

Научная статья

УДК 582.475.7.016

DOI: 10.37482/0536-1036-2022-6-107-116

## Функциональная характеристика хвои подроста ели сибирской под пологом и на вырубке ельника черничного в подзоне средней тайги

*В.В. Тужилкина, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.; ResearcherID: [P-9774-2015](https://orcid.org/0000-0002-4415-6598),*

*ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4415-6598>*

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, д. 28, г. Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 167982; [tuzhilkina@ib.komisc.ru](mailto:tuzhilkina@ib.komisc.ru)

*Поступила в редакцию 19.01.21 / Одобрена после рецензирования 28.04.21 / Принята к печати 30.04.21*

**Аннотация.** Сохранение хвойного подроста на вырубках таежной зоны имеет большое значение для ускоренного восстановления хвойных лесов. При оценке естественного возобновления леса на сплошных вырубках Севера важно знать основные процессы жизнедеятельности подроста, сохранившегося после рубки. Нами предпринята попытка рассмотреть эти вопросы с физиологических позиций. Изучены пигментная деятельность и углекислотный газообмен хвои елового подроста, обусловленные промышленными рубками в подзоне средней тайги Республики Коми. Выполнен сравнительный анализ физиологических показателей фотосинтетического аппарата 20-летнего подроста ели под пологом ельника черничного и на 8–10-летней вырубке после сплошнолесосечной рубки древостоя. Выявлены изменения пигментного фонда подроста в связи с проведением рубки ельника. В ельнике черничном влажном хвоя подрост ели накапливает хлорофиллов и каротиноидов 1,08–1,63 и 0,26–0,37 мг/г сухой массы соответственно. На вырубке в хвое подрост ели концентрация зеленых пигментов на 18–25 %, желтых – на 18–35 % больше, чем у подрост под пологом. Фотосинтетический аппарат подрост на вырубке приспосабливается к условиям среды на уровне пигментной системы путем активизации синтеза хлорофиллов и каротиноидов. Сезонный ритм содержания пигментов у елового подрост на вырубке и под пологом в ельнике черничном одинаковый. Наибольшее количество пигментов отмечалось осенью, что является приспособительным признаком, который наряду с другими механизмами обеспечивает устойчивость ассимиляционного аппарата к условиям Севера. Фотосинтетическая способность хвои (2,69 мкмоль  $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ ) у подрост ели на вырубке в 1,5 раза выше по сравнению с активностью фотосинтеза хвои в ельнике черничном, что способствует накоплению ассимилятов и их использованию в ростовых процессах. Хвоя елового подрост на вырубке свойственна низкая дыхательная способность (0,20 мкмоль  $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ ), которая ведет к улучшению баланса углерода. Полученные данные обеспечивают основу для моделирования поведения естественного возобновления лесов и могут быть использованы для решения вопросов улучшения функционирования ельников при их интенсивной эксплуатации в Республике Коми.

**Ключевые слова:** Север, средняя тайга, сплошнолесосечная рубка, вырубка, ельник, ельник черничный, подрост ели сибирской, хвоя, пигменты,  $\text{CO}_2$ -газообмен, Республика Коми  
**Благодарности:** Работа выполнена в рамках госзадания Института биологии Коми НЦ УрО РАН (номер госрегистрации 1021051101417-8-1.6.19).

*Для цитирования:* Тужилкина В.В. Функциональная характеристика хвои подроста ели сибирской под пологом и на вырубке ельника черничного в подзоне средней тайги // Изв. вузов. Лесн. журн. 2022. № 6. С. 107–116. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-6-107-116>

Original article

### Functional Characteristics of Siberian Spruce Undergrowth Needles under the Canopy and in the Cutting of Bilberry Spruce Forest in the Middle Taiga Subzone

*Valentina V. Tuzhilkina, Candidate of Biology, Senior Research Scientist;*

*ResearcherID: P-9774-2015, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4415-6598>*

*Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, ul. Kommunisticheskaya, 28, Komi Republic, Syktyvkar, 167982, Russian Federation; [tuzhilkina@ib.komisc.ru](mailto:tuzhilkina@ib.komisc.ru)*

*Received on January 19, 2021 / Approved after reviewing on April 28, 2021 / Accepted on April 30, 2021*

**Abstract.** Currently, the coniferous undergrowth preservation in the cuttings of the boreal zone is of great importance for the accelerated restoration of coniferous forests. When assessing the natural regeneration of forests in clear cuttings of the North, it is important to know the basic life activity processes of the undergrowth that survived after logging. An attempt to consider these issues from a physiological point of view has been made. The pigment activity and carbon dioxide gas exchange of spruce undergrowth needles caused by industrial logging in the middle taiga subzone of the Komi Republic was studied. This article provides a comparative analysis of the photosynthetic apparatus physiological parameters of the 20-year-old spruce undergrowth under the canopy of the bilberry spruce forest and in the 8-10-year-old clear cutting. Changes in the undergrowth pigment pool due to spruce forest felling were revealed. In a damp spruce bilberry forest, the spruce undergrowth needles accumulate chlorophylls and carotenoids; 1.08–1.63 and 0.26–0.37 mg/g of dry weight, respectively. The concentration of green and yellow pigments in the spruce undergrowth needles is 18–25 and 18–35 % higher in the clear cutting than under the canopy. The undergrowth photosynthetic apparatus in the clear cutting adapts to environmental conditions at the pigment system level by activating the synthesis of chlorophylls and carotenoids. The seasonal rhythm of pigment content was the same in the spruce undergrowth in the clear cuttings and under the canopy of the bilberry spruce forest. The greatest amount of pigments was observed in autumn, which is an adaptive trait that ensures the resistance of the assimilation apparatus to the Northern conditions along with other mechanisms. We have found that the photosynthetic capacity ( $2.69 \mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) of the spruce undergrowth needles in the cutting is 1.5 times higher than in the bilberry spruce forest, which contributes to the assimilates accumulation and their use in growth processes. The spruce undergrowth needles in the cutting have a low respiratory capacity ( $0.20 \mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ), which leads to an improved carbon balance. The obtained data provide the basis for modeling the behavior of natural regeneration of forests and can be used to address issues of improving the functioning of spruce forests during their intensive operation in the Komi Republic.

**Keywords:** North, middle taiga, clear cutting, cutting, spruce forest, bilberry spruce forest, Siberian spruce undergrowth, needles, pigments,  $\text{CO}_2$  gas exchange, Komi Republic

**Acknowledgements:** The research was carried out within the framework of the state assignment of the Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (state registration No. 1021051101417-8-1.6.19).



**For citation:** Tuzhilkina V.V. Functional Characteristics of Siberian Spruce Undergrowth Needles under the Canopy and in the Cutting of Bilberry Spruce Forest in the Middle Taiga Subzone. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2022, no. 6, pp. 107–116. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2022-6-107-116>

### *Введение*

На Европейском Севере России на протяжении всей истории развития лесной промышленности еловые леса были одним из основных объектов лесопользования. В связи с этим для Республики Коми – региона, где сосредоточены основные площади эксплуатационных насаждений, – в число главных задач лесного хозяйства по-прежнему входит лесовосстановление. В настоящее время сохранение подроста на вырубках таежной зоны имеет большое значение для ускоренного восстановления хвойных лесов [1]. Естественное возобновление леса на вырубках является преобладающим в Республике. На 55–65 % площади вырубок европейского Северо-Востока оно осуществляется за счет сохранения подроста хвойных пород [9].

В лесных сообществах после рубки существенно изменяются экологические условия среды, физико-химические свойства почв, запасы органического вещества и углерода [2, 11, 13, 26]. Подрост, образовавшийся под пологом древостоя, после рубки оказывается в иных условиях существования. Поэтому для оценки состояния такого подроста, его жизнеспособности и отдельных аспектов механизма функционирования, ответственных за продуктивность хвойных лесов, необходимы исследования физиологических процессов подроста, связанных с условиями среды.

Есть публикации, посвященные изучению влияния экологических условий на жизнеспособность подроста ели, сосны и кедра под пологом древостоев разных типов леса и на вырубках [5, 10, 14]. В последнее время ученые все чаще обращаются к более подробному изучению ответных физиологических реакций ассимиляционного аппарата подроста ели и сосны на изменение условий среды, связанное с проведением рубок ухода во вторичных сообществах [3, 4, 6]. Вместе с тем недостаточно изучен характер изменений фотосинтетической активности подроста хвойных в процессе приспособления их к новым экологическим условиям на вырубках Севера. Перспективность этого направления исследований в последнее время определяется также изменением баланса углерода в экосистемах вырубок.

Цель работы – сравнительная оценка пигментного фонда, фотосинтетической и дыхательной способности хвои у подроста ели сибирской под пологом древостоя и на вырубке.

### *Объекты и методы исследования*

Исследование проводили в 2013 и 2016 гг. на территории расположенного в подзоне средней тайги Чернамского (62° 00' с. ш. и 50° 20' в. д.) лесозоологического стационара Института биологии Коми научного центра УрО РАН. Работа выполнена на постоянной пробной площади, заложенной в 1978 г. в ельнике черничном влажном: состав – 7Е2Б1С, разновозрастный (70–210 лет), средний диаметр ели колеблется от 16 до 22 см, средняя высота – от 14 до 19 м, IV класс

бонитета [7]. Подрост (1,6 тыс. экз./га) представлен в основном елью. Почва торфянисто-подзолисто-глееватая иллювиально-гумусово-железистая. В зимний период 2005–2006 гг. в еловом фитоценозе на площади 500 га проведена сплошно-лесосечная рубка с хлыстовой трелевкой древесины. По данным, полученным в 2019 г. Н.В. Лихановой и К.С. Бобковой [11], на 4–5-летней вырубке идет восстановление древесных растений, состав самосева и подроста (8315 экз./га) – 6ЕЗБ1Р6+ед.Ос.

Объект исследования – подрост ели, высотой около 1,0 м, возрастом 25 лет, произрастающий под пологом древостоя ельника черничного и на 8-10-летней вырубке. В экспериментах использовали однолетнюю хвою ели. Для изучения динамики пигментов в течение вегетации отбирали образцы хвои с 10 деревьев подроста. Такая биологическая повторность считается достаточной для достоверной характеристики биохимического состава хвои [25]. Побеги срезали с середины кроны с южной стороны. Измерения  $\text{CO}_2$ -газообмена хвои проводили на интактных побегах елового подроста в июле.

Количественный анализ фотосинтетических пигментов осуществляли спектрофотометрически на приборе UV-1800 (Shimadzu, Япония) в ацетоновой вытяжке по оптической плотности при длинах волн 662 и 644 нм для хлорофиллов и 470 нм для каротиноидов с поправками в максимумах поглощения. Содержание хлорофилла в светособирающем комплексе оценивали по соотношению хлорофилла *a* и *b* [28].

Фотосинтетическую способность определяли по поглощению  $\text{CO}_2$ , определенному инфракрасным газоанализатором LiCOR-6400 (LiCOR, США) при насыщающей освещенности и температуре 20–22 °С. Дыхание измеряли ИК-газоанализатором в темноте при 20–22 °С по выделению  $\text{CO}_2$ . Фотосинтетическую активность и дыхательную способность хвои оценивали посредством контролируемой камеры 6400-22L (LiCOR, США).

Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием программ Excel и Statistica. Значимость отличий исследуемых показателей от контроля проверяли с помощью критерия Стьюдента.

### *Результаты исследования и их обсуждение*

*Пигменты.* Состав, содержание и состояние пигментов в листьях древесных растений являются важными показателями функционирования фотосинтетического аппарата. Содержание хлорофиллов и каротиноидов в ассимилирующих органах часто используется в качестве физиологического показателя, определяющего потенциальную продуктивность, реакцию и адаптационную способность растений к изменяющимся условиям окружающей среды, а также фотосинтетическое связывание атмосферного углерода растительными сообществами [3, 12, 15–19, 21, 23].

Полученные данные по динамике содержания и соотношения фотосинтетических пигментов в хвое ели у подроста позволили выявить различия этого показателя в зависимости от условий произрастания. В ельнике черничном влажном хвоя подроста ели накапливает хлорофиллов и каротиноидов 1,08–1,63 и 0,26–0,37 мг/г сухой массы соответственно (табл. 1).

Таблица 1

**Содержание пигментов в хвое подроста ели на вырубке и под пологом  
ельника черничного, мг/г сухой массы**  
**The content of pigments in the spruce undergrowth needles in the cutting  
and under the canopy of bilberry spruce forest, mg/g dry weight**

Сезон	Вырубка				Ельник черничный влажный			
	хлорофилл <i>a + b</i>	каротиноиды	хлорофилл <i>a/b</i>	хлорофилл / каротиноиды	хлорофилл <i>a + b</i>	каротиноиды	хлорофилл <i>a /b</i>	хлорофилл / каротиноиды
Весна	1,21±0,06	0,39±0,02	3,4	3,1	1,29±0,13	0,35±0,02	2,5	3,6
Лето	1,49±0,02*	0,37±0,01*	2,5	4,0	1,08±0,11	0,26±0,03	3,2	4,2
Осень	1,99±0,10*	0,45±0,02*	2,4	4,4	1,63±0,12	0,37±0,03	2,2	3,3

\*Содержание пигментов в хвое ели на вырубке достоверно отличается от их содержания в хвое ели под пологом при уровнях значимости  $P \leq 0,05$  и  $P \leq 0,01$  летом и осенью соответственно.

На вырубке в однолетней хвое подроста ели содержание зеленых пигментов на 18–25 %, желтых – на 18–35 % выше, чем у подроста под пологом. Вероятно, повышенное содержание пигментов в хвое у елового подроста на 8–10-летней вырубке обусловлено как физиологическим состоянием, так и факторами среды, которые изменились после рубки древостоя. Это свидетельствует о способности пигментной системы адаптироваться к новым экологическим условиям.

Изменения в пигментном комплексе подроста на вырубке происходят за счет динамики обеих форм хлорофилла. Летом концентрация хлорофиллов в хвое у подроста на вырубке увеличивается, а под пологом леса уменьшается. Их наибольшее количество накапливается в конце вегетации, что согласуется с данными, полученными ранее для взрослых деревьев [8, 17, 29]. Подрост ели на вырубке и ель, произрастающая под пологом в ельнике черничном, почти не отличались по соотношению хлорофиллов *a/b* и количеству пигментов в светособирающем комплексе. Доля хлорофилла в светособирающем комплексе хвои у подроста ели на вырубке составляла 50–66 %, а у подпологовой ели – 54–68 % от общего фонда зеленых пигментов. Отсюда следует вывод об одинаковых светопоглощающих свойствах хвои. Расчет ассимиляционных чисел показал, что хвоя елового подроста в годы исследования имела различную фотосинтетическую активность единицы хлорофилла. Летом ассимиляционные числа у хвои ели под пологом древостоя были в пределах 4,1–4,9 (мг  $CO_2 \cdot г$  сухой массы) /мг хлорофилла в час, что в 1,1–1,3 раза выше, чем у хвои подроста на вырубке. То есть у елового подроста на вырубке в поглощении единицы  $CO_2$  участвовало большее количество хлорофилла.

Характер сезонной динамики каротиноидов, в отличие от хлорофиллов, у подроста на вырубке и под пологом в ельнике идентичен. Количество хлорофиллов подвержено сравнительно небольшим колебаниям в течение вегетации. В осенний период наблюдалась тенденция увеличения концентрации желтых пигментов, выполняющих, наряду с фотосинтетической функцией, протекторную [24, 27]. Повышенное количество хлорофиллов и каротиноидов в этот период является приспособительным признаком, который вместе с другими защитными механизмами обеспечивает устойчивость ассимиляционного аппарата ели

к условиям Севера [17]. Осенью у подростка ели на вырубке отношение хлорофиллов к каротиноидам в 2 раза выше по сравнению с подпологовой елью, что свидетельствует об уменьшении доли каротиноидов в общем фонде фотосинтетических пигментов. Таким образом, пластидный аппарат подростка ели приспособлялся к условиям среды на вырубке путем изменения количества фотосинтетических пигментов: увеличения содержания как хлорофиллов, так и каротиноидов.

Следует отметить, что особенности формирования пигментного фонда ассимиляционного аппарата в значительной степени определяют специфику газообмена хвои елового подростка.

*Углекислотный газообмен.* Измерения  $\text{CO}_2$ -газообмена хвои ели, проведенные при температуре 20–22 °С и насыщенной интенсивности света, показали, что максимальная скорость фотосинтеза у подростка на вырубке почти в 1,5 раза выше, чем под пологом древостоя (табл. 2).

Таблица 2

**$\text{CO}_2$ -газообмен однолетней хвои у подростка ели, мкмоль  $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$   
 $\text{CO}_2$  gas exchange of annual needles in spruce undergrowth,  $\mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$**

Показатель	Вырубка	Ельник черничный
Скорость видимого фотосинтеза: при фотосинтетически активной радиации (300 мкмоль/ $(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ )	1,63±0,15*	1,18±0,09
максимальная	2,69±0,06**	1,90±0,13
Скорость темнового выделения $\text{CO}_2$	0,20±0,08**	0,68±0,12

\* Фотосинтез хвои ели на вырубке достоверно отличается от фотосинтеза хвои ели под пологом при уровне значимости  $P \leq 0,05$ . \*\* Фотосинтез и дыхание хвои ели на вырубке достоверно отличаются от фотосинтеза и дыхания хвои ели под пологом при уровне значимости  $P \leq 0,01$ .

Летом при более благоприятных для ели температурных (20 °С) и световых условиях (фотосинтетически активная радиация – 300 мкмоль/ $(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ ), характерных для погоды с переменной облачностью, хвоя поглощала  $\text{CO}_2$  со скоростью 1,63 и 1,18 мкмоль/ $(\text{м}^2 \cdot \text{с})$  на вырубке и в ельнике черничном соответственно. Увеличение усвоения углекислоты подростом на вырубке в значительной степени обусловлено накоплением хлорофилла в пластидах (см. табл. 1). Следует отметить, что после рубки материнского древостоя изменяются условия освещения, которые влияют на физиологические процессы растений. Как установили А.Р. Чистяков, Т.А. Леухина, Е.И. Успенский [22], степень изменения световых условий после рубки материнского полога неодинакова для подростка разных категорий жизнеспособности. Создающаяся неравномерность освещения под пологом леса снижает эффективность работы фотосинтетического аппарата подпологовых растений [20]. Повышенная интенсивность фотосинтеза хвои у подростка ели после рубки древостоя отмечалась ранее другими исследователями [4, 5, 10, 22].

Скорость темнового дыхания хвои у елового подростка в ельнике черничном в 3,5 раза выше, чем на вырубке, и составляет 35,8 % от максимальной видимой интенсивности фотосинтеза. На вырубке при дыхании хвои подростка при благоприятных условиях среды окисляется лишь 7,4 % ассимилированного в процессе фотосинтеза углерода.

*Заключение*

В условиях средней тайги успешность восстановления еловых древостоев на вырубках после сплошнолесосечных рубок в значительной степени зависит от сохранения, состояния и адаптации подроста на вырубке. Выявлено, что у елового подроста на 8–10-летней вырубке происходит функциональная перестройка пигментного аппарата. Хвоя приспосабливается к условиям среды на уровне пигментной системы путем активизации синтеза хлорофиллов и каротиноидов.

Хвоя у подроста ели на вырубке может поглощать  $\text{CO}_2$  с довольно высокой скоростью – до  $5,6 \text{ мг CO}_2 / \text{г сухой массы в час}$ , или  $2,5 \text{ мкмоль}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ . Это способствует накоплению в хвое ассимилятов и использованию их в процессе роста. Усиление фотосинтетической деятельности хвои подроста ели после рубки древостоя свидетельствует о перестройке обменных процессов под действием условий существования на вырубке.

Таким образом, изменение экологических условий в ельнике черничном после сплошнолесосечной рубки древостоя приводит к усилению синтеза пигментов хвои у сохранившегося подроста ели, что положительно сказывается на усвоении углекислоты в хлоропластах и способствует активизации фотосинтетической деятельности хвои, а в итоге увеличению продуктивности подроста ели на вырубке. В целом функциональная организация хвои обеспечивает успешный рост елового подроста на вырубках в подзоне средней тайги Республики Коми.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Грязькин А.В. Возобновительный потенциал таежных лесов (На примере ельников Северо-Запада России). СПб.: СПбГЛТА, 2001. 185 с.  
Gryazkin A.V. *Regeneration Potential of Taiga Forests (Case Study of Spruce Forests of Northwest Russia)*. Saint Petersburg, SPbGLTA Publ., 2001. 185 p. (In Russ.).
2. Дымов А.А. Влияние сплошных рубок в бореальных лесах России на почвы (обзор) // Почвоведение. 2017. № 7. С. 787–798.  
Dymov A.A. The Impact of Clearcutting in Boreal Forests of Russia on Soils: A Review. *Pochvovedenie = Eurasian Soil Science*, 2017, no. 7, pp. 787–798. (In Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0032180X17070024>
3. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н. Динамика накопления пластидных пигментов у подроста ели при онтогенезе березняка черничного // Изв. вузов. Лесн. журн. 2018. № 3. С. 54–64.  
Zarubina L.V., Konovalov V.N. Accumulation Dynamics of Plastid Pigments in Spruce Undergrowth in Ontogenesis of the Bilberry Birch Forest. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2018, no. 3, pp. 54–64. (In Russ.). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.3.54>
4. Катрушенко И.В. Фотосинтез подроста ели во вторичных сообществах южной тайги // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука, 1967. С. 237–242.  
Katrushenko I.V. Photosynthesis of Spruce Undergrowth in secondary Communities of the Southern Taiga. *Light Regime and Forest Productivity*. Moscow, Nauka Publ., 1967, pp. 237–242. (In Russ.).

5. Комиссаров Д.А., Штейнвольф Л.П. Интенсивность фотосинтеза подроста ели в разных экологических условиях // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука, 1967. С. 243–254.

Komissarov D.A., Steinwolf L.P. Intensity of Spruce Undergrowth Photosynthesis in Different Ecological Conditions. *Light Regime and Forest Productivity*. Moscow, Nauka Publ., 1967, pp. 243–254. (In Russ.).

6. Коновалов В.Н., Зарубина Л.В. Отток и распределение  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов у ели при выборочных рубках в северотаежных фитоценозах // Изв. вузов. Лесн. журн. 2019. № 2. С. 40–55.

Kononov V.N., Zarubina L.V. Outflow and Distribution of Spruce  $^{14}\text{C}$ -Assimilates after Selective Felling in the Northern Taiga Phytocenosis. *Lesnoy Zhurnal = Russian Forestry Journal*, 2019, no. 2, pp. 40–55. (In Russ.). <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.2.40>

7. Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / отв. ред. К.С. Бобкова, Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 337 с.

*Virgin Spruce Forest on North: Biodiversity, Structure, Functions*. Ed. by K.S. Bobkova, E.P. Galenko. Moscow, Nauka Publ., 2006. 337 p. (In Russ.).

8. Ладанова Н.В., Тужилкина В.В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1992. 96 с.

Ladanova N.V., Tuzhilkina V.V. *Structural Organization and Photosynthetic Activity of Siberian Spruce Needles*. Syktyvkar, Komi NTs UrO RAN Publ., 1992. 96 p. (In Russ.).

9. Ларин В.Б., Паутов Ю.А. Формирование хвойных молодняков на вырубках северо-востока европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. 144 с.

Larin V.B., Pautov Yu.A. *Formation of Coniferous Young Growth in the Cuttings of the North-East of the European Part of the USSR*. Leningrad, Nauka Publ., 1989. 144 p. (In Russ.).

10. Леина Г.Д. Фотосинтез елового подроста под пологом и на вырубках ельника черничника свежего в связи с давностью рубки // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука, 1967. С. 232–236.

Leina G.D. Photosynthesis of Spruce Undergrowth under the Canopy and in the Cuttings of Young Bilberry Spruce Forest in Relation to the Cutting Age. *Light Regime and Forest Productivity*. Moscow, Nauka Publ., 1967, pp. 232–236. (In Russ.).

11. Лиханова Н.В., Бобкова К.С. Пулы и потоки углерода в экосистемах вырубки ельников средней тайги Республики Коми // Теоретическая и прикладная экология. 2019. № 2. С. 91–100.

Likhanova N.V., Bobkova K.S. Pools and Carbon Fluxes in Felling Ecosystems Spruce Forests of the Middle Taiga of the Komi Republic. *Theoretical and Applied Ecology*, 2019, no. 2, pp. 91–100. (In Russ.). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-2-091-100>

12. Мартынюк З.П., Бобкова К.С., Тужилкина В.В. Оценка баланса углерода лесного фитоценоза // Физиология растений. 1998. Т. 45, № 6. С. 914–918.

Martynyuk Z.P., Bobkova K.S., Tuzhilkina V.V. Estimation of Carbon Balance of Forest Phytocenosis. *Fiziologiya rastenij = Russian Journal of Plant Physiology*, 1998, vol. 45, no. 6, pp. 914–918. (In Russ.).

13. Осипов А.Ф., Тужилкина В.В., Дымов А.А., Бобкова К.С. Запасы фитомассы и органического углерода среднетаежных ельников при восстановлении после сплошно-лесосечной рубки // Изв. РАН. Сер.: Биологическая. 2019. № 2. С. 215–224.

Osipov A.F., Tuzhilkina V.V., Dymov A.A., Bobkova K.S. Phytomass and Organic Carbon Stocks in the Middle Taiga Spruce Forests during Restoration after Clear Cutting. *Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Biological Series*, 2019, no. 2, pp. 215–224. (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0002332919020103>

14. Судачкова Н.Е., Расторгуева Е.А., Коловский Р.А. Физиология подростка кедр: исследования в кедровнике Западного Саяна. М.: Наука, 1967. 122 с.

Sudachkova N.E., Rastorgueva E.A., Kozlovsky R.A. *Physiology of Cedar Undergrowth: Studies in a Cedar Forest of the Western Sayan*. Moscow, Nauka Publ., 1967. 122 p. (In Russ.).

15. Тарханов С.Н., Прожерина Н.А., Коновалов В.Н. Лесные экосистемы бассейна Северной Двины в условиях атмосферного загрязнения: диагностика состояния. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 332 с.

Tarkhanov S.N., Prozherina N.A., Konovalov V.N. *Forest Ecosystems of the Northern Dvina Basin in Conditions of Atmospheric Pollution: State Diagnosis*. Yekaterinburg, UB RAS Publ., 2004. 332 p. (In Russ.).

16. Тарчевский И.А., Андрианова Ю.Е. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы // Физиология растений. 1980. Т. 27, № 2. С. 341–347.

Tarchevskiy I.A., Andrianova I.A. The Content of Pigments as an Indicator of Capacity of Photosynthetic Apparatus Development in Wheat. *Fiziologiya rastenij* = Russian Journal of Plant Physiology, 1980, vol. 27, no. 2, pp. 341–347. (In Russ.).

17. Тужилкина В.В. Фотосинтетические пигменты хвои ели сибирской в среднеэтажных лесах европейского Северо-Востока России // Сиб. лесн. журн. 2017. № 1. С. 65–73.

Tuzhilkina V.V. Photosynthetic Pigments of the Siberian Spruce Needles in the Middle Taiga Forests of the European North-East Russia. *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* = Siberian Journal of Forest Science, 2017, no. 1, pp. 65–73. (In Russ.). <https://doi.org/10.15372/sjfs20170107>

18. Тужилкина В.В., Бобкова К.С., Мартынюк З.П. Хлорофилльный индекс и фотосинтетический сток углерода в хвойные фитоценозы на Европейском Севере России // Физиология растений. 1998. Т. 45, № 4. С. 594–600.

Tuzhilkina V.V., Bobkova K.S., Martynyuk Z.P. Chlorophyll Index and Annual Photosynthetic Deposition of Carbon in Coniferous Phytocenoses in the European North of Russia. *Fiziologiya rastenij* = Russian Journal of Plant Physiology, 1998, vol. 45, no. 4, pp. 594–600. (In Russ.).

19. Тужилкина В.В., Плюснина С.Н. Структурно-функциональные изменения хвои сосны в условиях аэротехногенного загрязнения // Лесоведение. 2020. № 6. С. 537–547.

Tuzhilkina V.V., Plyusnina S.N. Structural and Functional Alterations of Pine Needles under the Conditions of Airborne Technogenic Pollution. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2020, no. 6, pp. 537–547. (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0024114820060091>

20. Цельникер Ю.Л., Князева И.Ф. Пульсация интенсивности света в лесу как фактор воздействия на фотосинтез подростка // Лесоведение. 1973. № 3. С. 60–63.

Tzel'niker Yu.L., Knyazeva I.F. Light Intensity Pulsation in the Forest as a Factor of Influence on Undergrowth Photosynthesis. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 1973, no. 3, pp. 60–63. (In Russ.).

21. Цельникер Ю.Л., Малкина И.С. Хлорофилльный индекс как показатель годичной аккумуляции углерода древостоями леса // Физиология растений. 1994. Т. 41, № 3. С. 325–330.

Tzel'niker Yu.L., Malkina, I.S. Chlorophyll Index as a Characteristic of Annual Accumulation of Carbon in Forest Stands. *Fiziologiya rastenij* = Russian Journal of Plant Physiology, 1994, vol. 41, no. 3, pp. 325–330. (In Russ.).

22. Чистяков А.Р., Леухина Т.А., Успенский Е.И. Физиологическое состояние елового подростка разных категорий жизнеспособности // Изв. вузов. Лесн. журн. 1968. № 1. С. 10–12. URL: <http://lesnoizhurnal.ru/apxiv/1968/201968.pdf>

Chistyakov A.R., Leukhina T.A., Uspenskiy E.I. Physiological State of Spruce Undergrowth of Different Viability Categories. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 1968, no. 1, pp. 10–12. (In Russ.).

23. Bačič T., Ledič A. Changes of Pigments Content in Needles of *Pinus halepensis* Mill. *Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica*, 1993, vol. 34, pp. 71–76.

24. Demmig-Adams B., Adams W.W. Photoprotection and Other Responses of Plants to High Light Stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, vol. 43, pp. 599–626. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.43.060192.003123>

25. Helmisaari H.-S. Spatial and Age-Related Variation in Nutrient Concentration of *Pinus sylvestris* Needles. *Silva Fennica*, 1992, vol. 26, no. 3, pp. 145–153. <https://doi.org/10.14214/sf.a15643>

26. Holtsmark B. Harvesting in Boreal Forests and the Biofuel Carbon Debt. *Climatic Change*, 2012, vol. 112, iss. 2, pp. 415–428. <https://doi.org/10.1007/s10584-011-0222-6>

27. Krinsky N.I. Carotenoid Protection against Oxidation. *Pure and Applied Chemistry*, 1979, vol. 51, pp. 649–660. <https://doi.org/10.1351/pac197951030649>

28. Lichtenthaler N.K. Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes. *Methods in Enzymology*, 1987, vol. 148, pp. 350–382. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)

29. Ottander C., Campbell D., Öquist G. Seasonal Changes in Photosystem II Organisation and Pigment Composition in *Pinus sylvestris*. *Planta*, 1995, vol. 197, pp. 176–183. <https://doi.org/10.1007/BF00239954>

**Конфликт интересов:** Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов

**Conflict of interest:** The author declares that there is no conflict of interest