

УДК 547.979.7:582.475.2(470.13)

В.В. Тужилкина, К.С. Бобкова

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН

Тужилкина Валентина Васильевна родилась в 1949 г., окончила в 1973 г. Ленинградскую лесотехническую академию, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Имеет более 100 печатных работ в области экологической физиологии древесных растений и углеродного цикла лесных экосистем Севера.
E-mail: tuzhilkina@ib.komisc.ru



Бобкова Капитолина Степановна родилась в 1939 г., окончила в 1962 г. Архангельский лесотехнический институт, доктор биологических наук, профессор РАН, главный научный сотрудник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Имеет более 200 печатных работ в области экологии леса, биоразнообразия, структуры и биологической продуктивности хвойных фитоценозов, углеродного цикла лесных экосистем Севера.
E-mail: bobkova@ib.komisc.ru



ПРОФИЛЬНЫЙ ИНДЕКС В ФИТОЦЕНОЗАХ 2 ЛЕСНЫХ ЕЛЬНИКОВ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА*

Приведены запасы ассимилирующих органов и проективное содержание хлорофилла в растениях коренных еловых сообществ Европейского Северо-Востока России. Показана изменчивость хлорофилльного индекса для старовозрастных еловых фитоценозов разных типов леса в подзонах северной и средней тайги.

Ключевые слова: север, ельники, тип леса, хлорофилльный индекс.

Одним из важных показателей, характеризующих особенности фотосинтетической активности растений в лесных сообществах, является степень развития фотосинтетического аппарата, которую можно оценить количеством хлорофилла в ассимилирующих органах на единице площади [7, 8]. Согласно современным представлениям проективное содержание зеленых пигментов (хлорофилльный индекс – ХИ) является информативным критерием фотосинтетической продуктивности, косвенно характеризующим аккумуляцию углерода в растительных сообществах. Положительная корреляция между проективным содержанием хлорофилла и первичной продукцией фотосинтеза позволяет использовать хлорофилльный индекс для оценки стока углерода в растительные ценозы [3, 6, 8, 10, 12, 13, 16]. Этот показатель принимается и при оценке состава растительности по аэро- и космическим снимкам. В литературе для наземных сообществ разных зон приводятся значения ХИ от 0,2 до 40,0 кг/га [17–19], для растительности

* Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 07-04-00104а) и программы фундаментальных исследований Президиума РАН, № 16.

горной тундры от 3,3 до 9,7 кг/га [16]. Культурные растения на Севере образуют фитоценозы с ХИ от 13 до 28 кг/га [3].

На северо-востоке европейской тайги доминируют еловые фитоценозы – длительно существующие, самовозобновляющиеся экологические системы, представленные в основном типами зеленомошной и долгомошной групп [2, 14]. Для них характерен смешанный состав древостоя при доминировании ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). Как правило, участвуют также береза повислая (*Betula pendula* Roth.), береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.), осина (*Populus tremula* L.), лиственница (*Larix sibirica* Ledeb.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.). Древостои небольшой продуктивности, IV и V, редко III классов бонитета при полноте 0,5...0,8. Напочвенный покров формируется из растений, типичных для бореальных лесов Севера. Характерно почти сплошное покрытие мхами [1, 2]. Данные о ХИ фитоценозов коренных ельников единичны [2], для травяно-кустарничкового и мохового ярусов их вообще нет.

Цель нашей работы – определить хлорофилльный индекс в фитоценозах коренных ельников Севера. Исследования выполняли в основных типах еловых сообществ северной (64°30' с.ш. и 55°30' в.д.) и средней (62° с.ш. и 50°20' в.д.) подзона тайги Республики Коми. В табл. 1 приведена краткая характеристика древостоев исследуемых естественных фитоценозов.

Таблица 1

Таксационная характеристика еловых фитоценозов

Тип леса	Состав древостоя	Возраст, лет	Густота древостоя, шт./га	Общий запас, м ³ /га	Класс бонитета	Полнота
Северная подзона тайги						
Черничный:						
свежий	5Е3Лц1Б1Ос+С	70...210	2083	223	V	0,75
влажный	6Е3Лц1Б1С+Ос	70...260	1882	214	V	0,80
Чернично-зеленомошный	5Е2Лц2Б1Ос+С	70...170	2460	166	V	0,75
Осоко-сфагновый	7Е3Б	70...300	1730	109	Va	0,65
Чернично-долгомошный	9Е1Б	110...200	770	129	V	0,60
Средняя подзона тайги						
Черничный:						
свежий	8Е2Б+С	80...200	2323	267	IV	0,86
влажный	7Е2Б1С	70...180	2160	220	IV	0,80
Долгомошный	7Е2Б1С	70...180	1858	170	V	0,78
Черничный	8Е1Б1Пх, ед. С	80...150	966	314	IV	0,86

Содержание пигментов измеряли спектрофотометрически (СФ-16, «ЛОМО», Россия) согласно методике [15]. Навеску растительной пробы (примерно 200 мг) фиксировали кипящим ацетоном в соответствии с методом Д.И. Сапожникова и др. [5]. Проективное содержание хлорофилла вы-

числяли из трех биологических повторностей определения его суммарного количества в хвое и листьях в пересчете на массу ассимилирующих органов на 1 га поверхности почвы, занимаемой сообществом. При определении ХИ фитоценозов проводили усреднение как по выборке из пробных площадей (не менее 9), так и из биологических повторностей (не менее 5).

Массу хвои и листьев древостоев определяли одновременно при изучении биологической продуктивности еловых сообществ [1, 10], используя метод модельных деревьев [11]. На каждой пробной площади проанализировано по 10...12 деревьев. В наиболее распространенных типах еловых лесов северной и средней тайги нами выявлена довольно тесная положительная связь между массой древесной зелени и диаметром дерева ели на высоте 1,3 м, коэффициенты корреляции 0,67...0,96. Для оценки зависимости выполнен регрессионный анализ. Эта связь выражается степенным уравнением $y = ax^b$, где y – масса древесной зелени; x – диаметр ствола; a , b – коэффициенты. Приемлемость уравнений определяли по корреляционному отношению R^2 . Значения коэффициентов a и b для деревьев ели в разных типах сообществ приведены в табл. 2. Надземную фитомассу растений травяно-кустарничкового и мохового ярусов определяли методом укосов на уровне почвы на участках площадью 400 см² в 40–50-кратной повторности.

Таблица 2

2* **Коэффициенты для определения сухой массы хвои ели в зависимости от диаметра ствола**

Подзона тайги	Тип леса	Коэффициенты		Индекс корреляции
		a	b	
Северная	Черничный	0,128	1,589	0,972
	Долгомошный	0,100	1,602	0,895
Средняя	Черничный	0,111	1,637	0,945
	Долгомошный	0,059	2,024	0,992

Исследования пигментного фонда древесных растений показали неодинаковое накопление хлорофиллов хвойными, лиственными растениями и древостоями в целом. Ранее мы отмечали, что содержание пигментов зависит от возраста хвои, расположения ее в кроне, сексуализации побегов [4, 9]. Изменения определяются также условиями почвенного питания или типом леса. В табл. 3 приведены сравнительные данные о содержании хлорофилла в хвое и листьях древесных растений, произрастающих в еловых лесах различного типа. У ели в заболоченных типах леса северной тайги, развитых на торфянисто-подзолисто-глееватых почвах, синтез пигментов снижен по сравнению с черничными, произрастающими на типичных подзолистых почвах. В условиях средней тайги различия в содержании хлорофилла по типам леса менее выражены. Пигментный фонд ели изменяется и в географическом плане: по мере продвижения от средней тайги к северной в хвое повышается концентрация хлорофиллов. Листья лиственных пород, которые, несомненно, играют значительную роль в продукции органического

вещества еловых фитоценозов, содержат в 2,5–3,0 раза больше хлорофилла по сравнению с хвоей ели. Средние арифметические значения содержания хлорофилла (мг на 1 г сухой массы) в ассимилирующих органах растений напочвенного покрова следующие:

Черника.....	5,68± 0,40
Брусника.....	3,64± 0,13
Травы.....	3,29± 0,30
Мхи:	
зеленые.....	3,79± 0,16
политриховые ...	1,21± 0,12
сфагновые.....	1,27± 0,10

Отмечается существенная дифференциация растений по содержанию зеленых пигментов, что проявляется в варьировании их концентрации от 1,2 до 5,7 мг/г сухой массы. Среди изученных видов повышенным содержанием хлорофилла характеризовались черника и брусника, а низким сфагновые мхи.

Проективное содержание хлорофилла в расчете на единицу площади насаждения в большей степени зависит от массы ассимилирующих органов, которая, в свою очередь, варьирует при изменении экологических условий. Так, в старовозрастных ельниках северной подзоны тайги масса хвои и листьев в свежем состоянии колеблется от 13 до 26, в средней от 27 до 36 т

Таблица 3

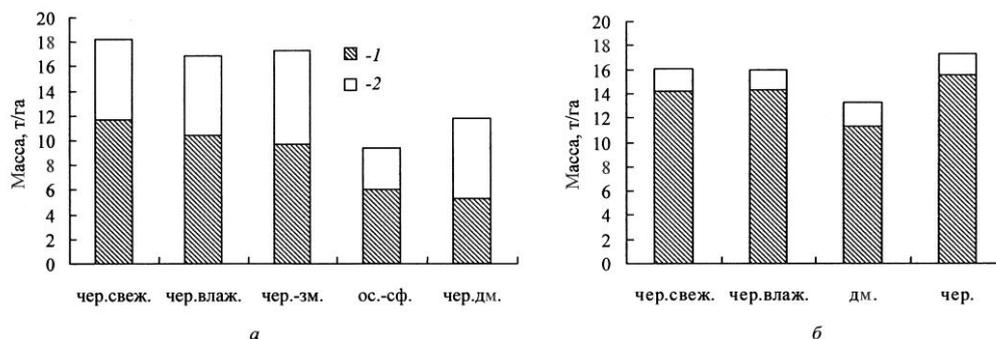
Содержание хлорофилла, мг/г сухой массы

Тип леса	Ель	Сосна	Береза	Лиственница	Осина
Северная подзона тайги					
Черничный:					
свежий	1,39±0,04	1,27±0,14	4,75±0,16	2,02±0,06	4,50±0,12
влажный	2,03±0,12	1,31±0,13	3,20±0,14	–	–
Долгомошный	1,22±0,05	1,44±0,10	–	–	–
Средняя подзона тайги					
Черничный:					
свежий	1,68±0,14	1,23±0,08	4,88±0,58	–	4,61±0,74
влажный	1,42±0,11	1,32±0,30	5,31±0,27	–	–
Долгомошный	1,37±0,05	1,24±0,11	–	–	–

на 1 га в зависимости от типа леса. Масса абс. сухих хвои и листьев примерно в 2 раза меньше [1]. В исследуемых ельниках северной тайги абс. сухая масса ассимилирующих органов древесных растений в зависимости от типа леса составляет 5,3...10,4, а в ельниках средней тайги – 11,3...15,6 т/га. Сравнительная оценка показывает, что в древостоях одинакового возраста и близких типов леса масса хвои ели на 1 га в средней тайге почти в 1,5–2,2 раза выше, чем в северной. Меньшая масса листьев характерна для древостоев заболоченных, большая – для черничных типов леса. В целом масса хвои на 1 га больше в производительных древостоях, хотя количество ее на 1 м³ древесины выше в низкопродуктивных типах леса.

Масса надземных органов растений нижних ярусов исследуемых

еловых фитоценозов северной тайги варьирует в пределах 3,3...7,6 т/га (см. рисунок). Кустарнички образуют 9...34 % фитомассы и состоят в основном из черники и брусники. На долю травянистых растений приходится лишь 0,7...17,0 %. Ведущая роль принадлежит мощному моховому покрову, который занимает 65...82 % растений нижних ярусов. В зеленомошной



Абс. сухая масса ассимилирующих органов в ельниках северной (а) и средней (б) подзон тайги: 1 – древесной; 2 – растения напочвенного покрова. Типы леса: чер.свеж. – черничный свежий; чер.влаж. – черничный влажный; чер.-зм. – чернично-зеленомошный; ос.-сф. – осоко-сфагновый; чер.-дм. – чернично-долгомошный; дм. – долгомошный; чер. – черничный

Таблица 4

Хлорофилльный индекс в еловых сообществах, кг/га

Тип леса	Древостой	Напочвенный покров	Всего
Северная подзона тайги			
Черничный:			
свежий	13,00	26,58	39,58
влажный	10,12	22,25	32,37
Чернично-зеленомошный	22,20	25,53	47,73
Осоко-сфагновый	8,40	6,46	14,86
Чернично-долгомошный	7,00	19,50	26,50
Средняя подзона тайги			
Черничный:			
свежий	26,61	7,10	33,71
влажный	24,80	5,61	30,41
Долгомошный	19,95	4,34	24,29
Черничный	27,20	6,10	33,30

группе типов леса средней тайги, где довольно сильна средообразующая роль ели, масса надземных органов растений нижних ярусов в 2–3 раза меньше, чем в северной, и составляет 1,1...1,8 т/га. Кустарнички накапливают 12...28, травы 0,7...3,7, мхи 70...85 % общей надземной массы растений травяно-кустарничкового и мохового ярусов. В заболоченных типах леса запасы надземных органов растений напочвенного покрова северной и средней тайги сопоставимы.

Проективное содержание хлорофилла древесных растений на 1 га в спелых еловых древостоях северной тайги в зависимости от типа леса ко-

леблется от 7,0 до 22,2, средней – от 20,0 до 27,2 кг/га (табл. 4). Наибольшие значения ХИ древостоев отмечены в свежем ельнике черничном средней тайги, наименьшие в заболоченных ельниках северной тайги, что обусловлено неблагоприятными эдафическими условиями произрастания. В лесных сообществах важно оценить ХИ всех компонентов фитоценоза. Расчеты показали, что хлорофилльный индекс травяно-кустарничкового и мохового ярусов в еловых фитоценозах подзоны средней тайги изменяется незначительно. По мере продвижения на север, а также нарастания увлажнения почв, наряду с увеличением ассимилирующей массы напочвенного покрова, в особенности мохового яруса, проективное содержание хлорофилла в растениях нижних ярусов растительности увеличивается в 3–5 раз (см. табл. 4). Диапазон значений общего ХИ в среднетаежных еловых фитоценозах несколько меньше, чем в северотаежных.

Таким образом, проективное содержание хлорофилла в значительной степени определяется как развитием ассимиляционного аппарата и содержанием в нем зеленых пигментов, так и условиями произрастания и географическим положением растительных сообществ. В старовозрастных ельниках средней тайги основную роль в проективном содержании зеленых пигментов выполняют древостои, а в северной тайге – растения напочвенного покрова. Полученные нами данные позволят получить более полную количественную оценку фотосинтетического стока углерода в еловые сообщества Европейского Северо-Востока.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бобкова, К.С. Биологическая продуктивность хвойных лесов Европейского Северо-Востока [Текст] / К.С. Бобкова. – Л.: Наука, 1978. – 156 с.
2. Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции [Текст] / под ред. К.С. Бобковой, Э.П. Галенко. – СПб., 2001. – 278 с.
3. Куренкова, С.В. Пигментная система культурных растений в условиях подзоны средней тайги Европейского Северо-Востока [Текст] / С.В. Куренкова. – Екатеринбург, 1998. – 113 с.
4. Ладанова, Н.В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской [Текст] / Н.В. Ладанова., В.В. Тужилкина. – Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1992. – 97 с.
5. Метод фиксации и хранения листьев для количественного определения пигментов [Текст] / Д.И. Сапожников [и др.] // Ботан. журн. – 1978. – Т. 63. – С. 1586–1592.
6. Проектное содержание хлорофилла и биоразнообразие растительности основных ботанико-географических зон России [Текст] / П.Ю. Воронин [и др.] // Физиология растений. – 1995. – Т. 42. – С. 295–302.
7. Тарчевский, И.А. Основы фотосинтеза [Текст] / И.А. Тарчевский. – М.: Высш. шк., 1977. – 254 с.
8. Тарчевский, И.А. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы [Текст] И.А. Тарчевский, И.А. Андрианова // Физиология растений. – 1980. – № 2. – С. – 390–395.
9. Тужилкина, В.В. Пигменты хвои сосны и ели [Текст] / В.В. Тужилкина, А.В. Веретенников // Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов Европейского Севера. – Л., 1981. – С. 108–119.

10. *Тужилкина, В.В.* Хлорофилльный индекс и фотосинтетический сток углерода в хвойные фитоценозы на Европейском Севере России [Текст] / В.В. Тужилкина, К.С. Бобкова, З.П. Мартынюк // Физиология растений. – 1998. – Т. 45, № 4. – С. 594–600.
11. *Уткин, А.И.* Биологическая продуктивность лесов [Текст] / А.И. Уткин // Лесоведение и лесоводство. – М., 1975. – Т. 1. – С. 9–190.
12. Хлорофилльный индекс и фотосинтетический сток углерода в леса северной Евразии [Текст] / П.Ю. Воронин [и др.] // Физиология растений. – 2004. – Т. 51, № 3. – С. 390–395.
13. *Цельникер, Ю.Л.* Хлорофилльный индекс как показатель годичной аккумуляции углерода древостоями леса [Текст] / Ю.Л. Цельникер, И.С. Малкина // Физиология растений. – 1994. – Т. 41. – С. 325–330.
14. *Чертовской, В.Г.* Еловые леса европейской части СССР [Текст] / В.Г. Чертовской. – М., 1976. – 176 с.
15. *Шлык, А.А.* Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев [Текст] / А.А. Шлык // Биохимические методы в физиологии растений. – М.: Наука, 1971. – С. 154–170.
16. *Шмакова, Н.Ю.* Сравнительная оценка листового и хлорофилльного индексов для определения годичной продукции органического вещества в сообществах горной тундры Хибин [Текст] / Н.Ю. Шмакова // Ботан. журн. – 2002. – Т. 87, № 3. – С. 85–98.
17. *Anderson, M.C.* Photon flux, chlorophyll content and photosynthesis under natural conditions [Text] / M.C. Anderson // Ecology. – 1967. – Vol. 48, N 6. – P. 1050–1052.
18. *Kira, T.* Primary production of forests [Text] / T. Kira // Photosynthesis and productivity in different environments. – Cambridge, 1975. – P. 5–40.
19. *Lieth, H.* Primary productivity of the Biosphere [Text] / H. Lieth, R.H. Whitaker // Ecological Studies. – Berlin, 1975. – Vol. 14. – P. 181–197.

Поступила 02.10.08

V.V. Tuzhilkina, K.S. Bobkova

Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch of Russian Academy of Science

Chlorophyllous Index in Phytocenoses of Virgin Spruce Forests in European Northeast

The stocks of assimilating organs and projective content of chlorophyll in the plants of virgin spruce communities of the European Northeast of Russia are provided. The variability of the chlorophyllous index for mature spruce phytocenoses of different forest types in the subzones of northern and middle taiga is demonstrated.

Keywords: north, spruce forests, chlorophyllous index.
