

**Зарубина Лилия Валерьевна**

**СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ  
ПОДПОЛОГОВОЙ ЕЛИ ПОД ВЛИЯНИЕМ КОМПЛЕКСНОГО УХОДА**

06.03.02 – Лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация

Диссертация на соискание ученой степени  
доктора сельскохозяйственных наук

Научный консультант:

Дружинин Николай Андреевич,  
профессор, доктор  
сельскохозяйственных наук

СОДЕРЖАНИЕ		Стр
ВВЕДЕНИЕ.....		4
1. СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА.....		12
1.1. Состояние лесных экосистем в условиях дефицита света.....		12
1.2. Особенности роста растений при дефиците азота.....		33
2. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ.....		46
2.1. Климатические, почвенно-гидрологические условия.....		46
2.2. Лесной фонд.....		51
2.2. Объекты исследования.....		53
3 ПРОГРАММА, МЕТОДЫ, ОБЪЕМ ИССЛЕДОВАНИЯ.....		59
3.1. Программа работ.....		59
3.2. Методика работ.....		60
3.3. Объем исследования.....		67
4. ОСОБЕННОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ СРЕДООБРАЗУЮЩИХ ФАКТОРОВ.....		69
4.1. Световой режим леса.....		69
4.2. Температурный режим воздуха и почвы.....		75
4.3. Режим влажности почв.....		83
5. БИОЛОГО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ЕЛИ ПОСЛЕ ПОСТЕПЕННЫХ РУБОК.....		88
5.1. Дыхание корней.....		88
5.2. Водный режим подроста ели.....		91
5.3.Сезонная динамика содержания пигментов хвое ели.....		97
5.4. Фотосинтез, транспорт и распределение <sup>14</sup> C-ассимилятов.....		102
5.5. Физиологическое состояние древесных пород.....		121
5.6. Влияние травм на состояние деревьев и подроста ели на лесосеках.....		122
5.7. Влияние стволовой гнили на состояние деревьев и подроста ели.....		127
5.8. Влияние рубок на состояние растительности нижних ярусов.....		129
5.9 Сток атмосферного углерода у подроста ели. ....		133
6. ВЛИЯНИЕ АЗОТА НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ЕЛИ.....		138

6.1. Влияние азота на дыхание корней ели.....	139
6.2. Водный режим ели.....	148
6.3.Сезонная динамика пигментов в хвое ели.....	152
6.4. Особенности фотосинтеза ели после внесения удобрений.....	164
6.5. Дыхание хвои подроста ели после внесения удобрений.....	175
6.6. Влияние азота на сток и передвижение углерода – 14 .....	178
6.7. Сток атмосферного углерода.....	209
7. СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЕЛИ ПРЕДВАРИТЕЛЬНОГО И СОПУТСТВУЮЩЕГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ПОСЛЕ КОМПЛЕКСНЫХ УХОДОВ.	215
7.1. Состояние естественного возобновления в березняках и осинниках.....	215
7.2. Состояние лесовосстановления после постепенных рубок.....	221
7.3. Рост подроста ели при онтогенезе березняков.....	228
7.4. Рост подроста ели после постепенных рубок.....	232
7.5. Форма кроны ели.....	236
7.6. Морфологическая характеристика побегов.....	243
7.7. Структура фитомассы.....	246
7.8. Водонасыщенность тканей деревьев.....	259
7.9. Рост подроста ели в березняках после внесения азотных удобрений.....	261
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	273
ВЫВОДЫ.....	285
ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ.....	287
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	288

## ВВЕДЕНИЕ

Повышение продуктивности лесов и эффективность лесовосстановления были и остаются в настоящее время важнейшими лесохозяйственными мероприятиями. Для их решения должна быть разработана и планомерно осуществлена широкая система мер, направленная на максимальное удовлетворение древесных растений важнейшими факторами жизни и, в первую очередь, водой, светом, питательными веществами.

Широкомасштабное вовлечение в прошлом столетии на Севере спелых хвойных лесов в промышленную эксплуатацию сплошными концентрированными рубками привело к формированию на больших площадях антропогенных, преимущественно лиственных лесов. Только в Архангельской области за 48 лет (1951 – 2000 гг.) спелые хвойные леса были вырублены на площади 6,5 млн. га (Чупров, 2003). Это стало определяющим фактором появления в области лиственных формаций на громадных территориях (Мелехов, Чертовской, Моисеев, 1966; Чибисов, Ипатов, 1971; Чупров, 1986, 2003, 2008).

По оценкам классиков таежного лесоводства (Морозов, 1949; Ткаченко, 1952; Мелехов, 1962; Молчанов, 1971) при естественном развитии древостоев полная обратная смена на хвойные насаждения растягивается на 150–200 лет. Ведущим экологическим фактором, ограничивающим нормальный рост и функциональную активность подростов в этих лесах, является недостаток солнечного света и тепла, бедность почвы азотом (Тарасенко, 1972; Тихонов, 1979; Тихонов, Зябченко, 1990).

Широкомасштабное промышленное освоение хвойных лесов привело к тому, что лесосырьевая база в регионе по хвойному хозяйству стала быстро истощаться. В промышленную рубку широко стали вовлекаться лиственные леса. Увеличение объемов лесозаготовок в лиственных лесах и увеличение фонда лесовосстановления требует расширения теоретических и прикладных исследований с целью совершенствования технологии рубок, разработки научно обоснованных приемов лесопользования и лесовосстановления для сохранения ели как главной лесообразу-

ющей и наиболее ценной в хозяйственном отношении древесной породы Севера. Это диктуется основными задачами и содержанием современного лесоводства и лесоведения, для организации и осуществления которых необходимо располагать обоснованной системой зональных и региональных показателей и норм эффективности лесоводственных мероприятий. Важным направлением здесь должны стать физиолого-биохимический и анатомо-морфологический уровни регулирования продуктивности лесов (Жуков, Бузыкин, 1977).

Многие стороны этой важной проблемы в условиях обширного северного региона остаются не изученными. До настоящего времени недостаточно полно изучено состояние естественного возобновления и его дифференциация под влиянием постепенных рубок, отсутствует информация о важнейших экологических факторах и динамике физиолого-биохимических показателей ели при развитии листового полога, не выявлены адаптивные реакции ели к меняющимся в результате рубок условиям среды. Не установлены пределы допустимого изреживания листового полога, при которых достигается максимальное удовлетворение потребностей подростка ели в жизненных факторах и обеспечивается ускоренный вывод ее из-под листового полога и восстановление коренных ельников.

Следует отметить недостаточную изученность влияния удобрений на лесные экосистемы, без должного теоретического обоснования проводимых работ. Недостаточно проведено исследований по изучению влияния удобрений на физиолого-биохимические процессы подростка, особенно на его основные энергетические характеристики, в конечном итоге определяющие лесохозяйственный урожай. Отсутствие таких данных в значительной степени сдерживает разработку научно обоснованных приемов и рекомендаций по эффективному проведению рубок и использованию удобрений в северных лесах. Затрудняется получение единого ответа на вопросы, связанные с рациональным и не истощительным лесопользованием, нарушаются принципы устойчивого лесного пользования, необходимого для успешного развития современного лесного бизнеса. Эта проблема особенно важна для северного региона страны в связи с наличием на его территории большого количества площадей вторичных лесов, возникших в результате широкомасштабного

применения в прошлом концентрированных рубок.

До настоящего времени слабо изучены также последствия действия на жизненное состояние дерева механических травм, получаемых во время лесоразработок, влияния стволовых гнилей. Поэтому разработка эколого-биологических основ рубок и применения удобрений в лиственных лесах Севера в настоящее время является настоятельной необходимостью.

Решение перечисленных вопросов обеспечит возможность выявления влияния каждого из мероприятий на лесовосстановительные процессы и жизнеспособность подпологовой ели. Комплексные исследования позволят разработать эколого-биологически обоснованную систему рубок и стратегию минерального питания в лиственных лесах, дифференцированно подойти к разработке научно обоснованных приемов и рекомендаций по повышению продуктивности этих лесов, ускоренного восстановления ельников.

**Актуальность темы.** Активное вовлечение хвойных лесов на Европейском Севере страны с прошлого столетия в промышленное освоение привело к формированию на обширных площадях производных мелколиственных формаций, которыми в Архангельской области занято 3,9 млн. га. Воспроизводство лесных ресурсов должно, прежде всего, достигаться путем максимального использования естественной лесовосстановительной способности и увеличения объемов мероприятий по содействию естественному возобновлению. Успешно осуществить эту задачу можно только на основе глубокого изучения биологии лесных экосистем, закономерностей их роста, развития и функционирования, механизмов воздействия на них различных абиотических и биотических факторов.

Экосистемы лиственных формаций в эколого-физиологическом отношении в условиях обширного северного региона остаются слабо изученными. До настоящего времени недостаточно полно оценено в них состояние естественного лесовосстановления и его деформация под влиянием рубок. Отсутствует информация о важнейших экологических факторах и динамике физиолого-биохимических процессов у подпологовой ели на разных этапах возрастного развития лиственного древостоя. Не обоснованными остаются микроклиматические и физиолого-

биохимические показатели допустимого изреживания листовного яруса при постепенных рубках, обеспечивающие ускоренный вывод ели из-под листовного полога и восстановление коренных ельников. Не разработанными и не обоснованными остаются дозы минеральных подкормок в региональном аспекте, позволяющие получать для подпологовой ели совместно с рубками максимальный биологический эффект.

**Степень разработанности.** Данное исследование является законченным. В результате его проработки на основе всестороннего изучения у ели физиологических и ростовых процессов получены новые данные, отражающие жизненное состояние подпологовой популяции ели на разных возрастных стадиях формирования березового древостоя, показана степень отзывчивости ели на хозяйственные мероприятия (световой режим и его дозу при рубках, на уровень азотного питания и его дозу при внесении азотных удобрений, на комплексный фактор), установлены конкретные сроки прихода в березняки черничных типов условий местопроизрастания с рубками с целью недопущения гибели ели, даны предложения производству по ускоренному выводу ели из-под полога березы, формированию ельников на месте березняков, достаточно подробно изучены также процессы лесовосстановления в северотаежных березняках черничных, их возрастной состав и возрастной состав ели в разных по составу и возрасту березняках по подзоне северной и средней тайги. Материалы экспериментальных и статистически подтвержденных данных получены за период 1993-2015гг.

**Цель исследования.** Изучение особенностей роста, физиолого-биохимических процессов и эффективных доз внесения азотных удобрений и обоснование оптимального режима комплексного ухода за подростом ели для восстановления еловых формаций.

**Основные задачи исследования:**

– дать комплексную оценку основных средообразующих факторов (освещенность, температура воздуха и почвы, водонасыщенность корнеобитаемого горизонта), определяющих рост и развитие подпологовой ели в березняках черничных условий местопроизрастания при онтогенезе их древостоев и постепенных рубках;

- оценить жизненное состояние елового подростка в процессе возрастного развития и формирования березового древостоя;
- определить степень влияния постепенных рубок на физиолого-биохимические процессы и биометрические показатели подростка ели;
- изучить особенности естественного лесовозобновления в лиственных насаждениях северотаежной зоны под влиянием комплексных уходов;
- выявить эффективность действия азота на состояние ели под пологом березняков черничных условий местопроизрастания;
- дать комплексную оценку постепенных рубок и действия азота на физиолого-биохимические и ростовые процессы ели.

**Научная новизна.** По результатам многолетних наблюдений (1993–2015 гг.) в наиболее представленных черничных лесорастительных условиях северотаежной зоны европейской части России получены данные о динамике средообразующих факторов (освещенность, температура, влагозапас почвы и др.) в производных березняках и осинниках. Изучено в процессе сукцессионного развития березового древостоя жизненное состояние и рост подростка ели, их взаимосвязь и взаимообусловленность при разном световом и азотном питании.

Оценено состояние естественного лесовосстановления, влияние постепенных рубок и азотного удобрения на еловый компонент в лиственных насаждениях Европейского Севера; обоснованы пределы возможного изреживания лиственного полога, определены дозы вносимого азотного удобрения, позволяющие получать для ели повышенный лесоводственный и биологический эффекты.

Впервые комплексно изучено влияние постепенных рубок и внесения азотных удобрений на физиолого-биохимические процессы: дыхание корневых систем и хвои, сезонная динамика синтеза пластидных пигментов, фотосинтетическая деятельность, водный режим, процессы накопления, сток и пути передвижения  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов у подпологовой ели.

**Теоретическая и практическая значимость исследования.** В связи с крайне скупой информацией по физиологии и биохимии развития подростка ели в северотаежных березняках черничных условий местопроизрастания, полученные



результаты расширяют сведения о действии постепенных рубок и внесения минеральных удобрений на внутренние процессы и рост елового подроста. Результаты исследования имеют важное практическое значение для объяснения изменений, происходящих в состоянии средообразующих факторов, процессов естественного лесообразования, жизненного состояния, физиологических и ростовых процессов у подпологовой ели под влиянием специфики онтогенеза березняка, для обоснования эффективного применения постепенных рубок и внесения азота.

Полученные материалы могут успешно использоваться при разработке стратегии светового и минерального питания для ели в мелколиственных лесах по обоснованию возрастов и степени необходимого изреживания лиственного полога при постепенных рубках, сроках вывода ели из-под полога березы. Результаты исследования могут использоваться для оценки естественного лесовозобновления и состояния елового подроста в березняках и осинниках черничных условий местопроизрастания при исследовании взаимоотношений в системе «растение – среда» и «корень – лист», донорно-акцепторных связей между органами древесного растения, при чтении курса лекций по экологии, дендрологии, физиологии, минеральному питанию растений. Материалы являются новыми, развивающими эколого-биологические основы обоснования рубок и химической мелиорации в лиственных лесах Севера. Материалы исследования необходимо использовать при подготовке лесохозяйственных регламентов и лесных планов.

**Методология и методы исследования.** Результаты работы направлены на решение комплексных вопросов связанных с разработкой эффективных методов сохранения популяции ели в березняках черничных как резерва для ускоренного формирования на их месте полноценного елового древостоя, ускоренного вывода ели из-под полога березы, на достижение рационального и не истощительного лесопользования в березняках черничных. Положительное решение данного вопроса базируется на глубококом и всестороннем изучении физиологических и ростовых процессов ели, их реакции на различные хозяйственные мероприятия (постепенные рубки, уровень азотного питания, комплексный фактор) и их дозу. Изучение указанных вопросов основывается на использовании общепринятых научных методов исследования.

Обоснованность и достоверность результатов исследования подтверждается массовым материалом экспериментальных и статистически обработанных данных, собранных за период 1993-2015 гг.

**Положения, выносимые на защиту:**

- особенности средообразующих факторов в черничных типах леса при сукцессионной смене листовенного полога и постепенных рубках;
- особенности ритмики физиологических процессов подроста ели под пологом листовенных древостоев;
- лесоводственно-физиологическая оценка эффективности постепенных рубок в березняках и осинниках черничных условий местопроизрастания и обоснование оптимальных уровней изреживания листовенного полога, обеспечивающих повышенную биологическую и ростовую активность ели;
- действие азота на физиолого-биохимические и ростовые процессы ели в зависимости от степени изреживания листовенного полога;

**Степень достоверности и апробация работы.** Материалы диссертационной работы представлялись и обсуждались на 17 научных, научно-технических и научно-производственных совещаниях, конференциях и симпозиумах, в том числе: на 11 международных конференциях (Архангельск, 1999, 2009; Петрозаводск, 1999, 2004, 2014; Сыктывкар, 1998, 1999, 2000, 2003, 2008; Новосибирск, 2015), 4 всесоюзных и всероссийских (Архангельск, 1995, 2007; Вологда, 2007, 2014), на внутривузовской профессорско-преподавательской конференции по итогам НИР АИЛиЛХ (1996 г.), координационном совещании (С.Петербург, 1994).

**Личный вклад.** Составлена программа и методика исследования, проведена закладка пробных площадей (ПП), таксация насаждений, изучено состояния лесовосстановления, динамика средообразующих и почвенных факторов, жизненное состояние ели в процессе сукцессионного развития березняков, после выборочных рубок и внесения азотных удобрений, камеральная и статистическая обработка экспериментальных данных, их анализ, подготовка текста диссертации и публикаций. Физиолого-биохимические исследования с использованием радиоуглерода-14 проводились в лаборатории экологии и физиологии растений СевНИИЛХ

(АИЛиЛХ), САФУ (2014-2016гг.). Работа выполнялась во ВНИИЛМ, СевНИИЛХ (АИЛиЛХ) и Вологодской ГМХА (ВГМХА имени Н.И.Верецагина).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 38 работ, в том числе 3 монографии, 11 статей в рецензируемых журналах, включенных в Перечень ВАК РФ по специальности 06.03.02.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения. Работа изложена на 333 страницах и включает 65 таблиц и 30 рисунков, список использованной литературы из 482 наименования, в том числе 54 иностранных источника.

## 1. СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА

### 1.1 Состояние лесных экосистем в условиях дефицита света

Многочисленными исследованиями, выполненными научно-исследовательскими учреждениями (СевНИИЛХ ( АИЛиЛХ), ВНИИЛМ, Институт леса Карельского НЦ РАН, СпбНИИЛХ (ЛенНИИЛХ), ЛЛТА, С(А)ФУ (АГТУ) и др.) показано, что лесовосстановление на вырубках таежной зоны в основном осуществляется лиственными породами. В условиях Севера России на месте бывших ельников около 70 % вырубленных площадей также возобновляется лиственными породами (Фетисова и др., 2013; Коновалов, Зарубина, 2016).

В Ленинградской области только на 18 % площадей вырубок восстанавливается ель, а остальная часть зарастает лиственными породами или совсем не возобновляется (Науменко, 1962). В южно-таежных лесах и северо-западе России мягколиственные леса занимают более 40 % лесопокрытой площади (Мелехов и др., 1966). В странах Прибалтики под лиственными лесами находится около 50 % гослесфонда (Кайрюкштис, Каразия, 1970). В Белорусии за период 1956-2000 гг. площадь березняков увеличилась на 42 % (Ерошкина, 2012). С. А. Дыренков (1969), изучая естественное возобновление на Вепсовской возвышенности, отмечал, что ельники здесь не отличаются какой-либо особой оригинальной реакцией на сплошные рубки по сравнению с южными и среднетаежными районами Европейского Севера и Северо-Запада. За последние 20 лет почти все площади (более 95%) вырубленных здесь ельников, в настоящее время заняты лиственными молодняками. И только на 4,6 % площади вырубок ель занимает господствующее положение в составе молодняков (Трубин и др., 2000).

По исследованиям А. В. Побединского (1961, 1973, 1983, 2002) на вырубках

сосняков черничных также поселяется береза и осина. Еще ранее М. Е. Ткаченко (1952), изучавший состояние возобновления на вырубках северо-таежной зоны Карелии, приходит к аналогичному выводу. Н. П. Чупров (2008), изучая состояние лесов Архангельской области, отмечает, что результатом интенсивной эксплуатации северных лесов в прошлом и пожаров явилась широкая смена хвойных пород и возникновение на огромных площадях лиственных древостоев, главным образом березняков.

Нерегулируемое лесопользование ведет к увеличению площади лиственных лесов и сокращению площадей, занимаемых хвойными лесами. Так, в многолесном Няндомском районе Архангельской области к 1949 году спелые и перестойные хвойные леса занимали 80 % всей лесопокрытой площади, а в 1999 году в результате нерегулируемого лесопользования, примерно, такую же площадь (60 %) стали занимать уже мягколиственные леса (Павлов, 2000). Согласно работам, проведенным под руководством И. С. Мелехова (1954) в бассейне Северной Двины, естественное облесение концентрированных вырубок в Архангельской области в основном происходит также лиственными породами.

По данным учета лесного фонда Архангельской области к 2000 году под лиственными насаждениями было занято около 20 % всей лесопокрытой площади или более 3,9 млн. га (Трубин и др., 2000). Наибольшее развитие березы и осины в лесах северной подзоны Архангельской области наблюдается на протяжении 3-10 лет после сплошных рубок.

Облесение за счет лиственных пород происходит в отдельных случаях на 56 % вырубаемой площади в основном с участием подроста ели. Однако в последующие годы из-за неблагоприятных экологических условий основная часть сохраненного в процессе рубки елового подроста отмирает, а оставшаяся часть подавляется лиственными породами, где страдает от недостатка света (Трубин и др., 2000).

Под пологом березняков имеется достаточное количество подроста ели (до 5 тыс. экз. на 1 га и более), которое способно обеспечить в последующем господство в составе формирующихся древостоев при условии создания благоприятных экологических условий (Дыренков и др., 1969; Побединский, 1971, 1986; Писарен-

ко, 1977; Орлов и др., 1987, 1999; Грязькин, 2001; Чибисов, Вялых, 2005; Беляева и др., 2012; Зарубина, 2015; Коновалов, Зарубина, 2016).

Сформировавшиеся из хвойного молодняка с березой насаждения, на территории области по данным лесоустройства составляют: в северной подзоне тайги 12 %, в средней – 23 % (Трубин и др., 2000). К возрасту спелости березы и осины (50–60 лет) доля лиственных насаждений в лесном фонде области увеличивается до 30 % и более и незначительно снижается в последующие годы (Трубин и др., 2000).

В регионе преобладают молодняки и средневозрастные березняки высокой полноты. Высокобонитетные (I и II классы) березняки в южной подзоне являются преобладающими (81%), в средней подзоне на их долю приходится половина площади (45 %), в северной подзоне эти леса имеют среднюю представленность (Чупров, 2008). Смена хвойных в северных районах идет березой, к югу – больше осинной и ольхой (Мелехов, 1993).

По данным классиков таежного лесоводства Г.Ф. Морозова (1949), М. Е. Ткаченко (1952), И.С. Мелехова (1953, 1954, 1980), А. А. Молчанова (1961) полная обратная смена хвойных пород естественным путем происходит через 150-200 лет. И. С. Мелехов (1953, 1980) считает, что после сплошных рубок хвойных лесов ельники без вмешательства человека могут образовываться не раньше, чем через 180–200 лет. В березняках полная смена березы елью возможна лишь после полного распада березняков (Кайрюкштис, Каразия, 1970).

По исследованиям современных авторов (Чибисов, Ипатов, 1971; Казимиров и др., 1977; Чупров, 1986, 2008; Вялых, 2000, Грязькин 2001) господство лиственных пород на вырубках Севера длится не менее 200-250 лет. По исследованиям Н. П.Чупрова (2000, 2008) в березово-еловых древостоях с елью последующего возобновления ель начинает единично выходить в первый ярус с 40–70 лет, в зависимости от типа леса и подзоны тайги. Преобладание ели в составе первого яруса наступает за пределами 160–180 лет, а по древостою в целом со 120 лет и выше.

По вопросу роли лиственных пород в жизнедеятельности ели в литературе встречаются разные мнения. основоположник учения о смене пород Г. Ф. Морозов

(1949) указывает, что лиственные породы не только не угнетают ель, но даже способствуют ее росту. И. С. Мелехов (1949, 1953) считает, что примесь лиственных к ели улучшает плодородие почвы, активизирует обмен веществ и энергий и, в конечном счете, способствует лучшему росту ели. Аналогичного мнения придерживается и Л. Кайрюкштис (1969). Н.П. Чупров (2008) полагает, что быстрое и интенсивное поселение березы в условиях экстенсивного ведения лесного хозяйства, не следует считать отрицательным явлением. При отсутствии быстрого облесения лиственными породами большая часть вырубок оказалась бы безлесным пространством на длительный период.

А. Я. Орлов (1991) отмечает, что еловый подрост, в значительных количествах встречающийся под пологом лиственных пород, способен почти полностью адаптироваться в условиях сплошных вырубок и в короткий срок сформировать на вырубке чистые и смешанные с лиственными породами молодняки. Наряду с этим А.С. Тихонов (1977, 1979, 1990) в своих обзорах приводит многочисленные примеры заглушения ели березой и осиной на бывших вырубках. По его данным даже двухразовое осветление культур ели на вырубках не дает нужного эффекта, поскольку численность березы восстанавливается быстрее ели, и она вновь начинает угнетать ель. Вырубка лиственного яруса уже через 5 лет вновь приводит к заглушению ели новым поколением лиственных пород. Угнетение 5-7-летнего самосева ели под пологом лиственного яруса с хозяйственной точки зрения становится уже нежелательным (Кайрюкштис, Каразия, 1970).

Особенно в неблагоприятных световых условиях в лиственном лесу находятся самые низкорослые группы елового подроста, которые помимо угнетения лиственным ярусом находятся под жестким контролем со стороны травяно-кустарничкового и мохового ярусов (Катрушенко, Старостина, 1987; Цельникер, 2005). Биологическое угнетение самосева ели под пологом древостоя начинается сразу после его появления (Тимофеев, 1927). Рост еловой популяции под пологом лиственных пород настолько замедляется, что и в возрасте 80-90 лет ель не выходит в верхний ярус. По запасу данный компонент древостоя к 90 годам составляет не более 3-25 %. И только в возрасте 120 лет, в результате отпада части березы, ель

начинает постепенно появляться в первом ярусе, составляя не более 3-4 единиц в составе формирующихся насаждений (Чупров, 1986, 2008).

Одной из основных причин слабого роста подроста ели в березняках является то, что корни березы обладают большей энергией роста, они более интенсивны по сравнению с хвойными породами. На участках с одинаковым качеством лесорастительных условий корневая система березы гуще, она проникает в почву глубже, чем корневые системы хвойных деревьев, вытесняя их в верхние горизонты (Мартинович и др., 1982).

При одновременном поселении с хвойными береза быстрее осваивает почву (Куусела, 1991) и быстрее восстанавливает листовой аппарат (Куприянова, 1970). У березы практически отсутствует дневная депрессия дыхания корней, тогда как у ели она сильно выражена (Мамаев, 1983, 1984). Особенностью активного роста березы перед елью является пониженный уровень среди других регуляторов роста природного ингибитора роста – абсцизовой кислоты (Кузина, Калинина, 1993). К 30-летнему возрасту, береза развивает корневую систему, значительно превосходящую корневую систему сосны, лиственницы и ели. Вследствие этого верхние слои почвы остаются перегруженными ее корнями (Бобкова, 1972, 2001).

При внесении удобрений корни березы активно перехватывают их у ели, ухудшая тем самым питание ели (Trillmich, 1970). Б.С.Мартинович и др. (1982), К. Куусела (1991) отмечают, что всходы и особенно побеги и корни березы растут очень быстро. В смешанных насаждениях они обгоняют, подавляют и губят всходы хвойных деревьев, равные им по возрасту. Глубокое и активное горизонтальное распространение корневых систем березы в сравнении с елью и другими хвойными породами, создает превосходящий отток влаги из почвы в березу, препятствует формированию корней хвойных пород. Поэтому непосредственно вокруг корней ели возникают микрзоны с пониженной влажностью, в которых создается напряженный питательный и водный режимы. В результате подрост ели испытывает недостаток в водном питании даже на фоне высокого потенциала влаги (Роде, 1963; Богатырев, Васильева, 1985).

Положение ели в осинниках мало, чем отличается от ее положения в берез-



нях. И здесь при 70-летнем возрасте осины ель участвует в составе первого яруса только в качестве примеси и также испытывает биологическое угнетение со стороны лиственных пород (Кайрюкштис, Каразия, 1970).

По исследованиям многих авторов (Иванов, Коссович, 1930, 1932; Иванов, 1946; Tranquillini, 1955, 1960; Голод, Парфенов, 1966; Кайрюкштис, 1969; Алексеев, 1975; Цельникер, 1978; Цельникер и др., 1973, 1995, Deyet et al, 1990; Liefferes et al, 1999; Грязькин, 2000; Мигунова, 2010 и др.), недостаток света является основным внешним фактором, лимитирующим нормальный рост подроста в древостоях. Л.А. Иванов (1946) свет и влагу считал главными внешними факторами в жизни древесных растений. Интенсивность света определяет видовой состав, габитус и численный состав растений нижних ярусов леса с умеренным климатом на почвах с достаточным увлажнением (Голод, Парфенов, 1966; Тооминг, 1977, 1984; Ничипорович, 1972, 1975, 1982; Судачкова, 1977; Цельникер и др., 1995; Мигунова, 2010). В условиях угнетения под пологом древостоев ель и пихта формируют характерную зонтикообразную форму кроны, степень выраженности которой лесоводами часто используется в качестве критерия жизнеспособности подроста (Злобин, 1970; Судачкова, 1977, Дружинин и др., 2000). Под сомкнутым древесным пологом, в условиях недостаточного освещения, еловый подрост перестает реагировать на изменение температуры воздуха (Аглиуллин, 1977). С лесоводственной точки зрения свет единственный фактор, подлежащий регулированию активными лесоводственными мерами (Иванов, 1946; Голод, Парфенов, 1966; Грязькин, 1998).

В начальные годы жизни ель наиболее теневынослива (Казимиров и др., 1977; Тихонов, 1977, 1979; Катрушенко, Старостина, 1977, 1987; Казимиров, 1988; Тихонов, Зябченко, 1990). Под пологом леса насчитывается иногда более 100 тыс. экз. на 1 га всходов ели. С возрастом ее потребность в свете увеличивается. Поэтому уже 5–10 летних экземпляров под пологом древостоев остается в сотни раз меньше, чем 1–2-летних особей (Дмитриева, 1973; Орлов, Серяков, 1991; Беляева и др., 2012; Фетисова, и др., 2013).

По вопросу оптимальной для ели освещенности в литературе имеется ряд мнений. Д. С. Голод и В. И. Парфенов (1966), изучавшие закономерности распре-

деления света в различных типах леса Белорусского Полесья, установили, что развитие ели под пологом древостоев идет успешно при среднедневной освещенности в течение вегетационного периода от 300 до 1500 люкс. В.А. Алексеев (1975) указывает, что для формирования перспективного подроста ели необходимый минимум света составляет 25-40 % от полной освещенности.

В. Лиффер и К. Штарк (Lieffers, Stadt, 1994, 1999), изучая рост нижних ярусов в бореальных лесах Кордильерского экорегиона, нашли хороший рост сеянцев ели под пологом около 40% от полной освещенности. Ю. Л. Цельникер (1978) на основе изучения баланса органического вещества растений установила, что подрост теневыносливых пород может выжить под пологом при интенсивности света 5%.

Развитие подроста невозможно если интенсивность ФАР не превышает 10% от полной, так как в этом случае растения смогут развить лишь один горизонтальный слой листьев. Второй слой уже будет работать с отрицательным балансом органического вещества. Под пологом лиственных пород прирост ели в высоту может существенно увеличиваться лишь с изменением освещенности до 30–35 % (Юодвалькиса, 1981).

Изучением поступления и распределения солнечного света в бореальных мягколиственных лесах активно занимались многие ученые (Иванов, Коссович, 1930, 1932; Иванов, 1946; Робинович, 1953; Цельникер, 1969, 1973; Цельникер и др., 1981; Кайрюкштис, Каразия, 1970; Алексеев, 1975; Чибисов, Нефедова, 2003; Зарубина, Коновалов, 2002; Зарубина, 2004). Так, Л. А. Кайрюкштис (1967, 1970) выявил, что в зависимости от типа леса сомкнутый лиственно-еловый ярус в период интенсивного роста перехватывает около 90 % видимой радиации, из которой примерно 80 % поглощается верхним ярусом и 10 % отражается. От количества, поступающего к кронам, на долю нижних ярусов и подроста приходится не более 10 % света.

По данным С.Н. Кузина (2001) под полог 90-летнего смешанного лиственно-хвойного древостоя в условиях средней тайги проникает лишь 20% ФАР. По исследованиям Г. А. Чибисова и А. И. Нефедовой (2003) в северотаежной зоне березовым пологом отражается около 20 % и поглощается около 65 % солнечной ради-

ации. Рубки ухода очень сильной интенсивности в 20-40-летних березово-еловых насаждениях увеличивают поступление суммарной солнечной радиации под полог в 3 раза.

По данным В. Н. Коновалова (1994) и Л. В. Зарубиной (2004) под полог 53- и 59-летних березняков и осинников черничных на севере Архангельской области во время полного облиствения березы и осины в околополуденные часы проникает не более 14 % приходящей к кронам суммарной радиации, а в утренние и вечерние часы – не более 7 %. В северотаежном регионе наибольшее количество световой энергии задерживается 20–25-летними березняками. В дневное время под их полог проникает до 10 % приходящего к кронам солнечного света.

В листопадных лесах количество проникающего под полог света обнаруживает четкую зависимость от фенологического состояния деревьев. В безлиственном состоянии березовые древостои перехватывают 40 % и пропускают к нижним ярусам 50-80 % ФАР. Летом, при полном развитии листьев, они перехватывают до 90 % всей лучистой энергии (А. А. Молчанов, 1961; Алексеев, 1975; А. Г. Молчанов, 1971; Коновалов, Зарубина, 2002; Зарубина, 2004). Поэтому весной и осенью вечнозеленые растения нижних ярусов имеют возможность фотосинтезировать при более высоких интенсивностях света, чем летом, однако низкие температуры почвы и воздуха в этот период значительно сдерживают реализацию растениями этой экологически полезной возможности.

В летний период величина пропускания света под полог зависит также от ажурности крон деревьев. По исследованиям Ю. Л. Цельникер (1973) доля просветов в кроне осины составляет 38 %, березы бородавчатой – 30 %, ели – 5 %. Именно сложные древостои из многокомпонентных пород с неодинаковой ажурностью крон, при равной сомкнутости обладают разным поглощением и пропусканием солнечной радиации.

На поступление, поглощение и распределение лучистой энергии в лесу сильное влияние оказывает степень разреженности древостоев. Так, после выборочных рубок интенсивностью 45-50 % по запасу приход солнечной радиации под полог спелых березово-еловых древостоев увеличился: в районах Крайнего Севера в 3 ра-

за, средней и северной подзонах тайги – в 4 раза (Коновалов, Коновалова, 1999). Проведение высокоинтенсивных рубок в 20-40-летних березово-еловых насаждениях увеличивает пропускание суммарной радиации под полог в 3 раза (Чибисов, Нефедова, 2003).

От количества лучистой энергии в функциональной зависимости в лесу находятся и другие экологические факторы и, прежде всего, температура почвы и воздуха. Северные растения испытывают огромный дефицит биологически активных температур (Прокушкин и др., 1982), поэтому любые изменения температурного режима будут оказывать непосредственное влияние на их функциональную деятельность.

На тепло, как ведущий экологический фактор в развитии северных древесных растений, указывают многие исследователи (Чертовской, Миронова, 1971; Бобкова, 1981; Забоева, 2001; Чибисов, Нефедова, 2003). От температурного режима у растений во многом зависит интенсивность роста и функциональная деятельность корней, скорость физиологических и биохимических процессов, появление и активность роста всходов, деятельность почвенной микрофауны. С температурным режимом тесно связаны сезонные изменения в жизни растений, чередование и скорость прохождения разных фаз роста и развития. Для леса исследователи наряду со светом тепло считают важнейшим экологическим фактором (Молчанов, 1961; Орлов, Кошельков, 1971; Бобкова и др., 1972, 1987; Абражко, 1973; Веретенников, Коновалов, 1979; Бобкова, Богданова, 1979; Наумов, 1981; Загуральская, 2000; Мигунова, 2010 и др.).

Вопросами изучения температурного режима лесных почв умеренного и boreального пояса занимались многие авторы (Димо, 1971; Верхоланцева, Галенко, 1972; Чертовской, Миронова, 1972; Желдак и др., 1988; Чибисов, Нефедова, 1991, 2003; Забоева, 2001; Кузин, 2001; Коновалов, Зарубина, 2002 и др.). Согласно исследованиям Г. А. Чибисова и А. И. Нефедовой (2003) в северотаежной подзоне годовая среднемесячная температура почвы в березово-еловых фитоценозах на глубине 20-120 см не превышает 2–4 °С, средняя за вегетацию на глубине 5–20 см +6,0 °С. А. Я. Орлов и С. П. Кошельков (1971) считают, что основной причиной слабого прогревания почв в высокопродуктивных насаждениях является «охла-

ждающее» влияние сомкнутого полога, в зимний период задерживающего основную массу снега на кронах, и в связи с этим усиливающимся промерзанием почвы, а в летний период препятствующим проникновению солнечной радиации под полог. О решающем влиянии степени сомкнутости полога на температурный режим почв указывает А. А. Молчанов (1961) и другие исследователи (Чертовской, Миронова, 1972; Чибисов, Нефедова, 1991, 2003; Зарубина, 2004).

Количество приходящей солнечной радиации оказывает существенное влияние и на температуру приземных слоев воздуха (Зарубина, Коновалов, 2014), на газообмен и продуктивность растений в фитоценозах. Установлено, что с повышением температуры воздуха с 10 до 20 °С интенсивность истинного фотосинтеза у ели возрастает на 33 % (Щербатюк и др., 1991). По С.Н. Кузину (2001) диапазон температур +10...+25 °С, обеспечивающих активную жизнедеятельность растений, составляет на Севере около 55 %.

Вырубка части запаса древостоя приводит к увеличению доли солнечной радиации, проникающей под полог леса и идущей на нагревание почвы и воздуха. В своей работе В.Н. Коновалов (1994) приводит данные, согласно которым после рубки в 53-летнем березняке черничных лесорастительных условий с выборкой 30, 50 и 70 % листовного запаса температура верхнего слоя почвы в 10 см на второй год повысилась на 0,6, 0,9 и 1,0 °С соответственно. Аналогичные закономерности были получены Л. В. Зарубиной (2004) в 59-летнем разреженном березняке.

По исследованиям Г. А. Чибисова и А. И. Нефедовой (2003) после проведения в березово-еловых насаждениях высокоинтенсивных рубок ухода, температура почвы на глубине 20 см в течение 15 лет была на 3–5 °С выше, чем в контрольных насаждениях, а период с температурами более 5 °С на 25 дней продолжительнее. При этом промерзание почвы происходило на 12 дней позже, а глубина промерзания почвы уменьшалась на 20 см, продолжительность периода оттаивания почвы сокращалась на 2 недели.

О положительном влиянии рубок на тепловой режим лесных почв в лиственных древостоях свидетельствуют исследования и других авторов (Желдак и др., 1988; Бурзун и др., 1993; Федорчук, Кузнецова, 1993; Зарубина, Коновалов, 1999; Фекли-

стов, Торбик, 2010 и др.). Рубки в определенной мере оказывают положительное влияние также на питательный режим лесных почв за счет ускоренного разложения имеющегося в них листовенного и хвойного опада (Remesow, 1962).

Из всего многообразия внешних факторов условия светового и теплового режимов решающим образом влияют на работу всех жизненно важных систем растений. К. А. Тимирязев (1948) отмечал, что от количества лучистой солнечной энергии напрямую зависит процесс углеродного питания растения и количество образующегося в нем органического вещества. Наряду с фотосинтезом известно регуляторное действие света на многочисленные реакции, регулирующие пути обмена веществ в растении.

Под влиянием света у растений изменяются пути превращения фотосинтетически усвоенной углекислоты в исходные продукты, количество и набор продуктов фотосинтеза, снижается скорость передвижения фотоассимилятов в результате уменьшения запроса на них со стороны аттрагирующих зон из-за низкой выработки фитогормонов, меняется состояние энергопреобразующей и энерготранспортной систем, (Любименко, 1935; Сабинин, 1955; Арнон, 1962; Журавлева, 1968; Андреева, 1969; Джапаридзе, 1973; Красновский, 1974; Курсанов, 1976; Гапоненко, 1976; Заленский, 1977; Судачкова, 1977; Тарчевский, 1977; Кээрберг, 1978; Цельникер, 1978; Michiewicz, Stropinska, 1980; Мокроносов, 1982, 1988; Бессонова и др., 1984; Меняйло, 1987; Lechowski, Biaczuk; 1989; Борзенкова, Зорина, 1990; Звалинский, Литвин, 1991; Гинс, Беляева, 1993; Кузина, Калинина, 1993). В положительную сторону изменяется гормональная активность и сбалансированное взаимодействие между стимуляторами и ингибиторами роста, формирование хлоропластов (Michiewicz, Stropinska, 1980; Mannerkoski, Miyazawa, 1983; Меняйло, 1987; Борзенкова, Зорина, 1990; Звалинский, Литвин, 1991).

Свет через систему фитохрома управляет морфогенезом и филогенезом растения, определяет густоту насаждений (Судачкова, 1977; Цельникер, 1978). При недостатке солнечной радиации у растений меняя соотношение между отдельными частями организма и их удельным весом, происходит общая миниатюризация растений, снижается продуктивность и накопление органического вещества (Tranguì-

lini, 1950, 1960; Zelawski, 1968; Dauet et al., 1990; Судачкова, 1977; Цельникер, 1978; Юшков, Завьялова, 1988; Liffers, 1999; Мельников, 1999). Так, по исследованиям Целавского (Zelawski, 1968) сухая масса одного сеянца сосны составляет: при 100% -ной освещенности 1130 мг, при 60% -ной 716 мг, при 20%-ной 118 мг.

Одним из важнейших проявлений физиологической адаптации растений в ответ на меняющиеся условия существования является изменение интенсивности работы корневых систем (Сабинин, 1955; Веретенников, 1968; Веретенников, Коновалов, 1979; Абрашко, 1973; Коновалов, Листов, 1987; Зарубина и др., 2014). Расчеты дыхания корней при различной интенсивности ФАР (от 90 % до 4 %) показали, что при снижении освещенности в 10 раз интенсивность дыхания корней у древесных пород падает в 3 раза (Цельникер, 1978, 1995, 2005). Низкая освещенность негативно влияет на дыхание корней и у травянистых растений (Новичкова, 1985; Головкин, 1999). При недостатке света снижается поглотительная способность и сосущая сила корней (Судачкова, 1977), уменьшается их длина (Baule, 1973). Это ведет к ухудшению обеспеченности растений элементами почвенного питания (Сабинин, 1955; Казарян, 1976; Орлов, 1983, 1987; Банева, 1990). Наиболее существенные изменения в ходе метаболических и ростовых процессов у древесных растений при смене светового режима чаще всего происходят в сложных многокомпонентных ценозах (Щербатюк и др., 1991).

Принято считать, что основной причиной низкой жизнедеятельности корней угнетенного подростка в перегущенных насаждениях таежной зоны является неблагоприятный световой режим и жесткая корневая конкуренция между растениями за усвояемые формы азота. В результате этого происходит слабый фотосинтез, недостаточное снабжение пластическими веществами корней как основным энергетическим материалом (Карпов, 1983; Саляев и др., 1965; Журавлева, 1968; Савина, Журавлева, 1978; Титов, 1971; Одуманова-Дунаева, 1983; Коновалов, 2011; Бобкова и др., 2014), а также пониженная температура в зоне корней (Цельникер, 1978, 1982).

Корневая конкуренция в лесных насаждениях между видами настолько выражена, что даже в листьях злаковых сообществ, растущих в контакте с корнями ели, накопление азота идет очень слабо и внесение удобрений лишь незначительно

стимулирует этот процесс (Титов, 1971; Мишнев, 1973). В тех условиях, при которых явно выраженная корневая конкуренция отсутствует, содержание азота у подпологовых растений (вейник, толокнянка, вереск) после внесения азотного удобрения увеличивается в 1,4–2,6 раза, одновременно возрастает водонасыщенность листьев и повышается интенсивность фотосинтеза (Коновалов, Зарубина, 2011).

Доказано, что с увеличением интенсивности дыхания корней, у древесных растений значительно возрастает активная поверхность и масса активных корневых окончаний (Абражко, 1973), усиливается поглощение корнями из почвы питательных веществ и воды (Сабинин, 1955). Фрагментарные исследования (Коновалов и др. 1994) показывают, что прореживание лиственных древостоев посредством рубок усиливает дыхание корней угнетенного хвойного подроста и улучшает его общее состояние.

В тесной взаимосвязи с состоянием светового режима в лесу и работой корней находится и функциональная деятельность ассимиляционного аппарата растений. К настоящему времени у растений выявлена тесная линейная связь с высокими коэффициентами детерминации, близкими к 1, между продуктивностью ассимиляции углерода и суммарной солнечной радиацией (Кайбияйнен, Болондинский, 1995). Высокая зависимость фотосинтеза от света и температуры обусловлена самой природой ассимиляционного процесса (Щербатюк и др., 1999). Первые наиболее значительные работы в этом плане были выполнены еще Л. А. Ивановым и Н. Л. Коссович (1930, 1932). В результате этих работ было установлено, что у ели оптимум ассимиляции  $\text{CO}_2$  достигается при освещенности в 30 % от полной, выше которой фотосинтез не изменяется и даже спадает.

В дальнейшем результаты опытов Л. А. Иванова были неоднократно подтверждены и другими исследователями, изучавшими влияние света на углекислотный газообмен хвойных и лиственных пород (Гар, Гулидова, 1960; Казимиров и др., 1972; Катрушенко, 1967, 1976; Журавлева, 1968; Новикова, 1972; Лир и др., 1974; Катрушенко, Старостина, 1977, 1987; Судачкова, 1977; Заленский, 1977; Цельникер, 1978; Голомазова, 1978, 1979; Малкина, 1981, 1982, 1984; Щербатюк и др., 1994; и др.). Так, по данным Л. В. Зарубиной и В. Н. Коновалова (2001, 2014)



интенсивность фотосинтеза у подростка ели в лиственно-еловых насаждениях при освещенности 11,5 тыс. лк была в 3–4 раза ниже, чем при освещенности 26–28 тыс. лк. Было установлено также, что имеющейся в древостоях световой энергии хвойному подросту явно не хватает для того, чтобы ассимилировалось еще какое-нибудь дополнительное количество углекислоты для обеспечения хорошего роста.

Считается, что причиной низкого фотосинтеза у растений при недостатке света является низкая работа основного акцептора  $\text{CO}_2$  – ребулезобифосфата (Лайск, Оя, 1974; Цельникер, 1978; Андреева, 1988, Лайск, 1982, 1990; Семеновко, 1988; Lechowski, Bialczyk, 1989; Расулов, 1990 Андреева и др. 1990, 1992). В опытах Ю. Л. Цельникер (1978, 1982) выявлена прямая связь между освещенностью, интенсивностью фотосинтеза и активностью ключевого фермента РДФ-карбоксилазы.

Уровень освещенности местообитания оказывает влияние также на скорость передвижения и распределения в растении ассимилятов (Курсанов, 1976, 1984; Малкина, 1982, 1984; Коновалов, Зарубина, 2010). При недостатке света и тепла «запросы» клетки на продукты фотосинтеза резко падают. Это приводит к снижению оттока ассимилятов из хлоропластов, накоплению в них крахмала и торможению фотосинтеза (Журавлева, 1968, 1977; Савина, Журавлева, 1978; Мокроносков, 1981, 1982; Климович и др., 1990; Зарубина, 2004; Зарубина, Коновалов, 2011, 2012; Коновалов, Зарубина, 2011, Зарубина и др., 2015).

Опытами с фотосинтетическим введением экзогенного радиоуглерода было установлено следующее (Коновалов, Зарубина, 2002; Зарубина, 2004). У подростка ели в березово-еловых насаждениях максимальный экспорт ассимилятов из хвои имеет место, когда освещенность местообитания достигает около 35% от полной.

В древостоях тормозящим фотосинтез фактором может быть также низкая температура местообитания растений. Для лесов Европейского Севера проблема температурной зависимости фотосинтеза достаточно актуальна, поскольку их продуктивность и рост в значительной степени наряду с освещенностью определяются также и этим фактором (Малкина, 1981, 1982; Прокушкин, 1982; Листов, Коновалов, 1988; Щербатюк и др., 1991). Показано (Голомазова, 1979), что для теневы-

носливой ели угол наклона углекислотной кривой с повышением температуры увеличивается. Его увеличение связано с активизацией ключевого фермента карбоксилирования – РДФ-карбоксилазы. Однако повышение ассимиляции углекислоты растениями под влиянием температуры происходит лишь в определенных интервалах ее. Для мезофита ели температурный оптимум фотосинтеза находится в интервале 15...20 °С (Голомазова, 1978). Поэтому для нее наиболее «предпочтительны» условия погоды с невысокими температурами и отсутствием дефицита почвенной влаги (Щербатюк и др., 1999).

Постепенные рубки значительно усиливают процессы транспорта органических веществ у подроста ели. Поступление этих соединений в корни и в активно функционирующие зоны усиливается (Журавлева, 1968; Коновалов и др., 1994; Коновалов, Зарубина, 2010, Зарубина, Коновалов, 2011).

Функциональное состояние ассимиляционного аппарата зависит не только от освещенности и температурного режима местообитания растения, но и от многих других внешних и внутренних факторов и, прежде всего, от наличия в листе фотосинтетических пигментов. Изучением динамики накопления пигментов у древесных растений в условиях разного светового режима занимались многие исследователи (Казимиров и др., 1972; Журавлева, 1977; Савинова, Журавлева, 1978; Новикова, 1982; Желдак и др., 1988; Щербатюк и др., 1991; Ладанова, Тужилкина, 1992; Коновалов, Коновалова, 1995, 1999; Тужилкина, 2001; Зарубина, 2004; Сарнацкий, 2009). В результате этих работ было установлено, что растения, устойчивые к низкой освещенности, характеризуются более высоким содержанием пигментов. Считается, что причиной снижения концентрации пигментов у деревьев при повышенной освещенности и при похолодании является деградация внутренней структуры пластид и молекул хлорофилла (Ходасевич, 1982; Dieter et al, 1983; Oquist, Huner, 2003).

Важным внутренним фактором, определяющим физиологические процессы и продуктивность растений в целом, является состояние их водного режима. Свет оказывает сильное регуляторное действие на водный режим растений. Однако работы по влиянию светового режима местообитания на водообмен древесных растений немногочисленны, выводы в них зачастую неоднозначны (Савина, Журавлева, 1978; Кай-

бияйнен, Сазонова, 1993; Сенькина, 2001, 2009; Зарубина, 2004; Сарнацкий, 2009). Так, Н.И. Казимиров (1972) с регулируемым световым режимом выявил, что уменьшение освещенности от 100 до 5–10 % повышает содержание воды в хвое ели с 53 до 56 % по отношению к сырой массе и со 114 до 127 % по отношению к сухой массе.

А. А. Новикова (1985), рассматривая сезонную динамику накопления воды в хвое елового подроста в ельнике мшистом, нашла значительное повышение влажности хвои к концу вегетации с повышением освещенности. Постепенные рубки незначительно снижают обводненность хвои у подроста сосны и ели, но при этом усиливают интенсивность транспирации и несколько увеличивают водный дефицит хвои (Журавлева, 1968, 1977; Савина, Журавлева, 1978; Зарубина, 2004; Сенькина, 2009).

Наряду с ослаблением основных жизненных процессов, угнетенный подрост под пологом материнских древостоев характеризуется нарушением нормального мофогенеза и филогенеза. Морфологические признаки угнетения у подроста проявляются в изменении общего габитуса, формы и массы кроны, ее охвоенности, в уменьшении протяженности по стволу. В условиях ограниченного освещения у подроста сосны и ели уменьшается длина и масса основных органов – ствола, корней, хвои, почек, побегов, количество мутовок на единице длины ствола, наблюдается миниатюризация растений, падает продуктивность растений и накопление ими органического вещества, (Злобин, 1970; Казимиров и др., 1972; Кулагин, 1975; Судачкова, 1977; Савина, Журавлева, 1978; Завьялова, Юшков, 1979; Юшков, Завьялова, 1988; Зарубина, Коновалов, 2001; Рубцов и др., 2002, 2005; Зарубина, 2004; Судницина, 2006; Сарнацкий, 2009; Ерошкина 2012). В исследованиях Целавски (Zelawski, 1968), сухая масса одного сеянца сосны составляла: при 100 %-ной освещенности 1130 мг, 60 %-ной – 716 мг, 20 %-ной – 118 мг.

Улучшения экологических условий и повышения жизненного состояния подпологовых растений в лиственнно-еловых насаждениях можно добиться лесоводственными мероприятиями в виде системы рубок (Сеннов, 1980; Карпенко, 2009). Основным способом здесь должны быть несплошные рубки, обеспечивающие сохранность хвойного подроста (Побединский, 1973; Тихонов, 1977, 1979; Тихонов,

Зябченко, 1990; Вялых, Засухин, 1994; Вялых 2000; Дружинин и др., 2003; Чибисов и др, 2004, 2005; Беляева и др., 2013). Л. А. Кайрюкшис и С. П. Каразия (1970) прямо указывают на неприемлемость в лиственных с елью насаждениях системы сплошных рубок.

Лесоводственная практика показывает, что сформировавшиеся на месте концентрированных рубок лиственные леса в настоящее время становятся одним из основных объектов лесоэксплуатации (Побединский, 1961, 1971, 1973, 1983; Моисеев, 1972, 2002; Орлов, 1983; Желдак и др., 1988; Луганский и др., 1996). В настоящее время основными видами заготовки спелой древесины, согласно принятым нормативным документам, в зависимости от возраста древостоя и целевого назначения, в лиственных насаждениях с подростом темнохвойных пород признаны равномерно-постепенные, длительно-постепенные, комплексные рубки.

Применение в лиственных лесах с лесоводственной и физиологической сторон постепенных рубок является оправданным мероприятием. Эти рубки обеспечивают получение достаточного количества спелой лиственной древесины, а в отличие от сплошной рубки, создают необходимые условия для сохранности и повышения жизненного состояния хвойного подроста. За счет сохраненного подроста и хвойных деревьев второго яруса обеспечивается более быстрое воспроизводство коренных хвойных древостоев без создания лесных культур (Мелехов, 1962, 1980; Побединский, 1961, 1971; Дерябин, 1971; Тихонов, 1979; Декатов и др., 2001).

Такие рубки обеспечивают сохранение лесной среды, почвозащитных и климатозащитных свойств леса, биоразнообразия представителей животного и растительного мира. Сохранение лесного полога обеспечивает успешное восстановление теневыносливых и чувствительных к крайним температурам древесных пород. В условиях Севера при постепенных рубках сохраняется возможность увеличения прироста у оставшихся деревьев даже высокого возраста (Мелехов, 1962; Побединский, 1971, 1986, 2002; Дружинин и др., 2009). А. В. Побединский (1973) считает, что сохранение подроста при выборочных рубках не только уменьшает затраты на лесовосстановление, но на 20–30 лет сокращает период выращивания древостоев.

Благоприятные условия среды для появления всходов и роста хвойного под-

роста создаются также при проведении в лиственных лесах чересполосно-постепенных рубок (Желдак и др., 1988; Федорчук, Кузнецова, 1993). Напротив, концентрированные вырубki облесаются преимущественно лиственными породами и нередко с задержкой во времени (Мелехов, 1962, 1980). При сплошных рубках в отличие от постепенных рубок значительная часть подроста травмируется и уничтожается (Коновалов, Ермолаевская, 1992; Зарубина и др., 2015). На Севере всходы, самосев и мелкий подрост ели на вырубках зачастую побиваются поздними весенними заморозками (Ткаченко, 1952; Тихонов, 1979; Дружинин и др., 2005).

Особенно резко на вырубках меняется состояние радиационного баланса, температура, влажность воздуха и почвы (Калинин, 1966; Бурзун и др., 1993). В то же время исследования ряда авторов (Иванов, Коссович, 1932; Гар, Гулидова, 1960; Комиссаров, Штейнвольф, 1967; Алексеев, 1975) свидетельствуют, что оптимальная интенсивность света для подроста ели в первый год на вырубках не должна повышаться выше 16–33 тыс. лк. К. А. Гар и И. В. Гулидова (1960) считают, что осветление елового подроста надо проводить так, чтобы в солнечный день большую часть времени он был освещен светом около 30 тыс. лк, а в пасмурную погоду около 10 тыс. лк.

А. С. Тихонов (1977) в обзоре приводит многочисленные примеры заглушения ели березой на вырубках. Сплошная рубка лиственного яруса за один прием уже через 5 лет после лесосечных работ приводит вновь к заглушению ели новым поколением лиственных пород. Быстрое восстановление березы на вырубках в ветренную погоду вызывает охлестывание молодых елей ветвями березы (Орлов, 1991; Неволин, 1995). В наших опытах сплошная рубка в ельнике черничном с сохранением хвойного подроста уже через 10 лет привела к заглушению ели восстановившейся на вырубке березой. Для сохранения ели потребовались срочные меры в виде рубок ухода (Зарубина, 2004).

Как показано в работах ряда исследователей (Журавлева, 1968, 1977; Савина, Журавлева, 1978; Орлов, 1983, 1999; Желдак и др., 1988), резкое увеличение освещенности после полного удаления лиственного древостоя у подроста ели в хвое и корнях происходит накопление значительных количеств неиспользуемых в обмене

запасов минеральных и органических веществ. Уже на следующий год содержание небелкового азота в молодой хвое подроста увеличивается на 40–70 %, минерального фосфора и простых сахаров на 50–80 %. В корнях на 40–50 % возрастает содержание небелкового азота. Поэтому наиболее эффективным способом выращивания ели после сплошнолесосечных рубок являются двухъярусные лиственново-еловые насаждения (Мелехов, 1980) с последующим их переформированием путем проведения двухприемных постепенных рубок в елово-лиственненные и еловые формации (Декатов и др., 2001).

Изучением биологии елового подроста в связи с рубками занимались многие исследователи (Иванов, Коссович, 1930, 1932; Ткаченко, 1952; Науменко, 1962; Катрушенко, 1965, 1967; Дыренков, 1967; Коссович, 1967; Комиссаров, Штейнвольф, 1967; Орлов, Ильюшенко, 1982; Новикова, 1985; Орлов, 1982; Орлов и др., 1987; Желдак и др., 1988; Коновалов и др., 1994; Зарубина, 2004; Судницина, 2006; Сарнацкий, 2009 и др.). Подавляющее число исследований посвящено развитию подроста после сплошных рубок.

Полученные материалы дали весьма разноречивые результаты. Но имеются выводы о высокой жизнеспособности подроста и его важной роли в формировании нового древостоя. О положительном влиянии постепенных рубок на выживаемость соснового и елового подроста указывается в работах многих исследователей (Орлов, 1982; Орлов, Ильюшенко, 1982; Сибунма, Грязькин, 1998; Сарнацкий, 2009; Бузыкин, Пшеничникова, 2009 и др.). Н.В. Беляева (2012) отмечает, что выборочные рубки значительно ускоряют восстановительные реакции в лесных экосистемах. В результате их проведения улучшается также сортиментная структура древостоев (Бузыкин, Пшеничникова, 2009).

Поскольку исследования о выживаемости елового подроста проведены в основном на вырубках из-под хвойных лесов, то полученные выводы не могут быть полностью распространены на вырубку в мягколиственных насаждениях, под пологом которых подрост не бывает столь сильно угнетен, как под пологом ельников. В то же время как показывают исследования ряда авторов (Мелехов, 1953, 1980; Побединский, 1961, 1973, 1986; Орлова, 1982; Орлов, Ильюшенко, 1982; Чупров,

1986; Орлов и др., 1987; Луганский и др., 1996; Грязькин и др., 2012; Зарубина, 2015; Зарубина, Коновалов, 2015; Коновалов, Зарубина, 2016), большая часть мягколиственных лесов под своим пологом имеет до 5 тыс. экз./га и более елового подроста. В этих лесах его нередко насчитывается 80-100 тыс. экз./га. При создании благоприятных экологических условий подрост может успешно участвовать в процессах восстановления коренных ельников (Грязькин, 2001; Рубцов, Дерюгина, 2002, 2003; Рубцов и др., 2005; Дружинин, 2003; Дружинин, 2012). Как указывалось ранее, в результате истощения запасов хвойной древесины, лиственные леса в настоящее время становятся одним из основных объектов интенсивной лесозаготовки (Побединский, 1961, 1983; Мелехов, 1980; Орлов, Ильюшенко, 1982; Чупров, 1999, 2000, 2008). Вопросы технологии рубок и выживаемости елового подроста после удаления лиственного полога становятся как никогда актуальными.

А. С. Тихонов и С. С. Зябченко (1979, 1990) считают, что для улучшения роста ели интенсивность рубки в лиственно-еловых лесах в первый прием должна быть в пределах 50–60%, в 40–50-летнем ярусе ели и 40–50 % в 55–70-летнем ярусе ели. Завершающий прием на проводится через 5–10 лет в осинниках и в 60–80-летних березняках. Л.А. Кайрюкштис (1969) считает оптимальной повторяемостью рубки через 8–10 лет.

Н. И. Вялых (Вялых, Засухин, 1994) указывает, что основной задачей рубок в березово-еловых и осиново-еловых формациях с елью во втором ярусе и ее подростом является переформирование в хвойно-лиственные и хвойные насаждения. Достигшие возраста спелости лиственные породы, как правило, вырубаются в два приема. Интенсивность первого приема достигает 40–60 % по запасу с обеспечением полноты не ниже 0,4. Второй прием рубки проводится через 10–15, заключительный – через 30–40 лет.

Существующие в настоящее время «Правила заготовки древесины...», 2011» в лиственных лесах в основном ориентированы на древостой. Реакция же елового подроста на рубку правилами не регламентирована из-за отсутствия каких-либо материалов изученности роста подроста после изреживания древостоя. Согласно «Правилам...» при назначении в рубку лиственного полога учету подлежит лишь

количество имеющегося жизнеспособного хвойного подроста, а его последующая выживаемость на вырубке не учитываются. Это значительно снижает ценность «Правил...» и не способствует дальнейшему совершенствованию способов рубок.

Имеющиеся к настоящему времени исследования вопросов оценки жизненного состояния елового подроста в мягколиственных лесах, в основном посвящены изучению его выживаемости после сплошной рубки (Орлов, Ильюшенко, 1982; Орлов, 1983; Орлов и др., 1987; Судницина, 1993, 2006; Судницина, Озрина, 1983; Тихонов, Зябченко, 1990; Гусев и др., 1996). Только работы В.И. Желдака (Желдак и др, 1988), В.Н. Коновалова (Коновалов и др., 1994), Н.А. Дружинина (Дружинин и др., 2009), Л.В. Зарубиной, (2004); Зарубиной, Коновалова, (2014) и других авторов дают некоторую информацию о жизнеспособности благонадежного подроста на лесосеках постепенных рубок. В то же время В.Е. Максимов (1971) считает, что при постепенных двухприемных рубках подрост дважды болезненно реагирует на изменение микроклиматических условий. Из-за этого такие рубки в среднеполнотных елово-лиственных древостоях при наличии под пологом достаточного количества устойчивого елового подроста не эффективны.

Проведение в ельниках черничных постепенных рубок способствовало накоплению в новообразовавшейся световой хвое подроста ели азота, фосфора и калия (в среднем на 4–11 %). На 11–13 % увеличился сухой вес 1000 хвоинок (Дыренков, 1967). Установлено (Побединский, 1971, 1983), что постепенные рубки не ухудшают водный режим почвы и не вызывают заболачивания лесосек.

Таким образом, из-за неоднозначности полученных данных для отдельных регионов страны для окончательного ответа на вопрос о преимуществах в лиственно-еловых лесах того или иного способа рубок и интенсивности изреживания господствующего лиственного полога требуются исследования в региональном аспекте.



## 1.2 Особенности роста растений при дефиците азота

Работами ряда авторов (Kishuk, Maynard, 1999) показано, что после проведения постепенных рубок уже на следующий год концентрация питательных веществ, особенно азота, в хвое ели достигает предельной недостаточности. Поэтому для дальнейшего улучшения роста ели необходимо внесение азотных и других видов удобрений. Как показывают исследования, дефицит азотного питания у растений вызывает нарушение целого ряда физиологических процессов, среди них углеводного и азотного обмена, нарушается донорно-акцепторная система, резко падает продуктивность растений (Курсанов, 1976; Андреева и др., 1992; Коновалов, Зарубина, 2011, 2012).

Т. Н. Судница (1983), исследуя у 15-летних елей взаимосвязь фотосинтеза с содержанием азота, отмечала существенную разницу в интенсивности фотосинтеза между удобренными и неудобренными деревьями, которая особенно заметной была в июне и июле в период активного роста молодых побегов. Н. П. Чернобровкина (1994, 2001) причину низкой интенсивности фотосинтеза у 2-летних сеянцев сосны при дефиците азота также объясняет низким содержанием в хвое общего азота и всех его форм, ограничивающих биосинтез фотосинтетических структур и снижающих активность ферментов, участвующих в фотосинтетических процессах. Нарушение физиологических процессов при недостатке питательных веществ отмечено у сосны и ели, а также у многих подпологовых растений (Коновалов, 2011).

При ухудшении минерального питания у растений нарушается согласованность между углеродным и азотным питанием, между корневой и надземной частью, снижается устойчивость к неблагоприятным условиям среды (Сабинин, 1955; Андреева, 1969, 1982, 1988; Андреева и др., 1992; Курсанов, 1976; Листов, Коновалов, 1988; Орлов и др., 1987; Freijseg, Veen, 1989; Бузыкин и др., 1991, 1996). Недостаток минерального питания негативно влияет на биосинтез и концентрацию ростовых веществ (Michniewicz, Stopinska, 1980; Mannerkoski, Miyazawa, 1983; Me-

няйло, 1987).

Минеральные элементы являются не только субстратом для метаболических реакций, но и частью регуляторного механизма, обеспечивающего накопление биомассы (Сабинин, 1955; Тарчевский, 1977; Листов, Коновалов, 1988; Чернобровкина и др., 1994; Коновалов, Зарубина, 2012). Уровень снабжения растений биогенными элементами является одним из важнейших факторов, обеспечивающих формирование высокопродуктивного ассимиляционного аппарата и его активную работу (Fogg, 1965; Чернявская, Ничипорович, 1966; Trillmich, Uebel, 1970; Репка и др., 1971; Тарчевский и др., 1980; Lomsky, 1985; Андреева и др., 1992).

А. А. Ничипорович, (1982) считает, что без участия минеральных солей, особенно без азота, фосфора и калия и ряда микроэлементов, вообще невозможно формирование самого фотосинтетического аппарата, осуществление процесса фотосинтеза, последующих процессов превращения и использования продуктов фотосинтеза и запасенной энергии в метаболических процессах, в росте и развитии растений. При азотном голодании фотосинтетический аппарат подростка становится менее активным, слабо реагирует на внешние воздействия, даже на увеличение освещенности (Mannerkoski, Miyazawa, 1983; Коновалов и др., 1994).

Азотное, фосфорное и калийное голодание у растений не только задерживает отток ассимилятов из листьев, но также изменяет состав транспортных веществ (Анисимов, 1964, 1973, 1982; Курсанов, 1976; Michniewicz, Stopinska, 1980; Коновалов, Листов, 1974; Коновалов, Зарубина, 2012; Зарубина, Коновалов, 2014). При недостатке элементов у растений замедляется переработка ассимилятов в транспортных путях, включение углерода в сахарозу (Анисимов, Каманина, 1982), нарушаются соотношения между ауксинами и ингибиторами роста в пользу последних (Анисимов, Булатова, 1982).

Многочисленные исследования Н. А. Ничипоровича (1972, 1982), Т.Ф. Андреевой (Андреева и др., 1982, 1990, 1992) свидетельствуют, что ускоренного роста и развития растений можно добиться лишь при гармоничном сочетании светового, углеродного и азотного питания. Только при оптимальном соотношении азотного питания и интенсивности света возможен синтез ферментов, необходимых для ас-

симиляции углерода и азота, создание полноценной структуры хлоропластов и формирование активного фотосинтетического аппарата (Андреева, 1988; Андреева и др., 1992). Сохранение согласованности в усвоении углерода и азота является необходимым условием для осуществления адаптации растений к воздействию внешних факторов (Андреева и др., 1992).

Лесные почвы, как правило, бедны минеральными элементами, особенно минеральным азотом, и не обеспечивают ими древесные растения в достаточном количестве. Это явление широко распространено в большинстве типов лесных почв (Карпов, 1956, 1983; Шумаков, Федорова, 1970; Орлов, Кошельков, 1971; Победов, 1972, 1981; Победов, Волчков, 1972; Паавилайнен, 1983; Федорец, 2003; Сарнацкий, 2009). Даже в кисличных и черничных типах леса подрост ели постоянно испытывает умеренный недостаток в азоте (Орлов, Ильюшенко, 1982). В.Г. Карпов (1956, 1969, 1983) прямо указывает, что подзолистые почвы тайги отличаются крайне низким содержанием подвижных форм азота, и поэтому азот является одним из основных факторов конкуренции между растениями.

Одним из способов увеличения плодородия лесных почв и повышения продуктивности лесных насаждений является внесение в них минеральных удобрений. Этот способ, как с экономической, так и с биологической точек зрения, считается одним из наиболее эффективных путей повышения продуктивности растений (Бузыкин и др., 1996; Сарнацкий, 2009).

Работами ряда исследователей показано многообразное воздействие минеральных солей на активизацию или блокирование деятельности многих ферментных систем растений, ответственных за восстановление углекислоты при фотосинтетических реакциях в хлоропластах. Минеральные элементы влияют на поглощение и использование растениями лучистой энергии, фосфорный и гормональный обмены (Дорохов, 1968; Hewitt, 1958, 1963; Арнон, 1962; Michniewicz, Stopinska, 1980; Mannerkoski, Miyazawa, 1983).

Сильное влияние минеральные соли оказывают также на состояние и работу ассимиляционного аппарата, на структуру хлоропластов (Репка и др., 1971), его пигментную систему (Keller, Koch, 1962; Новицкая, 1971; Новицкая, Чикина, 1980;

Lomsky, 1985; Коновалов, 1988, 1991; Коновалов, Листов, 1985; Сарнацкий, 2009; Коновалов, Зарубина, 2011). Удобрения увеличивают и зимнюю, и летнюю устойчивость хлорофиллбелкового комплекса и способствуют более быстрому переходу его от зимнего состояния в летнее, и наоборот (Царегородцева, Новицкая, 1970).

От состояния минерального питания зависит скорость оттока и передвижения ассимилятов в растении, снабжение хозяйственно важных органов растений ассимилятами (Сабинин, 1955; Анисимов, 1964, 1973, 1982; Курсанов, 1976; Тарчевский, 1977; Коновалов, Листов, 1989; Маковецкий, Манжулин, 1990; Зарубина, Коновалов, 2011; Коновалов, Зарубина, 2012).

Минеральные элементы в дереве изменяют содержание, соотношение и активность гормональных веществ – регуляторов роста (Анисимов, Булатова, 1982; Пешкова, 1991; Mannerkoski, Miyazawa, 1983; Меняйло, 1987), оказывают сильное влияние на состояние и работу корневых систем (Викторов, 1958, 1959; Зайцева, 1964, 1965; Абражко, 1973, 1986; Michniewicz, Stopinska, 1980; Мамаев, 1983, 1984; Коновалов, Листов, 1989; Головки, 1999; Коновалов, Зарубина, 2016 и др.) и ростовые процессы (Казимиров и др., 1977; Кищенко, 1985; Листов, Коновалов, 1988).

Имеющиеся литературные данные свидетельствуют о явном приоритете среди других минеральных элементов азота, как основного элемента, необходимого для синтеза белка. Установлено, что только при оптимальном соотношении азотного питания и интенсивности света у растений сохраняется согласованность в усвоении углерода и азота. При этом синтезируются ферменты, необходимые для ассимиляции углерода и азота, создается полноценная структура хлоропластов и формируется активный фотосинтетический аппарат, сохраняются оптимальные соотношения между корневой системой и надземной частью растений, накоплением биомассы (Андреева и др., 1971, 1982, 1992; Андреева, 1988). Согласованность в сохранении усвоения углерода и азота является необходимым условием также для осуществления адаптации растений к воздействию внешних факторов (Андреева и др., 1992).

Удобрения положительно влияют на рост подростка и на вырубках из-под мягколиственных лесов (Климчук, 1980; Кошельков, 1982; Кошельков и др., 1982,

1985; Орлов, 1983, 1999; Банева, 1990 и др.). А. Я. Орлов (1987), например, прямо указывает, что азотные удобрения в перспективе могут стать важной составляющей частью мероприятий по быстрому выращиванию ценных еловых древостоев из сохраненного при рубках подроста. Вносимые удобрения существенно повышают плодородие лесных почв и усиливают накопление питательных элементов в органах и тканях растений (Trillmich, Ubel, 1970; Орлов, Кошельков, 1971; Победов, 1981; Орлов и др., 1987; Коновалов, 2011). Действие удобрений проявляется, прежде всего, через изменение жизнедеятельности корневых систем.

У древесных растений в условиях лесной обстановки такие исследования из-за трудоемкости работ, пока немногочисленны, а их результаты не всегда однозначны (Osman, 1971; Наумов, 1981; Абражко, 1986; Банева, 1985, 1990; Коновалов, Листов, 1989; Коновалов и др., 1994; Зарубина, Коновалов, 2015). Несмотря на то, что природа действия минеральных солей на жизнедеятельность корней в некоторой мере выяснена, необходимость проведения дальнейших исследований существует, о чем свидетельствуют материалы международного совещания по корням («Экология корней.., 1992»).

В опытах В. Н. Коновалова и А. А. Листова (1989) выявлено, что после внесения в 25-летние сосняки лишайниковые азотных удобрений в дозах 120 и 180 кг/га уже в первое лето почти на 40 % увеличилось выделение корнями сосны углекислоты. Опыты с введением в дерево радиоактивного углерода показали, что корни подкормленных азотом растений получали углеводов на 32–65 % больше, чем корни неподкормленных сосенок. Повышенная доза азота (240 кг/га) и полное удобрение действовали ингибирующе на дыхание корней молодых сосен и ели и их подроста. Удобрения у ели и сосны наряду с дыханием почти на 30 % снижали снабжение корней мечеными ассимилятами (Коновалов, Листов, 1989; Коновалов и др., 1994).

Постепенные рубки в березняках черничных условий местопроизрастания усиливали действие вносимого азота на корни елового подроста. Л. В. Зарубина и В. Н. Коновалов (2014), проводя исследования в 53-летних пройденных рубками березово-еловых насаждениях (интенсивность 35, 50 и 70 %), установили, что вносимые азотные удобрения увеличивают количество выделяемой корнями подроста углекислоты на 17–78 %. Стимуляция дыхания корней отмечалась и у травянистых рас-

тений, при размещении корней в растворы питательных солей (Строгонова, 1968; Veen, 1981; Barneix et al, 1984; Головки, 1999).

Повышение энергетического состояния корней, в свою очередь, приводит к активизации поглощения корнями из почвы воды и минеральных элементов и накоплению их в растениях (Сабинин, 1955; Рахтеенко, 1965; Trillmich, Ubel, 1970; Коновалов, Веретенников, 1977; Орлов, 1983; Орлов и др., 1987; Абражко, 1986; Сарнацкий, 2009). Т. К. Головки (1999) нашла, что у растений при увеличении концентрации солей в питательном растворе доля дыхания, связанная с поглощением ионов, возрастает от 7 до 25 % от общего дыхания. В свою очередь усиление корневого дыхания у саженцев хвойных приводит к активизации деятельности ферментов, связанных с усвоением минеральных элементов (Пешкова, 1991).

Установлено, что при совместном произрастании береза раньше, чем подрост ели, реагирует на азотную подкормку. Уже в первое лето содержание азота в листьях березы резко возрастает (Банева, 1990). Перехватывая у подростка ели значительную часть вносимого в почву азота, береза при недостатке солнечной радиации большую часть элемента тратит на построение собственной корневой системы в ущерб приросту (Мартинович и др., 1982), ухудшая тем самым питание корней ели (Олейникова, Шестакова, 1969). У подростка ели дополнительный прирост от внесения азотных удобрений обнаруживается лишь на разреженных участках древостоев (Орлов и др., 1987). Поэтому удобрять смешанные березово-еловые древостои с целью получения дополнительной лиственной древесины и улучшения роста подростка ели, может считаться целесообразным только при изреживании лиственного запаса не менее 30 % (Банева, 1990).

Под влиянием удобрений у подростка улучшается количественный и качественный состав физиологически активных корешков (Абражко, 1977; Michniewicz, Stopinska, 1980; Бузыкин и др., 1996). По данным Н. А. Баневой (1990) и А. Я. Орлова (1991) при улучшении азотного питания масса мелких корней растений в чистом еловом насаждении уменьшается, а в березово-еловом насаждении возрастает. Но в обоих случаях у растений повышается доля мелких фракций в общей массе корней. Однако внесение повышенных доз азота у подростка приводит к повреждению и даже к

отмиранию части активных корневых окончаний (Абражко, 1986).

Минеральные удобрения приводят к значительному усилению синтетической деятельности корней, которая им присуща также как и надземным частям растений (Курсанов, Выскребенцева, 1960, 1967; Кулаева, 1957; Рубин, 1976; Рубин, Германова, 1959; Гавриленко, Рубин, 1963, 1964). При этом выявлено, что при аммиачной форме азота вырабатывается в корнях больше азотсодержащих органических соединений, чем при нитратной форме. Аммиачная форма азота также больше стимулирует фотосинтетическую деятельность, транспорт ассимилянтов и рост растений, чем нитратная форма его (Калинкевич, 1964; Петин, 1968; Прокушкин, 1971, 1982; Чиков, 1987; Никитин и др., 1991). Свет стимулирует скорость поглощения корнями нитратов, транспортировку их в надземные органы (Семенов, Соколов, 1983).

Сезонные наблюдения за накоплением азота показали, что внесение азотных удобрений ослабляет корневую конкуренцию у подростка ели с березой и способствует увеличению концентрации азота в хвое и корнях. Накопление азота в хвое происходит достаточно быстро. Дополнительное поступление азота в молодой хвое фиксируется уже спустя две недели после внесения удобрений в почву (Банева, 1985). У неосветленного подростка накапливаются в основном небелковые формы азота, являющиеся промежуточными продуктами обмена на построение цитоплазмы, хлоропластов, регуляторов роста и только на второй год обнаруживается влияние азота на прирост (Судницина, Озрина, 1993).

Выявлено также, что корни осветленной ели быстрее, чем корни неосветленной ели, отзываются на азотную подкормку, и снижение концентрации азота в них происходит значительно медленнее (Банева, 1985, 1990; Абражко, 1986). Хотя у подпологовой ели поглощенный азот не вызывал заметного увеличения прироста, но при этом значительно усиливал дыхание корней (Коновалов и др., 1994; Коновалов, Зарубина, 2011), поэтому в удобренном древостое корни работают более эффективно.

Под влиянием азота у древесных растений значительно улучшается состояние и функциональная активность ассимиляционного аппарата. В хвое повышается содержание пигментов и усиливается их летняя и зимняя прочность в хлорофилл-белковом комплексе (Царегородцева, 1970; Царегородцева, Новицкая, 1970), возрастает интен-

сивность фотосинтеза и повышается плато светового насыщения его, изменяется активность и направленность водного режима (Lomsky, 1985).

Келлер и Кох (Keller, Koch, 1962), работая с черенками тополя, обнаружили, что сокращение уровня азота в листе с 3,4 до 1,8 % приводит к снижению интенсивности фотосинтеза от 100 до 60 %. При этом авторы установили, что у листьев, голодающих по азоту, уже при 20 тыс. люкс происходит световое насыщение фотосинтеза и дальнейшее увеличение освещенности приводит лишь к его ингибированию. У богатых азотом листьев даже удвоение освещенности в этой области сопровождается дальнейшим подъемом фотосинтеза. Удобрения не только повышают интенсивность фотосинтеза, но и способствуют значительному обогащению атмосферы свободным кислородом (Рахтеенко, 1981; Aronsson, 1984).

Выращивание растений на повышенном агрофоне является также необходимым условием для усиления транспорта ассимилянтов и донорно-акцепторное взаимодействие между органами растения (Курсанов, 1976, 1984; Мокроносов, 1981, 1982). Ряд исследователей, изучавших влияние корневого питания на транспорт ассимилянтов, указывают на прямую зависимость этого процесса от условий корневого питания растений.

Наиболее важная роль здесь отводится, прежде всего, азоту, поскольку при его недостатке лимитируется основной процесс – азотный обмен, связанный с синтезом и обновлением белков (Курсанов, 1976; Андреева и др., 1982, 1992). Повышенные дозы азота у подростка сосны и ели приводят к задержке оттока  $^{14}\text{C}$ -ассимилянтов, ингибируют процессы поглощения  $\text{CO}_2$  при фотосинтезе (Коновалов и др., 1989, 1994, 2012). Под влиянием минеральных солей у растений изменяется состояние водного режима (Lomsky, 1985). Исследования А. М. Алексеева (1950, 1957) и Н. А. Гусева (1966) убедительно показали, что, изменяя минеральное питание, мы тем самым изменяем водный режим растений в результате повышения гидратации плазменных коллоидов. Увеличение влажности хвои ели и сосны под воздействием химической мелиорации указывается в ряде сообщений Ю. Е. Новицкой и П. Ф. Чикиной (1980), В. Н. Коновалова и Л. В. Зарубиной (1987, 2011). Это явление выявлено также у многих видов подпологовых растений В. Н. Коноваловым (1991, 2011).



Многочисленные исследования транспирации показали, что внесение в березняки азотных удобрений у подроста ели повышает содержание воды в хвое, но при этом несколько снижается транспирация (Всеволожская и др., 1962, 1963; Bradburі, Malcolm, 1977; Lomsky, 1985; Сарнацкий, 2009; Коновалов, Зарубина, 2011, 2012). Увеличивая влажность тканей, азот в то же время уменьшает количество воды, используемое на образование сухого вещества (Чертов, 1983; Lomsky, 1985; Зарубина, Коновалов, 2014).

Установлено, что при выращивании растений на высоких дозах питательных элементов возможно нарушение нормального развития растений, хода физиологических процессов (Kellomaki et al., 1982; Kaunisto, 1987; Абражко, 1986; Romanova et al., 1987; Коновалов, Зарубина, 2011, 2012). По исследованиям А. И. Бузыкина (1996), а также Е. С. Мельникова (1999) избыточное азотное питание у сосны и ели приводит к резкому изменению количественного и качественного состава физиологически активных корней, к сокращению общего количества корневых окончаний, непосредственно поглощающих элементы питания из почвы. Избыток солей у травянистых и древесных растений приводит к падению интенсивности фотосинтеза, избыточному накоплению не используемых пигментов (Kellomaki et al., 1982; Romanowa et al., 1987; Коновалов, Зарубина, 2011, 2012), подавляет активность хлоропластных ферментов, связанных с фиксацией  $\text{CO}_2$  (Кузьмина и др., 1994).

Исследования показывают (Прокушкин, 1971; Marek, Lomsky, 1987; Милославова, Козлова, 1988; Демидов и др., 1992; Зернова, 1993; Driver, 2001), что для нормального развития растений важное значение имеет также форма вносимой минеральной соли. Для выращивания древесных растений наиболее приемлемой формой азота считается аммиачная форма (Прокушкин, 1971; Паавилайнен, 1983; Marek, Lomsky, 1987), поскольку на усвоение поглощенного аммиака энергозатраты растения ниже, чем на метаболизм нитратов (Oribamjo, Steward, 1974). В опытах Р. Дриссхе (Driessche, 1971) сеянцы всех видов хвойных пород лучше росли при удобрении аммиачной формой азота, чем нитратной. При этом сеянцы из аммиачной формы поглощали азота вдвое больше, чем из нитратной формы. Установлено, что нитраты в дневное и ночное время затормаживают экспорт ассимилятов из листа, а мочевины

стимулирующее влияет на этот процесс (Зернова, 1993).

Увеличивая размеры ассимиляционного аппарата, азот влияет и на его внутреннюю структуру. В хвое увеличивается толщина мезофилла, уменьшаются размеры хлоропластов и крахмальных зерен (Jokela, 1990). Вносимые в насаждения удобрения воздействуют на все компоненты леса: древостой, подлесок, подрост, живой напочвенный покров, почву (Heikurainen, 1965; Raavillainen, 1967, 1973; Меркуль, 1983; Рахтеенко, Савельев, 1984; Федорец, 2003; Мельников, Беляева, 2008; Коновалов, Зарубина, 2011).

Интегральным выражением действия удобрений на растения является увеличение их роста и продуктивности. Радин (Radin, 1983), Хироэ и Кираима (Hirose, Kirajima, 1986) указывают, что растения реагируют на дополнительное азотное питание ускорением роста побегов относительно роста корней и увеличением площади листьев. И.Т. Кищенко (1985), изучая сезонный рост хвой сосны в Южной Карелии, установил, что азот обеспечивает формирование дополнительного прироста хвой на 80–90 %, а период сезонного роста увеличивается только 20–10 %.

По данным В. С. Климчука (1980) в первые два года после внесения в разреженные древостои азотных удобрений, прирост деревьев не отличается от прироста контрольных растений. Однако уже в первый год у подроста увеличивается вес и длина хвой. На основании полученных данных авторы считают, что наиболее эффективным мероприятием для усиления роста подпологовой ели является внесение удобрений через 3–4 года после рубки. Другие исследователи (Судницина, Озрина, 1993; Зарубина, 2004; Коновалов, 2012) подтверждают, что именно такой период необходим еловому подросту для его адаптации к условиям вырубок и реакции его на удобрения.

По мнению Н. А. Баневой (1990) после удаления березового яруса подкормку подроста ели следует проводить не раньше, чем через 10 лет, лишь после полного освоения им дополнительной площади питания. По данным Т. И. Аршиновой и В. С. Шумакова (1986) после удаления березового древостоя срок действия азотных удобрений на еловый подрост завершается к 8-му году после их внесения в почву. По исследованиям других авторов (Орлов и др., 1987) при внесении удобрений в березняки

с интервалом в 4 года период действия их на еловый подрост не превышает 2–3 лет. Установлено, что с помощью азотных удобрений удается в 9 раз увеличивать массу елового подроста (Орлов, Серяков, 1991). Азотное питание, тепло и влага в комплексе также способствуют значительному увеличению продолжительности и усилению роста древесных растений и хвойного подроста (Лир и др., 1974).

Под влиянием азотных удобрений существенно активизируется микрофлора живых корней и почвы, что значительно улучшает условия корневого питания подроста (Титов, 1971). Использование в лесу азотных удобрений дает возможность лесоводам снижать оборот рубки, улучшать санитарное состояние насаждений и повышать их устойчивость к неблагоприятным антропогенным воздействиям (Бузыкин и др., 1996).

Таким образом, анализ литературных данных указывает на высокую перспективность использования азотных удобрений в березово-еловых насаждениях с целью улучшения роста хвойного подроста и вывода его из-под листовенного полога, на возможность ускоренного переформирования листовенно-хвойных насаждений в елово-лиственненные и еловые. Низкие концентрации азота в лизимитрических водах свидетельствуют о слабой миграции этих удобрений в почве и высокой эффективности его использования растительностью (Чернобровкина, 1994, 2001). Поэтому, несмотря на снижение интереса к использованию удобрений в лесу, исследования в этом направлении, как считает ряд ученых (Бузыкин и др., 1996), следует продолжать, поскольку с увеличением производства удобрений лесное хозяйство снова вернется к химической мелиорации лесов.

Для повышения эффективности использования удобрений, а также во избежание нежелательных последствий после их применения, необходим всесторонний экологический мониторинг данного мероприятия с учетом особенностей леса и его географического положения. Немаловажное значение в этом плане приобретают и мелколиственные северные леса, играющие важную роль в поддержании климата планеты.

Несмотря на исключительную значимость данных, нам практически ничего не известно о реакции елового подроста на вносимые минеральные удобрения и его со-

хранности в северных лиственных лесах, занимающих более 38 % на территории Архангельской области. Отсутствуют сведения о влиянии удобрений на дыхание корней елового подроста, водный режим, синтез пигментов, на донорно-акцепторные взаимоотношения, темновое дыхание, камбиальный рост и многие другие физиологические процессы, отсутствуют также данные для подроста ели о влиянии комплексных уходов. Все это говорит о необходимости проведения в этом направлении углубленных многосторонних целевых исследований.

**Выводы.** В связи с усилившимся обсуждением в последние годы угрозы глобального потепления климата на планете, вызываемого накоплением в атмосфере значительных количеств парниковых газов, большое внимание мировой общественностью стало уделяться вопросам депонирования этих газов из атмосферы и закрепления их в составе растительности. Важное место в решении этой проблемы учеными отводится в познании углеродного бюджета наземных экосистем, который после ретификации большинством стран мира Рамочной Конвенции ООН по глобальным изменениям климата (1992) и Протокола Киота (1997) стал частью международной политики и экономики.

В лиственно-хвойных лесах северотаежной бореальной зоны углеродный бюджет наземных экосистем до последнего времени не изучался, хотя необходимость в проработке, согласно принятых в последние годы правительственным постановлениям, назрела давно. Анализ имеющихся литературных данных свидетельствует о весьма низкой обеспеченности подроста ели в перегущенных северных мягколиственных лесах благоприятными жизненными факторами. Недостаток солнечной энергии, слабое прогревание корнеобитаемого слоя почвы и приземных слоев воздуха, высокая корневая конкуренция, бедность почв элементами питания, характерны для северных мелколиственных лесов. Все это крайне негативно влияет на восстановление, жизненное состояние и рост елового подроста, ведет к нарушению формообразовательных процессов, а в отдельных случаях даже к его преждевременной гибели.

Важным лесохозяйственным мероприятием, позволяющим предупреждать и избегать проявления негативных явлений, существенно улучшая при этом жизненное

состояние подростка в северных березняках черничных условий местопроизрастания, получая значительное количество лиственной древесины и обеспечивая одновременно неистощительность и непрерывность лесопользования на вырубаемых территориях, должны явиться несплошные виды рубок в лесном фонде.

Несмотря на исключительную важность, тем не менее, вопросы динамики экологических факторов, биологии, роста и сохранности елового подростка в лиственных лесах страны до сих пор остаются не изученными, а в связи с комплексными уходами эти вопросы исследователями не только не прорабатывались, но даже не ставились в повестку исследования.

Неизвестным для подростка ели остается оптимальный предел возможного изреживания лиственного яруса при первом приеме выборочных рубок, обеспечивающий необходимые условия для его выживания. Полностью отсутствуют сведения о действии на подрост ели вносимых в лиственные насаждения минеральных удобрений, их эффективные дозы. Это значительно сдерживает разработку научно обоснованных технологий и приемов по рубкам и комплексным уходам в лиственных лесах, имеющих своей целью максимальное удовлетворение жизненных потребностей подростка, сокращение сроков выращивания коренных ельников.

Азотное питание в комплексе с рубками позволило бы достичь эффективного улучшения жизненного состояния и устойчивости подростка на вырубаемых площадях, ускорить процессы вывода ели из-под полога лиственных насаждений. Для эффективного использования удобрений в лесном хозяйстве, необходимо иметь как биологически, так и экономически обоснованные точки зрения. Сделать это возможно лишь при организации многолетних стационарных опытов.

Отсутствие мониторинга в настоящее время привело к тому, что в литературе накопились диаметрально противоположные результаты о выживании елового подростка на вырубках, полученные в южных регионах страны. Не смотря на исключительную важность полученных данных, тем не менее, мы не можем с достаточной долей вероятности искусственно переносить результаты исследований на северные регионы для широкого практического применения в лесном фонде.

## **2. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЙОНА И ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ**

Архангельская область расположена на северной окраине Восточно-Европейской или Русской равнины от  $60^{\circ} 40'$  до  $66^{\circ} 28'$  северной широты и от  $35^{\circ} 54'$  до  $50^{\circ} 30'$  восточной долготы. С севера на юг территория распространяется на 650 км, с запада на восток - 600...650 км. Территория с островами составляет 589,9 тыс. км<sup>2</sup>. (Агроклиматический справочник..., 1967; Трубин и др., 2000). Природные условия региона из-за значительной протяженности с севера на юг и с запада на восток весьма разнообразны. Это обеспечивает значительную пестроту почвенного и растительного покрова.

### **2.1 Климатические, почвенно-гидрологические условия**

Климат лесной зоны Архангельской области, как и всего севера Европейской части страны, умеренно-континентальный. Он формируется при малом количестве солнечной радиации зимой под воздействием северных морей и интенсивного западного переноса тепла вихревыми потоками, связанными с прохождением постоянно меняющихся атлантических циклонов (Научно-прикладной справочник...2014).

Другой важной особенностью климата является частое вторжение на территорию области холодных воздушных масс разного происхождения со стороны Северного Ледовитого океана и Карского моря, сопровождающееся холодными и сухими северо-восточными ветрами. Даже в летний период их вторжение на терри-

торию исследования (Плесецкий район) часто сопровождается ночными заморозками и установлением (в июне) временного снежного покрова с продолжительностью от 2 до 5 дней. Циклоническая деятельность наиболее активна осенью и зимой, летом и весной она ослабевает. Все это создает суровые климатические условия.

Близость морей, густая сеть рек, озер и болот, большое количество пасмурных дней с пониженными температурами и слабой испаряемостью (показатель увлажнения по Иванову 1,33) способствуют повышенной, по сравнению с другими областями страны, относительной влажности воздуха.

Вегетационный период на севере области начинается в начале июня и заканчивается в сентябре. Среднегодовая температура воздуха в районе исследования равна 0,8–2,7 °С, абсолютный максимум +32 °С, абсолютный минимум –42 °С. Среднемесячная амплитуда колебаний температуры достигает 22,3–34,8 °С. Безморозный период составляет от 45 до 120 дней. Даже летом в июне температура воздуха может опускаться до 0 °С и ниже.

В южной части зима длится 120-140 дней, а в северной – почти 6 месяцев. Весна приходится на конец второй - начало третьей декады апреля. Общая продолжительность весеннего периода (от перехода температуры через 0 °С до даты перехода через 10 °С) составляет 6 – 7 недель (43-50 дней).

Переход температуры воздуха через 0 °С происходит 16.IV и 18.X (184 дня), через 5 °С – 9.V и 25.IX (138 дней), через 10 °С – 2.VI и 30.VIII (88 дней), через 15 °С – 1.VII и 3.VIII (32 дня.). Продолжительность всего вегетационного периода со среднесуточными температурами выше +5 °С в южных районах составляет 150-155 дней, период с температурами выше +10 °С – 120–130 дней, а сумма эффективных температур –1500°. Устойчивая температура выше +15 °С наблюдается в течение 45 дней.

Наиболее теплая часть лета со средними суточными температурами выше 15 °С на широте Архангельска наступает около 5 июля. Температура осенью ниже 15 °С отмечается в первых числах августа в северных районах, а в южных – во второй декаде последнего месяца лета. Переход среднесуточной температуры

воздуха через  $10^{\circ}\text{C}$ , совпадающей со временем прекращения активной вегетации растений, приходится в среднем на конец августа. Переход через  $0^{\circ}\text{C}$ , указывающий на начало осени, наступает с 13 октября в северных, 21-24 октября в южных районах. Устойчивый снежный покров появляется в первой половине ноября и составляет 180-200 дней. Его высота достигает 35–40 см. Активное снеготаяние начинается в апреле. В последние годы температурный фронт заметно изменился в сторону потепления и снижения крайних температур (Коновалов, 2012).

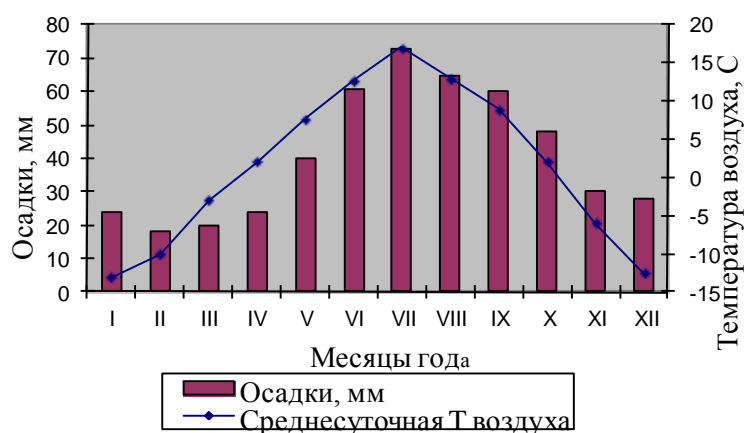


Рис. 1. - Годовой ход метеозлементов

Территория региона, исходя из различной теплообеспеченности, разделена на 5 агроклиматических районов. В качестве границ приняты изотермы положительных температур за период со средними суточными температурами выше  $10^{\circ}\text{C}$ .

Объекты исследования находится в четвертом агроклиматическом районе. По занимаемой площади это самая обширная территория, включающая 14 административных районов, которые являются по теплообеспеченности прохладными. Период с температурами выше  $10^{\circ}\text{C}$  длится 90-100 дней, а сумма тепла за этот период составляет около  $1300^{\circ}$  на севере и  $1500^{\circ}$  на юге региона. Период с температурами выше  $5^{\circ}\text{C}$  длится 140-150 дней, а сумма тепла достигает  $1650-1800^{\circ}$ . Устойчивая теплая погода с температурами выше  $15^{\circ}\text{C}$  наблюдается в течение 40 дней. Самыми низкими среднемесячными температурами (от  $-7,7$  до  $-14,4^{\circ}\text{C}$ ) характеризуются январь и февраль, самыми высокими – июнь и июль ( $+14,6$ – $20,4^{\circ}\text{C}$ ).

Безморозный период в среднем составляет 100-105 дней. Зима длится 160 дней. Период с температурами ниже  $-10^{\circ}\text{C}$  составляет 80 дней. Частые вторжения холодных арктических масс воздуха в период вегетации растений часто на



открытых местах приводят к гибели тронувшихся в рост молодых побегов у ели и сельскохозяйственных культур.

Устойчивый снежный покров появляется в конце октября-первой половине ноября и залегает до 180–200 дней в году, достигая к концу зимы средней высоты 45-50 см и больше. Сход снежного покрова на открытых пространствах приходится на конец апреля - начало мая. Под пологом леса он (снег) держится до первых чисел июня. Период снеготаяния длится более месяца, характеризуется возвратом холодов, нередко с выпадением довольно большого количества снега.

Полное оттаивание лесных почв заканчивается в конце мая - начале июня. Годовая сумма осадков на западе района составляет 500 мм, на востоке – 500-530 мм. (Справочник по климату СССР, 1965, вып 1; Агроклиматический справочник Архангельской области, 1967).

Северная часть области отличается от южной длинной чрезмерно холодной зимой, продолжительной и влажной весной. Осень достаточно сырая с избыточным увлажнением и растянута во времени. Лето короткое, умеренно теплое, пасмурное и влажное с небольшим количеством солнечных дней и с большим количеством осадков. Максимальное количество осадков выпадает летом и осенью, минимальное – в весенний период (Коновалов, 2012).

Продолжительность вегетационного периода с температурами воздуха выше +5 °С в северотаежной подзоне не превышает 120-125 дней, а сумма эффективных температур 1300°. Устойчивая температура выше +15 °С наблюдается в течение не более 40 дней, безморозный период 100–105 дней. Годовая сумма осадков 450-500 мм, испаряемость 270–340 мм. В целом, климат северной подзоны тайги отличается суровостью и мало благоприятствует росту и развитию лесной растительности (Агроклиматический справочник Архангельской области, 1967).

Преобладающими ветрами в северотаежной части области являются южные и юго-западные ветры. Северные ветры преобладают в мае, июне и июле. Несмотря на ряд факторов, отрицательно влияющих на рост и развитие древесной растительности, в целом климат северной тайги относительно благоприятен для их развития.

Большое количество осадков (500 мм и более), слабая испаряемость их (270-340 мм), высокий коэффициент увлажнения по Иванову 1,33 создают условия для длительного избыточного увлажнения и заболачивания территории, ухудшают биологические, физические и химические свойства почв, нарушают нормальную работу корневых систем, угнетают рост и развитие древесной растительности. Одной из эффективных мер улучшения роста и повышения производительности древостоев является осушительная мелиорация. Однако мозаичность и сложность природных условий значительно затрудняют выполнение в области этих мероприятий.

Особенностью болотных почв области является преобладание почв верхового типа заболачивания, которые развиваются при их увлажнении атмосферными осадками. Почвы верхового типа заболачивания, сложенные сфагновыми торфами имеют кислую реакцию и очень малое содержание растворенных минеральных веществ.

Болотные почвы низинного типа заболачивания развиваются в основном под травяным и мохово-травяным покровом хвойных и лиственных лесов при увлажнении минерализованными почвенно-грунтовыми водами. Торфяные почвы переходного типа в зависимости от условий их развития по ряду химических свойств могут приближаться то к верховым, то к низинным болотным почвам (Склярова, Шарова, 1970).

Преобладающими же в регионе являются подзолистые почвы. На их долю приходится около 60% площади земельного фонда. Водный режим подзолистых почв области подвержен постоянным изменениям в сторону более высокого увлажнения с последующим заболачиванием и формированием болотно-подзолистых почв с характерной для них сильной кислой реакцией, недостаточной обеспеченностью основными элементами питания и низкой степенью насыщенности основаниями (Коновалов, 2012).

## 2.2 Лесной фонд

Леса Архангельской области располагаются в умеренно-холодном (бореальном) почвенно-климатическом поясе северного полушария в зоне хвойных лесов. Размещение лесов по территории неравномерное. Значительная часть лесов пройдена преимущественно сплошными рубками и частично выборочными рубками с разной их интенсивностью. Это привело к существенной деформации лесного фонда.

Доля спелых и перестойных лесов за период с 1993 по 1998 гг. уменьшилась на 2,4 %. Возросла на 8,1 % доля средневозрастных насаждений. Площадь ельников в области за период с 1951 по 1999 гг. уменьшилась с 4035 до 1924 тыс. га. Возобновление вырубок на 48 % площади осуществилось с преобладанием ели. На остальной части вырубок возобновление леса произошло березой - 50 % и осиной - 2 % (Чупров, 2003).

Ухудшение структуры лесного фонда наиболее ощутимо протекало с середины прошлого столетия в результате обширного применения сплошных и концентрированных рубок. На территории области сформировались обширные (52%) площади вторичных преимущественно лиственных насаждений (березняки, осинники) со значительным количеством под их пологом хвойного (елового) подроста предварительных и последующих генераций (Чупров, 1963, 1986, 2000, 2008; Трубин и др., 2000).

Основные массивы девственных (слабонарушенных) лесов размещены в восточной части области, что обусловлено их недоступностью в связи со слабым развитием сети транспортных путей. Такие насаждения, в основном еловые формации, имеются и на территории Архангельского государственного лесничества, где не ведутся сплошные рубки.

По данным на 01.01.1999 года общая площадь лесного фонда составляет 27444,1 тыс. га, в том числе покрытая лесом 22968 тыс. га (77,5 %) и распределяется на три лесорастительные зоны: лесотундру – 10 %, северную тайгу – 40 % и среднюю тайгу – 50 % (Коновалов, 2012).

В общей площади лесного фонда хвойные леса занимают 82,8 %. На долю лиственных лесов приходится 17,2 %. Преобладающая роль в хвойных лесах принадлежит ельникам (67,4 %). Среди лиственных насаждений на долю березняков приходится 93,7 %, осинников – 6,2 %. Кедр и лиственница занимают не более 0,3 % площади хвойных лесов (Трубин и др., 2000).

В эксплуатационном фонде наибольшие запасы имеет ель – 62 %, затем береза – 18 % и сосна – 17 %. Средний возраст хвойных пород составляет 158 лет. Средний возраст березы равен 43, осины – 58 годам.

Среди северотаежных ельников преобладают насаждения V класса бонитета, в среднетаежных – IV. Производительность сосновых насаждений характеризуется IV– V<sup>a</sup> классами бонитета (Мелехов, Чертовской, 1967).

За последние годы произошла дифференциация прироста и запаса древостоев. Средний ежегодный прирост древостоев за период с 1966 по 1998 гг. увеличился на 0,08 м<sup>3</sup> и в настоящее время составляет 1,09 м<sup>3</sup>/га. Средний запас за этот период сократился на 11 м<sup>3</sup> (со 117 до 106 м<sup>3</sup>/га).

В настоящее время общий средний прирост древесины в регионе равен 22,8 млн. м<sup>3</sup>, в том числе в хвойных лесах – 16,9 млн. м<sup>3</sup> (74,1 %). За последние 20 лет прирост древесины в эксплуатационных лесах увеличился с 16,9 до 18,6 млн. м<sup>3</sup>, а в лиственных с 17,1 до 28,6 %. Увеличение запаса древесины в 1,7 раза связано со сменой пород на вырубках. Общий прирост лиственной древесины в 1,5 – 2,0 раза выше, чем у хвойных (Чупров 2003).

Площади хвойных спелых и перестойных лесов по сравнению с довоенными годами к 1960 году сократились до 56,8 %. Лесовозобновление вырубок в основном происходит со сменой хвойных пород на лиственные породы. Возобновление леса лиственными породами к тому времени составляла: в северной подзоне: на сосновых вырубках – 36 %, на еловых – 48 %, в средней подзоне соответственно – 61 и 68 % (Чупров, 2003).

В первые два года существенную роль в лесовозобновлении вырубок играет сохранившийся при рубке подрост ели и сосны. За счет его облесения происходит на 56 % площади вырубок. Однако в последующие годы большая часть подроста от-

мирает, а оставшиеся экземпляры подавляются лиственными породами. К 15 годам насаждения, сформировавшиеся из подроста, составляют: в северной подзоне тайги – 12 %, в средней – 25 %. Наибольшая площадь лиственных насаждений наблюдается на 5-10<sup>ый</sup> год после рубки. В настоящее время участие лиственных пород в общем составе древостоев таково: до 10 лет – 60 %, 11-20 лет – 48 %, 21-40 лет – 38 %, 41-60 лет – 29 %.

В Архангельской области к 2000 году мелколиственными лесами было занято около 4,0 млн.га лесопокрытых земель лесного фонда, из них березняками черничными -2,7 млн. га. В последующем формировании лиственных насаждений активно участвуют хвойные породы. На 11-15-летних вырубках из общего числа лиственных насаждений 70-90 % имеют примесь хвойных пород в составе до 1-3 единицы, представленных сохранившимся подростом. Доля чисто лиственных насаждений без подроста в области не превышает 4 % (Трубин, 2000).

### 2.3 Объекты исследования

Объекты исследования размещены в естественных, а также после опытных и производственных постепенных рубок в березовых, березово-еловых и осино-вых насаждениях черничных лесорастительных условий. Стационары сосредоточены в Левашском лесничестве (кв. 23 и 96) Обозерского лесхоза, где заложено 48 пробных площадей (ПП), для проведения динамических наблюдений (таблица 1). Временные ПП (более 200 ПП.) закладывались в Коношском, Плесецком, Холмогорском, Приморском лесхозах (с 2007 года районные государственные лесничества) Архангельской области. В березовых насаждениях после изреживания лиственного древостоя с применением постепенных рубок были внесены азотные удобрения (мочевина).

Постепенные рубки включали проведение равномерно-постепенных рубок традиционным способом: валка деревьев – бензомоторные пилы, трелевка хлыстов – трелевочный трактор ТДТ-55 с тросово-чокерной оснасткой и с сортиментной заготовкой древесины при использовании харвестера и форвардера. Интенсивность выборки запаса лиственной древесины составляла 35, 50 и 70 %.

Таблица 1 – Фрагмент таксационной характеристики древостоев

ПП	Средние по древостою				Количество, экз./га		Полнота		Бонитет	Запас, (М) м <sup>3</sup> /га	Интенсивность рубки, %
	состав	А, лет	Н, М	Д, См	деревьев	подроста	м <sup>2</sup> /га	отн.			
1	7Б30с	53	15,5	12,6	1438	7190	24,4	0,89	II	175	-
1а	7Б 30с	53	15,5	12,6	1136	5830	18,6	0,67	II	109	35
1б	7Б 30с	53	15,5	12,6	890	5570	12,8	0,44	II	82	50
1в	7Б 30с	53	16,0	13,7	548	4200	5,2	0,20	II	46	70
2	7Б30с	59	16,1	14,2	1633	4940	26,5	0,95	III	212	-
2а	8Б20с	59	14,9	13,4	1032	3695	12,2	0,57	III	94	52
3	10Б	8	4,3	3,1	11500	1900	8,8	1,00	II	23	
4	9Б10с	13	4,8	2,6	9525	2700	5,1	0,50	III	20	
5	9Б1Е+0с	23	10,9	6,2	3810	3100	11,5	0,59	III	61	
6	7Б30с	53	16,0	14,2	1100	3600	17,4	0,66	IV	132	
7	7Б30с+С	65	15,5	18,1	830	5200	21,4	0,81	IV	170	

Объекты исследования размещаются в черничных лесорастительных условиях. Живой напочвенный покров весьма мозаичен. В нем насчитывается свыше 40 видов травяно-кустарничковой и мохово-лишайниковой растительности. Почвенные условия характеризуются слабоподзолистой легкосуглинистой почвой на тяжелом моренном суглинке.

Предварительное возобновление главной породы (ель) на опытных объектах достигает 3 – 5 тыс. экз./га. Подрост ели по возрастному составу неоднородный и его возраст, в основном, находится в пределах 14 - 73 лет. Жизненное состояние подроста ели после рубок удовлетворительное. Минерализация почвы в пасеках с сохранением лесной среды отсутствует (Зарубина, 2004).

В качестве стационарных объектов было подобрано две группы березово-еловых насаждений с сохранением естественного состояния насаждений, опытной и производственной постепенными рубками в черничных типах леса. В этих

насаждениях выполнялись динамические наблюдения за структурными и функциональными особенностями подпологовой ели под влиянием комплексного ухода. Для слежения за состоянием елового подроста на разных онтогенеза березовых древостоев заложена серия ПП с разным их возрастом (ПП 14 – 18). Таксационная характеристика отдельных ПП дается в процессе изложения отдельных материалов исследования. В спелом состоянии еловые насаждения характеризуются достаточно высокой производительностью, запас древостоя близок или равен  $300 \text{ м}^3/\text{га}$  (ПП 4 и 5).

Комплексная оценка средообразующих факторов, определяющих рост и развитие подпологовой ели в естественных и пройденных постепенными рубками березняках черничных условий местопроизрастания, а также другие программные вопросы исследовались не только с использованием стационарных, но и временных ПП. Лесорастительные условия характеризовались черничными типами. Типы насаждений – березняки, осинники и ельники со сложным породным составом древостоя. Основная часть исследовательских работ, прежде всего динамических, выполнена на опытных участках 1 и 2 (Зарубина, 2004).

**Опытный участок 1** представлен 53-летним двухярусным березово-еловым насаждением VI класса возраста площадью 22 га (кв. 23, Левашское участковое лесничество). Участок занимает верхнюю часть слабо пологового юго-западного склона. Состав древостоя: 1 ярус 7Б30с+С, второй – 10Е.. Высота березы – 14,8 м; диаметр – 12,1 см; класс бонитета – IV, полнота 0,92. Подрост еловый в количестве 3,6 тыс. экз./га. Почва, как указывалось ранее, слабоподзолистая, развивающаяся на легком суглинке, подстилаемом мелкопесчаным моренным суглинком.

На участке заложено по 4 ПП в каждом варианте с разной интенсивностью рубки по запасу: 35, 50, 70 % и контрольная. Равномерно-постепенная рубка проведена в осенне-зимний период 2002 года. Полнота древесного полога до рубки 0,9-1,0, после рубки – от 0,2 до 0,7.

Дополнительно на каждой секции (3 ПП с рубкой и одна без рубки) на отдельных площадках внесены азотные удобрения (гранулированная мочеви́на) в дозах 180 и 270 кг/га по д.в. (рисунок 1). Каждой опытной соответствовала кон-

трольная площадка. Размер площадок составлял 0,025 га, а расстояние между ними 20-30 м. Опытами предусматривалось установление степени влияния дозы внесенного азота на обменные процессы подроста ели по фону разного светового режима. Это достигалось постепенным увеличением интенсивности рубки полога березы и концентрации азота в подкормке. Повторность для каждого варианта опыта 2–3-кратная. Удобрения внесены перед началом вегетационного периода одновременно на контрольном участке и на участках с рубкой.

**Опытный участок 2** – березняк в черничных лесорастительных условиях послепожарного происхождения со вторым ярусом ели VI класса возраста, III класса бонитета, полнота 0,95 (таблица 1). На северной границе располагаются средневозрастные смешанные с березой и осиной сосняки.

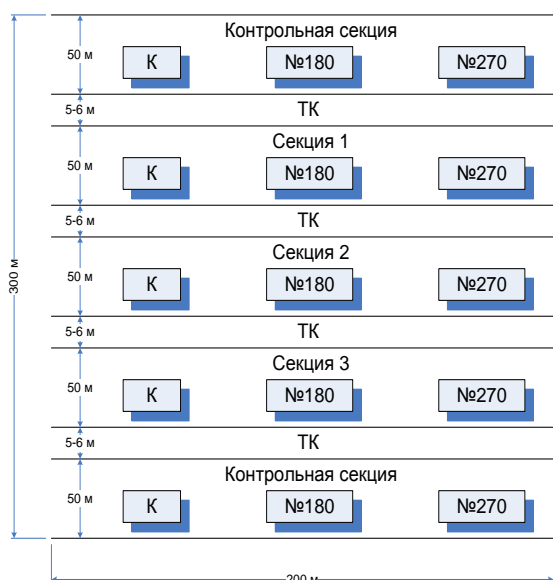


Рис. 2. - Схема опытных площадок в березовом насаждении при интенсивности рубки: секция 1 – 35%, секция 2 – 50%, секция 3 – 70%. ТК – технологический коридор.

диаметр – 13,4 см. Сомкнутость (полнота) древесного полога после рубки – 0,5. Количество деревьев господствующего яруса 864 экз./га, полнота – 0,46, количество подроста ели – 3,7 тыс. экз./га (Зарубина, 2004).

На каждом участке с рубкой и без рубки внесена гранулированная мочеви́на в дозах 180 и 270 кг/га по действующему веществу. Каждой опытной площадке со-

Общий рельеф – слабоволнистый. Состав первого яруса древостоя 7Б3Ос+С, второго яруса – 10Е. Средние высота и диаметр составляют 16,1 м и 14,2 см соответственно. Количество подроста ели – 4,2 тыс. шт./га, высота 1,6 м.

На участке заложено 2 ПП с интенсивностью рубки 52 % по запасу и контрольная. Промышленная разработка лесосеки (20 га) проведена с применением комплекса (харвестер и форвардер) машин в осенне-зимний период 1998...1999 гг. Состав древостоя после рубки – 8Б2Ос, средняя высота березы – 14,9 м, средний



ответствовала контрольная. Размер площадок составлял 0,025...0,030 га. Повторность по вариантам – 2-кратная (рисунок 2). Удобрения внесены перед началом вегетационного периода. на контроле и опыте.

Подлесок на опытных объектах состоит из единичных кустов шиповника и рябины. Флористический состав напочвенного покрова: - черника (*Vaccinium myrtillus*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), костяника (*Rubus saxatilis*), герань лесная (*Ceranium silvaticum*), майник двулистный (*Majanthemum bifolium*), седмичник европейский (*Trientalis europaea*), ожига волосистая (*Luzula pilosa*), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella*), кукушкин лен (*Politrichum commune*), зеленые мхи (*Hylocomium splenemus*, *Pleurozium Schreberi*, *Ptilium crista – castrensis* и др.). На замшелом валеже и на приствольных кругах встречаются единичные экземпляры плауна булавовидного (*Lycopodium clavatum*).

Почвенные условия на участке характеризуются:  $A_0$  0-4(5) см. Темно-бурая подстилка из остатков мхов и листовного опада. Хорошо различаются два слоя: верхний - неразложившийся, местами слабо разложившийся; нижний – полуразложившийся, где сосредоточена основная масса тонких корней. Переход в  $A_2$  резкий.

$A_2$  4(5)-14 см. Белесый, со слабым коричневым оттенком, рыхлый, свежий, бесструктурный, плотноватый мелкопесчанистый легкосуглинистый. Встречаются мелкие и крупные корни. Переход в следующий горизонт резкий по слабо извилистой линии, в отдельных участках – языками.

$B_1$  14-26 см. Буровато-желтый, рыхлый, супесчаный, непрочной мелкокомковатой структуры, свежий. Много корней древесной и травянистой растительности. Встречаются отдельные валуны. Переход постепенный.

$B_2$  26-35 см. Желто-бурый, плотный, свежий, суглинистый. Встречаются редкие валуны кристаллической породы. Переход ясный.

$BC$  35-60 см. Неоднородный по окраске и механическому составу: буроватые пятна супеси чередуются с участками красно-бурого ореховатого суглинка. Встречаются довольно крупные валуны, переход не ровный.

$C$  60-95 см. Средний опесчаненный суглинок с вкраплениями валунов.

Почва : слабоподзолистая легкосуглинистая, развивающаяся на легком суглинке, подстилаемым мелкопесчаным тяжелым моренным суглинком (Зарубина, 2004).

**Выводы.** Архангельская область занимает северную окраину Восточно-Европейской или Русской равнины от 60° 40' до 66° 28' северной широты и от 35° 54' до 50° 30' восточной долготы.

Климат лесной зоны умеренно-континентальный. Среднегодовая температура воздуха в районе исследования равна 0,8–2,7 °С, абсолютный максимум +32 °С, абсолютный минимум –42 °С. Продолжительность периода с температурами выше +5 °С составляет 150-155 дней, выше +10 °С – 120–130 дней, выше +15 °С - 45 дней. Годовая сумма осадков около 500 мм, испаряемость 270–340 мм. За период с температурами выше 10 °С выпадает около 200 мм осадков.

В регионе преобладают подзолистые почвы, на их долю приходится около 60% площади земельного фонда.

По данным учета (01.01.1999) общая площадь лесного фонда составляет 27444,1 тыс. га, в том числе покрытая лесом 22968 тыс. га (77,5 %). Хвойные леса занимают 83 %, лиственные - 17 %. Преобладающая роль в хвойных лесах принадлежит ельникам (67 %). Среди лиственных на долю березняков приходится 94 %, осинников – 6 %. Кедр и лиственница занимают не более 0,3 % площади хвойных лесов. Площадь ельников в регионе за период с 1951 по 1999 гг. уменьшилась с 4035 до 1924 тыс. га. Возобновление на 48 % вырубок осуществляется с преобладанием ели, на остальной части березой (50 %) и осиной (2 %).

Объекты исследования размещены в естественных, с опытной и производственной постепенными рубками в березовых, березово-еловых и осиновых насаждениях черничных лесорастительных условий.

### 3. ПРОГРАММА, МЕТОДИКА И ОБЪЕМ ИССЛЕДОВАНИЯ

#### 3.1 Программа исследования

Программой исследования ставились следующие основные задачи по оценке эколого-физиологических особенностей и обмена веществ у подростка ели в березовых насаждениях на разных стадиях их онтогенеза после комплексных уходов, а именно после выполнения постепенных рубок, обеспечивающих разные режимы светового режима, внесения азотных удобрений:

- обосновать режим освобождения елового подростка из-под полога лиственных насаждений постепенными рубками;
- дать комплексную оценку основных средообразующих факторов (освещенность, температура воздуха и почвы, водонасыщенность корнеобитаемого горизонта), определяющих рост и развитие подпологовой ели в березняках черничных лесорастительных условий на разных стадиях онтогенеза древостоя и постепенных рубках;
- оценить жизненное состояние елового подростка при сукцессионном (возрастном) развитии березового древостоя;
- выявить эффективность, оптимальную дозу внесения азотных удобрений и интенсивности постепенных рубок на жизненное состояние, физиолого-биохимические процессы, биометрические показатели и рост ели в березовых насаждениях при разных уровнях светового питания;
- изучить естественное лесовозобновление в лиственных насаждениях северо-таежной зоны, влияние на него постепенных рубок;

- дать комплексную оценку действия азота и первого приема постепенных рубок на микроклиматические, физиолого-биохимические и ростовые процессы ели на разных этапах возрастного развития листового древостоя.

- комплексно (постепенные рубки, внесение азотных удобрений) изучить у подпологовой ели физиолого-биохимические процессы: фотосинтез, дыхание корневых систем и хвои, динамику синтеза пластидных пигментов, фотосинтетическую деятельность, водный режим, процессы накопления, отток и пути передвижения  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов;

- исследовать взаимоотношения в системе «растение – среда» и «корень – лист», донорно-акцепторных связей между органами у подпологовой ели.

### 3.2 Методика исследования

Изучение программных вопросов базировалось на общепринятых биогеоэкологических и физиологических методиках (Программа ..., 1976). Объекты исследования подбирались в соответствии с лесотипологическим направлением Б.П. Колесникова (1973), разработанном на основе фитоэкологической типологии В.Н. Сукачева (1967) с выделением коренных типов леса и производных насаждений в соответствии с лесорастительными условиями и сменой породного состава древостоев (географо-генетическая типология).

Перед проведением программного исследования закладывались пробные площади (ПП). Их закладка учитывала требования ОСТ 56-69-83, методические указания В.Н. Сукачева и С.В. Зонна (1961). На ПП производился сплошной перебор древостоя по породам, диаметрам с делением деревьев на возрастные поколения по внешним признакам. Перебор подростка велся по высотным грациям: 0,1 – 0,5 м; 0,6 – 1,5 м; более 1,6 – 3,0 м. У подростка и деревьев второго яруса высотой

3 м и более замерялся диаметр на высоте груди (1,3 м).

Контроль возраста деревьев осуществлялся подсчетом годичных колец по 3–5 кернам, отбираемых возрастным буровом с последующим подсчетом годичных колец с использованием бинокля МБС-9. У деревьев второго яруса и подроста подсчетом годичных колец на пневых срезах, как минимум у 3 – 5 деревьев ели.

Средняя высота элемента леса определялась на основании замера высот у 15 – 25 деревьев отбираемых методом пропорционально-ступенчатого представительства. Для этих целей использовался маятниковый высотомер и мерный складной шест.

Отбор модельных деревьев велся по методике К. К. Высоцкого (1959) и Н. А. Дружинина (2005). Древостой делился на три категории роста: со средним диаметром по древостою, со средними диаметрами (среднерастущая часть древостоя), для совокупности деревьев ниже (медленнорастущая часть древостоя) и выше (быстрорастущая часть древостоя) и выше среднего диаметров. От каждой из этих частей отбиралось по два модельных дерева с допустимым отклонением от среднего диаметра в пределах 0,5 см. Дополнительно к этому на каждой ПП у деревьев отбирались керны согласно пропорционально ступенчатого их представительства по ступеням толщины. Древесные срезы от моделей отбирались по высотным отметкам: 0; 0,65; 1,3; 2,3; 4,3 и далее по четным 2<sup>x</sup>-метровым отрезкам, дополнительно включая вершинку. Последующий анализ роста велся по датированным 5-летиям. Замеры ширины годичных колец на срезе 1,3 м (кернах) осуществлялись с точностью 0,05 мм биноклем МБС-9.

Лесовосстановительные процессы под пологом древостоев изучались с учетом нормативных документов, методических рекомендаций А. В. Побединского (1966), С. Н. Санникова (1992). Одновременно определялся видовой состав, качественное состояние подроста, количество второстепенных и подлесочных древесных пород.

Категории жизнеспособности подроста определялись визуально по соотношению прироста верхушечных побегов к боковым и их физиологическому состоянию (Грязькин, 1997; 2001).

6 категория – здоровый, наиболее жизнеспособный и перспективный под-рост, прирост верхушечного побега значительно превышает прирост боковых;

5 категория – мало ослабленный, достаточно жизнеспособный, слабо угнетенный, прирост центрального побега превышает прирост боковых;

4 категория – средне ослабленный, относительно жизнеспособный, средне-угнетенный, прирост верхушечного побега равен боковым побегам;

3 категория – сильно ослабленный, с сомнительной жизнеспособностью, прирост верхушечного побега меньше прироста боковых побегов;

2 категория – сильно ослабленный, нежизнеспособный в данных условиях;

1 категория – отмирающий, нежизнеспособный;

0 категория – сухой.

Описание живого напочвенного покрова осуществлялось по методикам В. В. Алехина (1938), Л. Г. Ременского (1937), Л. Е. Астрологовой и Г. Б. Гортинского (1980). Учет велся по ярусам, для которых указывался видовой состав растений их встречаемость и проективное покрытие.

Морфологическое описание почв, определение их водно-физических свойств производилось с учетом требований ОСТ 56-81-84, по методикам, опубликованных в работах Е. В. Аринушкиной (1962), Е.Н. Наквасиной и Е. В. Шавриной (1998). По результатам прикопок на глубину до 50см выбирали место для закладки почвенного разреза.

Методика обработки экспериментального материала, включающая морфометрическую структуру древостоев [породный состав, размерность (высота, диаметр), возраст, горизонтальную (густота, полнота) и вертикальную (положение деревьев в пологе, ярусность) дифференциацию, производительность (бонитет, запас), энергию роста (прирост деревьев и древостоя по диаметру, высоте, объему, запасу древесины)], осуществлялась в соответствии с общепризнанными в таксации и лесоводстве методами. Статистическая обработка материалов выполнена с использованием программного обеспечения на ПК.

Метеорологические измерения включали в себя замеры освещенности местообитания опытных растений, температуры и влажности воздуха, скорости вет-

ра, температуры и влажности почвы. Измерение интенсивности видимой радиации (освещенности) проводилось с помощью люксметра Ю-116 М согласно методике В. А. Алексеева (1975) по 35-40 точкам в околополуденные часы (13 час.), часть дневных наблюдений проведена в 7 и 19 часов. Измерения интенсивности света проводились одновременно на опытных площадках и открытом месте; результаты даются в люксах.

Температура и влажность воздуха измерялась психрометром Ассмана на высоте 1,5 м от поверхности почвы. Использовались также срочные термометры в 3-х постоянных точках с целью получения достоверных статистических показателей.

Наблюдения за температурой почвы проводились с помощью срочных термометров: на поверхности почвы и на глубине 15 и 30 см по 20 постоянным точкам-скважинам, пробитым на требуемую глубину, которые после каждого извлечения термометра и измерения температуры закрывались деревянными штырями. Перед началом замеров глубина скважин предварительно проверялась на ее достоверность. В случае затекания глубина скважины обновлялась.

Влажность почвы и растительных образцов изучалась по методике, разработанной А. А. Роде (1960), путем высушивания образцов до постоянного веса. Образцы почвы отбирались с глубины 0-5 см (подстилка) и горизонтов 5-20 и 20-30 см из 10 прикопок. В каждый новый срок готовились новые прикопки, которые после взятия образцов вновь закапывались. Скорость ветра определялась на высоте 1,5 м с помощью чашечного анемометра 1-20 м/с.

Фитомассу и прирост надземной части деревьев изучали методом модельных деревьев (Молчанов, Смирнов, 1967). Для этого в конце вегетационного периода (август-сентябрь) на каждой пробной площадке подбирались 2 модельных дерева ели со средними таксационными показателями. Определялась их общая масса, а также масса отдельных фракций дерева (ствол, отмершие ветки, живые охвоенные (лапник) и неохвоенные ветви, хвоя разных лет). При разделке дерева учитывалась вся его крона. После разделки и взвешивания от каждой фракции брались образцы на влажность (в 2-3 кратной повторности). Разделка ствола проводилась по четвертям (0, 0,25, 0,50, 0,75). От каждой четверти брались срезы и

определялось соотношение древесины и коры. При определении массы подземных органов использовались рекомендации ФАО: 25 % от надземной древесной массы для хвойных пород (Уткин и др., 1998).

Для определения функционального состояния ели в каждом варианте опыта подбирались по 3-5 экземпляров внешне здорового подростка ели высотой 1,8-2,0 м, с которых периодически на протяжении вегетационного периода брались пробы хвои на определение: содержание хлорофилла и каротиноидных пигментов, интенсивность фотосинтеза, транспирация, водный дефицит.

В основу методики изучения потенциального фотосинтеза взят разработанный лабораторией фотосинтеза Ботанического института РАН применительно к древесным растениям радиометрический метод, основанный на использовании долгоживущего (более 5 тыс. лет) изотопа углерод-14 (Вознесенский и др., 1965). Для исследования готовилась радиоактивная смесь из обычной и радиоактивной углекислоты ( $^{14}\text{CO}_2 + ^{12}\text{CO}_2$ ) с удельной активностью 0,2 МБк/л. Скорость фотосинтеза определялась путем пересчета удельной радиоактивности хвои по специальным формулам (Вознесенский и др., 1965). Первоначальная концентрация радиоактивной смеси ( $^{14}\text{CO}_2 + ^{12}\text{CO}_2$ ) в газовой смеси составляла 1 %, удельная радиоактивность 0,2 МБк.

Истинный фотосинтез определялся в атмосфере полевой концентрации  $\text{CO}_2$  методом ассимиляционных колб по Л. А. Иванову (Вальтер и др., 1957). Объем колб – 3,0 л, биологическая повторность – 5-кратная. В опыте использовались ветви с побегами последних 3 лет. Экспозиция – 30 мин.

Для изучения процессов оттока и распределения ассимилятов в дереве использовалась углекислота удельной активностью 4 МБк в 1 л. Объем газгольдера 5 л. В опыт включались верхние 3-5 мутовок ели (высота 1,5-1,8 м). Мутовки помещались в ассимиляционную камеру, изготовленную из прочной полиэтиленовой пленки, через которую прокачивалась радиоактивная смесь ( $^{14}\text{CO}_2 + \text{CO}_2$ ), содержащая меченый углерод-14. Одновременно над камерой через каждые 5 мин замерялась освещенность. Последующий радиохимический анализа опытных



проб растительных образцов проводился в лаборатории с применением низкофонного радиометра Б-3 с торцовым счетчиком счета  $\beta$ -частиц МСТ-17.

Количественную оценку поступления продуктов фотосинтеза в органы растения из хвои разных возрастов (их радиоактивность) проводили сразу после экспонирования (в течение 30 мин в атмосфере  $^{14}\text{CO}_2 + \text{CO}_2$ ) и в последующие сроки спустя 0,5 ч, 1 сут., 8, 16, 45, 70, 95 сут. и 1 год. Общее содержание воды в почве и фракциях биомассы дерева определялось термовесовым методом после высушивания опытных образцов в термостатах до постоянного веса.

Реальный водный дефицит хвои устанавливался путем донасыщения ее дистиллированной водой в пробирках с последующим высушиванием при температуре 100–105 °С до постоянного веса по методике (Лархер, 1978; Зарубина, Коновалов, 2014).

Интенсивность транспирации определялась путем двукратного быстрого взвешивания отделенных от дерева охвоенных побегов с помощью высокочувствительных торсионных весов (ВТ-500 и ВТ-1000) в 9-12-кратной аналитической повторности при теплой преимущественной солнечной погоде, согласно рекомендаций (Иванов и др., 1950). Одновременно над образцами с помощью люксметра Ю-116М замерялась освещенность, а также температура сырого и влажного термометров с использованием психрометра Ассмана. Длительность экспозиции между повторностями не превышала 2–3 минут. После завершения взвешиваний хвоя отделялась от побегов. Освобожденные от хвои побеги взвешивались. По разности показателей между взвешиваниями определялась чистая масса опытной хвои.

Интенсивность дыхания хвои и корней определялась методом Бойсен-Йенсена (Вальтер и др., 1957). При выделении фракций корней пользовались классификацией А. Я. Орлова и С. П. Кошелькова (1971). Во фракцию мелких корней включались все сосущие корни с диаметром до 1,5 мм, во фракцию проводящих корней – ростовые и проводящие с диаметром 1,5-3,0 мм. Для определения интенсивности дыхания корней образцы в марлевых мешочках помещались в плоскодонные колбы объемом 0,5 л с предварительно налитым в них баритом (20 мл) и устанавливались в затемненную камеру (ящики) с помещенными туда двумя термометрами. Продолжительность

экспозиции 1 час, повторность каждого опыта двухкратная. Во время опыта замерялась также температура наружного воздуха и в опытной камере. Количество выделившейся при дыхании корней углекислоты учитывалось путем титрования опытных и контрольных растворов щавелевой кислотой. Аналогичным образом изучалась интенсивность дыхания хвои. Интенсивность дыхания образцов хвои и корней определялась путем пересчета полученных данных по специальным формулам.

При изучении содержания пластидных пигментов пользовались спектрофотометрическим методом (Шлык, 1971; Гавриленко и др., 1975) и бумажной хроматографии (Попова, 1963). В опыте использовались образцы свежесобранной хвои, взятой от 3-5 экземпляров подроста. Взятые от дерева образцы хвои на ПП консервировались кипящим 96%-ным этанолом с добавлением небольшого количества мела или углекислого магния с целью предотвращения возможной феофитинизации хлорофилла. Биологическая повторность 2–3-кратная, аналитическая – 2-х кратная. Оптическую плотность растворов промеряли на спектрофотометре СФ-46 Ленинградской фирмы «ЛОМО», Россия при длинах волн 665, 649, 440,5 нм. Концентрацию пигментов в исходных образцах рассчитывали по специальным формулам (Шлык, 1971; Гавриленко и др., 1975). Результаты выражали в мкг на 1 г свежей массы хвои.

Оценка ежегодного фотосинтетического стока углерода проводилась по хлорофилловому индексу (ХИ), который вычислялся из 3 - 5 повторностей для каждого возраста хвои в отдельности. После определения в них концентрации хлорофилла делали перерасчет на всю массу ассимилирующих органов среднего дерева. ХИ, полученный вначале для модельного дерева, а затем для всего древо-стоя (с учетом всего количества деревьев, имеющих на одном га площади), перемножали на соответствующий коэффициент – для ели 111 (Цельникер, Малкина, 1994; Воронин и др., 1995).

Содержание хлорофиллов *a* и *b* в светособирающем комплексе (ССК) и хлорофилл-белковых комплексах фотосистем I и II (ХБК ФС1 и ФСII) рассчитывали исходя из того, что практически весь хлорофилл *b* содержится в ССК, а соотношение Хл.*a*/Хл.*b* в этом комплексе составляет 1,1-1,3 (Рубин и др., 1988; Кир-

пичникова и др., 1985). Необходимость проведения таких расчетов диктовалась теми соображениями, что стационарные уровни содержания хлорофиллов и их соотношения в ССК/ХБК закономерным образом изменяются при изменении экологических условий местообитания растений. Это позволяет рассматривать данные характеристики ассимиляционного аппарата в качестве важных и перспективных для оценки общего состояния ассимиляционного аппарата растений в условиях меняющейся экологии и оценки условий местопроизрастания растений (Рубин, 1988). Концентрация углерода в отдельных компонентах фитомассы определялась весовым методом в сухом материале с использованием стандартной рекомендации Миттхевса (цит.: Швиденко и др., 2000) путем перерасчета полученной величины массы на соответствующий коэффициент: для зеленых частей 0,45, для древесины 0,50.

### 3.3 Объем исследования

В процессе исследования выполнены следующие основные работы:

- закладка ПП различного назначения в черничных лесорастительных условиях ..... 48 постоянных и 200 временных ПП;
- учет подроста и самосева древесных пород ..... 68 ПП;
- отбор и обработка модельных деревьев ..... 1980 деревьев подроста ели;
- замеры освещенности, температуры в приземных слоях воздуха и в разных горизонтах почвы ..... более 7 тыс. замеров;
- определение полевой влажности почвы и влагозапасов..... 890 образцов;
- отбор образцов и определение объемной масса почвы ..... 28 образцов;
- определение фотосинтеза и оттока радиоактивных продуктов радиометрическим

методом с использованием углерода-14 ..... 7,9 тыс. определений;  
- транспирация подростом ели ..... около 2,3 тыс. определений;  
- дыхание корней и хвои ..... 1280 определений;  
- выявление различных пигментов в хвое ..... 2260 образцов;  
- поставка опытов по изучению скорости накопления, оттока и распределения углерода – 14 по тканям и органам ели ..... 36 опытов.

**Выводы.** В процессе выполнения полевых и камеральных работ использовались общепризнанные широко применяемые методические подходы.

Выполненный объем полевых работ, камеральная и статистическая обработка собранного экспериментального материала, анализ позволили сделать научно обоснованные и достоверные выводы.

## 4. ОСОБЕННОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ СРЕДООБРАЗУЮЩИХ ФАКТОРОВ

Состояние средообразующих факторов – это одна из важнейших характеристик условий местопроизрастания лесной растительности. Изучение их в насаждениях, а под влиянием рубок в особенности, по мнению некоторых авторов (Чибисов, Нефедова, 1991) является теоретической основой управления формированием биоэкологической системой. Воздействуя на фитоценоз, рубки оказывают влияние на состояние всех составляющих его элементов микроклимата.

### 4.1 Световой режим леса

Среди факторов внешней среды свет является ведущим экологическим фактором, непосредственно воздействующим на состояние биологических систем (Sirois, Cooper, 1964, Алексеев, 1975). В лиственно-еловых насаждениях ежегодная смена ассимиляционного аппарата у лиственных пород вносит свои коррективы в общий режим светового довольствия леса.

Результаты исследования показали, что наибольшее количество света еловый подрост получает на свежих вырубках и в 6-8-летних насаждениях. Когда лиственные породы еще не создают серьёзного верхнего отенения для подростка (рисунок 3). Затем по мере поселения и роста на вырубке быстрорастущих пород осины и березы световые условия для подростка начинают постепенно ухудшаться. В 13-летних березово-еловых насаждениях береза и осина еще не являются для ели серьезными конкурентами за свет. В околополуденные часы ясных безоблачных дней июня-июля в условиях Севера под полог такого насаждения проникает

около 65 % проходящего к кронам верхнего яруса солнечного света. При дальнейшем разрастании и укреплении эдафических позиций береза и осина постепенно начинают вытеснять ель во второй ярус, где условия для ее возобновления и роста становятся менее благоприятными. Продолжительность дневного освещения для ели значительно сокращается.

В северотаежной подзоне уже к 23-летнему возрасту березы в дневное время под полог проникает не более 10-12 % солнечной радиации. По литературным данным (Алексеев, 1975; Цельникер, 1978), для формирования перспективного жизнеспособного подростка ели, необходимый минимум света не должен быть ниже

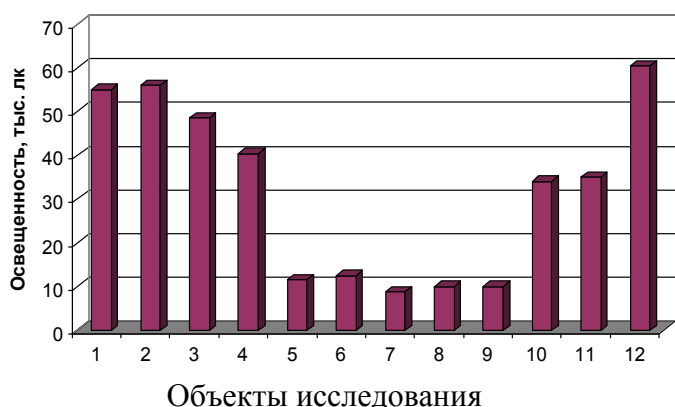


Рис. 3. - Освещенность на объектах: вырубке: свежая (1), однолетняя (2); березняки возрастом: 8 лет (3), 13 лет (4), 23 года (5); 33 года (6), 53 года (7), 80 лет (8); 53 года с выборкой 50 % запаса (10); осинники: 53 года (9), с выборкой 45 % запаса (11); открытое (безлесное) место (12).

25-40 % от открытого места. Для достижения положительного коэффициента биологической продуктивности кроны должно быть не менее 15-20 %. Ниже этого уровня в хвое начинают развиваться деструктивные процессы, ведущие к нарушению ее функциональной деятельности и гибели.

В лиственных насаждениях более старшего возраста световые условия для подпологовой ели, несмотря на некоторые возрастные изреживания крон березы и осины, также остаются неблагоприятными, и не обеспечивают ее нормальный рост и развитие. В 53-летнем березняке среднетаёжной подзоны в наиболее длинный световой день (18 июня) при безоблачной погоде в 7 часов освещенность

же 25-40 % от открытого места.

В северотаежной подзоне уже к 23-летнему возрасту березы в дневное время под полог проникает не более 10-12 % солнечной радиации. По литературным данным (Алексеев, 1975; Цельникер, 1978), для формирования перспективного жизнеспособного подростка ели, необходимый минимум света не должен быть ниже 25-40 % от открытого места. Для достижения положительного коэффициента биологической продуктивности

на уровне подростка составляла 2,3 % от открытого места. К 13 часам она возросла до 12,3 % а к 16 часам понизилась до 10,6 % (Зарубина, 2004).

Анализ многочисленных экспериментальных работ, проведенных в лесах с подобным световым режимом, четко выявилось два обстоятельства:

1) изоляция от корневой системы взрослых деревьев не улучшает жизненного состояния подростка;

2) подвижные формы минеральных веществ почвы не полностью используются угнетенными растениями. Поэтому выживание елового подростка в лиственнично-еловых лесах Севера в основном зависит от его способности адаптироваться к низкой освещенности. На Севере, согласно проведенного исследования, наименьшее количество солнечных лучей под полог спелых березовых и осино-вых насаждений проникает в утренние и вечерние часы – не более 4 % от приходящего к кронам верхнего яруса (таблица 2).

Таблица 2 - Дневная динамика освещенности по типам погоды, ( $10^3$  люкс)

Объект (интенсивность рубки%)	Ясно			Пасмурно		
	время суток, час.					
	7	13	19	7	13	19
Березняк 13 лет	6,4±0,9	42,6±1,3	10,9±0,5	Данные отсутствуют		
Березняк 53 лет	0,9±0,1	8,0±0,7	1,9±0,3	0,6±0,1	2,3±0,2	1,0±0,1
Лесосека (50 % запаса)	9,7±0,3	34,3±1,9	8,1±0,7	3,5±0,6	8,3±0,2	5,5±0,2
Осинник 53 лет	0,7±0,1	7,7±0,8	1,7±0,2	0,7±0,1	3,0±0,1	1,2±0,1
Лесосека (45 % запаса)	10,1±0,3	35,6±3,8	8,4±1,1	3,4±0,2	8,0±0,4	4,9±0,1
Открытое место	20,5±0,1	66,3±0,7	16,2±0,0	8,4±0,0	11,6±0,9	9,3±0,3

В полуденные часы в период безоблачных дней июля-августа освещенность под пологом достигает лишь 7,7-8,0 тыс. лк или 38-40 тыс. эрг/см<sup>2</sup>. Это в 8-10 раз меньше, чем на открытом месте. Под полог 13-летнего березняка в эти часы поступает света в 5 раз больше, чем в 53-летние насаждения.

При склонении солнца к горизонту в результате многократного перекрытия солнечных лучей кронами и стволами деревьев, доля проникающей под полог суммарной радиации вновь начинает снижаться, причем более активно, чем на открытом месте и к 19 часам не превышает 10 % от количества света, приходящего к верхнему ярусу. В то же время известно, что успешное развитие елового под-

роста возможно лишь в том случае, если он в ясный солнечный день большую часть времени освещен светом около 30 тыс. лк, а в пасмурную погоду не менее 10 тыс. лк (Гар, Гулидова, 1960).

Исследованием выявлено, что в середине вегетационного периода в пасмурную погоду освещенность внутри осиновых и березовых насаждений в течение светового дня не превышает 0,6-3,0 тыс. лк или 3-15 тыс. эрг./ см<sup>2</sup>. Низкий радиационный режим служит основной причиной более медленного снеготаяния в лесу, по сравнению с открытыми местами и негативно отражается на жизненном состоянии подпологовых растений. В тоже время он (радиационный режим) способствует обогащению почвы влагой за счет усиления внутрпочвенного и снижению поверхностного стока. Сезонный ход освещенности под пологом мелколиственных насаждений имеет резко выраженную закономерность от фенологического состояния лиственных пород, режима солнечной радиации, погодных условий (таблица 3).

Таблица 3 - Сезонная динамика освещенности в естественном 59-летнем березняке и на участке постепенной (52 %) рубки (10<sup>3</sup> лк)

Дата	Контроль			Опыт		Открытое место
	M ± m	%	t <sub>ф</sub>	M ± m	%	M ± m
12.V.2001 г.	38,6 ± 4,0	54	2,8	48,9 ± 3,1	68	72,0 ± 1,7
20.V.2001 г.	3,8 ± 0,2	32	5,0	8,3 ± 0,2	72	11,6 ± 0,2
4.VI.2001 г.	4,5 ± 3,0	31	4,9	23,6 ± 3,0	60	75,4 ± 0,4
23.VI.2001 г.	8,8 ± 0,5	11	4,1	35,6 ± 3,7	47	75,9 ± 0,8
30.VII.2001 г.	8,3 ± 0,5	12	6,3	34,0 ± 3,0	51	67,2 ± 1,3
10.IX.2001 г.	14,3 ± 1,1	32	4,4	29,9 ± 2,0	67	44,6 ± 0,5
5.X.2001 г.	15,4 ± 0,6	43	5,7	25,3 ± 0,4	70	5,9 ± 0,7

*Примечание:* 20. V. 2001 исследование проведено при пасмурной погоде.

Весной перед началом вегетационного периода под полог насаждений проникает более 50 % солнечного света, падающего на верхний ярус. В июне с постепенным облиствением деревьев количество проникающей под полог березового насаждения суммарной солнечной радиации начинает уменьшаться, а количество задерживаемой верхним пологом возрастать. В начале июня (4.VI) при достижении размера листовых пластинок на березе до половины их максимальной величины, освещенность под пологом березового насаждения уже снизилась по сравнению с



маем (12.V) с 54 % до 31 % (Зарубина, 2004).

В период полного облиствения и до наступления листопада, поступление суммарной солнечной радиации под полог насаждений достигает наименьшей величины. В конце этого периода освещенность под пологом на объектах исследования составляла всего 11 % от полной и изменялась в небольших пределах. По данным А. Г. Молчанова (1971) в конце полного облиствения под полог березового насаждения в среднем поступает лишь 8 % суммарной радиации, а в период, когда листва опадает – 42 %.

С началом пожелтения листвы и листопадом процент проникающей под полог суммарной солнечной радиации вновь возрастает, в результате чего освещенность для подростка вновь стала улучшаться. Однако экологическое значение повышенной освещенности для подростка в этот период из-за низких дневных температур оказывается малоэффективным и не способствует усилению его метаболической активности. Во время листопада под полог спелого березового насаждения в среднем проникало солнечной радиации на 21 % больше, чем в период полного облиствения березы. В период, когда листва с деревьев опадала, количество поступающего под полог света возросло до 26 %. В начале октября в безоблачный день освещенность под пологом березняка составляла 15,4 тыс. лк. Примерно, такая же доля суммарной радиации проникала под полог березняка и весной до появления листвы на деревьях (Зарубина, 2004).

Уменьшение сомкнутости древостоев до 0,5-0,6 в результате вырубki части верхнего листового полога, привело к существенному изменению древостоями режима пропускания солнечной радиации. Так, после вырубki в 59-летнем березняке 52 % запаса освещенности под его пологом выросла более, чем на 40 % и в 13 часов при ясной солнечной погоде составляла от 34 тыс. лк до 49 тыс. лк, что по литературным данным (Гар, Гулидова, 1960; Алексеев, 1975) соответствовало значениям, считающимся оптимальными для роста елового подростка.

В 53-летнем осиновом насаждении после вырубki в нем 45 % листового запаса освещенности на высоте подростка увеличилась до 36 % от полной и также была достаточной для хорошего роста ели. Подобный характер в распределении солнечной

радиации был получен также после проведения в лиственных древостоях чересполосно-постепенных (Желдак и др., 1988) рубок (Федорчук, Кузнецова, 1993).

В ясную погоду независимо от высоты солнца над горизонтом освещенность в разреженных участках была всегда выше, чем в естественных без рубок древостоях и характеризовалась более разнообразным и более благоприятным для фотосинтеза состоянием, особенно в ветреные дни, в результате постоянного колебания деревьев и движения солнечных бликов и пятен. В утренние часы при низкой высоте солнца различия в освещенности между опытными и контрольными вариантами сокращались. В полуденное время, когда солнце находилось ближе к зениту и солнечные лучи на вырубке встречали меньше преград, различия возрастали. В этот период разница в освещенности между вырубленным и контрольным участками увеличивалась до 18,8 – 19,4 тыс. лк. При пасмурной погоде различия сокращались, при ясной погоде увеличивались. Это обстоятельство говорит о том, что в ясную погоду при низких высотах солнца над горизонтом многократное рассеивание солнечных лучей по фитоэлементам в полуденное время перекрывает по значимости величину просветов между кронами. В пасмурную погоду при облачном состоянии неба приход рассеянной солнечной радиации под полог через просветы стволов значительно превышает роль дополнительного рассеивания, в результате чего наблюдается ослабление связей пропускания света с сомкнутостью.

Сезонная динамика освещенности на участках с выборочными рубками в целом повторяла динамику в контрольных древостоях. Разница заключалась в том, что на разреженных участках освещенность протекала с более высокими энергетическими показателями. Доверительный уровень в период облиствения деревьев достигал  $P > 0,999$ , в безлиственный период –  $P < 0,95$ .

Безусловно, усиление светового режима в подчиненных ярусах лиственно-еловых древостоев после изреживания верхнего лиственного полога должно было положительно сказаться на формировании и функциональной деятельности ассимиляционного аппарата у подроста. Поскольку самым напряженным месяцем для роста ели в высоту является июнь, то все лесохозяйственные мероприятия в лесу

должны заканчиваться к этому сроку или начинаться в осеннее время после окончания вегетации растений.

*Таким образом,* в лиственно-еловых насаждениях уровень освещенности определяется возрастным и фенологическим состоянием лиственных пород. Наибольшее количество световой энергии к кронам подроста поступает в молодых насаждениях, в которых эдафические свойства лиственных пород еще недостаточно выражены. В березовых и осиновых спелых древостоях уровень освещенности не превышает 10-15 % от полного и становится недостаточным для нормального развития подпологовых растений. Постепенные рубки с интенсивностью 45–52 % в таких насаждениях обеспечивают необходимый уровень световой энергии для успешного роста и развития подроста и второго яруса ели.

## **4.2 Температурный режим воздуха и почвы**

Тепловой режим в лесу является важным экологическим фактором, определяющим успешность роста и производительность древостоев. От теплового режима зависят все жизненные процессы древесных растений, а также биохимические и химические превращения в растениях и почве, интенсивность поглощения корнями из почвы питательных элементов и воды. Поэтому пути температурной адаптации растительного организма предполагают всестороннюю перестройку у него всего метаболизма (Александров, 1964).

Полученные данные сезонной динамики температуры почвы показывают, что почва в березовом насаждении прогревается медленно от весны к лету (таблица 4). В конце августа начинается постепенное охлаждение почвы. Сначала начинают остывать верхние, а затем и нижние слои.

В 2001 году, несмотря на раннюю весну в конце апреля - начале мая абсолютные величины температуры воздуха на открытом месте по данным метеостанции «Архангельск» достигали +22–25 °С. Наблюдения в 59-летнем березняке показали, что к середине мая температура на поверхности почвы на объектах повышалась до +14 °С, а на глубине 30 сантиметров – до +4 °С.

Известно, что в северных регионах лесной зоны дружный рост и новообразование корней у сосны и ели происходит при температуре +7 – 8 °С, а полное прекращение роста корней совпадает с периодом понижения температуры до +3-4 °С (Бобкова, 1972; Бобкова, Богданова, 1979). На изучаемых объектах температура +5 °С достигла глубины всего корнеобитаемого горизонта только к началу июня. В конце июня-августе температура на данной глубине постоянно была выше +8 °С и не ограничивала нормальный рост корневых систем растений.

Температура воздуха в этот период составляла около +20 °С. Отмечаемое 7 июля незначительное охлаждение верхнего слоя почвы в 15 см было вызвано поступившими в регион в этот период потоками холодного воздуха, пришедшими со стороны Карского моря. В результате температура воздуха за сутки с +20 °С опустилась до +13,1 °С. Вслед за понижением температуры воздуха произошло и охлаждение почвы вглубь почвенного профиля.

Таблица 4 - Сезонная динамика температуры воздуха и почвы (°С) в 59-летнем березняке на участке постепенной рубки

Дата	Температура воздуха, °С			Температура поверхности почвы, °С		
	опыт		контроль	опыт		контроль
	M ± m	t <sub>st</sub>	M ± m	M ± m	t <sub>st</sub>	M ± m
2001 год						
12.V	8,1 ± 0,1	1,8	7,0 ± 0,1	13,7 ± 0,6	4,3	10,1 ± 0,6
04.VI	19,1 ± 0,1	24,8	17,1 ± 0,1	27,5 ± 1,4	3,0	21,6 ± 1,4
23.VI	18,3 ± 0,1	13,7	17,7 ± 0,1	27,0 ± 1,4	5,2	19,6 ± 0,4
30.VI	23,5 ± 0,1	18,8	22,3 ± 0,1	26,1 ± 0,4	6,4	22,1 ± 0,4
07.VII	13,6 ± 0,1	5,1	13,0 ± 0,1	18,1 ± 0,2	16,9	13,9 ± 0,2
18.VII	20,0 ± 0,1	18,0	18,8 ± 0,1	22,1 ± 0,2	4,6	17,9 ± 0,3
28.VII.	21,4 ± 0,1	17,2	20,4 ± 0,1	24,0 ± 0,1	4,0	20,0 ± 0,4
20.VIII	13,9 ± 0,1	16,5	12,0 ± 0,1	15,0 ± 0,3	8,9	12,8 ± 0,1
2002 год						
6.VI.	16,1 ± 0,1	19,1	14,6 ± 0,0	26,2 ± 0,4	5,6	17,6 ± 0,5
1.VII.	21,6 ± 0,1	20,2	19,5 ± 0,1	19,3 ± 0,6	4,9	15,7 ± 0,3
18.VIII	10,6 ± 0,1	21,1	9,2 ± 0,0	12,2 ± 0,3	4,3	10,3 ± 0,1

Дата	Глубина замеров температуры (°C) почвы, см					
	15			30		
	опыт		контроль	опыт		контроль
	M ± m	t <sub>st</sub>	M ± m	M ± m	t <sub>st</sub>	M ± m
2001 год						
12.V	3,7 ± 0,3	4,9	2,1 ± 0,2	3,5 ± 0,2	5,9	1,8 ± 0,2
04.VI	6,7 ± 0,1	4,3	4,8 ± 0,1	6,4 ± 0,1	10,2	4,6 ± 0,1
23.VI	9,9 ± 0,1	6,1	8,5 ± 0,1	8,9 ± 0,1	6,3	8,0 ± 0,1
30.VI	10,3 ± 0,1	6,4	8,8 ± 0,1	9,4 ± 0,1	7,5	8,6 ± 0,1
07.VII	9,1 ± 0,1	3,3	8,0 ± 0,1	9,7 ± 0,1	3,3	9,3 ± 0,1
18.VII	11,2 ± 0,1	4,4	9,9 ± 0,1	10,0 ± 0,1	3,5	9,4 ± 0,1
28.VII	13,1 ± 0,1	2,6	12,7 ± 0,1	12,4 ± 0,1	2,3	12,1 ± 0,1
20.VIII	11,6 ± 0,1	1,0	11,5 ± 0,1	11,9 ± 0,3	1,2	11,5 ± 0,0
2002 год						
6.VI	6,9 ± 0,1	4,6	5,5 ± 0,1	6,3 ± 0,2	6,6	5,3 ± 0,1
1.VII	11,5 ± 0,1	3,4	10,4 ± 0,1	11,0 ± 0,1	6,9	10,1 ± 0,1
18.VIII	10,0 ± 0,0	2,2	9,7 ± 0,1	10,1 ± 0,1	1,3	9,7 ± 0,0

Вторжение холодных арктических масс воздуха было непродолжительным и уже к середине второй декады месяца температура на поверхности почвы вновь повысилось до +17,9 °C, а на глубине 15 см до +9,9 °C. В дальнейшем при повышении температуры воздуха нагревание почвы продолжилось. Если учесть, что температура на глубине 0 - 20 см является средним показателем теплового состояния корнеобитаемого горизонта (Димо, 1971), то в березняках черничных лесорастительных условий северо-таежной зоны температура корнеобитаемого горизонта выше +5 °C приходится уже на начало июня.

Прогревание корнеобитаемого горизонта до температуры +8 °C наступило лишь в третьей декаде июня. В июле температура воздуха была близка к средней многолетней. К началу августа корнеобитаемый горизонт прогрелся до +12,5 °C. К началу третьей декады августа в связи с общим понижением температуры воздуха до +12 °C шло выхолаживание почвенных горизонтов. Начали охлаждаться верхние горизонты почвы. К 20 августа температура на глубине 15 см была уже на 1,2 °C, а на глубине 30 см на 0,6 °C холоднее, чем в конце июля. Аналогичный характер сезонного хода температур выявлен и в хвойно-лиственных насаждениях средней тайги (Кузин, 2001).

Известно, что на прогревание почвенного профиля оказывает влияние лес-

ная подстилка. Она предохраняет почву от быстрого нагревания и охлаждения. Известно также, что лесная подстилка ослабляет резкое воздействие смены температур в течение суток на 60-80 %. Это подтверждается дневными замерами, проведенными 30 июня (таблица 5). Анализ материалов показывает, что в этот период максимальная температура воздуха (+22,3 °С) и на поверхности почвы (+22,1 °С) приходилась на 13 часов. Минимальные величины ее (+14,6 °С и +13,2 °С соответственно) наблюдались в 7 часов утра. Амплитуда между максимальными и минимальными значениями температуры воздуха и поверхности почвы составляла около 8 °С. Слой подстилки в 5-15 см прогревался до +8,8 °С в период максимальных дневных температур. В утренние часы подстилка охлаждалась всего до +8,1 °С, то есть суточные колебания температуры были на порядок ниже, чем в воздухе и на поверхности почвы не превышали 0,7 °С.

Усиление притока солнечной радиации к поверхности почвы после уменьшения плотности основного яруса положительно сказалось на температурном режиме приземных слоев воздуха и почвы. Измерения показали, что в дневное время температура воздуха на секции с рубкой на 0,6-2 °С выше, чем в контрольной секции. Максимальные показатели температуры на опытной секции составляли +23,5 °С, в контроле – +22,3 °С, минимальные – соответственно +8,1 °С и +7,0 °С. При ясной погоде разница между секциями возрастала до 1,2-2,0 °С, при пасмурной уменьшалась до 0,6 °С (Зарубина, 2004).

Таблица 5 - Дневная динамика температуры воздуха и почвы в 59-летнем березняке и на участке постепенной рубки 30 июня 2001 года, °С

Место измерения	Время наблюдений, часы					
	7		10		13	
	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль
Воздух	14,4±0,1	14,6±0,1	19,2±0,1	18,3±0,0	23,5±0,0	22,3±0,1
Поверхность почвы	13,5±0,1	13,2±0,0	18,6±0,1	17,9±0,1	26,1±0,1	22,1±0,1
15 см	9,5±0,1	8,1±0,1	9,9±0,1	8,3±0,0	10,3±0,0	8,8±0,1
30 см	9,4±0,1	8,6±0,0	9,4±0,0	8,6±0,0	9,4±0,0	8,6±0,1

Максимальные различия температуры почвы между секциями отмечались в начале вегетационного периода (4.VI) и в его конце (20.VIII). В период активной вегетации растений (июнь – июль) минимальные различия были выявлены в пре-

делах 0,6–1,2 °С.

Несмотря на существующие различия, температура воздуха и почвы на контрольной и опытной секциях имела достаточно высокие значения в целом за вегетационный период для обеспечения нормальной жизнедеятельности подземных и надземных частей растений. В то же время, на секции с рубкой период эффективных температур воздуха (+18...25 °С), обеспечивающих максимальный фотосинтез, наступил значительно раньше (начало июня) и, вероятно, закончился значительно позже, чем на контрольной секции.

Изменения в приходе солнечной энергии под полог разреженных древостоев наряду с повышением температуры воздуха привели к существенным расхождениям и в тепловом режиме почв. В летний период верхний 15-сантиметровый слой почвы на разреженной секции был почти на 2 °С теплее, чем на контроле. Особенно значительно в прореженной секции нагревалась поверхность почвы (до +27 °С, на контроле – до +22,1 °С). В отдельные дни разница между опытной и контрольной секциями достигла 7,4 °С.

Опасаться того, что высокие температуры на поверхности почвы в разреженных до полноты 0,5 березняках могут явиться причиной нарушения физиологических процессов у подроста и вызвать снижение его устойчивости к вредителям и болезням леса, не следует. Диаметр окон и прогалин при такой интенсивности разреживания полога (до 0,5) редко превышает половину средней высоты деревьев и соответствует требованиям, предъявляемым к рубкам по заготовке спелой и перестойной древесины.

Различия между максимальными и минимальными значениями температур на опытной и контрольной секциях составляли соответственно:

- поверхность почвы - 8,7 % и 6,5 %,
- глубина 15 см - 6,8 % и 9,9 %,
- глубина 30 см - 6,2 % и 10,1 %.

Из данных следует, что в течение лета поверхность почвы в березняках черничных лесорастительных условий более равномерно нагревается в неухоженных насаждениях. Весь почвенный профиль быстрее прогревается на секциях с рубками.

Наиболее холодной почва характеризовалась в начале мая сразу после схода снежного покрова. Уже в этот период, несмотря на отсутствие листвы на деревьях, почва на прореженной секции была почти на 2 °С теплее, чем в контроле (доверительный уровень  $P > 0,999$ ). На контроле в этот период еще продолжали встречаться многочисленные линзы мерзлой почвы.

Медленное и запоздалое прогревание почвенного профиля в нетронutom рубкой насаждении в период таяния снега привело к подтоплению корневых систем талыми водами, атмосферными осадками и вызвало задержку начала вегетации растений. Аккумулированное в весенний период на прореженной секции дополнительное тепло в виде почти двух градусов сохранилось и в дальнейшем. При полном облиствении березы в июне и июле накопление тепла почвой продолжалось и происходило равномерно на обеих секциях при максимальных значениях на изреженной секции.

Исследования показывают, что на прореженной секции уже к середине мая верхний 20-сантиметровый слой почвы имел температуру выше +3 °С, то есть основная масса корней имела необходимый минимум тепла для начала функционирования. В контроле такой период наступил лишь спустя две декады, то есть в конце мая - начале июня. Температуры, соответствующие интенсивному росту корней (9-10 °С) на контрольной секции также наступили со значительной задержкой. Наиболее растянутый период по условиям прогревания почв, обеспечивающих подросту ели начало роста корней и их активную жизнедеятельность, прослеживается на контроле. Это обеспечивает более позднее начало интенсивного поглощения корнями из почвы питательных веществ и воды и худшую обеспеченность ими наземных органов.

Несмотря на более прохладную и влажную погоду, в 2002 году, как и в 2001 наиболее высокими запасами тепла характеризовалась почва на участке с рубкой. Температура в слое 0-30 см превышала в июле контрольные показатели на 0,4–1,0 °С, на поверхности почвы - 1,9–3,6 °С. По сравнению с 2001 годом разница между температурами почвы опытного и контрольного участков была менее выраженной. Это обстоятельство обусловлено тем, что в 2002 году отмечалось частое наличие на небе



плотной облачности с холодными морозящими дождями (Зарубина, 2004).

На поверхности почвы разница в температуре между вегетационными периодами достигала 9 °С, в минеральных слоях – 1,8–2,0 °С. Более высокие температуры в корнеобитаемом слое почвы на участках, пройденных выборочныпостепенными рубками, выявлены и в других типах и возрастных лиственновоеловых насаждениях исследуемого региона (таблица 6).

Таблица 6 - Дневная температура почвы (°С) в березняке и осиннике на участках постепенных рубок с вырубкой 45–50 % запаса

Объект наблюдения- возраст насаждения, лет	Глубина измерения, см			
	поверхность почвы		15 см	
	опыт	контроль	опыт	контроль
Березняк - 53-года	29,1 ± 2,6	24,4 ± 2,7	13,9 ± 0,4	11,2 ± 0,3
Осинник - 53-года	30,5 ± 3,2	25,1 ± 3,4	14,6 ± 0,3	12,1 ± 0,3

Температура приземных слоев воздуха на участке с рубкой в июле-августе 2002 года превышала контроль на 1,4–2,0 °С. По сравнению с предыдущим более теплым годом она в те же сроки была на 1,0–2,8 °С ниже. По исследованиям В.И. Желдака, С.Н. Калиниченко, Л.Н. Рожина (1988) выявлено, что после чересполосно-постепенных рубок разница температур на волоках в почве на глубине 3,94 дюймы достигает 3,5 °С, а в центральных частях пазух она лишь на 0,2–0,4 °С остается выше, чем в контроле. Из полученных данных следует, что проведение постепенных рубок в лиственновоеловых насаждениях наряду с улучшением светового режима способствует также более раннему прогреванию корнеобитаемого горизонта почвы до температур, обеспечивающих подросту активную работу корневой системы. В результате ускорения прогревания почвы значительно активизируется также жизнедеятельность почвенной микрофауны, в результате чего усиливается биологическая активность и повышается плодородие почв (Зарубина, 2004).

Ветер является важным экологическим фактором, влияющим на жизнедеятельность лесных растений. Как фактор турбулентности, он обуславливает определенный газообмен в лесу. Создавая пульсирующее освещение под пологом, изменяет энергию фотосинтеза подпологовых растений. Как показало исследование (таблица 7), изреживание древостоя усиливает турбулентные движения воздуха

внутри насаждения и увеличивает скорость ветра.

Таблица 7 - Скорость ветра в 59-летнем березняке и секции с постепенной рубкой в летний сезон 2001 года, м/сек

Объект	Дата				
	12.V	4.VI	30.VI	7.VII	20.VIII
Опыт	3,2±0,4	1,4±0,2	0,9±0,2	0,7±0,2	1,6±0,3
Контроль	1,9±0,2	0,8±0,1	0,6±0,1	0,2±0,1	1,1±0,2

За летний сезон 2001 года средняя скорость ветра в нетронутом рубкой насаждении была около 0,6 м/сек, в разреженной секции – 1,5 м/сек. Усилению скорости ветра на опытной секции наряду с рубкой в какой-то мере могло способствовать наличие на незначительном удалении (100 м) трассы линии ЛЭП. Здесь ветер имел более высокие показатели.

*Таким образом,* из полученных данных вытекает, что накопление дополнительного тепла в почве при несплошных формах рубок достигается в основном за счет ускорения периода снеготаяния, которое сохраняется и в дальнейшем с наступлением вегетационного периода.

В августе с наступлением прохладной с морозящими дождями погоды почва быстро охлаждается. Охлаждение почвы начинается одновременно на контрольном и опытном объектах и протекает с одинаковой интенсивностью, но несколько более активными темпами в варианте с рубкой.

Напряженным месяцем для роста ели в высоту является июнь. В июле, несмотря на более теплую и влажную погоду, ель практически не растет в высоту (Казимиров, 1988). Эта особенность у ели обусловлена генетическими свойствами. Для обеспечения активного роста подрост ели уже к началу июня должен быть обеспечен всеми необходимыми для роста факторами: светом, теплом, минеральным питанием и влагой.

### 4.3 Режим влажности почв

Почвенная влага, как один из главных факторов характеристики лесорастительных условий, оказывает большое, а в ряде случаев решающее влияние на развитие лесной растительности. Содержание влаги в лесных почвах определяется комплексом факторов, среди них количеством и составом продуцирующей растительности. В лиственных лесах водный режим почвы для елового подроста в целом оценивается как неблагоприятный. Это положение обуславливается созданием лиственными породами вокруг корней ели микронизон с пониженной влажностью, откуда почвенная влага для корней подроста становится мало доступной (Богатырев, Васильева, 1985; Куусела, 1991).

Интегральной характеристикой аккумуляции воды в почвах являются ее влагозапасы. Содержание влаги в верхнем горизонте почвы в 0-30 см исследуемых участков древостоя (контрольный и производственный с рубкой) в течение вегетационного периода подвержено значительным флуктуациям. Максимальные запасы влаги в почве содержатся весной (таблица 8). В мае 2001 года в верхнем горизонте почвы (0-20 см) запасы продуктивной влаги составляли: на контроле – 41,0 мм, на производственном участке – 34,5 мм.

Высокие запасы влаги в верхних слоях почвы контрольного участка в этот период были обусловлены наличием мерзлоты, препятствующей ее фильтрации в нижележащие горизонты. Температура почвы по всему профилю здесь была на 2 °С ниже, чем на участке с рубкой. Процессы деструкции в почве развивались слабо. Расход воды из верхних горизонтов был небольшим из-за слабой работы корневых систем и отсутствия склона. Нижний слой почвы (20-30 см) в этот период наиболее обводненным был на контроле (Зарубина, 2004).

В летние месяцы влагообеспеченность почвы зависела от количества выпадающих осадков. Длительное отсутствие дождей и активное потребление влаги лесной растительностью привело в июле к интенсивному иссушению корнеобита-

емого горизонта почвы на обоих участках.

Таблица 8 - Сезонная динамика накопления влагозапасов (мм) в 59-летнем березняке при разной интенсивности рубки древостоя

Интенсивность рубки, %	Глубина, см	Масса, г/см <sup>3</sup>	Периоды (год, дата) наблюдений							
			2001						2002	
			20.V	4.VI	23.VI	7.VII	19.VII	20.VIII	1.VII	18.VIII
0	0-5	0,052	2,2	1,9	1,6	1,2	1,8	1,8	2,0	1,9
	5-20	1,06	38,8	34,4	25,5	19,2	13,5	26,0	31,5	24,8
	20-30	1,27	17,8	17,7	16,8	12,9	11,1	19,7	21,0	18,0
	0-30	1,72	58,8	54,0	43,9	33,3	26,4	47,5	54,4	44,7
52	0-5	0,059	2,1	1,8	1,5	1,1	1,6	1,8	2,1	2,0
	5-20	1,08	32,4	30,8	24,5	17,1	12,9	20,4	34,5	29,6
	20-30	1,30	13,2	13,0	16,3	13,0	12,5	16,5	28,6	19,4
	0-30	1,70	47,7	45,6	42,1	31,2	26,9	39,1	65,2	51,0

К 19 июля в корнеобитаемом слое (0-20 см) на производственном участке сохранилось 14,4 мм, на контрольном – 15,3 мм, или в 2,5–3 раза меньше, чем перед началом вегетационного периода. Хотя запасы доступной для корней почвенной влаги на опыте были далеки от оптимума, однако массовой гибели елового подроста из-за недостатка почвенной влаги на обоих участках не прослеживалось.

В августе выпавшие обильные дожди значительно увлажнили почву и увеличили влагообеспеченность ее на обоих участках. Влажность корнеобитаемого горизонта в этот период на контроле возросла в 2, на опытном участке – в 1,5 раза, а горизонта 20–30 см – в 1,8 и 1,3 раза соответственно.

В течение вегетационного периода динамика влагозапаса наиболее выражена в слое почвы 0-20 см. Амплитуда колебаний в 2001 году составляла в этом слое: на контроле – 25,7 мм, на участке с рубкой – 20 мм. В слое 20–30 см изменчивость влагозапаса выражена менее значительно и составляла соответственно 8,6 и 4,0 мм. Из данных следует, что для обеспечения нормального роста подроста ели в листовых лесах решающее значение имеет уровень содержания влагозапаса в верхнем 0-20 см слое почвы.

Постепенные рубки с интенсивностью 52 % не ухудшили влагообеспеченность верхнего слоя почвы и, следовательно, негативно влияют на жизненное состояние ело-

вого подроста не могли. Различия во влагозапасах между контролем и опытным участками наиболее выраженными были в начале вегетации. В мае в деятельном слое они составляли 6,5 мм, в период активной вегетации (конец июня - июль) – 0,8–2,2 мм. В слое 20–30 см они не превышали 4,6 мм и 1,4 мм. Летняя амплитуда почвенных влагозапасов наиболее выражена в древостое. В слое 0–20 см она составляла 25,7 мм, в слое 20–30 см – 6,7 мм, а в древостое с рубкой – 20,0 и 3,8 мм.

По количеству выпавших осадков летний сезон 2001 года был наиболее сухим и жарким. Летний период 2002 года характеризовался неустойчивой холодной и сырой погодой. Эти особенности вегетационных периодов своеобразно отразились и на влагозапасах в почве.

В 2001 году сухой почва была на опытном участке. В 2002 году наибольшее количество влаги уже содержалось в почве опытного участка. Однако различия в слое 0–20 см не превышали 5 мм и не сказались на жизненном состоянии подроста. На глубине 20–30 см они более значимыми (7,6 мм). Средние величины влажности почвы в слое 0–30 см, как и запасы влаги, в течение вегетационного периода были подвержены значимой изменчивости от 7,9 % до 20 % в верхнем горизонте и до 9,6–14 % в нижнем.

В динамике наиболее влажной почва была весной после схода снежного покрова. В июле в результате активного потребления влаги лесной растительностью и физического испарения произошло значительное иссушение обоих слоев почвы до влажности 7,9–9,6 % (таблица 9). Однако падения запасов продуктивной влаги ниже уровня 3–4 %, когда влага становится недоступной для корней, ни на одном из участков не произошло. В августе, при выпадении осадков, влажность почвенного профиля вновь возросла: на участке с рубкой до 13 %, на контроле – до 16,3 %. Влажность подстилки в течение вегетационного периода также значительно изменялась - от 70,1–83 % в мае до 35,6–45,8 % в июле. Следует отметить, что в июле 2001 года влажность подстилки на обоих участках достигала уровня близкого к влажности завядания и вполне могла ограничивать нормальную работу корневых систем у подроста (Зарубина, 2004).

Таблица 9 - Сезонная динамика влажности почвы в 59-летнем березняке  
(% от сырой массы почвы)

Дата	Глубина наблюдений, см								
	0 – 5			5 - 20			20 – 30		
	опыт		контроль	опыт		контроль	опыт		контроль
	M ± m	t <sub>st</sub>	M ± m	M ± m	t <sub>st</sub>	M ± m	M ± m	t <sub>st</sub>	M ± m
2001 год									
20.V	70,1 ± 2,7	3,5	83,0 ± 3,3	20,0 ± 0,7	4,8	24,4 ± 0,6	10,1 ± 0,9	3,7	14,0 ± 0,6
23.VI	65,3 ± 1,9	4,0	72,2 ± 1,7	15,1 ± 0,4	1,4	16,0 ± 0,5	12,5 ± 0,4	1,2	13,2 ± 0,6
07.VII	43,8 ± 3,2	3,5	52,9 ± 1,6	10,6 ± 0,3	3,5	12,1 ± 0,3	10,0 ± 0,5	0,2	10,3 ± 0,4
19.VII	35,6 ± 2,6	3,5	45,8 ± 2,9	7,9 ± 0,5	0,9	8,5 ± 0,8	9,6 ± 0,7	1,6	8,7 ± 0,7
20.VIII	61,4 ± 2,6	3,4	70,7 ± 0,9	12,6 ± 1,1	1,8	16,3 ± 1,7	13,0 ± 1,3	1,5	15,5 ± 0,7
2002 год									
01.VII	71,4 ± 1,9	3,1	77,5 ± 5,4	11,2 ± 0,1	9,0	20,2 ± 1,0	22,0 ± 2,4	3,3	16,5 ± 0,9
18.VIII	66,4 ± 2,4	2,6	72,2 ± 1,3	13,1 ± 0,1	6,1	15,6 ± 0,4	14,9 ± 0,4	0,3	14,1 ± 0,3

В 2001 году наиболее сухая почва отмечалась на участке с рубкой. Однако, достоверность средних значений по Стьюденту между контролем и опытным участком изменялась от 0,3 до 2,4. Лишь во влажности подстилки эти различия в большинстве замеров были достоверными. В 2002 году слой почвы 5–30 см наиболее сухим был на контроле и в подстилке – на участке с рубкой. Статистически значимые различия в большинстве случаев также не подтвердились ( $t < 3$ ).

*Из анализа средообразующих факторов можно выделить следующее.*

Световой режим под пологом мелколиственных лесов до рубки характеризовался для подроста ели как неблагоприятный. Интенсивность освещения в течение вегетационного периода не превышает 10-15 % от открытого места, что значительно ниже биологической нормы для ели. Уже в 20-25-летних насаждениях подрост ели испытывает острую конкуренцию за свет и другие жизненные факторы со стороны лиственных пород, снижая свою физиологическую активность.

Почвы в лиственных насаждениях до рубки очень медленно и слабо прогреваются. Достаточно низкие температуры, медленное и запоздалое оттаивание и прогревание глубинных слоев задерживают миграцию талых вод вниз почвенного профиля, уменьшают мощность корнеобитаемого слоя для растений, задерживают сроки почвенного прогревания до активных температур на 1,5-2 недели, сокращая тем самым период активной вегетации корней.

Запасы продуктивной влаги в почве на глубину 0-30 см достаточны для нор-

мального функционирования корневых систем в течение всего вегетационного периода. Продуктивная влага находится в пределах 26,4-58,8 мм. В слое 0-15 см влажность почвы и запасы продуктивной влаги не снижаются до уровня недостаточности.

Из-за слабого и запоздалого прогревания профиля почв возможна задержка талых вод на поверхности почвы на длительное время, что ограничивает работу корневых систем и задерживает начало их активной вегетации. Влажность подстилки в засушливый период может на несколько недель опуститься ниже влажности завядания и вызвать у елового подроста приостановку работы физиологически активных корешков. Вырубка в спелых березняках и осинниках 50–52 % запаса листовенного яруса позволяет исключать дефицит световой энергии для подростка ели.

В течение вегетационного периода освещенность под пологом разреженных до полноты 0,5 листовенных древостоев возрастает до 25-35 тыс. лк и становится достаточной для нормального функционирования подростка ели.

Увеличение поступления солнечной энергии к поверхности почвы в результате изреживания листовенного полога повышает температуру почвы и приземных слоев воздуха на 1,5–2 °С и почти на 2 недели сокращает период прогревания корнеобитаемого слоя до активных для корней температур.

Несмотря на более жесткие по сравнению с естественными насаждениями микроклиматические условия, водный режим почв в насаждениях с рубкой для подростка ели остается благоприятным. Запасы продуктивной влаги в корнеобитаемом слое почвы 0–30 см не опускаются ниже уровня недостаточности даже в сухие периоды. Благоприятные экологические условия, складывающиеся под пологом изреженных листовенно-еловых насаждений после проведения выборочных рубок, улучшают жизненное состояние хвойного подростка.

Исходя из результатов исследования, можно считать установленным, что постепенные рубки важны для более быстрого переформирования листовенных насаждений в елово-лиственнные и еловые. Однако при их проведении обязательным условием для успешного выращивания елового подростка должна учитываться интенсивность рубок (Зарубина, 2004).

## 5. БИОЛОГО-ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ ЕЛИ ПОСЛЕ ПОСТЕПЕННЫХ РУБОК

Ель характеризуется широким разнообразием географических и морфологических форм. По морфологии, произрастающая на территории Европейского Севера, ель европейская имеет три основных (гребенчатый, щетковидный, плоский) и два переходных (неправильный гребенчатый, компактный) типа ветвления. По структуре коры - гладкая, чешуйчатая, пластинчатая, продольнотрещиноватая формы (Дружинин, 2005).

Лесоводственные особенности ели сводятся к следующему. Молодые деревца растут очень медленно, что требует слежения за тем, чтобы энергия роста ели в молодом возрасте не снижалась слишком заметно. Другая особенность состоит в том, что елью плохо переносятся механические повреждения. Места ошмыгов и затёсок на корнях и стволах почти всегда заражаются спорами грибов. Значимой является морозобойность всходов, самосева и подроста ели.

### 5.1 Дыхание корней

Корневая система, как орган, наделенный многообразными синтетическими функциями, является не только органом снабжения растений питательными веществами и водой, но и сама участвует во многих обменных процессах, в синтезе многих специфических веществ. Биологические соединения, распространяясь по растению, оказывают регуляторное действие на общий обмен веществ растительного организма (Сабинин, 1955; Huck et al, 1962; Osman, 1971; Курсанов, 1976; Szaniawski, Adams,



1994; Головки, 1999; Sword et al, 2000; Коновалов, Зарубина, 2011). Нормальная жизнедеятельность корней возможна только при создании для их работы благоприятного водно-воздушного, температурного и минерального режимов почв.

При исследовании обнаружено, что в елово-лиственных лесах интенсивное выделение  $\text{CO}_2$  корнями подроста ели наблюдается в первой половине вегетационного периода, когда происходит активный рост молодых побегов. В августе дыхание, несмотря на теплую погоду, ослабевает. Так, 30 июня мелкие всасывающие корешки в нетронutom рубкой древостое при температуре  $20^\circ\text{C}$  дышали с активностью  $0,87 \text{ мг } \text{CO}_2$  на  $1 \text{ г}$  сухой массы в час, а 20 августа при такой же температуре дыхание не превышало  $0,63 \text{ мг } \text{CO}_2$ .

Интенсивность дыхания проводящих корней оказалась значительно ниже, чем всасывающих, однако отмеченная выше сезонная ритмика дыхания обнаружена и у этой категории корней. Изреживание лиственного насаждения усилило поступление тепла и света под полог и активизировало деятельность корней. На разреженных участках довольно значительно возросла интенсивность дыхания и всасывающих, и проводящих корней (таблица 10).

Через два года после рубки наиболее высокое дыхание корней отмечалось на участках с интенсивностью рубки 50 и 70 %. Количество выделившейся  $\text{CO}_2$  при дыхании мелких корней здесь в среднем составляло  $0,93$  и  $0,98 \text{ мг } \text{CO}_2 / (\text{г} \cdot \text{ч})$ , проводящих  $0,60$  и  $0,62 \text{ мг } \text{CO}_2 / (\text{г} \cdot \text{ч})$ , или было в 1,4 и 1,5 раза соответственно больше, чем у контрольных растений.

Таблица 10 - Влияние постепенной рубки на дыхание корней подроста ели ( $\text{мг } \text{CO}_2$  на  $1 \text{ г}$  сухой массы в час) в 53-летнем березняке

Дата	Температура, $^\circ\text{C}$	Мелкие корни				Проводящие корни			
		интенсивность рубки, %							
		контроль	35	50	70	контроль	35	50	70
30.VI	20,9	0,87	1,00	1,19	1,23	0,61	0,70	0,82	0,83
5.VII	13,4	0,39	0,48	0,67	0,72	0,24	0,27	0,32	0,32
19.VII	20,3	0,72	0,84	0,98	1,04	0,53	0,60	0,69	0,74
20.VIII	20,8	0,63	0,72	0,89	0,94	0,39	0,48	0,55	0,59
Среднее		0,65	0,76	0,93	0,98	0,44	0,51	0,60	0,62
%		100	117	143	151	100	116	135	140

В варианте с максимальной выборкой дыхание корней лишь на 5 % было выше, чем на участке, где вырублено 50 % запаса. На участке с 35 %-ным изреживанием полога дыхание мелких корней не превышало 0,76 и 0,51 мг CO<sub>2</sub> /(г·ч). Причиной слабой работы корней при недостатке света явился низкий уровень фотосинтеза и недостаточное снабжение корней ассимилятами (таблица 11). За сутки в корни поступило 22 имп./мин на контрольном участке, на опытных участках 212, 434, 403 имп., за 8 суток 819, 1207, 1532, 1417 имп./мин с интенсивностью рубки 35, 50, 70 % соответственно.

Таблица 11 - Интенсивность дыхания мелких корней и фотосинтез у подроста ели в 53-летнем березняке через два года после постепенной рубки

Интенсивность рубки, %	Фотосинтез, мг CO <sub>2</sub> на 1 г сухой массы в час			Дыхание корней, мг CO <sub>2</sub> на 1 г сухой массы в час		
	M±m	%	t <sub>st</sub>	M±m	%	t <sub>st</sub>
Контроль	10,6±1,8	100	-	0,39±0,03	100	-
35	12,6±1,9	143	2,9	0,48±0,20	123	2,3
50	15,1±1,7	162	3,4	0,67±0,04	172	4,9
70	17,2±1,9	170	4,0	0,72±0,03	185	5,7

Активизация дыхательного процесса в корнях была отмечена и у подроста ели на участке 59-летнего березняка, где два года назад проводилась промышленная заготовка березы. В июле всасывающие корни подроста в контрольном насаждении дышали с интенсивностью 0,71±0,12 CO<sub>2</sub> /(г·ч), проводящие 0,39±0,12 CO<sub>2</sub> /(г·ч), а на участке с рубкой соответственно 1,08±0,13 и 0,67±0,03 CO<sub>2</sub> /(г·ч) (Зарубина, 2004).

Исследования по оттоку показали, что повышенная интенсивность дыхания корней на участках с рубкой была вызвана, как и в первом случае, более активным поступлением в корни дыхательного материала (<sup>14</sup>C-ассимилятами) из кроны. В расчете на 1 г сухой массы за 8 суток на контроле в корни подроста поступило 0,03·10<sup>3</sup> имп., а в корни опытных растений уже 0,26·10<sup>3</sup> имп./мин., через 17 суток - 0,17·10<sup>3</sup> и 0,38·10<sup>3</sup> имп./мин.

Усиление дыхания корней у хвойного подроста в связи с рубками подтверждено также исследованиями в заполярном осиново-еловом насаждении бассейна р. Нижняя Пеша (66° 45' с.ш.). В данном насаждении в июле корни подроста сосны

и ели наиболее интенсивно (на 10–12 % выше, чем на контроле) дышали в разреженном древостое [ $0,66-0,75$  мг  $\text{CO}_2$  /( $\text{г} \cdot \text{ч}$ )], где было вырублено 40 % крупномерных деревьев ели и осины. Согласно исследованиям Ю.Л. Цельникер (1978), при увеличении освещенности в 10 раз интенсивность дыхания корней у древесных растений увеличивается в 3 раза.

*Таким образом*, постепенные рубки в мелколиственных лесах значительно активизируют у подроста ели жизнедеятельность корней. Причиной их активизации служит не только повышенная температура в корнеобитаемом горизонте почвы, но и более высокий фотосинтез, способствующий лучшей обеспеченности корней дыхательным субстратом.

В лиственно-еловых лесах Севера корни подроста ели наиболее активно функционируют в первой половине вегетационного периода при формировании молодых побегов. В августе, несмотря на благоприятные погодные условия, активность выделения  $\text{CO}_2$  корнями несколько ослабевает.

Постепенные рубки, увеличивая поступление тепла и света под полог, активизируют жизнедеятельность корней елового подроста. Активизация жизнедееспособности корней должна положительно сказаться на состоянии надземных органов и растения в целом.

## 5.2 Водный режим подроста ели

Водный режим растений является важным элементом обмена веществ. По наблюдениям В. Ф. Морозова (1966) быстрорастущим видам растений характерен и более энергичный водообмен. Исследования в лиственно-хвойных насаждениях разного возраста показали, что подрост ели наиболее активно транспирирует в 8-летнем березняке (343 мг  $\text{H}_2\text{O}$  на 1 г свежей хвои в час), когда отсутствует прямое отенение

лиственными породами (рисунок 4).

Накопление на вырубке лиственных пород и уменьшение освещенности в результате появления верхнего оттеняющего полога приводит у подростка к снижению транспирации. Уже в 13-летнем насаждении подрост ели транспирирует почти в 1,5 раза слабее, чем в 8-летнем возрасте. Дальнейшее увеличение возрастной стадии лиственного древостоя уже слабо влияло на интенсивность транспирации. Согласно литературным данным (Карпов, 1956, 1983; Салаяев, 1965), наиболее вероятной причиной торможения транспирации у подростка под пологом древостоя является высокая корневая конкуренция со стороны крупных деревьев. Обрубка корней у крупных деревьев в опытах повышала у сеянцев ели интенсивность транспирации почти в 3 раза.

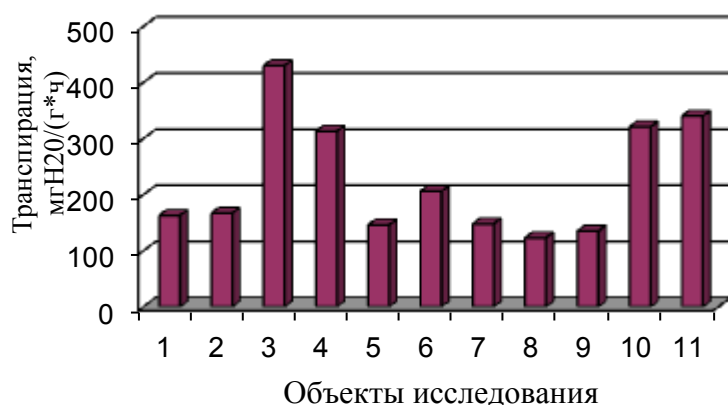


Рис. 4. Интенсивность транспирации подростка ели (высота 1,5 м)

Вырубки: 10-дневная вырубка (1); 1-летняя вырубка (2); березняки по возрасту: 8-лет (3); 13-лет (4); 23 года (5); 33 года (6); 53 года (7); 80 лет (8); 53 года с вырубкой 50 % запаса (9); осинники по возрасту: 53 года (10); 53 года с вырубкой 45 % запаса (11).

1985; Куусела, 1991). В березовых молодняках наиболее интенсивно транспирируют мелкие категории подростка. В спелых березняках – все категории подростка расходуют влагу весьма слабо и, примерно, с одинаковой скоростью (таблица 12).

Результаты наблюдений за суточным ходом интенсивности транспирации у подростка ели в 13- и 55-летних березняках, проведенные в период белых ночей 17 июня показали следующее (рисунок 4). Наиболее высоких значений она

Другой немаловажной причиной, способной вызывать снижение водоотдачи у подростка в условиях корневой конкуренции, является слабое развитие непосредственно его корневой системы (Крамер, Козловский, 1963, 1983). Снижение водоотдачи также происходит из-за часто наблюдающегося в таких лесах иссушения почвы вокруг корней подростка корнями лиственных пород (Богатырёв, Васильева,

(транспирация) достигает в околополуденные часы (с 11 до 15 ч.) в период максимального напряжения метеофакторов и составляет от 126 до 286 мг на 1 г свежей массы хвои в час. Со второй половины дня, в связи с ослаблением напряженности метеофакторов, интенсивность транспирации снижается, а в ночные часы практически полностью прекращается (Зарубина, 2004).

Таблица 12 - Интенсивность транспирации у подростка ели в березняках разного возраста, мг H<sub>2</sub>O на 1 г свежей массы хвои в час

Категория подростка	Березняк (60-лет)	Березняк (13-лет)		
	M±m	M±m	t	%
Крупный (более 1,5 м)	148 ± 22	232 ± 23	4,9	155
Средний (0,6-1,5 м)	145 ± 16	240 ± 23	5,2	165
Мелкий, 0,5 м и менее	146 ± 16	296 ± 15	7,1	202
Самосев	155 ± 17	319 ± 19	7,0	206

В 55-летнем березняке черничных лесорастительных условий, несмотря на высокую температуру (14,6–20, 1°С), транспирация раньше заканчивается, позже начинается, чем в 13-летнем насаждении, в котором транспирации увеличивается почти на 3 часа. В солнечный день июня за сутки 1 г хвои у подростка высотой 1,5 м на транспирацию расходует: в 13-летнем березняке 3,02 г влаги, в 55-летнем – 2,03 г. По влиянию интенсивности рубки на суточный ход транспирации среднего подростка в 53-летнем березняке выявлено, что по характеру флюктуации кривые на контроле и опытах совпадают. Рубка леса лишь усилила у ели процессы, связанные с поглощением и расходом влаги. Возрастание дополнительного расхода влаги у опытных растений происходило в те же отрезки времени, когда и на контроле имело место усиление транспирации. Интенсивность водоотдачи определялась лишь степенью изреженности полога насаждения. Самая высокая транспирация была у подростка на секциях с максимальной разреженностью, а самой низкой – на контроле (рисунок 5).

На увеличение освещенности положительно отреагировали все категории подростка примерно в равной степени. Наиболее существенно транспирация возросла (1,5 раза) на максимально разреженных участках, где было вырублено 50 и 70 % запаса. Статистическая проверка данных с использованием критерия Стью-

дента подтвердила достоверность разницы средних значений между контрольными и опытными растениями ( $t_{st,0,95}=3,6-4,1$ ).

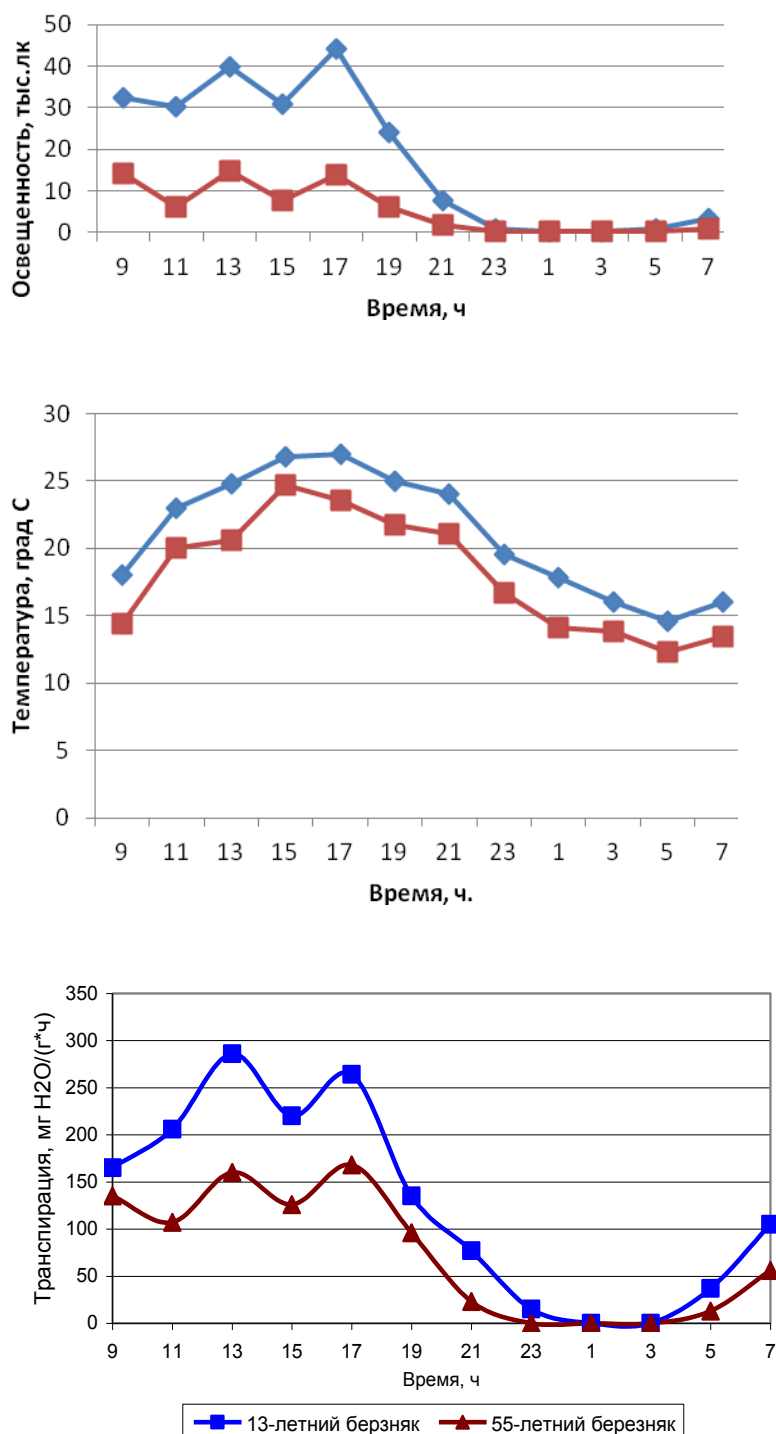


Рис. 5. Суточный ход освещенности, температуры воздуха и транспирации у среднего подростка ели 17 июня 2008 года в берзьяках

В целом опыты показали, что на изреженных участках подрост ели в дни белых ночей за сутки в процессе транспирации расходует на 22–54 % больше влаги, чем на контроле. Среднесуточный расход влаги на транспирацию в ясный солнечный день у среднего подростка составил: на контроле 2,09 у опытных растений от 2,56 до 4,05 H<sub>2</sub>O на 1 г свежей хвои. Больше всего влаги растения расходовали на максимально разреженном участке – 4,05. Безусловно, повышение транспирации у подростка на участке с рубкой является положительным моментом, поскольку способствует, с одной стороны, лучшему воздухообмену между растениями и почвой, с другой – лучшему обеспечению растений

питательными элементами и почвенной влагой. Постепенные рубки почти на 4 ча-

са увеличили ее суточную продолжительность.

Известно, что физиологические процессы, подготавливающие у растений начало роста молодых побегов, должны начинать функционировать лишь при достаточной обводненности осевых органов (при пределе влажности не менее 60 %). Поскольку поступление воды в растягивающиеся клетки и их вакуолизация возможны лишь в результате активной работы корней. В этот период корни должны обладать способностью повышенного поглощения из почвы влаги и питательных веществ.

Согласно полученным данным, изменение светового и теплового режимов после изреживания листового древостоя слабо действовало на содержание воды в хвое ели (таблица 13). При вырубке 50 % запаса, разница во влажности хвои опытными и контрольными растениями не превышала 2 %.

Следует отметить, что влагозапасы в слое почвы 0–30 см на обоих участках на протяжении вегетационного периода различались незначительно и поэтому не могли существенно влиять на влажность хвои. Основной причиной увеличения ксероморфности хвои у подростка на разреженном участке явилось вызванное рубкой усиление напряженности средообразующих факторов – освещенности, температуры воздуха и повышенной в связи с этим испаряемостью хвои.

Таблица 13 - Влажность хвои ели в 59-летнем березняке в 2005 году, (%)

Объект	Дата измерений			
	5.VI	01.VII	28.VII	19.VIII
Контроль	48,9±0,2	52,8±0,4	57,0±0,3	60,0±0,4
Опыт	47,9±0,3	49,6±0,3	56,3±0,4	57,8±0,2

Наблюдаемое в начале вегетационного периода низкое содержание влаги в хвое объясняется слабой работой корней и затруднениями в снабжении надземных органов влагой из-за слабого оттаивания и прогревания почвы. Замеры показали, что температура почвы в корнеобитаемом горизонте в начале июня на контроле не превышала +2 °С, на изреженной секции +5 °С. Наиболее обводненной хвоя подростка оставалась в августе из-за частого выпадения осадков.

Водный дефицит листьев является важным диагностическим показателем жизненного состояния растений. Высокий водный дефицит снижает ассимиляцию  $\text{CO}_2$ , транспирацию, содержание РБФК и растворимого белка в листьях (Vujoseph, Velenosky, 1988). И.А. Тарчевский (1977) отмечает, что оптимальным для фотосинтеза является не полное насыщение тканей водой, а водный дефицит от 5 до 20 % от полного насыщения. В условиях Европейского Севера для ели характерен небольшой

Таблица 14 - Водный дефицит хвои ели ( % ) в 59-летнем березняке

Объекты	Дата измерений			
	5.VI	01.VII	28.VII	19.VIII
Контроль	$9,1 \pm 0,1$	$9,5 \pm 0,2$	$6,8 \pm 0,1$	$6,4 \pm 0,1$
Опыт	$8,2 \pm 0,2$	$9,3 \pm 0,2$	$7,3 \pm 0,1$	$7,2 \pm 0,1$

водный дефицит хвои и не превышает 12 % (Сенькина, 2009).

Выполненное исследование показывает, что у подростка ели в 59-летнем березняке

недонасыщенность хвои водой летом не превышает 10 % (таблица 14). Поэтому она не могла вызывать депрессию физиологических процессов, которая, согласно литературным данным (Гордеева, Веретенников, 1974), у ели обычно наступает при водном дефиците 27,5 %.

Постепенная рубка слабо подействовала на водный дефицит подростка. Невысокие значения дефицита у растений на участке с рубкой, несмотря на повышенную интенсивность транспирации, прежде всего связаны с тем, что подрост на разреженных участках древостоев оказывается в более благоприятных для себя условиях водообеспечения из-за ослабления корневой конкуренции со взрослыми деревьями. В связи с этим подрост больше поглощает влаги из почвы, чем при затенении, сохраняя ее внутри своего организма (Зарубина, 2004).

Таким образом, постепенные рубки в березняках стимулируют у подростка ели деятельность корней, что альтернативно ведет к усилению водопоглощения и повышению транспирации. Суточная ее продолжительность увеличивается на 4 часа. Оводненность и водный дефицит хвои у подростка на вырубках, не смотря на возросшую транспирацию, меняются мало.



### 5.3 Сезонная динамика содержания пигментов

Пигменты, как составная часть фотосинтетического аппарата, учеными часто используется в качестве индикатора ответной реакции растений на воздействие факторов внешней среды, оценки их продуктивности (Heinze, Fiedler, 1976, 1980; Цельникер, Малкина, 1994; Воронин и др., 1997; Тарчевский, Андрианова, 1980). Работами ряда исследователей (Рубин, Германова, 1963, 1964; Смирнов, 1971) с помощью прививок доказано участие корней в биосинтезе пигментов.

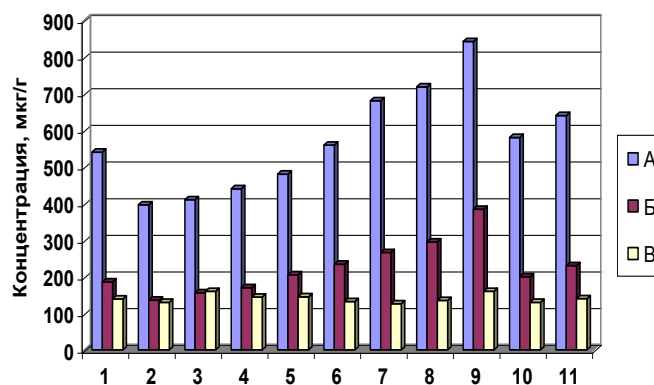


Рис. 6. Содержание хлорофилла *a* (А), хлорофилла *b* (Б), суммы каротиноидов (В): Вырубки: 10-дневная (1), однолетняя (2), березняки с возрастом: 8-лет (3), 13-лет (4), 23 года (5), 33 года (6), 53 года (7), 80 лет (8), 53 года с вырубкой 50% запаса (9); осинники: 53 года (10), 53 года с вырубкой 45% запаса (11).

На вырубке она уже ниже, чем в древостое на 24 %. Появление на вырубке листовых пород и образование верхнего оттеняющего полога ведет к усилению процессов, связанных с синтезом хлорофилла и его накоплением в хвое. Уже в 23-летнем насаждении подрост ели содержит зеленых пигментов на 29 % больше, чем на однолетней вырубке. Особенно активно в этот период накапливается хлорофилл *b*. Фонд каротиноидных пигментов у подростка при онтогенезе древостоя меняется мало. На изреженных участках ель содержит на 18-27 % меньше зеленых пигментов, чем в нетруннутых рубкой насаждениях (таблица 15).

Таблица 15 - Влияние постепенной рубки на концентрацию пигментов (мкг в 1 г свежей массы хвои) у подроста ели (высота 1,5-1,7 м)

Пигмент	Контроль			Вырубка (45-50 % запаса)		
	березняк 53 года	березняк 59-лет	осинник 53 года	березняк 53 года	березняк 59 лет	осинник 53 года
Хлорофилл <i>a</i>	680±8	718±12	814±17	580±9	618±14	640±11
Хлорофилл <i>b</i>	266±4	295±3	384±6	200±3	212±4	230±3
Сумма ( <i>a+b</i> )	946±12	1013±18	1198±9	780±14	830±16	870±17
Хл. <i>a</i> / Хл. <i>b</i>	2,56	2,43	2,12	2,90	2,98	2,78
Каротиноиды	126±2	135±2	160±4	130±3	136±4	140±2

Если обратиться к концепции (А. Л. Курсанова, 1976; А. Т. Мокроносова, 1981 и Н. И. Судачковой, 1984) о наличии в ассимилирующей клетке разветвленных путей использования ассимилятов и конкуренции за эти соединения между звеньями метаболизма, то можно заключить, что сокращение синтеза пигментов у ели на разреженных участках является положительным моментом. Оно позволяет растению часть высвободившихся ассимилятов использовать для работы других не менее важных для дерева процессов, например, на процессы ксилогенеза, увеличение роста вегетативных органов.

Наиболее значительно под влиянием выборочной рубки у подроста понизилось содержание хлорофилла *b* (на 35 %). Это привело к увеличению отношения Хл.*a*/Хл.*b* (с 2,1 – 2,5 на контроле до 2,8–3,0 на участках с рубкой). Из теории поглощения света вытекает, что увеличение данного соотношения свидетельствует об усилении в клетке биосинтетических процессов, вызванных улучшением для нее световых условий.

Опыты показали, что если у деревьев ели процесс формирования фонда зеленых пигментов на Севере заканчивается в августе и зимой их количество снижается (Коновалов, 1988), то у подроста ели нами отмечены два пика накопления пигментов. Первый максимальный – в июле-августе, второй (незначительный) – в октябре после завершения листопада (рисунок 7).

Появление в октябре в период повышенной освещенности более высокого пика содержания пигментов, можно объяснить, вероятно, недостатком для подроста в березняках света в летний период, задерживающего нормальный синтез биологических соединений. Не было обнаружено у подроста и явно выраженной, как у

деревьев, зимней деградации хлорофилла.

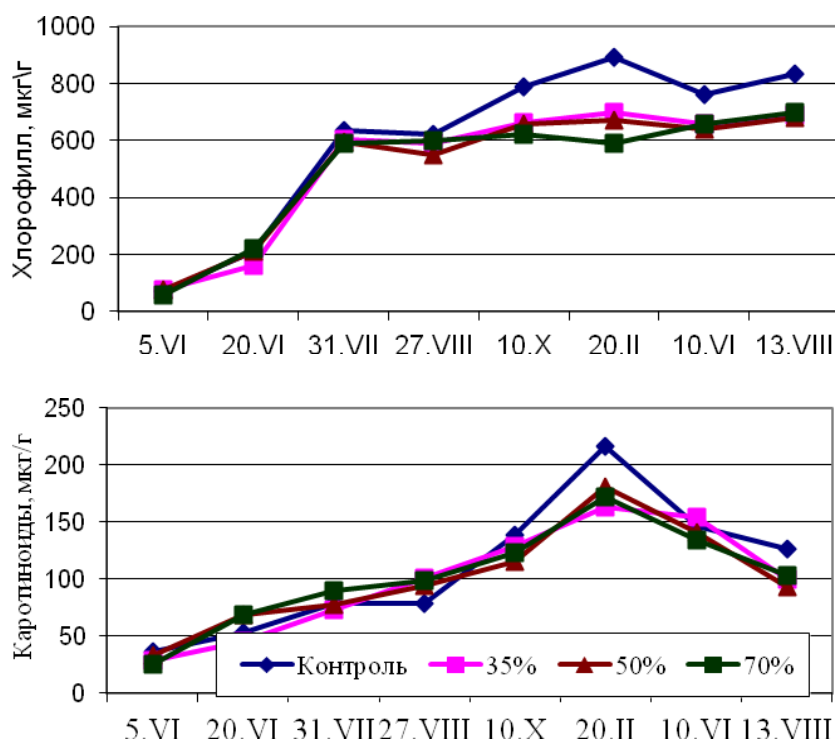


Рис. 7. Сезонная динамика накопления хлорофилла и каротиноидов в формирующейся хвое елового подроста в 53-летнем березняке с разной интенсивностью рубки

Исследования сезонной динамики накопления пигментов у подроста ели в 53-летнем березняке с различной интенсивностью рубки древостоя выявили значительное снижение (на 17–27 %) их количества в хвое на участках с рубкой (рисунок 7). Было установлено, что молодая формирующаяся хвоя у подроста в лиственно-хвойных насаждениях в начале почечного развития вообще не проявляет реакции на увеличение освещенности.

В июне количество хлорофилла на контрольном и прореженных участках не превышало 69-74 мкг на 1 г свежей хвои. И только после завершения видимого роста в молодой хвое обозначилась определенная дифференциация фонда зеленых пигментов в соответствии со световыми условиями. При этом, чем выше интенсивность рубки, тем меньше в хвое содержалось хлорофилла.

В летний период на вырубке у подроста наиболее интенсивно накапливались зеленые пигменты. Во времени это совпадало с периодом наибольшей теплообеспеченности воздуха и почвы. Несмотря на теплую погоду, молодая хвоя у подроста на участках с рубкой в этот период содержала зеленых пигментов на 17-27 % меньше, чем в древостое. И в последующие три года хвоя опытных растений на изреженных участках также продолжала оставаться менее обогащенной хлорофиллом, чем хвоя контрольных растений.

Самая низкая концентрация хлорофилла у подростка в большинстве сроков отмечалась в варианте с максимальной (70 %) выборкой запаса – от 69 до 700 мкг, а самая высокая – на контроле – 71-920 мкг. Содержание каротиноидных пигментов у подростка на участках с рубкой оставалось близким к контрольным показателям.

Аналогичный характер формирования пигментного комплекса у подростка ели в связи постепенной рубкой был выявлен в 59-летнем березняке на участке промышленной рубки березы, где в 2002 году было вырублено 52 % исходного запаса верхнего листовенного яруса (Зарубина, 2004).

Таблица 16 - Влияние постепенной рубки на содержание пигментов у подростка ели в 59-летнем березняке

Пигменты	Контроль		Лесосека (52 % от запаса)	
	возраст хвои, лет			
	молодая	однолетняя	молодая	однолетняя
Хлорофилла, мкг	408,5+12,6	528,4+11,8	349,0+19,6	509,0+9,85
Хлорофилл b, мкг	142,5+10,8	207,3+10,5	97,3+8,52	167,7+10,0
a+b, мкг	551,0+19,3	735,7+18,7	446,3+17,3	676,7+12,4
a : b	3,03+0,41	2,55+0,33	3,59+0,71	3,04+0,18
Каротиноиды, мкг	90,3+5,70	92,3+5,93	84,3+8,70	105,7+2,48
Хлорофилл / Каротиноиды	6,10+0,55	7,75+0,82	5,29+0,22	6,40+0,12
ССК, мкг	213,7+13,9	467,3+14,3	213,8+14,9	369,0+14,3
ХБК, мкг	237,3+15,4	268,4+16,6	232,5+15,8	307,7+12,0
ССК:ХБК	1,32+0,29	1,74+0,22	0,92+0,21	1,20+0,09

В насаждениях с постепенной рубкой хвоя подростка содержит пигментов значительно меньше, чем в контрольном древостое (таблица 16). Основные изменения под влиянием рубки произошли в содержании зеленых пигментов. Содержание хлорофилла a на участке с рубкой понизилось на 14 %, хлорофилла b - на 19 %. Изменения в содержании каротиноидных пигментов были менее заметными, а в однолетней хвое наблюдалось даже небольшое увеличение их концентрации на вырубке.

Исследование состояния энергопреобразующей системы показали, что содержание хлорофилла под влиянием рубки наиболее значительно снижается в светособирающем комплексе (ССК), особенно в прошлогодней хвое. В составе хлорофилл-белковых комплексов фотосистем I и II (ХБК ФС I и ФС II) эти изменения менее выражены.

Изменения в энергопреобразующей системе растений, в свою очередь, при-

вели к снижению отношения ССК : ХБК (с 1,32–1,74 на контроле до 0,92–1,20 на участке с рубкой). Считается, что чем выше эти отношения, тем менее продуктивным является вид растения, тем меньше мембранных компонентов энергопреобразующей системы содержат его хлоропласты (Рубин и др., 1988). Следовательно, на участках с выборочными рубками ель обладает повышенной способностью к ассимиляции  $\text{CO}_2$  и формированию прироста, чем в условиях затенения в неухоженных насаждениях.

В. И. Желдак (1988), изучая сезонную динамику накопления пигментов у подроста ели в елово-березовых насаждениях, также отмечал значительное уменьшение содержания хлорофилла в хвое подроста при проведении чересполосно-постепенных рубок. В их опытах снижение количества пигментов было тем значительнее, чем сильнее была изреженность полога. Исследования Ю. Л. Цельникер и В.С. Хазанова (1971) показывают, что у древесных растений, развивающихся в условиях высокой освещенности, световые листья имеют мелкие хлоропласты и содержат значительно меньше пигментов, чем теневые листья, развивающиеся при низкой освещенности.

*Таким образом,* в березняках черничных лесорастительных условий в годовом цикле синтез пигментов у подроста ели имеет свои особенности по сравнению с деревьями.

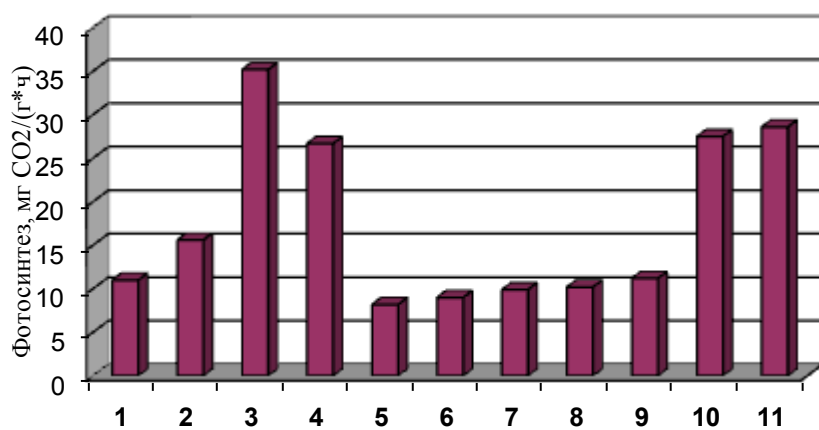
У деревьев процесс формирования фонда зеленых пигментов заканчивается уже в августе и в зимний период количество начинает снижаться (Коновалов, 1988) в результате фоторазрушения. У подроста отмечены два пика накопления этих пигментов. Первый максимальный – в июле-августе, второй (менее значительный) в октябре после листопада.

У подроста ели рубка верхнего полога приводит к сокращению насыщенности хвои пигментами. Содержание пигментов у подпологовой ели увеличивается по мере увеличения возрастной стадии древостоя. Максимальное количество пигментов в хвое накапливается в спелых березовых древостоях.

## 5.4 Фотосинтез, транспорт и распределение $^{14}\text{C}$ -ассимилятов

Фотосинтез, являясь одним из основных показателей жизненного состояния растений, оказывает прямое действие на количество органического вещества, которое растительный организм способен синтезировать в данных условиях. Являясь относительно самостоятельным, слабо контролируемым генетическим кодом, фотосинтетический аппарат развивается в соответствии с факторами среды (Воттштейн, 1962; Лайск, 1982). Поэтому одной из задач повышения продуктивности ценозов, по мнению А.А. Ничипоровича (1972, 1975, 1982), является создание оптимальных условий для формирования и работы фотосинтетического аппарата, повышения его активности. Изменение освещенности с увеличением возраста древостоя должно было сказаться и на скорости фотосинтеза у подростка (рисунок 8).

Исследование показало, что высокая интенсивность фотосинтеза у подростка ели наблюдается в 8-летнем березняке – 35,6 мг  $\text{CO}_2$  на 1 г сухой массы хвои в час, где условия светового режима в связи со слабым развитием лиственного полога, еще не лимитируют нормальное развитие растений.



Объекты исследования  
Рис. 8. Интенсивность потенциального фотосинтеза подростка ели:

Вырубки: 10-дневная (1), 1-летняя (2);  
Березняки, возраст: 8 лет (3), 13 лет (4), 23 года (5), 33 года (6),  
53 года (7), 80 лет (8), 53 года с рубкой 50% запаса (9);  
Осинники, возраст: 53 года (10), 53 года с рубкой 45% (11).

На свежей и однолетней вырубках в малооблачные дни, несмотря на высокую освещенность, интенсивность фотосинтеза у подростка все еще продолжала оставаться низкой и не превышала 11-15 мг, что было в 2-3 раза ниже, чем в 8-летнем березняке.

Из литературы известно, что наращиванию фотосинтеза на свежих вырубках у вышедшего из под полога подроста ели, препятствует высокая солнечная инсоляция, которая, разрушая фотосинтетические пигменты, ингибирующе воздействует на способность хлоропластов к связыванию  $\text{CO}_2$  в строме, вызывая повреждения биомембран и инактивируя ферменты хлоропластов (Цельникер, 1978, 1983, 1995; Lechowski, Wiabczyk, 1989; Семенов, 1982), а также слабое развитие корневой системы.

Выявлено, что высокая освещенность способствует накоплению в хвое подроста ели в больших количествах (до 60% от общего запаса) не используемых в обмене небелкового азота и минерального фосфора (Морозов, 1970; Журавлева, 1968, 1977; Савина, Журавлева, 1978; Желдак и др., 1988). Не исключено также ослабленное использование деревом поступающих в фотосинтезирующую клетку минеральных солей и воды (Орлов, 1983). Уже при 13-летнем возрасте березняка фотосинтез у подроста ели начинает лимитироваться недостатком световой энергии. Опережающий рост лиственных пород по сравнению с елью постепенно приводит к формированию плотного верхнего полога и к изоляции от солнечных лучей находящегося под его пологом подроста (Зарубина, 2004).

К 23-летнему возрасту лиственных пород способность елового подроста к ассимиляции атмосферной углекислоты, несмотря даже на достаточно высокое содержание в хвое хлорофилла (0,70 мг), остается в 3-4 раза ниже, чем в 8-летнем березняке и в 2-3 раза слабее, чем в 13-летнем насаждении. Дальнейшее увеличение возраста лиственного древостоя (до 50 лет и старше) так же не способствует росту фотосинтетической активности у подроста. Иными словами, с увеличением возраста лиственного древостоя, с ухудшением освещенности местообитания, интенсивность фотосинтеза у подроста ели в лиственно-еловых насаждениях начинает активно снижаться. Из наших работ (Коновалов, Зарубина, 2011; Зарубина, Коновалов, 2014, 2015) известно, что низкий фотосинтез при недостатке света ограничивает нормальную работу корневых систем в результате недопоставки в них энергетического материала, сдерживает выработку корнями специфических продуктов обмена, необходимых для нормальной жизнедеятельности растения.

Постепенные рубки, увеличивая освещенность под пологом, повышают интенсивность  $\text{CO}_2$  – газообмена у подроста. Вырубка 50 % запаса в 53-летнем березняке и 45 % в осиннике почти в 3 раза повысила интенсивность фотосинтеза у подпологовой ели по отношению к контрольному древостоя (рисунок 8 и таблица 17). Рубка древостоя способствовала также некоторому повышению дыхания подроста. Дальнейшее изреживание древостоев до полноты 0,2, приводящее к избытку света для ели, уже мало способствовало повышению фотосинтеза.

Таблица 17 - Интенсивность потенциального фотосинтеза и дыхания хвой подроста ели в 55-летнем березняке через 3 года после постепенных рубок, мг  $\text{CO}_2$  на 1 г сухой хвой в час

Интенсивность рубки, %	Фотосинтез			Дыхание		
	$M \pm m$	%	$t_{st}$	$M \pm m$	%	$t_{st}$
Контроль	$9,9 \pm 1,3$	100	-	$0,62 \pm 0,04$	100	-
35	$13,3 \pm 1,6$	132	2,7	$0,69 \pm 0,02$	113	1,6
50	$18,9 \pm 1,4$	191	3,4	$0,71 \pm 0,03$	115	2,2
70	$19,2 \pm 1,3$	201	4,1	$0,70 \pm 0,04$	114	1,9

Известно, что между скоростью ассимиляции  $\text{CO}_2$  и освещенностью существует экспоненциальная зависимость. В какой-то момент фотосинтез может оказаться лимитированным избытком света. Количество имеющейся световой энергии становится избыточной, не позволяющей растению ассимилировать еще какое-нибудь дополнительное количество углекислоты.

Исследование показало, что такими лимитирующими фотосинтез факторами при высокой освещенности у ели в березняках является низкий уровень почвенного питания (Коновалов, 2012), а также возможно деградация хлорофилла и нарушение работы ключевого фермента РБФК. При высокой освещенности внесение азота привело к дальнейшему росту фотосинтеза.

Исследованием установлено, что при постепенных рубках интенсивность фотосинтеза и дыхания у елового подроста в березняках напрямую зависит от интенсивности выборки деревьев. В 53-летнем березняке дыхание хвой и интенсивность фотосинтеза у подроста возрастали по мере уменьшения сомкнутости верхнего полога (таблица 17).

На участках с рубкой наибольшая интенсивностью фотосинтеза у подроста от-



мечалась на максимально разреженном участке [19,9 мг CO<sub>2</sub>/(г·ч)], минимальная – на контроле (9,9 мг CO<sub>2</sub>). Абсолютные значения фотосинтеза на участке с 50 %-ной выборкой деревьев были ближе к максимальной величине процесса для участка с полнотой 0,2, и отличались от нее не более, чем на 5 %, тогда как от участка с интенсивностью рубки 35 % – на 45 %. Наблюдаемое на максимально разреженной секции слабое наращивание фотосинтеза у подростка могло быть вызвано комплексом причин разного характера. Одной, из которых могло явиться изменение характера размещения хлоропластов в клетке.

Известно, что в условиях слабой освещенности хлоропласты в клетке скапливаются вдоль ее стенок перпендикулярно к падающим лучам солнца (диастрофно), а при переходе к сильной инсоляции хлоропласты располагаются параллельно лучам света (апострофно). Такое перемещение хлоропластов в клетке ведет к уменьшению поглощения сильного света и предохраняет хлорофилл от фоторазрушения (Рубин, 1978).

Другой причиной слабого нарастания фотосинтеза могла явиться инактивация сильным светом ключевого фермента РДФ-карбоксилазы (Андреева и др., 1971; Ничипорович и др., 1972; Цельникер, 1978, 1985; Семененко, 1982). Не исключен также возможный перехват РДФ-фермента с фотосинтеза на фотодыхание (Голомазова, Дегерменджи, 1972; Семихатова, 1988).

В целом эти данные можно рассматривать как доказательство качественного улучшения фотосинтетического аппарата у подростка ели после проведения в северо-таежных березняках постепенных рубок. Можно также считать доказанным, что пределом изреживания лиственных насаждений при первом приеме рубок, который у елового подростка соответствует максимальному уровню фотосинтеза, является полнота 0,44.

Наряду с потенциальным фотосинтезом у подростка ели на этих же участках березняка изучена интенсивность видимого фотосинтеза при естественной концентрации CO<sub>2</sub>. Изреживание лиственного полога после вырубki части лиственного запаса вызывало довольно значительное (в 2 раза) повышение интенсивности видимого фотосинтеза у подростка ели (таблица 18).

Высокая интенсивность истинного и потенциального фотосинтеза, наблюдалась на максимально изреженном участке (70 %), где превышала контроль почти в 2 раза. Примерно на такую же величину фотосинтез возрос и на участке с интенсивностью рубки 50 %. Вырубка 35 % запаса повысила фотосинтез лишь на 15 %.

Таблица 18 - Интенсивность фотосинтеза подроста ели в 53-летнем березняке через три года после постепенной рубки, мг CO<sub>2</sub> / (г □ ч)

Интенсивность рубки, %	Крупный подрост (2-3 м)				Средний подрост (1,5 м)			
	истинный фотосинтез	%	брутто фотосинтез	%	истинный фотосинтез	%	брутто фотосинтез	%
Контроль	0,40	100	0,80	100	0,64	100	1,13	100
35	0,46	115	0,92	115	0,68	106	1,21	109
50	0,80	200	1,45	181	1,02	175	1,36	118
70	0,82	205	1,04	130	1,08	179	1,40	124

Следует отметить, что в пасмурные дни при высокой температуре воздуха (21,4-24,2 °С) и слабого нагревания почвы в зоне корней (до 6,3 °С) на контроле и слабо разреженном участке древостоя истинный фотосинтез у подроста часто был ниже компенсационного пункта, так как наблюдалось накопление углекислоты в ассимиляционных колбах. И. Зеличем (Zelitch, 1982) показано, что между истинным фотосинтезом и накоплением органической массы у растений существует достаточно высокая положительная корреляция, которая при дальнейших опытах подтверждена и нами (Зарубина, 2004).

Влияние степени изреженности полога на величину фотосинтеза у подроста хорошо прослеживается также при сравнении среднесуточных значений освещенности и интенсивности фотосинтеза в 55-летнем березняке, пройденном 5 лет назад постепенными рубками разной интенсивности. В дни с переменной облачностью суточная динамика фотосинтеза у подроста следует за ритмикой освещенности и имеет одинаковую с ней направленность. Максимальных значений фотосинтез на опытных и контрольных участках достигал в часы, когда отмечались наибольшие значения освещенности и температуры окружающей среды и почвы.

Наиболее высокий фотосинтез в светлое время суток наблюдался на секциях с вы-

боркой 50 и 70 % запаса. На контроле и на участке с минимальным изреживанием фотосинтез был в 1,5–2 раза ниже, чем на участке с 50%-ной рубкой. В ночные часы фотосинтез прекращался на всех участках (рисунок 9).

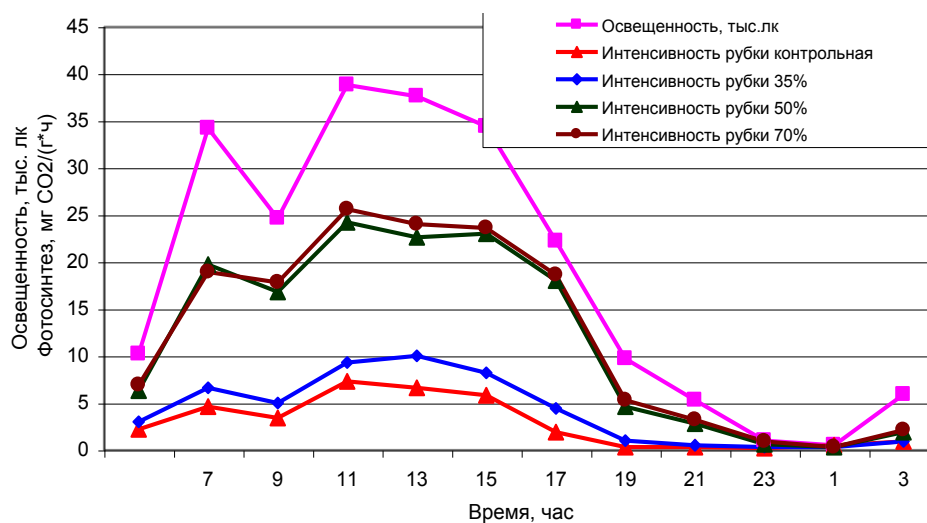


Рис. 9. Суточная динамика потенциального фотосинтеза подростка ели (высота 1,5 м) в 55-летнем березняке спустя 5 лет после постепенной рубки

В июне в самые длинные по световому периоду дни, продолжительность фотосинтеза у подростка ели на участках с интенсивностью рубки 50 % и 70 % составляла около 18 ч, что примерно на 2-3 ч было больше, чем на контроле.

На секции с выборкой 35 % древостоя фотосинтез был выше контроля на 19% и в течение суток часто оставался близким к контролю.

Расчеты накопления биомассы показали, что суточная интенсивность потенциального фотосинтеза у подростка в березово-еловых 53-летних насаждениях равна: на контроле 33,9 мг  $\text{CO}_2$ , На участках постепенной рубки с выборкой 35, 50 и 70 % запаса соответственно 49,2; 141,9 и 149,3 мг  $\text{CO}_2$  на 1 г сухой хвои в сутки.

Известно, что на синтез единицы фитомассы хвойные растения тратят 1,8 единиц поглощенной углекислоты (Протопопов, 1975). Из полученных в процессе исследования данных следует, что в северотаёжных березняках подрост ели в процессе потенциального фотосинтеза за сутки способен синтезировать около 20 мг органических веществ, на секциях выборочных рубок – более 82 мг или в 4 раза больше. Аналогичный характер зависимости скорости фотосинтеза у подростка ели от освещенности был выявлен и в 59-летнем березняке на участках промышленной заготовки леса. Здесь самый высокий фотосинтез у подростка был отмечен на участке, где было вырублено 52 % исходного запаса березы и осины (Зарубина, 2004).

Важным фактором, способным ограничивать фотосинтез, является уровень

работоспособности зеленых пигментов. Расчеты показали, что при улучшении освещенности активность единицы хлорофилла (ассимиляционное число) у елового подроста в лиственно-еловых насаждениях значительно возрастает. Если на контроле ассимиляционные числа для потенциального фотосинтеза равны 7,9-15,7, а для видимого – 0,91-1,12 мг CO<sub>2</sub>/ мг хлорофилла, то на опытных участках с выборкой 35 % и 50 % запаса соответственно: 19,7 и 66,7 и 1,39–2,32 мг CO<sub>2</sub>/ мг хлорофилла или в 2-3 раза больше.

Немаловажным критерием качественной оценки влияния на растения различных экологических условий является также степень утилизации растением воды при фотосинтезе, характеризуемая транспирационно-ассимиляционным коэффициентом. Расчеты показали, что для среднего подроста в нетронutom рубкой насаждении он равен 16,2, на участках с интенсивностью рубки 35, 50 и 70 % соответственно 14,0; 11, и 12,2 (таблица 19).

Согласно этим данным у подроста на изреженных участках фотосинтез в полтора раза превышает транспирацию. Следовательно, при благоприятных эдафических и световых условиях подрост ели в лиственных лесах использует почвенную влагу на синтез биомассы в 1,5 раза эффективнее, чем на контроле. Следует отметить, что избыточная освещенность, как и ее недостаток, у подроста больше усиливает транспирацию, чем фотосинтез.

Таблица 19 - Транспирационно-ассимиляционные коэффициенты у подроста ели в 53-летнем березняке при постепенных рубках

Интенсивность рубки, %	Транспирация, мг H <sub>2</sub> O/(г·ч)	Фотосинтез, мг CO <sub>2</sub> /(г·ч)	Транспирационно-ассимиляционный коэффициент
Контроль	160	9,9	16,2
35	186	13,3	14,0
50	209	18,9	11,1
70	243	19,9	12,2

Известно, что среди физиологических проблем, связанных с продуктивностью растений, центральное место отводится интеграции фотосинтеза и накопления органического вещества, взаимосвязи листового и корневого питания (Шахов, Шищенко, 1964). На уровне целого растения эти взаимосвязи опосредованы про-

цессами транспорта веществ из фотосинтезирующей клетки к местам потребления и реализуются через систему донорно-акцепторных взаимоотношений (Курсанов, 1976, 1984; Мокронос, 1981, 1982; Климович и др., 1990; Роньжина, Мокронос, 1994; Маковецкий, Манжулин, 1990).

Имеется немало примеров, когда затемнение донорных листьев не влекло за собой возобновления импорта ассимилятов (Курсанов, 1976). Низкая освещенность и пониженные температуры под пологом насаждений должны негативно сказаться у нее на донорно-акцепторных взаимоотношениях между отдельными органами подпологовой ели.

Сток ассимилятов у подростка ели исследовался в 59-летнем березняке черничных лесорастительных условий с интенсивностью рубки 52 % и контрольном участке с 5 июня 2008 года. Для опыта на каждой секции было взято по две внешне перспективные без пороков модели подростка ели высотой около 1,8 м по качественным показателям соответствовавшие категории ББ (Мелехов, 1953). У моделей три верхние мутовки в течение 0,5 часа подкармливались радиоактивной углекислотой ( $\text{CO}_2 + {}^{14}\text{CO}_2$ ). К началу опыта молодые побеги только что освободились от почечных чешуек. Визуально молодая хвоя имела бледнозеленый вид, ее длина не превышала 0,5 см.

Результаты исследования (рисунок 10) показали, что в березняке, где остро ощущается недостаток света и тепла, процессы накопления и постфотосинтетического стока транспортных продуктов фотосинтеза ослаблены в сравнении с объектом, пройденном рубкой. В древостое у подростка отмечается низкая интенсивность фотосинтеза. Также у него ослаблена работа основных функционирующих органов - молодой хвои, камбия, корней. Напротив, на участках с рубками, где световой режим более благоприятен, накопление и постфотосинтетический отток радиоуглеродных соединений у подростка значительно усиливается.

В результате этого функционирующие органы лучше обеспечиваются энергетическим материалом. Радиохимический анализ хвои показал, что в ясный солнечный день за время подкормки (0,5 часа) радиоактивной углекислотой ( $\text{CO}_2 + {}^{14}\text{CO}_2$ ) у подростка с молодой развивающейся хвоей в ненарушенном рубкой берез-

няке в расчете на 1 г абс. сухой хвой было ассимилировано  $4,06 \cdot 10^3$ , а на секции с выборочной рубкой  $5,72 \cdot 10^3$  имп./мин или на участке с рубкой радиоактивных ассимилятов было накоплено в 1,4 раза больше.

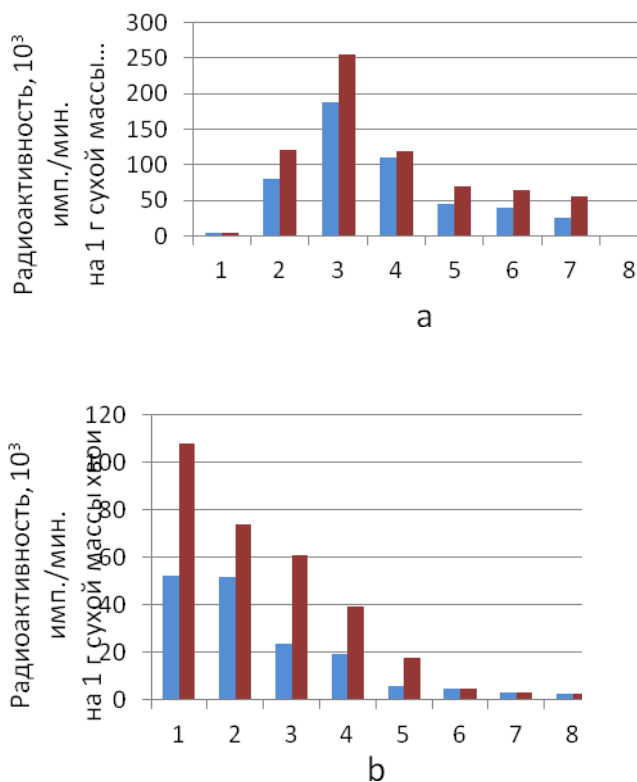


Рис. 10. Влияние выборочной рубки (52 % по запасу) на скорость оттока  $^{14}\text{C}$  - ассимилятов у подростка ели в 59 – летнем березняке (■ - контроль, ■ - опыт):

а – хвоя текущего года, б – хвоя однолетняя. Сроки отбора образцов после подкормки: 1- 0,5 часа, 2 - 1 сут., 3 - 8 сут., 4 – 16 сут., 5- 45 сут., 6 – 70 сут., 7 – 95 сут., 8 – 1 год.

хвоя, будучи еще недостаточно развитой, длительное время оставалась активным акцептором молодых ассимилятов и обладала большей аттрагирующей способностью. Ее дальнейшее формирование в основном происходило за счет метаболитов, которые импортировались к ней из хвой старших возрастов.

Об этом свидетельствует дальнейшее уже после подкормки достаточно быстрое повышение ее удельной радиоактивности. После окончания подкормки только

За этот же период хвоей второго года было ассимилировано:  $52,22 \cdot 10^3$  у контрольных растений, а у опытных -  $108,51 \cdot 10^3$  имп. соответственно. Всего же за время фотосинтетических реакций 1-3-летней хвоей в контрольном древостое было ассимилировано  $102,59 \cdot 10^3$ , а на осветленном участке с полнотой 0,44 -  $187,91 \cdot 10^3$  имп., или в 1,8 раза больше, чем в контроле.

Низкая удельная радиоактивность молодой хвой обусловлена неполным ее развитием к моменту подкормки. Это находит отражение и в достаточно низком фотосинтезе в этот период, не превышающим 0,4–0,9 мг  $\text{CO}_2$ . К этому сроку длина хвой на молодых побегах еще не превышала 0,6 см.

Исследования показали, что к моменту подкормки (5.VI) молодая

за первые сутки удельная радиоактивность молодой хвои возросла по сравнению с ее первоначальными показателями. Удельная радиоактивность на контроле возросла в 10 раз, на участке с рубкой в 1,5 раза. Через сутки она составляла соответственно  $41,66 \cdot 10^3$  и  $81,19 \cdot 10^3$  имп./мин.

Согласно исследованиям П.И. Юшкова (1965), в период формирования в молодой хвое происходит интенсивное включение радионуклидов в полимерные соединения и их активное закрепление в конституционных структурах клеточных стенок. Н.П. Чернобровкина (2001) на основе опытов определила, что на ранних стадиях развития молодая хвоя является также активным потребителем почвенного азота.

Удельная радиоактивность прошлогодней хвои после завершения подкормки в результате оттока из нее радиоактивных соединений, начала достаточно активно сокращаться. Однако, если у подростка в древостое через сутки она сохранилась на первоначальном уровне ( $51,40 \cdot 10^3$  имп./мин), то на осветленной секции радиоактивность этой хвои за этот же период уменьшилась на 32 % - со  $108,51 \cdot 10^3$  до  $74,39 \cdot 10^3$  имп./мин.

Радиоактивность трехлетней хвои после окончания подкормки также начала активно сокращаться и за сутки у контрольного подростка уменьшилось на 14 % - с  $46,31 \cdot 10^3$  до  $39,93 \cdot 10^3$  имп./мин., на участке с рубкой на 20 % (с  $73,68 \cdot 10^3$  до  $58,91 \cdot 10^3$  имп./мин). Отток радиоактивных соединений из этих возрастов хвои в последующие сроки также продолжился.

Радиоактивность молодой хвои у растений на секции с рубкой максимальных значений ( $188,32 \cdot 10^3$  имп./мин) достигла к 8 июня. У растений в неухоженном насаждении максимальная радиоактивность этой хвои ( $157,12 \cdot 10^3$  имп./мин) была обнаружена лишь 21 июня. После этих сроков удельная радиоактивность молодой хвои также начала постепенно снижаться.

Эти данные свидетельствуют об ускорении у подпологовой ели формирования нового ассимиляционного аппарата на секции с рубкой. Для сравнения в сфагновых типах леса даже после их осушения процессы формирования нового ассимиляционного аппарата у ели, несмотря на рубки ухода (Коновалов, Зарубина, 2010), по сравнению с березняками запаздывают.

Известно, что прежде чем лист может стать экспортером ассимилятов, он должен достичь достаточно высокой фотосинтетической активности для того, чтобы количество образующихся в нем ассимилятов смогло превысить его собственные потребности на рост и поддержание жизнедеятельности. Исходя из экспериментальных данных, можно сделать вывод, что в северотаежных березняках период перехода молодой хвои на полное самостоятельное углеродное обеспечение продуктами текущего фотосинтеза у подростка наступает в начале третьей декады июня. В насаждениях с постепенными рубками такой период наступает почти на две недели раньше. До этого срока формирование нового ассимиляционного аппарата у елового подростка в северотаежных березняках осуществляется в основном за счет дополнительного притока к нему метаболитов, поступающих из хвои старших возрастов.

Положительный баланс между притоком и оттоком собственных ассимилятов из листа является важным (Головко, 1999) и необходимым условием по обеспечению нормального развития межклеточной транспортной структуры. Можно полагать, что формирование транспортной системы клетки у подростка на участке с рубкой происходит раньше, чем в спелом древостое.

Дальнейшее сокращение удельной радиоактивности молодой хвои у подростка ели в опытах продолжалось почти до окончания вегетационного периода. При этом наиболее активно отток радиоактивных метаболитов из хвои происходил у опытных растений. Только к 20 июля, то есть через 1,5 месяца после формирования полноценной структуры, радиоактивность хвои на молодых развивающихся побегах полностью стабилизировалась. К этому периоду радиоактивность молодой хвои составляла: у опытных растений  $39,87 \cdot 10^3$ , у контрольных  $79,21 \cdot 10^3$  имп./мин, оставаясь практически на таком же уровне вплоть до завершения вегетационного периода. После перезимовки к 10 июня в 1 г молодой (теперь уже прошлогодней) хвои у контрольных и опытных растений содержалось не более  $1,4 \cdot 10^3$  радиоактивных импульсов.

Известно, что вырабатываемые в процессе фотосинтеза молодые ассимиляты в силу их высокой лабильности и возникающих со стороны активных центров акцепторных запросов на них, достаточно быстро по системе ближнего и дальнего



транспорта экспортируются к местам потребления, где используются для осуществления различных синтезов. Согласно литературным данным на организменном уровне, образовавшиеся ассимиляты у растений распределяются на два потока: один поток идет на поддержание процессов жизнедеятельности, где используются для выработки высокополимерных органических соединений (белков, сложных углеводов, липидов, пигментов, ферментов), другой – используется на рост и новообразование тканей и новых органов (Крамер, Козловский, 1963, 1983; Курсанов, 1976; Мокронос, 1981; Роньжина, Мокронос, 1984; Судачкова, 1984).

В лесных сообществах при наступлении неблагоприятных экологических условий все ассимиляты растением используются только на поддержание жизнедеятельности уже сложившихся структур, и новообразования новых клеточных структур при этом не происходит (Судачкова, 1984). В опыте большая часть ассимилятов у подростка использовалась на поддержание жизнедеятельности, на секции с рубкой – на увеличение прироста.

Результаты опыта показали, что ассимилированные 2-3-летней хвоей продукты фотосинтеза, затем по системе ближнего и дальнего транспорта достаточно быстро стали экспортироваться к местам их потребления – в молодую хвою, ствол, корни. Уже через сутки меченые ассимиляты из старой поступили в молодую хвою, значительно повысив ее радиоактивность.

Через 8 суток радиоассимиляты были обнаружены уже в коре, лубе, древесине и корнях растений. Однако их содержание в указанных органах оказалось намного меньше, чем в молодой хвое. Общая концентрация их в этих органах дерева составляла 1,5 % от общей радиоактивности подкормленных мутовок. Концентрация поступивших радиоуглеродных соединений у подростка на участке с рубкой оказалась выше на 17 %, чем на контроле. Опыты показывают (Курсанов, 1976; Гамалей и др., 1992), что интенсивный отток обычно сочетается со снижением запасов крахмала в мезофилле.

Другая аналогичная серия опытов была заложена в 53-летнем березняке IV класса бонитета со вторым ярусом ели (участок № 1), в котором на площади 1,2 га в осенне-зимний период проведена равномерно-постепенная опытная рубка

путем вырубki лиственных пород. Сохранность подроста после рубки составила 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 % и полнотой 0,67; 0,44 и 0,20 соответственно, а также и контрольная секция. Площадь каждой секции – 0,4 га, ширина – 35-40 м, длина 100–110 м. Состояние подроста после рубки хорошее и удовлетворительное. Подкормка верхних мутовок радиоуглекислотой проведена 30 мая перед началом вегетации. У подроста ели средней высоты изучалось влияние интенсивности рубки на скорость оттока  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов (рисунок 11). В результате проведенного опыта были получены

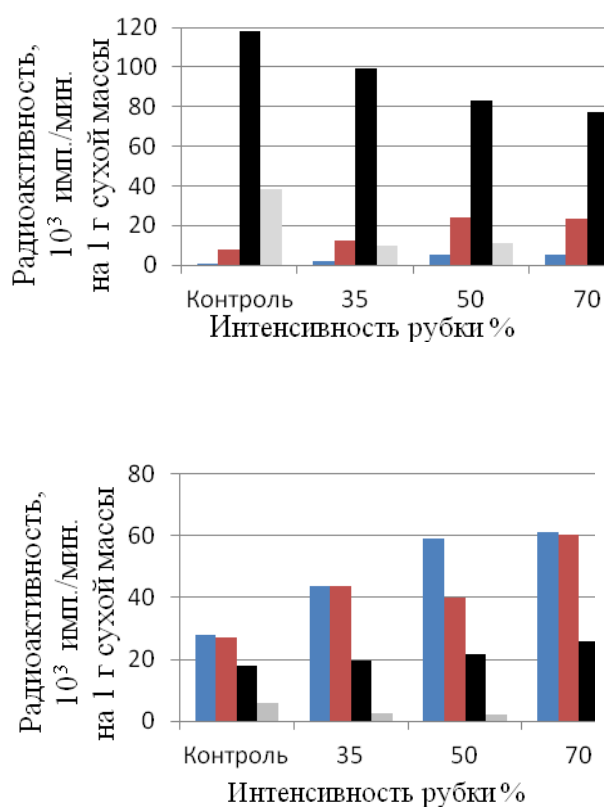


Рис. 11. - Влияние интенсивности рубки на скорость оттока  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов у подроста ели в 53-летнем березняке:

а – хвоя текущего года, б – хвоя однолетня.  
 ■ - 0,5 часа, ■ - 24 часа, ■ - 8 суток, ■ - 70 суток

в целом аналогичные предыдущему опыту результаты. Радиохимический анализ хвои показал, что увеличение освещенности в результате снижения густоты березового насаждения после постепенной рубки положительно сказалось на скорости накопления постфотосинтетического оттока у подроста ели, передвижения и распределения продуктов текущего фотосинтеза. Радиоуглерод в березняке наиболее активно ассимилировался подростом на изреженном участке древо-стоя (рисунок 11, таблица 20).

Полученные результаты опыта показывают, что у подроста ели в березняках процессов взаимодействия между ассимилирующими и аттрагирующими органами при улучшении светового режима значительно усложняется и ускоряется.

Измерение радиоактивности хвои, взятой с подкормленных мутовок сразу после экспонирования их в токе радиоактивной углекислоты (30.V) показало, что в это время вся масса радиоуглерода у подростка в березняке и на участках с рубкой находилась в хвое подкормленных мутовок (рисунок 11).

За время подкормки (0,5 часа) двухлетней хвоей было ассимилировано: у контрольных растений  $27,9 \cdot 10^3$ , у опытных –  $43,8 \cdot 10^3 \dots 60,1 \cdot 10^3$  имп./мин, трехлетней хвоей на 8–9 % меньше, чем в двухлетней, соответственно  $24,4 \cdot 10^3$  у контрольных и  $36,1 \dots 50,9 \cdot 10^3$  имп. у опытных елочек.

Таблица 20 - Влияние интенсивности рубки на отток и распределение  $C^{14}$ -ассимилятов у подростка ели в 53-летнем березняке через 5 год после постепенных рубок,  $R \square 10^3$  имп./мин на 1 г сухой массы

Орган растения	Отток и распределение $C^{14}$ -ассимилятов при интенсивности рубок, %							
	контроль				35			
	время (часы, сутки) после введения в деревья углерода -14							
	0,5 ч.	24 ч.	8 с.	70 с.	0,5 ч.	24 ч.	8 с.	70 с.
Хвоя: 1 года	0,9	1,0	118,4	38,2	2,2	1,9	99,1	9,7
2 года	27,9	26,9	18,0	5,8	43,8	43,7	19,7	2,5
3 года	24,4	19,9	12,5	3,6	36,1	35,4	12,1	1,8
Кора	0	0,1	0,1	0,5	0	0,1	0,4	0,4
Луб	0	0,2	0,3	0,5	0	0,4	0,6	0,7
Корни	0	0	0,8	2,2	0	0,2	1,2	0,7
Орган растения	Интенсивность рубки, %							
	50				70			
	Время (часы, сутки) после введения в деревья углерода -14							
	0,5 ч.	24 ч.	8 с.	70 с.	0,5 ч.	24 ч.	8 с.	70 с.
Хвоя: 1 года	5,0	5,2	83,3	10,9	4,9	4,1	77,5	18,8
2 года	56,9	40,0	21,5	2,2	61,2	60,1	26,0	2,4
3 года	50,9	40,3	7,2	1,9	50,2	43,9	7,9	1,8
Кора	0	0,3	0,6	0,2	0	0,3	0,4	0,4
Луб	0	0,8	1,0	0,9	0	0,8	1,0	0,8
Корни	0	0,4	1,5	0,9	0	0,4	1,4	)*

Дальнейшие исследования показали, что «старые» возраста хвои явились основными донорами ассимилятов для аттрагирующих зон. В молодой хвое из-за ее слабого развития, за время экспонирования было накоплено: у контрольных растений  $0,9 \cdot 10^3$  имп./мин, у опытных –  $(2,2-5,0) \cdot 10^3$  имп./мин.

Больше всего радиоуглеродных соединений было ассимилировано еловым подростом на секции с полнотой 0,44 и 0,2. Согласно полученным данным, сум-

марное количество радиоуглеродных соединений, накопленных в процессе экспонирования 2–3 летней хвоей на секции с 50 %-ным изреживанием, было практически таким же, как и на секции, где было вырублено 70 % запаса ( $107,8 \cdot 10^3$  и  $111,4 \cdot 10^3$  имп. соответственно). За время фотосинтеза на участке с выборкой запаса 35 % было ассимилировано лишь  $79,9 \cdot 10^3$  имп., или на 46 % меньше, чем на секциях с интенсивностью рубки в 70 %.

Дальнейшее исследование показало, что в начале июня молодая хвоя у подраста ели в спелых березняках продолжает оставаться активным акцептором ассимилятов. Именно за счет дополнительного притока ассимилятов из хвои старших возрастов и осуществляется ее дальнейшее формирование. На это указывает и наблюдаемое достаточно быстрое повышение ее радиоактивности. Так, за первые сутки после подкормки радиоуглекислотой радиоактивность молодой хвои возросла: у контрольных растений в 9 раз (с  $0,9 \cdot 10^3$  до  $8,1 \cdot 10^3$  имп./мин.), у опытных растений в 5 раз. Кроме молодой хвои радиоуглерод поступил также в кору и луб, но в очень ограниченных количествах, а в конце суток первые следы его были обнаружены и в корнях.

Радиоактивность двух- и трехлетней хвои в течение первых суток сохранилась на контроле и в секциях с 35 - и 70 %-ной интенсивностью рубки на первоначальном уровне, а на секции с интенсивностью рубки 50 % уменьшилась на 31 %. В дальнейшем радиоактивность хвои продолжала еще возрастать, а радиоактивность 2-3-летней хвои активно снижаться.

Через 8 суток после подкормки у контрольных растений 80 % радиоуглеродных соединений оказались сосредоточенными в молодой растущей хвое. На участках с рубкой молодые побеги таких соединений содержали не более 70 % от всего радиоуглерода дерева. В 2-х и 3-летней хвое сохранилось 67 % радиоуглеродных соединений у контрольных растений, а у опытных – не более 37–45 % от их максимального содержания.

Спустя год после подкормки, теперь уже в прошлогодней хвое, у контрольных и опытных растений осталось не более  $1,4 \cdot 10^3$ , в двухлетней –  $2,2 \cdot 10^3$  имп./мин. Высокая остаточная радиоактивность в двухлетней хвое, возникшей еще за год до ее под-

кормки, указывает на то, что формирование внутренней структуры хвои у ели продолжается и на второй год несмотря на завершение ее видимого роста. Из данных следует, что в условиях повышенной освещенности на участках с рубкой формирование нового ассимиляционного аппарата у подростка ели значительно ускоряется. Молодая хвоя значительно раньше переходит на самостоятельное углеродное питание и раньше становится донором ассимилятов для всего дерева, чем в условиях недостатка света.

Снижение густоты постепенными рубками положительно сказалось на скорости постфотосинтетического передвижения и распределения продуктов текущего фотосинтеза у ели. Наиболее активно радиоуглерод оттекал из хвои и акцептировался органами и тканями у опытных растений (таблица 12). Из 2–3-летней хвои на контроле радиоуглерод оттекал в другие органы дерева. Израсходовано на дыхание за 8 суток около 40 % из ассимилированных 52,9 тыс. имп./мин. На участке с интенсивностью рубки 50 % - более 70 %, но уже из ассимилированных 109,1 тыс. имп./мин. Такое же количество радиоуглеродных соединений за указанный период оттекало из этой хвои и на участке с интенсивностью рубки в 70%.

Через 70 суток у подростка низкая радиоактивность корней ( $0,9 \cdot 10^3$  имп./мин.) на опытных участках объясняется, вероятно, ускоренным возвратом ассимилятов в надземные органы в виде продуктов корневой деятельности и расходами на их дыхание. Высокая радиоактивность корней контрольных растений ( $2,2 \cdot 10^3$  имп./мин) может свидетельствовать о «затоваривании» их продуктами фотосинтеза в результате ослабленной деятельности.

Многие отечественные и зарубежные авторы, изучавшие динамику передвижения ассимилятов у древесных растений, также указывают на стимулирующее действие света на эти процессы и на усиление работы их аттрагирующих органов (Shirois, 1964; Курсанов, 1976; Малкина, 1984; Зарубина, 2004; Коновалов и др., 2004; Коновалов, Зарубина, 2010).

Используя в качестве исходных данных опытные величины видимого фотосинтеза и его суточную продолжительность, а также уравнение  $\text{CO}_2$  – газообмена, был проведен расчет возможного баланса органического вещества, которое при благоприятных

условиях могло быть синтезировано подростом ели средней высоты в 53-летнем березняке в течение вегетационного периода. Было установлено, что количество углеводов, которое произведено одним средним деревом подростка ели, израсходовано на биохимические реакции и собственные нужды в течение вегетационного периода и составляет: на контроле 14,4 г, на участке с интенсивностью рубки 50 % - 221,7 г. При этом в атмосферу выделяется 110,6 и 932,6 г молекулярного кислорода.

Высокая интенсивность фотосинтеза и ускоренный постфотосинтетический отток ассимилятов у подростка ели в хорошо освещенном местообитании были выявлены и в следующем опыте. В нем опытными были 130-летнее елово-березовое насаждение (6Е4Б) с полнотой древостоя 0,7 и 13-летний березовый молодняк с елью. В 13-летнем березняке после рубок ухода сохранились тонкомерные деревья и подрост ели хорошего жизненного состояния. В дальнейшем эти особи успешно адаптировались к новым условиям.

Освещенность в березняке была близкая к полной. В ельнике она находилась в пределах 7,8...9,1 тыс. лк. В качестве опытного объекта использован подрост ели средней высоты хорошего качества и физиологического состояния (таблица 21).

Таблица 21 - Скорость накопления и передвижения  $^{14}\text{C}$  – углерода (имп./мин  $10^3$ ) у подростка ели (высота 1,5-1,7 м) в елово-березовом насаждении (130-лет) и в 13-летнем березняке

Объект исследования	Елово-березовое насаждение				Березняк, 13-лет			
	время после экспозиции, час (сутки)							
	0,5	24	8 сут.	83 сут.	0,5	24	8 сут.	83 сут.
Хвоя: 1 года	13,1	33,4	168,3	49,6	45,7	79,1	66,0	13,2
2 года	83,4	80,5	24,5	5,7	118,4	55,7	14,9	3,0
3 года	77,4	55,0	25,6	2,5	98,1	45,8	16,1	2,2
Кора	0	0	1,0	0,3	0	0	0,8	1,4
Луб	0	0	4,0	0,8	0	3,0	0,4	1,2
Древесина	0	0	3,7	0,9	0	4,6	2,0	0,2
Корни	0	0	1,1	2,2	0	1,9	0,5	0,1

В ельнике за время экспозиции (0,5 часа) в токе радиоактивной смеси ( $\text{CO}_2 + ^{14}\text{CO}_2$ ) 1 г сухой 1-3-летней хвои было ассимилировано  $173,9 \cdot 10^3$  имп., в 13-летнем березняке  $262,2 \cdot 10^3$  имп., или в 1,6 раза больше. Больше всего радиоуглерода было ассимилировано хвоей второго года вегетации: в контроле  $83,4 \cdot 10^3$  имп., в опыте –  $118,4 \cdot 10^3$  имп. Ра-

диоактивность молодой хвои сразу после экспозиции в ельнике составляла  $13,1 \cdot 10^3$ , в березняке  $49,6 \cdot 10^3$  имп./мин. соответственно.

После подкормки началось активное перемещение ассимилированных продуктов из старой хвои в зоны их потребления – в молодую хвою, луб, древесину, корни. В еловом древостое за первые сутки из ассимилированных 2–3-летней хвоей подроста  $160 \cdot 10^3$  имп./мин в другие органы оттекло  $20,3 \cdot 10^3$  имп./мин, в молодом березняке более  $115,0 \cdot 10^3$  имп., но уже из ассимилированных  $216,5 \cdot 10^3$  имп. Это по сравнению с ельником в 6 раз больше. За 8 суток из старой хвои в другие органы у подроста в ельнике оттекло 69 % имеющейся удельной радиоактивности, в молодом березняке – 86 %. В абсолютных показателях в молодом березняке их оттекло в 1,7 раза больше, чем в ельнике. Во второй декаде июня активной акцепторной зоной у подроста оставались корни и молодая хвоя.

В 13-летнем березняке меченый углерод уже через сутки поступил в корни. В ельнике первые признаки присутствия радиоуглеродных соединений в корнях обозначились лишь на вторые сутки, причем весьма незначительной концентрации не более 218 имп./мин. Высоким содержанием радиоуглерода у подроста в березняке отличались также луб и древесина. Через сутки после подкормки радиоактивность луба составляла  $3,0 \cdot 10^3$ , древесины  $4,6 \cdot 10^3$  имп./мин. В ельнике радиоактивный углерод в указанные органы еще не поступил. Только на 8 сутки радиоактивность этих частей дерева здесь оказалась достаточно высокой и составляла около  $3,4 \cdot 10^3$  имп./мин и была значительно выше, чем в этот же период у подроста в березняке.

Можно полагать, что снижение радиоактивности тканей стволика у подроста в березовом насаждении к этому сроку было обусловлено использованием активных метаболитов на процессы ксилогенеза и на дыхание поддержания. Суммарная радиоактивность этих тканей у подроста до этого срока была достаточно высокой ( $7,6 \cdot 10^3$  имп.).

Радиоактивность молодой хвои после экспозиции в токе ( $\text{CO}_2 + {}^{14}\text{CO}_2$ ) ввиду слабого развития начала быстро возрастать. Через сутки радиоактивность возросла в 3 раза (с  $13,1 \cdot 10^3$  до  $33,4 \cdot 10^3$  имп./мин). В 13-летнем березняке увеличилась лишь в 1,7 раза (с  $45,7 \cdot 10^3$  до  $79,1 \cdot 10^3$  имп./мин)

В еловом древостое у подроста за первые 8 суток из 2–3-летней хвои в другие

органы оттекло 34 % радиоуглеродных соединений, в 13-летнем березняке 48 % ( $43,7 \cdot 10^3$  и  $62,1 \cdot 10^3$  имп./мин). В ельнике у подроста основная масса радиоуглеродных соединений во вторую декаду июня расходовалась на формирование нового ассимиляционного аппарата, а в 13-летнем березняке большая часть ассимилятов в этот период направлялась в ствол и корни.

На 83 сутки у подроста в ельнике черничном остаточная радиоактивность 1–3-летней хвои в подкормленных мутовках узла введения от первоначальных значений составляла  $57,8 \cdot 10^3$ , в березняке  $18,4 \cdot 10^3$  имп./мин (соответственно 34 и 7 %). В этот же период радиоактивность молодой хвои у подроста в березовом насаждении оставалась почти в 4 раза ниже, чем в еловом древостое (соответственно  $13,2 \cdot 10^3$  и  $49,6 \cdot 10^3$  имп.).

Исследования Е.С. Роньжиной и А.Т. Мокроносова (1993) свидетельствуют о положительном действии фитогормонов-стимуляторов роста – ауксинов, цитокининов, гиббереллинов на аттрагирующую активность органов и тканей растений. Д. Урзино (Ursino, 1973) в своих опытах также отмечал серьезные нарушения в распределения  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов между корнями и стеблем у медленнорастущих сеянцев ели по сравнению с быстрорастущими.

*Таким образом,* данные опыта свидетельствуют об ускорении формирования нового ассимиляционного аппарата у подроста ели в молодом березняке и о его значительной задержке у угнетенного подроста в ельнике. Данные указывают на значительное усиление донорно-акцепторных взаимодействий у подроста ели при улучшении светового режима.

Можно полагать, что усиление донорно-акцепторных взаимодействий у подроста в лучших условиях роста напрямую связано с деятельностью фитогормонов. Серьезные нарушения возникают у подроста ели в системе донорно-акцепторных взаимодействий между корнями и надземной частью дерева при недостатке света.



## 5.5 Физиологическое состояние древесных пород

В 2006-2008 гг. в 65-летних березняках и осинниках были изучены особенности физиологических процессов у осины, березы и подроста ели. Лесорастительные условия в осинниках более благоприятны для произрастания данной породы, чем в березняках черничных условий местопроизрастания. В этих условиях осина накапливает больше хлорофилла и каротиноидных пигментов, имеет более высокую транспирацию, однако интенсивность фотосинтеза в сравниваемых типах древостоев меняется мало (таблица 22).

Таблица 22 - Интенсивность физиологических процессов у древесных пород в 65-летних березняках и осинниках черничных лесорастительных условий

Наименование показателей	Осинник, 65-лет			Березняк, 65 лет		
	древесная порода					
	осина	береза	пдр. ель	осина	береза	пдр. ель
1. Хлорофилл а, мг	2,02±0,16	1,51±0,12	0,85±0,06	1,94±0,17	1,77±0,13	0,88±0,09
2. Хлорофилл b, мг	0,82±0,05	0,56±0,03	0,34±0,02	0,56±0,04	0,66±0,05	0,37±0,04
3. a+b	2,84±0,22	2,07±0,15	1,19±0,09	2,50±0,19	2,43±0,18	1,25±0,13
4. Хл.а / Хл.б, мг	2,5	2,7	2,5	3,5	2,7	2,4
5. Каротиноиды, мг	0,52±0,04	0,32±0,03	0,16±0,01	0,43±0,04	0,47±0,03	0,17±0,01
6. Хлор.-каротин*.	5,6	6,5	7,5	5,8	5,1	7,5
7. Ф.-сн., мг CO <sub>2</sub> /(г·ч)*	54,4±3,3	62,5±4,2	5,9±0,5	54,1±3,2	59,5±3,9	5,1±0,6
8. Тран, мг H <sub>2</sub> O/(г·ч)*	468±59	580±33	89±7	417±30	525±29	80±8

\*6.-Хлорофилл-каротиноиды, 7. - фотосинтез, мг CO<sub>2</sub>/(г·ч), 8 - Транспирация мгH<sub>2</sub>O/(г·ч)

Отличительной особенностью осины в 65-летнем насаждении является высокое содержание хлорофилла b, достигающее 0,82 мг на 1 г свежей массы хвои. В то же время более высокое отношение Хл.а / Хл.б (до 3,5) у осины в 65-летнем березняке указывает на усиление ее позиций в данных условиях местопроизрастания и улучшение ее жизненного состояния. Береза содержит больше зеленых пигментов в одноименном насаждении при равных соотношениях между его компонентами с осинником. Эта порода больше накапливает также каротиноидов, однако имеет более низкую интенсивность фотосинтеза и транспирации по сравнению с осинни-

ком. У подростка ели не удалось выявить каких-либо существенных различий в интенсивности физиологических процессов между сравниваемыми условиями местопроизрастания. Можно лишь указать на более высокие показатели этих процессов у подростка в осиновом насаждении по сравнению с березняком, где световые условия для его произрастания более благоприятны.

*Таким образом,* оценивая физиологическое состояние древесных пород (береза и осина) в черничных лесорастительных условиях, следует, что осина накапливает больше хлорофилла и каротиноидных пигментов, имеет более высокую транспирацию, однако интенсивность фотосинтеза в сравниваемых типах древостоев меняется мало. Большее отношение  $X_{л.а} / X_{л.б}$  (до 3,5) у осины в березняке указывает на усиление ее позиций в данных условиях местопроизрастания и улучшение ее жизненного состояния, береза содержит больше зеленых пигментов.

У подростка ели не проявляется существенных различий в интенсивности физиологических процессов между сравниваемыми условиями местообитания (березняки и осинники). Можно лишь указать на более высокие показатели этих процессов у подростка в осинниках по сравнению с березняком, где световые условия для его произрастания более благоприятны.

## **5.6 Влияние травм на состояние деревьев и подростка ели на лесосеках**

Исследования проводились в среднетаежной зоне на 2-летних вырубке и лесосеке 56-летнего березняка. Вырубка и лесосека осваивались в летний период с использованием комплекса многооперационных машин (харвестер и форвардер) при условии для лесозаготовителя обязательного сохранения подростка и минимального повреждения деревьев (Зарубина, 2015).

Результаты обследования естественного восстановления на вырубках Севера

показали, что во время заготовки сортиментов и их вывозки из лесосеки хвойному подросту и тонкомерным деревьям наносятся различной формы механические повреждения в виде обдира коры на стволиках и корнях, слома вершинок, повреждения корневой системы. Можно полагать, что такие механические повреждения способны оказать негативное действие на жизненное состояние растений оставшихся на лесосеке (вырубке) и даже вызвать их преждевременную гибель при высокой не лимитированной освещенности.

Обследования вырубок показали, что количество поврежденного при лесозаготовке древостоя, тонкомера и подроста ели составляет от 8 до 47 % от числа сохранившихся после рубки. Наибольшее число поврежденных растений обнаружено на вырубках, разработанных с применением гусеничной техники. При разработке лесосек с помощью агрегатной техники с сортиментной заготовкой древесины механические повреждения были минимальными и не превышали 8–12 %.

Нанесение молодым еловым деревьям механических повреждений во время лесоразработки лесосеки негативно отражается на функциональной деятельности (таблица 23). На механические травмы реагируют все деревья, прежде всего, снижением дыхательной активности корней. Особенно существенно (на 41 %) дыхание корней снижается при наезде на них гусеницами трактора, сопровождающееся частичным их сминанием и обдиром коры, а также при пропиале стволика дерева до половины его диаметра.

При таких травмах интенсивность дыхания корней у елочек уменьшается на 47 % по отношению к контролю. Простое пригибание стволика к земле от вертикали более чем на  $10^\circ$  в результате трелевки спиленного дерева, уже ведет к нарушению нормального функционирования корневой системы. Простые обдиры коры на корнях еловый подрост переносит менее болезненно по сравнению с наездом на них гусениц трактора. При такой травме дыхание корней снижается на 24,6 % ( $t=6,2$ ). Обдиры коры на корнях с придавливанием стволика к земле снижают энергетическое состояние корневой системы ели на 33 % по сравнению со здоровыми деревьями, а при обдирах коры на стволиках – на 17 %.

Таблица 23 - Влияние травмы на физиологические процессы у ели

Наименование показателей	Дыхание, мг CO <sub>2</sub> /(г·ч)		Хлоро- филл, мкг/г	Кароти- ноиды, мкг/г	Фотосин- тез, мг CO <sub>2</sub> /(г·ч)	Транспи- рация, мг H <sub>2</sub> O/(г·ч)
	корни	хвоя				
Контроль (здоровые растения)	0,69	0,56	1144	154	14,4	95
Наклон ствола более 10 <sup>0</sup>	0,64	0,58	1152	149	12,5	89
Повал ствола на землю	0,49	0,56	982	133	11,4	66
Облом вершины ствола	0,45	0,63	967	139	15,5	89
Наезд трактора на корни	0,41	0,65	859	144	11,6	90
Ошмыг корней	0,52	0,68	891	129	12,7	80
Ошмыг ствола на высоту до 2 м	0,57	0,71	957	130	10,3	79
Пропил ствола на ½ диаметра	0,37	0,19	834	136	6,7	120
Наклон ствола с ошмыгом корней	0,46	0,97	898	120	8,3	77

Можно полагать, что отмечаемая у травмированных растений слабая работа корней могла явиться результатом недопоставкой в корни пластических веществ. Происходит это в результате нарушенного фотосинтеза и проводящих путей ксилемы, а также нарушения нисходящего тока ассимилятов. При нарушении тока листья часто перегружены крахмалом и другими продуктами ассимиляции, тогда как содержание их в других частях растения часто бывает пониженным. Прежде всего, это зоны потребления – корни, камбиальная зона, из-за чего ими не обеспечивается нормальная работа.

Такой вывод находит свое подтверждение и в других экологических работах (Коновалов, Листов, 1989; Коновалов и др., 1994). Указывается, что недостаточное снабжение корней ассимилятами при переувлажнении почвы, либо внесении повышенных концентраций удобрений, при механических травмах у деревьев и подраста ели и сосны ведет к нарушению работы корневой системы, снижению фотосинтеза, ухудшению ростовых процессов.

Результаты исследования показали, что механические повреждения на стволиках и корнях молодой ели приводят к усилению дыхательного процесса, непроизводительной трате пластических веществ на поддержание дыхания. Особенно существенно (на 73 %) дыхание хвои усиливается при обдирах коры на корнях с одновременным придавливанием стволика к земле.

Пропил стволика до половины диаметра наряду с нарушением нормальной работы корней вызывает резкое падение интенсивности дыхания хвои, которое со-

ставляет менее 50 % от показателя здоровых растений. При наезде трелевочного трактора на корни дыхание их снижается, но при этом также значительно возрастает дыхание хвои (различия существенны и достоверны на уровне 0,99 (при  $t_{\text{факт}}=11,6$  и 6,0 соответственно).

Можно полагать, в данном случае усиление дыхания вызвано необходимостью выработки деревом дополнительной энергии и передачи ее в корни для поддержания в активном состоянии их синтетических процессов. Активизация непродуктивного дыхания, естественно, приводит к усиленному расходу пластических веществ, идущих на выработку дополнительной энергии, что вызывает обеднение дерева энергетическими продуктами и его гибель.

При отклонении стволика от вертикали до  $10^\circ$  дыхание хвои у травмированного растения практически не меняется. Такая травма существенного влияния не оказывает и на дыхательный метаболизм и в корнях.

Наибольшее снижение интенсивности фотосинтеза у дерева вызывают обдиры коры на стволиках и корнях. Но особенно ярко негативное действие травмы на фотосинтез проявляется при пропилене стволика на глубину до половины его диаметра: интенсивность фотосинтеза у молодой ели снижается в 2 раза по сравнению со здоровыми деревьями. При обдире коры на стволиках до высоты 1,2–1,5 м фотосинтез у данной породы снижается до 40 %. Нарушение фотосинтеза у травмированных растений могло явиться следствием нарушения нисходящего тока ассимилятов, в результате которого листья остаются перегруженными крахмалом и другими продуктами ассимиляции, препятствующими нормальной работе ассимиляционного аппарата.

Обдиры коры на корнях на второй день снижают фотосинтез на 12 %, а через месяц после получения такой травмы фотосинтез больного дерева снижается на 19–23 % ( $t_{\text{факт}}=4,2$ ). При менее значимых травмах (наклон стволика) ассимиляция  $\text{CO}_2$  также снижается, но менее существенно (до 19 %), чем при перечисленных выше травмах. Облом вершины стволика в первый год у сохранивших жизнеспособность побегов даже повышает (на 9 %) фотосинтез, однако на второй год деревья с такой травмой погибают.

Исследования показали, что при равной величине нанесенной травмы (обдир

коры на стволиках) «северные» популяции ели снижают интенсивность фотосинтеза на 38 %. У «южных» популяций, где напряженность климатических факторов в летний период существенно выше, – на 64 %.

Негативное действие на синтез пигментов оказывает пропил стволика на глубину до половины его диаметра и повреждения корневой системы при наезде на нее трактора. При таких травмах содержание хлорофилла у ели снижается на 22–27 % ( $t_{\text{факт}} = 18,2\text{--}19,2$ ). Содержание каротиноидных пигментов наиболее существенно снижается (на 16–22 %) придавливанием стволика к земле с одновременным обдиrom коры на его корнях, а также только при обдирах коры на корнях. Простое отклонение стволика от вертикали до  $10^\circ$  на синтез пигментов не влияло. Установлено, что наибольший вред механические травмы наносят системам, синтезирующим зеленые пигменты, а среди них – системе, контролирующей синтез хлорофилла а.

Все механические травмы у ели сопровождаются нарушениями водного режима в разной степени, которые зависят от характера нанесенной травмы. Низкая транспирация (66 мг  $\text{H}_2\text{O}/(\text{г}\cdot\text{ч})$ ) выявлена у деревьев придавленных к земле хлыстами. Снижение транспирации могло быть обусловлено нарушением подачи в крону воды от корневой системы из-за ее повреждения.

Частичный подпил диаметра стволика сопровождается нарушением водопроводящей системы ксилемы, снижением водоудерживающей силы клеток и потерей тургора. Через два-три года деревья с такими травмами увядают, а затем отмирают.

Опыты показали, что при увеличении освещенности негативное действие травмы на состояние дерева усиливается. Если на однолетней из-под березняка лесосеке с постепенной рубкой (интенсивность 52 %) содержание зеленых пигментов у травмированной ели по отношению к контролю снижалось на 31 %, каротиноидов – на 13 %, то на вырубке – на 71 и 54 % соответственно. Аналогичная закономерность усиления реализации повреждения с напряжением климатических факторов отмечалось у ели и в отношении других физиологических процессов.

Выявленные физиологические нарушения у поврежденных растений сопровождаются ухудшением работы камбия и снижением прироста. Анализ роста в толщину показал, что на вырубках у крупного подроста и тонкомера ели при обди-

ре коры на стволах ширина годичного слоя на второй год в зоне травмы снижается почти на 40 % по сравнению со здоровыми растениями (1,0 и 1,4 мм соответственно), над травмой – на 17 %.

В березовых насаждениях с постепенными рубками (45–50 %), в которых имела надежная защита молодого хвойного поколения ели от прямых солнечных лучей в виде верхнего оттеняющего березового полога, среди молодой ели с ошмыгами стволиков через 4 года не было отмечено гибели ни одного травмированного растения. К этому сроку большая часть травмированных растений сохранила жизнеспособность и имела достаточно высокую физиологическую и ростовую активность.

На соседней вырубке, где была вырублена почти вся береза, 67 % поврежденного тонкомера и большая часть подроста за этот период усохла. Исследования А.П. Никитина (2003) показали, что сплошные рубки значительно усиливают повреждение елового подроста гнилью (до 50 % на вырубке).

*Таким образом,* защита молодого хвойного поколения ели от прямых солнечных лучей в виде верхнего оттеняющего березового полога, позволяет сохранять от гибели травмированную ель надежно от гибели. Гибель приходилась только на деревца с обломанной вершиной, пропиленным и надломленным стволиком. В отличие от постепенных рубок, сплошные рубки в последующем значительно усиливают повреждение елового подроста гнилью.

## **5.7 Влияние стволовой гнили на состояние деревьев**

В многокомпонентном 160-летнем ельнике черничном у спелых деревьев ели, сосны и лиственницы было изучено влияние стволовой гнили на некоторые физиологические процессы дерева. Состав древостоя 6Е2С2Лц+Б, полнота 0,6, средняя высота около 23 м. Подлесок представлен в виде отдельных экземпляров

можжевельника и шиповника, в понижениях – кусты рябины. Подрост представлен елью разных категорий состояния и высоты с количеством 3,7 тыс. экз./га.

Общее состояние насаждения оценивалось как удовлетворительное при наличии отдельных упавших деревьев ели. Видовой состав напочвенного покрова разнообразный и представлен мхами, кустарничками и травянистой растительностью. Влияние гнили на физиологическое состояние дерева проводилось на спелых деревьях. Исследование проводилось непосредственно на лесосеке во время валки, которая осуществлялась с использованием многооперационных машин канадской фирмы «Кёринг».

В опыте отбиралась здоровая ель без гнили и деревья, пораженные центральной гнилью. У больных размер гнили на спиле ствола занимал от 1/3 до 1/2 диаметра. У каждой категории деревьев сразу после повала дерева из вершинной части ствола брались образцы побегов с хвоей. В дальнейшем они служили образцами для изучения физиологических процессов.

Данные (таблица 24) получены на массовом материале при 9-12-кратных повторностях для каждого варианта опыта. При определении фотосинтеза, дыхания хвои все опытные образцы, взятые от здоровых и больных деревьев, одновременно помещались в общие камеры. Это позволяло избегать возможных погрешностей, которые могли возникнуть при изменении освещенности, концентрации CO<sub>2</sub> и температуры в камере.

Таблица 24 - Интенсивность физиологических процессов у древесных пород, поврежденных стволовой гнилью

Древесная Порода	Состояние	Фотосинтез, мг CO <sub>2</sub> /(г·ч)	%	Транспирация, мг H <sub>2</sub> O/(г·ч)	%
Ель	здоровая	17,8±2,0	100	173±4	100
	больная	14,3±0,6	80	84±5	49
Сосна	здоровая	31,3±2,2	100	129±6	100
	больная	22,9±3,0	73	100±4	78
Лиственница	здоровая	67,4±4,4	100	370±11	100
	больная	53,0±3,7	79	289±5	78

Результаты исследования свидетельствуют о четко выраженном отрицательном влиянии стволовой гнили на физиологическое состояние деревьев. У повре-



жденных центральной стволовой гнилью деревьев сосны, ели и лиственницы содержание хлорофилла снижается на 32–39 %, каротиноидных пигментов на 17–20 %, интенсивность фотосинтеза падает на 20–27 %, транспирация уменьшается на 22–51 % по сравнению со здоровыми деревьями. Средняя ширина годовичного кольца у больной сосны за последние 10 лет была на 16 % меньше, чем у здорового дерева (2,00 и 2,35 мм).

*В итоге* интенсивность фотосинтеза у поврежденных гнилью древесных пород (ель, сосна, лиственница) в процентном отношении практически одинакова: ель – 80%, сосна – 73 %, лиственница – 79 %. Транспирация у поврежденной ели значительно ниже (50 %), чем у аналогичной с гнилью сосны и лиственницы.

## **5.8 Влияние рубок на состояние растительности нижних ярусов**

На улучшение светового режима наряду с подростом активно реагируют также растения живого напочвенного покрова. Исследованием в 120-летнем елово-березовом насаждении выявлено (таблица 25), что уже через 3 года после лесосечных работ постепенные рубки благоприятно повлияли на интенсивность фотосинтеза подпологовых растений. Так, у сохранившихся после рубки деревьев ели интенсивность фотосинтеза через три года возросла на 17–21 %, у тонкомерных деревьев на 24–33 %. У березы и подростка ели интенсивность ассимиляции  $\text{CO}_2$  на второй год после проведенной рубки почти удвоилась.

Среди растений напочвенного покрова слабее на рубку отреагировали растения брусники, черники и зеленые листостебельные мхи. У этих растений интенсивность фотосинтеза повысилась в 2 раза, у растений кислицы и майника она возросла почти в 3 раза. Увеличение освещенности после выборочных рубок сказалось также на содержании пигментов.

Таблица 25 - Интенсивность физиологических процессов компонентов насаждения (возраст древостоя - 120 лет, интенсивность рубки - 48 %)

Объект Исследования	Контроль			Опытная рубка (48 %)		
	сумма пигмен- тов, мг	фотосин- тез, мг CO <sub>2</sub> /Г·ч)	транспи- рация, мг H <sub>2</sub> O/Г·ч)	сумма пигмен- тов, мг	фотосин- тез, мг CO <sub>2</sub> /Г·ч)	транспи- рация,мг H <sub>2</sub> O/Г·ч)
Ель:-деревья	0,830	26,3	199	0,620	29,5	244
Тонкомер	0,890	20,8	169	0,707	28,0	277
Подрост	0,843	10,9	128	0,735	20,7	236
Береза (2 ярус)	2,964	24,1	144	1,725	61,1	501
Брусника	-	10,8	-	-	21,1	-
Черника	-	20,1	-	-	33,7	-
Кислица	-	16,0	-	-	58,4	-
Майник	-	15,4	-	-	53,8	-
Мхи зеленые	-	2,4	-	-	4,9	-

После рубки содержание пигментов в листьях подпологовых растений уменьшилось на 20–42 %. Особенно существенно концентрация пигментов понижалась у светолюбивой березы (на 42 %). У деревьев и подроста ели их количество на участке с рубкой в среднем уменьшилось на 25 %.

Механизм ответной реакции на рубку у растений нижних ярусов проявился также и по водному режиму. Интенсивность транспирации у господствующих деревьев ели увеличилась по отношению к контролю на 20 %, у тонкомерных деревьев ели транспирация возросла на 26 %, у подроста в 1,4, а у березы в 1,3 раза.

Таким образом, через 3 года постепенные рубки благоприятно повлияли на интенсивность фотосинтеза подпологовых растений, а именно у согосподствующих деревьев и деревьев второго яруса ели. Среди растений напочвенного покрова слабее на рубку отреагировали растения брусники, черники и зеленые листовые мхи. После рубки содержание пигментов в листьях подпологовых растений уменьшилось, особенно у светолюбивой березы (на 42 %), а у деревьев и подроста ели на 25 %. Интенсивность транспирации у господствующих деревьев ели увеличилась по отношению к контролю на 20 %, у тонкомерных деревьев ели - на 26 %, у подроста ели и березы в 1,3 - 1,4 раза.

**Выводы.** Сукцессионное состояние определяет морфогенез березняка и режим среды в нем. На начальных стадиях поселения березы ель характеризуется

максимальными значениями метаболических процессов и наименьшей потерей времени на прирост.

Интенсивность фотосинтеза у подростка ели в 6-8-летних лиственных насаждениях в 3-4 раза выше, чем под пологом березняков последующих стадий онтогенеза. У подростка активнее протекает водообмен, процесс фотосинтеза и другие метаболические процессы.

После смыкания лиственного яруса в результате уменьшения поступления света и тепла под полог, биологическая активность подростка начинает постепенно снижаться.

Первые признаки биологического угнетения ели проявляются уже в 13-летних древостоях. В 20-25-летних березняках, несмотря на высокое (0,70 мл/г) содержание зеленых пигментов, интенсивность фотосинтеза у подростка ели в 3-4 раза ниже, чем в 6-8-летних насаждениях, и в 2-3 раза слабее, чем в 13-летних березняках.

Дальнейшее увеличение возраста березового древостоя существенного влияния на биологическую активность подпологовой ели не оказывает. Для улучшения жизненного состояния ели целесообразно уже начиная с этого возраста березы принимать меры для снижения плотности березового яруса путем своевременного проведения рубок.

В березовых насаждениях корни ели при дыхании выделяют углекислоты в 1,5-2,0 раза меньше, чем корни свободно растущего подростка. В этих условиях у ели в 2-3 раза слабее протекает интенсивность фотосинтеза и на 2-3 часа сокращается его дневная продолжительность.

Замедление оттока ассимилятов задерживает снабжение ими ростовых зон (корни, молодая хвоя, камбий и др.), приводит к увеличению потерь времени на прирост и синтез фитомассы.

В северотаежных березняках прирост в высоту подростка ели средней высоты (1,5-1,7 м) не превышает 4-7 см в год. Это в 1,8-2,0 раза меньше, чем в разреженных березняках.

Постепенные рубки в северотаежных березняках, увеличивая поступление света и тепла под полог, благоприятно влияют на биологическую активность ели. В

березняках, пройденных 5-8 лет назад выборочными рубками, интенсивность дыхания корней у подростка повышается в 1,4-1,9 раза по сравнению с насаждениями нетронутыми постепенными рубками.

Усиление функциональной деятельности корней, в свою очередь, повышает способность подростка к поглощению из почвы питательных веществ и воды, ускоряет метаболизацию поступающих в корни органических веществ и передачу их в надземные активно функционирующие органы. В разреженных древостоях у подростка ели в 2,4 раза выше интенсивность фотосинтеза и на 2-4 часа увеличивается его дневная продолжительность, почти на 2 недели сокращается период формирования нового ассимиляционного аппарата.

В результате позитивных изменений увеличивается выработка деревьями органических веществ, расходование их на прирост и на поддержание функциональной деятельности, ускоряется сток из атмосферы углекислоты, возрастает количество поступления в атмосферу кислорода.

Активизация постфотосинтетического оттока ассимилятов и их переработка в корнях ускоряет освобождение ассимиляционного аппарата от продуктов фотосинтеза, исключает возможность «затоваривания» этими продуктами, ускоряет снабжение активно функционирующих меристем энергетическим материалом в необходимых количествах, чем вызывает повышение интенсивности фотосинтеза, работоспособности корней и деятельности камбия.

Несмотря на некоторое (на 0,5-2,0%) снижение оводненности, водный дефицит хвои (7,2-9,3%) не достигает предельных значений, при которых возможно у подростка угнетение физиологических процессов.

При постепенных рубках интенсивность физиологических процессов у ели зависит от степени изреживания верхнего полога. Наиболее благоприятные условия фитосреды для протекания физиологических и ростовых процессов после первого приема рубок создаются для ели при полноте сохраняемой части верхнего листового полога в пределах 0,45 - 0,50. Больше изреживание березняков слабо влияет на биологическую активность ели и не способствует дальнейшей физиологической и ростовой активности.

Изреживание высокополнотных березняков постепенными рубками ведет к увеличению хлорофиллового индекса к подпологовой ели и усиливает ежегодный фотосинтетический сток елью атмосферного углерода. Это в свою очередь приводит к увеличению поступления в атмосферу свободного кислорода и сокращению в ней концентрации углекислоты.

Нанесение подросту и тонкомерным деревьям травм в виде обдира коры на стволах и корнях, наезды гусеницами трактора на корневую систему и ряд других повреждений, неизбежно ведет к снижению у поврежденной ели физиологического состояния, а на открытых вырубках даже и к их гибели.

Стволовые гнили у ели отрицательно влияют на ее жизненное состояние и ведут к нарушению метаболических и ростовых процессов в большей степени, чем у сосны и лиственницы.

При постепенных рубках значимая часть травмированных техникой растений сохраняет жизнеспособность и в дальнейшем достаточно успешно участвует в формировании елового древостоя.

## **5.9 Сток атмосферного углерода у подроста ели**

Оценка связывания углерода атмосферы Земли растительными сообществами в настоящее время приобрела значение мирового масштаба. Это связано с наметившимся в последнее время обсуждением глобального потепления климата на планете и возможностью депонирования его растительными сообществами (Макаревский, 1991; Исаев и др., 1993; Малкина, 1984; Углерод в экосистемах..., 1994; Уткин, 1995; Воронин и др., 1995, 1997; Швиденко и др., 2000; Писаренко, 2001; Бобкова и др., 2014).

Особое значение здесь отводится лесным насаждениям, которые являются не

только источником древесной продукции, но и активными потребителями атмосферной углекислоты, а также источниками свободного кислорода (Бобкова и др., 2014). Расчеты показали, что проективное содержание хлорофилла у подростка ели при ее высоте 1,8 м в березняках северо- и среднетаежной зонах колеблется от 0,229 до 0,765 г на одно деревце (таблица 26).

Таблица 26 - Хлорофилловый индекс и оценка ежегодного стока углерода у среднего подростка ели в березовых насаждениях

Возраст (лет) насаждения	Хлорофилловый индекс, г				Сток углерода, г С/деревце			
	возраст хвои							
	1года	2 года	прочих лет	итого	1 года	2 года	прочих лет	итого
8	0,160	0,146	0,459	0,765	17,76	16,21	50,95	84,92
13	0,102	0,073	0,280	0,455	11,32	8,10	31,08	50,50
33	0,094	0,055	0,180	0,329	10,43	6,11	19,98	36,52
53	0,024	0,019	0,250	0,293	2,66	2,11	27,75	32,52
65	0,029	0,024	0,176	0,229	3,22	2,66	19,54	25,42
53 с рубкой 50%	0,155	0,149	0,570	0,874	17,21	16,54	63,27	97,02

Высокие значения хлорофиллового индекса (ХИ) выявлены у подростка ели в 13-летнем березняке (0,455 г) и на 8-летней вырубке (0,765 г), наиболее низкие – в 65-летнем березняке (0,229 г). Низкая величина ХИ у растений в загущенных древостоях объясняется слабой насыщенностью кроны хвоей. Основной вклад в формирование ХИ на вырубке и в 13-летнем насаждении вносит молодая 1-2-летняя хвоя (более 40 %), в спелом еловом фитоценозе – хвоя прошлых лет (до 85 %). В 53-летнем березняке через 8 лет после постепенной рубки 50 % по запасу, ХИ у подростка ели увеличился по отношению к контролю почти в 3 раза.

В результате улучшения лесорастительных условий значительно увеличился вклад в формирование ХИ молодой хвои – с 17 % в контрольном насаждении до 53 % в ухоженном древостое. В 59-летнем древостое с промышленной рубкой ХИ у средней модели ели через 8 лет увеличился по отношению к контролю (0,305 г) в 1,9 раза и составлял 0,582 г (таблица 27).

Вычисленный за вегетационный период ежегодный фотосинтетический сток углерода показал, что в березовых фитоценозах у подростка ели при одинаковой высоте наблюдается постепенное снижение этого показателя по мере увеличения

возраста и полноты насаждения (таблица 26). Средняя величина аккумуляции атмосферного углерода подростом ели за вегетационный период в расчете на среднее деревце высотой 1,7 м, составляет: в березняках – от 25,4 до 50,5 г., на участках выборочных рубок – 97,0 г. На 8-летней вырубке этот показатель у подростка несколько ниже и равен 84,62 г.

Таблица 27 - Хлорофилловый индекс и сток углерода у подростка ели в 59-летнем березняке на участке постепенной рубки

Объект	Интенсивность рубки, %							
	контроль				52 %			
	масса свежей хвои, г	хлорофилл			масса свежей хвои, г	хлорофилл		
		в 1 г хвои, мг	всего, мг	%		в 1 г хвои, мг	всего, мг	%
Хвоя 1 года	63,4	0,675	42,8	14,0	175,9	0,806	141,8	24,4
Хвоя 2 года	62,7	0,934	58,6	19,2	174,9	0,874	152,9	26,3
Хвоя 3 года	50,8	1,010	51,3	16,8	126,0	0,896	112,9	19,4
Хвоя пр.лет	152,4	1,025	152,2	50,0	208,5	0,836	174,3	29,9
Всего:	329,3		304,9	100	685,3		581,9	100
Сток углерода: гС/деревце			33,8				64,6	
Сток углерода: кгС/га			20,29				29,72	

Постепенные рубки в 59-летнем березняке ежегодно увеличивают у елового подростка фотосинтетический сток атмосферного углерода средним деревцем высотой 1,8 м почти в 3 раза, а на каждом гектаре ухоженной площади в 1,46 раза или соответственно 29,7 и 20,3 кг (таблица 27). Для пересчета сухого вещества в углерод была использована стандартная рекомендация Маттхевса (цит.: Швиденко и др., 2000) с коэффициентами – 0,45 для зеленых частей и 0,50 для древесины.

Анализ полученных данных показал, что содержание углерода в фитомассе елового подростка определяется возрастом формирующегося березняка. Содержание углерода среднего деревца в березняках черничных лесорастительных условий северной подзоны колеблется от 426 до 497 г (таблица 28). Основная масса углерода (от 50 до 70 %) сосредоточена в древесине ствола, корнях. В зеленой части фитомассы его содержится не более 25 %, в том числе в хвое текущего года до 7%.

Таблица 28- Количество углерода, депонируемого в фитомассой подроста ели в березовых насаждениях, г на среднее деревце сухой массы

Структура фитомассы	Естественные березняки, лет					53 года. с рубкой 50 % запаса
	8	13	33	65	53	
Хвоя 1 года	34,92	23,13	6,57	4,91	4,32	30,42
Хвоя 2 года	31,82	23,54	7,29	5,58	3,74	29,85
Хвоя пр. лет	48,74	81,45	42,53	40,01	35,01	101,25
Итого:	115,46	128,12	56,39	50,49	43,07	160,92
Побеги: 1 <sup>го</sup> года,	19,60	0,20	1,65	1,10	0,80	12,10
2 <sup>го</sup> года,	21,40	11,35	2,60	1,50	1,50	14,85
прошлых лет	72,0	56,40	74,75	69,85	85,80	140,05
Итого:	113,00	77,95	79,00	72,45	88,10	167,00
Сухие ветви	нет	32,55	13,60	13,00	35,85	5,00
Ствол	143,25	158,25	180,25	228,05	177,25	169,05
Корни	91,85	100,25	96,40	92,40	86,70	126,95
Итого:	235,10	291,05	290,25	333,45	299,80	301,00
Всего:	463,56	497,12	425,64	456,39	430,97	628,92

Через 8 лет после проведенной в 53-летнем березняке постепенной рубки, среднее деревце подроста стало аккумулировать углерода на 46 % больше, чем на контроле. Под влиянием рубки изменилось также соотношение содержания углерода во фракциях деревца. Из всего аккумулированного в растении углерода, на формирование нового ассимиляционного аппарата на участке с рубкой шло 19 %, в контрольном – не более 10 %.

Содержание углерода достигает: 27 и 41% в стволовой древесине, 27 и 20 % в живых ветвях (в том числе текущего года 1,9 и 0,2 %), 0,8 и 8,4 % в сухих сучьях, около 20 % в корнях. Следовательно, постепенные рубки в двухъярусных лиственнично-еловых лесах не только улучшают морфоструктуру елового подроста, но также значительно усиливают аккумуляцию подростом атмосферного углерода, особенно молодым ассимиляционным аппаратом (таблица 28).

Таким образом, недостаток тепла, острая конкуренция за элементы питания и свет в лиственных лесах северотаежной зоны отрицательно воздействуют на углекислотный газообмен подроста ели. Интенсивность потенциального фотосинтеза у подроста в 2-3 раза ниже, чем в условиях хорошей освещенности, а дневная продолжительность его на 2–4 часа короче.

Из-за слабого прогревания почвы фотосинтез у подроста ели не компенсиру-



ет затрат на дыхание. Ослабление работы аттрагирующих центров задерживает отток из хвои продуктов фотосинтеза, приводит к «затовариванию» ими листа и корневых систем, снижает депонирование углекислоты.

Постепенные рубки, улучшая лесорастительные условия для подроста и одновременно сохраняя лесную среду, значительно активизируют фотосинтетическую деятельность ели, увеличивают ее дневную продолжительность на 2-3 часа, значительно ускоряют отток из хвои продуктов фотосинтеза, их метаболизацию в корнях и обратный возврат в надземные органы дерева.

По характеристикам газообмена наиболее благоприятные условия для роста елового подроста в лиственных лесах таежной зоны складываются при полноте 0,5. Дальнейшее изреживание лиственного полога (до полноты 0,2) уже не способствует росту фотосинтеза и ведет к усилению загнивания вышедшего из-под полога елового подроста.

## 6. ВЛИЯНИЕ АЗОТА НА ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ЕЛИ

Известно, что постепенные рубки в ряде лесорастительных условий слабо изменяют питательный режим лесных почв. Они рассматриваются лишь как средство для реализации древесными растениями того потенциального плодородия, которым обладают лесные почвы к моменту проведения рубки. Для повышения плодородия лесных земель, бедных питательными веществами, в мировой практике лесовыращивания в широких масштабах применяются минеральные удобрения.

Отечественный и зарубежный опыт показывает, что применение удобрений в лесах – это один из наиболее перспективных и эффективных путей повышения продуктивности лесов (Победов, Волчков, 1962; Leyton, 1962; Mustanoja, Leaf, 1965; Heicurainen, Seppala, 1964; Heicurainen, 1967; Paavilainen, 1967; Победов, 1972, 1977, 1981; Шумаков, 1975; Шумаков, Федорова, 1970; Орлов, Кошельков, 1971; Паршевников и др., 1974; Корепанов и др., 1979; Паавилайнен, 1983; Сарнацкий, 2009 и др.). П. А. Анишин и Г. А. Чибисов (1986), например, считают, что внесением азотных удобрений можно увеличить запас древесины в ельниках черничных, формирующихся из елового подроста после сплошной вырубке березы.

В соответствии с задачами исследования, для проведения опытов был взят 53-летний березняк черничный со вторым ярусом ели, в котором заложено две серии опытов. Одна в нетронутым рубкой древостое, другая – в разреженных участках этого же древостоя за счет рубки березы и осины с интенсивностью рубки 35, 50 и 70 % по запасу. Общая площадь опытного участка составила около 7 га. Лесосечные работы выполнены в осенний период за два года до внесения удобрений.

Азотные удобрения в дозах 180 и 270 кг на 1 га по действующему веществу (д.в.) внесены в почву 30 мая одновременно на контрольном и опытном участках. В качестве удобрений использована мочевины как наиболее эффективное и наиболее признанное в мировой практике азотное удобрение, используемое для подкормки древесных растений (Паавилайнен, 1983). Схема расположения опытных и кон-

трольных площадок в 53-летнем березняке приведена на рисунке 2.2 (глава 2). Позднее аналогичные опыты были подготовлены в березняках черничных и другого возраста.

### 6.1 Влияние азота на дыхание корней ели

Для понимания механизма воздействия удобрений на растения важно установить влияние их на жизнедеятельность корневой системы органа, который в первую очередь подвергается их воздействию. Установлено, что поступающие в почву минеральные элементы, прежде всего, воздействуют на энергетическое состояние корней, активно включаясь в их метаболизм (Кулаева, 1957). Поэтому предполагается, что интенсивность дыхания корней можно считать адекватным и достаточно информативным показателем оценки влияния минеральных элементов на энергетический баланс растения (Сабинин, 1955; Курсанов, 1976).

Исследования по изучению влияния минеральных солей на дыхание корневых систем лесных растений скудны и носят весьма ограниченный характер (Osman, 1971; Абражко, 1986; Коновалов, Листов, 1989; Банева, 1990; Коновалов, Зарубина, 2011). В лиственных лесах Севера такие исследования до последнего времени, за небольшим исключением, не проводились (Коновалов и др., 1994).

Установлено (Захарин, 1993, 1994), что на внесение минеральных удобрений корни реагируют мгновенно, как только минеральные соли достигают зоны корня, в то время как надземные органы дерева реагируют на них лишь с некоторым лаг-периодом. В опытах усиленное выделение  $\text{CO}_2$  корнями у подростка ели в 53-летнем березняке заметно активизировалось сразу, как только удобрения поступили в почву.

В первый год наибольшее положительное действие на дыхание корней оказал азот в дозе 180 кг/га. Количество выделяющегося при дыхании корней  $\text{CO}_2$  у подростка

с этой дозой азота в не разреженной секции превышало контроль на 77 %, на участках с рубкой в 70 % – на 29 % (таблица 29).

Таблица 29 - Влияние мочевины и постепенной рубки на дыхание корней [мг  $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$ ] подроста ели в 53-летнем березняке

Дата	Температура воздуха, °С	Интенсивность рубки, %					
		0			70		
		контроль	N <sub>180</sub>	N <sub>270</sub>	контроль	N <sub>180</sub>	N <sub>270</sub>
24.VI	14,7	0,41	0,56	0,44	0,68	0,87	0,60
12.VII	17,2	0,59	1,00	0,61	0,74	0,94	0,64
28.VII	19,1	0,66	1,22	0,72	0,88	1,16	0,90
20.VIII	17,8	0,50	0,96	0,59	0,73	0,94	0,90
Среднее:		0,53	0,94	0,59	0,77	0,98	0,76
%		100	177	111	100	129	99

Повышенная доза азота (N<sub>270</sub>) в начале вегетационного периода у подроста ели привела к нарушению нормального дыхания корней. Количество выделяемой корнями подроста  $\text{CO}_2$  в разреженной секции на площадках с этой дозой азота в отдельные дни было на 11–13 % меньше, чем на не удобренных площадках.

Как показали раскопки, корни подроста на площадках с этой дозой азота не росли, светлые корневые окончания отсутствовали и приобрели в основном бурую окраску, а затем отмирали. Подобное явление повреждения и гибели корней у древесных растений после внесения повышенных доз удобрений неоднократно отмечалось и в литературе (Абражко, 1973, 1977, 1986; Банева, 1985, 1990).

В конце вегетации и эта доза азота (N<sub>270</sub>) также усилила выделение корнями  $\text{CO}_2$ , но очень слабо. Количество выделяемого корнями  $\text{CO}_2$  в этот период превышало контроль на 22 %. О негативном влиянии избыточных доз удобрений на дыхание корневых систем растений в литературе имеются указания ряда исследователей (Romanova et al., 1987; Коновалов, Листов, 1989; Чернобровкина, 1994; Головкин, 1999).

Высокие концентрации солей у растений вызывают не только замедление и приостановку роста, но также достаточно быстрое и значительное укорачивание всех органов (Захарин, 1993, 1994). Выявленное негативное действие повышенной дозы азота, безусловно, должно было у подроста привести к снижению корнеобеспеченности и работоспособности ассимиляционного аппарата (Кулаева, 1957, 1973; Туева и

др., 1964), ухудшению ростовых процессов.

В разреженной секции уже в первый год обе дозы удобрения усилили дыхание корней подроста. Но и здесь значимое дыхание корней возросло лишь на площадках с дозой  $N_{180}$ . На площадках с дозой  $N_{270}$  активность оказалась ослабленной. К 28 июля средняя интенсивность дыхания мелких корней на контрольной площадке не разреженной секции при температуре  $19,0\text{ }^{\circ}\text{C}$  составляла  $0,66\pm 0,08$ , на опытных площадках с внесением азота ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) соответственно  $1,22\pm 0,16$  и  $0,62\pm 0,06$  мг  $\text{CO}_2$ (г\*ч).

Расчетные значения t-критерия Стьюдента при  $v=4$  и уровне значимости  $P=5\%$  превышают критический уровень, равный 2,8, лишь для варианта  $N_{180}$  ( $t_{st0,95} = 4,7$ ). Для варианта  $N_{270}$  значения оказались недостоверными ( $t_{st0,95} = 0,3$ ). На интенсивно изреженной секции с выборкой запаса до 70 % показатели на контроле и вариантах  $N_{180}$ ,  $N_{270}$  соответственно равны  $0,88\pm 0,07$  (контроль);  $1,16\pm 0,13$  ( $N_{180}$ ) и  $0,90\pm 0,17$  ( $N_{270}$ ) мг  $\text{CO}_2$  (г\*ч) при  $t_{st0,95}$  с контролем равным 3,2 и 0,2.

Низкий энергообмен в корнях, вызванный повышенными дозами азота, в дальнейшем явился основной причиной падения фотосинтеза у подроста из-за задержки оттока ассимилятов. В первый год на максимально разреженной секции в корни контрольных растений поступило 223–381 имп./мин, в корни опытных ( $N_{180}$  и  $N_{270}$ ) этой же секции соответственно 519–746 и 211–391 имп./мин. На площадках с  $N_{270}$  количество поступивших в корни ассимилятов оказалось таким же, как и у не удобренных растений. В течение первого вегетационного периода наибольшее влияние на дыхание корней оказала доза азота в 180 кг/га. Данная особенность значимей проявилась у подроста в не разреженной секции (таблица 30).

На второй год все дозы азота усилили выделение корнями  $\text{CO}_2$ . В этот год дыхание корней подроста ели на удобренных площадках превышало дыхание корней контрольных растений на 17–78 % и значительно превосходило необходимый доверительный уровень. Как и в первый год, наиболее существенно дыхание корней возросло на удобренных площадках не разреженного насаждения, где превышало контроль на 67–78 %.

Таблица 30 - Влияние рубки и внесения азота на интенсивность дыхания корней подроста ели в 53-летнем березняке, мг CO<sub>2</sub>/(г·ч)

Интенсивность рубки, %	Контроль	N <sub>180</sub>			N <sub>270</sub>		
	M±m	M±m	tst	%	M±m	tst	%
0	0,41±0,01	0,68±0,01	6,4	167	0,73±0,01	3,6	178
50	0,66±0,02	0,79±0,03	2,7	120	0,84±0,03	3,3	127
70	0,71±0,04	0,83±0,02	2,4	117	0,88±0,01	3,3	124

На опытных площадках с интенсивностью рубки 70 %, дыхание корней после внесения удобрений также активизировалось. В июле при температуре +17,3 °С оно изменялось от 0,83 до 0,88 мг (на контроле 0,61 - 0,77 мг) и превышало показатели контроля на 17–24 %. На участке с 50 % изреживанием дыхание корней на удобренных площадках оставалось лишь на 5 % ниже показателей максимально разреженной секции (таблица 30).

В другой серии опытов, которая была заложена в 59-летнем березняке с промышленной рубкой, у ели были получены аналогичные закономерности. Уже в год внесения обе дозы азотного удобрения у подроста в не разреженном насаждении значительно усилили выделение корнями CO<sub>2</sub> (таблица 31). Под их влиянием интенсивность дыхания корней возросла в 1,4–1,7 раза.

Таблица 31 – Влияние постепенных рубок и внесения мочевины на дыхание мелких (числитель) и проводящих (знаменатель) корней подроста ели (мг CO<sub>2</sub>/(г·ч) в 59-летнем березняке

Интенсивность рубки, %	T, °С	Доза азота, кг на 1 га д.в.						
		0	180			270		
		M±m	M±m	tst	%	M±m	tst	%
Контроль	18,2	<u>0,71±0,12</u>	<u>0,99±0,09</u>	<u>3,4</u>	<u>139</u>	<u>1,12±0,17</u>	<u>3,6</u>	<u>158</u>
		0,39±0,05	0,58±0,07	3,7	149	0,66±0,06	4,4	169
52	20,6	<u>1,08±0,13</u>	<u>1,39±0,14</u>	<u>2,9</u>	<u>129</u>	<u>1,46±0,18</u>	<u>3,3</u>	<u>136</u>
		0,67±0,03	0,80±0,06	3,1	119	0,89±0,13	3,5	133

Как показали исследования, наиболее существенное действие на дыхание корней оказала доза азота в 270 кг/га, а не доза в 180 кг/га, как это первоначально предполагалось по аналогии с предыдущим опытом. Возможно, что снятию негативного действия на корни повышенной дозы удобрения способствовали частые интенсивные дожди, начавшиеся почти сразу после внесения удобрений в почву.

Дожди значимо промочили почву, обеспечив быстрое растворение удобрений и возможную миграцию их части за пределы корнеобитаемого слоя.

Разница средних значений дыхания корней между опытными и контрольными показателями оказалась достаточно высокой и по критерию Стьюдента для обоих вариантов превысила необходимый доверительный уровень ( $t_{\text{факт.}} = 2,9-3,7$ ). Внесение азота в почву на объекте с выборочной рубкой оказалось менее эффективными для подроста. На площадках этой секции корни удобренного подроста дышали лишь на 19–36 % интенсивнее, чем корни не удобренного подроста.

При действии комплексного фактора эффект оказался более значительным, чем при отдельном действии удобрений и рубки. Интенсивность дыхания корней у подроста на удобренных площадках разреженной секции превышала дыхание корней не удобренной и не прореженной секции в 1,9–2,3 раза. Наиболее вероятной причиной более высокого дыхания корней у подроста на площадках с удобрением и без проведения изреживания древостоя по сравнению выборочной рубкой могло явиться более активное поглощение корнями вносимого в почву удобрения.

А. Я. Орлов (Орлов и др., 1987) считает, что основной причиной высокого дыхания корней у ели в условиях затенения на тех участках, где был внесен азот, является ослабление корневой конкуренции этим элементом, и более активное поглощение его корнями из почвы, чем на осветлённых участках. По наблюдениям В. В. Бозрикова (1968), Н.А. Баневой (1990) и А. Я. Орлова (1987) не осветлённая ель в хвое и корнях накапливает больше вносимого в почву азота, чем ель после выборочных рубок. Снижение концентрации азота в корнях у не осветленной ели происходит значительно медленнее. В то же время дополнительные концентрации элемента, накапливаемые в органах растений после внесения в почву удобрений, при недостатке света слабо влияют на общий рост самих растений. Поэтому указанными ранее авторами делается вывод о неполном использовании растениями азота в условиях недостаточной освещенности.

Внесение повышенной дозы азота ( $N_{270}$ ) в изреженную секцию привело к нарушению работы корней и сокращению выделения ими  $CO_2$ . Эта доза азота у елового подроста вызвала также снижение интенсивности фотосинтеза. О депрес-

сии фотосинтеза после подкормки растений повышенными дозами азота имеются сведения у И.А. Тарчевского (1977), Келломаки (Kellomaki et al., 1982), А. К. Романовой (Romanova et al., 1986). В. Н. Коновалова и Л. В. Зарубиной (2011) Ими указываются примеры нарушения дыхания корней и фотосинтеза у хвойных при избыточном минеральном питании.

Азотные удобрения приводят к усиленному росту деревьев основного полога, поэтому временное ослабление конкуренции между компонентами насаждения за почвенное питание после внесения в древостой удобрений, одновременно приводит к усилению конкуренции за солнечную энергию. Результатом такой конкуренции является ослабление действия удобрений на рост древесных растений (Орлов и др., 1987).

Активизация дыхания корней у хвойного подроста под действием удобрений подтверждена также более ранними нашими исследованиями в сосняках лишайниковых и ельниках зеленомошных Крайнего Севера. В сосняках лишайниковых корни подроста сосны на второй год наиболее интенсивно дышали на тех площадках, где было внесено 180 и 240 кг/га азота. Дыхание корней опытных растений превышало дыхание корней контрольных растений в 1,3–1,6 раза (Коновалов, Листов, 1989).

Дальнейшие исследования в лесу по оттоку показали, что активизация дыхания корней удобрённых растений обуславливается интенсивно притекающими в корни ассимилятами (Коновалов, Листов, 1989; Коновалов, Зарубина, 2011). Подобная стимуляция дыхания корней была обнаружена также в растворах питательных солей, в которые помещались корни растений (Зайцева, 1964, 1965; Строгонова, 1968; Курсанов, 1976; Veen, 1981; Varneix et al, 1984; Головки, 1999).

Интенсивность дыхания мелких корней диаметром до 1,5 мм оказалась более высокой, чем проводящих, что может быть объяснено различной активностью разных зон корня. Наиболее интенсивное поглощение питательных элементов в зоне корневых волосков достаточно хорошо коррелирует с очень активно протекающим здесь дыханием и связано с активной деятельностью фермента цитохромоксидазы (Обручева, 1964).

Внесение удобрений позволяет повышать энергетическую активность корней



у подростка ели. Активизация дыхания корней у опытных растений является, прежде всего, результатом лучшего обеспечения их ассимилятами. Как показал анализ данных по оттоку, количество притекающих ассимилятов в корни подростка на площадках с удобрениями ( $N_{180}$  и  $N_{270}$ ) было на 32–65 % больше, чем на контроле (Коновалов, Зарубина, 2005, 2011).

Г. А. Зайцева (1965), анализируя результаты своих опытов, также пришла к выводу, что причиной, вызывающей падение интенсивности дыхания корней у растений при недостатке питательных солей, является слабое обеспечение их дыхательным субстратом (углеводами). Слабое обеспечение углеводами приводит к подавлению гликолиза и цикла Кребса.

Опыты в насаждениях с разной интенсивностью освещения показали, что после внесения удобрений дыхание корней значительно активизируется в условиях слабого освещения. По литературным данным (Орлов и др., 1987; Банева, 1990) усиление дыхания корней при дефиците света обуславливается снижением корневой конкуренции за азот и более активным поглощением этого элемента корнями. Однако, несмотря на накопление азота в корнях и хвое, существенной активизации ростовых процессов у подростка ели в условиях слабой освещенности все же не происходит.

Исследования корневых систем в насаждениях, где был внесен азот, позволили М. А. Абражко (1977, 1986) высказать мнение, что азотные удобрения существенно увеличивают массу корней растений, особенно тонкой физиологически наиболее активной фракции. В исследованиях Гоута и Филипсона (Goutts, Philipson, 1980) исключение любого элемента из питательного раствора, приводило к падению массы корней. Усиление дыхания корней под влиянием минеральных солей отмечено и у ряда травянистых растений (Курсанов, Вискребенцева, 1960, 1967; Зайцева, 1964, 1965; Карпов, 1969; Курсанов, 1976; Строгонова, 1968). В свою очередь активизация дыхательного метаболизма после внесения удобрений, должна была вызывать усиление и ряда других функций корней, таких как поглощающая, проводящая, синтетическая, и в целом вести к интенсификации физиолого-биохимической деятельности во всем дереве.

Известно, что повышенные дозы питательных элементов, как и их недоста-

ток, в первый год способны подавлять энергетическую активность корней, вызывать гибель мелких физиологически активных корешков и приводить к снижению интенсивности физиологических процессов в надземных частях растений. Как показали исследования, в год внесения удобрений количество выделяемого  $\text{CO}_2$  корнями при их дыхании было ниже у подростка на площадках с  $\text{N}_{270}$  на 11–13%, чем на контрольных площадках.

На негативное действие избыточных доз минеральных солей имеются указания ряда авторов (Kellomaki, Seppala., 1982; Romanova, 1987; Kaunisto, 1971, 1987). Так, по данным Д.П. Викторова (1958) в условиях его опыта дыхание корней у сеянцев береста на удобренной почве в начале опыта (8 августа) составляло 71–79 % от контроля, а через месяц (12 сентября) уже 100–109%.

Уменьшение выделения  $\text{CO}_2$  корнями сразу после внесения повышенных доз удобрений отмечено было также у сосны (Чернобровкина, 1994, 1999) и пшеницы (Ястребов, 1956). И.В. Ионин (1973), наблюдая за ростом культур сосны на болотах, отмечал снижение их приживаемости после внесения избыточных количеств удобрений. Подобные нарушения в дыхательном метаболизме прослеживаются у подростка и травянистых растений тогда, когда они развиваются под пологом материнского древостоя в условиях жесткой корневой конкуренции при недостатке света (Карпов, 1956, 1962, 1983; Титов, 1971; Коновалов и др., 1994). Безусловно, эти факты необходимо учитывать при разработке концепсии по мелиорации лесных фитоценозов с целью повышения их продуктивности.

Известно, что корни являются местом выработки многих активных соединений, в том числе и ряда цитокининов (Chen et al, 1985; Меняйло, 1987; Кулаева, 1964), которые, транспортируясь вверх по стеблю, способны изменить регуляцию метаболических процессов в надземных частях растений (Романов, 1990). Следовательно, повышение жизнедеятельности корней в березняках путем изреживания листового полога и последующего внесения необходимых количеств минеральных удобрений является важным условием в активизации физиологических процессов и ростовой активности у подростка в ухоженных постепенными рубками мелколиственных лесах.

В опытах состояние светового режима при одновременном внесении минеральных удобрений, способствовало значительному усилению дыхания корней у подроста ели. Причем оба фактора, действующие независимо друг от друга, приводили, примерно, к равному эффекту.

Интенсивность дыхания корней на контроле в 59-летнем березняке при температуре 18,2 °С составляла  $0,71 \pm 0,04$  (мг  $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$ ), на секции с рубкой  $1,08 \pm 0,13$ , на площадках с внесением удобрений  $1,39 \pm 0,14$  ( $\text{N}_{180}$ ) и (с  $\text{N}_{270}$ )  $1,46 \pm 0,18$  (мг  $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$ ) соответственно. Расчеты показали о дополнительном увеличении дыхания корней подроста в варианте с  $\text{N}_{180}$  за счет выборочной рубки до 54 %, за счет удобрения 46 %, в варианте с  $\text{N}_{270}$  соответственно 49 и 51 %. В естественном без рубок насаждении доза  $\text{N}_{180}$  повысила дыхание корней на 39 %, а доза  $\text{N}_{270}$  на 57 %.

Из литературных источников известно, что исключение из питательной смеси азота у растений наряду с нарушением дыхания корней вызывает глубокие изменения в общем обмене веществ. Затрагивается взаимосвязь между корнями и надземными органами, углеродным и азотным обменами, нарушается работа клеточных ферментов (Цельникер, 1978; Пешкова, 1991, Андреева и др., 1992).

*В целом*, исходя из выполненного исследования, наиболее эффективным пределом изреживания листовного полога, позволяющем подросту наиболее эффективно использовать вносимые азотные удобрения, является интенсивность рубки 50 % по запасу до полноты древостоя 0,5. Дальнейшее изреживание верхнего полога до полноты 0,2 не способствует усилению дыхания корней и не ведет к повышению эффективности вносимых азотных удобрений.

Наиболее эффективной дозой азота, которую необходимо использовать для подкормки подроста ели после проведения выборочной (постепенной) рубки, является доза 180 кг/га.

## 6.2. Водный режим ели

Общеизвестна взаимосвязь водного режима растений с такими важнейшими физиологическими процессами как ростом, фотосинтезом, дыханием, транспортом электронов и многими другими процессами (Лир и др., 1974; Лархер, 1978; Тарчевский, 1978; Алексеев, Гусев, 1957; Гусев, 1968; Lomsky, 1985; Моргун, Должиков, 1991 и др.). В разных экологических условиях водный режим растений складывается неоднозначно. Удобрения, изменяя гидратацию плазменных коллоидов, влияют на состояние и количество воды в листе (Алексеев, Гусев, 1957; Гусев, 1966).

Внесение минеральных удобрений в березняке (участок 2) значительно активизировало поглощение корнями воды из почвы (таблица 32). Это привело к повышению оводненности хвои. Уже в год внесения удобрений в июле влажность молодой хвои у подроста на удобренных площадках была на 2–3 % выше влажности контрольной хвои и изменялась от 64,5 до 65,2 % против 61,7 до 63,4 % на контроле.

Влажность хвои второго года вегетации у подроста также была несколько выше влажности контрольной. После внесения удобрений несколько больше возросла влажность хвои на удобренных и пройденных рубками участках - на 1,7–2,8 % против 1,6–1,8 % в насаждении.

Известно, что физиологические процессы в листе могут нормально протекать лишь при сравнительно небольшом (не более 14 %) водном дефиците (Лир и др., 1974). И.А. Тарчевский (1977) отмечает, что для фотосинтеза оптимальным является не полное насыщение тканей водой, а небольшой водный дефицит от 5 до 20 % от полного насыщения.

На Севере в древостоях черничного типа водный дефицит у ели может достигать 17 % (Сенькина, 2001, 2009). Максимальные значения водного дефицита у подроста и тонкомера ели на северотаежных вырубках в отдельные дни достигают 27,5 %, которые обычно сопровождаются депрессией транспирации в полуденные часы и нарушением фотосинтетической деятельности (Гордеева, Веретенников, 1976).

Таблица 32– Влияние азотного удобрения и постепенной рубки на влажность и водный дефицит хвои подроста ели в 59-летнем березняке

Возраст хвои, лет	Контрольная секция					Опытная секция с рубкой 52 %				
	доза азота, кг д.в.									
	0		180			0		180		
	M±m	%	M±m	%	t <sub>st</sub>	M±m	%	M±m	%	t <sub>st</sub>
Влажность хвои, %										
1	63,4±0,2	100	65,2±0,6	103	3,0	61,7±0,1	100	64,5±0,1	105	3,7
2	58,5±0,1	100	60,1±0,4	103	4,6	56,8±0,1	100	58,5±0,1	103	3,4
Водный дефицит хвои, %										
1	4,3±0,1	100	3,6±0,1	83	4,1	3,6±0,2	100	3,1±0,1	86	2,4
2	4,3±0,1	100	3,5±0,1	81	3,8	3,6±0,1	100	3,5±0,1	97	0,2

Исследованием выявлено, что у подроста ели в 59-летнем березняке водный дефицит небольшой и в июле в 1-2-летней хвое не превышает 4,6 %. Поэтому можно полагать, что обнаруженный у подроста ели в березняках черничных условий местопроизрастания с рубкой и без нее водный дефицит не может отрицательно сказаться на ходе физиологических процессов.

Азотные удобрения, увеличивая содержание воды в листе, приводят к небольшому ослаблению водного дефицита. Под их влиянием не до насыщенность хвои водой у подроста ели уменьшилась лишь на 0,4-0,8 %. Рубка березы и осины по верховому методу существенного влияния на действие удобрений в этом плане не оказала. Лишь в хвое текущего года на секции, где было вырублено 70 % запаса, наблюдалась небольшая тенденция к его сокращению под действием азота.

Улучшение условий минерального питания после внесения удобрений у ели привело к изменению интенсивности транспирации. Уже в первый год, несмотря на увеличение содержания воды в хвое, интенсивность транспирации у подроста на удобренных площадках заметно понизилась и по отношению к контролю и на не разреженной секции составляла 85–88 %. На второй год опытные растения также продолжали транспирацию значительно слабее контрольного подроста (таблица 33). Снижение транспирации под действием азота раньше отмечалось также у сеянцев ели (Lomsky, 1985).

Таблица 33 - Влияние мочевины на интенсивность транспирации подроста ели (мг H<sub>2</sub>O/(г·ч) после постепенной рубки в 59-летнем березняке

Категория подроста	Древостой					Интенсивность рубки 52 %				
	доза азота, кг на 1 га д.в.									
	0		N <sub>180</sub>			0		N <sub>180</sub>		
	M±m	%	M±m	%	t <sub>st</sub>	M±m	%	M±m	%	t <sub>st</sub>
Средний	137±6	100	121±3	88	2,6	297±6	100	263±6	89	6,5
Мелкий	158±4	100	135±5	85	4,6	330±5	100	305±4	92	4,0

В. И. Абражко (1973) отмечает, что интенсивность транспирации у древесных пород определяется комплексом одновременно действующих факторов фитосреды, важнейшими из которых является солнечная радиация и условия минерального питания. При верховом методе рубки березы выраженность действия каждого из изучаемых факторов (рубка, удобрения) на транспирацию существенно меняется. Наибольшее влияние на усиление транспирации у подроста в березняках оказывает режим солнечной радиации (таблица 33). Азот у подроста вызвал снижение интенсивности транспирации, но в значительно меньшей степени, чем ее повышение под действием светового режима. Так, под действием рубки интенсивность транспирации в среднем повысилась в 2 раза, а под влиянием внесения азота транспирация понизилась лишь на 8–15 %.

Увеличение дозы удобрения со 180 до 270 кг/га существенных изменений в интенсивности транспирации у подроста не вызвала. В варианте с N<sub>270</sub> транспирация по отношению к варианту N<sub>180</sub> уменьшилась на 9 %. В то же время абсолютные величины интенсивности транспирации подроста на удобренных площадках с изреживанием древостоя оказались существенно выше (более чем в 2 раза), чем у подроста на удобренных площадках без проведения постепенных рубок.

Оценивая действие комплексного фактора (рубка + азот) можно отметить, что постепенная рубка усилила интенсивность транспирации по отношению к контролю в 2,2 раза, а азот сократил ее на 16–25 %. Возраст подроста существенного влияния на комплексный уход не оказал.

В другой серии опытов (участок 1), в ходе которой в 53-летнем березняке у подроста ели изучалось действие комплексного фактора (разных доз минерального азота - N<sub>180</sub> и N<sub>270</sub> по фону разной интенсивности рубки) на скорость транспирации,

были получены аналогичные результаты (таблица 34). В данных условиях местопрорастания внесение минерального азота у подростка также привело к снижению интенсивности транспирации.

Таблица 34 - Влияние постепенной рубки и азота на транспирацию подростка ели в 53-летнем березняке (мг  $H_2O/(г \cdot ч)$  свежей хвои)

Интенсивность рубки, %	Возраст хвои					
	текущего года			однолетней		
	доза азота, кг д.в на 1 га.					
	0	180	270	0	180	270
Контроль	181±12	172±15	153±13	161±9	132±7	123±13
35	183±9	177±13	142±11	186±8	147±6	142±12
50	203±12	180±11	169±14	189±16	166±10	159±17
70	251±18	233±10	179±11	243±19	230±14	219±11

Наибольшее снижение произошло под влиянием максимальной дозы азота ( $N_{270}$ ). На ее площадках интенсивность транспирации на не прореженной секции уменьшилась по отношению к контролю на 16–24 %, под действием дозы  $N_{180}$  – на 9–18 % и в среднем за вегетационный период соответственно составляла  $161 \pm 9$  и  $132 \pm 7$  мг  $H_2O/(г \cdot ч)$  свежей хвои.

В целом, результаты исследования показывают, что внесение минерального азота активизирует деятельность корневых систем подростка ели. Эта активизация, в свою очередь, приводит к усилению водопоглощения корнями и повышению водонасыщенности хвои. Оказывая слабое влияние на водный дефицит, азот в то же время существенно снижает скорость водоотдачи подростом, повышая тем самым эффективность транспирации при формировании прироста.

Известно, что минеральные соли, накапливаясь в клетке, способны увеличивать силы притяжения и адсорбировать на себе молекулы воды и тем самым повышать влажность органов (Алексеев, Гусев, 1957; Гусев, Самуилов, 1968). По данным Г. К. Всеволожской (1959, 1962, 1963) причиной снижения интенсивности водоотдачи у древесных растений после внесения в почву удобрений является усиленное накопление в листьях осмотически активных веществ (сахаров и белковых веществ), которые, адсорбируя воду, удерживают ее от испарения.

Постепенные рубки, повышая под пологом тепловой режим среды и солнечной

радиации, значительно усиливают процесс водоотдачи у подростка и тем самым несколько понижают водонасыщенность ассимиляционного аппарата. Напротив, внесение в изреженные березовые насаждения азота приводит к повышению влагонасыщенности хвои у подростка ели и одновременно снижаются транспирационные расходы.

Увеличение влажности хвои и одновременно снижение интенсивности транспирации у древесных растений под влиянием минеральных солей в своих исследованиях отмечали другие исследователи (Всеволожская и др., 1959, 1962, 1963; Казимиров и др., 1972, 1977; Новицкая, Чикина, 1980; Коновалов, Зарубина, 2011; Коновалов, 2012 и др.). В.В. Сарнацкий (2009), изучая влияние комплексных уходов в ельниках Белоруссии, пришел к выводу, что рубки ухода и комплексный уход за трехлетний период их действия обуславливают достоверное снижение влажности хвои ели в ельнике мшистом и ельнике черничном, увеличивая одновременно ее весовые показатели. Внесение одних минеральных удобрений без рубок, по мнению автора, не оказывает существенного влияния на влажность хвои ели, но увеличивает ее массу по мере увеличения дозы вносимых удобрений.

При этом автор поясняет, что противоречивые выводы, получаемые разными авторами по данному вопросу, можно объяснить тем, что изменения, происходящие в листовом аппарате за счет лесохозяйственных мероприятий, находятся в зависимости от состава древостоев, возраста и полноты насаждения, возраста хвои, почвенно-гидрологических условий.

### **6.3 Сезонная динамика пигментов в хвое ели**

Изучению состояния пигментной системы у древесных растений под влиянием химической мелиорации посвящено значительное число публикаций. Концентрация пигментов в листе часто используется в качестве чувствительного показателя реакции



растительного организма на факторы внешней среды, степень адаптации к новым экологическим условиям.

Для лесоводов особый интерес представляет реакция пигментного фонда у подроста на действие комплексного фактора – рубок и азотных удобрений, степень его сезонной изменчивости при действии каждого из этих факторов. В березняках Севера эта проблема до последнего времени остается нерешенной и слабо изученной.

Исследования выполнены по оценке внесения в 53-летний березняк азотного удобрения в виде мочевины. У подпологовой ели существенно усилился биосинтез хлорофилла и каротиноидных пигментов, что привело к их накоплению в хвое. Уже в первый год концентрация пигментов в молодой хвое на удобренных площадках существенно возросла и значительно превысила их содержание у не удобренного подроста. В летние месяцы в хвое удобренных растений накапливалось на 32-36 % больше пигментов, чем в хвое контрольных растений.

В начале до почечного развития (июнь) молодая хвоя проявляла еще слабую реакцию на удобрения. Так, к 20 июня в одном грамме молодой хвои контрольных растений содержалось 212 мкг хлорофилла и 53 мкг каротиноидов, у удобренных азотом, 223 и 60 мкг соответственно (рисунок 12). Одной из причин повышения концентрации пигментов явилось, прежде всего, усиление под действием азота синтетической деятельности корней, как органа с участием которого образуется значительная часть пигментов (Рубин, Германова, 1956, 1959; Гавриленко, Рубин, 1963, 1964).

Из научной литературы (Бозриков, 1968; Орлов и др., 1987; Банева, 1990) известно, что внесение в лесные насаждения азотных удобрений у подроста ели приводит к значительному накоплению их в корнях и хвое. Однако накопленный азот, по мнению авторов, растениями при недостатке света в метаболических процессах не используется.

Наблюдаемое в опыте слабое увеличение концентрации пигментов у опытных растений под влиянием азота в не разреженном березняке, может свидетельствовать о значительном недостатке для растений световой энергии в этих условиях. Определенная часть поглощенного корнями азота и при недостатке световой энергии все же вовлекается растением в обменные процессы, но не в таких больших количествах, как

это может произойти в условиях повышенной освещенности.

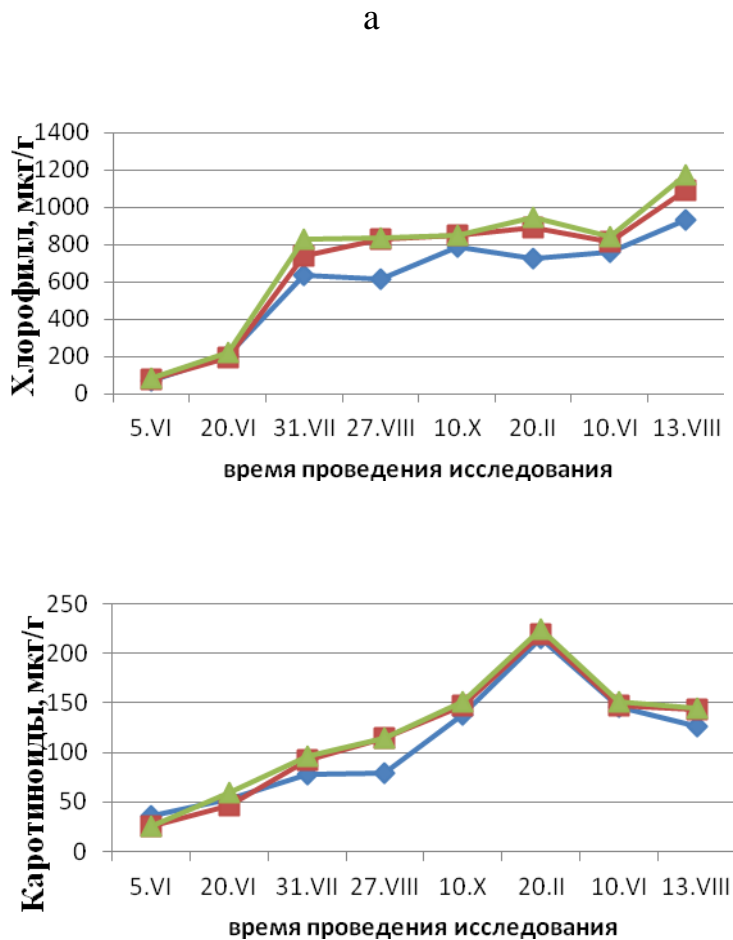


Рис. 12. Влияние внесения мочевины на динамику накопления пигментов в молодой хвое подроста ели на контрольной без рубки секции: а- концентрация хлорофилла, б- концентрация суммы каротиноидных пигментов:

■ контроль, ■ N<sub>180</sub> ■ N<sub>270</sub>

526– 603 мкг и на 36–39 мкг соответственно. И в дальнейшем хвоя удобренного подроста постоянно продолжала оставаться обогащенной этими пигментами.

В августе в результате похолодания темпы накопления пигментов у контрольного и опытного подроста несколько замедлились. Однако затем в связи с последующим потеплением синтез пигментов вновь возобновился. К 27 августа сумма зеленых пигментов в хвое текущего года на контроле и опытных площадках (N<sub>180</sub> и N<sub>270</sub>) составляла: 614±13, 827±16 и 833±17 мкг/г свежей хвои соответственно. Статистическая обработка данных показала, что в этот период различия между опыт-

Рассматривая сезонную динамику накопления пигментов у подроста, можно отметить, что в начальный период не почечного развития молодая хвоя удобренных растений содержала такое же количество пигментов, как и хвоя контрольных особей (72–84 мкг хлорофилла и 26–28 мкг каротиноидов).

Активное накопление пигментов в хвое удобренных растений началось лишь после завершения видимого роста молодых побегов. Так, за период с 20 июня по 31 июля концентрация хлорофилла в развивающейся хвое у подроста на контрольной площадке увеличилась на 438 мкг, каротиноидов на 32 мкг, а за этот же период у подроста на площадках с азотным удобрением на

ными и контрольными растениями существенны и на уровне значимости вполне достоверны ( $t_{\text{факт}} = 7,6$  и  $6,9$ ).

При наступлении теплой с осенним листопадом погоды накопление пигментов у подростка в березняке вновь в сентябре возобновилось, но темпы их накопления были довольно слабыми. В этот период особенно активно пигменты накапливались у не удобренного подростка. В результате за период с 27 августа по 10 октября содержание хлорофилла у контрольных растений дополнительно возросло на 29 %, у опытных с азотом растений лишь на 3 %, каротиноидных пигментов на 66 и 23 % соответственно. К 10 октября в молодой хвое удобренного подростка хлорофилла содержалось лишь на 8 %, а каротиноидов на 13 % больше, чем в такой же хвое контрольных растений. В зимние месяцы концентрация хлорофилла у удобренного елового подростка продолжала сохраняться на достаточно высоком уровне и падения его содержания во время зимних холодов не происходило, как это ранее нами наблюдалось у деревьев ели (Коновалов, 1988).

Содержание каротиноидных пигментов у контрольных и опытных растений в не изреженной секции березняка максимальных значений достигало зимой. Особенно активно пигменты начали накапливаться с наступлением осеннего похолодания. Среднесуточная температура воздуха в это время снизилась до  $+5...+8$  °С. Так, за период с 27 ноября по 2 февраля концентрация каротиноидов в хвое контрольного подростка возросла со 138 до 216 мкг, у удобренного – со 148 до 224 мкг или за этот период на 57 %. Ранее аналогичная динамика сезонного накопления зеленых и желтых пигментов у подростка ели после внесения удобрений была выявлена в ельниках черничных на Крайнем Севере в условиях о/п «Зубово» (Коновалов, 1988, 1991). Причем падения концентрации хлорофилла в январе-марте у подростка здесь мы также не наблюдали.

У деревьев ели в зимние месяцы в варианте с повышенной дозой азота ( $N_{270}$ ) отмечалось значительное сокращение в хвое концентрации хлорофилла, что расценивалось нами как результат его деградации, обусловленный совместным негативным действием на ассимиляционный аппарат высокой солнечной инсоляции и сильных морозов. Такие указания на возможные разрушения хлорофилла в холод-

ное время года имеются и в литературе (Oguist et al., 1978, 2003; Ходасевич, 1982; Dieter, 1983).

Следует отметить, что в первый год специфическое действие разных доз азота на синтезе пигментов в хвое еще не проявилось. В этот период обе дозы азота ( $N_{180}$  и  $N_{270}$ ) действовали, примерно, одинаково. Так, в июне молодая хвоя подроста в варианте  $N_{270}$  содержала зеленых пигментов на 5 % больше, чем такая же хвоя в варианте с  $N_{180}$ . В июле эти различия несколько (12 %) возросли в пользу повышенной дозы азота. К 31 июля концентрация хлорофилла в хвое контрольных растений (в расчете на 1 г свежей массы) составляли 635, а на площадках с  $N_{180}$  и  $N_{270}$  соответственно 738 и 826 мкг.

Во время следующего вегетационного периода хвоя ели на площадках с мочевиной по количеству накопленных пигментов также существенно отличалась от хвои не удобренных растений. Так, к 13 августа сумма зеленых пигментов у подроста в хвое прошлого года на контрольной и опытных площадках ( $N_{180}$  и  $N_{270}$ ) составляла  $932 \pm 9$ ,  $1093 \pm 14$  и  $1175 \pm 19$  мкг/г соответственно (достоверность различий средних значений с контролем  $t_{\text{факт}} = 8,6$  и  $11,4$ ), сумма каротиноидных пигментов –  $126 \pm 3$ ,  $144 \pm 5$ ,  $145 \pm 4$  мкг соответственно. В целом в течение второго вегетационного периода содержание пигментов после небольшого падения их концентрации в мае-июне у подроста к концу сезона на контроле еще увеличилось на 29 %, у опытных растений ( $N_{180}$  и  $N_{270}$ ) – на 34 и 39 % соответственно. Эти данные свидетельствуют о том, что формирование внутренней структуры нового ассимиляционного аппарата у подроста ели в березняках продолжается и в течение второго вегетационного периода вне зависимости от условий его корневого питания.

Удобрения положительно сказались также на концентрации пигментов в хвое, формирование которой происходило еще до внесения удобрений, а также в хвое, возникшей уже после поступления мочевины в почву. В августе концентрация хлорофилла хвое, образовавшейся за год до внесения удобрений, превышала его концентрацию у контрольных растений на 9–17 %, каротиноидов на 6–11 %, а в хвое, возникшей на следующий год после внесения удобрений, соответственно на 40–75 % и на 19–41 % при сохранении максимальной разницы между контролем и площадками  $N_{270}$ . Наблю-

даемое увеличение концентрации пигментов в старой хвое под влиянием минерального азота, в определенной мере может свидетельствовать о ее омоложении под влиянием азота и об активизации в ней метаболических процессов.

Достоверно значимых различий в соотношениях между отдельными компонентами хлорофилла, между зелеными и каротиноидными пигментами азотные удобрения не вызвали. Отношения Хл.а / Хл.б у подростка на контрольных и удобренных азотом площадках в летний период составляло 2,3-2,5, в осенне-зимние месяцы 2,6 - 2,8, отношение зеленых пигментов к желтым соответственно 7,0-7,4 и 4,1-4,3.

Исследования в 59-летнем березняке черничном показали, что улучшение почвенного питания после внесения минерального азота, у подростка ели привело к накоплению пигментов и в его хвое. В молодой хвое контрольных растений 30 августа содержалось 487 мкг хлорофилла и 94 мкг каротиноидов, а в хвое опытных ( $N_{180}$  и  $N_{270}$ ) растений 548-608 и 91-109 мкг соответственно.

У опытного подростка концентрация пигментов в летний период была постоянно на 13-24 % больше, чем у контрол С наступлением листопада и увеличением под пологом освещенности, содержание пигментов у подростка, несмотря даже на прохладную в этот период погоду, продолжило возрастать. концентрации зеленых пигментов в молодой хвое увеличилась на контроле и у опытных растений ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) с 30 августа по 14 ноября дополнительно еще на 16 и на 17-21 %. Доля зеленых пигментов составляла соответственно 564 и 607-677 мкг, а содержание каротиноидов возросло на 32 % и 25-28 % (рисунок 13).

В зимние месяцы накопление зеленых пигментов у подростка под влиянием дозы  $N_{180}$  несколько продолжилось. Доза  $N_{270}$  в этот период ингибировала синтез хлорофилла и привела к снижению его концентрации в хвое. Содержание каротиноидов, напротив, существенно возросло. В хвое опытных растений к 26 февраля содержалось 768 мкг хлорофилла и 210 мкг каротиноидов, в хвое контрольных 756 и 157 мкг соответственно. Подобное падение концентрации хлорофилла

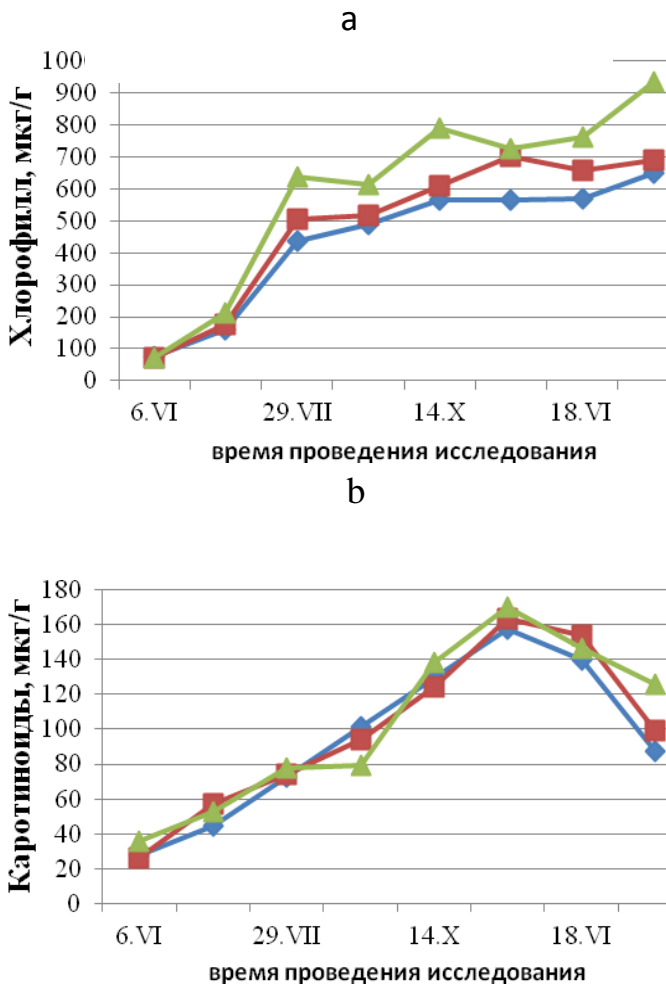


Рис.13. Влияние азота мочевины на сезонную динамику накопления пигментов в формирующейся хвое подростка ели в 59-летнем березняке на контрольной секции:

а- концентрация хлорофилла; б- концентрация каротиноидных пигментов

■ контроль ■ N<sub>180</sub> ■ N<sub>270</sub>

в зимний период под влиянием повышенной дозы азота наблюдалось также у молодой сосны (Коновалов, Листов, 1985).

В течение второго года количество хлорофилла в опытной хвое контрольных растений дополнительно увеличилось на 15 %, а у удобренных – на 13 %. Концентрация каротиноидных пигментов в опытной (прошлоголетней) хвое на второй год в начале сентября у всех растений оказалась, примерно, такой же, как и в конце августа предыдущего года. Отношения Хл.а / Хл.б у подростка на контрольных и удобренных азотом площадках в летний период составляло 2,3-2,7, в осенне-зимние месяцы 2,2-2,5, отношение зеленых пигментов к желтым соответственно 4,9–6,8 и 3,6–4,5.

Опыты показали, что у подростка ели в двухярусных березово-еловых насаждениях азотные удобрения существенно повышают содержание фотосинтетических пигментов. Однако они слабо влияют на их сезонную ритмику. Азот лишь усиливает ритмы, связанные с накоплением хлорофилла и каротиноидных пигментов.

Повышение дополнительного количества пигментов у опытных растений происходит в те же месяцы и отрезки времени, когда и у контрольных растений имеет место усиление их синтеза. В периоды, когда накопление пигментов у контрольных

растений ослабевает, положительное действие азота на этот процесс у опытных растений также снижается. Однако общее содержание пигментов у подростка, удобренного разными дозами азота, все же остается значительно выше, чем у контрольных растений.

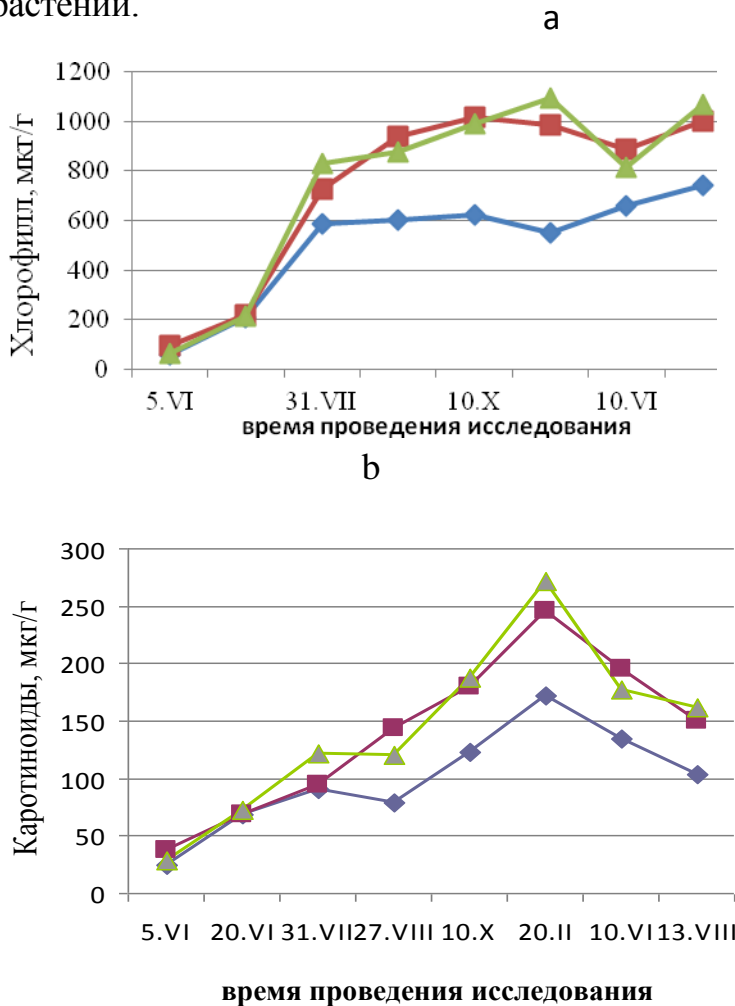


Рис. 14. Влияние азота на сезонную динамику накопления пигментов у подростка ели в 53-летнем березняке на секции с максимальной интенсивностью рубки (70%):

а- концентрация хлорофилла;

б- концентрация каротиноидных пигментов

■ контроль, ■ N<sub>180</sub> ■ N<sub>270</sub>

Выборка части листового запаса (береза и осина) в пределах 30, 50 и 70 % существенно увеличило количество поступающего под полог древостоя тепла и солнечной радиации (Зарубина, 2004). Увеличение освещенности

древостоя привело к нежизнеспособности в хвое сохранившихся секций. На максимальной секции концентрация хлорофилла в среднем уменьшилась на 9 %, каротиноидных пигментов на 9 % (рисунок 14).

Внесение в изреженный древостой разных доз азота (N<sub>180</sub> и N<sub>270</sub>) у подростка ели положительно сказалось на синтезе обеих групп пигментов. В течение двух лет хвоя удобренных елочек

содержала хлорофилла на 32–37 %, каротиноидов и на 26–32 % больше, чем хвоя не удобренных елочек.

Внесение в изреженный древостой разных доз азота (N<sub>180</sub> и N<sub>270</sub>) у подростка ели положительно сказалось на синтезе обеих групп пигментов. В течение двух лет хвоя удобренных елочек содержала хлорофилла на 32–37 %, каротиноидов и на

26–32 % больше, чем хвоя не удобренных елочек.

Достоверность разницы средних значений по содержанию хлорофилла и каротиноидных пигментов между опытными и контрольными растениями достаточно высокая и по критерию Стьюдента значительно превышает статистический уровень ( $t_{\text{факт}}=13,4$  и  $11,4$ ).

На секции с 50 %-ной выборкой запаса различия между средними значениями у контрольных и опытных растений по количеству накапливаемых хлорофилла и каротиноидных пигментов также были достоверны на уровне статистической значимости  $t_{\text{факт}}=10,0$  и  $8,6$  соответственно. Однако общая концентрация пигментов в хвое контрольных и удобренных растений на данной секции оставалась все же несколько выше (на 6-11 %), чем на аналогичных площадках секции с максимальной интенсивностью рубкой (70 %).

При сопоставлении эффективности действия отдельных доз азота на пигментный аппарат ели на секциях с разной интенсивностью рубки и контрольной (рисунок 12 и 14) в их сезонном аспекте с необходимой долей вероятности не смогли выявить четкую закономерность в их действии на растения. При одних определениях (в одни сроки) больше всего хлорофилла и каротиноидных пигментов у подростка накапливалось на площадках с максимальной дозой удобрения ( $N_{270}$ ), при других – на площадках с одинарной дозой ( $N_{180}$ ). Однако в том и другом случаях хвоя удобренного подростка продолжала оставаться более обогащенной пигментами, чем хвоя контрольных растений.

Повышенная освещенность, обусловленная рубкой части березы и осины, а также наличие дополнительного источника минерального питания в виде разных доз азота, оказали неоднозначное действие на концентрацию пигментов у подростка и привели к противоположному эффекту, действуя в разных направлениях. Увеличение освещенности в результате постепенной рубки привело к снижению в хвое концентрации хлорофилла и каротиноидов, то внесение в изреженные насаждения мочевины способствовало их накоплению. В суммарном выражении при действии комплексного фактора содержание пигментов у подростка даже на максимально изреженной секции оказалось выше, чем в не ухоженном и не удобренном древостое.



В ноябре, во время осеннего максимума, концентрация зеленых пигментов у подростка на максимально изреженной секции была на 26 % ниже, чем в не ухоженном контроле. А на удобренных азотом площадках ( $N_{180}$  и  $N_{270}$ ) этой же секции она превышала показатели контроля (с рубкой, но без удобрений) на 32 и 37 % соответственно.

В целом постепенные рубки и азот в комплексе на данной секции повысили содержание хлорофилла на 11%. На секции с изреживанием запаса до 50 % действие комплексного фактора оказалось менее значимым.

Частичная выборка лиственных пород понизила содержание хлорофилла на 12 %, а внесение азота в дозе 180 кг/га повысило в молодой хвое на 17 % содержание хлорофилла. На данной секции общий положительный результат комплексного ухода составил около 5 %.

В исследуемых березово-еловых насаждениях азот оказал более сильное действие на концентрацию пигментов у подростка ели, чем рубка части лиственных пород. На площадках с комплексными уходами (рубка + азот) содержание хлорофилла и каротиноидных пигментов у подростка оказалось выше, чем у подростка на площадках не ухоженного и не удобренного насаждения.

Эффективность действия азота на пигментный аппарат ели в изреженной секции березняка оказалась более значительной, чем его действие в контрольном не ухоженном насаждении (рисунок 12 и 13).

Внесение азотных удобрений в 59-летний березняк на участке промышленной рубки, привело у подростка ели к аналогичному эффекту. Наименьшее количество зеленых и желтых пигментов в течение вегетационного периода молодая и однолетняя хвоя подростка содержали (рисунок 15) на участке с рубкой от 412 мкг до 446 мкг хлорофилла и от 108 до 84 мкг каротиноидов на 1 г свежей массы. Внесение азота способствовало синтезу обеих групп пигментов, но более заметно хлорофилла.

В сезонном аспекте в июле азот способствовал синтезу пигментов больше в не изреженной секции, а в августе на участке с рубкой. Если в июле содержание хлорофилла в молодой хвое у подростка на удобренной площадке контрольной секции увеличилось на 36 %, а на прореженной – на 22 %, то в августе соответственно на 18 % и на 35 %.

В синтезе каротиноидов наблюдалась аналогичная хлорофиллу сезонная закономерность. В июле больше всего этих пигментов в молодой хвое подроста накапливалось на удобренных площадках не разреженной секции, в августе – на площадках секции с рубкой. В двухлетней хвое в оба срока азот в большей мере способствовал синтезу хлорофилла на секции с рубкой, чем на контрольном не ухоженном участке соответственно на 20 и 5 % в июле и на 35 и 11 % в августе. В сезонной динамике накопления хлорофилла и каротиноидных пигментов у ели в 59-летнем березняке азот существенных изменений не вызвал.

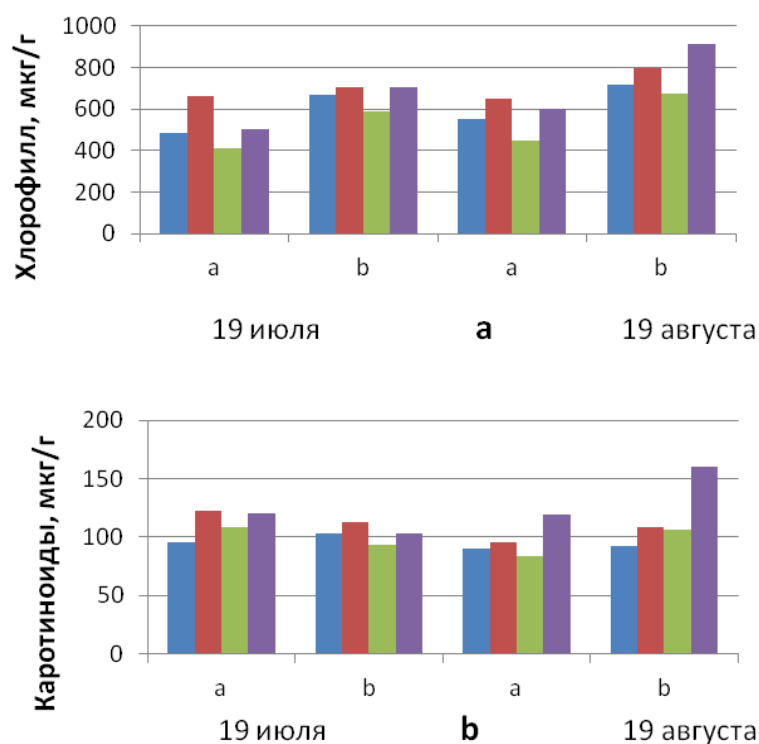


Рис. 15. Влияние азота и постепенной рубки (52 %) на содержание пигментов у подроста ели в 59-летнем березняке: а - хвоя текущего года, б – хвоя однолетняя;

■ - контроль с рубкой (1), ■ контроль без рубки + N<sub>270</sub> (2), ■ контроль без рубки (3), ■ - постепенная рубка + N<sub>180</sub> (4)

В удобренном изреженном участке 59-летнего березняка на второй год в сентябре (9.IX) в двухлетней хвое подроста ели содержалось 759 мкг хлорофилла а и 234 мкг хлорофилла б. В среднем количество хлорофилла у удобренного подроста в изреженной секции в 1,5 раза превышало их содержание у не удобренного подроста и оставалось почти таким же, как у контрольного подроста в древостое без рубки.

Максимальное количество каротиноидных пигментов в хвое контрольных и опытных растений накапливалось в зимний период (26.II) (рисунок 16).

У подростка изреженной секции, удобренного азотом, их количество в хвое превышало разреженный, но не удобренный контроль на 43 %, а контроль без рубки и удобренный лишь на 7 %.

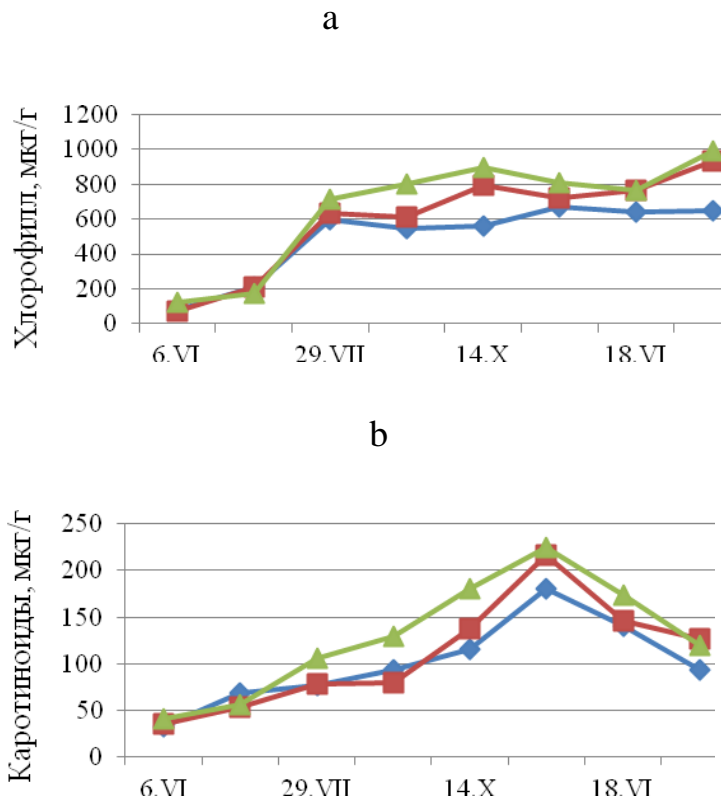


Рис. 16. Влияние азота и постепенной рубки на сезонную динамику хлорофилла (а) и каротиниоидов (б) в хвое подростка ели в 59-летнем березняке:

а- концентрация хлорофилла; б- концентрация каротиноидных пигментов

■ контроль 1- участок с рубкой, ■ контроль 2- участок без рубки и внесения удобрений. ▲ N<sub>180</sub>

В целом анализ результатов исследования свидетельствует о том, что улучшение корневого питания после внесения в двухярусные березово-еловые насаждения минерального азота приводит к интенсификации работы корней у подростка ели. Это влечет за собой усиление ряда других функций корневых систем, таких как поглощающая, проводящая, синтетическая и в целом способствует активизации накопления фотосинтетических пигментов в ассимиляционном аппарате. Подобное накопление пигментов у растений под действием азота становится понятным, если

учесть, что азот входит в состав структурных белков хлоропластов и в состав молекулы хлорофилла (Рубин, 1976; Тарчевский, 1977).

Из литературных источников (Андреева и др., 1971, 1982, 1992; Репка и др., 1971) известно, что при усилении азотного питания у растений активизируется новообразование хлоропластных белков, улучшается внутренняя структура пластид и фи-

зиологическое состояние всего растения. Наряду с этим азот усиливает работу корневых систем (Курсанов, 1976; Коновалов, Листов, 1985; Коновалов, Зарубина, 2011), которым, как и надземным органам, присуща способность осуществлять разнообразные синтезы, в том числе и синтез предшественников хлорофилла (Рубин, Германова, 1956, 1959; Гавриленко, Рубин, 1963, 1964).

Имеются указания на то, что в корнях и листьях азот стимулирует образование эндогенных фитогормонов (Туркова, Мещерякова, 1964; Цельникер и др., 1981; Анисимов, Булатова, 1982). Последние способствуют улучшению структуры хлоропластов, синтезу в них пластидных пигментов (Курсанов, 1976; Бессонова и др., 1984; Меняйло, 1987). В свою очередь накопление в хвое фотосинтетических пигментов после внесения в березняки азота, имеет для подростка важное значение. Поскольку, как свидетельствуют литературные данные (Дадыкин и др., 1959; Тарчевский, 1977), это позволяет еловому подросту существенно повышать активность фотосинтетического аппарата, более эффективно использовать солнечную энергию и осуществлять процесс фотосинтеза.

Если постеренные рубки в лиственных лесах снижают концентрацию пигментов в хвое подростка ели, то дополнительное внесение в насаждения минерального азота позволяет подросту избегать указанных потерь пигментов. Внесение азота дает возможность существенно увеличивать количество пигментов в ассимиляционном аппарате по сравнению с дорубочным периодом и тем самым способствует усилению фотосинтетической деятельности ассимиляционного аппарата.

#### **6.4 Особенности фотосинтеза ели после внесения удобрений**

Способность растения ассимилировать углекислоту и создавать органическое вещество своего тела в значительной мере зависит от многих внешних условий, и, прежде всего, от условий корневого питания, от наличия в почве достаточного коли-

чества минеральных солей. Известно, что уровень обеспеченности листа азотом у растений определяет характер световой зависимости фотосинтеза, степень освоения ассимиляционным аппаратом светового потока, а также его конкурентную способность. Следует отметить весьма слабую изученность действия минеральных солей на лесные экосистемы (Бузыкин, 1996, 2007), особенно на их основные энергетические характеристики, в конечном итоге определяющие лесохозяйственный урожай. Северные березняки в этом плане остаются совершенно неизученными. Внесением азотных, фосфорных и калийных удобрений и варьированием их соотношений можно изменять скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$  при фотосинтезе.

Опыты показали, что улучшение азотного питания у елового подроста наряду с повышением количества пигментов привело к существенному изменению также интенсивности фотосинтеза. За счет увеличения фотосинтетических пигментов растения в изучаемых насаждениях получили дополнительную возможность больше поглощать лучистой энергии, используя ее на поглощение  $\text{CO}_2$ , биосинтез важнейших продуктов и ростовые процессы.

Исследования в нетронутом рубкой насаждении выявили, что подрост, находясь под листовым пологом, испытывает сильное угнетение (конкуренцию за свет и почвенное питание) со стороны березы и осины. На это указывает повышенное содержание у него зеленых пигментов, особенно группы *b*, и низкая интенсивность потенциального фотосинтеза. Даже у крупного подроста интенсивность потенциального фотосинтеза в ясный солнечный день в нетронутых рубкой березняках редко превышающая 9,5–13,3 мг  $\text{CO}_2$  на 1 г сухой хвои (таблица 35 и 36).

Таблица 35 - Влияние азота на интенсивность фотосинтеза (мг  $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$ ) подроста ели в 53-летнем березняке на контрольной секции

Категория подроста	Возраст хвои, год	Доза азота, кг/га д.в.							
		0		N <sub>180</sub>			N <sub>270</sub>		
		M±m	%	M±m	%	t	M±m	%	t
Крупный	1	12,3±1,4	100	14,1±1,6	115	1,4	13,8±1,3	112	1,1
	2	9,5±0,6	100	10,5±0,9	111	0,5	10,6±1,0	112	1,4
Средний	1	13,3±0,9	100	13,7±1,1	103	0,2	14,9±1,5	112	1,0
	2	9,8±0,8	100	10,6±1,0	108	0,4	11,3±0,9	115	1,4
Мелкий	1	13,2±0,7	100	14,3±1,3	108	0,7	16,5±1,4	125	2,9
	2	9,4±0,6	100	11,1±1,2	118	1,8	13,6±1,2	144	3,3

Внесение в насаждения минерального азота несколько активизировало поглощение еловым подростом атмосферной углекислоты. Через два года у ели в нетронутом рубкой насаждении на площадках, на которых было внесено азотное удобрение, интенсивность фотосинтеза возросла лишь до 10,5–16,5 мг  $\text{CO}_2$ /(г·ч) или по отношению к контролю увеличилась всего лишь на 3–12 % (таблица 35). В отношении низкой реакции затемненных растений на действие подкормок среди ученых существует несколько точек зрения.

Одним из таких негативных проявлений, приведших к слабой эффективности действия внесенного удобрения на растения в древостоях, мог явиться недостаток солнечной радиации, который постоянно присутствует в перегущенных насаждениях, оказывая при этом отрицательное действие на процессы обмена веществ, в том числе и на скорость фотосинтеза. Как отмечают в своих исследованиях А. Я. Орлов (Орлов и др., 1987) и Н. А. Банева (1990), не осветленный подрост ели в корнях и хвое в загущенных березовых насаждениях больше накапливает удобрений азота, чем в условиях повышенной освещенности. Однако поглощенный подростом азот в процессах метаболизма остается не использованным. Этим, видимо, объясняется одна из основных причин наблюдаемой низкой реакции фотосинтетического аппарата ели в загущенном березняке на дополнительную азотную подкормку.

Другой не менее важной причиной низкой реакции фотосинтетического аппарата у подпологовой ели на внесенное удобрение, могла явиться жесткая корневая конкуренция за влагу и минеральные элементы со стороны корней березы, на что указывают многие исследователи (Карпов, 1960, 1969, 1983; Титов, 1971; Банева, 1990). Удобрения ослабляют корневую конкуренцию между елью и березой лишь на 2–3 года. В это время масса корней у ели, в том числе наиболее активных, значительно увеличивается (Банева, 1990).

Ю. Г. Богатырев и И. Н. Васильева (1985), изучавшие в березняках черничных лесорастительных условий действие взрослого древостоя на водный режим почвы и подрост ели, установили, что в сложных насаждениях корни березы во время максимального напряжения метеофакторов обеспечивают превосходящий отток влаги из почвы в березовое дерево. Непосредственно вокруг корней подростка ели происходит

формирование микрозон с пониженной влажностью почвы, нарушая тем самым ее водный режим.

Изучая особенности совместного роста березы и сосны В. И. Олейникова и В. А. Шестакова (1969) установили, что береза сильно угнетает рост хвойной породы и развитие у нее корневой системы, уменьшает общее количество корней, ослабляет нарастание активных корешков на мочке, ухудшает питание корней по сравнению с чистыми хвойными культурами.

К. Куусела (1991) в исследовании отмечает, что в смешанных древостоях всходы и побеги березы обгоняют, подавляют и губят всходы хвойных деревьев, равные им по возрасту. Корневая система березы гуще, она более интенсивна и проникает в почву глубже, чем система корней хвойных деревьев. При благоприятных условиях способность к возобновлению у березы выше, несмотря даже на одинаковые требования к качеству местообитания.

Установлено, что корни березы более активно поглощают вносимые в почву питательные элементы, чем корни ели. Однако поглощенные в большом объеме питательные вещества береза использует неритмично и только в периоды наиболее интенсивного роста (Борзиков, 1968).

Известно, что одним из определяющих условий, влияющем существенно на поглощение корнями из почвы минеральных солей, являются также климатические условия и, прежде всего, количество выпадающих осадков. Осадки обычно благоприятно влияют на переход солей в почвенный раствор.

Можно полагать, что, в опыте из-за длительного отсутствия атмосферных осадков подрост ели на удобренных участках временно мог испытывать острый недостаток влаги и азотного питания. Внесенные в почву удобрения из-за сухости почвы, могли задерживаться на поверхности почвы и не переходить в почвенный раствор, оставаясь при этом мало или не доступными для растений и недостаточно эффективными (таблица 36).

О случаях, когда удобрения в год их внесения в почву не оказывают влияния на растения, имеются сообщения и в литературе. Так, С. А. Казадаев (1957), изучая влияние минеральных удобрений на рост 20-летних молодняков в Воронежском государ-

ственном заповеднике, отмечал отсутствие увеличения их прироста в первый год после внесения удобрений.

Из литературы (Коржицкий, 1969; Коржицкий и др., 1974) известно, что усвоение хвоей ели вносимой в насаждения дополнительной азотной подкормки при наличии достаточного количества атмосферных осадков, начинается уже через 1-2 недели после поступления удобрений в почву.

Опыты показали, что в период отсутствия атмосферных осадков даже увеличение концентрации азота в подкормке со 180 до 270 кг/га из-за сухости почвы у подростка не вызвало заметного ускорения фотосинтеза, а позднее и усиления ростовых процессов. На второй год наиболее отзывчивой на проведенное лесохозяйственное мероприятие оказалась мелкая категория подростка. Особенно повышенная реакция у мелкого подростка отмечалась на внесение максимальной дозы азота. Другие категории подростка, несмотря на занимаемое ими более предпочтительное в отношении света экологическое положение, отреагировали на действие внесенного азота значительно слабее. Различия с контролем по большинству определений у всех категорий ели в неухоженном насаждении остались недоказанными за исключением мелкого подростка в варианте с максимальной дозой удобрения ( $t_{\text{факт.}} = 2,9-3,3$ ).

Из литературы известно, что сильнее всего в насаждениях на изменение эдафических факторов обычно реагируют самые мелкие категории подростка ели и сосны. В результате этой особенности мелкие категории подростка затем растут в 2-6 раз быстрее, чем крупные (Зябченко, 1984). Проведение верхового метода рубки в опытном березняке положительно в целом сказалось на жизненном состоянии всех категорий подростка и реакции их на дополнительную азотную подкормку (таблица 36).

Эффективность действия внесенных удобрений на фотосинтез подростка ели возрастает по мере уменьшения сомкнутости листового полога, то есть с увеличением интенсивности рубки. На второй год после внесения мочевины, максимальная интенсивность фотосинтеза отмечалась у опытных растений на площадках секции с 70 %-ной интенсивностью рубки.



Таблица 36 - Влияние рубки и азота на интенсивность потенциального фотосинтеза у подростка ели в 53-летнем березняке (мг CO<sub>2</sub>/(г·ч))

Доза азота (кг/га д.в.)- А, интенсивность рубки (%) по запасу – Б		Показатели по категориям крупности подростка и возрасту хвои (лет)					
		крупный		средний		мелкий	
А	Б	1	2	1	2	1	2
Без удобрения	35	14,4±0,7	15,6±0,9	15,3±1,1	15,2±0,8	14,0±0,7	16,6±1,3
	50	18,9±0,7	20,6±1,2	17,7±0,9	20,8±1,3	18,0±1,4	21,1±1,5
	70	20,8±1,1	21,4±0,9	22,2±1,6	24,8±1,8	22,4±1,3	23,5±1,7
N <sub>180</sub>	35	15,6±0,9	16,4±0,7	16,3±1,1	17,2±1,3	16,7±0,9	18,9±1,0
	50	25,7±1,7	27,2±2,0	24,8±1,3	25,9±1,1	24,2±2,1	25,0±1,6
	70	26,6±2,4	29,2±2,2	26,9±1,9	28,9±2,2	25,4±2,4	25,9±2,3
N <sub>270</sub>	35	16,3±1,0	16,6±0,7	18,0±1,4	19,8±1,2	20,4±1,9	20,5±1,6
	70	26,2±1,5	30,0±2,6	28,2±2,3	32,1±2,3	27,7±2,4	30,2±2,9

На данной секции скорость фотосинтеза у опытного подростка почти в два раза превышала контроль и у молодой хвои в расчете на 1 г сухой массы составляла 26,2...30,2 мг CO<sub>2</sub> в час (таблица 35). Следует отметить, что в первый год доза азота N<sub>270</sub> отрицательно сказалась на скорости поглощения CO<sub>2</sub>. Интенсивность фотосинтеза у растений с указанной дозой удобрения в 19 определениях из 43 была либо на уровне контроля, либо на 8-12 % ниже.

Подобные нарушения в работе ассимиляционного аппарата у ели и сосны под влиянием повышенных доз минеральных солей неоднократно отмечались и раньше (Коновалов, 1991; Kellomaki et al., 1982; Romanowa et al, 1987; Коновалов, Зарубина, 2011). Эти нарушения могли быть вызваны самыми разнообразными причинами. Нарушения общего обмена веществ и отдельных его физиологических функций при избытке минеральных солей могли явиться причиной падения интенсивности фотосинтеза, а также нарушения в работе самих хлоропластов.

Исследования В. И. Гапоненко (1976), показали, что при избытке солей у растений резко возрастает процент апострофии хлоропластов, нарушается их нормальная структура. При засолении хлоропласты опускаются на дно клетки, инактивируя и экранируя тем самым молекулы хлорофилла.

Наряду с инактивацией хлорофилла у растений при избытке солей происходит снижение прочности связи хлорофилла с белково-липидным комплексом (Ши-

ряева, 1967; Новицкая, 1971), падение устойчивости хлорофилла к действию экстремальных факторов (света и других факторов). В ассимиляционном аппарате повышается концентрация токсичных продуктов (нитратов), образующихся в результате неполного усвоения растительной клеткой поглощенного ею азота (Ничипорович и др., 1972), усиливается накопление крахмала в результате нарушения оттока ассимилятов из ассимиляционного аппарата (Курсанов, 1976; Мокронос, 1981, 1983; Авдеева Андреева, , 1974; Андреева и др., 1992).

Можно также полагать, что одной из причин низкой скорости фотосинтеза у подростка в изреженном насаждении после внесения повышенной дозы азота, могло явиться нарушение синтетической деятельности корней из-за недостаточного обеспечения их ассимилятами, в которых, как известно, синтезируется значительная часть цитокининов, гиббереллинов и других активных ростовых веществ (Michniewicz, Stopinska, 1980; Mannerkoski, Miuzawa, 1983; Меняйло, 1987).

Последние способны осуществлять независимо на разных уровнях регуляцию клеточного метаболизма (Романов, 1990; Соколова, Балакшина, 1992), а передвигаясь вверх по стеблю, активизировать метаболические процессы, в том числе фотосинтез и работу ключевого фермента цикла Кальвина - РБФ-карбоксилазу, способствовать активному оттоку из листа ассимилятов (Борзенкова, Мокронос, 1976; Борзенкова, Зорина, 1990; Чугунова и др., 1993; Кара, 1993). Наряду с понижением интенсивности фотосинтеза внесение повышенной дозы азотного удобрения привело к значительному падению фотохимической активности зеленого пигмента.

На второй год повышенная доза азотного удобрения (270 кг/га) у подростка на максимально изреженной секции также продолжала слабо влиять на наращивание фотосинтеза по сравнению с секцией 50%-ной рубки. Уменьшение плотности верхнего полога до полноты 0,7 (секция с интенсивностью рубки 35 %), как и в контрольной секции, слабо сказалось на эффективности внесенного удобрения. Интенсивность фотосинтеза у подростка на секции возросла по отношению к не удобренному контролю лишь на 13 %. Рассматривая влияние разных доз азота на фотосинтез, можно видеть, что увеличение вносимого удобрения со 180 до 270 кг/га мало способствовало наращиванию скорости фотосинтеза у молодой ели. Разница

между этими двумя дозами не превышает 0,8–3,2 мг CO<sub>2</sub>/(г·ч).

Сравнивая интенсивность фотосинтеза у подростка на удобренных секциях между собой, можно отметить, что при более интенсивной изреженности верхнего полога с 50 до 70 % азотное удобрение у подростка слабо способствовало наращиванию фотосинтеза. Разница в интенсивности фотосинтеза между указанными секциями составляет не более 11%.

Из полученных данных следует, что для достижения необходимого эффекта у елового подростка от вносимых в березняки черничные азотных удобрений достаточно изредить их до полноты 0,5. Дальнейшее уменьшение полноты листовного полога (до полноты 0,2) с целью достижения максимальной освещенности, является недостаточно эффективной лесоводственной мерой. В березняках указанное мероприятие у подростка ели слабо влияет на увеличение дополнительного прироста фотосинтеза. Оно не способствует также дальнейшему усилению деятельности ассимиляционного аппарата под действием вносимых в насаждения удобрений.

Считается, что одной из возможных причин слабого наращивания интенсивности фотосинтеза у растений на сильном свете является, как указывалось ранее, инактивация сильным светом ключевого фермента фотосинтеза РДФ-карбоксилазы (Цельникер, 1978, 1995), а также возникающие при этом нарушения в самом фотосинтетическом аппарате (Судницина, Озрина, 1993).

Комплексные уходы (постепенная рубка + внесение удобрений) согласно расчетам увеличивают интенсивность фотосинтеза по сравнению с не ухоженным контролем в 2,1–3,2 раза. Достоверность различий по критерию Стьюдента составляет:  $t = 13,6–22,7$ .

Результаты дисперсионного анализа показывают (таблица 37), что в условиях Севера наибольшее влияние на интенсивность фотосинтеза у подростка ели в березняках оказывает интенсивность рубки (58,0–67,8 %). Влияние азотного удобрения в этих условиях действует опосредовано и является все же менее значимым экологическим фактором по сравнению с освещенностью (32,2–47,8 %), несмотря даже на особую роль азота в метаболических процессах (Андреева, 1988; Андреева и др. 1992).

Проведенные исследования позволили выявить, что внесение в изреженные 53-летние березняки повышенной дозы азота ( $N_{270}$ ) у подростка ели оказывают слабое действие на интенсивность фотосинтеза по сравнению с нормальной дозой ( $N_{180}$ ). Увеличение скорости фотосинтеза под действием этой дозы, главным образом, происходит за счет повышения освещенности (на 59–75 %), поскольку дополнительное внесение в изреженные насаждения азотного удобрения в дозе 270 кг/га обеспечивает увеличение интенсивности процесса лишь на 25–41%.

Таблица 37 - Дисперсионный анализ влияния постепенной рубки (70 %) и азота (270 кг/га) на скорость фотосинтеза подростка ели в 53-летнем березняке северной подзоны тайги

Категория подростка	Возраст хвои, год	Фотосинтез, (мг $CO_2$ /(г·ч))			Фактор влияния, %		
		контроль	вырубка	$N_{270}$	рубка	$N_{270}$	итого
Крупный	1	12,3	20,8	26,2	61,2	47,8	100
	2	9,5	21,4	30,0	58,0	42,0	100
Средний	1	13,3	22,2	28,2	59,7	40,3	100
	2	9,8	24,8	32,1	67,3	32,7	100
Мелкий	1	13,2	22,4	27,7	63,4	36,6	100
	2	9,4	23,5	30,2	67,8	32,2	100

Уже в первый год внесение азота в не тронутые рубкой 59-летнее березовое насаждение с промышленной рубкой (опытный участок 2) у подростка ели повысило интенсивность фотосинтеза на 11–27 % (таблица 38). Значимую реакцию на дополнительную подкормку, как и в 53-летнем березняке, проявили мелкие категории подростка. В июле интенсивность фотосинтеза хвои текущего года на площадках с азотом превышала контроль у крупного подростка на 11 %, среднего на 13 %, мелкого на 27 %.

Таблица 38 - Влияние азота и постепенной рубки на интенсивность фотосинтеза (мг  $CO_2$ /(г·ч)) подростка ели в 59-летнем березняке

Категория подростка	Интенсивность рубки (%), доза вносимого азота (кг на 1 га д.в.)								
	0 %				52 %				
	0	$N_{180}$			0	$N_{180}$			
	$M \pm m$	$M \pm m$	%	$t_{st}$	$M \pm m$	%	$M \pm m$	%	$t_{st}$
Крупный	10,8±0,3	12,0±0,2	111	4,2	18,4±0,3	100	27,0±0,9	147	10
Средний	10,4±0,4	11,7±0,2	113	2,3	21,6±0,4	100	33,0±0,9	153	12
Мелкий	9,8±0,4	12,5±0,2	127	5,3	22,5±0,4	100	34,8±1,1	155	10

Интенсивность фотосинтеза двухлетней хвои у подростка на удобренных

площадках ( $N_{180}$ ) превышала контроль на 5–7 %. Составляла она (интенсивность фотосинтеза) соответственно: у контрольных растений от 9,7 до 10,5, у опытных – от 10,7 до 11,2 мг  $CO_2/(г \cdot ч)$ .

Усиление радиационного и теплового режимов за счет выборочной рубки значительно усилило действие удобрений на ассимиляционный аппарат ели. Хвоя осветленного подроста отреагировала на внесенное удобрение более сильно, чем хвоя не осветленного подроста. Интенсивность фотосинтеза у подроста на удобренных площадках с  $N_{180}$  изреженной секции превышала контроль на 47–55 %, в то время как в не ухоженном насаждении на таких же удобренных площадках превышение фотосинтеза над контролем у этих категорий подроста составляло лишь 11–27 %.

Интенсивность фотосинтеза хвои второго года вегетации после внесения удобрений на осветленной секции также существенно повысилась, но по сравнению с молодой хвоей менее существенно. Интенсивность фотосинтеза у хвои этого возраста в данных условиях возросла по отношению к не удобренному контролю всего лишь на 26–29 %. К 28 июля интенсивность фотосинтеза хвои второго года вегетации у подроста на осветленной секции составляла: на контроле 18,9–19,7, на площадках с азотным удобрением 25,5–24,9 мг  $CO_2$  на 1 г сухой хвои.

По отношению к общему контролю, где выборочная рубка и внесение удобрений не проводились, интенсивность фотосинтеза у подроста с комплексными уходами была выше в 2,5–3,4 раза. Статистическая проверка подтвердила высокую достоверность различий средних значений между опытными и контрольными растениями ( $t_{\text{факт.}}=19,8-26,7$ ).

На данном участке березняка вклад в повышение интенсивности фотосинтеза у подроста после комплексного ухода оказался, примерно, одинаковым. Под влиянием рубки интенсивность фотосинтеза возросла на 47–51%, под влиянием внесенного азотного удобрения на 53–49 %. Наблюдаемая относительно более слабая эффективность действия проведенной в 59-летнем березняке постепенной рубки на фотосинтетический аппарат ели, по сравнению с 53-летним березняком, объясняется низкой исходной полнотой в 59-летнем березняке (0,78), поскольку в 53-летнем березняке полнота контрольного насаждения составляла 0,96.

Результаты расчетов фотосинтеза на единицу массы зеленого пигмента показали, что при внесении в березовые древостои азотного удобрения фотосинтетическая активность хлорофилла у подростка существенных изменений не претерпевает и почти не отличается от показателей контроля. Так, на второй год после внесения азотного удобрения фотохимическая активность хлорофилла у ели в не изреженной секции на контроле и опытах ( $N_{180}$  и  $N_{270}$ ) площадках составляла 14,1; 11,4 и 11,9, а на максимально изреженной секции (70 %) соответственно 32,2; 30,1 и 31,2 мг  $CO_2$ /мг хлорофилла.

В более ранних исследованиях (Коновалов, Зарубина, 2011) указывалось на более низкую у сосны и ели фотохимическую активность хлорофилла после внесения в еловые и сосновые насаждения азотных удобрений. Возможно, наблюдаемое в этом опыте отсутствие у подростка определенных изменений в фотохимической активности хлорофилла после внесения в насаждение азотного удобрения, может быть объяснено избыточным накоплением в фотосинтезирующих клетках неиспользуемого азота и его негативным действием на их работу, а также большим количеством накопленных зеленых пигментов. Согласно литературным данным (Гапоненко, 1976; Ходасевич, 1982) положительная корреляция между содержанием в листе хлорофилла и активностью фотосинтеза существует только в сравнительно узких пределах. Чрезмерно высокие концентрации пигмента в ассимиляционном аппарате, выше необходимого для фотосинтеза уровня, даже при наличии благоприятных для усвоения  $CO_2$  условий, не способны стимулировать фотосинтез в результате инактивации частью молекул друг друга (Гапоненко, 1976).

## 6.5 Дыхание хвои подроста ели после внесения удобрений

Многие исследователи стремятся найти пути значительного снижения дыхания и тем самым повысить продуктивность растений. Так, Н. Польстер (Polster, 1950) отмечает, что высокое не производительное дыхание приводит к не продуктивному расходованию питательных веществ и снижению продуктивности растений. Рассматривая фотосинтез как важный процесс углеродного питания растений, лежащий в основе формирования высоких урожаев, А. А. Ничипорович (1972, 1975, 1982), отмечал, что наличие у растений высокоактивного фотосинтетического аппарата является важным, но не единственным условием его высокой продуктивности. Существенную роль здесь приобретает также интенсивность дыхания органов и тканей, его определенный уровень. Этой концепции, как основной в продукционном вопросе, поддерживаются и другие ученые (Семихатова, Заленский, 1979, 1982).

По исследованиям Целавски (Zelawski, 1968) 10-20-летние сеянцы тратят на дыхание от 20 до 35 % ассимилированного углерода. Из общей суммы расходов на дыхание около 40 % углеводов растения расходуют на дыхание корневой системы. Значительная часть используется на дыхание листьев (около 50 %) и не фотосинтезирующих органов. Поэтому естественно было предположить, что усиление корневого питания после внесения в березняки азотного удобрения, у подроста ели должно было определенным образом сказаться и на интенсивности темнового дыхания. Опыты в 59-летнем березняке с постепенной рубкой показали, что внесение в изреженное насаждение азотного удобрения у подроста ели наряду с корневыми системами приводит также к некоторому повышению дыхания и в хвое (таблица 40).

Интенсивность дыхания хвои в не изреженном березняке с внесением азота в дозе 180 кг/га превосходила не удобренный контроль. Различия составляли у среднего подроста на 81 %, у мелкого на 67 %. Достоверность значений между контролем и опытными растениями по критерию Стьюдента ( $t_{st,0,95}=4,0-4,4$ ) у каждой категории оказалась достоверно значимой и существенно превышала требуемые для

этого значения ( $t=2,7$ ).

Таблица 40 - Влияние интенсивности рубки и мочевины на дыхание хвой подроста ели ( $\text{мг CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$  в 59-летнем березняке

Категория подроста	Интенсивность рубки (%), доза внесения азота азота (кг на 1 га д.в.)							
	0 %				50 %			
	0		N <sub>180</sub>		0		N <sub>180</sub>	
	M±m	M±m	%	t <sub>st</sub>	M±m	M±m	%	t <sub>st</sub>
Средний	0,21±0,01	0,38±0,01	181	4,0	0,50±0,01	0,65±0,02	130	6,2
Мелкий	0,24±0,02	0,40±0,01	167	4,4	0,55±0,01	0,71±0,05	129	6,5

Повышение дыхания хвой у подроста после внесения удобрений несколько ухудшит соотношение между фотосинтезом и дыханием. Однако, учитывая тот факт, что удобрения больше повысили фотосинтез, чем дыхание поддержания, общий баланс органического вещества у подкормленных растений в дальнейшем оказался заметно выше, чем у не подкормленных.

Увеличение освещенности в результате вырубки 52 % запаса способствовало дальнейшему повышению дыхания хвой. По отношению к общему контролю, где рубка деревьев и внесение удобрений не проводились, дыхание хвой у подроста на изреженном контрольном участке было в 2,3 раза выше. Внесение в изреженный древостой азотного удобрения увеличило интенсивность этого процесса у среднего подроста еще на 30 %.

Сравнительное исследование темного дыхания у опытных и контрольных растений в 53-летнем березняке позволило установить, что индуцируемое азотом усиление активности дыхания у подроста ели имеет место и в данном древостое (таблица 41). После внесения удобрений (1992) в изреженном древостое интенсивность дыхания ели возросла на второй год. Увеличение составило у крупного подроста на 13 – 14 %, у среднего на 22 - 30 %, у мелкого на 15 - 17 %. Исследования также показали, что при достаточном количестве атмосферных осадков увеличение дозы азота со 180 до 270 кг/га к существенному повышению темного дыхания у подроста не приводит.



Таблица 41 - Влияние азота на интенсивность дыхания хвои ( $\text{мг CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$ ) подроста ели в 53-летнем березняке при интенсивности рубки 70 %

Категории подроста	Контроль		N <sub>180</sub>			N <sub>270</sub>		
	M±m	%	M±m	%	t <sub>st</sub>	M±m	%	t <sub>st</sub>
Крупный	0,55±0,02	100	0,62±0,03	113	2,1	0,65±0,03	114	2,2
Средний	0,50±0,01	100	0,65±0,02	130	6,7	0,61±0,01	122	7,8
Мелкий	0,48±0,01	100	0,55±0,01	115	2,9	0,56±0,01	117	3,2

Достоверность разницы между значениями дыхания контрольных и опытных растений у мелкого и среднего подроста по критерию Стьюдента ( $t_{\text{ст},0,95}=2,9-6,7$ ) выше требуемых ( $t=2,4$ ) значений (таблица 41). У крупного подроста такая достоверность нами не выявлена. Однако, как показали исследования, определенная тенденция повышения дыхания хвои под действием азота прослеживается и у этой категории подроста.

Интенсивность дыхания хвои у подроста на участках древостоя с комплексными уходами превышала общий контроль без рубки и внесения азотного удобрения почти в 3 раза. Проведенное исследование показало, что усиление дыхания хвои у подроста ели в мелколиственных лесах после комплексных уходов происходит, главным образом, за счет рубок. Согласно исследованию, усиление солнечной радиации и теплового режима после проведения выборочной рубки, у подроста ели в березняках повышает интенсивность темнового дыхания в 2,0–2,5 раза, а дополнительное внесение в изреженное насаждение азота увеличивает его активность еще на 30%.

Азотное удобрение существенного влияния на отношение интенсивности фотосинтеза к дыханию у елового подроста не оказало. В естественных без рубок насаждениях, на контрольной и опытных (N<sub>180</sub> и N<sub>270</sub>) участках отношение фотосинтеза к дыханию на второй год составляло как 19,6; 18,5 и 16,3. В изреженной секции (50 %) данное отношение соответствовало 41,6; 39,9 и 44,0. Только усиление основных экологических факторов (свет и тепло) после изреживания древостоя способствовало увеличению этого отношения, как на контрольной, так и на опытных площадках.

Таким образом, выявлено, что внесение азота в почву мелколиственных северо-таежных березняков у подроста ели влияет как на интенсивность фотосинтеза,

так и на интенсивность темнового дыхания. Однако, если интенсивность дыхания хвои у подроста в не изреженном насаждении под влиянием дозы азота 180 кг/га повышается на 67–81 %, то интенсивность фотосинтеза под ее действием усиливается лишь на 8–18 %. Внесение такого же количества азота в изреженные древостои у подроста повысило интенсивность фотосинтеза в 1,6–1,7 раза. В это же время интенсивность темнового дыхания на площадках с указанной дозой азота увеличилась лишь на 30 %.

Из полученных экспериментальных данных следует, что внесение в перегущенные мелколиственные древостои азотных удобрений с экономической точки зрения не может быть оправданным лесоводственным мероприятием. В условиях слабого освещения, которое часто присутствует в спелых древостоях, в том числе и в северотаежных березняках, такое мероприятие является достаточно убыточным и не приводит к существенному нарастанию фотосинтетической и биологической продукции растений.

Одним из направлений для повышения продуктивности растений и усиления их роста является максимальное сокращение непроизводительного дыхания на поддержание. Такого мнения в биологии повышения урожаев придерживаются многие отечественные и зарубежные ученые (Polster, 1950; Ничипорович, 1982 и др.). К сожалению пути направленного снижения темнового дыхания у растений до конца пока не решены. Одним из таких направлений может служить уменьшение фотодыхания.

## **6.6 Влияние азота на сток и передвижение углерода-14**

Среди физиологических проблем, связанных с продуктивностью растений, центральное место отводится проблеме интеграции фотосинтеза и роста, взаимосвязи листового и корневого питания (Шахов, Шищенко, 1964). Известно, что на

уровне целого растения взаимосвязь между фотосинтезом и ростом реализуется через систему донорно-акцепторных взаимоотношений, опосредованных процессами транспорта ассимилятов из фотосинтезирующей клетки к местам их потребления. Поэтому создание благоприятных условий для синтеза органических соединений и их выхода из фотосинтезирующей клетки является одним из главных условий повышения продуктивности растений (Курсанов, 1976, 1984; Мокроносов, 1981, 1982; Климович и др., 1990; Роньжина, Мокроносов, 1990).

По литературным (Курсанов, 1976; Тарчевский, 1977) и нашим данным (Коновалов, Листов, 1989; Коновалов, Зарубина, 2011), минеральные удобрения являются одним из действенных экзогенных регуляторных факторов, способных у растений существенно изменять донорно-акцепторные взаимоотношения, скорость накопления и передвижения транспортных соединений. У подростка ели в березняках Севера, вопросы, связанные с влиянием азота на процессы оттока и передвижения ассимилятов, до настоящего времени, за небольшим исключением, практически остаются не проработанными.

Имеющиеся в этом направлении литературные данные достаточно скудны (Коновалов и др., 1994; Коновалов, Зарубина, 2011, 2012). В то же время обеспеченность растений азотом может существенно повлиять на ход важнейших физиологических функций, отразиться на взаимоотношениях между азотным и углеродным питанием, на донорно-акцепторных связях между органами (Андреева и др., 1992). У елового подростка она может сказаться на интенсивности фотосинтеза, процессах оттока и передвижения органических соединений и минеральных веществ.

В связи с тем, что полученные данные фрагментарны и не полные, поэтому они требуют своего дальнейшего подтверждения и более глубокой и серьезной проработки с целью установления причин, контролируемых описываемые в них явления. Своевременное решение указанных вопросов дает возможность работникам лесного комплекса более грамотно и гармонично подойти к использованию минеральных подкормок в лесу с целью повышения во вторичных лесах роста и устойчивости елового подростка. В комплексе с рубками азотные удобрения позволят значимо сократить сроки переформирования лиственнично-еловых насаждений с

присутствием под их пологом благонадежного елового подроста в елово-лиственные и еловые насаждения.

Наряду с другими физиологическими процессами влияние доз азотного удобрения ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ , контроль) на скорость оттока, передвижения и распределения углерода-14 изучено в 59-летнем березняке у подроста ели. Удобрения в виде карбамида внесены в почву перед началом вегетационного периода спустя два года после проведенной постепенной рубки.

Подкормка пяти верхушечных мутовок радиоактивной углекислотой  $^{14}\text{CO}_2 + \text{CO}_2$  (4 МБк/л) проведена 6 июня при ясном безоблачном небе через две недели после внесения удобрений. Освещенность на контрольном участке во время подкормки была  $9,6 \cdot 10^3$ , на участке с рубкой –  $39,7 \cdot 10^3$  люкс. В дни перед подкормкой и весь июнь стояла сухая теплая погода с дневной температурой  $22,2$ – $23,6$  °С и ночной  $15,0$ – $17,3$  °С. У ели шло активное формирование прироста апикальных и латеральных побегов, началось развитие молодой хвои на побегах. В день подкормки длина молодой хвои не превышала 0,5 см. На березе лист достиг половины размера. Внесение азотных удобрений изменило интенсивность ассимиляции  $\text{CO}_2$  (рисунок 17). У всех моделей в период формирования нового прироста основным фотосинтезирующим органом оставалась хвоя второго и третьего годов вегетации.

Результаты радиохимического анализа хвои показали, что за время экспозиции (0,5 часа) в атмосфере  $^{14}\text{CO}_2 + \text{CO}_2$  в результате фотосинтетических реакций (в расчете на 1 г абс. сухой массы) 1-летней хвоей у подроста ели на контрольной секции без участия азота было ассимилировано  $4,1 \cdot 10^3$  имп./мин. радиоуглерода, а на ее опытных участках ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ )  $8,0 \cdot 10^3$  и  $3,4 \cdot 10^3$  имп./мин. соответственно. За этот же период хвоей второго года вегетации было ассимилировано почти в 13–25 раз больше, чем молодой хвоей только что вышедшей из-под почечных чешуек, а трехлетней хвоей на 6–11 % меньше, чем двухлетней хвоей. В целом во время фотосинтетических реакций 1-3-летней хвоей (в расчете на абс. сухую массу) на контроле и опытных участках было соответственно ассимилировано:  $103,6 \cdot 10^3$ ,  $215,1 \cdot 10^3$  и  $162,4 \cdot 10^3$  имп./мин. радиоуглерода. Следует отметить, что в это период актив

ному поглощению  $^{14}\text{CO}_2$  елью способствовала достаточно высокая интенсивность дыхания корней. Так, 13–15 июня интенсивность дыхания корней у подростка при температуре 17,1–18,3 °С на контроле составляла 0,7–0,9 мг  $\text{CO}_2/(\text{г}\cdot\text{ч})$  мелких и 0,4–0,6 мг  $\text{CO}_2/(\text{г}\cdot\text{ч})$  ростовых корней.

В начальный период роста молодых побегов основную физиологическую нагрузку по ассимиляции  $\text{CO}_2$  у ели выполняет хвоя старших возрастов. В этот период на ее долю приходится до 95 % всего поглощенного радиоуглерода.

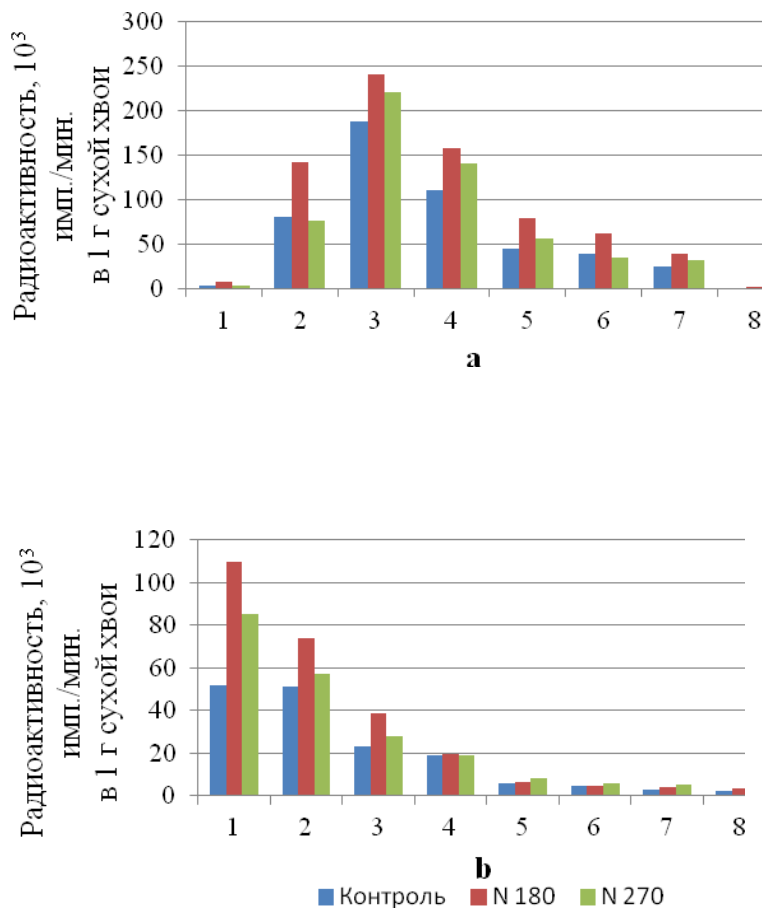


Рис. 17. Влияние дозы азота на скорость оттока  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов у подростка ели в 59-летнем березняке на контрольной секции:

а - хвоя текущего года, б - хвоя однолетняя. Сроки отбора образцов хвои после подкормки: 1 - 0,5 часа, 2 - 1 сут., 3 - 8 сут., 4 - 16 сут., 5 - 45 сут., 6 - 70 сут., 7 - 95 сут., 8 - 1 год.

Молодая хвоя даже при улучшении азотного питания в начале июня все еще остается активным акцептором молодых ассимилятов. Среди общей радиоактивности всей экспонированной в опыте 1–3-летней хвои, на долю молодой хвои после окончания подкормки приходилось не более 2,0 – 4,7 % радиоактивных ассимилятов. Повышенная доза азота ( $\text{N}_{270}$ ) у елового подростка задержала развитие нового ассимиляционного аппарата, значительно снизив его фотосинтетическую активность по сравнению даже с контролем. Дальнейшие исследования показали, что к моменту подкормки (5 июня) молодая хвоя, оставаясь еще не полностью

сформированной, была довольно активным акцептором молодых ассимилятов, которые поступали к ней из хвои старшего возраста, за счет которых и осуществлялось ее формирование. На это указывает дальнейшее достаточно быстрое повышение ее радиоактивности уже после подкормки.

За сутки после экспозиции в токе  $^{14}\text{CO}_2 + \text{CO}_2$  радиоактивность молодой хвои у контрольных растений увеличилась в 19,7 и у опытных с  $\text{N}_{180}$  в 17,8 раз. На участке с внесением полуторной дозы азота ( $\text{N}_{270}$ ), радиоактивность молодой хвои за этот же период возросла в 22,6 раза. В абсолютном выражении ее радиоактивность продолжала оставаться несколько ниже радиоактивности даже контрольной хвои, поскольку первоначально радиоактивность ее по сравнению с другими вариантами опыта оставалась самой низкой.

Следует отметить, что, по литературным данным (Юшкова, 1965), при формировании в молодой хвое происходит интенсивное включение радионуклидов в различные полимерные соединения и их закрепление в конституционных структурах клеточных стенок типа лигнин + клетчатка. Подтверждением такого положения служат также наши более ранние исследования, проведенные с елью и сосной в других лесорастительных условиях (Коновалов и др., 1994; Коновалов, Листов, 1989; Коновалов, Кружалина, 2004; Коновалов, Зарубина, 2010, 2011, 2012).

По другим литературным данным (Чернобровкина, 1994, 2001), в этот период молодая хвоя является также активным потребителем почвенного азота. Вероятно, что наиболее активно указанные процессы и формирование молодой хвои протекают у подростка на участке с  $\text{N}_{180}$ . На это указывает и ее достаточно высокая радиоактивность, превышающая показатели контроля.

Известно, что уровень радиоактивности в растительном органе является динамичной величиной и отражает равновесие между синтезом меченых ассимилятов и их использованием в метаболических процессах. В опыте после окончания подкормки радиоактивность прошлогодней хвои в результате оттока из нее радиоуглеродных соединений, начала быстро уменьшаться. В течение первых суток после подкормки радиоактивность этой хвои у контрольных растений сохранилась на первоначальном уровне, у ели, подкормленной азотом ( $\text{N}_{180}$ ,  $\text{N}_{270}$ ), она сократилась

по отношению к максимальным первоначальным показателям на 33 % и соответственно составляла:  $51,4 \cdot 10^3$ ,  $74,4 \cdot 10^3$  и  $57,0 \cdot 10^3$  имп. Радиоактивность трехлетней хвои за этот период на контроле уменьшилась на 14 %, у опытных растений ( $N_{180}, N_{270}$ ) на 43 и 36 %.

Через 8 суток к 13 июня молодая хвоя все еще продолжала оставаться активным акцептором ассимилятов. За этот период ее радиоактивность по отношению к 5 июня у контрольных растений выросла еще в 2,3 раза. У подростка в варианте  $N_{180}$  радиоактивность этой хвои увеличилась на 72 %. Использование в опытах аммонийного азота в дозе  $N_{270}$  также увеличило радиоактивность молодой хвои за счет притока в нее радиоактивных соединений (до  $220,6 \cdot 10^3$  имп.). В результате радиоактивность ее стала на 22 % выше, чем в контроле.

Считается, что прежде чем лист сможет стать экспортом ассимилятов, он должен достичь достаточно высокой фотосинтетической активности, чтобы количество образующихся в нем ассимилятов, превышало его собственные потребности на рост и дыхание (Головко, 1999). Из экспериментальных данных, видно, что только к 21 июня молодая хвоя, достигнув больше половины своего максимального размера (1,2 мм в контроле и 1,5–1,6 мм у опытной ели), перешла на самостоятельное углеродное питание, став активным донором углеродных соединений для дерева. Формирование нового ассимиляционного аппарата у подростка до этого срока осуществлялось в основном за счет импорта метаболитов, поступающих из вне, преимущественно из хвои старших возрастов. Ю. В. Гамалей (цит.: Головко, 1999) считает, что положительный баланс между этими двумя процессами является первым и самым важным условием развития межклеточной транспортной структуры.

Результаты проведенного опыта полностью согласуются с данными наших более ранних опубликованных материалов (Коновалов и др., 1994, 2004), а также с исследованиями других авторов (Малкина, 1984 ;Юшков и др., 1988). По их мнению у хвойных пород переход нового ассимиляционного аппарата на обеспечение собственными ассимилятами возможен только после достижения им не менее 50 %-ного размера окончательной величины.

В результате оттока радиоактивность молодой хвои к 21 июня уменьшилась.

Уменьшение по сравнению с ее максимальными значениями (13 июня) достигало 41 % у контрольных растений и 35 и 36 % у опытных ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ). Радиоактивность составляла в этот период соответственно  $110,1 \cdot 10^3$ ,  $157,0 \cdot 10^3$  и  $140,2 \cdot 10^3$  имп.

Радиоактивность двухлетней хвои к этому сроку сократилась в 2,8–4,6 раза и соответственно составляла: на контроле  $19,1 \cdot 10^3$  имп., опытных площадках  $19,7 \cdot 10^3$  и  $19,2 \cdot 10^3$  имп. Эти, как и предыдущие опыты, показали, что развитие молодой хвои и обеспечение ее продуктами текущего фотосинтеза по достижению половины максимального размера происходит преимущественно за счет метаболитов, поступающих из хвои старших возрастов, радиоактивность которых в этот период начинает быстро сокращаться.

Известно, что вырабатываемые в процессе фотосинтеза молодые ассимиляты вследствие высокой лабильности их и возникающих со стороны активных акцепторных центров (молодой хвои, камбия, корней) запросов на них, достаточно быстро по системе ближнего и дальнего транспорта экспортируются к зонам активного потребления, где используются для осуществления различных синтезов и процессов жизнедеятельности (Курсанов, 1976; Крамер, Козловский, 1983; Мокроносов, 1981; Соколова, Балакшина, 1992; Ронжина, Мокроносов, 1994 и др.). Установлено, что скорость передвижения ассимилятов по проводящей системе растения составляет от 40 см до 1,5 м в час и это движение требует затрат энергии АТФ, образующейся в результате интенсивного дыхания (Тарчевский, 1977).

Опыты показали, что в результате дополнительного импорта ассимилятов доля участия молодой хвои в суммарной радиоактивности всего дерева существенно возросла. Через сутки ее доля у подростка на контроле уже составляла 46 % против 2,5 % сразу после подкормки. У опытных растений ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) первоначальная радиоактивность молодой хвои в общей радиоактивности всей подкормленной хвои составляла 4,7 и 2,0 % , а через сутки увеличилась до 41 и 35 % соответственно. Через сутки следы радиоуглерода были обнаружены также в корнях. Спустя 8 суток их радиоактивность при дозе  $N_{180}$  уже достигла  $1,92 \cdot 10^3$  имп. Однако концентрация радиоуглерода в корнях оставалась в десятки раз ниже, чем в верхушечной мутовке дерева.



В период интенсивного роста побегов в боковых ветвях мутовки, расположенной ниже узла введения, радиоуглерод был обнаружен в очень ограниченном количестве. Его содержание не превышало  $2,3 \cdot 10^3$  имп в молодой хвое и  $1,9 \cdot 10^3$  имп - в прошлогодней. В то же время по исследованию П. И. Юшкова (1965) следует, что у сосны в условиях Урала радиоактивные продукты фотосинтеза в мутовки, расположенные ниже подкормленной, и в не подкормленные боковые ветви ниже узла введения вообще не поступают.

Обнаруженное у подростка ели в березняке появление радиоактивности в молодой формирующейся хвое ниже узла введения можно, вероятно, отнести на счет возросшей акцепторной активности растущих ветвей данной мутовки. Появление же радиоактивного углерода в прошлогодней хвое ниже узла введения могло быть вызвано процессами, связанными с продолжающимся внутренним формированием ее структуры, поскольку известно, что полное формирование молодого ассимиляционного аппарата у хвойных пород в первый год не заканчивается, а продолжается и в последующие годы.

Минеральные удобрения и их концентрация в питательном растворе являются одним из весьма действенных экзогенных регуляторных факторов, способных, существенным образом, изменять донорно-акцепторные взаимоотношения у растений (Курсанов, 1976). Результаты опытов, проведенные на деревьях, подкормленных разными дозами азота ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ , контроль), показывают, что у ели доза азота играет существенную роль в скорости поглощения и передвижения радиоуглеродных соединений. Обе дозы минерального азота после внесения их в почву существенно изменили скорость ассимиляции  $^{14}CO_2$  подростом и последующую метаболизацию радиоуглеродных метаболитов в дереве. В тоже время они не изменили общий принцип распределения метаболитов между отдельными органами.

Сравнивая показатели накопления радионуклидных метаболитов у контрольных и опытных растений на площадках с разными дозами азота, можно отметить, что за время подкормки в 1–3-летней хвоей больше всего радиоуглерода ( $215,1 \cdot 10^3$  имп.) было ассимилировано опытными моделями под влиянием дозы  $N_{180}$ . На площадках с  $N_{270}$  было ассимилировано  $162,4 \cdot 10^3$  имп. или на 23 % меньше, чем с  $N_{180}$  (в

контроле –  $103,6 \cdot 10^3$  имп.). Повышенная доза азота сразу после ее внесения неблагоприятно подействовала на корневую систему елового подростка, вызвав в верхних слоях почвы гибель отдельных светлых физиологически активных корешков.

В период формирования нового ассимиляционного аппарата у модельных елей основным акцептором  $^{14}\text{CO}_2$  оставалась двухлетняя хвоя. За период подкормки у контрольных и опытных ( $\text{N}_{180}$ ,  $\text{N}_{270}$ ) растений было ассимилировано  $52,1 \cdot 10^3$ ,  $109,1 \cdot 10^3$  и  $85,2 \cdot 10^3$  имп. Во время фотосинтеза трехлетней хвоей было ассимилировано на 12–15 % меньше, чем двухлетней.

Кроме процессов накопления существенные нарушения при недостатке и избытке азотного питания у ели отмечены также в динамике содержания и оттока из хвои радиоуглеродных соединений. В течение первых суток после окончания подкормки самое большое количество радиоуглеродных метаболитов в транспортную сеть было аттрагировано у растений на площадках с  $\text{N}_{180}$  (рисунок 17).

За первые сутки после подкормки у контрольных растений из двухлетней хвои ассимиляты в ствол не поступили. Радиоактивность двухлетней хвои этих растений осталась без изменения ( $51,4 \cdot 10^3$  имп.). У опытных ( $\text{N}_{180}$ ,  $\text{N}_{270}$ ) растений за этот срок из двухлетней хвои оттекло  $35,1 \cdot 10^3$  и  $27,5 \cdot 10^3$  имп. соответственно.

Через 8 суток (к 13 июня) у контрольных и опытных ( $\text{N}_{180}$ ,  $\text{N}_{270}$ ) растений в двухлетней хвое сохранилось не более 44, 35 и 33 % количества радиоактивных метаболитов от их первоначального содержания. К этому времени в молодую хвою у контрольных растений поступило  $183,9 \cdot 10^3$  имп., у опытных ( $\text{N}_{180}$ ,  $\text{N}_{270}$ ) растений  $199,0 \cdot 10^3$  и  $216,6 \cdot 10^3$  имп.

Поступившие радионуклиды повысили радиоактивность молодой хвои в 46, 30 и 65 раз по сравнению с ее исходными данными, полученными сразу после подкормки. Из этих данных следует, что как недостаток, так и избыток вносимого в березняки минерального азота значительно задерживает формирование нового ассимиляционного аппарата у елового подростка. В этот период для его окончательного формирования еще требуется дополнительный приток  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов. У растений, подкормленных  $\text{N}_{180}$ , их требуется значительно меньше, чем у контрольных растений и с внесением  $\text{N}_{270}$ .

К концу 16 суток после подкормки (21 июня), радиоактивность молодой хвои начала активно снижаться, что свидетельствовало о переходе ее в этот период уже на самостоятельное углеродное питание. За период между 13 и 21 июня из молодой хвои в транспортную сеть у контрольных и опытных ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) растений было аттрагировано соответственно:  $78,0 \cdot 10^3$ ,  $84,1 \cdot 10^3$  и  $80,2 \cdot 10^3$  имп. или 41, 35 и 36 % из всего количества имеющихся в хвое ассимилятов. Всего за 16 суток из 1–2-летней хвои в транспортную систему поступило: у контрольных растений 106,7 имп., у опытных растений от 173 до  $146 \cdot 10^3$  имп. В последующие сроки радиоактивность всех опытных возрастов хвои у всех моделей продолжала снижаться.

Наблюдаемая у подростка ели на площадках с  $N_{180}$  ускоренная и увеличенная эвакуация меченых ассимилятов из ассимиляционного аппарата, дает основание полагать, что она обусловлена повышенными запросами на ассимиляты со стороны активных аттрагирующих зон молодой хвои, камбия, корневой системы, которые после улучшения корневого питания стали активными их потребителями. Об этом свидетельствуют и наши более ранние исследования (Коновалов и др., 1994; Коновалов, Зарубина, 2001, 2012).

В конце вегетационного сезона (10 сентября) радиоактивность молодой хвои в расчете на 1 г сухой массы у елового подростка на контроле и опытных площадках составляла  $25,4 \cdot 10^3$ ,  $39,0 \cdot 10^3$  и  $32,6 \cdot 10^3$  имп., в двухлетней соответственно  $3,2 \cdot 10^3$ ,  $4,2 \cdot 10^3$  и  $5,3 \cdot 10^3$  имп. Спустя год после подкормки к началу нового вегетационного периода радиоактивность теперь уже прошлогодней хвои не превышала  $(1,4 \dots 1,9) \cdot 10^3$  имп, а радиоактивность двухлетней хвои  $(2,2 \dots 3,7) \cdot 10^3$  имп. Видимо, это количество радионуклидов и осталось закрепленным в составе конституционных структурных образований клеток в виде лигнин + клетчатка.

Известно, что вырабатываемые листом молодые транспортные ассимиляты не остаются на месте их производства, а достаточно быстро по системе ближнего и дальнего транспорта передвигаются к местам потребления, откуда на них поступают запросы. Это, прежде всего, молодая хвоя, фракции ствола, корни, где поступившие ассимиляты используются для выработки важнейших биологических продуктов и создания дополнительного прироста.

Количество меченых продуктов, поступивших в соответствующие фракции дерева, оказалось в тесной зависимости от условий корневого питания и временного промежутка. Об этом свидетельствует динамика оттока и концентрация радионуклидов в основных фракциях модельных деревьев ели в контрольной секции 59-летнего березняка в зависимости от условий корневого питания (таблица 42). Кора, луб и древесина брались из стволика между вторым и третьим междоузлиями подкормленных мутовок.

Радиоактивный углерод через сутки после подкормки у всех моделей был обнаружен в коре, лубе и древесине верхушечных побегов тех участков ствола, которые были радиоактивны и находились в камере для подкормки. В корнях контрольных растений радиоактивный углерод в этот период еще отсутствовал, а у подкормленных азотом елочек он был обнаружен в небольших количествах. В это же время отмечалось достаточно быстрое повышение радиоактивности коры, луба и древесины, особенно у опытных растений, которое было обусловлено началом активного транспорта радионуклидов из хвои по проводящей системе стволика.

Таблица 42 – Влияние дозы азота на динамику оттока и распределения  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов ( $\text{R} \cdot \text{л} \cdot \text{с}^{-3}$ , имп./мин на 1 г абс. сухого вещества) у ели

Объект наблюдения	Время наблюдений, сутки											
	контроль				N <sub>180</sub>				N <sub>270</sub>			
	1	8	16	45	1	8	16	45	1	8	16	45
Кора	0,51	1,07	1,00	0,43	1,26	2,12	1,39	0,52	1,69	1,40	1,01	0,66
Луб	0,62	1,65	0,84	0,37	1,18	2,18	1,47	0,54	1,58	1,67	1,18	0,59
Древесина	0,50	1,77	1,07	0,47	0,76	2,51	1,92	0,77	1,02	2,02	1,37	0,57
Корни	0	0,33	0,87	0,50	0,21	1,92	0,53	0,21	0,03	1,35	0,32	0,18

Через 8 суток стабильный изотоп углерода обнаружен во всех фракциях и корнях модельных деревьев. В корнях его оказалось в 2-3 раз меньше, чем во фракциях ствола и в десятки раз меньше, чем в хвое подкормленных мутовок. Через 45 суток после подкормки радиоактивными оставались все части ствола и корни. К этому сроку радиоактивность коры и луба начала снижаться, а содержание радиоуглерода в древесине оставалось высоким, и было слабо подвержено теку-

щим изменениям по ходу вегетации растений.

Анализ динамики накопления радиоуглеродных соединений по ходу вегетации у контрольных и опытных растений показывает, что азот, ускорив передвижение меченых метаболитов в дереве, значительно повысил радиоактивность всех его частей. Особенно существенные различия между опытными и контрольными моделями наблюдались в первую неделю. Так, в течение первых суток после введения в деревце радиоуглерода, радиоактивность отдельных частей его у опытных растений превышала радиоактивность контрольных растений в 1,5–2 раза.

Через неделю эти различия сократились до 27–67 %. Через две недели радиоактивность отдельных частей деревца у опытных растений оставалась лишь на 7–28 % выше радиоактивности контрольных растений. Наименьшей радиоактивностью чаще всего отличалась древесина ствола. Однако различия между древесиной лубом и корой обычно были небольшими. Лишь во время отдельных определений радиоактивность древесины была выше радиоактивности частей деревца на 13–37 %.

Результаты радиохимического анализа корневых систем показали, что после подкормки больше радиоуглерода поступило в корни растений на участках с дозой  $N_{180}$ . Под действием этой дозы в течение первых суток после окончания подкормки в корни поступило 212 имп., а при дозе  $N_{270}$  не более 30 имп. В корнях контрольных растений в это время радиоуглерод обнаружен не был. Через 8 суток на опытных площадках обозначилась максимальная радиоактивность корней. В этот период в корнях контрольных и опытных ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) растений содержалось  $0,33 \cdot 10^3$ ,  $1,92 \cdot 10^3$  и  $1,35 \cdot 10^3$  имп. соответственно. Затем радиоактивность корней у опытных моделей начала сокращаться, а в контроле продолжала возрастать и через сутки достигла максимальных значений ( $0,87 \cdot 10^3$  имп.).

Известно, что часть поступивших в корни ассимилятов после их метаболизации вновь возвращается в надземную часть в виде продуктов корневой деятельности (Курсанов, 1976; Мокроносов, 1981, 1982; Крамер, Козловский, 1963, 1983). Поэтому можно полагать, что у подростка под действием дозы  $N_{180}$  в надземную часть возвращается их значительно больше, чем в контроле и на площадках с  $N_{270}$ .

За сутки с 13 по 21 июня у подростка на площадках с  $N_{180}$  из корней в надзем-

ную часть возвратилось и было использовано на дыхание  $1,4 \cdot 10^3$  имп., на площадках с дозой  $N_{270} - 0,93 \cdot 10^3$  имп., или на 35 % меньше. Эта особенность ускоренной метаболизации поступающих в корни повышенных объемов ассимилятов и их достаточно активный обратный возврат в надземную часть в виде корневых продуктов, у подростка под влиянием дозы  $N_{180}$  и позволяет ему своевременно обеспечивать более активную работу всех органов, и тем самым обеспечивать их ускоренный рост и увеличивать прирост.

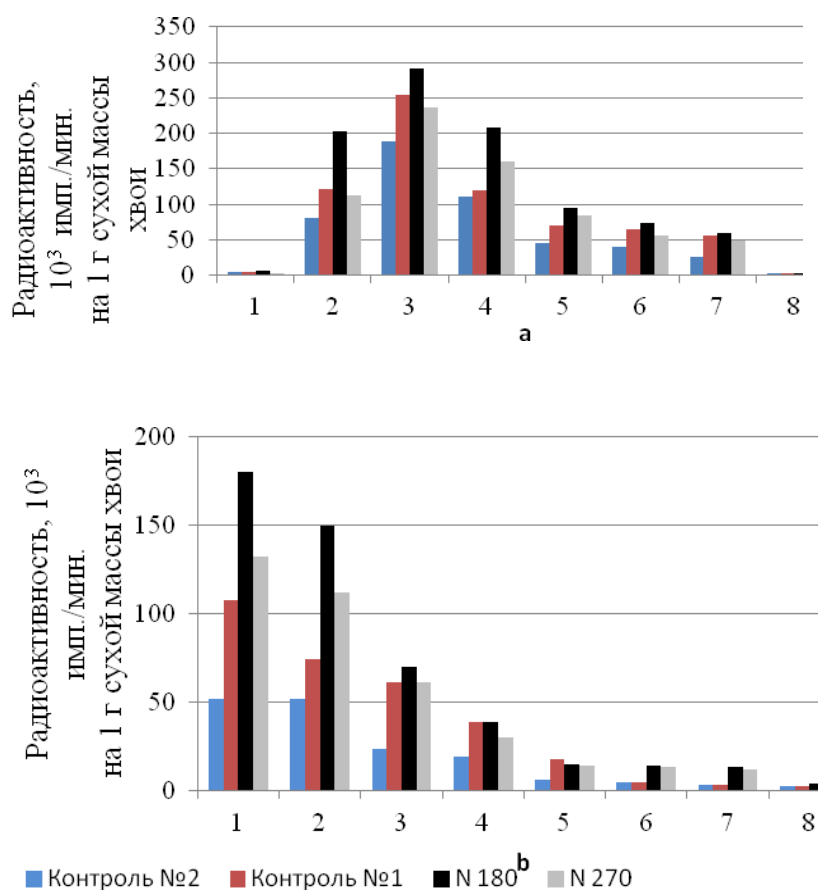


Рис. 18. Влияние азота на скорость оттока  $^{14}\text{C}$ - ассимилятов у подростка ели (изреживание 52 %): а – хвоя текущего года, б – хвоя однолетняя.

Контроль 1– участок древостоя с постепенной рубкой, контроль 2– участок древостоя без рубки и удобрений. Сроки отбора образцов после завершения подкормки: 1- 0,5 часа, 2- 1 сут, 3- 8 сут, 4- 16 сут, 5-45 сут, 6- 70 сут, 7- 95 сут, 8- 1 год.

Внесение в березовое насаждение азота после постепенной рубки, повысив интенсивность фотосинтеза у елового подростка, еще больше активизировало процессы накопления и последующего транспорта накопленных радиоактивных метаболитов. Характер накопления и распределения  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов у елового подростка в изреженном 59-летнем березняке показал, что разница в количестве поглощенного радиоуглерода контрольным подростом на вырубке и под пологом древостоя не столь внушительна (34–38%).

Как это, например, ранее наблюдалось у елового подростка между 13-летним березовым молодняком и спелым ельником (рисунок 18). Эта особенность объясняется

тем обстоятельством, что во время подкормки (5 июня) лист на березе еще не полностью распустился. Поэтому разница в освещенности древостоя и на участке с рубкой была не столь большой ( $16,4 \cdot 10^3$  люкс в контрольном насаждении и  $29,7 \cdot 10^3$  люкс на участке с рубкой). Данное обстоятельство и позволяло ели активно ассимилировать  $^{14}\text{CO}_2$ . Внесение азота изменило интенсивность ассимиляции  $\text{CO}_2$  елью.

Результаты радиохимического анализа хвои показали, что у подростка ели за время экспозиции (0,5 час) в атмосфере  $^{14}\text{CO}_2 + \text{CO}_2$  в процессе фотосинтеза однолетней хвоей в расчете на 1 г абс. сухой массы на контрольной секции без рубки было ассимилировано  $4,1 \cdot 10^3$  имп./мин. радиоуглерода. На участке с рубкой показатель составил  $5,0 \cdot 10^3$  имп./мин., на опытных участках с рубкой и удобрениями ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) –  $(5,7$  и  $2,9) \cdot 10^3$  имп. соответственно. За этот же период хвоей второго года вегетации было ассимилировано почти в 15 раз больше, чем молодой только что вышедшей из-под почечных чешуек хвоей. Трехлетней хвоей было поглощено радиоуглерода на 6–11 % меньше, чем двухлетней: на контроле  $47,6 \cdot 10^3$  имп., вырубке  $100,3 \cdot 10^3$  имп, а опытными растениями ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) соответственно  $164,1 \cdot 10^3$  и  $122,4 \cdot 10^3$  имп. В целом 1-3-летней хвоей во время фотосинтеза на контроле с рубкой и на опытных удобренных ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) участках изреженного насаждения было ассимилировано:  $213,3 \cdot 10^3$ ,  $349,8 \cdot 10^3$  и  $257,7 \cdot 10^3$  имп. радиоуглерода. У ели на контроле не ухоженной секции этими возрастными хвоей было ассимилировано лишь  $103,6 \cdot 10^3$  имп., а у опытных  $215,1 \cdot 10^3$  и  $162,4 \cdot 10^3$  имп.

Следует отметить, что в это период активному поглощению  $^{14}\text{CO}_2$  елью способствовала достаточно высокая интенсивность дыхания корней. У контрольных моделей на вырубке она составила  $0,71 \pm 0,12$  мг  $\text{CO}_2$  / (г ч) у мелких и  $0,39 \pm 0,05$  мг  $\text{CO}_2$  / (г·ч) у ростовых корней. Дыхание корней удобренных моделей было заметно выше и при температуре  $18,5^\circ \text{C}$  на площадках с дозой  $N_{180}$  их интенсивность составляла  $0,99 \pm 0,09$  мг  $\text{CO}_2$  / (г·ч) у мелких и  $0,58 \pm 0,07$  мг  $\text{CO}_2$  / (г·ч) у ростовых корней.

Дальнейшее исследование показало, что к моменту подкормки (5 июня) молодая хвоя, несмотря на достаточно хорошие световые условия на участке с рубкой, длительное время продолжала оставаться активным акцептором молодых ассимилятов.

Об этом свидетельствует достаточно быстрое повышение ее радиоактивности после подкормки. Уже в течение первых суток после экспозиции в токе  $^{14}\text{CO}_2 + \text{CO}_2$  радиоактивность молодой хвои в контрольной секции (без рубки) увеличилась в 20 раз (с 4,1 тыс. имп. до 81,2 тыс. имп.), на участке с рубкой в 24 раза, а на опытных участках с рубкой и азотом в 35 и 37 раз, что свидетельствует о высокой потребности молодой хвои в углеводах, необходимой для ее формирования. Часть потребленного радиоуглерода молодой хвоей подроста могла быть включена в полимерные соединения молодого ассимиляционного аппарата и оказаться закрепленной в конституционных структурах его клеточных стенок (Юшков, 1965).

После окончания подкормки радиоактивность прошлогодней хвои в результате оттока из нее радиоуглеродных соединений, начала быстро уменьшаться. В течение первых суток ее радиоактивность на контрольной секции не ухоженной части насаждения сохранилась на первоначальном уровне. На секции с постепенной рубкой радиоактивность уменьшилась на 31 %. На опытных участках с рубкой и азотом ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) она, по отношению к контролю с рубкой, сократилась на 18 %.

В этот период удельная радиоактивность двухлетней хвои, соответственно составляла: в не ухоженном контроле  $51,5 \cdot 10^3$ , на участке с рубкой  $74,4 \cdot 10^3$ ; на опытных участках ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) с рубкой и азотом  $149,3 \cdot 10^3$  и  $112,0 \cdot 10^3$  имп. Количество радионуклидов в трехлетней хвое за этот период уменьшилось в 1,2–1,3 раза. В это же время их концентрация в хвое трехлетнего возраста на контроле и у опытных растений ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) составляла соответственно  $62,2 \cdot 10^3$ ,  $134,1 \cdot 10^3$  и  $95,3 \cdot 10^3$  имп.

Молодая хвоя только к 21 июня, достигнув половины (0,6 см на лесосеке и около 0,7 см у опытных моделей) своего максимального размера, перешла на самостоятельное углеродное питание и стала активным донором углеродных соединений для потребностей дерева. На это указывает значительное снижение ее радиоактивности к этому периоду. За период между 13 и 21 июня за счет оттока радиоактивность молодой хвои на контроле сократилась на 47 %, у опытных растений на 29 и 32 % и 21 июня составляла соответственно  $110,1 \cdot 10^3$ ,  $208,0 \cdot 10^3$  и  $160,2 \cdot 10^3$  имп.

Результаты опытов показали, что развитие молодой хвои и обеспечение ее продуктами текущего фотосинтеза по достижению половины максимального раз-



мера на вырубке, как и в не ухоженной части насаждения, происходит преимущественно за счет метаболитов, поступающих из хвои старших возрастов, радиоактивность которых в этот период начинает сокращаться.

В результате дополнительного поступления ассимилятов только за сутки после окончания подкормки доля участия молодой хвои в суммарной радиоактивности всех экспонированных возрастов хвои (1–3-летней хвои) существенно возросла и в контроле составляла 48 % против 8 % сразу после подкормки. У опытных растений ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) доля радиоактивности молодой хвои в это время составляла 35–41%.

Через сутки после подкормки следы радиоуглерода были обнаружены также в корнях, а спустя 8 суток их радиоактивность у опытных елочек уже достигла  $(1,82–2,48) \cdot 10^3$  имп. (таблица 42). Однако концентрация радиоуглерода в корнях оставалась значительно ниже, чем в верхушечных подкормленных мутовках деревьев.

В период интенсивного роста побегов в боковых ветвях мутовки, расположенной сразу за узлом введения, радиоуглерод был обнаружен в очень ограниченном количестве. Его содержание в молодой хвое не превышало  $1,1–1,7 \cdot 10^3$  имп. Выше отмечалось, что факт появления радиоактивности в молодой формирующейся хвое ниже узла введения, вероятно, обусловлен возросшей акцепторной активностью растущих ветвей данной мутовки и в связи с неполным формированием хвои на Севере у елового подроста в течение первого вегетационного периода. На это указывает и ее остаточная радиоактивность к началу следующего вегетационного периода.

Минеральные удобрения являются одним из весьма действенных экзогенных регуляторных факторов, способных существенно изменять донорно-акцепторные взаимоотношения у растений (Курсанов, 1976). Первыми опытами, посвященными изучению донорно-акцепторных отношений у ели и сосны с применением азотных удобрений и рубок, была установлена локальность ассимиляции и поступления продуктов фотосинтеза в разные органы древесных пород (Коновалов и др., 1994; Коновалов, Листов, 1989; Коновалов, Кружалина, 2004).

При исследованиях наряду с локальностью отмечалась и другая закономерность – участие нескольких возрастов хвои в обеспечении ассимилятами одной и той же молодой хвои. Количество ассимилятов, притекающих в молодую хвою по-

сле подкормки, превосходило их количество, экспортированных в нее отдельно из двух- и трехлетней хвои.

Результаты опытов, проведенных в 59-летнем березняке, подкормленного разными дозами азота ( $N_{180}$ ,  $N_{240}$ , контроль), показывают, что на участке с рубкой у елового подроста, количество вносимого в насаждение азота играет весьма существенную роль в скорости ассимиляции, поглощения, передвижения по растению и утилизации синтезированных радиоуглеродных соединений. Обе дозы минерального азота уже во время подкормки проявили специфичность действия на ассимиляционный аппарат ели.

Анализ (рисунок 18) показывает, что в момент подкормки больше всего радиоуглерода моделями подроста было поглощено под действием дозы  $N_{180}$  ( $5,8 \cdot 10^3$  имп. молодой хвоей, от  $180,1 \cdot 10^3$  двухлетней, до  $164,1 \cdot 10^3$  имп. трехлетней хвоей). На площадках с  $N_{270}$  радиоуглерода было ассимилировано елью на 23...28 % меньше, чем на площадках с  $N_{180}$ , но, примерно, на такую же величину больше, чем у контрольных растений.

Поступление  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов у контрольного и опытного подроста на участке с рубкой продолжалось вплоть до 13 июня. Затем, примерно через неделю после подкормки, дополнительный приток ассимилятов в молодую хвою практически прекратился полностью. В этот период концентрация  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов в молодой хвое у контрольных и опытных ( $N_{180}$ ,  $N_{240}$ ) растений составляла:  $245,0 \cdot 10^3$ ,  $292,2 \cdot 10^3$  и  $236,7 \cdot 10^3$  имп. соответственно. В дальнейшем из молодой хвои начался активный отток транспортных продуктов фотосинтеза. В стволы у контрольных елей экспортировалось за период между 13 и 21 июня 53 % радиоактивных ассимилятов, у опытных ( $N_{180}$ ,  $N_{240}$ ) 45 и 32 % соответственно.

Исходя из полученных данных, можно считать установленным, что молодая хвоя у елового подроста между этими двумя датами полностью перешла на самостоятельное углеродное питание. К сожалению, точную дату перехода молодой хвои на полное обеспечение собственными ассимилятами установить не удалось. Можно полагать, что на участке с рубкой этот процесс у ели начался раньше, чем у подпологовой ели в условиях ограниченного светового режима.

За указанный выше период на участке с рубкой из молодой хвой оттекло значительно больше ассимилятов, чем у подпологовой ели в не ухоженном березняке. Молодая хвоя раньше смогла достичь половины своего максимального размера, позволяющего ей полностью перейти на самостоятельное углеродное обеспечение.

Процесс стока ассимилятов из молодой хвой продолжился и в дальнейшем. К концу вегетационного периода (11 сентября) в молодой хвое оставалось не более 20–22 % ассимилятов от их максимального количества, накопленного к 13 июня. Через год после подкормки радиоактивность теперь уже прошлогодней хвой у контрольных и опытных елей не превышала  $(1,4–2,4) \cdot 10^3$  имп. Больше всего радионуклидов оставались закрепленными в конституционных структурах молодой хвой у подростка на опытах с  $N_{180}$ .

В неухоженном древостое на объектах с этой же дозой азота радиоактивность молодой хвой через год составляла не более  $5,3 \cdot 10^3$  имп. В это же время радиоактивность 2–3-летней хвой у контрольных и опытных растений сохранялась на уровне  $(2,2–3,7) \cdot 10^3$  имп. Эти данные говорят о том, что у ели внутреннее формирование молодой хвой продолжается в течение 2–3 лет. Об этом свидетельствует высокая остаточная радиация в 2–3-летней хвое, закрепленная в ее конституционных структурах.

Радиоактивность 2–3-летней хвой опытных елей продолжала снижаться по ходу вегетационного периода в результате оттока. Перед его завершением радиоактивность двухлетней хвой у контрольных и опытных елей не превышала  $(3,0–13,0) \cdot 10^3$  имп., трехлетней –  $(3,0–11,9) \cdot 10^3$  имп., а через год после подкормки  $(1,0–4,0) \cdot 10^3$  и  $(1,3–3,8) \cdot 10^3$  имп. соответственно.

Сравнивая показатели ассимиляции  $^{14}\text{CO}_2$  у контрольных и опытных растений, подкормленных разными дозами азота можно видеть, что за период подкормки (0,5 ч) во время активного фотосинтеза больше всего радиоуглерода было ассимилировано 1–3-летней хвоей удобренными деревьями, особенно, на объектах с дозой азота 180 кг/га. На объектах с дозой  $N_{270}$  радиоактивного углерода накоплено на 27 % меньше, чем под действием  $N_{180}$ .

Как показывают более ранние опытные данные (Коновалов, Листов, 1989;

Коновалов и др., 1994), повышенные дозы азота у ели и сосны нарушают нормальную работу корней и в верхних слоях почвы приводят к частичной гибели мелких корневых окончаний. Одно-трехлетней хвоей контрольных растений за время подкормки ассимилировано  $213,0 \cdot 10^3$  имп., у опытных ( $N_{180}$  и  $N_{270}$ ) соответственно  $358,8 \cdot 10^3$  и  $255,2 \cdot 10^3$  имп.

Во всех случаях в период активного роста побегов главным акцептором атмосферной  $^{14}\text{CO}_2$  оставалась хвоя второго и третьего годов вегетации. Молодым формирующимся ассимиляционным аппаратом в начальный период освобождения его от покровных чешуек было ассимилировано радиоизотопного углерода в 20–30 раз меньше, чем двухлетней и трехлетней хвоей. В общей суммарной массе поглощенного за время подкормки 1–3-летней хвоей радиоуглерода доля молодой хвои на контроле и опытных объектах ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) составляла соответственно: 2,4; 1,7 и 1,2 %.

Из данных следует, что в начале июня в период формирования молодых побегов основную физиологическую нагрузку по ассимиляции атмосферной  $\text{CO}_2$  у ели принимает на себя хвоя прошлых вегетационных периодов. На ее долю у деревьев, удобренных азотом, приходится почти 98 % всего поглощенного углерода.

Молодая хвоя в начальный период своего развития (сразу после освобождения от почечных чешуек) несмотря на улучшение светового и азотного питания длительное время продолжает оставаться активным акцептором молодых ассимилянтов. Повышенные дозы вносимого в насаждения азота в период роста молодых побегов еще больше задерживают нормальное развитие молодого ассимиляционного аппарата, чем даже его природный уровень, снижая еще больше его фотосинтетическую активность. На это указывает достаточно низкий процент поглощенного молодой хвоей радиоуглерода.

При недостатке или при избытке азота кроме нарушения процессов синтеза радиоуглеродных соединений, существенные нарушения отмечены также в динамике оттока из хвои этих метаболитов. В течение первых суток наибольшее количество радиоуглеродных соединений в транспортную сеть поступило у контрольных растений. За первые сутки из хвои второго года оттекло: у контрольных растений  $33,8 \cdot 10^3$  имп, а у опытных ( $N_{180}$  и  $N_{240}$ )  $38,1 \cdot 10^3$  и  $20,2 \cdot 10^3$  имп.

В течение последующих семи суток характер передвижения ассимилятов у опытных и контрольных растений заметно изменился. В течение этого срока из двухлетней хвои в другие органы дерева экспортировалось: на контроле  $13,0 \cdot 10^3$  имп., у опытных растений  $81,1 \cdot 10^3$  и  $51,2 \cdot 10^3$  имп. Примерно, такой же характер динамики экспорта радионуклидов в указанные сроки наблюдался и в трехлетней хвое.

За указанный период практически вся оттекающая из старой хвои масса ассимилятов поступила в молодую хвою, где использовалась на формирование нового ассимиляционного аппарата. Из транспортных ассимилятов, за первые сутки в молодую хвою дополнительно поступило: у контрольных растений  $116,0 \cdot 10^3$  имп., у опытных ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) –  $197,4 \cdot 10^3$  и  $109,1 \cdot 10^3$  имп.

Из полученных данных следует, что у елового подростка в северотаежных березняках азот в дозе 180 кг/га ускоряет, а в дозе 270 кг/га, как и его природный недостаток, задерживает формирование нового ассимиляционного аппарата. Поэтому с целью усиления роста елового подростка в березняках дозу  $N_{180}$  можно считать как оптимальную. Она может быть рекомендована для широкого применения в качестве эффективного мероприятия по ускорению роста и повышению биологической активности молодого поколения ели.

В течение периода наблюдений (1 год) на участке с постепенной рубкой из 2–3-летней хвои в транспортную сеть у контрольных елей было экспортировано  $203 \cdot 10^3$  имп. меченых соединений, у опытных ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) елей от  $338 \cdot 10^3$  до  $250 \cdot 10^3$  имп. За этот период в не ухоженном березняке у контрольных растений из всего количества ассимилированных 1–3-летней хвоей радионуклидных соединений в транспортную сеть дерева поступило  $94 \cdot 10^3$  имп., у опытных растений ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) –  $202 \cdot 10^3$  и  $156 \cdot 10^3$  имп.

Наблюдаемая у растений ускоренная и увеличенная эвакуация из хвои меченых ассимилятов в варианте с  $N_{180}$  дает основание полагать, что она обусловлена повышенными на них запросами со стороны активных аттрагирующих центров потребителей. Молодая хвоя, камбий, корни стали активными потребителями ассимилятов после улучшения светового и корневого питания. На это указывают и экспериментальные данные более ранних опытов (Коновалов и др., 1994; Конова-

лов, Листов, 1989).

Как отмечалось выше, вырабатываемые ассимиляты, в силу их высокой лабильности и поступающих на них запросов со стороны активных центров, по системе ближнего и дальнего транспорта передвигаются в эти центры, где используются для выработки важнейших биологических соединений. Часть их используется во время дыхания и на формирование нового ассимиляционного аппарата и прироста, на поддержание жизнедеятельности этих структур и всего растения в целом.

Таблица 43 - Влияние рубки и дозы азота на динамику оттока и распределения  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов ( $\text{R} \cdot \text{л} \cdot \text{с}^{-3}$ , имп./мин на 1 г абс. сухого вещества) у ели в 59-летнем березняке

Объект исследования	Время наблюдений, сутки											
	контроль с рубкой 52 %				$\text{N}_{180}$				$\text{N}_{270}$			
	1	8	16	45	1	8	16	45	1	8	16	45
Кора	1,11	1,91	1,39	0,55	2,06	2,84	1,62	1,14	1,29	2,08	1,41	0,65
Луб	1,14	1,76	1,24	0,51	2,08	2,82	1,87	1,22	1,25	2,37	1,38	0,69
Древесина	1,04	2,23	1,48	0,67	1,70	2,94	1,92	1,37	1,12	2,60	1,53	0,48
Корни	0,07	1,96	0,37	0,30	0,11	2,42	0,75	0,52	0,02	1,58	0,52	0,28

Кора, луб и древесина оказались достаточно радиоактивными элементами после подкормки верхушечных мутовок стабильным изотопом углерода (таблица 43). Радиоактивный углерод уже через сутки был обнаружен в коре, лубе и древесине верхушечных побегов стволов. В корнях содержалась достаточно низкая концентрация его по сравнению с другими частями дерева. Возможно, что за сутки большая часть радиоуглерода даже при улучшении лесорастительных условий (освещенность, азотное питание) задержалась в проводящей системе дерева и за этот период не смогла достичь корневой системы, несмотря на достаточно высокую скорость его передвижения.

Из литературы (Тарчевский, 1977) известно, что сахароза, как основная транспортная форма углеводов, в ситовидных трубках флоэмы передвигается со скоростью от 40 см до 150 см в час. В это же время радиоактивность осевых органов ствола (кора, луб, древесина) к этому сроку уже достигла значительной величины. Среди основных частей ствола наибольшей радиоактивностью чаще всего характеризовалась древесина.

Повышенной радиоактивностью фракции ствола характеризовались у опытных растений. Особенно большое количество радиоуглерода в этих частях ствола аттрагировалось у растений на площадках с  $N_{180}$ . Из полученных данных (таблица 43) видно, что радиоактивность была в 1,1–1,4 раза выше, чем у контрольных растений. Отмечаемая пониженная радиоактивность частей ствола у ели на объектах с  $N_{270}$  могла быть вызвана задержкой оттока ассимилятов из хвои подкормленных мутовок и снижения аттрагирующей способности тканей ели в данных условиях местопроизрастания.

По сравнению с контролем, внесение азота в изреженную часть березняка, оказало более сильное действие на отток радионуклидных соединений из хвои и более активное передвижение их по проводящей системе ствола. Этим, видимо, можно объяснить наблюдаемое уже через сутки после подкормки радиоуглекислотой существенное повышение радиоактивности осевых частей ствола у молодых опытных елей на участке с рубкой.

Через неделю радиоактивность основных частей ствола у контрольных и опытных модельных деревьев возросла еще больше и достигла своих максимальных значений. В этот период радиоактивность осевых частей ствола у опытных елей была выше контроля на 18–23 %. Затем радиоактивность всех частей ствола (кроме корней и хвои) стала убывать. Через 45 суток после подкормки радиоактивность коры, луба и древесины была в 1,3–2,9 раза ниже по сравнению с их максимальными значениями.

Среди применявшихся доз азота наиболее значительное влияние на поступление радиоуглерода в осевые части ствола оказала одинарная доза азота ( $N_{180}$ ). Уже через сутки после подкормки радиоактивность коры, луба и древесины у подростка значительно возросла и была выше показателей контроля в 1,3–1,6 раза. Чаще повышенной радиоактивностью отличалась древесина верхних подкормленных мутовок. Лишь однажды спустя сутки после подкормки концентрация радиоуглерода оказалась ниже, чем в коре и лубе.

Другим параметром, характеризующим распределение ассимилятов у подростка, является относительная радиоактивность корней. В опыте количество меченых про-

дуктов, поступивших в корни, оказалось в тесной зависимости от условий корневого питания. Результаты радиохимического анализа корней, взятых у контрольных и опытных моделей после экспонирования побегов в радиоуглекислоте, показали (таблица 43), что больше всего радиоактивных ассимилятов в корни, как и в другие части дерева, поступило на участках с дозой азота 180 кг. Уже через сутки следы радиоуглерода (более 112 имп.) обозначились в корнях этих растений.

На участке с  $N_{270}$  радиоактивный углерод в это время практически не появился (5 имп/мин.). Отсутствие радиоактивности в корнях связано, по-видимому, с появлением в них деструктивных изменений, вызвавших снижение их физиологической активности и даже частичную гибель. В последующие сроки радиоуглерод обозначился в корнях и этих растений, однако количество его постоянно оставалось ниже, чем у ели на участках с  $N_{180}$ . Наибольшее количество радиоуглерода в корни контрольных и опытных растений поступило через неделю после подкормки. В этот период радиоактивность корней у подростка на участках с  $N_{180}$  превышала радиоактивность корней у контрольного подростка на 24 %. На объектах с  $N_{270}$  содержание радиоуглерода оставалось таким же, как у контрольных растений. И только через 16 суток их радиоактивность превысила показатели контроля и стала выше, чем у опытных растений в не ухоженной части насаждения. Наиболее активно радиоуглерод накапливался в мелких корнях. Радиоактивность проводящих корней оказывалась на 12–14 % ниже радиоактивности мелких корневых окончаний.

Ранее отмечалось, что часть ассимилятов, поступающих в корни, после их корневой метаболизации, вновь возвращается в надземные органы в виде продуктов корневой деятельности. Поэтому можно полагать, что, как и в предыдущем опыте, у растений с дозой  $N_{180}$  в надземную часть корневых метаболитов возвращается значительно больше, чем на контроле и объекте с  $N_{270}$ . Они раньше и быстрее проходят процесс метаболизации. Эта особенность метаболизма у подростка с  $N_{180}$  и обеспечивает активную работу всех его органов и более быстрый рост их в данных лесорастительных условиях. Известно, что экологическая роль азотного питания в жизни растительного организма весьма велика (Андреева и др., 1971, 1982, 1992).

Азотное питание является одним из факторов, оказывающих влияние на



направление движения продуктов фотосинтеза, на характер утилизации их в отдельных частях растения (Курсанов, 1976; Зернова, 1993). Это хорошо видно также из следующего опыта, в ходе которого у подростка ели в 53-летнем березняке изучалось влияние азота на процессы накопления и последующего оттока из хвои  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов, их распределение по отдельным органам растения в зависимости от интенсивности рубки (рисунок 19).

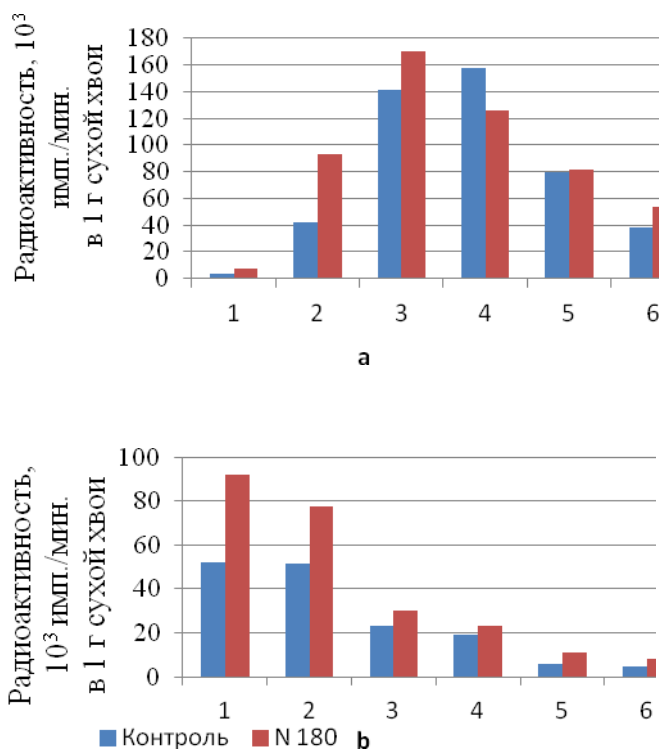


Рис. 19. Влияние дозы азота на скорость накопления и оттока  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов у подростка ели в 53-летнем березняке на контрольной секции: а - хвоя текущего года, б - хвоя однолетняя.

Сроки отбора образцов хвои после подкормки через: 1 - 0,5 часа, 2 - 1 сут., 3 - 8 сут., 4 - 14 сут., 5 - 40 сут., 6 - 70 сут.

Обращает на себя внимание низкая скорость образования и не высокий процент накопления радиоактивности молодой хвои во время подкормки. Результаты радиохимического анализа показали, что за время экспозиции (0,5 ч) в атмосфере  $^{14}\text{CO}_2 + \text{CO}_2$  у подростка на контроле и опытах хвоей текущего года было ассимилиро-

Подкормка радиоуглекислотой верхних 5 мутовок подростка ели была проведена 5 июня через 15 дней после внесения в почву мочевины при сухой солнечной с переменной облачностью теплой погоде. Удельная радиоактивность газовой смеси 4 мБ/л, время экспозиции 30 мин. Молодая хвоя ко времени подкормки только что освободилась от почечных чешуй и имела бледнозеленый вид с низким содержанием пигментов. В качестве опыта была использована доза азота 180 кг/га. Улучшение корневого питания после внесения в 53-летний березняк контрольной секции минерального азота у ели произошло значительное повышение интенсивности фотосинтеза (рисунок 19).

вано в расчете на 1 г абс. сухой массы лишь  $4,1 \cdot 10^3$  и  $7,9 \cdot 10^3$  имп. радиоуглерода.

За этот период хвоей второго года вегетации радиоуглеродных соединений было накоплено в 12 раз больше ( $52,2 \cdot 10^3$  и  $92,2 \cdot 10^3$  имп. соответственно), чем молодой хвоей. Следует отметить, что, как и в предыдущем опыте, активному фотосинтезу у опытных елочек способствовала высокая дыхательная активность ( $0,71 \pm 0,04$  мг контрольных и  $0,83 \pm 0,02$  мг  $\text{CO}_2$  опытных растений) их корней (Коновалов и др., 1994).

Молодая хвоя к началу опыта, будучи еще недостаточно развитой, в дальнейшем явилась активным акцептором молодых ассимилятов, импортируемых из хвои старших возрастов, что и обеспечивало ее дальнейшее успешное развитие. Через сутки после подкормки радиоактивность молодой хвои увеличилась в 10 раз, у опытных – в 12 раз. Радиоактивность прошлогодней хвои после окончания подкормки в результате экспорта из нее  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов, начала быстро сокращаться.

В течение первых суток ее радиоактивность в контроле сохранилась на первоначальном уровне, в опыте уменьшилась на 16 %. И в дальнейшем радиоактивность двухлетней хвои также продолжала постоянно снижаться.

Радиоактивность молодой хвои продолжала активно увеличиваться и к 12 июня у опытных растений она достигла своих максимальных значений. У контрольных растений в молодой хвое концентрация радиоуглерода этого периода составляла  $141,2 \cdot 10^3$  имп., у опытных  $170,4 \cdot 10^3$  имп.

В дальнейшем радиоактивность молодой хвои у подкормленных азотом елей начала постепенно снижаться, а на контроле и на слабо освещенном участке она и дальше продолжала накапливать радионуклиды. В результате за период с 12 по 19 июня радиоактивность молодой хвои опытных моделей уменьшилась на 26 %, а на контроле увеличилась еще на 12 %.

У подкормленных азотом елей молодой фотосинтетический аппарат к указанному сроку, видимо, уже достиг половины своего максимального размера. Была получена возможность полностью обеспечивать себя собственным углеродным питанием. В итоге стал способным выступать в качестве активного донора ассимилятов для других потребностей.

В то же время для достижения такого состояния молодой хвое в контроле при недостатке азота, требовался еще дополнительный приток какого-то количества ассимилятов. Только после 19 июня и у этого подростка молодая хвоя, достигнув половины своего максимального размера, смогла также полностью перейти на самостоятельное углеродное питание и стать активным донором ассимилятов для ствола и корней.

Кроме процессов накопления существенные нарушения при недостатке азотного питания у елового подростка наблюдаются также в динамике содержания и оттока из хвои радионуклидных соединений. В течение первых суток после подкормки наибольшее количество радиоуглеродных метаболитов у ели из двухлетней хвои оттекло на участках с азотом (16 %). На контроле этот процесс еще не начинался. По истечении 8 суток у контрольных елей из двухлетней хвои в транспортную сеть было аттрагировано  $28,9 \cdot 10^3$  имп., у опытных –  $62,2 \cdot 10^3$  имп. или в 2 раза больше, чем на контроле.

У подростка ели на объектах с азотом наблюдалась ускоренная и увеличенная эвакуация из хвои накопленных в процессе фотосинтеза  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов. Повышенные запросы на углеродную продукцию со стороны активных меристем затем после улучшения азотного питания стали активно функционировать и нуждаться в дополнительном притоке ассимилятов.

Экспериментальные данные показывают, что даже при недостаточном световом режиме у елового подростка азот значительно ускоряет процесс формирования нового ассимиляционного аппарата, чем способствует лучшему снабжению активно функционирующих систем углеродной продукцией.

Известно (Андреева, 1970, 1982, 1988; Андреева и др., 1971, 1979, 1990, 1993), что у растений при хорошем азотном питании значительно улучшаются также процессы взаимодействия между азотным и углеродным питанием, нормализуется структура хлоропластов (Зернова, 1993).

Считается, что согласованность этих процессов, закрепленная в генотипе, является важным приспособлением растения к окружающей среде. Фотосинтез и ассимиляция азота представляют собой единый комплекс фотосинтетических реакций

(Андреева, 1988; Андреева и др., 1992). Все эти особенности, возникающие у растений под действием вносимого в насаждения азота, безусловно, должны способствовать хорошему росту елового подроста в условиях улучшенного азотного питания.

Внесение азота в изреженное насаждение оказало более действенное влияние на процессы накопления и последующего движения продуктов фотосинтеза в растительных частях елового подроста, чем его внесение в неухоженный древостой. После постепенной рубки поступление под полог разреженного насаждения дополнительного света заметно усилило действие азота на процессы, связанные с накоплением и последующей утилизацией радионуклидных соединений у елового подроста (рисунок 19 и 20).

За время подкормки у 1–2-летней хвои опытных елей в не ухоженном насаждении было ассимилировано  $100,1 \cdot 10^3$  имп., а на участке с рубкой  $192,7 \cdot 10^3$  имп. В это время молодой хвоей на участке с рубкой и азотом накоплено в 1,6 раза больше радионуклидных продуктов, чем при аналогичной дозе азота у подпологовой ели в лесу, соответственно  $12,9 \cdot 10^3$  и  $7,9 \cdot 10^3$  имп. Через 8 суток к периоду перехода нового ассимиляционного аппарата на самостоятельное углеродное питание (13 июня), в загущенном древостое в молодую хвою опытных елей к имеющимся радионуклидам дополнительно поступило еще  $162,5 \cdot 10^3$  имп., а на секции с рубкой  $278,7 \cdot 10^3$  имп. или на секции с рубкой почти в 2 раза больше.

Можно полагать, что повышенное количество ассимилятов, поступивших дополнительно в молодую хвою ели под действием азота на участке с рубкой, связано с ее увеличенными размерами и активными физиологическими процессами в ней по сравнению с древостоем. После этого срока из молодой хвои начался активный отток ассимилятов. За 6 суток к 19 июня из молодой хвои на участке с рубкой оттекло  $83,6 \cdot 10^3$  имп., в древостое не более  $44,8 \cdot 10^3$  имп. Через 70 суток после подкормки к 15 августа в молодой хвое ели в древостое и на секциях с рубкой осталось равное количество радионуклидов ( $55 \cdot 10^3$  имп.).

Поскольку на Севере к этому сроку активные физиологические и ростовые процессы у елового подроста заканчиваются, можно полагать, что оставшиеся неиспользованными к этому сроку органические соединения аттрагировались в запасные пулы

дерева для их последующего использования уже в следующем вегетационном периоде. Аналогичный характер связи скорости оттока ассимилятов с особенностями лесорастительных условий выявлен и в двухлетней хвое. Следует отметить, что у молодых елей на участке с рубкой за время подкормки двухлетней хвоей было

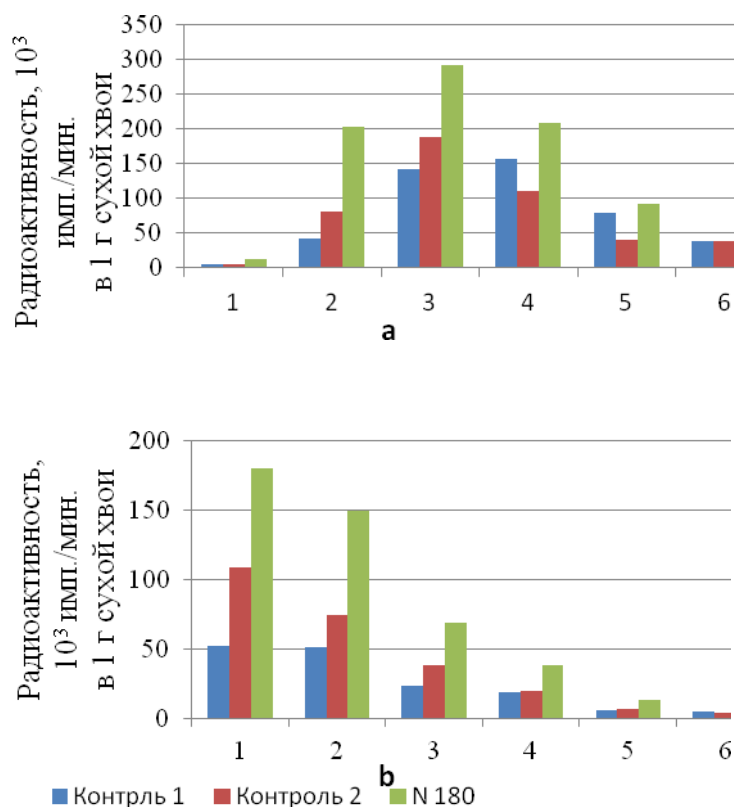


Рис. 20. Влияние азота на скорость накопления и оттока <sup>14</sup>C-ассимилятов у подростка ели в 53-летнем березняке с интенсивностью рубки 50 %:

а - хвоя текущего года, б - хвоя однолетней.  
Контроль 1 - вариант без рубки и удобрений,  
Контроль 2 - секция с рубкой (52 % по запасу).

Сроки отбора образцов: 1 - 0,5 часа, 2 - 1 сут., 3 - 8 сут.,  
4 - 14 сут., 5 - 40 сут., 6 - 70 сут.

Полученные опытные данные со всей очевидностью свидетельствуют, что как недостаток света в северотаежных березняках, так и дефицит азотного питания у елового подростка задерживает синтез высокомолекулярных биологических соединений и их передачу в транспортную сеть дерева. Этими причинами, видимо, и

ассимилировано в 2 раза больше радиоактивных соединений, чем у подпологовой ели с азотом в древостое. После подкормки из прошлогодней хвои в дальнейшем начался активный отток <sup>14</sup>C-ассимилятов, который продолжался до завершения ростовых процессов. В течение вегетационного периода к 15 августа из двухлетней хвои опытных растений в транспортную сеть было аттрагировано: в древостое  $84,1 \cdot 10^3$  имп., на участке с рубкой  $175,1 \cdot 10^3$  имп, у контрольных растений соответственно  $47,6 \cdot 10^3$  и  $104,0 \cdot 10^3$  имп.

объясняется слабый рост и низкая физиологическая активность подроста ели в северо-таежных березняках при явно выраженном дефиците этих важных в экологическом отношении жизненных факторов.

Если сравнить между собой интенсивность рассмотренных выше процессов у подкормленной азотом подпологовой ели в загущенном древостое и у ели на контроле варианта с рубкой, можно сделать следующее заключение (рисунок 19 и 20). В целях активного наращивания физиологических и ростовых процессов у подпологовой ели в загущенных березняках, выборочные рубки являются более предпочтительным лесохозяйственным мероприятием, чем внесение в них азотного удобрения. Так, за время подкормки радиоуглекислотой двухлетней хвои ели на контрольном участке с рубкой было ассимилировано по  $108,5 \cdot 10^3$  имп., а на удобренном азотом участке не ухоженного древостоя  $92,3 \cdot 10^3$  имп.

За первые сутки после подкормки у подроста на контрольном участке с одной лишь рубкой из двухлетней хвои экспортировалось  $34,1 \cdot 10^3$  имп. ассимилированных ею радиоактивных продуктов, а на удобренном азотом участке не ухоженного березового древостоя лишь  $14,8 \cdot 10^3$  имп. В то же время потребность молодой хвои в ассимилятах на удобренном азотом участке контрольного насаждения первоначально оказалась более высокой, и в нее поступило больше дополнительных ассимилятов, чем на контрольном участке с одной лишь рубкой.

За этот же период в молодую хвою елового подроста на удобренном участке древостоя без рубки дополнительно притекло еще  $85,2 \cdot 10^3$  имп., на контрольном участке с рубкой – не более  $68,3 \cdot 10^3$  имп. В целом за весь период импортирования таких ассимилятов в молодую хвою на удобренном участке контрольного древостоя притекло  $162,5 \cdot 10^3$  имп., а на осветленном рубкой, но без внесения азота, контрольном участке  $182,3 \cdot 10^3$  имп.

Из данных видно, что на контрольном участке ухоженного древостоя с одной лишь рубкой за весь период в молодую хвою подроста притекло ассимилятов все же значительно больше, чем под действием лишь одного азота на контрольном не ухоженном участке березняка. Эти данные говорят о приоритете для ели постепенных рубок перед действием на этот процесс азотом.

С целью повышения физиологической и ростовой активности у подростка в северотаежных березняках приоритетным лесохозяйственным мероприятием, в первую очередь, должно явиться проведение в них выборочных рубок, имеющих в своей экологической основе длительный период действия на растения. При этом необходимо отказаться от внесения в загущенные древостои минерального азота, эффективность действия которого на еловый подрост, согласно и литературных данных (Орлов и др., 1987; Орлов, Ильюшенко, 1985), ограничивается весьма коротким временным периодом (2–3 годами). Данное мероприятие требует дополнительных материальных затрат на приобретение и внесение в насаждения удобрений при низкой эффективности их для ели.

Прямое сопоставление полученных данных между собой показывает, что по сравнению с общим контролем, где рубка верхнего полога и внесение азота не проводились, проведение комплексных уходов у елового подростка в северотаежных березняках позволяет существенно активизировать процессы накопления и последующей утилизации накопленных подростом органических соединений. Под его действием у ели в 3,5 раза возрастает интенсивность фотосинтеза, в 5 раз скорость реутилизации накопленных хвоей ассимилятов, почти на 6 суток ускоряется процесс формирования нового ассимиляционного аппарата. Эти данные со всей очевидностью свидетельствуют о весьма низком почвенном плодородии северотаежных березняков и о повышенной потребности подпологовой ели в этих условиях в дополнительном, в первую очередь, световом и азотном питании.

*Таким образом,* полученные экспериментальные данные свидетельствуют о значительных нарушениях у елового подростка в северотаежных березняках наряду с другими физиологическими процессами, скорости фотосинтеза, задержке постфотосинтетической утилизации из хвои продуктов углеродного метаболизма и нарушении снабжения ими активных меристем.

Установлено, что до середины июня у елового подростка в северотаежных березняках почти все метаболиты, вырабатываемые хвоей прошлых лет, используются на формирование нового ассимиляционного аппарата и лишь небольшая часть их оттекает в ствол и корни и используется на дыхание.

Азот в благоприятных для растений дозах усиливает ассимиляцию молодой елью атмосферной  $\text{CO}_2$ , способствует накоплению и перемещению к активным зонам меченых ассимилятов. Повышенные дозы азота у елового подростка ведут к нарушению метаболических процессов, связанных с поглощением атмосферной  $\text{CO}_2$  и с последующей утилизацией из хвои образующихся углеродных метаболитов. От присутствия в живом организме азота зависят многие физиологические и ростовые процессы, в том числе и донорно-акцепторные отношения. Азот стимулирует в корнях и листьях растений синтез эндогенных фитогормонов, о чем указывается и в литературных источниках (Michnewicz, Stopinska, 1980; Mannerkoski, Miyazawa, 1983; Бессонова и др., 1984; Меняйло, 1987).

Эндогенные фитогормоны, выступая в качестве активаторов метаболизма растительной клетки, способны стимулировать ростовые и биохимические процессы в растительных тканях, регулировать механизм транспорта ассимилятов и характер их распределения в растении. Фитогормоны способны также ускорять перемещение ассимилятов к потребляющим органам и тканям и способствовать их активному использованию в них в соответствии с возникающей потребностью, что подтверждается литературными данными (Кулаева, 1973, 1982, 1986; Борзенкова, Мокроносков, 1976; Кефели и др., 1989; Борзенкова, Зорина, 1990; Соколова, Балакшина, 1992; Ронжина, Мокроносков, 1994). Только при оптимальном соотношении азотного питания и света синтезируются ферменты для ассимиляции углерода и азота. Создается полноценная структура хлоропластов и формируется активный фотосинтетический аппарат (Андреева и др., 1971, 1982, 1992; Зернова, 1993).

Изложенный экспериментальный материал с очевидностью показывает, что, используя радиоактивный углерод, как физиологический индикатор, можно успешно характеризовать интенсивность целого ряда физиологических процессов в древесных растениях в тот или иной период их годового или онтогенетического развития, их отношение к экологическим факторам.



## 6.7 Сток атмосферного углерода

Лесные экосистемы служат одним из основных источников депонирования атмосферного углерода. Поэтому создание благоприятных условий для функционирования фитоценоза позволит существенно активизировать процессы стока лесным сообществом из атмосферы углерода и улучшить ее газовый состав, увеличить при этом содержание в ней  $O_2$ .

Оценку ежегодного фотосинтетического стока углерода у елового подростка в 59-летнем березняке проводили по хлорофилловому индексу (ХИ), который в свою очередь определяли как сумму хлорофилла каждого возраста хвои с перемножением на коэффициент Ш (Цельникер, Малкина, 1994; Воронин и др., 1995, 1997). Для этого в каждом варианте опыта было подобрано по два средних модельных дерева, величина каждого из которых соответствовала условиям местопроизрастания. Средняя высота подростка ели в контроле не разреженной секции была 1,90 м, в опыте с азотом – 2,30 м.

С целью исключения возможного существенного варьирования содержания пигментов у взятых моделей, средние пробы хвои для определения ХИ формировались не от двух модельных деревьев, которые одновременно использовались как исходный материал для определения состава фитомассы, а от 3-5 аналогичных деревьев. Характер формирования проективного содержания хлорофилла (хлорофиллового индекса) у елового подростка на контрольном и опытном ( $N_{180}$ ) участках не разреженной секции 59-летнего березняка можно видеть из данных, полученных через 5 лет (таблица 44).

С целью исключения возможного существенного варьирования содержания пигментов у взятых моделей, средние пробы хвои для определения ХИ формировались не от двух модельных деревьев, которые одновременно использовались как исходный материал для определения состава фитомассы, а от 3-5 аналогичных деревьев. Характер формирования проективного содержания хлорофилла (хлорофиллового индекса) у елового подростка на контрольном и опытном ( $N_{180}$ ) участках не разреженной секции 59-летнего березняка можно видеть из данных, полученных через 5 лет.

Таблица 44 - Влияние азота на хлорофилловый индекс и ежегодный сток углерода у подроста ели в 59-летнем березняке на контроле

Объект наблюдения	Вариант опыта							
	контроль				N <sub>180</sub>			
	масса свежей хвои, г	хлорофилл			масса свежей хвои, г	хлорофилл		
		в 1 г хвои, мг	всего, мг	%		в 1 г хвои, мг	всего, мг	%
Хвоя 1 года	372,7	0,733	273,2	19,7	841,8	0,892	750,9	24,5
Хвоя 2 года	472,9	0,892	421,8	30,4	925,9	1,026	950,0	31,0
Хвоя 3 года	416,2	0,815	339,2	24,5	531,4	1,060	563,3	18,4
Хвоя пр.лет	435,7	0,810	352,9	25,4	1023,5	0,779	797,3	26,1
Всего:	1697,5		1387,1	100	3322,6		3061,5	100
Сток углерода: гС/деревце			154,0				339,8	
Сток углерода: кгС/га			639,0				1121,4	
Количество подроста, тыс. штук			3,5				3,3	

Выполненные расчеты ХИ показали, что проективное его содержание у подроста ели в расчете на среднее дерево в не тронутым рубкой березовом фитоценозе северотаежной зоны в зависимости от условий роста колеблется в пределах – от 1,387 на контроле до 3,062 г в опыте. За 5 лет действия азота в дозе N<sub>180</sub> ХИ у подроста увеличился по отношению к контролю почти в 2,2 раза. Увеличение ХИ явилось результатом увеличения массы хвои на опытных деревьях и концентрации в ней хлорофилла (таблица 44). Наибольшее значение ХИ по всем возрастам хвои отмечено у подроста на тех участках насаждения, где был внесен азот в дозе 180 кг/га, а самые низкие – на контрольном участке березняка. Низкая величина ХИ у растений в контрольном древостое, несмотря на, казалось бы, высокое содержание у них хлорофилла в единице массы хвои, объясняется высокой дефолиацией кроны и слабой насыщенностью ее хвоей.

Основной вклад в формирование хлорофиллового индекса у контрольных и опытных растений в контрольной секции березняка вносит 1-2-летняя хвоя (от 50 до 55 %). На долю молодой формирующейся хвои приходится: у контрольных растений около 19,7 %, у опытных – более 24,5 %. Доля участия хвои старше трех лет в формировании ХИ по отношению ко всему дереву составляет не многим более 26 %. Следует отметить, что азот оказал слабое влияние на дифференциацию участия отдельных возрастов хвои в формировании ХИ. Можно лишь указать на

небольшое увеличение у опытных растений доли участия в этом процессе самой молодой хвои (на 4,8 %) и незначительное (на 5,9 %) уменьшение доли в его формировании трехлетней хвои.

Вычисленный ежегодный фотосинтетический сток атмосферного углерода показал, что у подроста ели в не тронутый рубкой части насаждения каждое контрольное дерево во время фотосинтетических реакций ежегодно из окружающей атмосферы аккумулирует в себе около 154 г  $\text{CO}_2$ , а каждое удобренное азотом дерево около 334 г. Основной вклад в этот процесс у контрольных и опытных растений вносит двухлетняя хвоя - почти 31 %. Вклад молодого ассимиляционного аппарата в данный процесс небольшой и у контрольных растений не превышает 20 % от всего дерева.

В расчете на 1 га площади контрольные растения елового подроста в не ухоженных северотаежных березняках ежегодно в своей массе депонируют около 639 кг углерода. За 5 лет действия внесенного в перегущенное березовое насаждение азота этот показатель у подроста возрастает до 1121,4 кг или по отношению к контролю увеличивается в 1,8 раза (таблица 44).

Постепенные рубки, обеспечивая формирование хорошо развитого фотосинтетического аппарата с высоким содержанием зеленых пигментов у елового подроста, в комплексе с внесением мочевины привело к существенному изменению ежегодного объема хлорофиллового индекса и ежегодного стока атмосферного углерода. Ко времени опыта средняя высота ели в изреженном насаждении была 2,3 м, на участке с азотом – 2,9 м. Проективное содержание хлорофилла (ХИ) у подроста ели в 59-летнем древостое на участке промышленной рубки с интенсивностью выборки запаса 52 % через 8 лет увеличился по отношению к контролю в 1,9 раза и составил 2,637 г (таблица 45). В не ухоженном древостое ХИ достигал 1,387 г. Проективное содержание хлорофилла (ХИ) у подроста ели в 59-летнем древостое на участке промышленной рубки с интенсивностью выборки запаса 52 % через 8 лет увеличился по отношению к контролю в 1,9 раза и составил 2,637 г (таблица 45). В не ухоженном древостое ХИ достигал 1,387 г.

Таблица 45 - Влияние азота на хлорофилловый индекс и ежегодный сток углерода у подроста ели в 59-летнем березняке промышленной рубки

Объект	Вариант опыта на объектах постепенных (52 %) рубок							
	контроль, лесосека				лесосека+N <sub>180</sub>			
	масса свежей хвои, г	хлорофилл			масса свежей хвои, г	хлорофилл		
		в 1 г хвои, мг	всего, мг	%		в 1 г хвои, мг	всего, мг	%
Хвоя 1 года	963,4	0,503	484,6	18,4	1360,0	0,806	1096,2	21,0
Хвоя 2 года	1144,3	0,750	858,3	32,5	1440,9	0,874	1259,5	24,1
Хвоя 3 года	1058,4	0,753	797,0	30,2	1776,2	0,896	1591,5	30,4
Хвоя прошлых лет	703,9	0,706	497,0	18,9	1531,4	0,836	1280,3	24,5
Всего:	3870,0		2636,9	100	6108,5		5227,5	100
Сток углерода: гС/деревце			292,7				580,3	
Сток углерода: кгС/га			802,0				1636,3	
Количество подроста, тыс. штук			2,74				2,82	

*В итоге* расчеты показали, что внесенный в изреженное насаждение азот в дозе 180 кг/га за 5 лет увеличил содержание хлорофилла у подроста ели до 5,23 г, в изреженном контроле – 2,64 г. У подроста на контроле изреженной секции наибольший вклад в формирование ХИ вносит хвоя прошлых лет (50,5 %). У подкормленных азотом елей основное формирование ХИ осуществляется преимущественно за счет активной работы 2–3-летней хвои (почти 60 %). На долю хвои прошлых лет приходится не более 19 %, а на долю самой молодой хвои – около 18%. Вычисленные размеры ежегодного фотосинтетически связываемого углерода и ХИ в изреженной части березового насаждения, в котором 8 лет назад была проведена постепенная рубка с интенсивностью 52 %, показали следующее. В течение вегетации каждое контрольное дерево ели ежегодно аккумулирует из атмосферы до 293 г углерода, а каждое удобрённое азотом – около 580 г. Все сохранившие жизнеспособность деревья на каждом гектаре изреженной секции утилизируют соответственно: на контроле около 802 кг, участках с азотным удобрением – 1636 кг.

Низкая величина аккумуляции атмосферного углерода в 59-летнем березняке выявлена у контрольных и не удобрённых растений. Под действием азота показатель у елового подроста в загущенном насаждении увеличился в 2,2 раза, а под действием лишь одной постепенной рубки в 2,0 раза. Количество кислорода, которое способны эти растения выделить в атмосферу в процессе фотосинтетических

реакций при аккумуляции  $\text{CO}_2$ , также будет значительно выше, чем у контрольных и не ухоженных растений. Однако в целом на участке лишь с одной рубкой каждое среднее дерево в атмосферу выделит все же больше кислорода, чем такое же дерево в древостое под действием одного азота. Период эффективного действия постепенной рубки по продолжительности более длительный, чем действие разового внесения азота. Если сравнивать показатели ХИ у подроста ели на изреженном и удобренном участке насаждения с общим контролем, где рубка деревьев и внесение азота не осуществлялось, то можно отметить, что проведение комплексного ухода (рубка + азот) привело к увеличению этого показателя в 3,8 раза. Величина аккумулированного углерода за вегетационный период увеличилась по отношению к общему контролю также более чем в 3,8 раза.

**Выводы.** Изреживание лиственного полога позволяющее подросту ели наиболее эффективно использовать вносимые азотные удобрения, является интенсивность рубки 50 % по запасу до полноты древостоя 0,5. Больше изреживание верхнего полога не способствует усилению дыхания корней и не ведет к повышению эффективности вносимых азотных удобрений. Наиболее эффективной дозой азота, которую необходимо использовать для подкормки подроста ели после проведения выборочной (постепенной) рубки, является доза 180 кг/га.

Постепенные рубки усиливают процесс водоотдачи у подроста ели и тем самым несколько понижают водонасыщенность ассимиляционного аппарата. Напротив, внесение в изреженные березовые насаждения азота приводит к повышению влагонасыщенности хвои у подроста ели и одновременно снижаются транспирационные расходы.

Под влиянием комплексных уходов (постепенные рубки + внесение в почву азота) обуславливают увеличение влажности хвои ели и одновременно снижение интенсивности транспирации.

Внесение одних минеральных удобрений без проведения рубок не оказывает существенного влияния на влажность хвои ели, но увеличивает ее массу по мере увеличения дозы вносимых удобрений.

Комплексный уход позволяет еловому подросту более эффективно использо-

вать солнечную энергию и осуществлять процесс фотосинтеза.

Постепенные рубки в лиственных лесах снижают концентрацию пигментов в хвое подроста ели. Внесение азота позволяет подросту избегать указанных потерь пигментов и дает возможность существенно увеличивать их количество в ассимиляционном аппарате по сравнению с периодом до рубки и тем самым способствует усилению фотосинтетической деятельности ассимиляционного аппарата.

Положительная корреляция между содержанием в листе хлорофилла и активностью фотосинтеза существует только в узких пределах. Высокие концентрации пигмента в ассимиляционном аппарате, выше необходимого для фотосинтеза уровня, даже при наличии благоприятных для усвоения  $\text{CO}_2$  условий, не способны стимулировать фотосинтез в результате инактивации частью молекул друг друга.

Внесение в перегущенные мелколиственные древостои азотных удобрений с экономической точки зрения не может быть оправданным лесоводственным мероприятием. В условиях слабого освещения такое мероприятие является достаточно убыточным и не приводит к существенному нарастанию фотосинтетической и биологической продукции растений.

Фитогормоны способны ускорять перемещение ассимилятов к потребляющим органам и тканям и способствовать их активному использованию в соответствии с возникающей потребностью.

Используя радиоактивный углерод, как физиологический индикатор, можно успешно характеризовать интенсивность целого ряда физиологических процессов в древесных растениях в тот или иной период их годового или онтогенетического развития, их отношение к экологическим факторам.

В течение вегетации каждое дерево подроста ели ежегодно аккумулирует из атмосферы до 293 г углерода, а каждое удобрённое азотом – около 580 г. Все сохранившие жизнеспособность деревья после постепенных рубок утилизируют соответственно: на контроле около 802 кг, участках с азотным удобрением – 1636 кг.

## **7. СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЕЛИ ПРЕДВАРИТЕЛЬНОГО И СОПУТСТВУЮЩЕГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ПОСЛЕ КОМПЛЕКСНЫХ УХОДОВ**

Состояние подроста под пологом древостоев является объектом пристального внимания со стороны лесоводов при формировании производных лесов. Исследователями отмечается чаще всего успешное предварительное возобновление ели на первых этапах формирования производных насаждений и связывают это с достаточно высокой теневыносливостью данной темнохвойной породы. Считается, что на Севере еловый подрост под пологом древостоев такое же обычное явление, как и в более южных областях. Об этом свидетельствуют материалы лесоустройства и специальные обследования насаждений IV – IX классов возраста (Мелехов, 1962; Чибисов, Ипатов, 1971; Казимиров и др., 1977; Вялых, 2000; Трубин и др., 2000).

### **7.1 Состояние естественного возобновления в березняках и осинниках**

Результаты проведенного в 2004 году учета лесовозобновления в 59-летнем березняке северной подзоны тайги показали следующее (таблица 46). В древостое на 1 га имеется 6,7 тыс. экз. жизнеспособного подроста разных пород. Доминирующее положение в составе занимает популяция ели. Ее насчитывается более 4,2 тыс. экз./га (по материалам лесоустройства 5-6 тыс. экз.). Считается, что при таком количестве ели возможна трансформация этого насаждения в еловый древостой. Однако при естественном ходе продолжительность процесса восстановления коренного елового древостоя может продлиться до 150-200 и более лет (Чибисов, Ипатов, 1971).

Наличие в древостое подроста сосны невысокое – менее 3 % от общего коли-

чества. Единичные экземпляры сосны в основном тяготеют к прогалинам и окнам в пологе, где условия для их выживания более благоприятные.

Такое положение по существу прослеживаются по всей таежной зоне. В итоге возобновительные процессы среди хвойных протекают за счет ели.

Таблица 46 - Лесоводственная характеристика естественного возобновления в 59-летнем березняке

Группа высот, м	Количество подроста, тыс. экз. на 1 га					Средний возраст ели, лет
	ель	сосна	береза	осина	итого	
0,1 - 0,5	0,33	0,03	0,10		0,46	26
0,6 - 1,0	0,53	0,10	0,67	0,17	1,47	35
1,1 - 1,5	0,78		0,50	0,07	1,35	46
1,6 - 2,0	0,60		0,30		0,90	50
2,1 - 2,5	1,10		0,30		1,40	55
более 2,5	0,90		0,17		1,07	62
Всего:	4,24	0,13	2,04	0,24	6,65	44

Участие лиственных пород в лесовозобновительном процессе достаточно высокое – более 35%. Основным представителем в подросте является береза. Ее доля составляет 31 %. Доля участия осины в подросте невысокая, около 4 % несмотря на достаточно высокую (более 3 единиц) ее представительство в основном древостое. Формула состава подроста в нетронутом рубкой насаждении следующая: 7Е 3Б+С+Ос (рисунок 21).

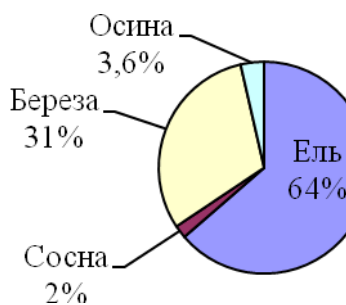


Рис. 21. Обеспеченность подростом в древостое

Распределение молодого поколения по территории относительно равномерное. Уровень встречаемости ели достаточно высокий – 93%. Подрост березы большей частью представлен куртинами по 2-4, реже 3-5 экземпляров в большинстве случаев имеет порослевое происхождение, тяготеющее

к окнам в пологе с преимущественно хорошей освещенностью.

Оценивая состояние естественного возобновления ели под пологом насаждения, видно, что оно в березняках протекает вполне успешно. Это позволяет считать подрост ели важным резервом для возможного последующего переформирования



березняка в елово-лиственное или еловое насаждение.

Считается, что возрастная структура подроста формируется под влиянием многих факторов. Мозаичность микрорельефа, неблагоприятные экологические условия налагают определенный отпечаток на возрастную структуру молодого поколения. Часто деревья одного возраста принадлежат к разным группам высот, различающимися на 1-3 категории, и наоборот в одной категории высот различия в возрасте ели достигают одного – двух классов.

При высоте 0,5 м встречается ель, возраст которой варьирует от 15 до 40 лет. В группе высот 2,1–2,5 м соответственно от 38 до 73 лет. Наибольшие различия в возрасте отмечаются у мелкого подроста. Несмотря на высокую вариабельность, средний возраст ели в изучаемом древостое подчинен общей закономерности, характерной и для других типов леса.

Анализ возрастной структуры подроста ели показал, что из всех групп высот высокий возраст характерен крупному подросту. Возраст его отдельных экземпляров достигает 60-70 лет и более. В то же время считается, что в северотаежных березняках высокая жизнеспособность у подроста ели сохраняется до 70-80 лет (Чибисов, 2000; Чупров, 2008). Это обстоятельство позволяет считать имеющийся в березовом древостое подрост и тонкомер ели важным резервом для последующего переформирования листового насаждения в елово-лиственное и еловое.

По данным перечислительной таксации было сделано распределение деревьев ели по возрастному значению на 3 ранга. Целесообразность такого деления деревьев на ранги продиктована большой амплитудой возрастов между крайними значениями в каждой группе высот и разной активностью их роста. Ранговый статус деревьев в каждой группе высот определен путем распределения деревьев между предельными значениями возраста.

К первому рангу отнесены деревья с максимальными значениями возраста. Деревья этих ранговых статусов существенно (при вероятности  $> 0,95$ ) различаются по характеристикам возраста и интенсивностью роста в пределах выделенных возрастных групп.

Как показали результаты анализов возрастного спектра, для деревьев низкого

возрастного ранга характерны относительно более компактные ряды распределения с небольшими отклонениями от средних значений в отдельных группах высот (рисунок 22).

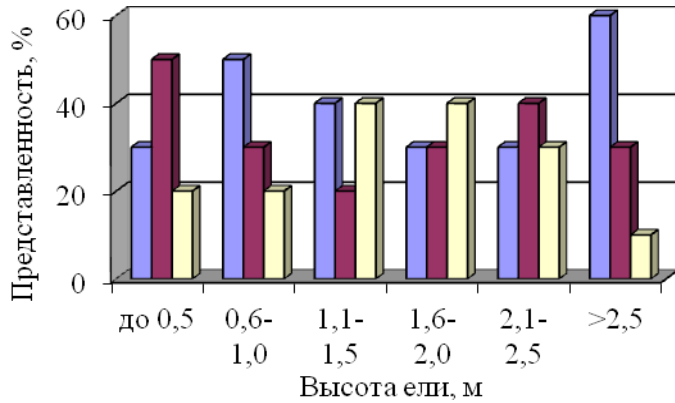


Рис. 22. Возрастное распределение деревьев ели разного ранга в группах высот в 59-летнем березняке: [Деревья: I ранга (синий), II ранга (красный), III ранга (желтый)]

крупного подроста отнесено менее 40 %. Жизнеспособный подрост осины имеет высоту от 0,6 до 1,5 м.

Рассмотрение хода возобновления ели в возрастном аспекте показало, что образование ее популяции происходит в течение продолжительного периода от 14 до 73 лет, а в среднем 44 года. Основная часть ее появилась после заселения территории лиственными породами.

Среди второго яруса (деревья выше 2,5 м) имеются отдельные экземпляры ели, вышедшие из подроста предварительных генераций, появившихся на участке будущего древостоя еще до заселения березой и осиной и сохранившегося после пожара (конца 30-х - начало 40-х годов прошлого столетия) подроста. Значительная амплитуда возраста ели обусловлена разными периодами ее возобновления.

Еловую популяцию формирует в основном ель (59 %), появившаяся спустя 10-30 лет после заселения гари лиственными породами. Последнее могло быть обусловлено благоприятным режимом среды (световой, тепловой, увлажнения), способствующим успешному возобновлению и росту ели.

Период возобновления ели под пологом древостоя предопределил особенно-

Возрастное распределение деревьев высокого (I) и среднего (II) рангов зависит от периода онтогенеза популяции ели. Сравнительно молодая низкорослая (до 0,5 м) популяция ели под пологом 59-летнего березняка в основном представлена деревьями II ранга (50%). В популяции ели второго яруса доминируют деревья высокого (I) ранга. У березы на долю

сти ее роста и развития в последующем. Установлено, что чем раньше возобновилась ель под пологом древостоя, тем больше была вероятность ее активного роста, и тем выше оказался ранговый статус, в том числе лидирование и выживание в процессе напряженных конкурентных отношений.

Популяция ели, образующая второй ярус, возобновилась в среднем на 5-15 лет раньше, чем деревья, относящиеся к подросту. В основном она представлена деревьями, сохранившимися еще до заселения березы и осины. Средний возраст ели второго яруса около 60 лет.

Среди возрастной категории ели, образующей второй ярус, имеются деревья, возраст которых значимо выходит за пределы 60 лет. Здесь имеются деревья, возраст которых равен 70-75 годам и относительно молодые 50-55 лет. Считается, что для популяции ели, формирующейся под пологом березняков, характерно преобладание деревьев одного 20-летнего возраста (Рубцов, Дерюгин, 2000, 2002).

Под пологом 59-летнего березняка в основном преобладает (59%) ель в возрасте 35-55 лет (таблица 47). Деревья младшей (15-35 лет) и старшей (55-75 лет) возрастных групп представлены примерно одинаковым количеством, но на участке с рубкой их меньше на 20 и 21 % соответственно.

Таблица 47 - Распределение деревьев ели в возрастных группах и средние показатели прироста в них

Возрастная группа под-роста и деревьев ели, лет	Количество ели, тыс. экз./га		Средние показатели			
			высота, м		прирост, см	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
15-35	0,86	0,63	0,61	0,61	2,4	3,8
36-55	2,48	1,86	1,45	1,51	4,2	6,5
56-75	0,90	0,64	2,83	3,00	6,8	9,3

Подрост ели заметно отличается и по категориям жизнеспособности (таблица 48). Средняя категория жизнеспособности подроста ели в древостое оценивается III,6. Доминирующее положение занимают деревья ели IV категории. Их доля составляет более 57 %. Количество наиболее здоровых и жизнеспособных деревьев (категории V и VI) не превышает 10 %. Усохшие и погибшие деревья составляют менее 2%.

Представительство здоровых деревьев ели постепенно возрастает с увеличением высоты и среднего возраста растений. Более отчетливо эта связь проявляется у растений IV категории. Среди этой категории жизнеспособности на долю крупного подроста приходится более 72 %.

Таблица 48 - Жизненное состояние подроста ели в 59-летнем березняке

Группа высот, м	Распределение подроста (тыс.шт./га) по категориям жизнеспособности							Итого
	6	5	4	3	2	1	0,1	
до 0,5	-	0,07	0,13	0,10	0,03	-	-	0,33
0,6-1,0	-	-	0,27	0,20	0,03	0,03	-	0,53
1,1-1,5	-	0,03	0,27	0,17	0,17	0,07	0,07	0,78
1,6-2,0	-	-	0,47	0,10	0,03	-	-	0,60
2,1-2,5	0,03	0,10	0,70	0,13	0,07	0,07	-	1,10
более 2,5	0,03	0,10	0,60	0,10	0,07	-	-	0,90
Всего	0,06	0,30	2,44	0,80	0,40	0,17	0,07	4,24

По принятой классификации, определяемой по соотношению приростов главных и боковых побегов, наименее жизнеспособными в древостое являются мелкие категории подроста с высотой до 1 м (таблица 49).

Таблица 49 - Распределение подроста сосны и лиственных пород по категориям жизнеспособности в 59-летнем березняке

Группа высот, м	Распределение подроста по категориям жизнеспособности, тыс. экз./ га								
	сосна	береза					осина		
		3	6	5	4	3	Итого	6	4
До 0,5	0,03	-	-	0,10	-	0,10	-	-	-
0,6-1,0	0,10	0,10	-	0,57	-	0,67	0,07	0,10	0,17
1,1-1,5	-	0,20	-	0,30	-	0,50	-	0,07	0,07
1,6-2,0	-	-	0,10	0,17	0,03	0,30	-	-	-
2,1-2,5	-	-	-	0,30	-	0,30	-	-	-
более 2,5	-	-	-	0,17	-	0,17	-	-	-
Всего:	0,13	0,30	0,10	1,61	0,03	2,04	0,07	0,17	0,24

Среди них к категориям средней и высшей жизнеспособности (категория IV и выше) отнесено менее 50 % деревьев. Высота усохших и погибших деревьев до 1,5 м. Неблагонадежный подрост составляет около 10 % . Самосев ели при высоте 2-4 см отнесен к высшей категории жизнеспособности и считается вполне жизнеспособным для этих условий, способный участвовать в лесовозобновительном

процессе при улучшении условий для его роста.

Подрост сосны характеризуется III категорией жизнеспособности. На нем отчетливо проявилось угнетающее действие верхнего листового яруса. Эту категорию представляют низкорослые угнетенные с разреженной кроной, сомнительные и ненадежные в жизненном отношении экземпляры.

Основное количество подроста березы отнесено к IV категории жизнеспособности (78%). Пятой и шестой категории соответствует 22 % деревьев. Подрост осины представлен отдельными слабо облиственными экземплярами, тяготеющими к прогалинам и окнам в пологе. Большинство их соответствует лишь IV категории жизнеспособности. Только отдельные экземпляры осины отнесены к более высоким категориям (таблица 49).

Жизненное состояние хвойного подроста и самосева под пологом 59-летнего березняка, характеризуется относительно невысокой жизнеспособностью, которая может быть повышена с помощью соответствующих лесоводственных мероприятий. Мероприятиями могут служить выборочные рубки, которые наряду с улучшением жизненного состояния молодого поколения ели позволят обеспечить успешное последующее лесовозобновление с увеличением хвойных пород и переформировать данное насаждение в елово-лиственное и еловое.

## **7.2 Состояние лесовосстановления после постепенных рубок**

Известно, что участие самосева и подроста предварительных генераций в лесовосстановлении в значительной мере зависит от сохранности их при лесозаготовках, а также выживаемости в процессе приспособления к новым условиям. Исследования показали, что постепенные рубки в лиственных лесах, улучшая лесорастительные условия для подроста ели, вместе с тем ведут к частичной его гибели.

ли. При постепенных рубках подрост в основном гибнет в результате прямого воздействия лесозаготовительной техники.

При технологии лесозаготовок с применением комплекса машин (харвестер + форвардер) при зимней разработке в древостоях с участием лиственных пород сохраняется более 80 % подроста (таблица 50). На лесосеке, как и в древостое, среди молодого поколения, господствующее положение также сохраняется за елью. После рубки и вывозки заготовленной древесины на 1 га лесосеки сохранилось 3,13 тыс. экз. подроста ели и 2,7 тыс. экз. подроста лиственных пород (рисунок 23).

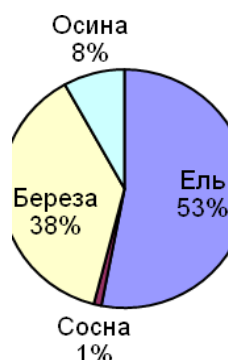


Рис. 23. Распределение предварительного возобновления на объекте постепенной рубки в 59-летнем березняке

Сохранность ели по группам высот составляет от 63 до 84 %. Наиболее значительно во время лесозаготовок пострадал крупный подрост. Его погибло более 30 %. Мелкий подрост, находившийся под защитой снежного покрова, оказался более устойчивым. В процессе зимней рубки его погибло менее 20 %.

После лесосечных работ средняя высота подроста ели по сравнению с контролем несколько уменьшилась и через 5 лет составляла 1,64 м. Подрост сосны во время рубки был почти весь уничтожен (76,9 %). Гибель подроста березы и, осины при рубке также имела место. Однако его учет был осложнен появлением последующего возобновления и перехода части самосева в состав мелкого и среднего подроста.

Во время рубки могла погибнуть и значительная часть подроста осины. В древостое это были слабо облиственные ослабленные растения с тонкими хрупкими стволиками и побегами. Однако из-за достаточно быстрого появления на лесосеке последующего возобновления этой породы, точный учет его сохранности провести не представилось возможным (таблица 50).

Через 5 лет после рубки формула подроста предварительной генерации выглядела следующим образом: 5Е4Б1Ос. За этот период популяция ели уменьшилась на 2 единицы, а популяция лиственных пород, напротив, на такую же величину возросла.

Таблица 50 - Лесоводственная характеристика естественного возобновления на участке выборочной рубки в 59-летнем березняке

Группа высот, м	Количество подроста, тыс. экз. на 1 га					Средний возраст ели, лет
	ель	сосна	береза	осина	итого	
До 0,5	0,23	-	1,10	0,23	1,56	18
0,6-1,0	0,40	-	0,43	0,17	1,00	28
1,1-1,5	0,50	0,03	0,50	0,07	1,10	42
1,6-2,0	0,46	-	0,10	-	0,56	47
2,1-2,5	0,90	-	0,10	-	1,00	53
более 2,5	0,64	-	-	-	0,64	60
Всего:	3,13	0,03	2,23	0,47	5,86	40
Самосев*	19,37	1,89	12,21	3,76	37,43	1-2

\*В состав самосева включены всходы, появившиеся на трелевочных волоках

Улучшение лесорастительных условий после вырубki в древостое части лиственного запаса в начальные годы после рубок слабо сказалось на последующем лесовозобновлении во внутри пасечном пространстве (рисунок 24). За первые 5 лет после рубки на 1 га пасек вновь появилось лишь 0,8 тыс. всходов ели и около 2,8 тыс. лиственных пород. В то же время, несмотря на близость участка к сосновым древостоям, всходов сосны в пасеках за прошедший после рубки период так и не появились.

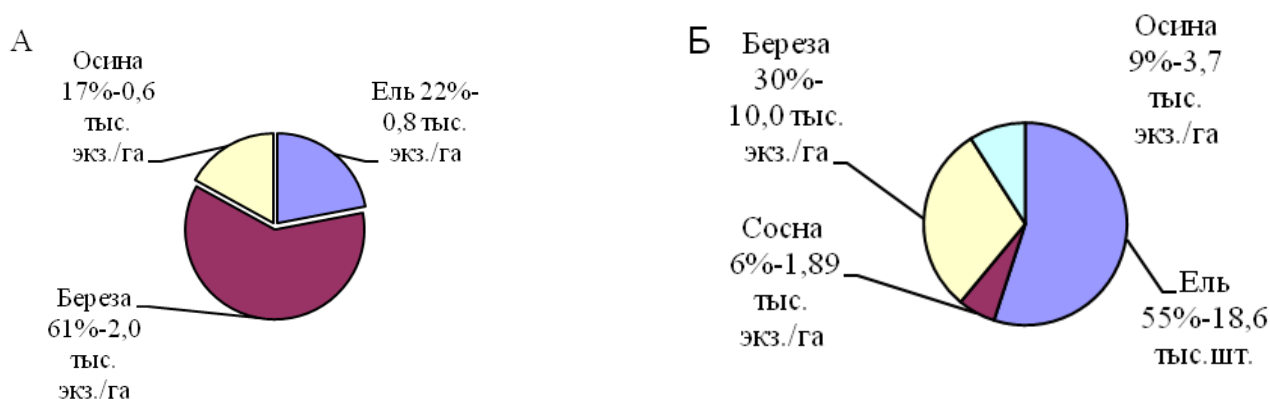


Рис. 24. Состояние последующего возобновления в 59-летнем березняке после постепенной рубки. А – в пасеках, Б – в коридорах

Среди лиственных в пасеках после рубок возобновилось больше березы (78,6% или более 2,2 тыс. экз./га). Всходы сосны (0,6 тыс. экз./га) в основном тяготеют к окнам в пологе и прогалинам. Основной причиной слабого последующего возобновления в пасеках явилась низкая минерализация почвы.

Известно, что основным условием для успешного последующего лесовозобновления на участках механизированных лесозаготовок является нарушение поч-

венного покрова и рыхление подстилки. При зимней заготовке древесины ничего подобного на лесосеках не наблюдается. Формула самосева в пасеках имеет следующий вид: 6Е2Б2Ос.

На технологических волоках по сравнению с пасеками, которые не подверглись механическому воздействию, при зимней заготовке древесины создаются значительно более благоприятные почвенные условия для прорастания семян и возобновления леса. Процент минерализации почвы здесь значительно выше, чем в пасеках. Имеются также многочисленные участки, состоящие из мелко измельченных и перетертых порубочных остатков, образовавшихся в результате многократного прохода тяжелой техники также благоприятные для прорастания семян. В результате все это и предопределило появление на волоках многочисленных всходов древесной растительности.

Через 5 лет после рубки на пасечных волоках выявлено 33,7 тыс. экз./га всходов древесной растительности. Основную долю среди самосева составила ель (55,3%). Возобновление сосны было неудовлетворительным. В общем составе самосева доля этой породы составляла менее 10 %.

Среди лиственных пород на волоках больше появилось березы (76 %). Всходов осины имелось 3,2 тыс. экз./га (менее 10 %). Формула состава возобновления на технологических волоках выглядит: 6ЕЗБ1Ос+С.

В целом состояние самосева на волоках и в пасеках хорошее и соответствует VI категории жизнеспособности. При благоприятных условиях самосев способен успешно участвовать в лесовозобновительном процессе. Больные и усохшие всходы и самосев в процессе учетов не выявлены.

Исследование показало, что вызываемое постепенными рубками улучшение светового и теплового режимов, способствовало активизации у подроста ростовых процессов и улучшению жизненного состояния (таблица 51). Если до рубки почти половина подроста была отнесена к категории сомнительных и ненадежных, то после рубок эта часть подроста стала соответствовать V и VI категориям жизнеспособности. Большую часть молодого поколения стали составлять физиологически благонадежные экземпляры. Количество ослабленных растений заметно уменьшилось.



Через 5 лет после рубки жизненное состояние подроста оценивалось IV,4 категорией жизнеспособности, или улучшилось почти на одну категорию. Однако темпы и интенсивность этих изменений не пропорциональны изменениям возраста и высоты растений. Наиболее отчетливо связь качественных изменений с жизненным состоянием проявилась у крупного подроста, как наиболее представленной и наиболее жизнеспособной категории в древостое.

Таблица 51 - Распределение подроста ели по категориям жизнеспособности на участке постепенной рубки, тыс. экз./га

Группа высот, м	Категории жизнеспособности подроста ели							
	6	5	4	3	2	1	0,1	Итого
до 0,5			0,13	0,10				0,23
0,6-1,0		0,20	0,10	0,7	0,3			0,40
1,1-1,5		0,10	0,17	0,10	0,07	0,03	0,03	0,50
1,6-2,0	0,10	0,20	0,10	0,03	0,03			0,46
2,1-2,5	0,13	0,57	0,10	0,03	0,07			0,90
более 2,5	0,20	0,27	0,07	0,10				0,64
всего	0,43	1,34	0,67	0,43	0,20	0,03	0,03	3,13
Самосев	19,37							19,37

Качественные изменения в жизненном состоянии произошли и у мелкого подроста, однако они были менее существенными. Большая их часть продолжала соответствовать III и IV категориям жизнеспособности.

После рубок значительно улучшилось жизненное состояние молодого поколения лиственных пород (таблица 52). До рубки подрост березы относился к IV категории жизнеспособности, имел редкий листовой аппарат, поврежденный черным и многоядным березовыми трубновертами.

Таблица 52 - Распределение подроста лиственных пород по категориям жизнеспособности на участке постепенной рубки, тыс. экз./га

Группа высот, м	Распределение подроста по категориям жизнеспособности									
	береза				осина					
	6	5	4	итого	6	5	4	3	2	Итого
до 0,5	0,63	0,30	0,17	1,10	0,10		0,03	0,07	0,03	0,23
0,6-1,0	0,23	0,10	0,10	0,43		0,03			0,14	0,17
1,1-1,5	0,47	0,03		0,50	0,07					0,07
1,6-2,0	0,10			0,10						
2,1-2,5	0,10			0,10						
более 2,5	подрост не обнаружен									
Всего	1,53	0,43	0,027	2,23	0,17	0,03	0,03	0,07	0,17	0,47

Через 5 лет после рубки состояние подроста заметно улучшилось. Значительная часть (90 %) мелкого и среднего подроста из IV категории перешла в V и VI, которыми до рубки подрост вообще не был представлен. Частично эти категории пополнились также за счет нового поколения. Доля сомнительного подроста (категория IV) значительно сократилась, а подроста III категории вообще не стало. На вырубке их уже составляли физиологически благонадежные экземпляры с хорошим листовым аппаратом.

Жизненное состояние подроста осины на лесосеке, несмотря на улучшение микроклиматических условий, изменилось мало. Как и до рубки, это были ослабленные растения с изреженной кроной и слабым листовым аппаратом. Лишь небольшая часть их (37 %) была отнесена к VI категории. Неблагонадежный подрост (категория III и II) составлял более 50 %.

Считается, что возрастная структура подроста в древостоях формируется под влиянием комплекса факторов, в том числе и под влиянием плотности верхнего яруса. Анализ на лесосеке возрастной структуры популяции ели (таблица 53) показал, что за период, прошедший после рубки (5 лет), средний возраст ели понизился в среднем на 4 года (с 44 до 40 лет). Наиболее существенно омолодились самые низкорослые категории ели (высотой до 1 м). После рубки средний возраст ели сократился на 8 лет. Различия существенны и достоверны на уровне 0,95. Средний возраст второго яруса уменьшился на 2 года.

При анализе возрастного спектра популяции ели выявлены определенные изменения возрастного распределения деревьев в пределах выделенных групп, которым свойственен различный ранговый статус. На участке с рубкой, как и на контроле, для низкого ранга (III) характерно относительно компактное распределение деревьев по выделенным группам. Представительство увеличилось лишь на 13% (таблица 53).

В отличие от низкого ранга, возрастное распределение деревьев ели среднего и высокого рангов существенно изменилось. После рубок их количество в высоком ранге возросло на 45 %, а в среднем уменьшилось на 44 %.

Таблица 53 - Возрастное распределение популяции ели по ранговым статусам (I, II, III) в группах высот в 59-летнем березняке после постепенной рубки

Группа высот, м	Возрастные показатели*лет		Распределение деревьев по рангам**, %		
	Контроль	опыт	I	II	III
До 0,5	$\frac{26}{14-37}$	$\frac{18}{12-23}$	$\frac{60}{20}$	$\frac{10}{60}$	$\frac{30}{20}$
0,6-1,0	$\frac{35}{26-44}$	$\frac{28}{22-35}$	$\frac{40}{20}$	$\frac{20}{60}$	$\frac{40}{20}$
1,1-1,5	$\frac{46}{35-56}$	$\frac{42}{30-51}$	$\frac{50}{40}$	$\frac{30}{40}$	$\frac{20}{20}$
1,6-2,0	$\frac{50}{41-59}$	$\frac{47}{39-55}$	$\frac{40}{30}$	$\frac{20}{40}$	$\frac{40}{30}$
2,1-2,5	$\frac{55}{49-61}$	$\frac{53}{46-59}$	$\frac{60}{40}$	$\frac{30}{30}$	$\frac{10}{30}$
> 2,5	$\frac{62}{50-73}$	$\frac{60}{46-73}$	$\frac{40}{50}$	$\frac{30}{20}$	$\frac{30}{30}$

\* средний возраст – числитель; изменчивость возраста в группе высот – знаменатель;  
 \*\* - количество деревьев высотной группы на лесосеке (числитель) и в контрольном древостое – (знаменатель)

Основной причиной изменения соотношения деревьев между этими рангами явилось снижение среднего возраста деревьев в группах высот в результате перехода части деревьев из более молодых низкорослых групп в более высокорослые, которые значительно омолодились. Возрастное распределение деревьев высокого и среднего рангов на лесосеке, как и в контрольном древостое, зависело от онтогенеза популяции ели. В низкорослой сравнительно молодой популяции (высота до 0,5 м) деревья, входившие до рубки в состав III ранга, после рубок за счет более интенсивного роста в большинстве своем

перешли в более высокий ранговый статус. Деревья II и особенно III рангов из этой группы, перешли в следующую высокую группу (0,6-1,0 м).

За прошедший после рубки период заметно изменилась продолжительность формирования самих групп ели. В контрольном древостое продолжительность периода формирования низкорослой группы значительно растянута и составляет 24 года (с 14 до 37 лет). На участке постепенной рубки этот срок сократился до 12 лет (с 12 до 23 лет).

Несмотря на сокращенный период формирования группы, новых, более молодых особей ели не прибавилось. Ее формирование произошло в основном за счет ускоренного роста имевшегося до рубки поколения ели. Формирование на лесосеке популяции ели других групп также произошло за счет более молодого поколения, частично перешедшего из соседних низкорослых групп.

У популяции ели, образующей второй ярус, ранговый статус возрастного состава на участке выборочной рубки за период после рубки существенных изменений не претерпел. На лесосеке, как и на контроле, его формируют деревья с более высоким возрастом и аналогичным распределением по рангам.

### 7.3 Рост подроста ели при онтогенезе березняков

Прирост в высоту, являясь одним из наиболее легко определяемых признаков, служит хорошим интегральным показателем жизненного состояния растения (Соловьев, 1970). Прирост в высоту у подроста ели средней высоты изменяется от  $22,4 \pm 6,3$  см до  $3,5 \pm 0,5$  см (рисунок 25).

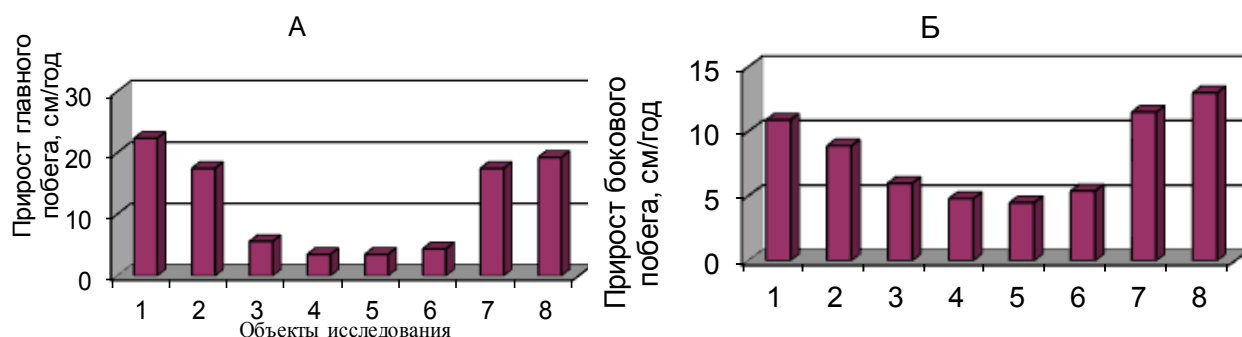


Рис. 25. Динамика прироста главных (А) и боковых (Б) побегов подроста ели (высота 1,5 м) в лиственно-еловых насаждениях в зависимости от возраста древостоя и интенсивности рубки.

Возраст березняков: 1- 8 лет; 2 – 13 лет; 3 – 23 года; 4 – 53 года; 5 – 65 лет; 7 – 53 года с рубкой 50% запаса; осинники: 6 – 53 года; 8 – 53 года с вырубкой – 45%.

Прирост боковых побегов также изменяется, но с более низкими абсолютными значениями (от  $10,9 \pm 3,6$  см до  $4,5 \pm 0,6$  см). Максимальный прирост в высоту ель имеет в 8-летнем березняке. Несмотря на относительно благоприят-

ные экологические условия, в 13-летнем березняке энергия роста верхушечного и боковых побегов ели по сравнению с 8-летним насаждением оказывается ниже. Но особенно медленно подрост растет под пологом спелых и приспевающих насаждений, где конкуренция за свет и элементы питания со стороны лиственных пород наиболее выражена. Уже в 23-летнем березняке средний прирост у ели в высоту не превышает 5,6 см. Известно, что появившись под пологом насаждений, молодая ель с ранних лет приспосабливается к ограниченному режиму почвенного и светового питания и в соответствии с этим формируют свой прирост. Морфологически такая адаптация у них выражается в сокращении прироста в высоту и уменьшении габитуса, а также в изменении формы кроны. Особенности роста подрост ели под пологом 59-летнего березняка по результатам анализа (таблица 54) указывают, что абсолютный максимум ежегодного прироста в высоту (7,6–8,1 см) характерен для популяции второго яруса (выше 2,5 м). У мелких категорий подрост ежегодный прирост не превышает 2,0 см. Различия в росте между мелкими и крупными группами подрост в отдельные годы достигает 4,7 - 7,7 см, а в среднем колеблются в пределах 5,3-6,2 см. Между отдельными деревьями различия значительны – более 12 см. Анализ роста в высоту 35 - 55- летних елей. показал, что они характеризуется более слабым ростом, чем в возрасте 55-75 лет. Это обусловлено тем, что до 55 лет, то есть после заселения лиственных пород, формирование ели происходит при высокой плотности популяции и начала негативного воздействия на нее лиственного яруса.

Таблица 54 – Анализ роста ели в высоту на участке постепенной рубки в 59-летнем березняке, см

Группы высот, м	Среднегодовые приросты (см) за периоды (годы) до и после рубки					
	1994 – 1998 (до рубки)			1999 – 2003 (после рубки)		
	контроль	опыт	t <sub>st</sub>	контроль	опыт	t <sub>st</sub>
До 0,5	1,9 ± 0,08	1,8 ± 0,10	0,12	1,9 ± 0,21	3,1 ± 0,29	4,34
0,6-1,0	3,0 ± 0,12	2,6 ± 0,09	0,93	2,8 ± 0,14	4,5 ± 0,50	4,74
1,1-1,5	3,5 ± 0,18	3,3 ± 0,10	0,51	3,4 ± 0,22	6,6 ± 0,65	5,57
1,6-2,0	3,8 ± 0,20	3,6 ± 0,11	0,73	4,3 ± 0,56	8,3 ± 0,80	5,69
2,1-2,5	5,2 ± 0,29	4,9 ± 0,15	0,46	5,3 ± 0,35	9,2 ± 0,64	7,25
Более 2,5	7,2 ± 0,37	7,6 ± 0,22	1,21	8,1 ± 2,45	11,3 ± 0,63	4,54

Безусловно, лучший рост популяции ели во втором ярусе изначально был предопределен ее более ранним возобновлением и в основном до образования

плотного верхнего яруса. С выходом во второй ярус древостоя активному росту этой возрастной группы ели способствовали более благоприятные режимы среды (светового, теплового и др.) и более высокая способность ее в конкурентной борьбе за выживание в результате лидирования.

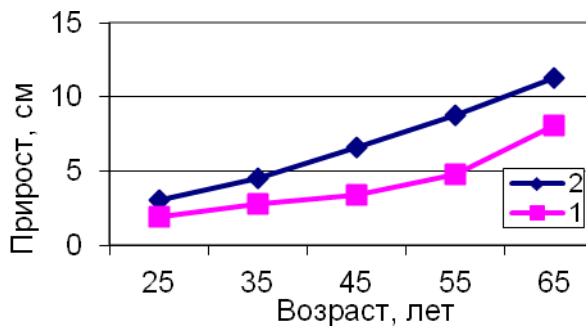


Рис. 26. Динамика текущих среднепериодических приростов деревьев ели в высоту за 1999-2003 гг. в 59-лет-нем березняке (1) и на тельности периоды жизни одного десятилетнего поколения, но при разном начальном возрасте, высоте. В течение 65-летнего периода под пологом березняка наиболее слабо растут молодые низкорослые экземпляры ели. В этом состоянии жизненные потребности ели в факторах среды сильно ограничены и не отвечают ее биологическим свойствам. После выхода во второй ярус рост ели заметно усиливается и в 3,5 – 4,0 раза превышает прирост мелкого подроста. В связи с тем, что в каждой группе высот имеются деревья, прирост которых в высоту существенно отличается от средних значений, нами по аналогии с возрастной динамикой в каждой группе высот также были выделены 3 ранга деревьев по среднепериодическим приростом (I, II, III) деревьев. Они получены путем распределения деревьев между экстремальными значениями приростов. К первому рангу отнесены деревья с максимальным текущим приростом. Целесообразность такого разделения деревьев ели по значениям приростов на 3 ранга статистически оправдана. Достоверность разницы (t) значений приростов в высоту между средним рангом и высоким, средним и низким рангами равна соответственно – 4,8-9,6 и 2,8-6,0.

По 60 модельным деревьям определен текущий среднепериодический прирост ели за последние (1999-2003 гг.) пять лет в пределах их выделенных возрастных групп (рисунок 26). Выделенные возрастные группы в сущности представляют собой разные по продолжительности периоды жизни одного десятилетнего поколения, но при разном

начальном возрасте, высоте. В течение 65-летнего периода под пологом березняка наиболее слабо растут молодые низкорослые экземпляры ели. В этом состоянии жизненные потребности ели в факторах среды сильно ограничены и не отвечают ее биологическим свойствам. После выхода во второй ярус рост ели заметно усиливается и в 3,5 – 4,0 раза превышает прирост мелкого подроста. В связи с тем, что в каждой группе высот имеются деревья, прирост которых в высоту существенно отличается от средних значений, нами по аналогии с возрастной динамикой в каждой группе высот также были выделены 3 ранга деревьев по среднепериодическим приростом (I, II, III) деревьев. Они получены путем распределения деревьев между экстремальными значениями приростов. К первому рангу отнесены деревья с максимальным текущим приростом. Целесообразность такого разделения деревьев ели по значениям приростов на 3 ранга статистически оправдана. Достоверность разницы (t) значений приростов в высоту между средним рангом и высоким, средним и низким рангами равна соответственно – 4,8-9,6 и 2,8-6,0.

При анализе спектра среднепериодических приростов за последние 5 лет установлены следующие особенности распределения деревьев ели, которым свойственен разный ранговый статус. В популяциях ели с преобладанием мелкого и средне-

го подроста доминируют (80 %) деревья среднего и высокого рангов, имеющие лучший рост (рисунок 27). Однако учитывая, что разница между деревьями с

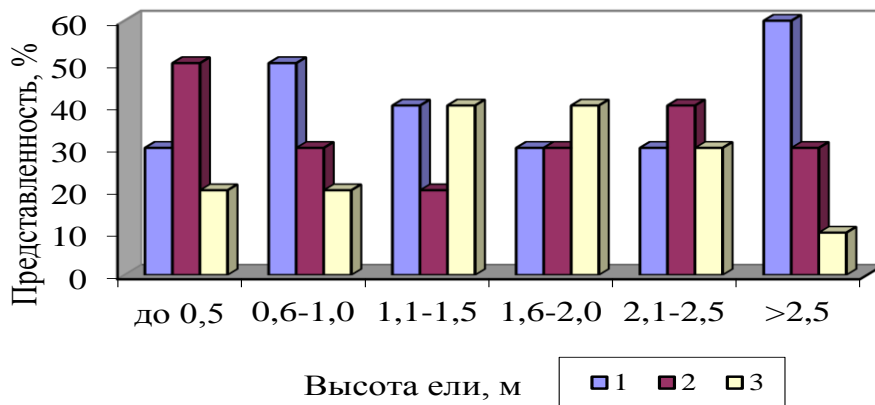


Рис. 27. Распределение деревьев ели разных рангов ( I, II, III ) по величине среднепериодических приростов в высоту в 59-летнем березняке:

1 - деревья I ранга, 2 – II ранга, 3 – III ранга

максимальными и минимальными значениями среднепериодических приростов в этих группах высот не очень существенна и не превышает 0,6-1,3 см, говорить серьезно о преобладании деревьев какого-либо из рангов, вероятно не представляется возможным, несмотря на достаточно высокую статистическую достоверность ( $t=3,9-5,6$ ). Можно лишь указать на выявленную тенденцию лучшего роста отдельных деревьев в этих популяциях ели. В популяции, образующей второй ярус ели, доминируют (60 %) деревья высокого ранга ( I ) с хорошими среднепериодическими приростами верхушечных побегов и занимающие в еловом пологе лидирующее положение. Деревьев со слабым и замедленным приростом (ранги II, III) значительно меньше. Представительство их во втором ярусе составляет соответственно 30 и 10 %. С уменьшением группы высоты лидерство деревьев с высокими текущими приростами постепенно снижается.

Следовательно, с выходом ели во второй ярус, то есть с улучшением условий среды, среди еловой популяции начинается перераспределение рангового статуса деревьев по темпам роста в высоту. На передовые позиции выдвигаются деревья с хорошими и высокими приростами верхушечных побегов, а количество деревьев с низкими приростами, далеко отстоящих от средних значений, снижается.

В условиях недостаточного освещения различия в росте ели в высоту между отдельными годами становятся слабо выраженными и мало зависят от высоты растений

и погодных условий. Кривая текущих среднепериодических приростов у всех групп высоты слабо обозначена без резких спадов и подъемов и больше похожа на прямую линию. Наиболее заметно это выражено у мелкого подроста (рисунок 28).

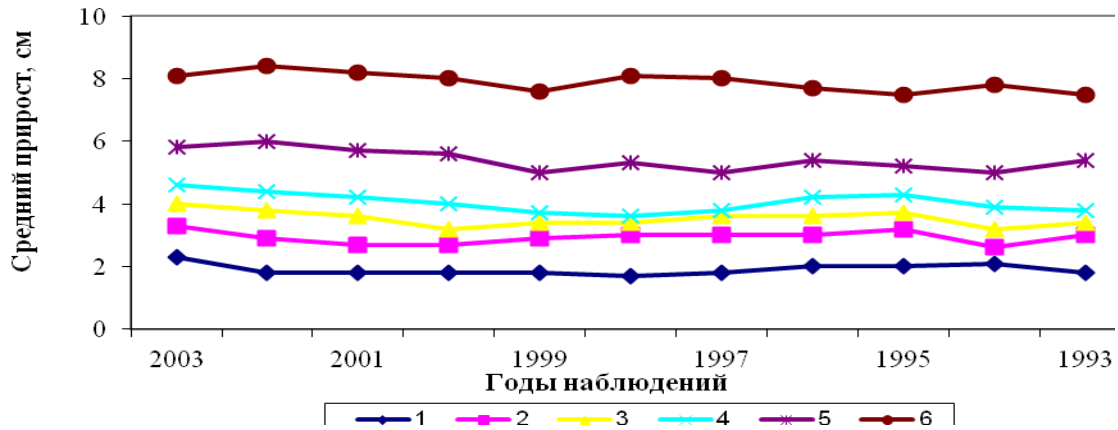


Рис. 28. Ежегодный прирост ели в высоту по группам высот:  
1 – до 0,5 м, 2 – 0,6-1,0 м, 3 – 1,1-1,5 м, 4 – 1,6-2,0 м, 5 – 2,1-2,5 м, 6 – выше 2,5 м.

Таким образом, при возрастной (сукцессионной) смене березняков ель наиболее интенсивно растет в самом начале периода поселения на вырубке лиственных пород, когда факторы среды не ограничивают ее жизненные потребности.

После образования плотного верхнего полога рост ее сильно замедляется и не превышает 1,8 – 2 см. Наиболее медленно растут мелкие категории ели. При выходе во второй ярус рост ели в высоту вновь усиливается, но он ниже прироста популяции, формирующейся в изреженных лиственно-еловых насаждениях.

#### 7.4 Рост подроста ели после постепенных рубок

Улучшение светового и теплового режимов, увеличение влагозапасов в почве, активизация метаболической деятельности после выборки части лиственного



яруса положительно сказались на росте ели в высоту (таблица 55). До рубки прирост ели в высоту на участке постепенной рубки и контрольном участке не имел достоверных различий на уровне 0,95 ( $t = 0,12-1,21$ ).

Таблица 55 - Среднепериодический прирост ели в высоту на объекте постепенной рубки, см

Группы высот, м	Среднегодовые приросты (см) за периоды (годы) до и после рубки					
	1999-2000			2001-2003		
	контроль	опыт	$t_{st}$	контроль	опыт	$t_{st}$
до 0,5	$2,0 \pm 0,11$	$1,8 \pm 0,23$	0,29	$1,9 \pm 0,13$	$3,8 \pm 0,41$	5,06
0,6-1,0	$2,8 \pm 0,19$	$2,4 \pm 0,39$	1,44	$2,9 \pm 0,22$	$5,9 \pm 0,74$	3,83
1,1-1,5	$3,5 \pm 0,20$	$3,7 \pm 0,24$	0,96	$3,9 \pm 0,34$	$8,2 \pm 0,84$	6,11
1,6-2,0	$4,6 \pm 0,37$	$4,9 \pm 0,17$	0,32	$4,6 \pm 0,52$	$9,3 \pm 1,04$	5,48
2,1-2,5	$5,4 \pm 0,29$	$5,6 \pm 0,22$	1,14	$6,0 \pm 0,46$	$11,5 \pm 0,80$	6,51
более 2,5	$7,9 \pm 0,38$	$7,8 \pm 0,35$	0,20	$8,3 \pm 0,44$	$13,7 \pm 0,82$	5,53

В период приспособления к изменившимся после рубки (1999-2000 гг.) условиям прирост верхушечных побегов у ели также мало чем отличался от контроля. Достоверность разницы по коэффициенту Стьюдента также была ниже доверительного уровня ( $t = 0,2-1,44$ ). Через 3-5 лет после лесосечных работ прирост верхушечных побегов увеличился в зависимости от высоты ели в 1,5-2,0 раза по сравнению с контролем и периодом до рубки. Прирост оказался существенным и статистически достоверным ( $t_{st,0,95} = 3,8 - 6,5$ ).

Наиболее значительные изменения в величине текущего прироста произошли у мелких категорий подроста. За последние три года (2001-2003 гг.) их прирост в высоту увеличился в 1,9-2,1 раза. У крупного и среднего подроста текущий прирост верхушечных побегов на участке с рубкой также возрос, но менее существенно. У подроста высотой 2 м и выше прирост в высоту увеличился по сравнению с контролем на 65-82 %. За все годы после рубки (5 лет) суммарный дополнительный прирост верхушечных побегов в зависимости от группы высот составил от 5,7 см у мелкого подроста до 16,2 у популяции ели второго яруса.

Исследования, проведенные в 53-летних березняке и осиннике на юге Архангельской области, показали следующее. Через 8 лет после рубки 50 % и 45% запаса

лиственного яруса, прирост главных побегов у подпологовой ели на границе технологических волоков увеличился более чем в 4 раза (с 3,4 - 4,5 см до 17,5 - 19,3 см), а прирост боковых побегов – в 2-3 раза. Считается (Юодвалькис, 1981), что под пологом мягколиственных пород прирост ели в высоту существенно увеличился лишь с изменением освещенности до 30-35%. Увеличение освещенности выше этого предела на приросте ели в высоту сказывается слабо.

При анализе прироста верхушечных побегов ели в возрастных группах 35 - 55 и 55 - 75 лет (таблица 56) установлено следующее. Молодая (35-55 лет) популяция ели в целом характеризуется достаточно хорошей энергией роста, более быстрой реакцией на улучшение лесорастительных условий по сравнению со старшей (55-75 лет) группой. Об этом свидетельствует активное наращивание среднепериодических приростов центральных побегов. В возрасте 35-55 лет среднепериодический прирост ели в высоту после рубки по сравнению с контролем и периодом до рубки увеличился в 2,0-2,2 раза, а в возрасте 55-75 лет лишь в 1,6-1,9 раза. Разница существенная и статистически достоверна на уровне значимости 0,95 ( $t=3,2-3,7$ ).

Таблица 56 - Распределение деревьев ели разных рангов (I, II, III) по величине среднепериодических приростов в высоту в 59-летнем березняке с постепенной рубкой за 2001 - 2003 гг.

Группа высот, м	Прирост, см		Количество деревьев по рангам, %		
	контроль	опыт	I	II	III
до 0,5	1,9	3,8	40	30	30
	1,6 – 2,2	2,7 – 5,0	30	50	20
0,6-1,0	2,9	5,9	30	50	20
	2,6 – 3,1	3,7 – 8,1	50	30	20
1,1-1,5	3,9	8,2	30	40	30
	3,3 – 4,4	4,4 – 12,0	40	10	50
1,6-2,0	4,6	9,3	50	30	20
	3,2 – 6,1	5,0 – 13,6	30	30	40
2,1-2,5	6,0	11,5	40	40	20
	3,4 – 8,5	6,2 – 16,8	40	20	40
более 2,5	8,3	13,7	30	40	30
	6,3 – 10,2	9,5 – 17,9	60	30	10

*Примечание.* В группе прироста: числитель – средние значения, знаменатель – экстремальные значения; в группе ранговых статусов: числитель – представленность деревьев на участке постепенной рубки, знаменатель – в контрольном древостое.

Экспериментальные данные по распределению деревьев по ранговым (I, II,

III) статусам от величины приростов верхушечных побегов на участке выборочной рубки в 59-летнем березняке получены по данным приростов 10-12 срубленных модельных деревьев в пределах каждой из выделенных групп высот (таблица 56).

Разница значений приростов между средними и крайними ранговыми статусами существенна и достоверна ( $t=2,8-5,9$ ). Представительство на лесосеке деревьев ели низкого (III) ранга в среднем составляет 25 % (на контроле около 30 %). Высокий (II) ранг и лидирующее положение в пологе имеют 37 % деревьев. В пределах границ отдельных высотных групп этот показатель колеблется от 30 до 50 %.

По общей тенденции текущие приросты деревьев разных рангов между собой существенно не различаются. С увеличением высоты увеличивается лишь их ежегодный прирост. Основные различия наблюдаются только в абсолютных значениях среднепериодических приростов (рисунок 29).

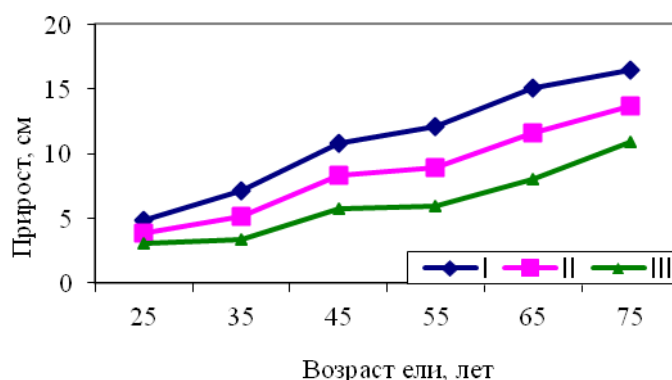


Рис. 29. Динамика среднепериодических приростов главных побегов деревьев ели разных рангов (I, II, III) на участке постепенной рубки в 59-летнем березняке

На участке постепенной рубки, как и в контроле, наиболее медленным ростом отличаются деревья низкого ранга, относящиеся в основном к третьей категории жизнеспособности. Их прирост в высоту в зависимости от группы высот колеблется от 3,1 до 10,8 см. Однако, по отношению к деревьям контроля их прирост в 2,3-1,8 раза выше.

Среднепериодический прирост верхушечных побегов. У жизнеспособных деревьев высокого ранга, занимающих в пологе лидирующее положение, достигает 4,8 - 16,8 см, что в 1,9 раза выше, чем у таких же деревьев контроля. Деревья среднего ранга занимают промежуточное положение. Их прирост в высоту не превышает 3,9-13,7 см, что на 19-21 % ниже, чем у деревьев высокого ранга и примерно больше на 24-25 % деревьев низкого ранга.

В группе высот до 0,5 м деревья всех рангов по значению текущих приростов между собой не имеют существенных различий. Преимущество лидирующих деревь-

ев начинает проявляться уже с группы высот 0,6-1,0 м.

У деревьев высокого ранга период слабого роста заканчивается почти на 10 лет раньше, чем у деревьев низкого ранга. Уже к 35 годам их прирост в высоту превышает прирост 25-летних деревьев в 1,5 раза (7,1 и 4,8 см соответственно). В то же время у деревьев низкого и среднего ранга этот показатель выше в 1,1 и 1,3 раза соответственно. Задержка роста верхушечных побегов у деревьев низкого и среднего рангов в какой-то мере обусловлена отрицательным влиянием на них лидирующих деревьев ели высокого ранга и деревьев верхнего полога.

Основной причиной ослабления роста деревьев высокого ранга является, вероятно, нехватка ресурсов среды, и прежде всего светового и корневого питания для прогрессирующего роста. Усилить рост этих деревьев возможно путем внесения в разреженный березняк минеральных удобрений или дальнейшим изреживанием верхнего полога.

## 7.5 Форма кроны ели

Наряду с определением основных биометрических показателей, у елового подростка на каждом экспериментальном участке также была изучена структура кроны и ее основные показатели. По мнению ряда авторов (Протопов, 1975; Протопов, Грибов, 1971), изучение структуры кроны дает более детальное представление о лесных растениях не только как о целостной биологической, но и как о биофизической системе. По мнению В. В.Протопова и А. И.Грибова (1971), структура кроны позволяет более детально охарактеризовать степень насыщенности («загруженности») кронового пространства дерева фитомассой в разных лесорастительных условиях.

При определении массы кроны была учтена вся масса хвои, а также масса

побегов и живых ветвей в их абсолютно сухом состоянии (таблица 57). Сухие сучья из-за небольшой их массы, при расчетах во внимание не принимались. Высота кроны определялась по расположению живых сучьев.

Длительное произрастание под пологом в условиях ограниченного освещения проявилось у ели в строении кроны. Известно, что в условиях затенения деревья модифицируют строение кроны и хвои с целью эффективного использования слабого освещения. Это есть выработанное у них в течение длительной эволюции приспособление, направленное на сохранение вида в неблагоприятных условиях среды.

Таблица 57 - Степень насыщенности кронового пространства фитомассой ели в 59-летнем березняке на опытных участках

Показатели	Вариант опыта			
	древостой		лесосека 52 %	
	контроль	N <sub>180</sub>	контроль	N <sub>180</sub>
Средняя высота дерева, см	194	230	235	291
Высота: до живого сучка, см	70	33	25	38
до сухого сучка, см	40	15	7	15
Протяженность кроны, см	124	187	210	253
Поперечник кроны, см	181	174	166	180
Общая масса кроны (M), кг:	2,088	2,800	2,746	4,668
хвоя, кг	1,040	1,607	2,037	3,064
живые ветви, кг	1,048	1,193	0,709	1,604
Объем кроны (V), м <sup>3</sup>	2,15	2,96	3,03	4,29
Отношения: M/V, кг/ м <sup>3</sup>	0,97	0,95	0,91	1,08
M/L, г/см дерева	10,76	12,18	11,71	16,01

Объем пространства, занимаемого кроной у подпологовой ели в березняке черничных лесорастительных условий, с учетом расположения живых сучьев, равен 2,15 м<sup>3</sup>. Насыщенность кронового пространства фитомассой (M / V) не превышает 0,97 кг/м<sup>3</sup>. В это же время насыщенность фитомассой единицы линейного прироста дерева (M / L) 10,76 г/см.

Следовательно, наращиванию единицы длины стволика у ели под пологом березняков соответствует примерно такое же наращивание фитомассы ветвей и боковых побегов в объеме самой кроны. В этих лесорастительных условиях у елового подроста доля хвои и доля живых ветвей в общей фитомассе кроны находятся между собой в

равных соотношениях и составляют около 50 % каждая. На долю самой молодой хвои в составе кроны приходится не более 9 %, а 1-2-летней – не более 17 %.

Для оценки состояния кроны нами был использован экологический коэффициент ( $K_{э.к.}$ ), определяемый как отношение прироста верхушечных побегов к боковым побегам (таблица 58). Исследования показали, что в 59-летнем березняке рост ели в высоту у центральных побегов значительно отстает от роста боковых побегов. Крона становится короткой и асимметричной. Экологический коэффициент у большинства высотных групп ели ниже единицы.

Таблица 58 - Соотношение между центральным и боковыми побегами ели

Группа высот, м	Прирост побегов за 2003 год, см					
	контроль			опыт		
	главный	боковой	$K_{э.к.}$	главный	боковой	$K_{э.к.}$
До 0,5	2,3 ± 0,4	3,6 ± 0,5	0,64	5,2 ± 0,8	6,2 ± 1,1	0,64
1,6-1,1	3,3 ± 0,6	4,9 ± 0,7	0,68	8,2 ± 1,1	7,1 ± 0,5	1,15
1,1-1,5	4,0 ± 0,9	5,1 ± 0,4	0,79	10,2 ± 1,3	8,5 ± 0,6	1,20
1,6-2,0	4,5 ± 0,5	4,9 ± 0,8	0,92	11,5 ± 1,5	8,0 ± 0,6	1,44
2,1-2,5	5,6 ± 0,7	5,1 ± 0,9	1,10	13,0 ± 1,4	8,2 ± 1,1	1,59
более 2,5	8,3 ± 1,2	7,1 ± 1,0	1,16	13,9 ± 1,0	8,4 ± 0,7	1,65

Другим важным диагностическим показателем оценки состояния крон и деревьев в целом является форма поперечника крон и протяженность по стволу. Пребывание ели под пологом березняка повлекло за собой поднятие кроны по стволу. Крона стала плоской и фитонасыщенной на ограниченном пространстве по сравнению со свободно растущими деревьями (таблица 59).

Таблица 59 - Форма кроны у подростка ели на участке постепенной рубки

Группа высот, м	Показатели по параметрам кроны					
	длина (H), см		ширина (L), см		отношение H : L	
	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт
До 0,5	12	18	48	36	4,0	2,0
0,6-1,0	18	28	78	56	4,3	2,0
1,1-1,5	32	39	101	80	3,2	2,1
1,6-2,0	48	51	124	121	2,6	2,4
2,1-2,5	65	73	163	165	2,5	2,3
более 2,5	88	99	195	199	2,2	2,0

В древостое поперечник кроны у ели более вытянут в горизонтальном направлении за счет более активного роста боковых побегов по сравнению с верхушечными. Крона представляет собой зонтикообразный уплотненный купол с близким расположением мутовок. Такое состояние кроны негативно отражается на ее функциональной деятельности и, прежде всего, на интенсивности фотосинтеза, поскольку нижние ветви перекрываются верхними ветвями и изолируются от света.

Улучшение светового и теплового режимов в результате вырубки части листового яруса привело у подпологовой ели к трансформации кроны в сторону ее улучшения. Прежде всего, изменился экологический коэффициент кроны в результате опережающего роста главных побегов по сравнению с боковыми. У большинства категорий высоты экологический коэффициент кроны стал выше единицы. Крона из эллипсовидной стала больше походить на конусообразную форму. Отношение поперечника кроны к ее высоте заметно уменьшилось у большинства групп деревьев. Особенно существенно форма кроны изменилась у мелкого и среднего подроста. Через 5 лет после рубки протяженность кроны по стволу у этих групп увеличилась в 1,3 раза, а поперечник кроны, напротив, на 20-25 % уменьшился.

В целом экологическое значение позитивных изменений в кроне, происходящих у ели после проведения постепенных рубок, состоит, прежде всего, в улучшении микроклиматических условий под пологом подроста. В первую очередь увеличивается пропускание под полог солнечной радиации и осадков, что влечет за собой улучшение температурного режима почвы, воздуха и влагозапасов в почве, условий для последующего возобновления, появления всходов и наконец, улучшения условий для функционирования ассимиляционного аппарата самих растений. У крупного подроста форма кроны после комплексной рубки изменилась несущественно.

Внесение в березняк азота, прежде всего, привело к усилению роста ели в высоту. Через 6 лет после его внесения удобрений высота елочек по отношению к контролю увеличилась почти на 40 см. Произошли существенные изменения и в структуре кроны. За 6-летний период после внесения удобрения масса кроны уве-

личилась на 34 %, а ее объем – на 38 %.

Несмотря на то, что поперечник кроны под действием азота существенных изменений не претерпел, наметилась определенная тенденция к его сокращению. Увеличенная высота дерева указывает на начало улучшения экологического коэффициента кроны, поскольку верхушечный побег стал расти интенсивнее боковых побегов, создавая тем самым дополнительное пространство для активной работы фотосинтетического аппарата всей кроны.

За это время увеличилась протяженность кроны по стволу. Отношение поперечника кроны к ее высоте уменьшилось до 0,93 (на контроле 1,46).

Среди отдельных фракций кроны наиболее заметно на 55% увеличилась под действием азота масса хвои. Масса молодой 1–2-летней хвои увеличилась с 414 г. на контроле до 875 г. у опытных растений. Масса живых ветвей у удобренной ели изменилась мало - на 14%.

Нагруженность кронового пространства фитомассой у опытной ели сохранилась на уровне контроля (0,95 кг/м<sup>3</sup>), а нагруженность единицы высоты самого дерева общей фитомассой заметно возросла – на 13 % (до 12,18 г/см, на контроле – 10,76 г/см). У опытных моделей существенно повысилась обеспеченность деревьев хвоей (с 5,4 до 7,0 г/см). Повышение объема ассимиляционного аппарата и его активности послужило основной причиной активного роста ели в высоту в этих условиях.

Улучшение светового и теплового режимов, увеличение площади корневого питания в результате выборки части листового яруса, привело к дальнейшей трансформации кроны у подпологовой ели в сторону ее улучшения. Прежде всего, улучшился экологический коэффициент кроны, поскольку поперечник кроны сократился, а высота дерева увеличилась.

За 8-летний период, прошедший после рубки протяженность кроны по стволу возросла до 89 %, а на контроле составила 63 %. Поперечник кроны уменьшился на 8 %. Отношение поперечника кроны к ее высоте сократилось до 0,79, на контроле данное отношение было в пределах 1,46.

За время после рубки объем кронового пространства у подростка на осветленном участке древостоя увеличился почти в 2 раза, а нагруженность кронового простран-



ства фитомассой, напротив, уменьшилась до  $0,91 \text{ кг/м}^3$ . Нагруженность линейной единицы ствола фитомассой возросла до  $11,71 \text{ г/см}$ . Ее увеличение произошло в основном за счет накопления массы 1–2-летней хвои. Общее содержание хвои указанных возрастов у подростка за последние 2 года увеличилось почти в 3 раза.

Внесение в изреженное насаждение азота в дозе  $180 \text{ кг/га}$  у елового подростка привело к еще большей трансформации кроны в сторону ее дальнейшего улучшения. После внесения азота, прежде всего, произошло увеличение высоты елового элемента леса. Под его действием существенно изменилась также форма кроны, улучшился ее экологический коэффициент за счет интенсивного прироста центральных побегов по сравнению с боковыми.

За 6 лет прошедших после внесения в изреженное насаждение азота, высота ели увеличилась на  $56 \text{ см}$ , а протяженность кроны по стволу на  $43 \text{ см}$ . Объем кронового пространства возрос до  $4,29 \text{ м}^3$ , или увеличился в 1,4 раза. В лучшую сторону изменились и другие показатели кроны.

Несмотря на то, что азот способствовал некоторому увеличению поперечника кроны, однако отношение поперечника кроны к ее высоте у опытных моделей заметно сократилось – до  $0,71$  (на контроле –  $0,79$ ). Особенно существенно повысилась нагруженность кронового пространства фитомассой, которая у удобренной ели увеличилась до  $1,08 \text{ кг/м}^3$  или возросла в 1,7 раза, а нагруженность линейной единицы прироста ствола фитомассой повысилась с  $11,71$  до  $16,01 \text{ г/см}$ .

Результаты сравнительного анализа показали, что внесение азотного удобрения в изреженное насаждение позволяет получать для ели более высокий лесоводственный и экологический эффекты, чем его внесение в загущенный древостой. По сравнению с не ухоженным древостоем, внесение азота в 1,3 раза увеличило прирост ели в высоту. На 35 % возросла протяженность кроны по стволу, в 1,7 раза масса самой кроны, в 1,5 раза увеличился объем кронового пространства и масса ассимиляционного аппарата. Нагруженность кронового пространства фитомассой возросла на 14 %, а нагруженность каждой единицы длины ствола на 13%.

Если сравнивать показатели формы кроны у елового подростка на участках с комплексным уходом (рубка + азот) и с их показателями в загущенном березняке,

то можно видеть, что комплексные уходы у темнохвойных пород приводят к заметным позитивным изменениям в трансформации кроны в сторону ее улучшения. Под действием комплексных уходов (8 лет) у подроста в 1,5 раза увеличилась высота, в 2 раза возросла протяженность кроны по стволу и ее объем, в 2,3 раза увеличилась масса всей кроны.

Основные изменения в фитомассе кроны произошли за счет увеличения массы хвои. Такое состояние кроны на фоне значительного увеличения ассимилирующей массы (в 3 раза) после комплексных уходов дает возможность молодой ели больше ассимилировать атмосферного  $\text{CO}_2$ , направляя большую часть произведенных ассимилятов на формирование мощной корневой системы и высокоактивного ассимиляционного аппарата. В то же время поперечник кроны и нагруженность кронового пространства фитомассой после проведения комплексных уходов у опытной ели остались практически такими же, как и в неухоженном древостое.

Анализ роста и формирования кроны показывает, что комплексные уходы в северотаежных березняках изменяя режима среды, позволяют у елового подроста в положительную сторону изменять экологический коэффициент кроны. В результате опережающего роста главных побегов по сравнению с боковыми сокращается отношение поперечника кроны к ее высоте (у опытных 0,71, на контроле 1,46). Увеличивается в 1,5 раза нагруженность стволов фитомассой, создаются необходимые условия для высокого фотосинтеза.

В целом экологическое значение позитивных изменений в кроне, происходящих у елового подроста после проведения в северотаежных березняках комплексных уходов, прежде всего, состоит в улучшении экологических условий для функционирования ассимиляционного аппарата. Такие уходы увеличивают пропускание под полог солнечной энергии, тепла и осадков. В сумме это влечет за собой улучшение температурного режима почвы и воздуха, а также влагозапасов в почве, создает дополнительные благоприятные условия для последующего лесовозобновления и появления всходов.

Внесение в изреженные насаждения азотных удобрений наряду с повышением температурного режима почв, способствует улучшению корневого питания ели,

создает необходимые условия для активной работы корневой системы, дополнительного поступления в растения питательных веществ и воды. В конечном итоге оба этих мероприятия (постепенные рубки и азот) направлены на создание для ели необходимых условий для единства работы корневой системы и надземных органов, для обеспечения сопряженной связи между углеводным питанием в виде повышенного фотосинтеза и активными ростовыми процессами.

## **7.6 Морфологическая характеристика побегов**

Как известно, морфологическая характеристика побегов в определенной мере может служить надежным критерием оценки жизненного состояния древесного растения. Условия светового режима, оказывая влияние на различные стороны обмена веществ, соответствующим образом влияют на морфоструктуру растения, на развитие его ассимиляционного аппарата.

Анализ имеющихся у нас материалов (рисунок 30) показал, что при возрастной смене березняков черничных у подпологовой ели в соответствии со световым режимом изменяется величина главных и боковых побегов, количество и масса на них хвои. Наибольшая масса хвои на побегах подроста накапливается в 8-летнем насаждении (0,4 г).

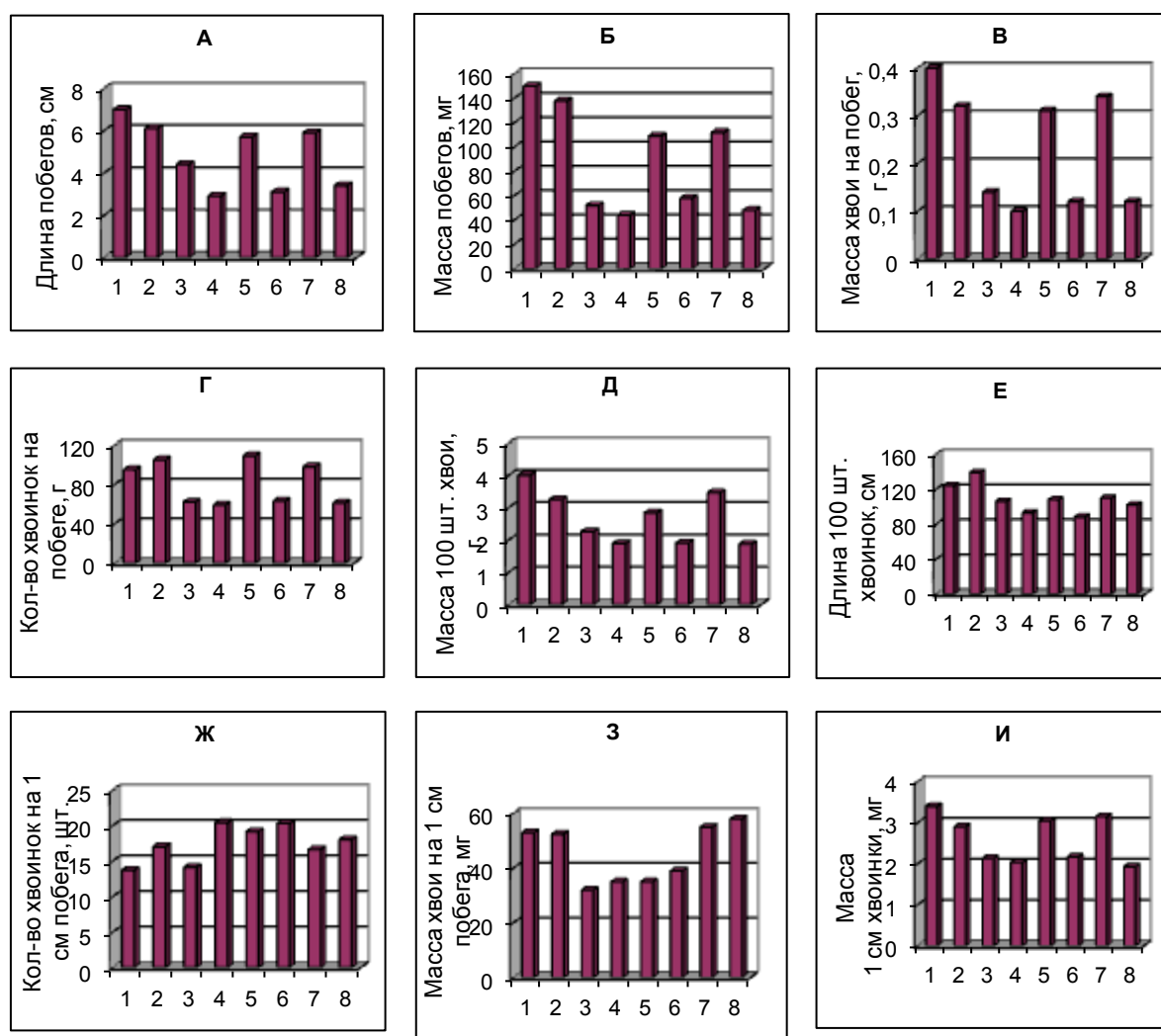


Рис. 30. Биометрические показатели подроста ели в березняках и осинниках разного возраста на объектах постепенных рубок:

Длина (А) и масса (Б) боковых побегов, масса (В) и количество (Г) хвоинок на боковых побегах, масса (Д) и длина (Е) 100 шт. хвоинок, количество (Ж) хвоинок и масса (З) хвои на на 1 см побега, масса (И) 1 см хвоинок подроста ели (высота 1,5 м).

Условные обозначения: объекты исследования 1- 8-летняя вырубка; 2 – 13-летний березняк черничный; 3 – 23-летний березняк черничный; 4 - 53-летний березняк черничный; 5 – 65-летний березняк черничный; 6 – 53-летний осинник черничный. Выборочная рубка (8 лет после рубки): 7 – 53-летний березняк черничный (интенсивность рубки – 50%); 8 – 53-летний осинник черничный (интенсивность рубки– 45%).

В 13-летнем насаждении, создаваемое лиственными породами отенение, приводит к снижению массы хвои на побегах в среднем на 20 %. Длительное пребывание елочек при дефиците солнечной энергии влечет за собой также сокращение длины побегов и хвои на них. В спелых березовых древостоях у подпологовой ели на одно-летних побегах содержится не более 0,10-0,12 г хвои или в 3-4 раза меньше, чем в

условиях хорошего освещения.

Известно, что длина хвои, как и размер листьев, является важным диагностическим признаком вида, критерием оценки условий местопроизрастания, успешности его роста. Световые условия местообитания формируют ассимиляционный аппарат растений двояким образом: с одной стороны, влияя на ростовые процессы в листьях (Крамер, Козловский, 1963, 1983; Якшина, 1970), с другой – путем воздействия на его функциональные особенности (Малкина и др., 1970, 1974, 1981).

Интенсивный рост ели в высоту у деревьев всех рангов в березняке продолжался до 75 лет на участках с постепенной рубкой. Однако, у деревьев высокого ранга прирост верхушечных побегов к этому возрасту несколько замедляется, в то время как деревья второго и третьего рангов и в этом возрасте продолжают активно расти.

Измерение биометрических показателей хвои, взятой с однолетних побегов елового подростка, показало, что под влиянием разных световых условий они также существенно изменяются. Наибольшая длина 100 хвоинок в 139 см отмечена у подростка в 13-летнем насаждении. В этих условиях на побегах содержится и самое большое количество хвоинок - до 105 шт.

Короткая хвоя (8,8-9,3 мм) и наименьшее количество хвоинок на побегах (59-62 шт.) у подростка в спелых древостоях. На возобновившейся лиственничными породами 8-летней вырубке по сравнению с 13-летним березняком каждая хвоинка у ели на 12 % короче, а по массе она на 40 % тяжелее. В итоге общая масса хвои на побегах у ели в 8-летнем насаждении на 25 % выше.

Установлено, что у подпологовой ели в двухярусных лиственнично-еловых насаждениях увеличение длины побегов не всегда сопровождается увеличением на них количества хвоинок на единице длины. Высокая насыщенность побегов хвоей наблюдается в естественных древостоях. Здесь на каждом сантиметре побегов содержится от 18 до 21 хвоинки. В 8-летнем насаждении на 1 см побега имеется не более 13 хвоинок.

Масса одной хвоинки, как и ее длина, у ели изменяется в соответствии с возрастом формирующегося березняка. Наибольшая средняя масса 100 хвоинок у подростка в 8-летнем насаждении достигает 4,21 г. В спелых древостоях она не превы-

шает 1,9-2,0 г. Влияние породного состава насаждения на массу хвоинок и насыщенность ими побегов в опытах не проявилось.

Постепенные рубки значительно улучшают световые условия для подпологовой ели. Это положительно отражается на морфоструктуре побегов. Под их влиянием увеличивается масса и длина побегов, количество и масса хвои на них, длина и масса 100 штук хвоинок. На изреженных участках масса хвои на побегах возросла в 3 раза по сравнению с контролем, а количество хвоинок почти удвоилось. Каждая хвоинка стала в 1,5 раза тяжелее.

В работах ряда исследователей (Уткин, Ермолаева, 1982; Стаканов, 1990) указывается, что у хвойных пород единица массы хвои продуцирует две единицы органического вещества (углеводов), одна из которых идет на новообразование хвои, другая распределяется между отдельными органами дерева для поддержания жизнедеятельности и на рост.

Увеличение ассимилирующей массы на фоне усиленного в 2-3 раза фотосинтеза после проведения постепенных рубок позволяет еловому подросту в изреженных древостоях больше продуцировать органических веществ, направляя их на формирование более объемного ассимиляционного аппарата и усиление ростовых процессов.

## 7.7 Структура фитомассы

Известно, что фактическая реализация возможностей фотосинтетического аппарата определяется, прежде всего, потребностями морфологических процессов, эффективность проявления которых в значительной мере определяется условиями местопроизрастания растений. Для изучения фитомассы на каждой ПП взято по две внешне перспективных средних модели подростка ели в соответствии с услови-

ями их местопроизрастания. Отбор проведен 16 августа 2006 года (постепенная рубка - 1998 год, внесение мочевины в 2001 год). Низкие модели ели характерны не ухоженному березняку (1,94 м), а высокие (2,91 м) определились на опытном участке лесосеки, где шесть лет назад внесен азот (таблица 60).

Наиболее удалены от поверхности земли живые сучки у подпологовых моделей, а более приближены к ней – у опытных моделей. Раскидистая крона у ели под пологом березняка и на удобренном участке лесосеки, а более узкая меньшего диаметра – на лесосеке постепенной рубки. Выявленные у моделей особенности в росте, безусловно определенным образом должны были отразиться на морфологическом состоянии кроны, на насыщенности ее свободным пространством и физиологическом состоянии растения.

Таблица 60 - Характеристика модельных деревьев подростка ели в 59-летнем березняке в разных условиях местообитания

Наименование показателей	Показатели по вариантам опыта			
	контроль		лесосека	
	0	N <sub>180</sub>	0	N <sub>180</sub>
Средняя высота, м	1,94	2,30	2,35	2,91
Расстояние: до сухого сучка, м до живого сучка, м	0,20	0,15	0,07	0,15
	0,70	0,33	0,25	0,38
Крона, м: С-Ю З-В	1,80	1,77	1,66	1,80
	1,82	1,70	1,68	2,00

Как было сказано выше, адаптация подростка к новым экологическим условиям местопроизрастания на морфологическом уровне происходит через изменение целого ряда биометрических показателей кроны. Подвержена этим изменениям и структура фитомассы ели.

Еловый подрост на исследуемых участках, в естественном древостое и лесосеке с постепенной рубкой охвоен неоднозначно и имеет различную структуру фитомассы (таблица 60 и 61). Внесение в спелый березняк азота у елового подростка существенно изменило биометрические показатели и структуру кроны (таблица 61).

За 6 лет высота подкормленной азотом ели в древостое стала на 36 см больше, чем у контрольных экземпляров. Крона каждого опытного дерева при его высоте 230 см стала содержать до 1,6 кг вегетирующей абсолютно сухой хвои. В это

же время на контрольном участке березняка каждое дерево высотой 194 см содержит вегетирующей массы в 1,6 раза меньше, чем на участке с азотом. Ежегодный прирост молодой хвои у контрольных экземпляров также самый низкий и не превышает 183 г, а у удобренных - 413 г.

Отмечая факт увеличения общей массы хвои на дереве после внесения минерального азота, следует отметить, что доля хвои в общей массе кроны у подростка ели, удобренного азотом, несколько возрастает до 57,4 % против 49,8 % на контроле. В кроне удобренной ели на долю молодой 1–2-летней хвои приходится до 55 % от общей массы хвои, а на не удобренном объекте – не более 40 %. Накопление массы ветвей и сучьев под действием азота, напротив, несколько снизилось.

Таблица 61 - Влияние азота на структуру фитомассы и содержание углерода у подростка ели в 59-летнем березняке

Наименование Показателей	Показатели по вариантам опыта					
	Контроль			N <sub>180</sub>		
	масса фракции, кг	% к фитомассе	масса углерода, кг	масса фракции, кг	% к фитомассе	масса углерода, кг
Хвоя: 1 года	0,183	4,7	0,082	0,413	8,2	0,186
2 года	0,231	5,9	0,104	0,462	9,2	0,208
3 года	0,210	5,4	0,095	0,266	5,3	0,120
прошлых лет	0,416	10,6	0,187	0,466	8,1	0,210
<i>Итого:</i>	1,040	26,6	0,468	1,607	31,8	0,724
Побеги: 1 года	0,040	1,1	0,020	0,176	3,5	0,088
2 года	0,062	1,6	0,031	0,188	3,7	0,094
3 года	0,063	1,6	0,032	0,151	3,0	0,076
прошлых лет	0,345	8,8	0,172	0,447	8,9	0,223
<i>Итого:</i>	0,511	13,1	0,255	0,962	19,1	0,481
Живые ветви	0,537	13,7	0,269	0,231	4,6	0,116
Сучья	нет			0,002	0,1	0,001
Древесина ствола	0,850	21,7	0,525	0,996	19,8	0,498
Кора	0,200	5,1	0,100	0,234	4,6	0,117
Корни	0,785	20,0	0,393	1,008	20,0	0,504
<i>Итого:</i>	2,372	60,3	0,794	2,471	49,1	1,236
Всего:	3,923	100	1,517	5,040	100	2,441
Содержание углерода, кгС/деревце			1,52			2,44

Масса ветвей на деревьях также оказалась подверженной значительной изменчивости в соответствии с условиями корневого питания. По отношению к общей массе дерева масса ветвей, включая и сухие сучья, у ели после внесения азота



уменьшилась до 23,8 %. В контрольном насаждении на долю ветвей в общей массе приходится 26,8 %.

Ежегодный прирост ветвей (побегов), как и хвои, высоким оказался у подростка на удобренном объекте (176 г), а низким (40 г) на контроле. Общая масса ветвей, включая и сучья, выше у опытных растений (1194 г).

У контрольных моделей сухие сучья не обнаружены, а общая масса ветвей составляет 1048 г. Масса стволовой древесины после высушивания низкой была у контрольных моделей (1050 г), а тяжелый ствол оказался у модельных экземпляров ели на объектах с удобрениями (1230г).

Различия в массе корней из разных условий местообитания были незначительными. У контрольных экземпляров она составляла 785 г, у опытных - 1008 г. Через 6 лет после внесения азотного удобрения масса корней у подростка возросла почти на 30 %. Следовательно, освоенная корнями подростка площадь питания также должна была увеличиться.

Через 6 лет после внесения мочевины сухая масса средних деревьев увеличилась на 30 % и составляла: на опытных участках с азотом 5,04 кг, на контроле – 3,92 кг. Масса древесины возросла в 1,2 раза. Масса физиологически активной 1–3-летней хвои за 6-летний период, прошедший после внесения удобрений, увеличилась в 1,8 раза. Запас живых ветвей увеличился почти на 15 %, а запас побегов, несущих хвою, стал больше на 6 %. Количество надземной массы, приходящейся на 1 см прироста высоты ствола, у подпологового подростка составляет 11,80 г, у опытных растений – 12,92 г.

Постепенные рубки в 59-летнем березняке, увеличивая доступ света и тепла к кронам, активизировали ростовые процессы подростка, увеличив за 8 лет его высоту более, чем на 40 см. У подростка они значительно активизировали также накопление хвои. Данными полученными, на юге северной подзоны тайги в изреженном до полноты 0,44 объекте 59-летнего березняка общая масса хвои за 8 лет после постепенной рубки у подпологовой ели увеличилась по сравнению с контролем в 2 раза, а масса молодой физиологически наиболее активной 1–2-летней хвои – более чем в 3 раза. В кроне хорошо освещенных растений на долю 1–2-летней

хвои приходится более 60 % общей массы хвои, а в загущенном насаждении – менее 40 % (таблица 61 и 62).

Общая масса ветвей в изреженной части насаждения у подроста на 32 % меньше, а масса ветвей, несущих хвою, на 4 % больше. Ежегодный прирост хвои, как и живых ветвей, высокий у моделей в разреженной части насаждения - 472 г., а на контроле - 97 г. У подпологовой ели в контрольном насаждении на каждом дереве (средняя высота 194 см) ежегодно нарастает до 183 г хвои и до 40 г живых ветвей. У ели после рубок масса ветвей с молодой хвоей увеличилась в 2,5 раза.

Таблица 62 - Влияние постепенной рубки и азота на структуру фитомассы и содержание углерода у подроста ели в 59-летнем березняке

Наименование Показателей	Показатели по вариант опыта					
	лесосека (52 %)			лесосека + N <sub>180</sub>		
	масса фракции, кг	% к фитомассе	масса углерода, кг	масса фракции, кг	% к фитомассе	масса углерода, кг
Хвоя: 1 года	0,472	11,5	0,212	0,666	7,9	0,300
2 года	0,764	18,6	0,344	0,719	8,5	0,324
3 года	0,530	12,9	0,239	0,888	10,5	0,400
прошлых лет	0,271	6,6	0,122	0,781	9,2	0,351
<i>Итого:</i>	2,037	49,6	0,918	3,054	36,1	1,375
Побеги: 1 года	0,097	2,4	0,049	0,158	1,9	0,079
2 года	0,181	4,4	0,091	0,194	2,3	0,097
3 года	0,069	1,7	0,034	0,345	4,1	0,173
прошлых лет	0,173	4,2	0,086	0,565	6,7	0,282
<i>Итого:</i>	0,520	12,7	0,260	1,262	14,9	0,631
Живые ветви	0,189	4,6	0,095	0,342	4,0	0,171
Сучья сухие	0,006	0,1	0,003	Нет		
Древесина ствола	1,102	27,9	0,551	1,709	20,2	0,855
Кора	0,258	5,1	0,129	0,401	4,7	0,201
Корни	1,028	20,2	0,514	1,692	19,7	0,846
<i>Итого:</i>	2,583	37,7	1,292	4,144	49,0	2,072
Всего:	5,140	100	2,470	8,460	100	4,078
Содержание углерода кгС/деревце			2,47			4,08

По отношению к общей массе дерева масса ветвей через 8 лет после рубки с интенсивностью 52 % лиственного запаса сократилась до 17,4 %, а на контроле она составляет 26,8 %. Стволовая древесина у моделей на участке с рубкой составляет к общей фитомассе 27,9 %, на контроле – 21,7 %.

У елового подроста сухая масса ствола увеличилась через 8 лет после выбо-

рочной рубки на 29,6 %, а всего дерева на 31 %. Более слабое нарастание массы ствола по сравнению с общей массой дерева, свидетельствует об опережающем росте ствола в высоту при улучшении лесорастительных условий по сравнению с нарастанием общей массы дерева. В изреженных насаждениях ствол у ели становится более высоким и менее сбежистым.

Различия в массе корней у моделей были достаточно существенными. В лесосеке масса корней превышала массу корней на контроле на 31 %. Можно полагать, что и площадь питания, освоенная корнями после рубки части листового запаса, также должна значительно возрасти.

Расчеты скорости насыщения ствола фитомассой (количество фитомассы, содержащейся на единице прироста ствола) показывают, что у ели на каждый сантиметр ствола высотой 235 см приходится 13,23 г надземной фитомассы, у подпологовой ели в спелом березняке высотой 194 см – 11,80 г.

Следовательно, при улучшении светового режима наращивание фитомассы на единицу прироста высоты у елового подроста происходит более интенсивными темпами, чем у подпологовой ели в естественном без рубки березняке. Эта особенность ускоренного наращивания фитомассы в период увеличения линейных размеров в улучших условиях местопроизрастания и позволяет подросту существенно увеличивать объем своей фитомассы.

Следует отметить, что в плане накопления фитомассы и ускорения роста ели внесение азота в загущенные северотаежные березняки в дозе 180 кг/га позволяет получать такой же лесоводственный эффект, как и проведение в них выборочных рубок с интенсивностью 50 % по запасу.

Было сказано, что внесение в 59-летний березняк азотного удобрения у подпологовой ели существенно активизировало ростовые процессы и привело к увеличению объема накапливаемой деревом фитомассы. Подверженными этим изменениям оказались также ростовые процессы и структура фитомассы у молодой ели после внесения азота в разреженный древостой.

Внесение в изреженное насаждение азота значительно усилило ростовые процессы и оказало положительное влияние на структуру фитомассы ели (таблица

21). Расчеты показали, что крона каждого молодого дерева при высоте 291 см на удобренном участке лесосеки содержит из расчета на сухое вещество до 3054 г вегетирующей хвои. При обычных условиях роста деревья высотой 235 см накапливают хвои в 1,5 раза меньше. Ежегодный прирост молодой хвои на участке березняка с комплексным уходом также оказался высоким (666 г) и превышал прирост хвои у контрольной ели на 41 %, а наиболее физиологически активной 1–2-летней хвои – более чем на 12 %.

Отмечая факт уменьшения общей массы хвои у контрольной ели на лесосеке по сравнению с удобренными вариантами следует, однако, отметить, что доля хвои в общей массе кроны с ухудшением условий корневого питания также снижается. Следовательно, и условия для активной работы хвои у подроста при недостатке азотного питания, несмотря даже на улучшение светового питания, также становятся менее благоприятными.

Согласно исследованиям ряда авторов (Стаканов, 1990) у хвойных пород каждая единица массы хвои продуцирует две единицы органического вещества (углеводов), одна из которых идет на новообразование ассимиляционного аппарата, другая распределяется между отдельными органами дерева в целях поддержания жизнедеятельности и расходуется на их рост. Следовательно, увеличение у опытных растений ассимилирующей массы на фоне усиленного (в 1,5–2,0 раза) фотосинтеза позволяет удобренной ели больше продуцировать органических веществ, направляя их на формирование объемного ассимиляционного аппарата и для усиления ростовых процессов.

При внесении в изреженный древостой азота масса ветвей, как и хвои, на деревьях также оказалась подверженной значительной изменчивости в соответствии с уровнем азотного питания. Ежегодный прирост ветвей, как и хвои, высоким оказался у подроста на участке с внесением азота (158 г), а низким – на контрольном участке (97 г). У подроста на удобренном участке сухие сучья не обнаружены.

Через 6 лет после внесения в изреженный древостой азота в дозе  $N_{180}$  общая масса ветвей у елового подроста возросла более чем в 2 раза до 1604 г, а на контроле – 715 г. Значительно увеличилась масса ветвей, несущих молодую хвою (на 63 %).

Высушенная масса 1–2-летних побегов за 6-летний период после внесения удобрений возросла на 13 %. По отношению к общей массе дерева масса ветвей на удобренном участке изреженного насаждения составила 19 %, а на участке без азота 14 %.

Общая масса стволовой древесины после высушивания у подростка на объектах с удобрением при высоте 291 см оказалась почти в 1,7 раза больше и составляла 8,46 кг, а у контрольных елочек при высоте 235 см – 5,14 кг. Через 6 лет масса корней у елового подростка на удобренном участке лесосеки возросла почти в 1,6 раза. Можно полагать, что увеличение массы корней, в свою очередь, должно было значительно улучшить условия питания подростка, способствовать более активному поглощению из почвенного раствора питательных элементов и воды, и тем самым способствовать более активному росту его по сравнению с контролем.

По отношению к общему контролю, в котором рубка деревьев и внесение удобрений не проводилась, высота опытной ели за период действия комплексного ухода (8 лет) увеличилась на 96 см. В это же время общая масса среднего дерева возросла более, чем в 2 раза, а содержание вегетирующей массы увеличилось почти в 3 раза (с 1,040 до 3,054 г).

Масса физиологически наиболее активной 1–2-летней хвои увеличилась 3,3 раза (с 414 до 1385 г), а общая масса хвои выросла в 3,1 раза. Наблюдаемое увеличение ассимилирующей массы на фоне усиленного (в 3–5 раз) фотосинтеза после комплексных уходов позволяет еловому подросту в березовых древостоях больше продуцировать органических веществ, направляя их на формирование более объемного ассимиляционного аппарата и для усиления других ростовых процессов.

Накопление массы ветвей, несущих молодую хвою, у подростка также возросло после комплексных уходов в 4 раза. Запас живых ветвей увеличился более чем в 1,5 раза, а масса древесины и коры в 2 раза. Масса корней у молодой ели в варианте с комплексными уходами увеличилась в 2,2 раза.

Следовательно, основной причиной ускоренного роста и усиленного накопления фитомассы подростом в северотаежных березняках при комплексных уходах, является улучшение светового и корневого питания, исключение корневой и световой конкуренции со стороны лиственных пород.

И.Т. Кищенко (1985) в исследованиях отмечает, что чем лучше побеги освещены, и чем выше к вершине они располагаются, тем интенсивнее и продолжительнее их рост, и тем больше их размеры и больше хвои они накапливают. Подтверждение этого положения мы находим и в своих исследованиях у елового подростка в березняках черничных лесорастительных условий.

Для определения содержания депонированного углерода в сухом веществе елового подростка были использованы рекомендации стандартных коэффициентов Миттхевса (цит.: Швиденко и др., 2000): для вегетирующей массы – 0,45, для древесной массы – 0,50 (таблица 20 и 21).

Анализ полученных экспериментальных данных показывает, что в спелом 59-летнем березняке каждое среднее дерево елового подростка высотой 194 см накапливает до 1,52 кг углерода. Наибольшая масса углерода из этого веса содержится в стволе (0,53 кг) и корнях (0,40 кг). Доля углерода по отношению к общей фитомассе дерева невысокая и не превышает 12 %.

Среди зеленой вегетирующей массы больше углерода содержится в молодой 1–2-летней хвое, на долю которой приходится до 40 % углерода. Такое же количество углерода содержится и в массе хвои старше 3 лет. В живых сучьях и ветвях накапливается до 35 % всего углерода дерева.

Постепенные рубки, увеличивая доступ света к кронам и усиливая ростовые процессы, значительно активизировали извлечение подростом из атмосферы углерода и последующее его депонирование в фитомассе. По усредненным данным через 8 лет после проведения в 59-летнем березняке выборочной рубки, каждое среднее дерево подростка ели высотой 230 см стало аккумулировать около 2,5 кг углерода, что в 1,63 раза больше, чем подпологовая ель в спелом не тронутым рубкой березняке.

Постепенные рубки изменили процентное соотношение углерода во всех фракциях фитомассы деревьев. За 8-летний период после рубки существенно возросли запасы углерода в корнях (на 30 %) и в вегетирующей массе (почти в 5 раз). В молодой 1–2-летней хвое запасы углерода увеличились в 3 раза. В стволе содержание углерода повысилось на 11 %. После проведения постепенных рубок стволы

у подростка ели становятся менее сбежистыми и их формирование лучше обеспечивается вегетирующей массой.

Таким образом, постепенные рубки в двухъярусных лиственнично-еловых лесах Севера не только улучшают морфоструктуру елового подростка, но также значительно усиливают аккумуляцию им атмосферного углерода, основная часть которого используется при формировании нового ассимиляционного аппарата и расходуется на создание общей фитомассы деревьев.

Внесение в березовое насаждение мочевины у елового подростка еще больше активизировало процессы, связанные с аккумуляцией атмосферного углерода. При одной и той же высоте (235 см) количество углерода, аккумулированного подростом на удобренных объектах не ухоженного древостоя, оказалось практически таким же (2441 г), как и на участке с выборочной рубкой (2470 г). Различия затронули лишь отдельные фракции фитомассы.

Больше углерода у подпологового подростка на объектах с азотом, как и на лесосеке без него, накапливалось в стволах (498 г) и вегетирующей массе (724 г). Однако у удобренных растений в этих фракциях накапливается углерода на 21–27 % меньше, чем на лесосеке. В то же время в живых ветвях у подкормленных азотом растений накапливалось углерода на 85 % больше, чем на изреженном участке древостоя.

Высокая концентрация углерода у удобренных растений содержится в побегах старше 3 лет. В этих побегах на удобренных участках березняка аккумулировано в 2,6 раза больше углерода, чем на лесосеке. Из этих данных следует, что под действием азота латеральные (боковые) побеги ели даже в условиях недостатка света становятся более тяжелыми, в них накапливается больше биологической массы, чем после постепенных рубок.

Внесение азота в изреженный 59-летний березняк усилило аккумуляцию атмосферного углерода еловым подростом. Каждое дерево высотой 291 см через 6 лет после внесения азота в дозе 180 кг стало аккумулировать из атмосферы в 1,7 раза больше углерода, чем в загущенном насаждении при общей массе его в дереве 4078 г.

Азот, внесенный в изреженное насаждение, изменил содержание углерода во всех фракциях ели. Особенно существенно концентрация углерода повысилась в

стволах и хвое. Так, в стволе количество углерода увеличилось в 2,1 раза, а в вегетирующей массе (хвое) – в 1,9 раза. В корнях растений углерода аккумулировано на 68 %, в побегах и живых ветвях на 34 % больше, чем у подпологовой ели на объектах с внесением азота. В молодой физиологически активной 1–2-летней хвое у удобренного азотом подростка, углерода содержится на 58 % больше, чем у подпологовой ели в древостое.

По сравнению с общим контролем, где подобные лесохозяйственные мероприятия не проводились, количество атмосферного углерода, аккумулированное моделями на участках березняка с комплексными уходами, возросло в 2,7 раза. Под действием комплексного ухода содержание углерода существенно увеличилось в корневой системе (в 2,1 раза) и в хвое (в 7,4 раза).

В стволе концентрация углерода возросла на 69 %, в живых ветвях – на 53 %. Следовательно, при комплексных уходах у елового подростка в северотаежных березняках наибольшее развитие получает корневая система и ассимиляционный аппарат. Согласованность в развитии мощной корневой системы и высокоактивного ассимиляционного аппарата позволяет ели значительно усиливать ростовые процессы и служит важным аргументом в осуществлении адаптационных приспособлений в устойчивости к внешним факторам.

Таким образом, анализ роста и формирования фитомассы у подпологовой популяции ели показывает, что в северотаежных березняках в связи с недостатком световой энергии подрост ели остается менее охвоенным по сравнению с подростом ели на лесосеках постепенной рубки. При одинаковом возрасте ель под пологом березняков меньше накапливает вегетирующей массы, ее деревья имеют меньшую высоту и содержат ограниченный объем общей фитомассы, у них хуже развита неполноценная корневая система, подверженная мощной конкуренции со стороны лиственных пород.

Для ускорения роста елового подростка и ускоренной смены северотаежных березняков ельниками целесообразно проводить своевременное изреживание листового яруса путем проведения постепенных рубок с последующим через три года внесением азота в дозе 180 кг/га ухоженной площади.



Проведение в березняках комплексных уходов позволит существенно усилить ростовую активность у елового подростка, и увеличивать его фитомассу. Это мероприятие ускорит переформирование березняков в елово-березовые и еловые насаждения.

Раздельные лесоводственные мероприятия, проводимые в виде разового внесения в загущенные северотаежные березняки азота в указанной выше дозе, либо проведение в них лишь одних постепенных рубок, не позволяют в полной мере добиваться для ели необходимого лесоводственного эффекта.

*Таким образом,* недостаток световой энергии в двухъярусных лиственно-еловых насаждениях является ведущим экологическим фактором, негативно влияющим на метаболические и ростовые процессы подпологовой ели и использование растениями корневого питания.

Низкая освещенность в перегущенных березовых насаждениях не позволяет получать необходимого для ели лесоводственного эффекта по сравнению с нормальными световыми условиями даже после внесения в них азотных удобрений.

Вырубка части верхнего полога, усиливая доступ света и тепла к кронам ели, существенно повышает ее реакцию на вносимый минеральный азот. В этих условиях азот является не только субстратом для усиления метаболических реакций, но и способствует значительному накоплению фитомассы молодыми растениями.

Воздействуя на корневые системы, азот повышает их энергетическое состояние и функциональную деятельность и тем самым воздействует на обмен веществ во всем дереве. В хвое усиливается синтез фотосинтетических пигментов, существенно (в 2–3 раза) повышается интенсивность фотосинтеза и несколько увеличивается его суточная продолжительность.

Происходит упорядочивание водного режима и повышается продуктивность транспирации, ускоряется освобождение ассимиляционного аппарата от продуктов фотосинтеза и снабжение ими активно продуцирующих меристем (корней, луба, молодой хвои).

Наряду с усилением метаболических процессов, у елового подростка азот позволяет существенно усилить ростовые процессы и получать значительный до-

полнительный прирост. В результате одноразового внесения азота в дозе 180 кг/га в спелые северотаежные березняки дополнительный прирост ели в высоту за 8 лет достигает 35 см и более.

Внесение азота в дозе 180 кг/га в изреженные насаждения позволяет получать у ели за этот период почти 50 см дополнительно прироста. По отношению к не ухоженному древостою, где рубка деревьев и внесение удобрений не проводилась, действие комплексных уходов за 8 лет дает возможность увеличивать дополнительный прирост у ели почти на 90 см, при этом существенно улучшать также и структуру фитомассы.

Под действием азота и дополнительной солнечной радиации существенно улучшается морфоструктура кроны. Вместо зонтиобразного купола крона приобретает конусообразную форму.

Значительно улучшаются условия для ассимиляции  $\text{CO}_2$ , поскольку верхние ветви меньше перекрывают нижние ветви и они начинают лучше снабжаться углекислотой и дополнительным светом.

Улучшение экологических условий для роста елового подростка в высокополнотных березняках наиболее эффективно с выборкой в первый прием около половины лиственного яруса до полноты 0,45- 0,50 с последующим через 2–3 года внесением в него минерального азота в количестве 180 кг/га. Изреживание древостоев до полноты 0,20 оказывает слабое действие на метаболические и ростовые процессы ели.

Внесение в изреженные березняки повышенных количеств азота ( $\text{N}_{270}$ ) в начальные годы приводит к небольшой депрессии фотосинтеза, задерживает отток молодых ассимилятов из хвои, ведет к затовариванию ими ассимиляционного аппарата и к нарушению ростовых процессов подростка.

Удобрения в лиственных лесах дают возможность лесоведам снижать оборот рубки, улучшать санитарное состояние и повышать устойчивость насаждений против неблагоприятных условий среды.

## 7.8 Водонасыщенность тканей деревьев

Водонасыщенность тканей служит важной экологической характеристикой условий местопроизрастания растений, степени обеспеченности их почвенной влагой. Наибольшее количество влаги от общего количества в дереве у подростка в 59-летнем березняке северотаежной зоны (таблица 63) содержится в древесине ствола (36,6 %) и хвое (27,5 %). В побегах аккумулировано около 14 %, в живых ветвях – менее 1 %, в коре ствола – более 11 %.

Таблица 63 - Структура фитомассы и содержание воды у подростка ели (высота 1,6-1,7 м) в березняке, после постепенной рубки (северная подзона)

Фракции	Показатели фитомассы фракций (г, %) ели и массы воды (г, %) при интенсивности рубки (%)							
	0 %				50 %			
	фитомасса		масса воды		фитомасса		масса воды	
	г	%	г	%	г	%	г	%
Хвоя 1 года	28,9	4,3	34,5	6,0	80,6	7,1	95,3	9,9
Хвоя 2 года	31,2	4,7	28,6	5,0	87,4	7,7	87,5	9,1
Хвоя 3 года	25,8	3,9	16,0	2,8	64,1	5,6	61,9	6,4
Хвоя прошлых лет	87,9	13,2	76,4	13,4	118,9	10,5	89,6	9,3
Итого:	173,8	26,1	155,5	27,2	151,0	30,9	334,3	34,7
Побеги 1 года	9,2	1,4	11,0	1,9	24,3	2,1	28,1	2,9
Побеги 2 года	10,0	1,5	11,4	2,0	30,1	2,7	29,5	3,1
Побеги 3 года	12,7	1,9	13,1	2,3	34,8	3,1	33,0	3,4
Побеги прошлых лет	103,4	15,5	79,8	14,2	180,1	15,8	134,5	14,0
Итого:	135,3	20,3	116,3	20,4	269,3	23,7	225,0	23,4
Живые ветви	8,0	1,2	4,4	0,8	58,4	5,2	29,2	3,0
Сучья	60,1	9,0	22,7	4,0	27,6	2,4	9,8	1,0
Древесина	233,6	35,1	209,4	36,6	345,6	30,5	284,7	29,7
Кора	55,3	8,3	62,6	11,0	83,1	7,3	79,1	8,2
Итого:	357,0	53,6	299,1	52,4	514,7	45,4	402,7	41,9
Всего:	666,0	100	570,9	100	1135,0	100	962,0	100
Углерод, г С/дер.	324,2				445,5			

Освещенность среды оказывает большое влияние на характер водообмена растений. Так, выборка 52 % запаса в 59-летнем березняке через 5 лет увеличила влагозапасы подростка в 1,7 раза: с 571 г на контроле до 962 г. на участке с рубкой. При одинаковой высоте растений наиболее значимо влагозапасы возросли в хвое (на

27,5 %) и живых ветвях (почти в 3 раза). Напротив, в древесине стволов содержание влаги уменьшилось по сравнению с контролем на 18,9 %, в коре – на 25,5 %.

Дополнительное накопление влаги опытными растениями подроста на изреженных участках древостоя имеет большое положительное значение для нормальной жизнедеятельности их, поскольку в засушливый период позволяет избегать резких перепадов водообеспеченности ассимилирующих органов и не допускать депрессии фотосинтеза из-за недостатка влаги. На это указывают и низкие показатели водного дефицита хвои в пределах 7,2–9,3 %.

*Таким образом,* при возрастной смене березняков рост и формирование елового яруса обусловлены совместным онтогенезом производного березового древостоя и восстанавливающейся популяции ели.

Влияние березового древостоя на возобновление ели и формирование еловой популяции неоднозначно и в значительной мере определяется плотностью березового насаждения в разные стадии его онтогенеза. Именно режим среды обуславливает морфогенез и рост ели в процессе формирования еловой популяции.

Срок возобновления ели существенно определяет ее рост, развитие, жизненное состояние и ранговый статус. Ель, возобновившаяся до заселения лесосекм лиственными породами, формирует высокоактивную популяцию с высокими среднепериодическими приростами главных и боковых побегов и высоким жизненным состоянием.

После смыкания крон лиственного яруса детерминирующее значение в формировании еловой популяции принадлежит внутривидовой конкуренции, в которой более крупные лидирующие деревья подавляют более мелкие. С повышением рангового статуса деревьев текущий среднепериодический прирост их существенно увеличивается.

Анализ роста и формирования подпологовой популяции ели свидетельствует, что для ускорения роста ели и смены северотаежных березняков ельниками целесообразно своевременное изреживание лиственного яруса путем своевременного проведения постепенных рубок, первый прием которых в северотаежной подзоне должен проводиться в возрасте березы не позднее 45-55 лет, второй –

через 6-8 лет после первого.

Согласно экспериментальным данным выборочные рубки в 53- и 59-летних березняках северотаежной подзоны наряду с получением высокосортной лиственной древесины позволяют существенно улучшать жизненные условия для подпологовой ели и ускорять процесс переформирования березняков в елово-березовые и еловые насаждения.

В результате улучшения факторов среды (светового, теплового, водного режимов, корневого питания) значительно повышается жизненное состояние подпологовой ели, усиливается ее рост в высоту. Особенно активным ростом характеризуются деревья высокого ранга, занимающие в еловом пологе лидирующее положение.

Наиболее слабой реакцией на изреживание господствующего лиственного полога характеризуются деревья низкого ранга, но и у них после выхода во второй ярус начинают существенно усиливаться ростовые процессы.

На Севере высокая жизнеспособность ели в березняках сохраняется на основании лесоводственного и физиологического исследования до 75 лет.

## **7.9 Рост подроста ели в березняках после внесения азотных удобрений**

Известно, что световой режим и условия минерального питания при выращивании растений влияют на формирование и функциональную активность фотосинтетического аппарата, на морфологические и анатомические особенности листьев, структуру хлоропластов, на ростовые процессы (Любименко, 1935, 1963; Меле и др., 1974; Цельникер, 1978; Зернова, 1993). Обусловленность жизненного состояния от характера условий местопроизрастания у елового подроста в березняках проявилась и в особенностях скорости его роста в высоту и размерах биометрических характеристик.

Прирост в высоту является важным и наиболее легко определяемым признаком и служит хорошим интегральным показателем жизненного состояния растений (Соловьева, 1970). Степень использования елью удобрений на ростовые процессы связана с дозой вносимого в лиственное насаждение питательного элемента и освещенностью местопроизрастания (таблица 64).

Таблица 64- Влияние азота на динамику роста (см) верхушечного побега у подроста ели в 59-летнем березняке

Годы учета	Показатели при дозах вносимого азота (кг/га д.в.) и интенсивности рубки от запаса древостоя (%)					
	0 %			52 %		
	0	N <sub>180</sub>	N <sub>270</sub>	0	N <sub>180</sub>	N <sub>270</sub>
1998-2000	3,7±0,4	3,9±0,8	3,4±0,8	3,8±0,8	3,5±0,6	3,6±0,3
2001	3,8±0,7	4,6±1,3	4,0±0,6	4,1±0,7	6,2±0,4	4,1±0,5
2002	4,1±0,8	8,1±1,2	7,9±0,8	6,8±0,5	11,1±2,0	10,4±0,8
2003	4,6±0,6	10,0±1,6	10,5±1,9	7,9±0,9	13,9±1,9	14,3±1,9
2004	4,4±0,4	9,9±2,0	10,7±2,2	8,3±1,1	14,3±2,1	14,6±2,2
2005	4,5±0,6	8,0±1,9	9,1±1,4	8,9±1,2	12,5±1,9	13,5±2,1

Примечание. 1998 г – год постепенной рубки, 2001 г. – год внесения мочевины

У подроста ели на контроле не разреженного участка 59-летнего березняка текущий годичный прирост в высоту не превышает 3,7-4,6 см в год. На участках с азотом прирост главных побегов за год достоверно увеличивается до 6,6–14,2 см. До внесения удобрений текущий среднепериодический прирост верхушечного побега у опытного и контрольного подроста между собой практически не имел статистически достоверных различий на уровне 0,95 ( $t = 0,2...0,4$ ).

После внесения удобрений прирост в высоту у опытных растений начал увеличиваться уже в первый год. Однако дополнительный прирост верхушечного побега у опытных растений был небольшим. К концу общего периода роста средняя длина терминальных побегов на контроле составила 3,8±0,7 см, а на опытных (N<sub>180</sub>, N<sub>270</sub>) соответственно 4,6±1,3 и 4,0±0,6.

Различия (по критерию Стьюдента) между контролем и опытом (N<sub>180</sub>) в конце периода роста оказались не достоверными на уровне 0,95. На объектах с данной дозой

удобрения различия в длине верхушечных побегов, по сравнению с контролем, составили 0,8 см, а при дозе  $N_{270}$  влияние удобрений на росте побегов вообще не проявилось.

Наиболее активно прирост верхушечных побегов у опытного подростка начал увеличиваться только на второй год. В этот год обе дозы азотного удобрения положительно влияли на рост терминальных побегов ели. Повышенный годичный прирост и более интенсивный сезонный ход роста ели на удобренных объектах березняка был обусловлен повышенной интенсивностью фотосинтеза у опытных растений еще в предыдущем году, обеспечившей формирование значительных запасов пластических веществ и закладку более крупных апикальных и латеральных почек. Подобная закономерность существенного увеличения (на 30-50 % по сравнению с контролем) размеров вегетативных почек при их закладке под действием азота ранее нами отмечалось у сосны в сосняках лишайниковых (Листов, Коновалов, 1988).

В последующем, как и в предыдущий год, наиболее интенсивный сезонный рост побегов происходил под действием дозы  $N_{180}$ . К периоду завершения общего периода роста средняя длина главных побегов на контрольном и опытных объектах ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) на второй год составляла  $4,1 \pm 0,8$ ;  $8,1 \pm 1,8$ ;  $7,9 \pm 0,8$  см. Различия опытных побегов с контролем оказались существенными и достоверными ( $t = 3,4$ ;  $3,7$ ). К 29 августа эти различия с контролем на объектах с  $N_{180}$  возросли до 4,0 см, а с  $N_{270}$  до 3,8 см, что соответственно составляло 198 и 193 % к контролю.

Особенно активно верхушечный побег у опытных растений начал прирастать на третий год после внесения удобрений в почву. Можно полагать, что к этому сроку полностью закончился период адаптации корневой системы подростка к новым световым и почвенным условиям. Анализ роста показал, что на третий год величина главного побега у опытного подростка превышала показатели контроля в 2,2–2,3 раза. Повышенная доза азота в этот период также оказалась достаточно эффективной.

К завершению роста средняя длина терминальных побегов у контрольных и опытных ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) елей составляла соответственно  $4,6 \pm 0,6$ ;  $10,0 \pm 1,6$ ;  $10,5 \pm 1,9$  см. Обнаружена прямая, высокая корреляционная связь в этот год между сезонным ростом ели в высоту и дозой азота. Для дозы  $N_{180}$  корреляционная связь составила  $r = 0,72 \pm 0,012$ , для дозы  $N_{270}$   $r = 0,69 \pm 0,019$ .

На четвертый год прирост верхушечного побега у подростка с одинарной дозой азота ( $N_{180}$ ) начал постепенно затухать, а под действием полуторной дозы ( $N_{270}$ ) его длина оказалась максимальной и превышала длину контрольного подростка на 6,3 см или была в 2,4 раза его больше.

На пятый год наращивание дополнительного прироста главного побега у опытных растений начало резко ослабевать, однако различия с контролем оставались еще достаточно существенными. В конце вегетационного периода длина верхушечного побега у опытных растений ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) превышала показатели контроля в 1,8–2,0 раза и была больше контроля на 3,5 и 4,6 см соответственно. Всего за 5 лет суммарный дополнительный прирост ели в высоту в контрольной секции березняка под действием азота увеличился: при дозе  $N_{180}$  на 19,2 см, при дозе  $N_{270}$  на 20,8 см.

*Таким образом*, в спелых березняках при недостатке света среднепериодический прирост елового подростка в высоту остается невысоким (3,8–4,6 см) но достаточно стабильным, мало зависимым от погодных условий. Его изменчивость по отдельным годам не превышала 0,4–0,8 см. Жизненные потребности ели в световом режиме, минеральном питании в северотаежных березняках ограничены и не отвечают ее биологическим свойствам.

Известно, что появившиеся под пологом насаждений молодая ель с раннего возраста приспосабливается к недостаточному режиму почвенного и светового питания и в соответствии с этими условиями формирует свой прирост. Подобная зависимость динамики нарастания длины терминальных побегов у ели от условий роста обнаружилась и в исследуемых березняках.

Внесение в естественные березняки разных доз азота оказывает неоднозначное действие на рост подпологовой ели. При недостатке света действие азота в первый год либо совсем не проявляется на росте елового подростка в высоту, либо проявляется, но весьма слабо. А. Я. Орлов (Орлов и др., 1987), Н. А. Банева (1985, 1990) в своих многочисленных исследованиях также отмечают, что вносимый в загущенные древостой азот активно накапливается в корнях и хвое елового подростка, но его действие в первый год на росте ели практически не сказывается.

По результатам исследования в условиях северотаежной зоны уже на второй



год азот, вносимый в естественные березняки черничных условий местопроизрастания, существенно усиливает рост елового подроста. Можно полагать, что этого срока вполне достаточно для полной адаптации корневой системы молодой ели к новому почвенному питанию. На четвертый год положительное действие полуторной дозы азота на рост ели в высоту еще продолжает незначительно усиливаться, а действие одинарной дозы постепенно ослабевает. На пятый год обе дозы азота начинают резко снижать эффективность своего действия.

В целом, за 5 лет действия минерального азота ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) суммарный дополнительный прирост верхушечного побега у опытного подроста в естественных березняках по отношению к контролю составил 19,2 и 20,8 см соответственно. Согласно исследованию, оптимальной дозой азота, позволяющей максимально увеличивать прирост ели в высоту в северных березняках, можно считать дозу  $N_{180}$ . Эта доза азота даже в условиях ограниченного освещения за пять лет у елового подроста позволяет дополнительно получать до 20 см прироста центрального побега.

Опытами установлено, что внесение повышенной дозы азота ( $N_{270}$ ) в спелые березняки экономически является убыточным лесохозяйственным мероприятием, поскольку подростом не добивается существенного усиления роста по сравнению с одинарной дозой ( $N_{180}$ ). Само мероприятие ( $N_{270}$ ) ведет не только к удорожанию, но даже и к механическому повреждению подроста в виде нарушения работы корневой системы и деформации кроны.

Улучшение светового и теплового режимов, увеличение влагозапасов в почве, активизация метаболической деятельности в результате вырубки части листового яруса положительно сказалось на росте подпологовой ели в высоту. Следует отметить, что проведенные за последние три года перед рубкой измерения верхушечных побегов не выявили существенных различий в их величине между опытными и контрольными растениями (таблица 17).

Анализ прироста верхушечных побегов у подроста в после проведения лесосечных работ показывает, что в период приспособления к изменившимся условиям внешней среды (2001-2003 гг.) прирост верхушечных побегов у ели также мало чем отличается от контроля и периода до рубок. Достоверность разницы по коэффициенту

Стьюдента оказалась значительно ниже доверительного уровня ( $t = 0,2...1,3$ ).

Исследования, проведенные рядом исследователей в мелколиственных лесах кисличных и черничных типов леса южной тайги, показали, что первые два года после рубки прирост подроста ели все еще продолжает оставаться на уровне подроста, растущего под пологом леса (Орлов и др., 1987; Судницина, Озрина, 1993). По исследованиям А.А. Новиковой (1982) интенсивность фотосинтеза у подроста ели из разных экологических условий, в начальные годы после рубки, даже снижается, а на второй и третий год увеличивается, но очень незначительно (на 5–18 %).

Результаты исследования показывают, что прирост терминальных побегов у ели после вырубке части лиственного полога начинает активно увеличиваться лишь через три года после полной адаптации растений к новым условиям. После этого срока текущий дополнительный прирост верхушечного побега у опытных растений оказался существенным (2,7 см) и статистически значимым на уровне 0,95 ( $t = 2,9$ ).

Через 3–5 лет после выборочной рубки текущий дополнительный прирост терминальных побегов у подроста на вырубке ежегодно превышал рост верхушечных побегов контрольного подроста на 3,9–4,4 см. Максимальным прирост терминальных побегов у опытных растений оказался на пятый год после рубки и составил 8,9 см (на контроле – 4,5 см). Всего за все годы после рубок (8 лет) суммарный дополнительный прирост главных побегов у осветленного подроста превышал контроль на 12,6 см.

Внесение в изреженное насаждение мочевины, как и внесение в естественный спелый березняк также положительно сказалось на среднепериодическом приросте верхушечного побега у елового подроста. До внесения удобрений прирост побегов у подроста на опытных объектах мало чем отличался от контроля. В первый год небольшой в 2 см дополнительный прирост верхушечного побега обозначился лишь на участке с дозой  $N_{180}$ .

Причем весь дополнительный прирост от данной дозы удобрения, как показали систематические наблюдения за ростом ели, обозначился лишь в конце периода интенсивного роста, то есть перед завершением вегетационного периода. Средняя длина побегов на контроле и у опытных ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) растений составила  $4,1 \pm 0,7$ ;  $6,2 \pm 0,4$ ;  $4,1 \pm 0,5$  см соответственно.

На второй год обе дозы азота положительно влияли на рост ели в высоту, который был запрограммирован еще в предыдущем году в результате закладки более крупных вегетативных почек. Поэтому наиболее существенные изменения в скорости нарастания верхушечных побегов у опытных растений начали наблюдаться именно лишь со второго года. Их длина 25 июля 2002 года у подростка на опытных участках была на 53 – 63% больше, чем на контроле. В конце вегетации средняя длина терминальных побегов у контрольных растений составляла  $6,8 \pm 0,5$  см, у опытных ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) растений она на 4,3 и 3,6 см соответственно была больше. На третий год действия удобрений средняя высота ели за год на контроле и на опытных ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) участках увеличилась на  $7,9 \pm 0,9$ ;  $13,9 \pm 1,9$ ;  $14,3 \pm 1,9$  см

За последние два года (2004–2005 гг.) после внесения азота прирост ели в высоту увеличился на 9,6–10,9 см или по сравнению с контролем стал больше в 1,5–1,6 раза. Всего за период действия удобрений (5 лет) суммарный дополнительный прирост верхушечных побегов у опытных растений в зависимости от дозы внесенного азота составил от 22,0 см при дозе  $N_{180}$  до 20,9 см у популяции ели с дозой  $N_{270}$ . Дополнительный прирост ели в высоту у опытных ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) растений оказался высоким и по отношению к контролю статистически значимым на уровне 0,95 ( $t = 7,6 \dots 6,4$ ).

При анализе прироста верхушечных побегов ели в отдельные годы (2002–2005 гг.) установлено, что на данной изреженной секции действие разных доз ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) азота на текущий прирост верхушечных побегов оказался неоднозначным. В год внесения лишь доза  $N_{180}$  способствовала небольшому (2 см) дополнительному приросту побегов. При внесении дозы  $N_{270}$  годичный прирост главного побега у ели в этот год оказался на уровне контрольных растений.

Однако, уже начиная со второго года, и эта доза азота также значительно ускорила рост ели в высоту. Но особенно значительным прирост верхушечных побегов на участках с данной дозой азота оказался на третий год. Максимальным он (прирост) был на четвертый год. В этот период текущий прирост главного осевого побега у опытных растений с  $N_{270}$  превысил прирост побегов контрольного подростка в 1,75 раза, а величину прироста побегов по сравнению с дозой  $N_{180}$  лишь на 10 %.

Дополнительный прирост верхушечных побегов у опытных растений при действии комплексных уходов (рубка + азот) оказался существенным и за этот период в 2,7 раза превысил прирост контрольного подроста. По отношению к удобренным азотом растениям на участке без рубок в 1,4 раза.

Таким образом, анализ роста терминальных побегов у подроста ели в северотаежных березняках за 5 лет показал, что календарный ход сезонного роста ели в высоту в значительной мере определяется условиями корневого и светового питания. Из приведенных выше данных следует, что недостаток света в спелых березняках значительно задерживает реализацию елью ее биологических возможностей в виде слабого прироста верхушечных побегов.

Вносимые в загущенные березняки азотные удобрения активизируют ростовые процессы, но не в полной мере. Низкая освещенность существенно снижает эффективность действия вносимого азота на ростовые процессы ели.

Проведенные исследования показали, что для получения у ели дополнительного прироста верхушечных побегов за счет азотных удобрений, вносить удобрения в северотаежные березняки следует не раньше, чем через 2-3 года после проведения постепенных рубок с изреживанием древостоя до полноты 0,5. Такой период подпологовой ели необходим для полной адаптации ее к новым световым и почвенным условиям.

После проведения постепенной рубки в качестве оптимальной дозы азота для молодой ели можно считать дозу  $N_{180}$ . Более высокие дозы азота у елового подроста уже не приводят к существенному увеличению дополнительного прироста терминальных побегов. По существу происходит лишь удорожание производимых работ.

Изреживание верхнего листового яруса положительно отражается на радиальном приросте ели (таблица 65). Через пять лет после проведенной выборочной рубки ширина годичного кольца у подроста ели на секции с рубкой составляла 0,63 мм и превышала показатели контроля в 1,5 раза. Достоверность разницы средних значений с контролем ( $t$ ) оказалась существенной и статистически значимой на уровне 0,95 ( $t_{\text{факт.}} = 6,7$ ).

Данные показывают, что связь между шириной годичного кольца и освещен-

ностью у елового подроста в березняке оказалась достаточно тесной ( $r = 0,76 \pm 0,017$ ). Она (связь) обусловлена не только непосредственным влиянием света на растения, вызванного его увеличением в результате вырубki части листовенного запаса, но и улучшением корневого питания при повышении температуры почвы и воздуха и снижении корневой конкуренции.

Причиной усиления роста верхушечных побегов у елового подроста могла послужить также ускоренная минерализация листовенного опада и активизация ассимиляционной деятельности и микрофлоры под действием света и улучшенного корневого питания.

Таблица 65 - Влияние постепенной рубки и внесения удобрений на ширину годичного прироста у подроста ели в 59-летнем березняке

Интенсивность рубки, %	Средняя ширина (мм) годичных приростов после внесения разных доз азота (кг/га д.в.) и постепенных рубок за 5-летний период							
	0		N <sub>180</sub>			N <sub>270</sub>		
	M±m	%	M±m	%	t <sub>st</sub>	M±m	%	t <sub>st</sub>
Контроль	0,41±0,02	100	0,54±0,03	132	3,5	0,69±0,03	168	7,0
52	0,63±0,03	100	2,14±0,06	340	23,1	1,74±0,03	276	26,4

Внесение в 59-летний березняк мочевины положительно сказалось на камбиальном росте ели. Через три года после внесения азота ширина годичного кольца на контрольной не разреженной части древостоя увеличилась до 0,54...0,69 мм и превышала показатели контроля на 32...68 %. Данные измерений ширины годичных колец показывают, что у опытных растений различия с контролем существенны и достоверны ( $t_{\text{факт.}} = 3,5...7,0$ ).

Сравнивая действие разных доз азота на рост ели по диаметру, следует отметить, что их действие на камбиальную деятельность ели под пологом березняка оказалось неоднозначным. За три года темпы накопления древесины в годичном кольце ствола более высокими оказались при дозе N<sub>270</sub>. Замеры годичных колец в этот период показали, что в опытах с этой дозой азота ширина годичных колец оказалась на 28 % больше, чем с дозой N<sub>180</sub>.

Внесение аналогичных доз азота в изреженный 59-летний березняк оказалось более эффективным лесохозяйственным мероприятием, чем внесение этих же доз

азота в неухоженное березовое насаждение. На третий год ширина годичного кольца у ели в изреженном древостое под действием дозы  $N_{180}$  увеличилась по отношению к контролю в 3,3 раза, а с дозой  $N_{270}$  в 2,8 раза. Достоверность разницы средних показателей с контролем у опытных ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) елочек оказалась достаточно высокой и значительно превысила необходимый для этого доверительный уровень ( $t_{\text{факт.}} = 23,1$  и  $26,4$ ).

Возможной причиной повышенного положительного действия полуторной дозы азота под пологом березняка послужило проявление конкуренции за минеральную соль со стороны корней взрослой березы, способствовавшей снижению негативного действия избытка внесенной соли на корневую систему ели.

Береза при совместном произрастании с сосной и елью развивает очень мощную поверхностную корневую систему вокруг корней этих пород. Она сильно угнетает рост и развитие корневых систем хвойных подпологовых пород, ухудшает нарастание активных корешков, препятствует нормальному питанию растений, о чем отмечалось и в литературных источниках (Олейникова, Шестакова, 1969; Мамаев, 1987, 1993; Банева, 1990; Куусела, 1991).

Особенностью березы является отсутствие дневной депрессии дыхания корневых мочек, в то время как у хвойных она сильно выражена (Мамаев, 1983). В результате береза способна в течение всего вегетационного периода осуществлять активное корневое питание и больше поглощать из почвы минеральных солей и воды. Обнаружено (Кузина, Калинина, 1993), что береза имеет довольно низкий уровень ингибиторов роста (АБК). Данное преимущество позволяет этой породе существенно усиливать ростовые процессы по отношению к другим древесным породам (ели) и опережать их в росте, что обычно и наблюдается в природе.

По биологическим особенностям требовательность березы к почвенному питанию значительно выше по сравнению с хвойными породами. Она быстрее ели и сосны осваивает территорию и раньше реагирует на вносимые в почву минеральные соли (Борзенков, 1968; Trillmich, Uebel, 1970; Банева, 1990), используя их в метаболических процессах и на свой активный рост, обедняя тем самым почву вокруг корней ели. Этими особенностями, видимо, и можно объяснить наблюдаемое от-

сутствие депрессии в сезонном росте терминальных побегов и повышенную камбиальную деятельность у ели под пологом березняка при внесении полуторной ( $N_{270}$ ) дозы азота.

Отмечаемая низкая камбиальная деятельность у ели на лесосеке после внесения повышенной дозы азота могла быть вызвана нарушением работы корневой системы из-за частичной гибели всасывающих корешков. Могла сказаться несогласованность между азотным и углеродным питанием, о чем отмечалось и в литературных (Андреева и др., 1982, 1988, 1992).

*Таким образом*, причиной ускоренного роста в высоту и увеличения ширины годовых колец у опытной ели под действием комплексного фактора явилось, прежде всего, существенное (более чем в 3 раза) усиление фотосинтетической деятельности, активная работа корневой системы, формирование более упорядоченных донорно-акцепторных отношений в системе корень-лист, между корневой системой и надземной частью.

Сравнительный анализ эффективности действия между собой испытанных доз азота показывает, что в разреженном древостое на третий год наиболее эффективной по действию на камбиальный рост ели оказалась доза  $N_{180}$ . Действие дозы  $N_{270}$  на этот процесс оказалось менее значимым явлением. В то же время при внесении повышенной дозы азота в естественный березняк у подростка ели был получен более существенный прирост ширины годового слоя, чем при внесении одинарной дозы.

Повышенная доза азота негативно подействовала на рост главных, терминальных побегов и камбиальную деятельность ели. Наиболее благоприятной для ели здесь оказалась доза азота 180 кг. Полуторная доза на участке с рубкой оказала более слабое действие также на радиальный прирост ели. Если под действием дозы  $N_{180}$  ширина годового слоя у ели увеличилась по отношению к контролю в 6,4 раза, то под действием  $N_{270}$  – в 2,7 раза.

При внесении удобрений в изреженное насаждение эффект от их действия оказывается более высоким, чем у подпологовой ели в нетронутым рубкой 59-летнем березняке. Если в березняке ширина годового кольца у подкормленных

азотом растений через три года увеличилась в 1,3–1,7 раза, то на объекте с рубкой в 2,8–3,4 раза. По отношению к общему контролю комплексные уходы (рубка + азот) у елового подроста в березняке способствовали увеличению ширины годичного слоя в 4,2–5,2 раза.

Вносимые в северотаежные березняки азотные удобрения наряду с ускорением роста верхушечных побегов у ели, способствуют также увеличению ее радиального прироста. Однако недостаток световой энергии в загущенных березовых лесах и высокая корневая конкуренция значительно снижают положительный эффект от данного лесохозяйственного мероприятия.

Для достижения более высокого физиологического и лесоводственного эффекта требуется увеличивать дозу вносимого минерального элемента. Повышенные дозы азота, напротив, в изреженных березняках приводят к нарушению у подроста ели корневого питания, сдерживают реализацию растениями присущих им потенциальных возможностей в виде пониженного роста терминальных побегов и ослабленной камбиальной деятельности.



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В спелых березняках преобладает крупный подрост ели (более 1,0 м). Средняя категория жизнеспособности – 3,6, преобладающий (59 %) возраст 35-55 лет. Высокая жизнеспособность подростка ели в северотаежных березняках по физиолого-биохимическим показателям сохраняется до 70 лет.

Световой режим для подростка ели под пологом мелколиственных лесов до рубки характеризуется как неблагоприятный. Интенсивность освещения в течение вегетационного периода не превышает 10-15 % от открытого места, что значительно ниже биологической (35 – 50 тыс. люкс) нормы для ели.

Освещенность в спелых березняках имеет выраженную закономерность от фенологического состояния лиственных пород. Весной перед началом вегетационного периода под полог лиственных насаждений проникает более 50 % проходящего к кронам солнечного света. В июне с постепенным облиствением лиственных пород количество проникающей под полог солнечной радиации начинает уменьшаться, а количество задерживаемой верхним пологом увеличиваться. С началом пожелтения листвы и осенним листопадом проникающая к подросту солнечная радиация вновь возрастает.

Экологическое и физиологическое значение повышенной освещенности в период низких дневных температур и в связи с завершением вегетационного периода существенной роли для подростка ели уже не играет и не способствует усилению у него метаболической активности.

Почвы в лиственных лесах медленно и слабо прогреваются, даже в июне температура верхнего слоя почвы в 5-20 см не поднимается выше 5,0 - 8,5°C. Прогревание корнеобитаемого слоя до температур, соответствующих началу роста и активной жизнедеятельности корней, запаздывает по сравнению с разреженными древостоями на 2-3 недели.

Избежать неблагоприятных воздействий недостатка света и физиологически активной радиации на подрост ели и обеспечить его сохранность удастся с помощью не сплошных рубок. Выборка в спелых березняках и осинниках черничных лесорастительных условий 45–52 % запаса листовенного яруса позволяет исключить выраженный дефицит световой энергии для подрост ели, повышать метаболическую и ростовую активность подрост ели, избегать появления нежелательного породного состава.

Увеличение поступления солнечной энергии к поверхности почвы в результате изреживания листовенного полога, приводит к повышению температура почвы и приземных слоев воздуха на 1,5–2 °С и почти на 2 недели сокращает период прогревания корнеобитаемого слоя до активных для корней температур.

На начальных стадиях поселения березы ель характеризуется максимальными значениями метаболических процессов и меньшей потерей времени на создание прироста. В 6-8-летних насаждениях интенсивность фотосинтеза ели в 3-4 раза выше, чем под пологом спелых березняков, активнее протекает водообмен, процесс фотосинтеза и другие метаболические процессы.

В 13-летних насаждениях интенсивность физиологических процессов и прирост в высоту у ели в 1,3 раза ниже, чем в 6-8-летних насаждениях. При дальнейшем росте листовенных пород состояние подпологовой ели еще больше ухудшается.

В 20-25-летних березняках, несмотря на высокое содержание зеленых пигментов (0,70 мл/г), интенсивность фотосинтеза у подрост ели в 3-4 раза становится ниже, чем в 6-8-летних насаждениях, и в 2-3 раза она протекает слабее, чем в 13-летних березняках.

Корни ели при дыхании выделяют углекислоты в 1,5-2,0 раза меньше, чем корни свободно растущего подрост ели. У ели на 2-3 часа сокращается дневная продолжительность фотосинтеза, в ассимиляционном аппарате происходит удержание транспортных продуктов фотосинтеза. Замедление оттока ассимилятов задерживает снабжение ими активных ростовых зон (корни, молодая хвоя, камбий и др.), приводит к увеличению потерь времени на прирост и синтез фитомассы.

После постепенных рубок усиливается прогревание приземных слоев воздуха и верхних слоев почвы. В мае температура почвы в слое 0-20 см на изреженных участ-

ках древостоя на 2 °С выше, чем на контроле, что обеспечивает корням подроста более раннее и интенсивное поглощение из почвы питательных веществ и воды.

В разреженных постепенными рубками древостоях запасы продуктивной влаги в корнеобитаемом слое в течение вегетационного периода вполне достаточны (27,0-62,5 мм) для успешного роста корней. В засушливые периоды запасы продуктивной влаги не снижаются ниже недоступного для корней уровня, во влажные периоды не приводят к переувлажнению почвы.

Сохранность подроста при разработке лесосек комплексом агрегатных машин с сортиментной заготовкой древесины (харвестер и форфардер, звено вальщиков в сочетании с форвардером) по группам высот составляет от 84 до 63 % при средней высоте ели 1,6 м. Состояние подроста после рубки оценивается IV,4 категорией жизнеспособности. Средний возраст ели в группах высот за период после рубки. (5 лет) вследствие пополнения более молодым поколением уменьшился на 2-8 лет.

Сопутствующее возобновление хвойными породами в пасеках с сохранением лесной среды составляет около 0,8 тыс. экз./га самосева ели, 2,8 тыс. экз./га лиственных пород. На трелевочных же волоках через 5 лет после лесосечных работ возобновление протекает успешно: 18 – 20 тыс. экз./га самосева хвойных пород, 13,0 – 13,5 тыс. экз./га – лиственных пород.

После постепенных рубок у подроста в 2-3 раза повышается интенсивность фотосинтеза и на 2-3 часа увеличивается его дневная продолжительность. Активизируется водный режим и постфотосинтетический сток продуктов фотосинтеза, улучшается снабжение активных меристем важнейшими продуктами обмена.

В изреженных древостоях у ели в результате позитивных физиологических изменений увеличивается выработка деревьями органических веществ, сокращается расходование их на прирост и на поддержание функциональной деятельности, ускоряется также сток из атмосферы углекислоты и возрастает количество, поступающего в атмосферу кислорода. Каждое среднее дерево подроста ели на участке с рубкой ежегодно утилизирует из атмосферы в 1,5-2 раза больше углекислого газа, чем контрольное в неухоженном насаждении.

Усиление донорно-акцепторных взаимодействий между органами дерева и активизация постфотосинтетического стока ассимилятов ускоряют освобождение ассимиляционного аппарата от продуктов фотосинтеза, исключают возможность его «затоваривания» этими продуктами.

Опыты с радиоактивным углеродом показали, что выборочные рубки через 8–10 суток увеличивают количество оттекающих из 2-3-летней хвои подроста ели  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов почти в 3 раза по сравнению с контролем. Под действием рубок значительно активизируется водный режим ели. В результате у елового подроста в 2-3 раза возрастает интенсивность транспирации, на 2-4 часа увеличивается ее суточная продолжительность.

Интенсивность физиологических процессов у ели в значительной мере зависит от степени изреживания верхнего полога. Наиболее благоприятные условия фитосреды для протекания физиологических и ростовых процессов у ели создаются при полноте господствующего яруса в пределах 0,45-0,50.

Рубки в лесах сами по себе слабо изменяют питательный режим лесных почв. Они рассматриваются лишь как необходимое условие для реализации древесными растениями того потенциального плодородия, которым обладают лесные почвы к моменту проведения рубки. В целях повышения плодородия лесных земель, бедных питательными веществами применяют минеральные удобрения и биологическую мелиорацию.

Действие азота, внесенного в северотаежные березняки, проявляется, прежде всего, через корневые системы. Удобрения активизировали дыхание как мелких физиологически наиболее активных, так и проводящих корней и, следовательно, способствовали повышению их энергетического уровня и физиологической активности. Выраженная активизация дыхания корней (более чем в 1,5 раза) у ели произошла под влиянием азота в дозе  $\text{N}_{180}$ .

В насаждениях, пройденных рубками, уже в первый год обе дозы удобрения ( $\text{N}_{180}$ ,  $\text{N}_{270}$ ) усилили дыхание корней подроста. Но и здесь особенно значимо дыхание корней возросло лишь при дозе  $\text{N}_{180}$ , с дозой  $\text{N}_{270}$  их активность оказалось ослабленной. Расчетные значения t-критерия Стьюдента при  $\nu = 4$  и уровне значимости  $P = 5\%$

превышают критический уровень, равный 2,8, лишь для варианта  $N_{180}$  ( $t_{st0,95} = 4,7$ ). Для варианта  $N_{270}$  значения этого показателя оказались недостоверными ( $t_{st0,95} = 0,3$ ).

При действии комплексного ухода эффект оказался более значимым, чем при раздельном действии удобрений и рубки. Интенсивность дыхания корней у подростка на удобренных и пройденных постепенной рубкой объектах превышала дыхание корней естественного без рубки и внесения удобрений насаждения в 1,9–2,3 раза.

Повышение энергетического обмена в корнях после комплексного ухода изменило характер физиологических процессов в надземных частях елового подростка. Активизировалось поглощение из почвы азота и воды, повысилась оводненность хвои. Под действием рубки транспирация возросла в 2 раза, а под влиянием азота она понижалась на 8–15 %.

Удобрения в комплексе с постепенной рубкой у подростка увеличивают интенсивность фотосинтеза в 2,1–3,2 раза (достоверность разницы средних значений по критерию Стьюдента  $t = 13,6–22,7$ ). Результаты дисперсионного анализа показывают, что в условиях Севера наибольшее влияние на интенсивность фотосинтеза у подростка ели оказывает интенсивность рубки (58,0–67,8 %). Эффективность влияния азотного удобрения на скорость данного процесса опосредована через освещенность и является все же менее значимым экологическим фактором по сравнению с освещенностью (32,2–47,8 %) несмотря даже на особую роль азота в метаболических процессах.

Внесение азота в почву мелколиственных северотаежных березняков влияет как на интенсивность фотосинтеза, так и на интенсивность темнового дыхания подростка ели. Интенсивность дыхания хвои у подростка в естественном насаждении под влиянием азота  $N_{180}$  повышается на 67–81 %, то интенсивность фотосинтеза усиливается лишь на 8–18 %. Внесение такого же количества азота в изреженные березовые древостои у подростка ели повышает интенсивность фотосинтеза в 1,6–1,7 раза, а интенсивность темнового дыхания лишь на 30 %.

Следовательно, внесение в перегущенные мелколиственные древостои азотных удобрений с экономической стороны не может быть оправданным лесоводственным мероприятием, поскольку в условиях слабого освещения такое мероприятие является достаточно убыточным и на фоне повышенного дыхания поддержа-

ния не приводит к существенному нарастанию фотосинтетической и биологической продукции растений.

Результаты исследования с применением стабильного изотопа углерода-14 на объектах с различной интенсивностью рубки и использованием разных доз азота ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ , контроль) позволили выяснить характер действия этих двух факторов у подростка ели на скорость накопления, оттока, передвижения и распределения  $^{14}C$ -ассимилятов.

За время экспозиции (0,5 час) в атмосфере  $^{14}CO_2+CO_2$  в результате фотосинтетических реакций (в расчете на 1 г абс. сухой массы) однолетней хвоей у подростка на контрольном участке без участия азота было ассимилировано лишь  $4,1 \cdot 10^3$  имп./мин. радиоуглерода, а на опытных участках ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ )  $8,0 \cdot 10^3$  и  $3,4 \cdot 10^3$  имп./мин. соответственно. За этот же период хвоей второго года вегетации было ассимилировано почти в 13–25 раз больше ( $52,1 \cdot 10^3$ ,  $109,1 \cdot 10^3$  и  $85,2 \cdot 10^3$  имп. соответственно), чем молодой хвоей только что вышедшей из-под почечных чешуек, а трехлетней хвоей на 12–15 % меньше, чем двухлетней. В целом во время фотосинтетических реакций 1-3-летней хвоей на контроле и на опытных участках ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) насаждения было соответственно ассимилировано:  $103,6 \cdot 10^3$ ,  $215,1 \cdot 10^3$  и  $162,4 \cdot 10^3$  имп./мин. радиоуглерода.

За 16 суток в результате оттока, радиоактивность молодой хвои в контрольном древостое уменьшилась по сравнению с ее максимальными значениями: у контрольных растений на 41 %, у опытных растений ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) на 35 и 36 % и в этот период составляла соответственно  $110,1 \cdot 10^3$ ,  $157,0 \cdot 10^3$  и  $140,2 \cdot 10^3$  имп. Радиоактивность двухлетней хвои к этому сроку сократилась в 2,8–4,6 раза и соответственно составляла: на контроле  $19,1 \cdot 10^3$  имп., на опытных площадках  $19,7 \cdot 10^3$  и  $19,2 \cdot 10^3$  имп.

Спустя год после подкормки к началу нового вегетационного периода радиоактивность теперь уже прошлогодней хвои ели в древостое и на участке с рубкой не превышала  $(1,4–1,9) \cdot 10^3$  имп. Остаточная радиоактивность двухлетней хвои еще оставалась достаточно высокой  $(2,2–3,7) \cdot 10^3$  имп. Видимо, это количество радионуклидов и осталось закрепленным в составе конституционных структурных образований молодых клеток хвои в виде соединения лигнин + клетчатка. Эти данные показывают, что внутренняя структура ассимиляционного аппарата у ели в течение вегетационного

периода не заканчивается. Его формирование продолжается и на второй год, на что указывает высокая остаточная радиоактивность после подкормки.

Кора, луб и древесина после подкормки верхушечных мутовок стабильным изотопом углерода уже через сутки становятся достаточно радиоактивными элементами. Радиоактивный углерод после введения его в дерево после истечения этого срока был обнаружен в коре, лубе и древесине верхушечных побегов. В корнях за время наблюдений содержалась его низкая концентрация по сравнению с другими частями дерева.

Радиоактивность осевых органов ствола (кора, луб, древесина) значительной величины достигла лишь на вторые сутки после подкормки. Среди частей ствола наибольшей радиоактивностью характеризовалась древесина. Удобрения несколько повышали радиоактивность ствола и ускоряли возврат корневых метаболитов в надземную часть.

Лесные экосистемы служат одним из основных источников депонирования атмосферного углерода. Вычисленный у подростка ели ежегодный фотосинтетический сток атмосферного углерода за вегетационный период показал, что в не тронутой рубкой части насаждения каждое контрольное дерево во время фотосинтетических реакций ежегодно из окружающей атмосферы аккумулирует в себе около 154 г  $\text{CO}_2$ , а каждое удобрённое азотом дерево около 334 г. Контрольные растения ели с уходами ежегодно в своей массе депонируют около 639 кг углерода. Через 5 лет этот показатель у подростка вырос до 1121,4 кг или по отношению к контролю увеличился в 1,8 раза.

Постепенные рубки, обеспечивая формирование хорошо развитого фотосинтетического аппарата с высоким содержанием в нем зеленых пигментов, в комплексе с внесением мочевины существенно увеличили у елового подростка объем хлорофиллового индекса и размер ежегодного стока из атмосферы углерода. Каждое контрольное дерево ели после изреживания березового древостоя ежегодно в течение вегетационного периода аккумулирует из атмосферы до 293 г углерода, а каждое удобрённое азотом – около 580 г. Сохранившие после рубки жизнеспособ-

ность деревьев, утилизируют соответственно: на контроле 802 кг/га, на объектах с азотным удобрением – 1636 кг/га.

Низкая величина аккумуляции атмосферного углерода выявлена у контрольных не удобренных растений ели. Под действием азота у подростка в загущенном насаждении аккумуляция углерода увеличилась в 2,2 раза, а под действием лишь одной выборочной рубки в 2,0 раза. Следовательно, и количество кислорода, которое способны растения выделить в атмосферу в процессе фотосинтетических реакций при аккумуляции  $\text{CO}_2$ , также будет значительно выше, чем у контрольных и без ухода растений. Комплексные уходы (рубка + азот) способствуют увеличению ежегодного стока углерода средним деревом подростка ели в 3,8 раза, а на каждом гектаре удобренной площади в 2,6 раза.

Прирост в высоту служит хорошим интегральным показателем жизненного состояния растений. На контроле у подростка ели текущий годичный прирост в высоту не превышает 4 - 5 см в год. На участках с дополнительным азотным питанием прирост в высоту за год достоверно увеличивается до 7 – 15 см. За 5 лет, прошедших после внесения азота, суммарный дополнительный прирост верхушечного побега у опытного ( $\text{N}_{180}$ ,  $\text{N}_{270}$ ) подростка в неухоженном березняке составил 19 и 21 см соответственно.

Прирост терминальных побегов у ели в северотаежных березняках черничных после выборки в них части верхнего полога начинает активно увеличиваться только спустя два года после полной адаптации растений к новым условиям. На третий год текущий дополнительный прирост верхушечного побега у осветленных растений оказался существенным (2,7 см) и статистически значимым на уровне 0,95 ( $t = 2,9$ ).

Под действием комплексных уходов (рубка + азот) прирост верхушечных побегов у опытной ели в 2,7 раза превышал прирост контрольного подростка. За период действия комплексного ухода (8 лет) средняя высота дополнительно увеличилась на 96 см. Биологическая масса среднего дерева выросла более чем в 2 раза, а количество вегетирующей массы увеличилось почти в 3 раза (с 1,040 до 3,054 г).

Изреживание верхнего листового полога и внесение удобрений положительно отразилось и на росте ели по диаметру. Через 5 лет ширина годичного кольца у



подроста на участке с рубкой была 0,63 мм и превышала контроль в 1,5 раза. Достоверность разницы средних значений с контролем оказалась существенной и статистически значимой на уровне 0,95 ( $t_{\text{факт.}} = 6,7$ ). Связь ширины годичного кольца с освещенностью у подроста оказалась достаточно тесной ( $r = 0,76 \pm 0,017$ ).

Внесение в естественный без рубок березняк мочевины положительно повлияло на камбиальную деятельность елового подроста. Через 3 года ширина годичного кольца у подпологовой ели увеличилась до 0,54–0,69 мм и превышала показатели контроля на 32–68 %. Различия с контролем оказались существенными и достоверными ( $t_{\text{факт.}} = 3,5 \dots 7,0$ ). Внесение азота в изреженный древостой оказалось более эффективным лесохозяйственным мероприятием для подроста, чем внесение азота в неухоженное насаждение. На третий год ширина годичного кольца у ели в разреженном древостое под действием дозы  $N_{180}$  увеличилась по отношению к контролю в 3,3 раза, а с дозой  $N_{270}$  в 2,8 раза. Достоверность разницы средних значений с контролем у опытной ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) ели оказалась достаточно высокой и превысила необходимый для этого доверительный уровень ( $t_{\text{факт.}} = 23,1$  и  $26,4$ ).

Опыты показали, что адаптация елового подроста к новым экологическим условиям местопроизрастания (равномерно-постепенная рубка и внесение азота) на морфологическом уровне происходит через изменение целого ряда биометрических показателей кроны и увеличения общей высоты растений. За 6 лет высота подкормленной азотом подпологовой ели в древостое без рубки стала на 36 см больше, чем высота контрольных экземпляров ели.

Крона каждого опытного дерева ели при высоте 230 см стала содержать до 1,6 кг вегетирующей абсолютно сухой хвои. На контроле каждое дерево высотой 194 см содержало вегетирующей массы в 1,6 раза меньше, чем на участке с азотом. Ежегодный прирост молодой хвои у ели на контроле оказался низким и не превышал 183 г (у удобренной ели 413 г). Масса стволовой древесины после высушивания низкой была у контрольных моделей (1050 г), а наиболее тяжелый ствол оказался у моделей на участках с азотными удобрениями (до 1230 г).

Внесение азота в разреженное насаждение у елового подроста еще больше усилило ростовые процессы и повлияло на структуру его фитомассы в сторону ее даль-

нейшего улучшения. Расчеты показали, что крона каждого молодого дерева ели при высоте 291 см на удобренном участке с рубкой содержит до 3054 г вегетирующей абсолютно сухой хвои. На контроле среднее дерево высотой 235 см за это время накапливает вегетирующей хвои в 1,5 раза меньше. Ежегодный прирост молодой хвои на участке с комплексным уходом высокий (666 г) и превышает прирост контрольной ели на 41 %, а 1–2-летней хвои – более чем на 12 %.

За 6 лет прошедших после внесения в разреженный древостой азота в дозе  $N_{180}$  общая масса ветвей у подростка возросла более чем в 2 раза до 1604 г (на контроле – 715 г). Особенно значимо увеличилась масса ветвей, несущих молодую хвою текущего года (на 63 %). Общая масса стволовой древесины после высушивания на объектах с удобрением при высоте 291 см стала почти в 1,7 раза больше, чем на контроле и составляла 8,46 кг (у контрольных экземпляров ели при высоте 235 см – 5,14 кг).

Вызываемое комплексными рубками улучшение светового и теплового режимов, способствовало активизации у подростка ростовых процессов и улучшению его жизненного состояния. До рубки почти половина подростка ели была отнесена к категории сомнительных и ненадежных, то после рубки эта часть подростка стала соответствовать V и VI категориям жизнеспособности, или улучшилась на одну ступень категории. Большую часть молодого поколения стали составлять физиологически благонадежные экземпляры. Количество ослабленных растений заметно уменьшилось.

Аналогичные метаморфозы в состоянии подростка произошли и у березы. До рубки подрост березы весь был отнесен к IV категории жизнеспособности, имел редкий листовой аппарат, в значительной степени поврежденный черным и многоядным березовыми трубновертами. Через 5 лет после рубки состояние подростка заметно улучшилось. Значительная часть (90 %) мелкого и среднего подростка из IV категории перешла в V и VI, которыми до рубки подрост вообще не был представлен.

Длительное произрастание под пологом древостоя в условиях ограниченного освещения негативно сказалось у ели и в строении кроны. Рост ели в высоту значительно отстает от роста ветвей и боковых побегов. Крона становится короткой, развивается асимметрично. Экологический коэффициент кроны у большинства высотных групп ели ниже единицы.

Улучшение светового и теплового режимов посредством постепенных рубок привело к трансформации кроны подполовой ели в сторону ее улучшения. Улучшился экологический коэффициент кроны в результате опережающего роста главных побегов по сравнению с боковыми побегами. У большинства категорий высот он стал выше единицы. Крона из эллипсовидной стала принимать конусообразную форму. Отношение поперечника кроны к ее высоте заметно уменьшилось у большинства групп деревьев. Особенно существенно форма кроны изменилась у мелкого и среднего подраста. Через 5 лет после рубки протяженность кроны по стволу у этих групп увеличилась в 1,3 раза, а поперечник кроны, напротив, уменьшился на 20-25 %.

Резюмируя вышеизложенное можно заключить, что при возрастной смене березняков в черничных лесорастительных условиях рост и формирование елового яруса обусловлены совместным онтогенезом производного (березового) древостоя и восстанавливающейся популяции ели. Влияние березового древостоя на возобновление ели и формирование еловой популяции неоднозначно и в значительной мере определяется плотностью березового насаждения в разные стадии его онтогенеза. Режим среды обуславливает морфогенез и рост ели в процессе формирования еловой популяции.

Срок возобновления ели существенно определяет ее рост, развитие, жизненное состояние и ранговый статус. Ель, возобновившаяся до заселения вырубке лиственными породами или сразу после его окончания, формирует высокоактивную популяцию с высокими среднепериодическими приростами главных и боковых побегов и высоким жизненным состоянием. После смыкания крон лиственного яруса детерминирующее значение в формировании еловой популяции принадлежит внутривидовой конкуренции, в которой более крупные (лидирующие) деревья подавляют более мелкие. С повышением рангового статуса деревьев текущий среднепериодический прирост их существенно увеличивается.

Анализ формирования и роста подполовой ели свидетельствует, что для ускорения смены северотаежных березняков ельниками целесообразно изреживание лиственного яруса путем своевременного проведения постепенных рубок, первый

прием которых должен проводиться в возрасте березы не старше 50 - 60 лет, второй прием – через 6-8 лет.

Постепенные рубки в березовых насаждениях наряду с получением высоко-сортной лиственной древесины позволяют существенно улучшать жизненные условия для подпологовой ели и ускорять процесс переформирования березняков в елово-березовые и еловые насаждения.

В результате улучшения факторов среды (световой, тепловой, водный режимы; корневое питание) значительно повышается жизненное состояние подпологовой ели, усиливается ее рост в высоту. Особенно активным ростом на лесосеке характеризуются деревья высокого ранга, занимающие в еловом пологе лидирующее положение. Наиболее слабой реакцией на рубку отличаются деревья низкого ранга, но и у них после выхода во второй ярус начинают существенно усиливаться ростовые процессы.

В березовых насаждениях высокая жизнеспособность у ели сохраняется до 70 лет. Оптимальным пределом изреживания северотаежных березняков является полнота 0,5, позволяющая еловому подросту максимально реализовать свои жизненные потенции. Внесение в разреженные березняки минерального азота ведет к дальнейшему улучшению жизненного состояния ели и повышению ее устойчивости против неблагоприятных факторов среды. Наиболее благоприятной для ели является доза азота 180 кг/га по д.в.

Полученные экспериментальные материалы расширяют познания в области экологии и физиологии осветленного и удобренного елового подростка в северотаежных березняках черничных лесорастительных условий. Они являются начальной ступенью эколого-физиологического обоснования постепенных рубок в лиственных насаждениях и первым шагом в научном познании с физиологической стороны применения удобрений в условиях Севера с целью улучшения лесорастительных условий и повышения биологической устойчивости ели, ускоренного переформирования лиственно-еловых лесов в елово-лиственные и еловые насаждения.

## ВЫВОДЫ

1. Естественное возобновление елью под пологом лиственных древостоев в подзонах северной и средней тайги в черничных лесорастительных условиях протекает удовлетворительно. В березняках имеется до 4 тыс. экз./га и более, а под пологом осинников до 3 тыс. экз./га жизнеспособного подроста ели, способного после выборочных рубок обеспечить восстановление коренных хвойных насаждений. Преобладающий возраст подроста ели в березняках 35-55 лет.

2. При возрастной смене березняков рост и формирование елового яруса обуславливается совместным онтогенезом производного древостоя и восстанавливающейся популяции ели. На начальных этапах формирования березового древостоя рост ели определяется в основном факторами внешней среды. Максимальных значений прирост подроста ели достигает в 6-8-летних лиственных насаждениях. В 13-летних березняках популяция ели уже испытывает со стороны березы отрицательное действие. С 20-25-летнего возраста начинается биологическое угнетение ели березой вплоть до последующей ее гибели лишь с частичным выходом отдельных особей ели в господствующий ярус.

3. Для ускорения смены северотаежных березняков ельниками целесообразно с экономических позиций изреживание березового яруса осуществлять путем своевременного проведения постепенных рубок (равномерно-постепенные или длительно-постепенные), первый прием которых следует проводить в возрасте березы не более 50-60 лет, второй - через 6-8 лет.

4. При технологии лесосечных работ в лиственных насаждениях с применением комплекса колесных машин (харвестер и фарвардер, звено вальщиков в сочетании с форвардером) и при традиционной разработке лесосек (валка деревьев – бензомоторные пилы, трелевка хлыстов – трактора с тросово-чокерной оснасткой) достигается достаточно высокая (68 - 80 %) сохранность елового подроста и обеспеченность заданной полноты господствующего яруса.

5. На протяжении 5 – 8 лет после лесосечных работ на технологических во-локах создаются благоприятные условия для появления значимого количества жизнеспособного самосева ели (до 18 - 20 тыс. экз./га) способного также участвовать в восстановлении еловой популяции. В пасаках с сохранением лесной среды сопутствующее возобновление хвойными породами протекает слабо и не превышает появления самосева хвойных пород в количестве 0,6 – 0,8 тыс. экз./га.

6. Постепенные рубки, изменяя структуру древостоев, положительно влияют на морфоструктуру кроны и побегов ели. Под их влиянием в 1,2-1,5 раза увеличивается протяженность кроны, в 1,5-2,0 раза уменьшается отношение поперечника кроны к ее высоте, в 2,0-3,5 раза возрастает количество вегетирующей хвои и в 3,7 раза масса молодой 1-3-летней хвои. Особенно высокой реакцией на рубку отличаются мелкие и средние категории подроста, а среди них деревья высокого ранга, занимающие в еловом пологе лидирующее положение.

7. При комплексных уходах общий дополнительный прирост ели в высоту за 8 лет возрастает до 0,9 – 1,2 м, скорость фотосинтеза и дыхания подроста ели повышается в 2,5–3,4 раза, содержание пигментов в 1,5 раза. Значительно усиливаются донорно-акцепторные взаимодействия между органами деревьев, между корневой и надземной частями, ускоряются и другие физиологические процессы. Для получения повышенного эффекта для ели необходимо изредить предварительно березняки до полноты 0,45–0,50, а затем через 2...3 года внести в них, азотные удобрения, оптимальная доза которых 180 кг/га д.в.

## ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРЕДЛОЖЕНИЯ

1. Для поддержания высокого жизненного состояния и вывода подроста ели в господствующий ярус необходимо с лесоводственных позиций своевременное изреживание лиственного полога на ранней стадии их развития посредством рубок ухода. С учетом экономического подхода, исходя из качественных показателей лиственной древесины, целесообразно начинать изреживание лиственного полога посредством выборочных рубок (равномерно-постепенные или длительно-постепенные) при возрасте березы не старше 50...60 лет (первый прием), с учетом того, что возраст подпологовой ели должен быть не более 60 - 70 лет.

2. Постепенные рубки целесообразно проводить в зимнее время, что позволит уменьшить повреждаемость подроста и сохраняемой на дорашивание части деревьев господствующего полога. Интенсивность рубок при первом приеме преимущественно в пределах 45 – 50 % до полноты 0,45 – 0,50.

3. Технологический процесс разработки лесосек может осуществляться традиционным способом с использованием бензомоторных пил для валки деревьев и трелевочного трактора с тросово-чокерной оснасткой для трелевки хлыстов, а также с сортиментной заготовкой древесины комплексом агрегатных машин (харвестер + форвардер) или звеном вальщиков в сочетании с форвардером.

4. Для обеспечения меньшей повреждаемости подроста ели и сохраняемой на дорашивание части древостоя господствующего полога и меньшей повреждаемости лесорастительных условий лесосечные работы целесообразно выполнять в зимнее время

5. Оптимальные сроки внесения азотных удобрений - через 2 - 3 года после выполнения постепенных рубок перед началом вегетационного периода. Для подкормки ели азотом в изреженных березняках наиболее благоприятной является доза 180 кг/га по действующему веществу.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абражко, М. А. О почвенно-грунтовых факторах, определяющих рост и физиологические функции сосущих и ростовых корней ели / М. А. Абражко // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. - М.: Наука, 1973. - С. 170-191.

Абражко, М. А. Влияние азотных удобрений на изменение массы и фракционный состав корней ели / М. А. Абражко // Лесоведение. - 1986. - № 6. - С. 75-80.

Авдеева, Т. А. Влияние условий фосфорного питания на фотосинтез и активность карбоксилирующих ферментов растений бобов и кукурузы / Т. А. Авдеева, Т. Ф. Андреева // Физиология растений. - 1974. - Том 21. - Вып. 5. - С. 909–913.

Аглиуллин, Ф. В. Влияние постепенных рубок на сезонный рост подроста сосны и ели в Татарии / Ф. В. Аглиуллин // Лесоведение. - 1977.- № 1.- С. 88-90.

Агроклиматический справочник по Архангельской области. – Л.: Гидрометеоиздат, 1967. – 220 с.

Алексеев, А. М. Влияние минерального питания на водный режим растений / А. М. Алексеев, Н. А. Гусев. - М.: Изд-во АН СССР, 1957. - 251 с.

Алексеев, В. А. Световой режим леса / В. А. Алексеев.- Л.: Наука, 1975. - 227 с.

Алексеев, В. И. Возобновление ели на вырубках / В. И. Алексеев. - М.: Наука, 1978. - 130 с.

Алексеев, П. В. Чересполосно-пасечные комплексные рубки в березняках / П. В. Алексеев // Лесное хозяйство. - 1992. - № 2 - С. 17-18.

Александров, В. Я. Проблема авторегуляции в цитологии. II. Репарационная способность клетки / В. Я. Александров // Цитология. - 1964. - Том 6. - № 2. - С. 133-151.

Алехин, В. В. Методика полевого изучения растительности и флоры / В. В. Алехин. - М.: Наркомпрос, 1938. - 208 с.

Андреева, Т. Ф. Фотосинтез и азотный обмен листьев / Т. Ф. Андреева. - М.: Наука, 1969. - 200 с.



Андреева, Т. Ф. Белок фракции I и фотосинтетическая активность листьев / Т. Ф. Андреева, Т. А. Авдеева // Физиология растений. - 1970. - Том 17. - Вып. 1. - С. 864-878.

Андреева, Т. Ф. Влияние азотного питания растений на структуру и функцию ассимиляционного аппарата / Т. Ф. Андреева, Т. А. Авдеева, А. А. Ничипорович // Физиология растений. - 1971. - Том 18. - Вып. 4. - С. 701-708.

Андреева, Т. Ф. Зависимость активности фотосинтетического аппарата и ростовых процессов от интенсивности света и концентрации  $\text{CO}_2$  при длительном воздействии этих факторов / Т. Ф. Андреева, А. А. Ничипорович, Т. А. Авдеева и др // Физиология растений. - 1979. - Том 26. - Вып. 6. - С. 1156-1162.

Андреева, Т. Ф. Фотосинтез и азотный обмен / Т. Ф. Андреева // Физиология фотосинтеза. - М.: Наука, 1982. - С.89–104.

Андреева, Т.Ф. Метаболические аспекты усвоения азота и углерода растениями при фотосинтезе / Т. Ф. Андреева // Фотосинтез и продукционный процесс. - М.: Наука, 1988. - С. 86.

Андреева, Т. Ф. Изучение взаимосвязи фотосинтеза и метаболизма азота при адаптации растений к повышенной концентрации  $\text{CO}_2$  в атмосфере и недостатку фосфора в питательной среде / Т. Ф. Андреева, С. Н. Маевская, С. Ю. Воеводская // Второй съезд Всесоюз. об-ва физиологов растений: Тез. докл. Минск, 1990 г. - С. 11.

Андреева, Т. Ф. Взаимосвязь фотосинтеза и азотного обмена в различных условиях фосфорного и азотного питания растений горчицы / Т. Ф. Андреева, С. Н. Маевская, С.Ю. Воеводская // Физиология растений. - 1992. - Том 39. - Вып. 2. - С. 276–282.

Андреева, Т. Ф. Взаимосвязь фотосинтеза, усвоения азота и ростовых процессов при стрессе и адаптации к возрастающему дефициту фосфора у растений горчицы / Т. Ф. Андреева, С. Н. Маевская, С. Ю. Воеводская // Физиология растений. - 1992. - Том 39. - Вып. 6.- С. 680–686.

Анисимов, А. А. Передвижение ассимилятов и их состав у пшеницы в фазу колошения в связи с условиями азотно-фосфорного питания / А. А. Анисимов // Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений. - М.:

Наука, 1964. - С. 236-239.

Анисимов, А. А. Факторы, определяющие интенсивность и направленность транспорта ассимилятов в различных условиях минерального питания / А. А. Анисимов // Транспорт ассимилятов и отложение веществ в запас / Тр. Биол.-почв. ин-та. - Владивосток, 1973. - Том 20 (123). - С. 168–173.

Анисимов, А.А. Содержание ауксинов и ингибиторов роста при разных условиях минерального питания / А.А. Анисимов, Т.А. Булатова // Физиология растений. - 1982. - Том 29. - Вып. 4.- С. 667-673.

Анисимов, А. А. Влияние условий минерального питания на метаболизацию ассимилятов в проводящих тканях / А. А. Анисимов, М. С. Каманина // Физиология растений. - 1982. - Том 29. - Вып. 4. - С. 908-913.

Анишин, А. П. Об ускоренном воспроизводстве ельников для получения балансовой древесины / А. П. Анишин, Г. А. Чибисов // Материалы Всесоюзного совещания // Применение минеральных удобрений в лесном хозяйстве. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1986. - С. 146-148.

Аникеева, В. А. Изменение экологических условий и переформирование лиственно-еловых древостоев в еловые / В. А. Аникеева, Н. И. Кубрак, Н.И. Вялых // Антропогенное влияние на европейские таежные леса России. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1994. - С. 78-86.

Аринушкина, Е. В. Руководство по химическому анализу почв / Е. В. Аринушкина // - М.: МГУ, 1962.-492 с.

Арнон, Д. И. Хлоропласты и фотосинтез / Д. И. Арнон // Структура и функция фотосинтетического аппарата. - М.: Изд-во ИЛ., 1962. - С. 181-236.

Артемьев, А. И. Гидромелиоративный фонд Архангельской области, состояние и перспективы /А. И. Артемьев, В. Г. Чертовской // Повышение продуктивности лесов Европейского Севера. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1974.- С. 145-149.

Аршинова, Т. И. Влияние азотных удобрений на сохраненный подрост ели в ельниках-черничниках / Т. И. Аршинова, В. С. Шумаков // Тез. докл. Всесоюз. совещ.: Применение минеральных удобрений в лесном хозяйстве. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1986. - С. 147.

- Астрологова, Л. Е. Методические указания к проведению полевой практики по ботанике / Л. Е. Астрологова, Г. Б. Гортинский. - Архангельск: АЛТИ, 1980. - 32 с.
- Атлас Архангельской области. - М.: Гл. упр. геодезии и картографии. 1976. - 72 с.
- Банева, Н. А. К биологическому обоснованию рубок ухода в чистых хвойных древостоях / Н. А. Банева // Система рубок в лесах Северо-Запада РСФСР. Сб. науч. тр. – Л.: ЛенНИИЛХ, 1981. - С. 31-40.
- Банева, Н. А. Реакция мелких корней деревьев на комплексный уход за древостоями / Н. А. Банева // Лесовод., лес. культуры и почвоведение. - Л., 1989. - С. 23-29.
- Банева, Н. А. Реакция мелких корней на азотное удобрение / Н. А. Банева // Лесоведение. - 1990. - №2. - С. 62–71.
- Беляева, Н. В. Влияние выборочных рубок на развитие нижних ярусов растительности / Н. В. Беляева, А. В. Грязькин, И. А. Кази // Вестник Моск. гос. ин-та. Лесной вестник. - 2012. - № 3. - С. 34-41.
- Бессонова, В. П. Влияние цитокинина на рост растений и содержание хлорофилла в листьях в условиях загрязнения среды / В. П. Бессонова, И. И. Лыженко, О. Ф. Михайлов и др. // Физиология растений. - 1984. - Том 31. - Вып. 6. - С. 1149-1153.
- Бобкова, К. С. Строение корневых систем древесных пород в различных типах сосновых лесов Зеленоборского стационара / К. С. Бобкова // Вопросы экологии сосняков Севера // Тр. Коми филиала АН СССР. – Сыктывкар, 1972. - Вып. 24. - С. 52-70.
- Бобкова, К. С. К характеристике поглощающих корней древесных растений в ельниках Севера / К. С. Бобкова, А. В. Веретенников // Тр. Коми фил. АН СССР, 1977. - № 32. - С. 29-44.
- Бобкова, К. С. Экология роста и развития сосны и ели на Северо-Востоке европейской части СССР / К. С. Бобкова, Т. Л. Богданова // Тр. Коми филиала АН СССР, 1979. - № 44. - С. 46-53.
- Бобкова, К. С. Сезонная динамика роста побегов и корней / К. С. Бобкова, А. И. Патов // Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов Европейского Севера. - Л.: Наука, 1981. - С. 93-103.
- Бобкова, К. С. Еловые леса / К. С. Бобкова // В кн. Биопродукционный

процесс в лесных экосистемах Севера. - СПб: Наука, 2001. - С. 52-68.

Бобкова, К. С. Биологическая продуктивность и компоненты баланса углерода в молодняках сосны / К. С. Бобкова // Лесоведение. - 2005. - № 6. - С. 30-37.

Бобкова, К. С. Углерод в лесных и болотных экосистемах особо охраняемых природных территорий Республики Коми (монография) / К. С. Бобкова, С. В. Загирова. // Коми НЦ УрО РАН, Ин-т биологии. - Сыктывкар, 2014. - 202 с.

Богатырев, Ю. Г. Водный режим сохраненного подроста ели на сплошных вырубках / Ю. Г. Богатырев // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения / Материалы Междунар. н.-пр. конф. - Петрозаводск: СДВ-ОПТИМА, 1999. - С. 117-118.

Богатырев, Ю. Г. Водный режим почв и подроста ели на вырубках и под пологом леса / Ю. Г. Богатырев, И. Н. Васильева // Лесоведение. - 1985. - № 2. - С. 16-25.

Бозриков, В. В. Влияние удобрений на поглощение элементов питания однолетними сеянцами березы бородавчатой / В. В. Бозриков // Лесоведение. - 1968. - № 1. - С. 43-51.

Борзенкова, Р. А. Влияние кинетина и абсцизовой кислоты на фотосинтез, отток и распределение  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов у растений картофеля / Р. А. Борзенкова, М.В Зорина // Физиология растений. - 1990. - Том 37. - Вып. 3. - С. 146-154.

Бузыкин, А. И. Возможность регулирования продуктивности древостоев / А. И. Бузыкин // Лесоведение. - 2007. - № 6. - С. 65-71.

Бузыкин, А. И. Оценка продуктивности деревьев и древостоев / А. И. Бузыкин, А.М. Исмаилов, Г.Г. Суворова // Лесоведение. - 1991. - № 6. - С. 16-25.

Бузыкин, А. И. Реакция сосняков на изменение условий азотного питания / А. И. Бузыкин, С. Г. Прокушкин, Л. С. Пшеничникова // Лесоведение. - 1996. - № 3. - С. 3-15.

Бузыкин, А. И. Реакция средневозрастных сосняков на рубки ухода / А. И. Бузыкин, Л. С. Пшеничникова // Лесной журнал. - 2009. - № 1. - С. 28-32.

Бурзун, В. А. Влияние способа рубки на изменение микроклимата в свежей субори / В. А. Бурзун, Г. К. Приступа, В. Н. Турко // Лесоведение. - 1993. - № 2. - С. 21-27.

Веретенников, А. В. Влияние временного избыточного увлажнения на физиологические процессы древесных растений / А. В. Веретенников. - М.: Наука, 1964. - 87 с.

Веретенников, А. В. Влияние осушения на интенсивность дыхания корней *Picea abies* Karst (Pinaceae) в ельнике осоково-хвощево-сфагновом северной подзоны тайги / А.В. Веретенников, В. Н. Коновалов // Ботанический журнал. - 1979. - Том 64.- С. 252-254.

Веретенников, А. В. Действие минеральных удобрений и осушения на потенциальный фотосинтез *Picea abies* Karst. (Pinaceae) / А. В. Веретенников, В. Н. Коновалов // Ботанический журнал. - 1979. - Том 64. - С. 80-84.

Верхоланцева, Л. А. Температурный режим почв в сосняках зеленомошниках / Л. А.Верхоланцева, Э. П. Галенко // Вопросы экологии сосняков севера // Тр. Коми филиала АН СССР. - Сыктывкар, 1972. - № 24. - С. 42-52.

Викторов, Д. П. Влияние минеральных удобрений на физиологические процессы сеянцев береста / Д.П. Викторов // Охрана природы Центрально-Черноземной полосы. - Воронеж, 1958. - С.225–231.

Викторов, Д. П. Влияние условий фосфорного питания на транспирацию древесных пород / Д. П. Викторов, П. И., Быстрянец // Докл. АН СССР. - Том 128. - 1959. - № 6. - С. 1302–1304.

Викторов, Д. П. Изменение транспирации и фотосинтеза осины в связи с подкормкой насаждений минеральными удобрениями / Д. П. Викторов, М. П. Скрябин // Тр. Воронежского гос. заповедник, вып. 7. - Воронеж, 1957. - С. 83–91.

Воронин, П. Ю. Проективное содержание хлорофилла и биоразнообразие растительности основных ботанико-географических зон России / П. Ю. Воронин, А.В.Макеева, И.А. Гусаров и др. // Физиология растений. - 1995. - Том 42. - № 2. - С. 295-305.

Воронин, П. Ю. Хлорофилловый индекс и ежегодный фотосинтетический сток углерода в сфагновые ассоциации / П. Ю. Воронин, А. В.Макеева, И. А. Гусаров и др. // Физиология растений. - 1997. - Том 44. - № 1. - С. 31-38.

Воттштейн, Д. Формирование пластидных структур / Д. Воттштейн. // Струк-

тура и функция фотосинтетического аппарата. - М.: Наука, 1962. - С. 148-160.

Всеволожская, Г. К. Влияние различных условий минерального питания на повышение засухоустойчивости древесных растений / Г. К. Всеволожская // Сб. «Физиология устойчивости растений (морозоустойчивость, засухоустойчивость и солеустойчивость)». - М.: Изд-во АН СССР, 1959. - С. 503-507.

Всеволожская, Г. К. Влияние минерального питания и влажности почвы на транспирацию сеянцев древесных пород / Г. К. Всеволожская, А. М. Побегайло, А. Е. Самсонова // Физиология древесных растений. - М.: Наука, 1962. - С. 81-92.

Всеволожская, Г. К. Особенности водного режима сеянцев и саженцев некоторых древесных пород при разных условиях минерального питания / Г. К. Всеволожская, А. М. Побегайло, А. Е. Самсонова // Лесные культуры и лесное хозяйство, № 25.- Киев: Наукова думка, 1963. - С. 95-105.

Высоцкий, К. К. Методы исследования и принципы классификации смешанных древостоев на основе закономерности их строения: автореф. дисс. д-ра с.-х. наук. - Харьков, 1959. - 29 с.

Вялых, Н. И. Жизнеспособность подроста ели на вырубках Архангельской области / Н. И. Вялых // Сб. работ по лесн. х-ву и лесохимии. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1971. - С. 49-60.

Вялых, Н. И. Способы рубок главного пользования в лесах третьей группы на Европейском Севере / Н. И. Вялых // Повышение продуктивности лесов Европейского Севера. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1992. - С. 67-78.

Вялых, Н. И. Способы рубок главного пользования и лесовозобновление на Европейском Севере России / Н. И. Вялых // Лесовосстановление на Европейском Севере (Материалы финско-российского семинара по лесовосстановлению. Финляндия, Вуокаatti, 28.9.10. 1998). Бюллетень НИИ леса. Финляндия, 2000. - С. 25-31.

Вялых, Н. И. Возможность применения многооперационной техники при разных способах рубок / Н. И. Вялых, Д. П. Засухин // Антропогенное влияние на европейские таежные леса России. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1994. - С. 62-72.

Гавриленко, В. Ф. О синтезе пластидных пигментов в корнях растений кукурузы, лука, редиса и ячменя / В. Ф. Гавриленко, Б. А. Рубин // Роль минеральных эле-

- ментов в обмене веществ и продуктивности растений. - М.: Наука, 1964.- С.272-278.
- Гавриленко, В. Ф. Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание / В. Ф.Гавриленко, М. Е.Ладыгина, Л. М. Хандобина. - М.: Высш. шк., 1975. - 392 с.
- Гапоненко, В. И. Влияние внешних факторов на метаболизм хлорофилла / В. И. Гапоненко. - Минск: Наука и техника, 1976. - 260 с.
- Гар, К. А. Режим освещения и фотосинтез у елового подростка в березово-еловых древостоях Вологодской области / К. А. Гар, И. В. Гулидова // Физиологические основы роста древесных растений / под ред. Л.А.Иванова. - М.: АН СССР, 1960. - С. 5-12.
- Гинс, В. К. Активность НАДФ-восстанавливающей системы и рибулзобисфосфаткарбоксилазы в онтогенезе флагового листа пшеницы / В. К. Гинс, Е. В. Беляева // Физиология растений. - 1993. - Том 40. - № 3. - С. 352–357.
- Голод, Д. С. О световом режиме в еловых фитоценозах / Д. С. Голод, В. И. Парфенов // Ботаника. Исследования. - Минск, 1966. - Вып. VIII. - С. 122-130.
- Голомазова, Г. М. Фотодыхание хвойных древесных пород / Г. М. Голомазова, Н. И. Дегерменджи // Роль экологических факторов в метаболизме хвойных. - Красноярск: ИЛиД СО АН СССР, 1972. - С. 5-12.
- Голомазова, Г. М. Оптимальные условия фотосинтеза сосны обыкновенной / Г. М. Голомазова // Физиолого-биохимические механизмы роста хвойных. - Новосибирск: Наука, 1978. - С.5-12.
- Голомазова, Г. М. Углекислотные кривые фотосинтеза ели обыкновенной / Г. М. Голомазова // Роль экологических факторов в метаболизме хвойных. - Красноярск: Наука, СО, 1979. - С.13-22.
- Гордеева, Л. И. Водный режим подростка ели в связи с рубками в северной подзоне тайги европейской части СССР / Л. И. Гордеева, А. В. Веретенников // Вопросы лесовосстановления на Европейском Севере. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1976. - С. 305-311.
- Грязькин, А. В. Патент № 2084129, Российская Федерация, МКИ С 6 А 01 G 23/00. Способ учета подростка / А. В. Грязькин. – №94022328/13; Заяв. 10.06.94;

Опуб. 20.07.97, Бюл. № 20.

Грязькин, А. В. Экологические факторы регулирования возобновительных свойств таежных ельников: (На примере преобладающих типов леса): дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.16 / Анатолий Васильевич Грязькин. – Сыктывкар, 1998. – 270 с.

Грязькин, А. В. Влияние рубок ухода на ход естественного лесовозобновления / А. В. Грязькин // Лес. Наука. Молодежь. – Гомель, 1999. – Том 1. – С. 193-195.

Грязькин, А. В. Влияние факторов внешней среды на структуру и состояние подроста / А. В. Грязькин // Известия Санкт-Петербургской Лесотехнической Академии: Вып. 8 (166). – СПб. : СПбГЛТА, 2000. – С. 19-25.

Грязькин, А. В. Возобновительный потенциал таежных лесов (на примере ельников Северо-Запада России): монография / А. В. Грязькин. – СПб.: СПбГЛТА, 2001. – 188 с.

Грязькин, А. В. Естественное возобновление ели под пологом древостоев, пройденных рубками ухода / А. В. Грязькин // Санкт-Петербургская лесотехническая академия. Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. – СПб., 2001. – С.13-17.

ГОСТ Р 7.0.5-2008. Система стандартов по информации, библиотечному и издательскому делу. Библиографическая ссылка. Общие требования и правила составления. – М.: Стандартинформ, 2008. – 20 с.

ГОСТ 2.105-95. Единая система конструкторской документации. Общие требования к текстовым документам. – Минск: Межгосударственный совет по стандартизации, метрологии и сертификации, 1995. – 28 с.

ГОСТ 7.1-2003. Система стандартов по информации, библиотечному и издательскому делу. Библиографическая запись. Библиографическое описание. Общие требования и правила составления. – М.: ИПК Издательство стандартов, 2004. – 134 с.

ГОСТ 7.80-2000. Система стандартов по информации, библиотечному и издательскому делу. Библиографическая запись. Заголовок. Общие требования и правила составления. – М.: ИПК Издательство стандартов, 2001. – 12 с.

Гусев, И. И. Продуктивность ельников Севера / И. И. Гусев. - Л.: ЛГУ, 1978. - 232 с.



Гусев, И. И. Современное состояние лесных ресурсов Архангельской области и экологические исследования лесопользования / И. И. Гусев // Экологические проблемы Севера. - Екатеринбург, 1996. - С. 9-24.

Гусев, И. И. Состояние еловых насаждений выборочного хозяйства в Республике Коми / И. И. Гусев, С. В. Коптев, С. В. Третьяков // Экология таежных лесов: тез. докл. междунар. конф., 14-18 сентября. – Сыктывкар, 1998. – С. 234-235.

Гусев, Н. А. Физиология водообмена растений / Н. А. Гусев. – Казань: Изд. Казанского ун-та, 1966. - 135 с.

Гусев, Н. А. Зависимость состояния и передвижения воды в растениях от энергетического уровня их в связи с условиями аэрации / Н. А. Гусев, Ф. Д. Самуилов // Водный режим растений и их продуктивность. - М.: Наука, 1968. - С. 90-98.

Дадыкин, В. П. О зависимости оптических свойств листьев древесных растений от удобрения почвы / В. П. Дадыкин, В. П. Беденко, Ю. А. Давыдова // ДАН СССР, 1959. - Т. 128. - № 6. - С. 1305–1308.

Дерябин, Д. И. Пути и средства рационального использования, повышения продуктивности и улучшения качественного состава лесов / Д. И. Дерябин // Сб. работ по лесному хозяйству. - М.: Лесная пром-ть, 1971. - Вып. 53. - С. 170-194.

Джапаридзе, Т. М. Состояние подроста под пологом темнохвойных лесов Грузии / Т. М. Джапаридзе // Лесное хозяйство. - 1973. - № 8. - С. 26-27.

Дмитриева, Е. В. Ельники северо-западной части Карельского перешейка / Е. В. Дмитриева // Лесоведение. - 1973. - № 2. - С. 51-64.

Дорохов, Л. М. О связях минерального питания с фотосинтезом растений / Л. М. Дорохов // Роль минеральных удобрений в обмене веществ и продуктивности растений. - М.: Наука, 1964. - С. 200–204.

Дорохов, Л. М. Фотосинтез / Л. М. Дорохов // Физиология сельскохозяйственных растений. - М.: Изд-во Московского ун-та, 1968. - С. 185–211.

Дружинин, Н. А. Критерии жизненного состояния подпологовой ели для назначения интенсивности изреживания лиственного полога / Н. А. Дружинин, Т. Я. Окроелидзе // Региональные проблемы изучения и использования избыточно увлажненных земель: Материалы совещания. – Екатеринбург: УГЛТА,

2000. – С.134-136.

Дружинин, Н. А. Проблемы восстановления коренных ельников Вологодской области / Н. А. Дружинин, Е. А. Мариничев // Лесозоологические проблемы Поволжья. – Н. Новгород: НГСХА, 2003. – С.214-217.

Дружинин, Н. А. Руководство по сортиментной заготовке древесины (руководство) / Н. А. Дружинин, П. А. Анишин, П. Н. Дружинин, Ф. Н. Дружинин, В. С. Дубовский, Е. С. Трунов, Н. В. Шапаренко // Вологда: Вологодская региональная лаборатория СевНИИЛХ, 2005. – 41 с.

Дружинин, Н. А. Постепенные рубки / Н. А. Дружинин, Ф. Н. Дружинин // Экологические рекомендации по лесоуправлению и лесопользованию. – Хельсинки - С-Пб.: издательство Ботния, 2009. – С.31-33.

Дружинин, Ф. Н. Надземная фитомасса подпологовой ели после комплексных рубок / Ф. Н. Дружинин // Лесной журнал. - 2012. - № 3. - С. 19-24.

Дыренков, С. А. Ельники Вепсовской возвышенности (структура и возобновление) / С. А. Дыренков, О. Р. Адагиевская, В. И. Федорчук // Сб. н-исслед. работ по лесному хозяйству. - М.: Лесн. пром-ть, 1969. - Вып. XII.- С. 103-122.

Ерошкина, И. Ф. Особенности трансформации лесного фонда Беларуси с учетом специализации лесохозяйственного предприятия: дисс. канд. с.-х. наук: 06.03.02 / Ерошкина Ирина Федоровна - Гомель, 2012. - 23 с.

Желдак, В. И. Программа НИР по теме 3.1/1 «Разработка экологически безопасных и экологически эффективных региональных систем ведения лесного хозяйства и технологий, обеспечивающих повышение продуктивности и устойчивости лесов». - Пушкино, ВНИИЛМ, 2001. - 79 с.

Желдак, В. И. Способы рубок в мягколиственных лесах / В. И. Желдак, С. Н. Калиниченко, Л. Н. Рожин // Лесное хозяйство. - 1988. - № 4. - С.23-27.

Жуков, А. Б. Пути повышения продуктивности лесов (программные перспективы) / А. Б. Жуков, А. И. Бузыкин // Лесоведение. - 1977. - № 5.- С. 3-18.

Журавлева, М. В. Влияние затенения на некоторые стороны обмена веществ у саженцев сосны и ели в культурах / М. В. Журавлева // Лесоведение. - 1968. - № 2. - С. 84-86.

Журавлева, М. В. Влияние первого приема постепенной рубки на анатомическое строение и физиологическое состояние ели / М. В. Журавлева // Повышение продуктивности лесов лесоводственными приемами: Сб. научн. тр. ВНИИЛМ. - Пушкино: ВНИИЛМ, 1977. - С. 127-137.

Забоева, И. В. Почвенно-экологические условия еловых сообществ // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах / И. В. Забоева. - СПб.: наука, 2001. - С. 112-130.

Завьялова, Н. С. Влияние освещенности на морфологические и физиологические свойства молодых растений сосны обыкновенной / Н. С. Завьялова, В. И. Юшков // Экология. - 1979. - № 2. - С. 8-11.

Заленский, О. В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза / XXXVII Тимирязевские чтения / О. В. Заленский. - Л.: Наука, 1977. - 57 с.

Зайцева, М. Г. Некоторые особенности обмена веществ у пшеницы в связи с условиями минерального питания / М. Г. Зайцева, Д. М. Седенко, В. А. Позднякова // Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений. - М.: Наука, 1964. - С.94–99.

Зайцева, М. Г. Дыхание и минеральное питание растений / М. Г. Зайцева // Физиология растений. - 1965. - Том 12. - Вып. 5.- С. 794–804.

Зарубина, Л. В. Эколого-биологические постепенных рубок в березняках черничных северной подзоны тайги : автореф. дисс. канд. с.-х. наук: 06.03.03 / Зарубина Лилия Валерьевна - Брянск, 2004. - 19 с.

Зарубина, Л. В. Оценка естественного лесовосстановления в мелколиственных лесах Севера и на вырубках из-под них / Л. В. Зарубина // Вестник САФУ. - 2015. - №2. - С.35-45.

Зарубина, Л.В. К динамике физиологических процессов у подростка сосны и ели на разных стадиях формирования производных лесов на Севере / Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов // Коренные леса таежной зоны Европы: Современное состояние и перспективы сохранения // Материалы Междунар. н.-практ. конф. г. Петрозаводск, 6-8 июля 1999 г. - Петрозаводск: СДВ-ОПТИМА, 1999. - С. 140-141.

Зарубина, Л. В. Структура фитомассы и физиологические процессы ели в

мягколиственных лесах в связи с рубками Севере / Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов // Экологические проблемы Севера: межвуз. сб. науч. трудов. - Архангельск: АГТУ: СОЛТИ, 2001. - Вып. 4. - С. 80-82.

Зарубина, Л. В. Эколого-биологические особенности подроста ели в мягколиственных лесах в связи с рубками / Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов // Наука – северному региону. - Архангельск: АГТУ, 2002. - С. 91-96.

Зарубина, Л. В. Структура биомассы и сток углерода подроста ели в мягколиственных лесах таежной зоны / Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов // Стационарные лесоэкологические исследования: методы, итоги, перспективы / Материалы и тезисы докладов Международной конференции (Сыктывкар. Республика Коми. Россия. 15-16 сентября 2003 г.). - Сыктывкар, 2003. - С. 67.

Зарубина, Л. В. Влияние рубок на фотосинтез и отток  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов у подроста ели в березняках черничных / Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов // Вестник Поморского университета. - 2011. - № 3.- С. 49-54.

Зарубина, Л. В. Оценка состояния хвойных деревьев на вырубках в условиях Европейского Севера / Л. В. Зарубина, В.Н. Коновалов, П. А. Феклистов, Д. Н. Клевцов, В. В. Копытков // Вестник САФУ / Серия «Естественные науки». - 2015. - № 1. - С. 85-94.

Зарубина, Л. В. Влияние прореживания и азота на сезонную динамику дыхания корней сосны и ели/ Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов // Лесной журнал. - 2016. - №1. – С.100-114.

Захарин, А. А. Метод регистрации быстрой кинетики роста корней и надземных органов проростков / А. А.Захарин // Физиология растений. - 1993. - Том 40. - № 6. - С. 940–946.

Захарин, А. А. Быстрая кинетика роста растений при солевом стрессе / А. А.Захарин // Физиология растений. - 1994. - Том 41. - № 1. - С. 101–106.

Звалинский, В. И. Количественный анализ адаптации фотосинтеза к свету / В. И. Звалинский, Ф. Ф. Литвин // Физиология растений. - 1991. - Том 38. - № 3. - С. 431–442.

Зернова, О. В. Влияние окисленной и восстановленной форм азотного пита-

ния на ультраструктуру фотосинтетического аппарата листа у гороха и пшеницы / О. В. Зернова // Физиология растений. - 1993. - Том 40. - № 3. - С. 431–437.

Злобин, Ю. А. Оценка качества подроста древесных растений / Ю. А. Злобин // Лесоведение. - 1970. - № 3. - С. 96-102.

Зябченко, С. С. Сосновые леса Европейского Севера / С. С. Зябченко. - Л.: Наука, 1984. - 243 с.

Иванов, Л. А. О работе ассимиляционного аппарата различных древесных пород / Л. А. Иванов, Н. Л. Коссович // Журн. Русского ботан. об-ва. - 1930. - Том 15. - № 3. - С. 195-240.

Иванов, Л. А. О работе ассимиляционного аппарата древесных пород / Л. А. Иванов, Н. Л. Коссович // Ботанический журнал. - 1932. - Том 17. - № 1. - С. 3-71.

Иванов, Л. А. Свет и влага в жизни древесных растений / V Тимирязевские чтения / Л. А. Иванов. - М.: Из-во АН СССР, 1946. - 46 с.

Иванова, Т. И. Роль фосфорных удобрений в устранении вредного влияния пониженной температуры на растения / Т. И. Иванова // Физиология растений. - 1965. - Том 12. - Вып. 4.- С. 702–707.

Ионин, И. В. Эффективность применения удобрений на осушаемых землях / И. В. Ионин // Вопросы комплексного изучения болот. – Петрозаводск: Карелия, 1973. - С. 167-175.

Исаев, А. С. Оценка запасов и годичного депонирования углерода в фитомассе лесных экосистем России / А. С. Исаев, Г. Н. Коровин, А. И. Уткин и др. // Лесоведение. - 1993. - № 5. - С. 3-18.

Кайбиянен, Л. К. Фотосинтетическая фиксация CO<sub>2</sub> и биомасса лесных ценозов. К методике оценки стока CO<sub>2</sub> / Л. К. Кайбиянен, В. К. Болондинский // Физиология растений. - 1995. - Том 42. - Вып. 1. - С. 138-143.

Казадаев, С. А. Интенсивность транспирации сосны в насаждении при минеральном питании / С. А. Казадаев // Тр. Воронеж. гос. заповедника. Вып. 8. - Воронеж, 1959. - С. 160–165.

Казимиров, Н. И. Ель / Н. И. Казимиров. М.: Лесн. пром-ть, 1988. - 81 с.

Казимиров, Н. И. Экологические особенности и режим питания ели на Европейском Севере / Н. И. Казимиров, Р. М. Морозова, Ю. Е. Новицкая // Питание древесных растений и проблема повышения продуктивности лесов. - Петрозаводск: Изд-во Карел. ФАН СССР, 1972. - С. 3-33.

Казимиров, Н. И. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера / Н. И. Казимиров, А. Д. Волков, С. С. Зябченко и др. - Л.: Наука, 1977. - 304 с.

Кайрюкштитс, Л. А. Рациональное использование солнечной энергии как фактор повышения продуктивности лиственно-еловых насаждений / Л. А. Кайрюкштитс // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. - М.: Наука, 1967. - С. 151-166.

Кайрюкштитс, Л. А. Научные основы формирования высокопродуктивных елово-лиственных насаждений / Л. А. Кайрюкштитс. - М.: Лесн. пром-ть, 1969. - 298 с.

Кайрюкштитс Л. А. Особенности восстановительной смены в лиственных с елью древостоях / Л. А. Кайрюкштитс, С. П. Каразия // Лесоведение. - 1970. - № 4. - С. 3-12.

Калинкевич, А. Ф. К вопросу механизма усвоения азота мочевины растениями / А. Ф. Калинкевич // Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений. - М.: Наука, 1964. - С.73–79.

Калинин, К. К. Об изменении климатических факторов после первого приема постепенных рубок / К. К. Калинин // Лесной журнал. - 1966. - № 3. - С. 17-20.

Кара, А. Н. Сравнительное действие цитокининов на культивируемые верхушки побегов гороха / А. Н. Кара // Физиология растений. - 1993. - Том 40. - № 2. - С. 307-313.

Карпов, В. Г. О некоторых физиологических особенностях сеянцев дуба в условиях корневой конкуренции / В. Г. Карпов // Ботанический журнал. - 1956. - Том 41. - № 9. - С. 1263-1272.

Карпов, В. Г. Экспериментальный анализ механизмов конкуренции между елью и дубом черешчатым в биогеоценозах южной тайги / В. Г. Карпов // Экспериментальное изучение биогеоценозов южной тайги. - М.: Наука, 1969. - С. 80-105.

Карпов, В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги /

В. Г. Карпов. - Л.: Наука, 1983. – 336 с.

Карпов, В. Г. Факторы регуляции экосистем еловых лесов/ В. Г. Карпов. - Л.: Наука, 1983. - 318 с.

Карнаухов, В. Н. Биологические функции каротиноидов / В. Н. Карнаухов. - М.: Наука, 1988. - 240 с.

Карпенко, А. Ю. Влияние разреживания древостоев на корненасыщенность почвы еловых древостоев Южной Карелии / А. Ю. Карпенко // Лесной журнал. - 2009. - № 3. - С. 19-25.

Катрушенко, И. В. Фотосинтез подроста ели во вторичных сообществах южной тайги // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса / И. В. Катрушенко. - М.: Наука, 1967. - С. 237-242.

Катрушенко, И. В. О сопряженном влиянии температуры и освещенности на фотосинтез подроста ели / И. В. Катрушенко // Лесоведение. - 1976 - № 5. - 50-55 с.

Катрушенко, И. В. Мобильность фотосинтетической реакции таежных растений / И. В. Катрушенко, К. Ф. Старостина // Лесоведение. - 1977. - № 5. - С. 92-94.

Катрушенко, И. В. Фотосинтетические свойства эдификаторов и стабильность лесных сообществ / И. В. Катрушенко, К. Ф. Старостина // Лесоведение. - 1987. - № 5. - С. 60-63.

Кирпичникова, Т. В. Состояние фотосинтетического аппарата хвои сосны и ели в зонах промышленного загрязнения при различных микроклиматических условиях / Т. В. Кирпичникова, С. А. Шавнин, А. А. Кривошеева // Физиология растений. - 1995. - Том 42. - Вып. 1. - С. 107-113.

Кищенко, И.Т. Сезонный рост сосны в древостоях разного возраста / И.Т. Кищенко // Лесоведение. - 1984. - № 1. - С. 32-38.

Кищенко, И. Т. Сезонный рост сосны при внесении азотных удобрений / И.Т Кищенко. // Лесоведение. - 1985.- № 2. - С. 73–78.

Климчук, В. С. Эффективность применения мочевины на вырубках с сохранением подроста / В. С. Климчук // Лесное хозяйство. - 1980. - № 9. - С. 18-20.

Климович, С. В. Механизм адаптации растений к неблагоприятным условиям окружающей среды через изменение донорно-акцепторных отношений /

С. В. Климович, Т. И. Трунова, Т. И. Мокроносков // Физиология растений. - 1990. - Том 37. - Вып. 5. - С. 1024-1035.

Комиссаров, Д. А. Физиологические изменения у подростка ели после вырубки древостоя / Д. А. Комиссаров, Л. П. Штейнвольф // Сб. науч.-исслед. работ по лесному хозяйству. - М.: Лесн. пром-ть, 1967. - Вып. 11. - С. 89-102.

Колесников, Б. П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области / Б. П. Колесников, Р. С. Зубарева, Е. П. Смолоногов. - Свердловск, 1973. - 176 с.

Коновалов, В. Н. Влияние осушения и минеральных удобрений на свойства торфяной почвы и динамику содержания НРК в хвое и побегах ели в ельнике осоково-хвощево-сфагновом северной подзоны тайги / В. Н. Коновалов, А. В. Веретенников // Материалы годичной сессии по итогам НИР за 1976 г. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1977. - С. 54-56.

Коновалов, В. Н. Эколого-физиологические особенности ели обыкновенной на осушенных и удобренных торфяных почвах: автореф. дисс. канд. биол. наук: 03.00.16 / Коновалов Валерий Николаевич - Воронеж, 1981. - 19 с.

Коновалов, В. Н. Эколого-физиологические особенности сосны и ели на осушенных и удобренных торфяных почвах Севера / В. Н. Коновалов // Мелиорация лесов Европейского Севера. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1982. - С. 66-75.

Коновалов, В. Н. Сезонная динамика содержания пластидных пигментов в хвое ели в связи с внесением минеральных удобрений / В. Н. Коновалов // Журн. общей биологии. - 1988. - Том 49. - № 5. - С. 611-617.

Коновалов, В. Н. Особенности  $\text{CO}_2$ -газообмена сосны обыкновенной при разных режимах азотного питания / В. Н. Коновалов // Экологическая физиология хвойных: Материалы междунар. симп. ИЮФРО 15-19 августа 1991 г. - Абакан, 1991. - С. 54-55.

Коновалов, В. Н. Результаты физиологических исследований в познании природы лесов Севера / В. Н. Коновалов // Сб. науч. тр. «Наука – лесному хозяйству». - Архангельск: СевНИИЛХ, 1999. - С. 91-101.

Коновалов, В. Н. Влияние минерального азота на физиологическое состояние подпологовых растений в лесных фитоценозах / В. Н. Коновалов // Вестник



КрасГАУ. - 2011. - № 8. - С.48-52.

Коновалов, В. Н. Эколого-физиологические особенности хвойных на осушаемых и удобряемых почвах: автореф. дисс. док. наук: 06.03.03/ Коновалов Валерий Николаевич - Архангельск, 2012. - 40 с.

Коновалов, В. Н. Воздействие лесных мелиораций на некоторые физиологические процессы ели северной подзоны тайги / В. Н. Коновалов, А. В. Веретенников // Экологи таежных лесов. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1978. - С. 54-61.

Коновалов, В. Н. Некоторые особенности водного режима сосны и ели в связи с внесением минеральных удобрений / В. Н. Коновалов, А. А. Листов, В.С. Серый // Материалы отчет. сессии по итогам НИР за 1986 г. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1987. - С. 90-92.

Коновалов, В. Н. Физиология травмированного подроста ели и его роль в формировании будущих древостоев / В. Н. Коновалов, Г. Н. Ермолаевская // Материалы отчет. сессии по итогам НИР за 1991 г. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1992. - С. 57-59.

Коновалов, В. Н. 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. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1994. - С. 380-52.

Коновалов, В. Н. Особенности сезонной динамики содержания пластидных пигментов у подроста ели в лиственнично-еловых древостоях в связи с комплексными уходами / В. Н. Коновалов, Л. В. Коновалова // Лесной журнал. - 1995. - № 1. - С. 31-36.

Коновалов, В. Н. Трансформация Физиологических процессов у древесных растений в притундровых формациях под влиянием природных и антропогенных факторов / В. Н. Коновалов, Л. В. Коновалова // Лесной журнал. - 1999. - № 1 - С. 33-41.

Коновалов, В. Н. К динамике физиологических процессов подроста сосны и ели на разных стадиях формирования производных лесов на Севере / В. Н. Коновалов, Л. В. Зарубина // Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние

и проблемы сохранения / Материалы Междунар. н.-практ. конференции. - Петрозаводск: СДВ-ОПТИМА, 1999. - С. 140-141.

Коновалов, В. Н. Эколого-биологические особенности подроста ели в мягколиственных лесах таежной зоны / В. Н. Коновалов, Л. В. Зарубина // Сб. «Наука – северному региону». - Архангельск: АГТУ, 2002. - С. 91-96.

Коновалов, В. Н. Особенности оттока  $C^{14}$ -ассимилятов у ели второго яруса под влиянием рубок ухода в осушаемых сосняках Севера/ В. Н. Коновалов, Л. В. Зарубина // Проблемы физиологии растений Севера. Материалы междунар. конф. (15-18 июня 2004 г. Петрозаводск.). - Петрозаводск: Кар.ФРАН, 2004. - С. 93.

Коновалов, В. Н. Эколого-физиологические особенности хвойных на осушаемых землях (монография) / В. Н. Коновалов, Л. В. Зарубина. - Архангельск: АГТУ, 2010.- 295 с.

Коновалов, В. Н. Эколого-физиологические особенности хвойных на удобренных почвах (монография) / В. Н. Коновалов, Л. В. Зарубина. - Архангельск: С(А)ФУ, 2011. - 338 с.

Коновалов, В. Н. Биологические особенности подроста ели в березняках черничных после выборочных рубок / В. Н. Коновалов, Л. В. Зарубина // Вестник КрасГАУ. - 2011.- № 8. - С.99-104.

Коновалов, В. Н. Влияние дозы азота при подкормках на отток  $^{14}C$ -ассимилятов у сосны в сосняках лишайниковых / В. Н. Коновалов, Л. В. Зарубина // Лесной журнал. - 2012. - № 1. - С. 7-13.

Коновалов, В. Н. Особенности метаболизма сосны скрученной (канадской) на свалках промышленно-бытовых отходов г. Архангельска / В. Н. Коновалов, Ж. О. Кружалина // Проблемы физиологии растений Севера (Материалы междунар. конф.). - Петрозаводск: Кар. НЦ РАН, 2004. - С. 94.

Коновалов, В. Н. Динамика содержания пластидных пигментов у сосны в связи с внесением удобрений в северотаежных лишайниковых борах / В. Н. Коновалов, А. А. Листов // Лесной журнал. - 1985. - № 6. - С. 18-22.

Коновалов, В. Н. Особенности оттока  $C^{14}$ -ассимилятов у сосны обыкновенной под влиянием азотных удобрений / В. Н. Коновалов, А. А. Листов // Пробле-

мы физиологии и биохимии древесных растений / Тез. докл. III всесоюзн. конф. Петрозаводск. инст-т леса Кар. ФРАН. - Петрозаводск, 1989. - С. 63-64.

Коновалов, В. Н. Влияние условий минерального питания на дыхание корней сосны обыкновенной / В. Н. Коновалов, А. А. Листов // Лесной журнал. - 1989. - № 4 - С. 15-19.

Коновалов, В. Н. Сезонный рост и фотосинтез сосны обыкновенной под влиянием азотных удобрений / В. Н. Коновалов // Повышение продуктивности лесов Европейского Севера: Сб. научн. тр. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1992. С.151-159.

Корепанов, А. А. Естественное возобновление леса на осушенном верховом болоте / А. А. Корепанов, Н. А. Дружинин // Лесное хозяйство. - № 3. - 1979. - С.24-27.

Коржицкий, В. Д. Влияние азотных удобрений на рост хвои сосны / В. Д. Коржицкий // Материалы всесоюзн. сов. по вопросам питания древесных растений и повышения продуктивности насаждений. - Петрозаводск, 1969. - С. 170-171.

Коржицкий, В. Д. Влияние удобрений на развитие и рост сосны / В. Д. Коржицкий, В. К. Куликова // Сосновые леса Карелии и повышение их продуктивности. - Петрозаводск : Карелия, 1974. - С. 211-230.

Коссович, Н. Л. Фотосинтез и продуктивность 45-летних елей в елово-лиственном древостое в результате рубок 6-летней давности / Н. Л. Коссович // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. - М.: Наука, 1967. - С. 129-150.

Кошельков, С. П. Режим питания подрост ели в березняках и на вырубках южной тайги / С. П. Кошельков // Лесоведение. - 1982. - № 6. - С. 26-34.

Кошельков, С. П. Группы азота, фосфора, гумусовых соединений в почвах сплошных вырубок березняков южной тайги / С. П. Кошельков, Е. Н. Терентьева // Лесоведение. - 1985. - № 2. - С. 10-15.

Крамер, П. Д. Физиология древесных растений / П. Д. Крамер, Т. Козловский. - М.: Гослесбумиздат, 1963. - 627 с.

Крамер, П. Д. Физиология древесных растений / П. Д. Крамер, Т. Козловский. - М.: Лесн. пром-ть, 1983. - 484 с.

Красновский, А. А. Преобразование энергии света при фотосинтезе /

А. А. Красновский // Молекулярные механизмы. XXIХ Баховские чтения. - М.: Наука, 1974. - 64 с.

Красновский, А. А. Сравнительное исследование тушения флуоресценции хлорофилла и его аналогов: действие каротина на эффект тушения / А. А. Красновский, Н. Н. Дроздова // ДАН СССР, 1966. - Том 60. - № 1. - С. 223-226.

Кузин, С. Н. Микроклиматическая характеристика хвойно-лиственного насаждения / С. Н. Кузин // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. - СПб.: Наука, 2001. - С. 73-91.

Кузина, Г. В. Содержание АБК в процессе прохождения осенней фотопериодической реакции, индукция глубокого покоя и морозостойкость абрикоса / Г. В. Кузина, Г. А. Калинина // Физиология растений. - 1993. - Том 40. - Вып. 3. - С. 397-405.

Кузьмина, Г. Г. Баланс ИУК в листе *Cucumis silvestris* в условиях декапитации. Роль фотосинтеза / Г.Г. Кузьмина, Н.И. Карпухина, В.И.Чиков // Физиология растений. - 1994. - Том 41. - № 3. - С. 350–353.

Куприянова, М. К. Продолжительность жизни листьев березы в Свердловской области / М. К. Куприянова // Лесоведение. - 1970. - № 4. - С. 27-33.

Курсанов, А. Л. Первичное включение фосфата в метаболизм корней / А. Л. Курсанов, З. И. Выскребенцева // Физиология растений. - 1960. - Том 7. - № 3. - С. 276–285.

Курсанов, А. Л. Метаболизм растения в условиях калийной недостаточности / А. Л. Курсанов, З. И. Выскребенцева // Агрехимия. - 1967. - № 1. - С. 65-77.

Курсанов, А. Л. Транспорт ассимилятов в растении / А. Л. Курсанов. - М.: Наука, 1976. - 647 с.

Курсанов, А. Л. Энодогенная регуляция транспорта ассимилятов и донорно-акцепторные отношения у растений / А. Л. Курсанов // Физиология растений. - 1984. - Том 31. - Вып. 3. - С. 579.

Кулаева, О. Н. Пути первичного усвоения аммонийного азота в корнях тыквы / О. Н. Кулаева, Е. Н. Силина, А. Л. Курсанов // Физиология растений. - 1957. - Том 4. - Вып. 6. - С. 520-528.

Кулаева, О. Н. Цитокинины. Их структура и функции / О. Н. Кулаева - М.: Наука, 1973. - 263 с.

Кулаева, О. Н. Гормональная регуляция физиологических процессов у растений на уровне синтеза РНК и белка / О. Н. Кулаева // 41-е Тимирязевское чтение. - М.: Наука, 1982. - 82 с.

Куусела, К. Динамика бореальных хвойных лесов / К. Куусела. Пер. с фин. - Хельсенки: А/О Репола, 1991. - 210 с.

Кээрберг, О. Ф. Роль света в динамической регуляции фотосинтетического метаболизма углерода / О. Ф. Кээрберг // Фоторегуляция метаболизма и морфогенеза растений. - М.: Наука, 1975. - С. 158-170.

Ладанова, Н. В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвой ели сибирской / Н. В. Ладанова, В. В. Тужилкина - Сыктывкар, 1992. - 396 с.

Лайск, А. Х. Соответствие фотосинтезирующей системы условиям среды / А. Х. Лайск // Физиология фотосинтеза. - М., Наука, 1982. - С. 221-234.

Лайск, А. Х. Фотосинтез листа в кратковременных импульсах  $\text{CO}_2$ . Реакция карбоксилирования *in vivo* / А. Х. Лайск, В. М. Оя // Физиология растений. - 1974. - Вып. 6. - С. 1120-1126.

Лархер, В. Экология растений / В. Лархер. - М.: Мир, 1978. - 382 с.

Листов, А. А. Об угнетенном подросте сосны в северотаежных лишайниковых борах / А. А. Листов // Лесоведение. - 1974. - № 2. - С. 35-42.

Листов, А. А. Влияние минеральных удобрений на рост сосновых молодняков разной густоты в среднетаежных лишайниковых борах / А. А. Листов, В. С. Серый // Мелиорация лесов Европейского Севера. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1982. - С. 85-107.

Листов, А. А. Влияние минеральных удобрений на сезонный рост сосны в высоту / А. А. Листов, В. Н. Коновалов // Лесоведение. - 1988. - № 1. - С. 33-42.

Лир, Х. Физиология древесных растений / Х. Лир, Г. Польстер, Г. И. Фидлер. - М.: Лесн. пром-ть, 1974. - 420 с.

Луганский, Н. А. Лесоведение: Учебное пособие / Н. А. Луганский, С. В. Залесов, В. А. Щавровский. - Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. академия. 1996. - 373 с.

Луганский, Н. А. Лесоводство: Учебное пособие / Н. А. Луганский, С.В. Залесов, В. А. Щавровский. - Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. академия, 1996. - 320 с.

Любименко, В. Н. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире / В. Н. Любименко. - М.: Сельхозгиз, 1935.- 322 с.

Любименко, В. Н. Избранные труды / В. Н. Любименко. - Киев: Изд-во АН УССР, 1963. - Том 1. - 613 с.

Макаревский, М. Ф. Запасы и баланс органического углерода в лесных болотных биогеоценозах Карелии / М. Ф. Макаревский // Экология. - 1991. - № 3. - С. 3-10.

Маковецкий, А. Ф. Влияние интенсивности освещения на ультраструктуру хлоропластов палисадной и губчатой тканей листа / А. Ф. Маковецкий, А. В. Манжулин // Физиология растений. - 1990. - Том 37. - Вып. 5. - С. 937-945.

Максимов, В. Е. Физиологические особенности и рост елового подроста на лесосеках постепенных и сплошных рубок / В. Е. Максимов // Лесоведение. - 1971. - № 1. - С. 84-88.

Малкина, И. С. Фотосинтез сосны обыкновенной / И. С. Малкина // Лесоведение. - 1981. - № 4 - С. 83-89.

Малкина, И. С. Влияние освещенности и возраста дерева на ассимиляционную способность хвои сосны / И. С. Малкина // Физиология растений. - 1982. - Том 29. - Вып. 3. - С. 465-470.

Малкина, И. С. Газообмен и образование ассимилятов в разновозрастной хвое сосны обыкновенной / И. С. Малкина // Лесоведение. - 1984. - № 6. - С. 29-33.

Малкина, И. С. Фотосинтез и дыхание подроста / И. С. Малкина, Ю. Л. Цельникер, А. М. Якшина. - М.: Наука, 1970. - 184 с.

Мамаев, В. В. Суточные и сезонные изменения интенсивности выделения  $\text{CO}_2$  у корневых мочек сосны и березы в природных условиях / В. В. Мамаев // Лесоведение. - 1983. - № 3. - С. 33-38.

Мамаев, В. В. Суточные изменения интенсивности выделения  $\text{CO}_2$  у скелетных корней сосны и березы в природных условиях / В. В. Мамаев // Лесоведение. - 1983. - № 2. - С. 33-36.

Мамаев, В. В. Дыхание древесных корней в сосняке и березняке кислично-черничных/ В. В. Мамаев // Лесоведение. - 1984.- № 6. - С. 53-60.

Мамаев, В. В. Дыхание корней сосны в разных типах леса/ В. В. Мамаев // Лесоведение. - 1987. -№ 4. - С. 46-50.

Мамаев, В. В. Дыхание корневых систем / В. В. Мамаев // Рост и газообмен CO<sub>2</sub> у лесных деревьев. - М.: Наука, 1993. - С. 162-180.

Мартинovich, Б. С. Особенности роста и жизнедеятельности ели и березы в смешанных елово-березовых насаждениях / Б. С. Мартинovich, Г. И. Кабашникова, Л. А. Крот // Регулирование роста, развития и питания растений в фитоценозах / Под ред. И.Н.Рахтеенко. - Минск: Наука и техника, 1982. - С. 49-78.

Мелехов, И. С. Пути повышения производительности лесов в таежной зоне / И. С. Мелехов // Некоторые вопросы ведения лесного хозяйства на Севере. - Архангельск: Арханг. кн. изд-во, 1953. - С.-5-18.

Мелехов, И. С. Изучение концентрированных вырубок и восстановление леса в связи с ними в таежной зоне / И. С. Мелехов // Концентрированные рубки в лесах Севера. - М.: Изд-во АН СССР, 1954. - С. 5-47.

Мелехов, И. С. Рубки и возобновление леса на Севере / И. С. Мелехов. - Архангельск: Арханг. кн. изд-во, 1960. - 201 с.

Мелехов, И. С. Рубки главного пользования / И. С. Мелехов. - М.: Гослесбумиздат, 1962. - 329 с.

Мелехов, И. С. Лесоведение / И. С. Мелехов. - М.: Лесн. пром-ть, 1980. - 406 с.

Мелехов, И. С. О родном Севере / И. С. Мелехов. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1993. - 113 с.

Мелехов, И. С. Леса Архангельской и Вологодской области / И. С. Мелехов, В.Г. Чертовской, Н.А. Моисеев // Леса СССР. - М.: Наука, 1966. - Том 1. - С. 78-156.

Меняйло, Л. Н. Гормональная регуляция ксилогенеза хвойных / Л. Н. Меняйло. - Новосибирск: Наука, 1987. -185 с.

Меле, Л. С. Влияние минеральных удобрений на камбиальную активность и некоторые стороны метаболизма в стволовой древесине сосны и ели приспевающих древостоев Ленинградской области / Л. С. Меле, С. Д. Смирнов,

А. А. Яценко-Хмелевский // Сб. статей по итогам договорных науч.-исслед. работ за 1971–1972 гг. - М.: Лесн. пром-ть, 1974. - С.73–78.

Мельников, Е. С. Лесоводственные основы теории и практики комплексного ухода за лесом. Автореф. дисс. д-ра с.-х. наук: 06.03.03 / Мельников, Евгений Сергеевич. - СПб., 1999. - 35 с.

Мельников, Е.С. Функциональные изменения в лесном биогеоценозе после комплексных уходов за лесом / Е.С. Мельников, Н.В. Беляева // Лесоведение. - 2008. - № 8. - С. 22-29.

Меркуль, Г. В. Влияние минеральных удобрений на формирование видового состава живого напочвенного покрова в приспевающем сосняке брусничном / Г. В. Меркуль // Лесоведение и лесное хозяйство. - Минск, 1983. - № 18. - С. 28–32.

Милославова, С. А. Влияние форм минерального азота и гербицидов на рост и углеродный и азотный обмен у растений / С. А. Милославова, Л. П. Козлова // Тр. Биолог. НИИ ЛГУ. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1988. - Том 39. - С. 48.

Мигунова, Е. С. Лес и лесные земли (количественная оценка взаимосвязей) / Е. С. Мигунова. - Харьков: Новое слово, 2010. - 364 с.

Мишнев, В. Г. О влиянии корневой конкуренции материнских деревьев на рост и развитие подроста и травяного покрова в дубовых лесах Крыма / В. Г. Мишнев // Лесоведение. - 1973. - № 2. - С. 3-14.

Моисеев, Н. А. Пути улучшения лесного хозяйства и лесопользования в многолесных районах / Н. А. Моисеев. - М.: Гослесбумиздат, 1972. - 158 с.

Моисеев, Н. А. Расчеты возможной реакции лесов России на глобальное потепление климата / Н. А. Моисеев, В.В. Страхов // Лесное хозяйство. - 2002. - № 4. - С. 5-8.

Мокронос А. Т. Некоторые вопросы методики применения изотопа углерода-14 для изучения фотосинтеза / А. Т. Мокронос // Вопросы физиологии растений и геоботаники / Записки Свердловского Всесоюзного Ботанического общества. - Свердловск, 1969. - Вып. 4. - С. 3-13.

Мокронос, А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза / А.Т. Мокронос. - М.: Наука, 1981. - 196 с.



Мокроносов, А. Т. Донорно-акцепторные отношения в онтогенезе растений // Физиология фотосинтеза / А. Т. Мокроносов. - М.: Наука, 1982. - С. 235-250.

Мокроносов, А. Т. Взаимосвязь фотосинтеза и функция роста // Фотосинтез и продукционный процесс (Под ред. А. А.Ничипоровича) / А. Т. Мокроносов. - М.: Наука, 1988. - С.109-121.

Молчанов, А. А. Лес и климат / А. А. Молчанов. - М.: Изд-во АН СССР, 1961. - 287 с.

Молчанов, А. А. Методика изучения прироста древесных растений / А. А. Молчанов, В. В. Смирнов. - М.: Наука, 1967. -100 с.

Молчанов, А. Г. Радиационный режим березовых и еловых древостоев в зависимости от их фенологического состояния / А. Г. Молчанов // Лесоведение. - 1971. - № 2. - С. 31-37.

Морозов, Г. Ф. Учение о лесе / Г. Ф. Морозов. - Л.: Гослесбумиздат, 1949.- 456 с.

Морозов, Г. Ф. Избр. Тр. Том 1 / Г. Ф. Морозов. - М.: Лесн. пром-ть, 1970.- 550 с.

Моргун, В. Н. Влияние быстрого обезваживания листа на фотосинтетический транспорт электронов и мембранный потенциал тилакоидов / В.Н. Моргун, С. В. Должиков // Физиология растений. - 1991. - Т. 38. - Вып. 4.- С. 641–648.

Наквасина, Е. Н. Геоботанические исследования / Е. Н Наквасина, Е. В. Шаврина. – Архангельск: ПГУ, 1998. – 40 с.

Науменко, В. М. Жизнеспособность елового подроста на сплошных вырубках Ленинградской области / В. М. Науменко // Сб. работ по лесн. хоз-ву. - М.: Гослесбумиздат, 1962. - Вып. 5. - С. 158-182.

Наумов, А. В. Дыхание корневых систем / А. В. Наумов // Ботанический журнал. - 1981. - Том 66. - № 8. - С. 1099-1113.

Научно-прикладной справочник. Климат России [Электронный ресурс]. – Обнинск: ФГБУ «ВНИИГМИ - МЦД», 2014. – Режим доступа: bulygina@meteo.ru

Неволин, О. А. Об охлестывании сосны березой в высокопродуктивных сосняках Европейского Севера России / О. А. Неволин // Лесной журнал. - 1995.

- № 1. - С. 27-31.

Неволин, О. А. Продуктивность смешанных сосняков Европейского Севера и организация хозяйства в них / О. А. Неволин, С. В. Третьяков, О. О. Ермина // Лесной журнал. - 2004. - №3. - С.26-36.

Ничипорович, А. А. Фотосинтетическая деятельность растений и пути повышения их продуктивности / А. А. Ничипорович // Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. - М.: Наука, 1972. - С. 511-527.

Ничипорович, А. А. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев / А. А. Ничипорович. - М.: Наука, 1975. - С. 228-224.

Ничипорович, А. А. Физиология фотосинтеза и продуктивность растений // Физиология фотосинтеза / А. А. Ничипорович. - М.: Наука, 1982. - С. 7-33.

Новикова, А. А. Эколого-физиологические особенности подроста ели обыкновенной / А. А. Новикова // Экол.-физиол. исследования фотосинтеза и водного режима в полевых исследованиях. Тез. докл. Всес. совещ., Иркутск: Иркутский гос. университет, 1982. - С. 16.

Новикова, А. А. Рост и развитие древесных растений в зависимости от светового режима / А. А. Новикова. - Минск: Наука и техника, 1985. - 95 с.

Новицкая, Ю. Е. Особенности физиолого-биохимических процессов в хвое и побегах ели в условиях Севера / Ю. Е. Новицкая. - Л.: Наука, 1971. - 117 с.

Новицкая, Ю. Е. Азотный обмен у сосны на Севере / Ю. Е. Новицкая, П. Ф. Чикина. - Л.: Наука, 1980. - 166 с.

Овчинников, М.Н. Таблицы вычисления влажности почвы / М. Н. Овчинников, Г. М. Кудряшев. - Л.: Гидрометиздат, 1958. - 484 с.

Одуманова-Дунаева, Г. А. Фотосинтез и дыхание надземной части и корней как результат их функциональной взаимосвязи в системе целого растения / Г. А. Одуманова-Дунаева // Второй съезд Всесоюзн. общ-ва физиологов растений. Ч. 2. - М.: Наука, 1992. - С. 153.

364. Олейникова, В. И. Взаимное влияние корневых систем сосны и березы / В. И. Олейникова, В. А. Шестакова // Вестник с-х. науки. - 1969. - № 3. - С. 65-69.

Орлов, А. Я. Развитие корневых систем подроста ели на сплошных вырубках /

А. Я. Орлов // Лесоведение. - 1982. - № 2. - С. 18-26.

Орлов, А. Я. Зависимость содержания азота в хвое подростка ели на вырубках от аэрации почвы / А. Я. Орлов // Лесоведение. - 1983. - № 3. - С. 47-53.

Орлов, А. Я. Значение елового подростка в мелколиственных лесах южной тайги для восстановления ельников / А. Я. Орлов // Лесное хозяйство. - 1973. - № 4. - С. 11-14.

Орлов, А. Я. Состояние подростка ели на сплошных вырубках в березняках южной подзоны тайги / А. Я. Орлов, А. Ф. Ильюшенко // Лесоведение. - 1982. - № 1. - С. 18-25.

Орлов, А. Я. Применение азотных удобрений для ускорения роста елового подростка на вырубках / А. Я. Орлов, С. П. Кошельков., А. А. Петров-Спиридонов // Лесное хозяйство. - 1987. - № 5. - С. 20-28.

Орлов, А. Я. Формирование еловых древостоев из подростка на вырубках мелколиственных лесов / А. Я. Орлов, А. Д. Серяков // Лесное хозяйство. - 1991. - № 1. - С. 21-25.

ОСТ 56-69-83 Пробные площади лесоустойчивые. Методы закладки. - М.: Госстандарт СССР, 1983. - 60 с.

ОСТ 56-81-84 Полевые исследования почвы. Порядок и способы проведения работ, основные требования к результатам. - М.: Гослесхоз СССР, 1984. - 15 с.

Паавилайнен, Эро. Применение минеральных удобрений в лесу: Пер. с финск./ Эро. Паавилайнен. - М.: Лесн. пром-ть, 1983. - 96 с.

Павлов, А. А. Экологическая оценка сплошных рубок // В сб. Труды XI съезда русского географического общества / Материалы науч. конф., посвящен. 105-летию со дня рождения К.П.Гемп / А. А. Павлов. - Санкт-Петербург, 2000. - Вып. 1. - С. 61-64.

Паршевников, А. Л. Повышение продуктивности хвойных лесов в Архангельской области применением минеральных удобрений / А. Л. Паршевников, В. С. Серый, Ю. М. Бахвалов // Повышение продуктивности лесов Европейского Севера. - Архангельск: Ин-т леса и лесохимии, 1974. - С. 163-181.

Петинов, Н. С. Водный режим растений в связи с минеральным питанием,

обменом веществ и продуктивностью растений / Н. С. Петинов // Водный режим растений и их продуктивность. - М.: Наука, 1968. - С. 59-89.

Пешкова, А. А. Ассимиляция азота в корнях и листьях проростков кукурузы в темноте и на свету / А. А. Пешкова // Физиология растений. - 1991. - Том 38. - № 1. - С. 86-93.

Писаренко, А. И. Лесовосстановление / А. И. Писаренко. - М., 1977. - 252 с.

Писаренко, А. И. Перспективы увеличения депонирования углерода в лесах России / А. И. Писаренко // Лесное хозяйство. - 2001. - № 1. - С. 2-6.

Победов, В. С. Применение удобрений в лесном хозяйстве / В. С. Победов. - М.: Лесн. пром-ть, 1972. - 201 с.

Победов, В. С. Исследование и обоснование применения минеральных удобрений в интенсивном лесном хозяйстве (на примере Белорусской ССР): автореф. дисс. д-ра с.-х. наук: 06.03.03 / Победов Виктор Степанович. - М.: МЛТИ, 1981. - 38 с.

Победов, В. С. Диагностика режима минерального питания и применение удобрений в сосновых лесах БССР / В. С. Победов, Е. В. Волчков // Питание древесных растений и проблема повышения продуктивности лесов. - Петрозаводск: Карелия, 1972. - С. 34-46.

Победов, В. С. Справочник по применению удобрений в лесном хозяйстве / В. С. Победов, П. С. Шиманский, Е. В. Волчков. - М.: Лесн. пром-ть, 1977. - 184 с.

Побединский, А. В. Рубки главного пользования / А. В. Побединский. - М.: Лесн. пром-ть, 1961. - 209 с.

Побединский, А. В. Совершенствование способов лесовосстановления в СССР / А. В. Побединский // Сб. работ по лесному хоз-ву ВНИИЛМ. - М.: Лесн. пром-ть. 1971. - Вып. 53. - С. 141-170 с.

Побединский, А. В. Рубки и возобновление в таежных лесах СССР / А. В. Побединский. - М.: Лесн. пром-ть, 1973. - 198 с.

Побединский, А. В. Рубки главного пользования / А. В. Побединский // Изд. 3-е. - М.: Лесн. пром-ть, 1980. - 192 с.

Побединский, А. В. Лесопользование и стабильность лесных биогеоцено-

зов / А. В. Побединский. // Лесоведение. - 1983.- № 3. - С. 3-7.

Побединский, А. В. Воспроизводство лесов на вырубках тайги / А. В. Побединский // Лесоведение. - 1986. - № 5.- С. 3-8.

Побединский, А. В. Рациональное использование лесных богатств России / А. В. Побединский // Лесное хозяйство. - 2002. - № 6. - С. 2-5.

Правила рубок главного пользования в равнинных лесах европейской части Российской Федерации. - М.: Рослесхоз, 1997. - 32 с.

Правила заготовки древесины. - М.: Рослесхоз, 2011. – 28 с.

Программа и методика биогеоэкологических исследований / Под ред. акад. В. Н.Сукачева и д.б.н. Н. Н.Дылиса. - М.: Наука, 1966. - 334 с.

Прокушкин, С. Г. Минеральное питание сосны / С. Г. Прокушкин. - Новосибирск: Наука, 1982. - 190 с.

Протопопов, В. В. Средообразующая роль темнохвойных лесов / В. В. Протопопов. - Новосибирск: Наука, 1975. - 328 с.

Протопопов, В. В. Элементы первичной продуктивности и биометрические показатели березовых древостоев Западного Саяна / В. В. Протопопов, А. И. Грибов // Лесоведение. - 1971, - № 1. - С. 32-36.

Рабинович, Е. Фотосинтез / Е. Рабинович. - М.: ИЛ. Изд-во АН СССР, 1953. - 652 с.

Расулов, Б.Х. Компоненты CO<sub>2</sub>-газообмена и фотосинтетический метаболизм углерода листьев хлопчатника в условиях заторможенного экспорта ассимилятов / Б.Х. Расулов, Т.Р. Пряник, Х.Н. Иванова // Физиология растений. - 1990. - Том 37. - Вып. 1. - С. 12-21.

Расторгуева, Л. И. Последствие пониженной температуры корневой среды на накопление зеленых и желтых пигментов в листьях некоторых растений / Л. И. Расторгуева // Физиология растений. - 1964. - Том 11. - Вып. 2. - С. 316-320.

Ратнер, Е. И. Питание растений и жизнедеятельность их корневых систем / Е. И. Ратнер // 16-е Тимирязевское чтение. - М.: Изд-во АН СССР, 1958. – 104 с.

Рахтеенко, И.Н. Рост и взаимодействие корневых систем древесных растений / И.Н. Рахтеенко. - Минск: Изд-во АН БССР, 1963. – 254 с.

Рахтеенко, И. Н. Рост физиологически активных корней древесных пород / И. Н. Рахтеенко // Общие закономерности роста и развития растений. - Вильнюс, 1965. - С. 297-301.

Рахтеенко, И. Н. Жизнедеятельность корневых систем древесных растений в зависимости от условий аэрации / И. Н. Рахтеенко, С. Б. Кочановский - // Физиология растений. - 1965. - Т. 12. - Вып. 4. - С. 597-605.

Рахтеенко, Л. И. Реакция живого напочвенного покрова на внесение минеральных удобрений в сосновых культурфитоценозах / Л. И. Рахтеенко, В. В. Савельев и др. // Ботаника: исследования. № 26. - Минск, 1984. - С. 117-119.

Репка, И. Влияние недостатка макроэлементов на структуру хлоропластов и продуктивность фотосинтеза у растений кукурузы / И. Репка, М. Сарыч, Й. Марек и др. // Физиология растений. - 1971. - Том 18. - Вып. 6. - С. 1107-1112.

Раменский, Л. Г. Учет и описание растительности на основе проективного метода / Л. Г. Раменский. - М.: ВАСХНИЛ, 1937. - 100 с.

Роде, А. А. Водный режим почв и его регулирование / А. А. Роде. - М.: Изд-во АН СССР, 1963. - 119 с.

Романов, Г. А. Цитокинины и тРНК: новый взгляд на старую проблему / Г. А. Романов // Физиология растений. - 1990. - Том 37. - Вып. 6. - С. 1196-1210.

Роньжина, Е. С. Донорно-акцепторные отношения и участие цитокининов в регуляции транспорта и распределения органических веществ в растениях / Е. С. Роньжина, А. Т. Мокроносов // Физиология растений. - 1994. - Том 41. - Вып. 3. - С. 448-459.

Рубин, Б. А. Курс физиологии растений / Б. А. Рубин. Изд. 4-е. - М.: Высш. шк., 1976. - 576 с.

Рубин, Б. А. Влияние корневых систем на формирование фотосинтетического аппарата / Б. А. Рубин, В. Ф. Германова // ДАН СССР, 1956. - Том 105. - № 5 - С. 757-760.

Рубин, Б. А. О синтезе пигментов в корнях / Б. А. Рубин, В. Ф. Германова // ДАН СССР, 1959. - Том 124. - № 4. - С. 940-943.

Рубин, А. Б. Регуляция первичных стадий фотосинтеза при изменении

физиологического состояния растений / А. Б Рубин, П. С. Венедиктов, Т. Е. Кренделева // Фотосинтез и продукционный процесс. - М.: Наука, 1988. - С. 29-39.

Рубцов, М. В. Закономерности роста ели под пологом березняков в онтогенезе древостоев / М. В. Рубцов, А. А. Дерюгина // Лесоведение. - 2002. - № 5. - С. 18-25.

Рубцов, М. В. Рост ели под пологом березняков в подзоне южной тайги / М. В. Рубцов, А. А. Дерюгина // Стационарные лесоэкологические исследования: методы, итоги, перспективы / Материалы и тезисы докладов Международной конференции (Сыктывкар. Республика Коми. Россия. 15-16 сентября 2003 г.). – Сыктывкар, 2003. - С. 127.

Рубцов, М. В. Закономерности роста ели после рубки верхнего яруса березы / М. В. Рубцов, А. А. Дерюгина, А. Д. Сериков // Лесоведение. - 2005. - № 6. - С. 44-53.

Сабинин, Д. А. Физиологические основы питания растений / Д. А. Сабинин. - М.: Изд-во АН СССР, 1955. – 474 с.

Савина, А. В. Физиологическое обоснование рубок ухода / А. В. Савина, М. В. Журавлева. - М.: Лесн. пром-ть, 1978. - 104 с.

Саляев, Р. К. Физиологические аспекты влияния корней взрослых деревьев сосны на молодые сеянцы при близком произрастании / Р. К. Саляев // Физиология и экология древесных растений / Тр. Ин-та биологии. - Свердловск. УрО АН СССР, 1965. - № 43. - С. 149-153.

Санников, С. Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной / С. Н. Санников. - М.: Наука, 1992. - 262 с.

Сарнацкий, В. В. Ельники: формирование, повышение продуктивности и устойчивости в условиях Беларуси / В. В. Сарнацкий. - Минск: Тэхналогія, 2009. - 240 с.

Семенов, В. М. Пути поступления азота в растения / В. М. Семенов, О. А. Соколов // Агрехимия. - 1983. - № 4. - С. 127-136.

Семихатова, О. А. Соотношение фотосинтеза и дыхания в продукционном процессе растений / О. А. Семихатова // Фотосинтез и продукционный процесс. -

М., 1988. - С. 98-108.

Семихатова, О. А. Сопряженность процессов фотосинтеза и дыхания / О. А. Семихатова, О. В. Заленский // Физиология фотосинтеза. - М.: Наука, 1982. - С. 130-145.

Семихатова, О. А. Содержание азота и интенсивность дыхания листьев растений о-ва Врангеля / О. А. Семихатова, Т. И. Иванова, О.В. Кирпичникова // Физиология растений. - 2010. - Том 57. - Вып. 6. - С. 803–808.

Семененко, В. Е. Механизмы эндогенной регуляции фотосинтеза и адаптивные свойства хлоропласта / В. Е. Семененко // Физиология фотосинтеза. - М.: Наука, 1982. - С. 164-187

Сенькина, С. Н. Водный обмен растений / С. Н. Сенькина // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера. - СПб.: Наука, 2001. - С. 186-203.

Сенькина, С. Н. Транспирация и устьичное сопротивление сосны обыкновенной в разных условиях произрастания / С. Н. Сенькина // Лесной журнал. - 2009. - № 6. - С. 45-51.

Сеннов, С. Н. Рубки ухода за лесом и внутривидовая конкуренция / С. Н. Сеннов // Восстановление и мелиорация лесов Северо-Запада РСФСР: Сб. науч.тр. – Л.: ЛенНИИЛХ, 1980. - С. 17-27.

Сибунма, В. Влияние рубок ухода на успешность естественного возобновления леса / В. Сибунма, А. В. Грязькин // Экология таежных лесов / Материалы докладов Междун. Конф. 14–18 сентября 1998. Сыктывкар. / Секция 1. Структура и динамика таежных экосистем. - Сыктывкар: Ин-т биологии УО РАН, 1998. - С.209-210.

Смирнов, В. В. Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах европейской части СССР / В.В. Смирнов. - М.: Наука, 1971. - 362 с.

Соколова, С. В. Влияние фитогормонов на транспорт и распределение  $^{14}\text{C}$  – сахарозы в срезанных листьях сахарной свеклы / С. В. Соколова, П.О. Балакшина // Физиология растений. - 1992. - Том 39. - Вып. 6. - С. 1088–1097.

Справочник по климату СССР. - М., 1965.- Вып. 1. – 359 с.

Стаканов, В. Д. Распределение органического вещества в различных частях



- дерева сосны обыкновенной / В. Д. Стаканов // Лесоведение. - 1990. - № 4.- С. 25-33.
- Строгонова, Л. Е. О величине расхода органических веществ на дыхание в различных условиях минерального питания / Л. Е. Строгонова // Физиология растений. - 1968. - Том 15. - Вып. 2. - С. 272–280.
- Судачкова, Н. И. Метаболизм хвойных и формирование древесины / Н. И. Судачкова. - Новосибирск: Наука, 1977. - 230 с.
- Судачкова, Н. И. Анализ регуляторных механизмов ксилогенеза / Н. И. Судачкова // Лесоведение. - 1984. - № 6.- С. 3-9.
- Судницина, Т. Н. Влияние рубок на морфоструктуру хвои, рост и азотное питание сохраненного подроста ели в березняках южной тайги / Т. Н. Судницина // Лесоведение. - 2006. - № 4. - С. 61-67.
- Судницина, Т. Н. Особенности азотного и углеродного питания подроста ели при адаптации его к условиям вырубki / Т. Н. Судницина, Р. Д. Озрина // Лесоведение. - 1983. - № 4. - С. 19-30.
- Сукачев, В. Н. Лесоведение и биогеоценология / В. Н. Сукачев // Лесоведение. - 1967. - № 2.
- Сукачев, В. Н. Общие принципы и программа изучения типов леса / В. Н. Сукачев, С. В. Зонн // Методические указания к изучению типов леса. 2-е изд. - М.: Изд-во АН СССР, 1961. - С. 9—75.
- Тарасенко, В. П. Динамика лесистости и породного состава лесов Европейской части СССР и лесовосстановление / В. П. Тарасенко. - М.: ЦБНТИлесхоз, 1972. - 53 с.
- Тарчевский, И. А. Основы фотосинтеза / И. А. Тарчевский. - М.: Высш. шк., 1977. - 253 с.
- Тарчевский, И. А. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы / И. А. Тарчевский, Ю. Е. Андрианова // Физиология растений. - 1980. - Том 27. - Вып. 2. - С. 341-347.
- Тимирязев, К. А. Изб. Соч. - М.: Огиз-сельхозиздат, 1948. - Том 2. - 423 с.
- Тимофеев, В. П. К вопросу о лесоводственных свойствах ели по наблюдениям в Брянском опытном лесничестве / В. П. Тимофеев. - Брянск, 1927. - Т.7. -

С. 753-754.

Титов, Ю.В. Влияние корней ели на биологическую активность и азотный режим подзолистых почв / Ю. В. Титов // Лесоведение. - 1971. - № 4. - С. 9-20.

Тихонов, А. С. Рубки в лиственно-еловых древостоях с сохранением второго яруса / А. С. Тихонов. - М., 1977. - 248 с.

Тихонов, А. С. Лесоводственные основы различных способов рубок для возобновления ели / А. С. Тихонов. - Л.: ЛГУ, 1979. - 248 с.

Тихонов, А. С., Теория и практика рубок леса / А. С. Тихонов, С. С Зябченко. - Петрозаводск: Изд-во Карелия, 1990. - 224 с.

Ткаченко, М. Е. Общее лесоводство / М. Е. Ткаченко. - Л., 1952. - 599 с.

Тооминг, Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая / Х. Г. Тооминг. - Л., 1977. - 200 с.

Тооминг, Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов / Х. Г. Тооминг. - Л.: Наука, 1984. - 264 с.

Трубин, Д. В. Динамика и перспективы лесопользования в Архангельской области / Д. В. Трубин, С. В. Третьяков, С. В. Коптев. - Архангельск: АГТУ, 2000. - 96 с.

Тужилкина, В. В. Хлорофилловый индекс и ежегодный сток углерода в еловые фитоценозы / В. В. Тужилкина, К. С. Бобкова // Биопродукционный процесс в лесных экосистемах. - СПб.: Наука, 2001. - С. 203-207.

Туркова, Н. С. Значение обеспеченности растений азотом и фосфором для нуклеинового обмена в связи с изменением роста / Н. С. Туркова, Н. С. Мещерякова // Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивность растений. - М.: Наука, 1964. - С. 20-25.

Туева, О. Ф. Первичные изменения в азотном обмене растений в связи недостаточной обеспеченностью фосфором / О. Ф. Туева, Н. С. Данилова, О. Н. Казуто // Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивность растений. - М.: Наука, 1964. - С. 5-12.

Углерод в экосистемах лесов и болот России / под ред. В. А. Алексеева, Р.А.Бердси. - Красноярск: Ин-т леса им. В.Н.Сукачева, 1994. - 210 с.

Уткин, А. И. Углеродный цикл и лесоводство / А. И. Уткин // Лесоведение, 1995. - № 5. - С. 3-20.

Уткин, А. И. Определение запасов углерода по таксационным показателям древостоев: метод поучастковой аллометрии / А.И. Уткин, Д.Г. Замолодчиков, Г. А. Гульбе и др. // Лесоведение. - 1998. - № 2. - С. 38-54.

Федорчук, В. Н. Изменение средообразующих свойств леса после проведения полосных рубок / В. Н. Федорчук, М. Л. Кузнецова // Лесоведение. - 1993. - № 2. - С. 3-11.

Федорец, Н. Г. Основные закономерности формирования азотного режима лесных почв Карелии / Н. Г. Федорец // Лесоведение. - 2003. - № 3. - С. 27-33.

Феклистов, П. А. Изменение экологических факторов в связи с рубками ухода в северной тайге / П. А. Феклистов, Д. Н. Торбик. - Архангельск: С(А)ФУ, 2011. - 213 с.

Фетисова, А. А. Оценка естественного возобновления хвойных пород на сплошных вырубках в условиях Роцинского лесничества / А. А. Фетисова, А. В. Грязькин, Н. В. Ковалев, М. Гуталь. // Лесной журнал. - 2016. - №6. - С. 9-18.

Ходасевич, Э.В. Фотосинтетический аппарат хвойных / Э.В. Ходасевич. - Минск: Наука и техника, 1982. - 199 с.

Царегородцева, С. О. Сезонные изменения состояния пигментной системы хвойных растений в условия Карелии и их зависимость от некоторых внутренних и внешних факторов среды: автореф. канд. дисс. канд. биол. наук: 03.00.16. / Царегородцева Светлана Олеговна. - Петрозаводск, 1970. - 24 с.

Царегородцева, С. О. Сезонные изменения состояния хлорофилл-белкового комплекса хвои ели в зависимости от условий минерального питания / С. О. Царегородцева, Ю. Е. Новицкая // Лесоведение. - 1970, - № 4. - С. 46–49.

Цветков, В. Ф. Проблемы лесовосстановления на Европейском Севере / В. Ф. Цветков, Г. А. Чибисов // Лесоведение. - № 5.- С. 11-18.

Цельникер, Ю. Л. Пульсирующая интенсивность света в лесу как фактор воздействия на фотосинтез подроста / Ю. Л. Цельникер // Лесоведение. - 1973. - № 3. - С. 60-63.

Цельникер, Ю. Л. Радиационный режим под пологом леса / Ю. Л. Цельникер // Лесоведение. - 1973. - № 5. - С. 73-78.

Цельникер, Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений / Ю. Л. Цельникер. - М.: Наука, 1978. - 215 с.

Цельникер, Ю. Л. Влияние интенсивности света на параметры структуры кроны ели / Ю. Л. Цельникер // Лесоведение. - 1995. - № 5. - С. 73-78.

Цельникер, Ю. Л. Оптические свойства световых и теневых листьев и их компонентов / Ю.Л. Цельникер, В. С. Хазанов // Лесоведение. - 1971. - № 2. - С. 7-14.

Цельникер, Ю. Л. Соотношение активности рибулезодифосфаткарбоксилазы и интенсивности фотосинтеза у листьев осины / Ю. Л. Цельникер, В.В. Май, Т. Ф. Андреева // Физиология растений. - 1981. - Том 28. - Вып. 5. - С. 953-961.

Цельникер, Ю. Л. Хлорофилловый индекс как показатель годичной аккумуляции углерода древостоями леса / Ю. Л. Цельникер, И.С. Малкина // Физиология растений. - 1994. - Т. 41. - Вып. 3. - С. 325-330.

Цельникер, Ю. Л. Влияние интенсивности света на параметры структуры крон ели / Ю. Л. Цельникер // Лесоведение. - 1995. - № 5. - С. 73-78.

Цельникер, Ю. Л. Дыхание корней и его роль в углеродном балансе древостоя / Ю. Л. Цельникер // Лесоведение. - 2005. - № 6. - С. 11-18.

Цельникер, Ю.Л. Хлорофилловый индекс как показатель годичной аккумуляции углерода древостоями леса / Ю.Л. Цельникер, И.С. Малкина // Физиология растений. - 1994. - Том 41. - Вып. 3. - С. 325-330.

Чернобровкина, Н. П. Усвоение и распределение азота по органам у 15-летней сосны обыкновенной / Н. П. Чернобровкина // Физиология растений. - 1994. - Том 41. - № 1. - С.338–343.

Чернобровкина, Н. П. Экофизиологическая характеристика использования азота сосной обыкновенной / Н. П. Чернобровкина. - Санкт-Петербург: Наука, 2001. - 175 с.

Чертовской, В. Г. Температурный режим почвы некоторых типов леса средней подзоны тайги / В. Г. Чертовской, З. А. Миронова // Некоторые вопросы типологии леса и вырубки. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1971. - С. 128-147.

Чертовской, В. Г. К Экология березняков Севера / В.Г. Чертовской, Н. И. Кубрак, В. А. Анисеева. // Материалы отчет. сессии по итогам НИР в десятой пятилетке (1976-1980). - Архангельск: АИЛиЛХ, 1981. - С. 19-21.

Чибисов, Г. А. Формирование молодых лесов и пути улучшения их породного состава / Г. А. Чибисов, Л. Ф. Ипатов // Леса и лесное хозяйство Вологодской области. - Вологда: Сев.-Зап. кн. из-во, 1971. - С. 128-147.

Чибисов, Г. А. Эколого-фитоценотические особенности рубок ухода за лесом / Г. А. Чибисов, А. И. Нефедова // Экологические исследования в лесах Европейского Севера. - Архангельск: АИЛиЛХ, 1991. - С. 36-50.

Чибисов, Г. А. Экологическая эффективность рубок ухода за лесом / Г. А. Чибисов, А. И. Нефедова // Лесной журнал. - 2003. - № 5. - С. 11-16.

Чибисов, Г. А. Системы рубок главного пользования и лесовосстановление в таежной зоне европейской части России / Г. А. Чибисов, Н. И. Вялых // Лесной журнал. - 2005. - № 4. - С. 49-60.

Чибисов, Г. А. Рубки ухода за лесом на Европейском Севере / Практическое пособие / Г. А. Чибисов, Н. И. Вялых, Н. С. Минин. - Архангельск: СевНИИЛХ, 2004. - 128 с.

Чупров, Н. П. О роли подроста ели в формировании елово-березовых насаждений / Н. П. Чупров // Лесное хозяйство. - 1963. - № 5. - С. 7-9.

Чупров, Н. П. Березовые леса / Н.П. Чупров. - М.: Агропромиздат, 1986. - 104 с.

Чупров, Н. П. Об использовании расчетной лесосеки в лиственном хозяйстве / Н. П. Чупров // Лесное хозяйство. - 1999. - № 1. - С. 46-47.

Чупров, Н. П. Об экономической значимости древесных и недревесных лесных ресурсов Архангельской области / Н. П. Чупров // Лесной журнал. - 2000. - № 2. - С. 123-128.

Чупров, Н. П. Динамика лесного фонда Архангельской области за 48 лет / Н. П. Чупров // Лесной журнал. - 2003. - № 4. - С. 7-13. // Вестник САФУ, / Серия «Естественные науки», 2015. - № 1. - С. 85-94.

Чупров, Н. П. Березняки Европейского Севера России / Н. П. Чупров. -

Архангельск: СевНИИЛХ, 2008. - 386 с.

Чупров, Н. П., Экономическая оценка лесных ресурсов и лесных земель в условиях Севера и Северо-Запада России / Н. П. Чупров, М. М. Кудряшов // Лесное хозяйство. - 2000. - № 3. - С. 25-27.

Шахов, А. А. Взаимосвязь листового и корневого питания на фотоэнергетической основе / А. А. Шахов, С. В. Шищенко // Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений. - М.: Наука, 1964. - С. 211-223.

Швиденко, А. З. Опыт агрегированной оценки основных показателей биопродукционного процесса и углеродного бюджета наземных экосистем / А. З. Швиденко // Экология. - 2000. - № 6. - С. 403-410.

Ширяева Г. А. О динамике каротиноидов у сосны различных мест обитаний / Г. А. Ширяева // ДАН СССР, 1967. - Том 171. - № 2. - С. 733-736.

Ширяева, Г. А. Биосинтез и динамика пигментов в хвое сосны и ели: автореф. дисс. канд. биол. наук: 03.00.16. / Ширяева Галина Алексеевна. - Л., 1967. - 22 с.

Шлык, А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев / А.А. Шлык // Биохимические методы в физиологии растений. - М.: Наука, 1971. - С. 154-169.

Шлык, А. А. Исследование метаболизма хлорофилла а и б в зеленых листьях в зависимости от освещенности / А. А. Шлык, В. И. Гапоненко, Г. Н. Николаева и др. // Вісці АН БССР. Сер. біял. навук, 1972. - № 1. - С. 32-38.

Шумаков, В. С. Применение минеральных удобрений в лесах СССР / В. С. Шумаков // Лесное хозяйство. - 1975. - № 10.- С. 37-40.

Шумаков, В. С. Применение минеральных удобрений в лесу / В. С. Шумаков, Е. Л. Федорова. - М.: Лесная пром-ть, 1970. - 89 с.

Щепашенко, Д. Г. Биологическая продуктивность и бюджет углерода лиственных лесов Северо-Востока России / Д. Г. Щепашенко, Л. З. Швиденко, В.С. Шалаев. - М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2008. - 296 с.

Щербатюк, А. С. Углекислотный газообмен хвойных Прибайкалья / А.С. Щербатюк, Л. В. Русакова, Г. Г. Суворова и др.. - Новосибирск: Наука СО АН СССР, 1991. - 134 с.

Щербатюк, А. С. Видовая специфика реакции фотосинтеза хвойных на факторы среды / А. С. Щербатюк, Г. Г. Суворова, Л. С. Янькова // Лесоведение. - 1999. - № 5. - С. 41-49.

Эдвард, Дж. Фотосинтез  $C_3$ - $C_4$ -растений: механизмы и регуляция / Дж. Эдвард, Д. Уокер. - М.: Мир, 1986. - 598 с.

Экология корней и ее практическое значение / Международный симпозиум (2–6 сентября 1991 г., Вена, Австрия // Физиология растений. - 1992. - Том 39.- Вып. 1. - С. 187-190.

Юодвалькис, А. И. Лесоводственно-биологические основы и целевые программы рубок ухода в промышленно-эксплуатационных лесах Южной прибалтики: автореф. дисс. д-ра с.-х. наук. - Красноярск, 1981. - 39 с.

Юшков, В. И. Влияние освещенности на морфологические и физиологические свойства молодых растений сосны обыкновенной / В.И. Юшков, Н.С. Завьялова // Экология. - 1979. - № 5.- С. 39-45.

Юшков, В. И. Структура и функция ассимиляционного аппарата в молодых растений кедра сибирского при разных световых режимах / В.И. Юшков, Н. С. Завьялова // Экология. - 1988. - № 4. - С. 18-25.

Юшков, П. И. Распределение продуктов фотосинтеза в сосне / В. И. Юшков // Физиология и экология древесных растений / Материалы Уральского совещания. Тр. Ин-та биологии. - Свердловск: Наука СО, 1965. - Вып.43. - С. 17-23.

Юшков, П. И. Об углеродном питании растущих ветвей молодых сосен / В. И. Юшков // Физиология и экология древесных растений / Материалы Уральского совещ. Тр. Ин-та биологии. - Свердловск: Наука СО, 1965. - Вып.43.- С. 25-32.

Ястребов, М. Т. Содержание  $CO_2$ ,  $O_2$  и  $H_2$  в почвенном воздухе и почвенно-грунтовых водах поймы р. Клязьмы / М. Т. Ястребов. - Почвоведение. - 1956. - № 4. - С. 19- 35.

Aronsson, A. Inchkationer pa stress vid obalans i fraktnaringsinnehall / A. Aronsson // Kgl. skogs-och lantbruksakad. fidskrin, 1985, - 124. Suppl.- № 17. - S.40–51.

Barneix, A. Gas and ion exchanges in wheat roots after nitrogen supply / A. Bar-

neix, H. Breteler, S.C. Geijn van der. // *Physiol. Plant.* - 1984. - Vol. 63/ N 3. - P. 357-362.

Day, T. A. Effect of soil temperature on stem sap flow, shoot gas exchange and water potential of *Picea engelmannii* (Parry) during snowmelt / T. A. Day, E. H. De Lucia, W.K. Smith // *Oecologia.* - 1990. - V 84. - N 4. - S. 474 - 481.

Dieter, G. Chlorophyll und Chlorophyllabbau in Fichtennadeln / G. Dieter, P. Iris, P. Witfried // *Phyton.* - 1983. - V. 23. - N. 1. - P. 79–90.

Driver, C. Light-growth responses of coastal Douglas fir and western redcedar saplings under different regimes of soil moisture and nutrients / C. Driver, K. Letzmann, P. Ronnie // *Can. J. Forest. Res.* - 2001. – N 12. – S. 2124 - 2133.

Fogg, G. E. Algae cultures and phytoplankton ecology. Madison: Univ / of Wisconsin Press / G. E. Fogg // Madison and Milwaukee. - 1965. - 110 s.

Freijesen, A. H. J. Phenotypic variation in growth as affected by N-supply: nitrogen productivity / A. H. J. Freijesen, B.W. Veen // *Causes and consequences of variation growth rate and productivity of higher plants.* The Hague, 1989. - P. 19-33.

Goutts, M. P. Mineral nutrition and tree root growth. *Miner. Nutr. Fruit Trees. Symp.*, Canterbury. 1979 / M. P. Goutts, J. J Pilipson. - London e.a., 1980. - P. 123-135.

Heikurainen, L. Der Wurzelbau in Mischwäldern auf entwässerten Moorböden / L. Heikurainen // *Acta forestalia Fennica.* - 1959. - Berlin.- Bd. 67. - N 2. Forstdungung. - S. 117-133.

Heikurainen, L. The effects of manuring an organic soils / L. Heikurainen // *Proceedings of the V-th, colloquium of the International potash instituter.* - 1967. - S. 197–205

Heikurainen, L. The effect of drainage of peat on temperature conditions of peat / L. Heikurainen, J. Seppala // *Acta Forestalia Fennica.* - Helsinki, 1964 - Vol. 76.

Heinze, M. J. Beziehungen des Chlorophyllgehaltes zu Standortsfaktoren, Ernährungszustand und Wachstum bei Koniferen / M. J. Heinze, H.J. Fiedler // *Flora.* - 1976. - V. 165. N 3. - S. 269-293.

Heinze, M. J. Wasserverbrauch, Ernährung und Wachstum von Kiefernansamlingen



bei verschiedener Belichtung, Bewässerung und Düngung / M. J. Heinze, H. J. Fiedler // *Flora*. - 1980. - 169. - N 1.- S. 89-103.

Hewitt, E. J. The role of mineral elements in the activity of plant enzyme systems / E. J. Hewitt. - *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Bd. 1V, 1958. - S. 427–481.

Hewitt, E. J. The essential nutrient elements, requirements and interactions in plants / E. J. Hewitt. - *Plant Physiology*. - 1963. - V. 3, - S. 137–360.

Hirose, T. Nitrogen uptake and plant growth. 1. Effect of nitrogen removal on growth of *Polygonum cuspidatum* / T. Hirose, K. Kitajima // *Ann. Bot.*, 1986. - Vol. 58. - N 4. - P. 479-486.

Huck, M. G. Diurnal variation in root respiration / M. G. Huck, R.H. Hageman, J.B. Hansen // *Plant physiol.* - 1962. - Vol. 37. - N 3.- P.371-375.

Jockela, A. The effects of nitrogen fertilization on the inner structure of pine needles / A. Jockela, S. Huttunen // *Physiol. Plant.* - 1990. - 79.- № 2. - Pt. 2. - C. 118.

Kaunisto, S. Lannoituksen, muokkauksen ja vesipinna eräisyyden vaikutus kyjvö-taimien ensi kehitykseen turvealustalla / S. Kaunisto. - *Metsäntutkimuslaitoksen Julkisu-ja*. - 1971. - V. 75.- N 2. - S. 1–64.

Kaunisto, S. Effect of refertilization on the development and foliar nutrient contents of young scots pine stands on drained mires of different nitrogen status / S. Kaunisto // *Commun. inst. forest. fenn.* - 1987. - № 140. - C. 1-58.

Keller, Th. Der Einflusse der Mineralstoffernahrung auf CO<sub>2</sub> – Gaswechsel und Blattpismetgehalt der Papptl Schweiz / Th. Keller, W. Koch // *Anst, für das Forestver-such.* - 1962.- Bd. 38. - H. 2. - S. 253-318.

Kellomaki, S. Effect of nitrogen fertilization on photosynthesis and growth in young Scots pines—preliminary results / S. Kellomaki, P. Pittonen, H. Tamminen et al. // *Silva fenn.* - 1982. - 16. - № 4. – S. 363 - 371.

Kishuk, B. E. Partial cutting of white spruce in Northern Alberta: Soil and foliar nutrients one year after harvesting: Abstract, Annual Meeting of the Canadian Society of Soil, Charlottetown, Prince Edward Island., 1999 / B. E. Kishuk. , D. G. Maynard. // *Can. J. Soil Sci.*, 1999. – V. 79. – № 4. – S. 644.

Lechowski, Zbigniew. Fotoinaktywacja procesu fotosyntezy / Zbigniew

Lechowski, J., Jan. Bialczyk // Wiad. Bot.- 1989. - 33. - № 4 - S. 153-170.

Leyton, L. Düdung und Mineralstoffernahrung vjn Waldbaume in Grossbritannien,-Ernährung der Waldbäume und Ferstdüngung. (Vorträge der Arbeitsgemeinschaft Forstdüngung) / L. Leyton. - Berlin, 1962. - S. 217-226.

Liffers, V. J. Growth of under story *Picea glauca*, relation to overstory light transmission / V. J. Liffers, K. J. Stadt // Can. J. Forest Res, 1994. - 24.- № 6. - S. 1193-1198.

Lieffers V. J. Predicting and managing light in the understory of boreal forestes / V. J. Lieffers, C. Messier, K. J. Stadt, Gendron F. et al // Can. J. Forest Res, 1999. - 29. - № 6. - S. 796-811.

Lomsky, B. Vliv dusikateho hnojeni na vymenu plyno jednotlivych rocniu jehlici sazenic smeku ztepilého / B. Lomsky . - Pr. VULHM, 1985 – 67. - C. 213-234.

Marek, M. Vliv odlinych forem hnojeni ammonym dusikem ne fotosyntetickou produktivitu ruznych provenience smeku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst.) / M. Marek, B.Lomsky // Lesnictvi. - 1987. - 33. - N 2. - P. 109-120.

Mannerkoski, H. Growth disturbances and needie and soit nutrient contents on a NPK –fertilized scots pine plantation on a druined smalt–sedge bog / H. Mannerkoski, T. Miyazawa // Cjmmun. Inst. Foresski, 1983.- № 116. - S. 85-91.

Michniewicz, M. The effect of nitrogen nutrition on growth and on plant hormones content in scots pine (*Pinus silvestris* L.) seedlings grown under light of different intensity / M. Michniewicz, J. Stopinska. - Acta Soc. bot. pol., 1980. – № 3. – S. 221-234.

Michniewicz, M. The effect potassium nutrition on growth and on plant hormones content in scots pine (*Pinus silvestris* L.) seedlings / M. Michniewicz, J. Stopinska // Acta Soc. bot. pol, 1980. - № 3.- S. 235-244.

Mustanoja, K. I. Forest fertilization research 1957–1964 / K. I. Mustanoja, A. L. Leaf.- The botan. review. - 1965. - V. 31. - N 2, - S. 151–246.

Oquist, C. Seasonal effects on chlorophyll-protein complexes isolated form *Pinus silvestris* / C. Oquist, O. Martensson, B. Martin et al. // Physiol. plant. - 1978. – V. 44.– № 3. – S. 187-192.

Oquist, C. Seasonaltes effects on chlorophyll-protein complexes Isolated form

*Pinus silvestris* / C. Oquist, O. Martensson, B. Martin, G. Malberg // *Physiol. Plant.* - 1978. - V. 44. - № 3. - S. 269-293.

Oquist, G. Photosynthesis of Overwintering Evergreen Planthes / G. Oquist, N. P.A. Huner // *Annu. Rev. Plant Biol.* - 2003. - V. 54. - P. 329-355.

Osman, A. M. Root respiration of wheat plants as influenced by age, temperature and irradiation of shoots / A. M. Osman // *Photosynthetica.* - 1971. - Vol. 5. - N 2. - P.107-112.

Oribamjo, T.O. Some characteristics of nitrate reductase induction in *Lemna minor* / T.O. Oribamjo, J.R. Steward // *Planta.* - 1974.- Vol. 7.

Paavilainen, E. On the effect of drainage on root systems of scots pine on peat soils / E. Paavilainen. M. F.J., 1967. - Vol. 61.

Pirson, A. Mineralstoff und Photosynthese. Handbuch der Pflanzenphysiologie / A. Pirson. Bd. 4, 1958. - S. 355-381.

Polster, H. Die physiologischen Grundlagen der Stofferrzeugung in Walde. Untersuchungen uber Assimilation unserer Haupt-Holzarten / H. Polster.- München, 1950.

Radin, J.W. Control of plant growth by nitrogen: differences between cerealis and broat leaf species / J.W. Radin // *Plant, Gell. - Environ.* - 1978.- Vol. 6, N 1. - P. 65-68.

Remesow, N. P. Pfligen und Ernährungverschiedener Baumaten. Ernährung der Waldbaume und Forstdungung. - Vortrage der Tagung der Arbeitsgemeinschaft Forstdungung / N. P. Remesow, J. K. Swiridowa. - Berlin, 1962. - S. 53-62.

Romanova, A. K. The excess of nitrate (nitrogen stresse) and photosyvtthesis in higher plsnts / A. K. Romanova, L. G. Kusnetsowa, E. V. Golovina et al. // *Proc. Indian Nat. Sci. Acad. B.* - 1987. - N 5-6. - S. 505-512.

Sirois, D. L. The influence of ligt, temperature and atmospheris CO<sub>2</sub> concentration on rate of apparatent photosynthesis of a matureapple tree / D. L Sirois. , G. R. Cooper. // *Maine Agr. Exp. St. - Univ. of Maine*, 1964. - S. 626.

Sword, Mary A. Seasonal fine root carbohydrate relation of plantation lobolly pine after thinning: Pap. *Frontiers of Forest Biology: Proceedings of the joint Meeting jf the North American Forest Biology Workshop and the Westem forest Genetics Association*, 1998. Pt. 2 / Mary A. Sword, Kuehler, Zhenmin Tang // *Sustainable Forest*, . -

2000. – № 3-4. – S. 295-305.

Szaniawski, R. K. Root respiration of *Tsuda Canadensis* seedlings as influenced by intensity of net photosynthesis and dark respiration of shoot / R. K. Szaniawski, M. S. Adams // *Amer. Midland Natur.* - 1974. - Vol. 9. - № 2. - P. 464-468.

Chen, C.- M. Localization of Cytokinin. Biosynthesis Sites in Plants and Carrot Roots/ C.- M. Chen, J.R. Ertl, S.M. Leisner, C.- C. Chang // *Plant Physiol.* - 1985.- V. 78. - N. 3. - P. 510.

Tranquillini, W. Die Bedeutung des Lichtes und der Temperatur für die Kohlenassimilation von *Pinus cembra* Jungwuchs an einem hochalpinen Standort / W. Tranquillini // *Planta.* - 1955.- Bd. 46. - H. 2. - S. 154-178.

Tranquillini, W. Das Lichtklima wichtiger Pflanzengesellschaften / W. Tranquillini // *Handbuch der Pflanzenphysiologie.* - Bd. 5. - V. 2. Berlin-Heidelberg, 1960. – S. 304-336.

Trillmich, Hans-Dieter. Ein Düngungsversuch an Birke/ Hans-Dieter Trillmich, E. Uebel // *Arch. Forstwiss.* - 1970. - 19. - N 8. - S. 797-810.

Themlitz, D. R. Aussagewert von Boden- und Nadelanalysen / D. R. Themlitz.- *Forest Fertilisation-Walddüngung Jyväskylä (Finland), 1967.* - S. 98-118.

Ursino, D. J. The translocation of  $^{14}\text{C}$ -photoassimilate in single tree progeny of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) / D. J. Ursino // *Canad. J. Forest Res.* - 1973. - № 2.- C. 315-318.

Veen, B. W. Relation between root respiration and root activity / B. W. Veen // *Plant and Soil.* - 1981. - Vol. 63. - N 1. - P. 73-78.

Viro, P. L. Die Walddüngung auf finnischen Mineralböden / P. L. Viro. - *Folia fores.* - 1972. - N 138, - S. 111.

Vujoseph, C. V. Water deficit and associated changes in some photosynthetic parameters in leaves of Valencia orange (*Citrus sinensis* [L.] Osbeck) / C. V. Vujoseph, G. Velenosky // *Plant Physiol.* – 1988. – № 2. - P. 375-378.

Zelawski, W. Influence of shade on productivity of photosynthesis in seedlings of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) during the second vegetation period / W. Zelawski, J. Kinelska, A. Lotocki // *Acta. Soc. Bot. Polon.* 1968– 37, 3. – S. 505-518.

Zelitch, J. The close relationship between net photosynthesis and crop yield / J. Zelitch // Bioscience. - 1982. - V. 32. - N 10. - P. 798-802.