

УДК 581.1(470.1)

В.Н. КОНОВАЛОВ, Л.В. КОНОВАЛОВА

Северный НИИ лесного хозяйства  
Рыбинский лесхоз-техникум

Коновалов Валерий Николаевич родился в 1940 г., окончил в 1965 г. Архангельский лесотехнический институт, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией экологии и физиологии древесных растений, ведущий научный сотрудник Северного научно-исследовательского института лесного хозяйства. Имеет более 80 печатных работ в области эколого-физиологического обоснования эффективности лесосоошения на Севере, подсорти и прижизненного просмоления древесины, применения минеральных удобрений в лесных сообществах, способов рубок, изучения природы лесов Крайнего Севера, сезонного роста пород и др.



Коновалова Лилия Валерьевна родилась в 1975 г., окончила в 1997 г. Архангельский государственный технический университет, преподаватель Рыбинского лесхоз-техникума. Имеет 8 печатных работ по экологии и физиологии осушаемых лесов, биологии рубок, вопросам минерального питания растений.



### **ТРАНСФОРМАЦИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ У ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ПРИТУНДРОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ ПОД ВЛИЯНИЕМ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ\***

Изучено влияние природных и антропогенных факторов на физиологические процессы сосны и ели на северном пределе их ареала. Показана эффективность воздействия каждого мероприятия на углеродное питание и пигментную систему указанных пород.

The influence of natural and anthropogenic factors on physiological processes of pine and spruce has been studied in the northern part of their growing area. The influence efficiency of every measure on carbon nutrition and pigmentary system is demonstrated.

Вопросы трансформации физиологических признаков в биогеоценозах под влиянием природных и антропогенных факторов в последнее время широко обсуждаются в научной литературе. Ученые приходят к заключению, что пути стабилизации жизненных процессов у растений при адаптации к внешним воздействиям могут быть самыми разнообразными – от из-

менения активности процессов метаболизма до конформационных преобразований нативной структуры белковых молекул и репрессии генов.

К антропогенным воздействиям наиболее чувствительны флоры пограничных территорий, так как в них многие виды находятся на границе экологической толерантности. Даже незначительное антропогенное воздействие, накладываясь на общие экологические факторы, способно привести к исчезновению вида [10]. К ним относятся флоры притундровой зоны, находящиеся в специфических климатических условиях. Усиление влияния горно- и нефтедобывающей, металлургической и целлюлозно-бумажной отраслей, частые лесные пожары, нерегулируемый выпас оленей наносят ощутимый вред флоре и фауне этого уникального природного комплекса, угрожая его существованию.

По имеющимся представлениям [12], устойчивость экосистемы зависит от многих факторов, среди которых одним из решающих является активность общих метаболических процессов в «слое живого вещества».

Считается, что метаболические адаптации у растений тундры носят не качественный, а количественный характер [6]. Значительный экспериментальный материал, полученный нами для представителей разных жизненных форм и семейств [3, 4], свидетельствует, что в отличие от флор умеренных широт адаптация растительности рассматриваемого региона к недостатку света и тепла на физиологическом уровне осуществляется путем уменьшения синтеза фотосинтетических пигментов, особенно хлорофиллов,

\* Работа частично выполнена по программе «Российский лес».

снижения скорости водоотдачи, способности растений ассимилировать углекислоту с высокими скоростями при низких температурах вегетационного периода, а также за счет увеличения дыхательных затрат, необходимых для поддержания жизнедеятельности. Ряд авторов [6, 13] считают, что именно способность к высокому фотосинтезу при низких положительных температурах позволила растениям Субарктики заселить обширные пространства. К этому следует также добавить достаточно высокую у растений тундролесья скорость дыхания подземных органов несмотря на низкие температуры. Наши исследования показали, что корни сосны и ели в фитоценозах лесотундры при температуре 12,3 °С выделяют примерно такое же количество углекислоты, как их экорасы в северотаежной зоне при 17 °С (соответственно 0,59 ... 0,64 и 0,66 ... 0,71 мг CO<sub>2</sub> / (г · ч)) [15].

В настоящем сообщении приведены результаты исследований, полученные нами при изучении влияния пожаров, рубок и минеральных удобрений на процессы метаболизма у древесных пород на северном пределе их основного ареала (нижнее течение р. Пеши, 66° 45' с. ш.). По ботанико-географическому делению район исследований относится к северной части лесотундры [2]. Описание объектов и методика исследований опубликованы нами ранее [3, 4].

Характерной особенностью функционирования лесов изучаемого региона являются частые пожары [11]. Обусловлено это большими запаса-

ми растительных горючих материалов, преобладанием в напочвенном покрове зеленых мхов, кустистых лишайников, имеющих повышенную природную пожарную опасность [9].

Исследования, проведенные в сосняках лишайниковых, пройденных низовыми пожарами, показали, что через две недели после пожара скорость фотосинтеза у ослабленных деревьев снижается на 40 ... 87, содержание пигментов на 6 ... 69 %, интенсивность транспирации в 2 раза и более (табл. 1). При пожарах наибольшей деградации подвергаются зеленые пигменты. Если количество хлорофилла у ослабленных деревьев снижается на 25 ... 64 %, то каротиноидов лишь на 6 ... 20 %.

Среди компонентов хлорофилла не установлено какой-либо определенной закономерности в реакции на пожар. У сосны и ели в хвое текущего года наименее устойчив к огненным воздействиям хлорофилл *б*, в двухлетней – хлорофилл *а*. Отношение *а* / *б* в молодой хвое этих пород в контроле было 3,1 ... 4,7, а на 2-недельной гари 4,1 ... 5,3, в двухлетней – соответственно 3,8 ... 4,7 и 2,2 ... 2,7.

Высокая интенсивность дыхания (у сосны и ели 0,56 ... 0,64 в контроле и 0,77 ... 0,83 мг CO<sub>2</sub>/ (г · ч) в опыте), обнаруженная нами у ослабленных деревьев, указывает на активно идущие репарационные процессы, направленные на восстановление поврежденных тканей.

При пожарах наиболее значительно поражается физиологическая система березы. Наличие толстого слоя коры из мертвых клеток у листовицы делает ткани ствола менее восприимчивыми к тепловым воздействиям.

Таблица 1

**Интенсивность физиологических процессов у древесных пород в сосняке лишайниковом  
и на гари сосняка лишайникового двухнедельной давности**

Порода	Возраст хвои, лет	Сумма хлорофиллов, мг			Сумма каротиноидов, мг			Фотосинтез, мг CO <sub>2</sub> / (г · ч)			Транспирация, мг H <sub>2</sub> O / (г · ч)		
		Контроль <i>M ± m</i>	Опыт		Контроль <i>M ± m</i>	Опыт		Контроль <i>M ± m</i>	Опыт		Контроль <i>M ± m</i>	Опыт	
			<i>M ± m</i>	<i>t</i>		<i>M ± m</i>	<i>t</i>		<i>M ± m</i>	<i>t</i>		<i>M ± m</i>	<i>t</i>
Сосна	1	0,46±0,004	0,30±0,011	13	0,11±0,002	0,10±0,002	6	9,6±0,3	3,9±1,1	5	492±23	116±23	13
	2	0,69±0,001	0,52±0,004	48	0,15±0,004	0,14±0,004	2	8,7±0,5	4,3±1,7	3	368±23	139±22	7
Ель	1	0,46±0,011	0,21±0,006	18	0,10±0,003	0,08±0,004	3	8,7±1,0	1,1±0,6	7	...	...	...
	2	0,60±0,006	0,28±0,004	41	0,15±0,008	0,14±0,001	2	6,7±1,0	3,0±0,8	3	376±12	191±26	7
Листвен- ница	-	0,94±0,009	0,77±0,004	17	0,24±0,012	0,21±0,002	2	11,3±1,1	4,3±2,1	3	422±19	282±31	4
Береза	-	1,36±0,013	0,42±0,012	17	0,30±0,006	0,15±0,006	5	45,5±2,1	9,8±1,2	15	1302±64	293±23	15



В целом можно считать, что пожары негативно влияют на физиологию деревьев. У ослабленных, но сохраняющих жизнеспособность деревьев для ликвидации последствий поражения требуется приток значительного количества пластических веществ. Это ведет к переориентации системы транспорта и снижению прироста. Через 8 лет после пожара годичный слой древесины у сильно поврежденных деревьев сосны был в 5,0–5,5 раза уже, чем у здоровых.

В притундровых лесах среди участков леса располагаются значительные площади вырубок. В Средней Сибири, по данным учета лесного фонда на 01.08.88, под рубками было занято 46,9 тыс.га [1]. По нашему мнению, эта цифра намного меньше фактической площади, пройденной разными способами рубок. Однако ряд специалистов [7, 8] считают, что в притундровых лесах рубки не только возможны, но и необходимы из лесоводственно-природоохранных соображений.

Из-за слабой обжитости территории и отсутствия специализированных лесозаготовительных предприятий наиболее широкое распространение здесь получили выборочные рубки интенсивностью 10 ... 40 % по запасу [1]. Участки сплошных рубок занимают небольшие площади (1-2, реже 10 га и более) и обычно тяготеют к населенным пунктам. Из-за крайне низкого уровня развития лесного хозяйства в регионе основным способом лесовосстановления на рубках служит их естественное зарастание.

Наблюдения за состоянием факторов внешней среды показали, что на широте 66° 45' с. ш. в ясный солнечный день к кронам деревьев поступает 65 ... 85 тыс. лк, под полог спелого ельника черничного около 20 тыс. лк. После рубки 40 % стволов освещенность под пологом увеличивается в 2,5–3,0 раза, достигая при такой погоде 45 ... 50 тыс. лк. Средняя температура воздуха возрастает на 0,4 ... 0,6 °С, а почвы в слое 0 ... 10 см. на 0,4 ... 0,7 °С [14]. Установлено, что рубка древостоев уже в первый год приводит к развитию у подростка и тонкомерных деревьев сосны и ели типичной световой хвои с меньшей концентрацией пигментов (табл. 2).

Таблица 2

**Интенсивность физиологических процессов у подростка сосны и ели в ельнике черничном и на однолетней сплошной вырубке**

Показатели	Контроль		Однолетняя вырубка	
	Сосна	Ель	Сосна	Ель
Дыхание корней, мг CO <sub>2</sub> / (г · ч)	0,59±0,03	0,64±0,02	0,66±0,03	0,75±0,02
Дыхание хвои, мг CO <sub>2</sub> / (г · ч)	0,52±0,02	0,47±0,06	0,60±0,02	0,52±0,06
Сумма хлорофиллов, мг	0,47±0,002	0,41±0,006	0,44±0,006	0,37±0,005
Сумма каротиноидов, мг	0,19±0,004	0,20±0,005	0,17±0,002	0,18±0,004
Фотосинтез, мг CO <sub>2</sub> / (г · ч)	6,2±0,4	5,2±0,3	18,9±1,0	12,0±0,8
Транспирация, мг H <sub>2</sub> O / (г · ч)	174±9	226±17	137±17	263±16

На участке ельника черничного, где было вырублено 40 % стволов, содержание хлорофиллов в хвое средневозрастных деревьев сосны и ели через два года снизилось в среднем на 15, у подростка – на 22 %, каротиноидов соответственно на 8 и 18 %, а скорость фотосинтеза, напротив, почти удвоилась. Одновременно возросли также интенсивность транспирации и энергетическое состояние корней. На 20–25-летних вырубках отличие от контроля не превышало 6 ... 15 %.

На сплошных послепожарных вырубках 15- и 20-летней давности с редкостойными березовыми молодняками у самосева сосны в однолетней хвое содержалось 0,36 мг зеленых и 0,19 мг желтых пигментов, в сосняке лишайниковом на 29 и 19 % больше.

По сравнению с северной и средней подзонами тайги рубка деревьев материнского полога на Крайнем Севере из-за более низкой сомкнутости древостоев (полнота 0,4 ... 0,5) приводит к меньшим изменениям в пигментной системе растений. Спустя год после сплошной рубки ельников черничных сумма пигментов у подростка ели и сосны в северотаежной подзоне уменьшилась в среднем на 40 % [15], в притундровой подзоне – на 10 %.

Известно [13], что на интенсивном свете фотодеструкции подвергаются преимущественно молекулы хлорофилла *b*, что приводит к возрастанию соотношения хлорофиллов *a* и *b*. В отличие от северной тайги [4] на Крайнем Севере после рубки древостоев мы не обнаружили статистически достоверных изменений этого показателя. Колебания были в основном вызваны погодными условиями. Соотношение хлорофиллов *a* и *b* на вырубках и в древостоях в период вегетации составляло 1,7–2,2, в марте 3,0–3,4.

На сплошных паловых вырубках 20-летней давности фотосинтез подростка порослевой березы и самосева сосны происходит в 1,3 раза активнее, чем в горельниках, и в 1,5 раза выше, чем в сосняках лишайниковых.

Растения напочвенного покрова (черника, голубика, брусника, толокнянка) на 25- и 30-летних вырубках имели на 18 ... 36 % меньше зеленых и желтых пигментов, а их фотосинтез в 2,5–3,0 раза превышал контроль.

С улучшением радиационного режима на вырубках у растений изменилась скорость передвижения ассимилятов. Результаты опытов показали, что у подростка ели под пологом ельника количество  $C^{14}$  - меченых продуктов (174,2 тыс. имп /мин) в подкормленных мутовках за сутки уменьшается на 9, за 8 суток на 31 %, а на 13-летней вырубке соответственно на 35 и 66 % (при первоначальной радиоактивности 262,2 тыс. имп/мин). Под пологом основная масса ассимилятов у подростка ели на Крайнем Севере в середине июля еще продолжает использоваться на формирование нового ассимиляционного аппарата. На вырубке значительная часть их (6 %) аттрагируется в ствол и корни. Молодая хвоя здесь к этому сроку уже полностью переходит на самостоятельное углеродное питание и сама становится активным донором ассимилятов.

С улучшением светового и теплового режимов на вырубках существенно изменился водный режим растений. Так, после рубки в ельнике черничном 40 % стволов интенсивность транспирации у средневозрастных деревьев сосны и ели через 2 года возросла в среднем на 8, у подростка на 22 %. На 10- и 20-летних вырубках она превышала контроль на 11 ... 52 %.

На сплошных послепожарных вырубках 15- и 20-летней давности интенсивность транспирации у одиночно стоящих здоровых деревьев лиственницы была на 19, сосны на 60 % выше, чем в сосняке лишайниковом. Подрост порослевой березы на послепожарных вырубках транспирировал на 59, самосев сосны на 75 % активнее, чем в контроле.

В сосняке лишайниковом брусника транспирировала в среднем 126, толокнянка 230, а на послепожарной 20-летней вырубке соответственно 234 и 531 мг  $H_2O$  / (г · ч).

Таким образом, рубка деревьев материнского полога, улучшая условия роста, и на Крайнем Севере способствует активизации физиологической деятельности и интенсивному наращиванию биомассы у оставляемых на доращивание подростка и тонкомера. Так, за последние 10 лет ширина годичного кольца у подростка сосны и ели на 21-летней вырубке увеличилась в 1,8–2,9, прирост в высоту в 3,3 раза, длина хвои (у сосны) на 22,8 %. Поэтому сохранение хвойного молодняка при рубках значительно сокращает сроки зарастания вырубок и обеспечивает быстрое восстановление защитных функций лесов Крайнего Севера.

В решении проблемы повышения продуктивности и устойчивости лесов Крайнего Севера применению удобрений в будущем будет принадлежать ведущее место. Азотные удобрения (карбамид) в дозах N80, N120, N180, N240 и N300 кг/га д. в. внесены в почву пограничных с тундрой 33- и 60-летних сосняков лишайниковых послепожарного происхождения (66° 45' с. ш.) перед началом вегетационного периода. Действие удобрений прежде всего положительно сказалось на процессах, связанных с биосинтезом пластидных пигментов (табл. 3). Уже в первый год деревья сосны на удобренных участках содержали хлорофилла на 9 ... 58 и каротиноидов на 23 ... 38 % больше, чем в контроле. Наиболее интенсивно пигменты накапливались в вариантах с максимальными дозами удобрений. Так, в варианте N300 количество хлорофилла *a* в растущей хвое возросло по сравнению с контролем на 55, хлорофилла *b* на 64, каротиноидов на 38 %. В вариантах N80 общее содержание пигментов увеличилось всего на 13 %.

У ели после внесения N240 содержание зеленых пигментов возросло на 19, желтых на 13 %. В зимний период (март) количество пигментов в вариантах с удобрениями превышало контроль: у сосны на 6 ... 23, у ели на 18 %.

В другой серии опытов, где азотные удобрения (N240) были внесены в 30-летнем сосняке лишайниковом одновременно с рубками ухода, содержание зеленых пигментов у сосны после внесения удобрений на непрореженной секции возросло по сравнению с контролем на 23,

Таблица 3

**Интенсивность физиологических процессов у сосны  
в 33-летнем сосняке лишайниковом после внесения азотных  
удобрений (август)**

Вариант опыта	Хлорофилл, мг			Сумма каротиноидов, мг	Фотосинтез, мг CO <sub>2</sub> / (г·ч)	Длина хвои, см
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a + b</i>			
Контроль	0,22±0,010	0,11±0,006	0,33±0,017	0,13±0,003	19,0±1,5	2,7±0,4
N80	0,24±0,006	0,12±0,004	0,36±0,012	0,16±0,004	20,5±1,3	3,0±0,8
N120	0,29±0,010	0,13±0,006	0,42±0,015	0,16±0,003	24,0±1,3	3,4±0,3
N180	0,32±0,004	0,17±0,003	0,49±0,007	0,17±0,005	25,9±1,6	3,6±0,5
N240	0,33±0,007	0,17±0,005	0,50±0,009	0,17±0,004	25,7±0,8	3,9±0,4
N300	0,34±0,013	0,18±0,009	0,52±0,011	0,18±0,003	24,8±2,4	4,0±0,6

каротиноидов на 9 %. На секциях с рубками ухода количество пигментов под влиянием удобрений увеличилось соответственно на 31 и 20 % и к 15 сентября составляло: зеленых  $0,780 \pm 0,011$ , желтых  $0,230 \pm 0,004$  мг.

Наряду с увеличением количества пигментов удобрения воздействовали также на углеродное питание сосны и ели. Опыты показали, что на Крайнем Севере в 33-летних сосняках лишайниковых наибольшее влияние на фотосинтез в первый год оказывает азот в дозах N180 и N240, в 60-летних – N240 и N300 кг/га. Скорость фотосинтеза в вариантах с этими дозами удобрений оказалась на 36 и 35 % выше, чем в контроле. Наименее эффективной на обоих участках сосняков была доза N80. Количество ассимилированного углерода сосной здесь возросло всего на 8 %. У ели скорость фотосинтеза после внесения N240 увеличилась на 24 %. Улучшение метаболической активности у деревьев после внесения удобрений явилось следствием повышения энергетического состояния корневых систем [4].

Под влиянием удобрений улучшился листовой индекс растений: у сосны длина хвои на удобренных делянках увеличилась на 11 ... 48, ширина на 3 ... 12, толщина на 7 ... 26 %.

Таким образом, повышение уровня корневого питания после внесения азотных удобрений на северном пределе ареала приводит к перестройке пигментного комплекса у сосны и ели, увеличению в ассимиляционном аппарате концентрации зеленых и желтых пигментов, улучшению углеродного питания и в целом ведет к повышению биологической продуктивности и защитных свойств лесов этого природного комплекса.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1]. Абаимов А.П., Бондарев А.И. Лесоводственная оценка рубок в притундровых лесах Средней Сибири // Лесн. хоз-во. - 1992. - № 8 - 9. - С. 26 - 28.  
 [2]. Атлас Архангельской области. - М.: Глав. управление геодезии и картографии, 1976. - 72 с. [3]. Коновалов В.Н. Жизнедеятельность растений Крайнего Севера и ее изменение под влиянием пожаров// Проблемы притундрового лесоводства: Сб. науч. тр. / АИЛиЛХ. - Архангельск, 1995. - С. 78 - 89. [4]. Коновалов В.Н., Коновалова Л.В. Адаптивные особенности физиологических признаков у рас-

тений на Крайнем Севере // Лесн. журн. - 1996. - № 6. - С. 26 - 30. - (Изв. высш. учеб. заведений). [5]. Коновалов В.Н., Листов А.А. Влияние минерального питания на дыхание корней сосны обыкновенной // Лесн. журн. - 1989. - № 4. - С. 15 - 19. - (Изв. высш. учеб. заведений). [6]. Назаров С.К. Фотосинтетический метаболизм углерода у некоторых растений О. Вайгач // Ботанич. журн., - 1975. - Т. 60, № 11. - С. 1626 -1631. [7]. Проблемы притундрового лесоводства: Сб. науч. тр. / АИЛиЛХ. - Архангельск, 1995. - 166 с. [8]. Притундровые леса / М.: Агропромиздат, 1987. - 168 с. [9]. Софронов М.А., Волокитина А.В. Пирологическое районирование притундровых лесов Сибири // Проблемы притундрового лесоводства: Сб. науч. тр. / АИЛиЛХ. - Архангельск, 1995. - С. 90 - 103. [10]. Хмелев К.Ф., Березуцкий М.А. Антропогенная трансформация флоры окрестностей города Саратова за последние 100 лет // Экология. - 1995. - № 5. - С. 363 - 367. [11]. Цветков В.Ф., Семенов Б.А. Сосняки Крайнего Севера. - М.: Агропромиздат, 1985. - 116 с. [12]. Цветков В.Ф., Торхов С.В., Семенов Б.А. К уточнению границы зоны притундровых лесов Архангельской области // Проблемы притундрового лесоводства: Сб. науч. тр. / АИЛиЛХ. - Архангельск, 1995. - С. 13 - 29. [13]. Швецова В.М., Вознесенский В.Л. Суточные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у некоторых растений Западного Таймыра // Ботанич. журн. - 1970. - Т. 55, № 1. - С. 66 - 76. [14]. Шлык А.А., Прудников И.В., Мицук З.И. Последствие выцветания на биосинтез хлорофилла в постэтиолированных листьях исыта // Изв. АН БССР. Сер. биол. - 1983. - № 6. - С. 22 - 26. [15]. Эколого-физиологическое обоснование рубок главного пользования в лесах Европейского Севера / В.Н. Коновалов, Н.И. Вялых, Г.Н. Ермолаевская, Л.В. Коновалова // Антропогенное влияние на европейские таежные леса России: Сб. науч. тр. / АИЛиЛХ. - Архангельск, 1994. - С. 38 - 52.

---

Поступила 21 марта 1996 г.