около 65 % от полной). Такая освещенность соответствует необходимому минимуму для его нормального развития [1, 29, 33, 32]. После проведения в березняке рубок ухода в виде осветления интенсивностью 78 % освещенность под его пологом стала соответствовать почти полной. Минимальное количество света еловый подрост получает в ельниках черничных, не более 14 % от полного освещения, которого ему явно не хватает для выживания и осуществления ростовых процессов [28, 29].

После проведения в 127-летнем ельнике выборочной рубки интенсивностью 48 % поступление солнечной радиации под его полог возросло до 25 % от полной и достигло уровня, близкого к необходимому для нормального роста подрост ели. В 53- и 59-летних березняках черничных и в осушаемом сосняке сфагновом освещенность под пологом также невысокая и не соответствует необходимому минимуму для ели. Удаление в процессе рубки 35 % запаса в 53-летнем березняке так же практически не способствовало нарастанию освещенности под его пологом, тогда как при вырубке 50 % запаса освещенность стала соответствовать необходимой норме для подрост ели.

Первый опыт по оттоку ^{14}C -ассимилятов у подрост ели нами был поставлен 20.VI.1988 г. в 127-летнем ельнике черничного типа леса на Крайнем

Севере (мастерский участок «Воджером» Луковецкого участкового лесничества). Состав древостоя 8Е1Б1Ос, высота ели 15,7 м, полнота 0,79. Древостой представлял собой подготовленный для рубки участок, освобожденный от валежа и сухостоя. За 2 года до постановки опыта на площади 17 га была проведена выборочная рубка (48 % по запасу и 23 % по числу стволов) путем равномерной вырубki крупномерных деревьев с применением многооперационной лесоповалочно-трелевочной машины канадской фирмы «Кёринг». Освещенность до рубки – 13,2 % от полной, после рубки – 25 %. У подростa ели средней высоты 4 верхние мутовки были подкормлены радиоуглекислотой. Во время подготовки опыта была переменная облачность, дневные температуры колебались от 13 до 16 °С. Результаты опыта приведены в табл. 2.

Таблица 2

Влияние выборочной рубки на скорость накопления и оттока ¹⁴С-ассимилятов у подростa ели в 127-летнем ельнике черничном (радиоактивность $R \cdot 10^3$, имп./мин на 1 г абс. сухой массы)

Объект исследования	Контрольный древостой				Участок древостоя с рубкой			
	Время после экспозиции							
	0,5 ч	24 ч	8 сут	72 сут	0,5 ч	24 ч	8 сут	72 сут
Хвоя:								
1-го года	8,8	24,2	62,4	26,2	27,3	51,9	66,9	19,8
2-го года	52,3	44,1	20,9	5,6	78,9	50,2	19,5	4,0
3-го года	41,5	32,0	20,3	5,1	69,8	50,9	23,3	4,8
4-го года	24,2	19,8	13,5	3,4	46,6	31,7	17,4	2,9
<i>Всего</i>	126,8	120,1	116,7	40,3	222,6	184,7	127,1	31,5
Корни	0	0	0,4	1,3	0	1,3	2,2	0,5

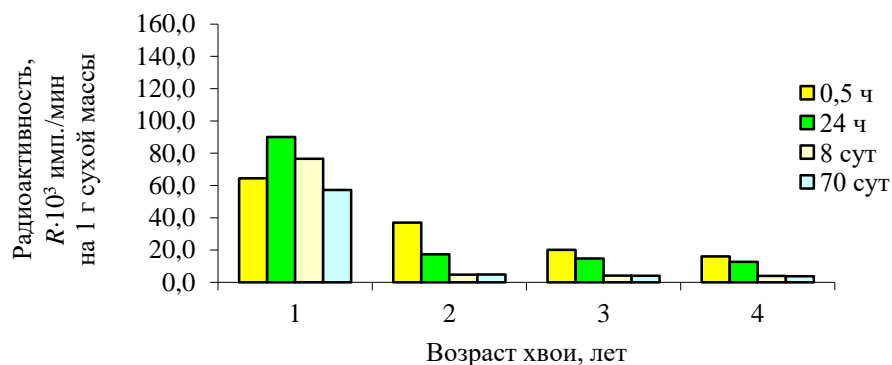
Радиохимический анализ показал, что самые высокие интенсивность фотосинтеза и скорость передвижения ассимилятов у подростa ели были зафиксированы на разреженных участках. За время подкормки в контрольном древостое в расчете на 1 г сухого вещества в процессе фотосинтеза у подростa 1–4-летней хвоей из радиоактивной смеси замкнутой системы было ассимилировано $126,8 \cdot 10^3$ имп./мин, на участке, пройденном рубкой, – $222,6 \cdot 10^3$ имп./мин, или в 1,8 раза больше [11]. Больше всего радиоуглеродных соединений на обоих участках было накоплено хвоей 2-го года вегетации: в контрольном древостое – $52,3 \cdot 10^3$ имп./мин, на участке с рубкой – $78,9 \cdot 10^3$ имп./мин; несколько меньше 3-летней хвоей. Хвоей 4-го года вегетации радиоактивных соединений в контрольном древостое было ассимилировано в 2 раза меньше, чем 2-летней хвоей, что, вероятно, связано с началом ее отмирания. Молодая хвоя к началу опыта была еще не полностью сформирована. За время подкормки ею было ассимилировано в 3–5 раз меньше радиоуглерода, чем хвоей 2-го года вегетации.

Известно, что фактическая реализация возможностей ассимиляционного аппарата прежде всего определяется потребностями морфологических процессов целого растения [10]. В нашем опыте после окончания подкормки у подростa началось активное перемещение ассимилированного ¹⁴С из места его производства (хвоя прошлых лет) в органы потребления (в молодую хвою, ствол, корни). Из общего количества ассимилированных 2–4-летней хвоей $126,8 \cdot 10^3$ имп./мин за первые сутки суммарно по системе ближнего (по флоэме листа)

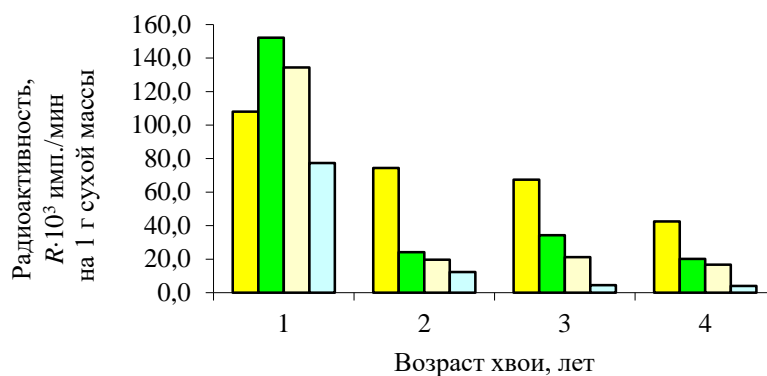
и дальнего (по ситовидным трубкам) транспорта в потребляющие органы дерева оттекло в контроле $37,5 \cdot 10^3$ имп./мин, на участке с рубкой – $88,4 \cdot 10^3$ имп./мин. За это время часть ассимилятов растениями была израсходована в процессе дыхательного метаболизма. Принимая во внимание, что ассимиляты (сахара) во флоэме и ситовитных трубках передвигаются со скоростью 40...150 см/ч [19, 27], можно сделать вывод, что на участке с рубкой у подроста процесс транспорта радионуклидов протекает более активно, чем в контрольном древостое при явном дефиците в нем света. За 8 сут из общего количества ассимилированных радиоактивных соединений на контрольном участке древостоя подростом на нужды отдельных органов было израсходовано $117,3 \cdot 10^3$ имп./мин, на опытном участке – $176,9 \cdot 10^3$ имп./мин. В молодую хвою поступило: в контроле – $53,6 \cdot 10^3$ имп./мин, на участке с рубкой – $39,6 \cdot 10^3$ имп./мин, в корни оттекло соответственно $0,4 \cdot 10^3$ и $2,2 \cdot 10^3$ имп./мин. Из оставшегося количества транспортируемых радионуклидов небольшая их часть была израсходована растениями на поддержание ^{14}C -дыхания, другая – на процессы ксилогенеза и задержалась в транспортных путях. Таким образом, после проведения в ельниках черничных типов леса выборочных рубок формирование нового фотосинтетического аппарата у подпологовой ели значительно ускоряется. Это должно способствовать более раннему переходу его на самостоятельное углеродное питание. Наблюдающееся в опыте ускоренное поступление ассимилятов в корневую систему дерева привело к повышению ее работоспособности и роста. Об этом свидетельствуют как наши [9, 12, 18], так и полученные другими авторами [10, 11, 31] данные.

Известно, что часть поступивших в корни ассимилятов после их метаболизации вновь возвращается в виде корневых метаболитов в надземную часть дерева, где используется для синтеза сложных органических соединений. На прореженных участках ельника этот процесс у подроста происходит более активно, чем в контроле, и ассимиляты в виде корневых метаболитов раньше, чем в неухоженной части древостоя, возвращаются в надземную часть дерева (табл. 2). Через 72 сут в 1–4-летней хвое молодой ели на контрольном участке сохранилось $40,3 \cdot 10^3$ имп./мин, на участке, пройденном рубкой, – $31,5 \cdot 10^3$ имп./мин, в корнях – соответственно $1,3 \cdot 10^3$ и $0,5 \cdot 10^3$ имп./мин. Следовательно, при проведении выборочных рубок в ельниках черничных типов лесорастительных условий подрост, имея более высокие физиологические показатели по сравнению с контролем, должен расти активнее и отличаться от него повышенной жизнеспособностью. Проведенные замеры показали, через 6 лет после выборочной рубки среднепериодический прирост верхушечного побега у среднего подроста ели в контроле составлял $3,4 \pm 0,5$ см, на участке с рубкой – $5,3 \pm 0,7$ см, через 10 лет – соответственно $3,3 \pm 0,5$ и $6,7 \pm 1,0$ см.

Второй опыт по оттоку ^{14}C , поставленный 02.VII.2003 г. у подроста ели (подрост сосны отсутствовал) в 52-летнем сосняке кустарничково-сфагновом, осушаемом посредством мелкой мелиорации, подтвердил ранее полученные данные о положительном влиянии рубок на скорость фотосинтеза и оттока ^{14}C -ассимилятов у подроста ели [11, 15, 16, 18]. Согласно данным радиометрического анализа хвои, в период подкормки (0,5 ч) побегов радиоуглекислотой у контрольных растений 1–4-летней хвоей было ассимилировано $137,70 \cdot 10^3$ имп./мин, на участке с рубками ухода – $287,34 \cdot 10^3$ имп./мин, или в 2 раза больше. Хвоей текущего года таких соединений было ассимилировано соответственно $37,0 \cdot 10^3$ и $74,4 \cdot 10^3$ имп./мин., хвоей 2-го года – в 1,2–2 раза меньше, чем 1-летней хвоей, а хвоей 3-го и 4-го годов в 2–4 раза меньше, чем 1–2-летней хвоей (см. рисунок) [11].



a



б

Влияние рубок ухода на скорость оттока ^{14}C -ассимилятов у подростка ели в 52-летнем кустарничково-сфагновом сосняке, осушаемом мелкой мелиорацией: *a* – контроль; *б* – участок с рубками ухода

The effect from improvement thinning on the outflow rate of ^{14}C -assimilates in spruce undergrowth in a 52-year-old suffruticose bog moss pine forest drained by fine amelioration: *a* – control; *б* – site with improvement thinning

Несмотря на высокие темпы фотосинтеза формирование нового ассимиляционного аппарата у подростка ели в этом древостое к началу июля еще не закончилось. Об этом свидетельствует дальнейшее повышение его радиоактивности уже после окончания подкормки.

Спустя сутки радиоактивность молодой хвои дополнительно увеличилась еще на 34...53 %, причем особенно значительно в контроле. Радиоактивность хвои старших возрастов в результате оттока из нее ассимилятов за это время уменьшилась в 3 раза. Согласно полученным данным, молодая хвоя на участке с рубками ухода, достигнув к 10 июля половины своего размера, полностью перешла на самостоятельное углеродное питание и стала активным донором ассимилятов для дерева. К этому сроку ее радиоактивность уже уменьшилась на 15 %. В контроле переход молодой хвои на самостоятельное углеродное питание произошел только к 21 июля. Через 2 месяца остаточная радиоактивность хвои 1-го года у подростка в контроле составляла 49 %, 2–4-го годов – около 14 %, у опытных растений – соответственно 33 и 7 %. Наблюдаемая через 70 сут достаточно высокая радиоактивность молодой хвои могла, видимо, явиться результатом закрепления радионуклидов в конституционных структурах ее

клеточных стенок (в клетчатке). Это обстоятельство могло удерживать радиоактивные соединения от их транспорта. Такое подтверждение мы находим и в других работах [31].

Известно, что фактическая реализация возможностей ассимиляционного аппарата определяется прежде всего потребностями в его продукции морфологических процессов целого растения [10]. В нашем опыте после завершения подкормки накопившиеся в хвое в результате фотосинтеза ассимиляты, в силу их высокой лабильности, достаточно быстро начали транспортироваться к местам их потребления. Часть из них при этом была израсходована при поддержании ^{14}C -дыхания для выработки энергии на осуществление физиологических и ростовых процессов, другая часть поступила в зоны потребления (молодую хвою, ствол, корни). Рубки ухода в молодом сосновом насаждении значительно усилили и ускорили эти процессы у молодой ели. Наиболее активно отток ассимилятов у подростка осуществлялся на участке с рубками ухода. За первые сутки в контроле из 2–4-летней хвои в другие органы оттекло $28,3 \cdot 10^3$ имп./мин, у опытных растений – $103,7 \cdot 10^3$ имп./мин, или в 3 раза больше. Часть ассимилятов за это время поступила в молодую хвою, где использовалась на формирование нового фотосинтетического аппарата, другая часть оттекла в ствол и корни и пошла на ^{14}C -дыхательный метаболизм. В течение суток из общего количества транспортируемых ассимилятов в молодую хвою у контрольных растений дополнительно поступило $25,6 \cdot 10^3$ имп./мин, у опытных растений – $44,2 \cdot 10^3$ имп./мин, или соответственно 52 и 41 % [11]. Через 8 сут в результате оттока суммарная радиоактивность хвои у подкормленных радиоуглекислотой мутовок в контроле уменьшилась на 35 %, у опытных растений – на 71 %. За этот период у подростка в мелкие и проводящие корни на контрольном участке древостоя суммарно поступило $0,20 \cdot 10^3$ имп./мин, на участке с рубкой – $2,21 \cdot 10^3$ имп./мин. Спустя 70 сут после подкормки остаточная радиоактивность корней у опытных растений составляла $1,1 \cdot 10^3$ имп./мин, у контрольных растений – $1,35 \cdot 10^3$ имп./мин (табл. 3).

Таблица 3

Влияние рубок ухода на распределение ^{14}C у подростка ели в осушаемом 52-летнем сосняке кустарничково-сфагновом ($R \cdot 10^3$, имп./мин на 1 г абс. сухого вещества)

Объект исследования	Контроль			Опыт		
	Время после экспозиции, сут					
	1	8	70	1	8	70
Корни:						
мелкие	Не опр.	0,15	0,96	Не опр.	1,63	0,81
проводящие	Не опр.	0,05	0,39	Не опр.	0,58	0,29
Кора	0,23	0,40	2,90	0,16	0,80	4,32
Древесина	0,18	0,63	5,18	0,14	1,16	16,10

За первые сутки в ствол контрольных и опытных елей поступило примерно равное количество радиоуглеродных соединений. В проводящих путях ствола (кора, древесина) спустя 8 сут у контрольных растений находилось $1,03 \cdot 10^3$ имп./мин, у опытных растений – $1,96 \cdot 10^3$ имп./мин, к периоду окончания опыта – соответственно 8,08 и $20,42 \cdot 10^3$ имп./мин, т. е. у опытных елочек таких соединений было почти в 3 раза больше [11]. Можно полагать, что высокое

накопление радиоактивных соединений в древесине ствола у опытных растений в августе могло быть обусловлено активными ростовыми процессами в результате ксилогенеза, связанных с формированием нового увеличенного годовичного кольца и закреплением радиоуглеродных соединений в конституционных структурах его клеточных стенок [11]. Эти данные показывают, что рубки ухода в осушаемых сфагновых сосняках при достаточной норме осушения у молодой ели значительно ускоряют не только формирование нового ассимиляционного аппарата и освобождение его от накопившихся продуктов фотосинтеза, но и снабжение ими активно работающих меристем – молодой хвои, корневой системы, камбия.

Третий опыт был заложен 30.V.1990 г. в 53-летнем березняке черничного типа, IV класса бонитета со вторым ярусом и подростом ели. В результате выявлены высокая интенсивность фотосинтеза, ускоренный постфотосинтетический отток из хвои и распределение по органам ^{14}C -ассимилятов у подростка ели на участках с выборочной рубкой [10]. Данный древостой произрастает на слабоподзоленной легкосуглинистой почве. Состав древостоя первого яруса 7Б3Ос+С, второго 10Е. Высота березы – 14,8 м, осины – 15,2 м; диаметр – соответственно 12,1 и 14,1 см. Подрост представлен елью – 3,6 тыс. экз. на 1 га. На площади 12 га в осенне-зимний период проведена равномерно-постепенная опытная рубка путем равномерной вырубki лиственных пород. Сохранность подростка после рубки 76...90 %. Сомкнутость полога при полном облиствении березы и осины на контрольной секции составляла 0,9–1,0. На участке было подготовлено 4 секции с интенсивностью рубки по запасу 35, 50, 70 % с полнотой 0,7; 0,5 и 0,2 соответственно и контрольная. Площадь каждой секции – 0,4 га, ширина – 35...40 м, длина – 100...110 м. Состояние подростка после рубки хорошее и удовлетворительное. Подкормка радиоуглекислотой верхних мутовок проведена 30 мая перед началом вегетации растений [10].

Данные радиохимического анализа показали, что снижение полноты березового насаждения после выборочной рубки и увеличение в результате этого освещенности у подростка ели положительно сказалось на скорости накопления и постфотосинтетического оттока ассимилятов (табл. 4).

Измерение радиоактивности хвои, взятой с подкормленных мутовок сразу после экспонирования их в токе радиоактивной углекислоты (30.V), подтвердило, что в это время вся масса радиоуглерода у подростка в спелом березняке и на участках с выборочной рубкой находилась в хвое подкормленных мутовок. Всего за время подкормки 1–3-летней хвоей в контроле было ассимилировано $53,2 \cdot 10^3$ имп./мин, у опытных елочек – в 1,5–2 раза больше (от $82 \cdot 10^3$ до $116,3 \cdot 10^3$ имп./мин) [10]. Максимальное количество радионуклидных соединений было ассимилировано хвоей 2-го года вегетации – соответственно $27,9 \cdot 10^3$ и $43,8...61,2 \cdot 10^3$ имп./мин; 3-летней хвоей за время фотосинтеза было поглощено на 8...9 % их меньше, чем 2-летней хвоей. Молодые побеги у подростка ели на всех участках к началу подкормки оставались недостаточно развитыми, хвоя на них была небольшой, имела бледнозеленый вид, указывающий на низкое содержание в ней фотосинтетических пигментов и слабый фотосинтез [9]. У контрольных растений за время подкормки (0,5 ч) этой хвоей из радиоактивной смеси в замкнутой системе было ассимилировано $0,9 \cdot 10^3$, у опытных – $(2,2...5,0) \cdot 10^3$ имп./мин [10].

Таблица 4

Влияние интенсивности рубки на отток и распределение ^{14}C -ассимилятов у среднего подростка ели в 53-летнем березняке черничном через 5 лет после постепенной рубки ($R \cdot 10^3$, имп./мин на 1 г абс. сухой массы)

Объект исследования	Опыт с интенсивностью рубки, %																													
	Контроль							35							50							70								
	Время от введения в дерево ^{14}C							Время от введения в дерево ^{14}C							Время от введения в дерево ^{14}C							Время от введения в дерево ^{14}C								
	0,5 ч	24 ч	8 сут	70 сут	0,5 ч	24 ч	8 сут	70 сут	0,5 ч	24 ч	8 сут	70 сут	0,5 ч	24 ч	8 сут	70 сут	0,5 ч	24 ч	8 сут	70 сут	0,5 ч	24 ч	8 сут	70 сут	0,5 ч	24 ч	8 сут	70 сут		
Хвоя:	0,9	1,0	118,4	38,2	2,2	1,9	99,1	9,7	5,0	5,2	83,3	10,9	4,9	4,1	77,5	18,8	27,9	26,9	18,0	5,8	43,8	19,7	2,5	56,9	21,5	61,2	60,1	26,0	2,4	
1-го года	24,4	19,9	12,5	3,6	36,1	35,4	12,1	1,8	50,9	40,3	7,2	1,9	50,2	43,9	7,9	1,8	0	0,1	0,1	0,5	0	0,4	0,4	0,2	0	0,3	0,4	0,4	0,4	
2-го года	0	0,2	0,3	0,5	0	0,4	0,6	0,7	0	0,8	1,0	0,9	0	0,8	1,0	0,8	0	0,2	0,3	0,5	0	0,4	0,6	0,7	0	0,8	1,0	0,8	0,8	
3-го года	0	0	0,8	2,2	0	0,2	1,2	0,7	0	0,4	0,6	0,7	0	0,4	0,6	1,5	0,9	0	0,4	0,4	0	0,4	0,4	0	0,4	1,4	0,8	0,8		
Кора																														
Луб																														
Корни																														

Суммарное количество радионуклидных соединений, ассимилированных 2–3-летней хвоей, на секции с вырубкой 50 % запаса было примерно таким же, как и на секции, где было вырублено 70 % запаса ($107,8 \cdot 10^3$ и $114,4 \cdot 10^3$ имп./мин). На участке с 35 %-й интенсивностью рубки у подростка этими возрастами хвои было ассимилировано $79,9 \cdot 10^3$ имп./мин, или на 46 % меньше, чем на секциях с 50- и 70 %-й интенсивностью рубки. После окончания подкормки из 2–3-летней хвои начался активный отток ассимилятов в зоны их потребления (в молодую хвою, ствол, корни). За первые сутки радиоактивность молодой хвои выросла: у контрольных растений – в 9 раз (от $0,9 \cdot 10^3$ до $8,1 \cdot 10^3$ имп./мин), у опытных растений – в 5 раз. За 8 сут из 2–3-летней хвои в эту хвою дополнительно поступило в контроле $117,5 \cdot 10^3$ имп./мин [11], на секциях с рубкой (35, 50 и 70 %) – соответственно $96,9 \cdot 10^3$; $78,3 \cdot 10^3$ и $72,6 \cdot 10^3$ имп./мин, что увеличило ее радиоактивность в 130, 44, 16 и 15 раз. Наблюдаемое ограниченное поступление радионуклидов в молодую хвою на участках с рубкой по сравнению с контролем объясняется ускоренным развитием ее на интенсивно разреженных секциях к этому сроку и значительной задержкой формирования ее в контроле и на секции с 35 %-й интенсивностью рубки. Через 2 мес остаточная суммарная радиоактивность 1–3-летней хвои в контроле и на опытных секциях (35, 50 и 70 %) составляла соответственно $47,6 \cdot 10^3$; $14 \cdot 10^3$; $15 \cdot 10^3$ и $23 \cdot 10^3$ имп./мин [10]. Максимальной радиоактивностью к этому сроку обладала молодая хвоя. Ее радиоактивность за период с 6 июня по 10 августа в контроле уменьшилась в 3 раза, на опытных секциях (35, 50, 70 %) в 10, 8 и 4 раза соответственно. Более высоким содержанием радионуклидов у опытных елочек отличались также кора и луб [11].

В корнях опытных растений радиуглеродные соединения появились уже через сутки после окончания подкормки, у контрольных растений они обозначились значительно позднее, чем у опытных. Обратный возврат корневых радиометаболитов из корней в надземные органы растений наиболее

активно происходил также на участках с рубками. Интенсивный фотосинтез, быстрое освобождение листьев от продуктов фотосинтеза у подпологовой ели на участках с рубкой способствовали ее ускоренному росту. Через 5 лет после выборочной рубки прирост верхушечных побегов у подростка по отношению к контролю и дорубочному периоду увеличился в зависимости от интенсивности рубки в 1,2–1,8 раза, а через 8 лет – в 1,3–2,7 раза (до 5,9...10,4 см). Наши опыты в 59-летнем березняке показали, что ширина годичного слоя у подростка ели через 5 лет после выборочной рубки была $(0,41 \pm 0,02)$ мм, на участке с вырубкой 52 % запаса – $(0,61 \pm 0,03)$ мм. Корреляционная связь оказалась достаточно устойчивой и тесной ($r = 0,76 \pm 0,017$) [10, 11].

Активизация фотосинтеза и транспорта ассимилятов в корни и другие потребляющие органы у подпологовой ели на участках с выборочной рубкой наблюдалась нами в 59-летнем березняке черничном, а также в 13-летнем березняке по сравнению со 160-летним ельником [9, 10, 11, 15]. Низкий фотосинтез, задержка выхода ассимилятов из фотосинтезирующей клетки, ограниченный объем поступления их в работающие меристемы на слабо освещенных участках у подростка ели негативно влияли на фотосинтез и работу корней. Так, в ненарушенных рубкой насаждениях интенсивность фотосинтеза у подростка была в 2 раза ниже, а дыхание корней в 1,5 раза слабее, чем в разреженных секциях [10, 11, 17]. Многие отечественные и зарубежные авторы, изучавшие динамику оттока и распределения ассимилятов у растений, также указывают на стимулирующее действие света и тепла на эти процессы, на усиление работы надземных и подземных органов под действием этих экологических факторов [12, 15, 19, 20, 34].

Заключение

Подтверждено наличие причинно-следственной линейной связи для подростка ели между интенсивностью рубки в разных типах северных фитоценозов и соответствующей скоростью фотосинтеза и оттока ^{14}C -ассимилятов. Показано, что выборочные рубки и рубки ухода в северных древостоях у подпологовой ели значительно ускоряют сроки формирования нового ассимиляционного аппарата, его освобождение от продуктов фотосинтеза, обеспечивая быстрое снабжение энергетическим материалом его активно работающие меристемы и повышая жизнеспособность и ростовые процессы. Установлено, что высокая интенсивность рубки (70 %), как и недостаточная, у подростка ели снижает интенсивность фотосинтеза, вызывает задержку выхода его продуктов из ассимилирующей клетки и поступление в зоны потребления. Сравнение полученных в разных типах леса результатов между собой показало, что при одинаковой интенсивности выборочные рубки для подростка ели в березняках черничных обеспечивают более высокий физиологический и лесоводственный эффекты, чем в ельниках, что, видимо, объясняется разным почвенным плодородием сравниваемых насаждений и различной ажурностью крон ели и березы, своеобразно удерживающих световой поток, поступающий под полог.

Отмечаемое в работе существование корреляции между скоростью фотосинтеза, оттока ассимилятов и скоростью роста верхушечных побегов дает возможность у подростка ели достаточно быстро (уже через 1–2 года после рубки) отслеживать уровень отзывчивости его фотосинтезирующих органов, прежде всего листьев, а также корневой системы на характер действия проводимых рубок. При этом не надо дожидаться получения конечного результата в виде

прироста побегов, который обычно наступает не раньше чем через 3–5 лет после рубки. Следовательно, такой важный физиологический параметр, как интенсивность накопления и оттока ассимилятов, позволяет рассматривать его в качестве перспективного фактора для получения ускоренных и качественных оценок эффективности не только выборочных рубок и рубок ухода для хвойного подроста, но и других лесохозяйственных мероприятий (осушения, внесения удобрений и др.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алексеев В.А.* Световой режим леса. Л.: Наука, 1975. 227 с.
2. *Андреева Т.Ф., Маевская С.Н., Воеводская С.Ю.* Взаимосвязь фотосинтеза, азотного обмена в различных условиях фосфорного и азотного питания растений горчицы // Физиология растений. 1992. Т. 39, вып. 6. С. 680–686.
3. *Беляева Н.В., Грязькин А.В., Гуталь М., Калинин П.М.* Влияние технологии несплошных рубок и состава материнского древостоя на успешность возобновления ели // Лесн. журн. 2013. № 5. С. 39–46. (Изв. высш. учеб. заведений).
4. *Беляева Н.В., Грязькин А.В., Казн И.А.* Влияние выборочных рубок на развитие нижних ярусов растительности // Вестн. МГУЛ–Лесн. вестн. 2012. № 3. С. 34–41.
5. *Веретенников А.В., Кузьмин Ю.И.* Транспорт, распределение и потребление ^{14}C -ассимилятов у сосны обыкновенной при различном водном режиме торфяной почвы // Лесоведение. 1977. № 3. С. 34–41.
6. *Вознесенский В.Л., Заленский О.В., Семихатова О.А.* Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 305 с.
7. *Григорьев А.А.* Оценка состояния подроста ели под пологом древостоев в разных типах леса // Изв. СПбЛТА. 2008. № 183. С. 7–13.
8. *Зарубина Л.В.* Состояние естественного возобновления ели в мелколиственных лесах на Севере России // Лесн. журн. 2016 . № 3. С. 52–65. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.3.52
9. *Зарубина Л.В., Коновалов В.Н.* Влияние рубок на фотосинтез и отток ^{14}C -ассимилятов у подроста ели в березняках черничных // Вестн. Помор. ун-та. Сер.: Естеств. науки. 2011. № 3. С. 49–54.
10. *Зарубина Л.В., Коновалов В.Н.* Эколого-физиологические особенности ели в березняках черничных: моногр. Архангельск: САФУ, 2014. 378 с.
11. *Зарубина Л.В., Коновалов В.Н.* Эколого-биологические особенности ели в северотаежных фитоценозах (состояние, антропогенное влияние): моногр. Архангельск: САФУ, 2015. 186 с.
12. *Зарубина Л.В., Коновалов В.Н., Феклистов П.А., Клевцов Д.Н.* Динамика дыхания корней сосны и ели в северотаежных фитоценозах // Вестн. Сев. (Арктич.) федер. ун-та. Сер.: Естеств. науки. 2014. № 2. С. 52–60.
13. *Кириций Д.А., Франтийчук В.В., Стасик О.О.* Содержание растворимых углеводов и старение флагового листа пшеницы при экспериментальном блокировании оттока ассимилятов // Физиология растений и генетика. 2015. Т. 47, № 2. С. 136–146.
14. *Климов С.В., Трунова Т.И., Мокроносоев А.Т.* Механизм адаптации растений к неблагоприятным условиям окружающей среды через изменение донорно-акцепторных отношений // Физиология растений. 1990. Т. 37, вып. 5. С. 1024–1035.
15. *Коновалов В.Н., Зарубина Л.В.* Эколого-физиологические особенности хвойных на осушаемых землях: моногр. Архангельск: САФУ, 2010. 295 с.
16. *Коновалов В.Н., Зарубина Л.В.* Эколого-физиологические особенности хвойных на удобренных почвах: моногр. Архангельск: САФУ, 2011. 338 с.

17. Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Оценка жизнеспособности ели в березняке черничном в процессе его возрастного развития // Лесн. журн. 2016. № 5. С. 44–60. (Изв. высш. учеб. заведений). DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.5.44
18. Коновалов В.Н., Тараканов А.М., Зарубина Л.В. Влияние рубок ухода на отток ^{14}C -ассимилятов у подростка ели на осушаемых землях // Наука – северному региону: сб. науч. тр. Архангельск: АГТУ, 2010. Вып. 83. С. 10–15.
19. Курсанов А.Л. Эндогенная регуляция транспорта ассимилятов и донорно-акцепторные отношения у растений // Физиология растений. 1984. Т. 31, вып. 3. С. 579–595.
20. Малкина И.С. Газообмен и образование ассимилятов в разновозрастной хвое сосны обыкновенной // Лесоведение. 1984. № 6. С. 29–33.
21. Мельников Е.С., Беляева Н.В. Функциональные изменения в лесном биогеоценозе после комплексного ухода за лесом // Лесоведение. 2008. № 6. С. 22–29.
22. Мокронос А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 194 с.
23. 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.
24. Судачкова Н.Е., Милютин И.Л., Романова Л.И. Биохимическая адаптация хвойных к стрессовым условиям Сибири. Новосибирск: Акад. изд-во «ГЕО», 2012. 178 с.
25. Судницына 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. Судницына Т.Н., Озрина Р.Д. Особенности азотного и углеродного питания подростка ели при адаптации его к условиям вырубki // Лесоведение. 1983. № 4. С. 19–30.
27. Тарчевский И.А. Основы фотосинтеза: учеб. пос. М.: Высш. шк., 1977. 254 с.
28. Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 215 с.
29. Цельникер Ю.Л. Влияние интенсивности света на параметры структуры кроны ели // Лесоведение. 1995. № 5. С. 73–78.
30. Чиков В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М.: Наука, 1987. 186 с.
31. Юшков В.И., Завьялова Н.С. Структура и функция ассимиляционного аппарата молодых растений кедрa сибирского при разных световых режимах // Экология. 1988. № 4. С. 18–24.
32. Lieffers V.J., Messier C., Stadt K.J., Gendron F., Comeau P.G. Predicting and Managing Light in the Understory of Boreal Forests // Canadian Journal of Forest Research. 1999. Vol. 29, no. 6. Pp. 796–811. DOI: 10.1139/x98-165
33. Lieffers V.J., Stadt K.J. Growth of Understory *Piceaglauca*, *Calamagrostiscanadensis*, and *Epilobiumangustifolium* in Relation to Overstory Light Transmission // Canadian Journal of Forest Research. 1994. Vol. 24, no. 6. Pp. 1193–1198. DOI: 10.1139/x94-157
34. Sirois D.L., Cooper G.R. The Influence of Light, Temperature and Atmospheric CO_2 Concentration on Rate of Apparent Photosynthesis of a Mature Apple Tree // Bull. Agr. Exp. Stat. Univ. Me. 1964. Vol. 626. Pp. 1–36.

UDC 630*221.045

DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.2.40

Outflow and Distribution of Spruce ¹⁴C-Assimilates after Selective Felling in the Northern Taiga Phytocenosis*V.N. Konovalov¹, Doctor of Agricultural Sciences, Professor**L.V. Zarubina², Doctor of Agricultural Sciences, Professor*¹Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov, Naberezhnaya Severnoy Dviny, 17, Arkhangelsk, 163002, Russian Federation;

e-mail: v.konovalov@narfu.ru

²Vologda State Dairy Farming Academy named after N.V. Vereshchagin, ul. Schmidta, 2, Molochnoe, Vologda, 160555, Russian Federation; e-mail: Liliya270975@yandex.ru

The problem of increasing productivity of northern forests can be positively solved by rational felling system. Physiological methods of research used in forestry and, first of all, the study of tree donor-acceptor interrelations allow us to get the necessary information about the rational felling system effectiveness before the shoot increment. Over the years the effect from final felling and improvement thinning on the rate of photosynthesis, accumulation, outflow and movement of ¹⁴C-assimilates in uneven spruce undergrowth needles had been studied. Needle samples were taken from the uneven-aged forest stands of different composition growing in the soils of different mechanical composition. This was done in order to speed up getting the relevant information about chosen felling system. The study objects were suffruticose bog moss pine forest with spruce undergrowth drained by fine amelioration, spruce and birch forests of bilberry forest types with varying thinning intensity. It was found that under the canopy of mature stands illumination does not exceed 8–12 % of open space and is not biologically normal for spruce. Due to the lack of light, intensity of photosynthesis in spruce undergrowth decreases; donor-acceptor interrelations between the above ground and underground systems are disturbed; the root system operation is disordered; the formation of assimilation apparatus is delayed. Selective felling and improvement thinning intensify root system and assimilation apparatus operation through increasing the flow of sunlight and heat under the canopy; enhance donor-acceptor interrelations; accelerate the release of the assimilation apparatus from photosynthesis products and its transition to the independent carbon nutrition; favorably affect the growth processes. High intensity of the first felling (up to 70 %) of spruce undergrowth, as well as its absence, adversely affects the listed processes. It has been established that physiological methods of research used in forestry and, first of all, the study of tree donor-acceptor interrelations allow us to get the necessary information about the effectiveness of selected measure before the shoot increment.

For citation: Konovalov V.N., Zarubina L.V. Outflow and Distribution of Spruce ¹⁴C-Assimilates after Selective Felling in the Northern Taiga Phytocenosis. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2019, no. 2, pp. 40–55. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2019.2.40

Keywords: spruce, bog moss pine forest, uneven-aged bilberry birch forests, thinning intensity, illumination, photosynthesis, outflow of ¹⁴C-assimilates, donor-acceptor interrelations.

REFERENCES

1. Alekseyev V.A. *Light Mode of Forest*. Leningrad, Nauka Publ., 1975. 227 p.
2. Andreyeva T.F., Mayevskaya S.N., Voyevodskaya S.Yu. Relationship between Photosynthesis and Nitrogen Fixation under Different Conditions of Phosphorous and Nitrogenous Nutrition of Mustard Plants. *Fiziologiya rasteniy*, 1992, vol. 39, iss. 6, pp. 680–686.

3. Belyaeva N.V., Gryazkin A.V., Gutal M., Kalinsky P.M. Influence of Partial Cutting Technology and Composition of Parent Stand on Spruce Regeneration. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2013, no. 5, pp. 39–46.
4. Belyaeva N.V., Gryazkin A.V., Kazi I.A. Influence of Selective Thinning on Development of Vegetation Understorey. *Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoy Vestnik* [Forestry Bulletin], 2012, no. 3, pp. 34–41.
5. Veretennikov A.V., Kuz'min Yu.I. Transport, Distribution and Consumption of ^{14}C -Assimilates from Scots Pine at Different Water Regime of Peat Soil. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1977, no. 3, pp. 34–41.
6. Voznesenskiy V.L., Zalenskiy O.V., Semikhatova O.A. *Research Methods for Photosynthesis and Plant Respiration*. Moscow, Nauka Publ., 1965. 305 p.
7. Grigor'yeva A.A. Assessment of Spruce Undergrowth under the Canopy of Stands in Different Forest Types. *Izvestia Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii*, 2008, no. 183, pp. 7–13.
8. Zarubina L.V. Natural Regeneration of Spruce in the Small-Leaved Forests in the North of Russia. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2016, no. 3, pp. 52–65. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.3.52
9. Zarubina L.V., Konovalov V.N. Influence of Forest Felling on Photosynthesis and ^{14}C -Otosynthates Discharge in Spruce Understorey of Blueberry Birch Forests. *Vestnik Pomorskogo universiteta. Seriya: Estestvennyye nauki*, 2011, no. 3, pp. 49–54.
10. Zarubina L.V., Konovalov V.N. *Ecological and Physiological Features of Spruce in Bilberry Birch Forests: Monography*. Arkhangelsk, NArFU Publ., 2014. 378 p.
11. Zarubina L.V., Konovalov V.N. *Ecological and Biological Features of Spruce in the Northern Taiga Phytocenosis (State and Anthropogenic Influence): Monography*. Arkhangelsk, NArFU Publ., 2015. 186 p.
12. Zarubina L.V., Konovalov V.N., Feklistov P.A., Klevtsov D.N. Dynamics of Root Respiration in Pine and Spruce Trees of Northern Taiga Plant Communities. *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Seriya: Estestvennyye nauki*, 2014, no. 2, pp. 52–60.
13. Kiriziy D.A., Frantiychuk V.V., Stasik O.O. Content of Soluble Carbohydrates and Senescence of Wheat Flag Leaf Induced by Experimental Assimilates Outflow Interruption. *Fiziologiya rasteniy i genetika* [Plant Physiology and Genetics], 2015, vol. 47, no. 2, pp. 136–146.
14. Klimov S.V., Trunova T.I., Mokronosov A.T. The Mechanism of Plant Adaptation to Adverse Environmental Conditions by Changing the Donor-Acceptor Relations. *Fiziologiya rasteniy*, 1990, vol. 37, iss. 5, pp. 1024–1035.
15. Konovalov V.N., Zarubina L.V. *Ecological and Physiological Features of Conifers on Drained Lands: Monography*. Arkhangelsk, NArFU Publ., 2010. 295 p.
16. Konovalov V.N., Zarubina L.V. *Ecological and Physiological Features of Conifers on Fertilized Soils: Monography*. Arkhangelsk, NArFU Publ., 2011. 338 p.
17. Konovalov V.N., Zarubina L.V. Viability Evaluation of Spruce in a Bilberry Birch Forest in the Process of Its Developmental Age. *Lesnoy Zhurnal* [Forestry Journal], 2016, no. 5, pp. 44–60. DOI: 10.17238/issn0536-1036.2016.5.44
18. Konovalov V.N., Tarakanov A.M., Zarubina L.V. Influence of Improvement Thinning on Outflow of ^{14}C -Assimilates from Spruce Undergrowth on Drained Lands. *Collection of Academic Papers "Science to the Northern Region"*. Arkhangelsk, AGTU Publ., 2010, iss. 83, pp. 10–15.
19. Kursanov A.L. Endogenous Regulation of Assimilate's Transport and Donor-Acceptor Relationships in Plants. *Fiziologiya rasteniy*, 1984, vol. 31, iss. 3, pp. 579–595.
20. Malkina I.S. Gas Exchange and Formation of Assimilates in Uneven Aged Needles of Scots Pine. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1984, no. 6, pp. 29–33.

21. Melnikov E.S., Belyaeva N.V. Functional Changes in the Forest Biogeocenosis after the Comprehensive Forest Tending. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2008, no. 8, pp. 22–29.
22. Mokronosov A.T. *Ontogenetic Aspect of Photosynthesis*. Moscow, Nauka Publ., 1981. 194 p.
23. Ron'zhina E.S., Mokronosov A.T. Donor-Acceptor Relationships and Involvement of Cytokinins in Transport Regulation and Distribution of Organic Substances in Plants. *Fiziologiya rasteniy*, 1994, vol. 41, iss. 3, pp. 448–459.
24. Sudachkova N.E., Milutina I.L., Romanova L.I. *Biochemical Adaptation of Conifers to Stress Conditions in Siberia*. Novosibirsk, GEO Publ., 2012. 178 p.
25. Sudnitsyna T.N. Effect from Logging on Needle Morphostructure, Growth and Nitrogen Nutrition of Spruce Undergrowth in Birch Forests of the Southern Taiga. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 2006, no. 4, pp. 61–67.
26. Sudnitsyna T.N., Ozrina R.D. Features of Nitrogen and Carbon Nutrition of Spruce Undergrowth in Adaptation to the Cutting Conditions. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1983, no. 4, pp. 19–30.
27. Tarchevskiy I.A. *Basics of Photosynthesis: Educational Textbook*. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1977. 254 p.
28. Tsel'nyker Yu.L. *Physiological Basis of Shade-Tolerant Woody Plants*. Moscow, Nauka Publ., 1978. 215 p.
29. Tsel'nyker Yu.L. Effect from Light Intensity on the Parameters of Spruce Crown Structure. *Lesovedenie* [Russian Journal of Forest Science], 1995, no. 5, pp. 73–78.
30. Chikov V.I. *Photosynthesis and Transport of Assimilates*. Moscow, Nauka Publ., 1987. 186 p.
31. Yushkov V.I. Structure and Function of Assimilation Apparatus of Young Siberian Pine Trees. Ed. by V.I. Yushkov, N.S. Zav'yalova. *Ekologiya*, 1988, no. 4, pp. 18–24.
32. Lieffers V.J., Messier C., Stadt K.J., Gendron F., Comeau P.G. Predicting and Managing Light in the Understory of Boreal Forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 1999, vol. 29, no. 6, pp. 796–811. DOI: 10.1139/x98-165
33. Lieffers V.J., Stadt K.J. Growth of Understory *Piceaglauca*, *Calamagrostiscanadensis*, and *Epilobiumangustifolium* in Relation to Overstory Light Transmission. *Canadian Journal of Forest Research*, 1994, vol. 24, no. 6, pp. 1193–1198. DOI: 10.1139/x94-157
34. Sirois D.L., Cooper G.R. The Influence of Light, Temperature and Atmospheric CO₂ Concentration on Rate of Apparent Photosynthesis of a Mature Apple Tree. *Bull. Agr. Exp. Stat. Univ. Me.*, 1964, vol. 626, pp. 1–36.

Received on June 08, 2018
