

**ЗАРУБИНА ЛИЛИЯ ВАЛЕРЬЕВНА**

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

06.03.02 – Лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора сельскохозяйственных наук

**ВОЛОГДА – 2017**

Работа выполнена в федеральном государственном образовательном учреждении высшего образования «Вологодская государственная молочнохозяйственная академия имени Н.В. Верещагина»

Научный консультант: Дружинин Николай Андреевич,  
доктор сельскохозяйственных наук, ФГБОУ ВО «Вологодская молочнохозяйственная академия имени Н.В. Верещагина»,  
профессор кафедры лесного хозяйства;

Официальные оппоненты: Никонов Михаил Васильевич,  
доктор сельскохозяйственных наук, профессор, ФГБОУ ВО «Новгородский государственный университет имени Ярослава Мудрого», Институт сельского хозяйства и природных ресурсов, заведующий кафедрой лесного хозяйства отделения естественных наук и природных ресурсов;

Третьяков Сергей Васильевич,  
доктор сельскохозяйственных наук, профессор, ФГАОУ ВО «Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова», профессор кафедры лесоводства и лесоустройства.

Беляева Наталия Валерьевна,  
доктор сельскохозяйственных наук, профессор ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский лесотехнический университет имени С.М. Кирова», профессор кафедры лесоводства.

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН» (ФГБУН Институт биологии Коми НЦ УрО РАН)

Защита диссертации состоится 27 апреля 2017 года в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 212.281.01 при ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет» по адресу: 620100, г. Екатеринбург, Сибирский тракт, 37, ауд. 401.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБОУ ВО «Уральский государственный лесотехнический университет» ([www.usfeu.ru](http://www.usfeu.ru)).

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2017г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета

Магасумова Альфия Гаптрауфовна  
кандидат сельскохозяйственных  
наук, доцент

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**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 лиственного яруса при постепенных рубках, обеспечивающих ускоренный вывод ели из-под лиственного 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 завершенным. 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 по комплексному уходу с регулированием светового режима, уровня и доз азотного питания с внесением азотных удобрений, установлены сроки прихода в березняки черничных 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 процессы лесовосстановления в березняках черничных, и возрастной состав ели в разных по составу и возрасту березняках в подзоне северной и средней тайги. Материалы экспериментальных и статистически подтвержденных данных получены за период 1993–2015 гг.

**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 подроста в процессе возрастного развития и формирования березового древостоя;

– определить степень влияния постепенных рубок на физиолого-биохимические процессы и биометрические показатели подроста 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 подроста 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, динамику синтеза пластидных пигментов, фотосинтетическую деятельность, водный режим, процессы накопления, сток и пути передвижения  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов у подпологовой ели.

**Теоретическая и практическая значимость исследования.** В связи с незначительным объемом информации по физиологии и биохимии развития подроста ели в северотаежных березняках черничных условий местопроизрастания, полученные результаты расширяют сведения о действии постепенных рубок и внесения минеральных удобрений на внутренние процессы и явления 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 азотных удобрений.

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, сроков вывода ели из 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 неистощительного лесопользования в березняках черничных. Положительное решение данного вопроса базируется на глубоком 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 развитии лиственного полога и постепенных рубках;

– особенности ритмики физиологических процессов подростка ели под пологом лиственных древостоев;

– лесоводственно-физиологическая оценка эффективности постепенных рубок в березняках и осинниках черничных условий местопроизрастания и обоснование оптимальных уровней изреживания лиственного полога, обеспечивающих повышенную биологическую и ростовую активность ели;

– действие азота на физиолого-биохимические и ростовые процессы ели в зависимости от степени изреживания лиственного 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 (Сыктывкар, 1998, 1999, 2000, 2003, 2008; Архангельск, 1999, 2009; Петрозаводск, 1999, 2004, 2014; Новосибирск, 2015), 4 всесоюзных и всероссийских (Архангельск, 1995, 2007; Вологда, 2007, 2014).

**Личный вклад.** Составлена программа и методика исследования, проведена закладка пробных площадей (ПП), таксация насаждений, изучено состояние лесовосстановления, динамика средообразующих и почвенных факторов, жизненное состояние ели в процессе сукцессионного развития березняков, после постепенных 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). Работа выполнялась во ВНИИЛМ, СевНИИЛХ (АИЛиЛХ), САФУ и Вологодской ГМХА (ВГМХА им. Н.В. Верещагина).

**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 – Лесоведение, лесоводство, лесоустройство и лесная таксация.

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

## 1. СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА

Многочисленными исследованиями ВНИИЛМ, ЛЛТА им. С. М. Кирова, СПб-НИИЛХ, С(А)ФУ, ИЛ Карельского НЦ РАН, СевНИИЛХ (АИЛиЛХ) и другими научно-исследовательскими учреждениями показано, что в результате бессистемного лесопользования, пожаров и сплошнолесосечных рубок произошла массовая смена коренных хвойных древостоев мелколиственными лесами на обширных территориях России. Только 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 (Трубин и др., 2000). В Белоруссии за период с 1956–2000 г. площадь березняков увеличилась на 42,1% (Ерошкина, 2012). В настоящее время эти леса становятся одним из основных объектов лесоэксплуатации (Моисеев, 1972; Побединский, 1973, 1983, 1986, 2002; Орлов, 1983, Чупров, 1986, 2000, 2008; Грязькин, 2001; Дружинин, 2006; Беляева и др., 2013; Фетисова и др., 2013; Зарубина, 2015).

Исследователи, изучавшие состояние естественного возобновления в мелколиственных лесах Севера, отмечают успешное возобновление ели под их пологом (Декастов, 1936; Мелехов, 1954, 1960, 1980; Побединский, 1961, 1980, 2002; Моисеев, 1972; Чибисов, Ипатов, 1971; Тарасенко, 1972; Тихонов, 1972, 1979; Тихонов, Зябченко, 1990; Санников, 1985, 1992; Орлов, Серяков, 1991; Вялых и др., 2000; Чибисов, 2000; Грязькин, 2001; Дружинин и др., 2009; Зарубина, 2015; Зарубина, Коновалов, 2016). Из-за недостатка света и тепла большинство молодых растений находятся в угнетенном нежизнеспособном состоянии, имеют низкую физиологическую активность.

Для улучшения состояния ели и вывода ее из-под листового полога нужна рациональная система рубок, которая позволила бы не только сохранить ель, как главную лесообразующую породу, но и ускорила бы восстановление коренных ельников. Считается (Тихонов, 1977; Луганский и др., 1996; Вялых и др., 2000; Побединский, 2002; Чупров, 2008), что сохранение ели при рубках является одним из наиболее выгодных и наиболее эффективных мероприятий по ускоренному восстановлению коренных ельников.

Показано (Войнов, 1978), что формирующиеся из сохраненного при рубке подрост ельники растут в два раза быстрее естественных древостоев и имеют лучшую товарную структуру. Сохранение подрост не только уменьшает затраты на лесовозобновление, но и на 20–30 лет позволяет сократить период выращивания еловых древостоев (Побединский, 1961, 1973, 1983). Совершенствование системы рубок в мелколиственных лесах является первоочередной задачей лесоводства (Побединский, 1973, 1983; Тихонов, 1979; Луганский и др., 1986; Чупров, 1986, 2008; Желдак и др., 1988).

Для успешного решения этой проблемы необходимо иметь количественные показатели о динамике средообразующих факторов, физиолого-биохимические показатели состояния подрост ели при развитии листового полога, наличия его и способ-

ности после рубки древостоев адаптироваться к новым условиям, установить предел изреживания листового полога при рубках. Особенно важно знать для обширного северного региона, где частые поздневесенние и летние заморозки на вырубках приводят к побитию молодых неокрепших побегов ели.

Известно, что рубки сами по себе мало изменяют питательный режим лесных почв. Для повышения их плодородия и продуктивности древостоев в лесном хозяйстве используются минеральные и биологические удобрения. Этот способ, как с экономической, так и с биологической точек зрения, считается одним из наиболее эффективных путей повышения плодородия лесных почв и продуктивности растений (Paavilainen, 1967; Шумаков, Федорова, 1970; Паршевников и др., 1974; Heinze, Fiedler, 1980; Победов, 1981; Паавилайнен, 1983; Бузыкин и др., 1996; Сарнацкий, 2009). Имеется немало достоверных данных о высокой эффективности удобрений, используемых в ельниках и сосняках при подкормке подроста и молодых хвойных растений с целью повышения их жизненного состояния (Heinze, Fiedler, 1970, 1980; Климчук, 1980; Победов, 1981; Kellomaki, 1982; Кошельков, 1982; Орлов, 1983, 1999; Абражко, 1986; Орлов и др., 1987; Marek, Lomsky, 1987; Листов, Коновалов, 1988; Коновалов, 1988, 1991; Lomsky, 1989; Банева, 1990; Зарубина, 1999; Чернобровкина, 1999, 2001; Дружинин и др., 2007; Кищенко, 2010; Коновалов, Зарубина, 2011; Зарубина, Коновалов, 2014, 2015, 2016 и др.). При этом установлено, что в условиях недостаточной освещенности действие удобрений на древесное растение мало эффективно. По наблюдениям А.Я. Орлова (Орлов и др., 1987) и Н.А. Баневой (1990) неосветленный подрост ели в хвое и корнях накапливает больше вносимого в почву азота, чем осветленный, но использование поглощенного азота неосветленным подростом происходит значительно медленнее и менее эффективно.

Имеющиеся к настоящему времени данные по рубкам в лиственных лесах Севера не дают целостного представления о состоянии лесовозобновления в них, характере и направленности физиолого-биохимических процессов у подпологовой ели, микроклиматических условий при развитии листового полога после постепенных рубок. Вопросы влияния минеральных удобрений на рост и состояние подроста ели в лиственных лесах Севера исследователями вообще не рассматривались, несмотря на исключительную роль их наряду со светом в жизни лесных растений.

Полностью отсутствуют также сведения по комплексному влиянию удобрений и рубок на метаболизм елового подроста. До настоящего времени не установленными остаются дозы азота и уровни изреживания листового полога, позволяющие получать для подроста ели максимальный эффект в лиственных лесах. В то же время получение таких данных позволит более дифференцированно подойти к использованию минеральных удобрений в мелколиственных лесах, к разработке рациональной системы рубок в них по ускорению восстановления коренных ельников и повышению устойчивости ели, глубже понять характер воздействия их на метаболизм ели, на устойчивость ее к неблагоприятным условиям среды.

## **2. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ**

*Климат Архангельской области* умеренно-континентальный, формирующийся в условиях малого количества солнечной радиации с частым прохождением

постоянно меняющихся атлантических циклонов. Другой особенностью является частая смена воздушных масс различного происхождения (Агроклиматический справочник..., 1967). Воздушные массы, часто вторгающиеся со стороны Северного Ледовитого океана и Карского моря, приводят к тому, что в летний период отмечаются ночные заморозки и даже в июне устанавливается временный снежный покров продолжительностью до 2...5 дней.

Продолжительность периода вегетации со среднесуточными температурами воздуха выше +5 °С не превышает 120...125 дней, период с температурами выше +10 °С – 90...100 дней, а сумма эффективных температур 1300 °С. Устойчивая температура выше +15 °С наблюдается в течение 40 дней. Безморозный период составляет 100...105 дней. Годовая сумма осадков составляет 500 мм при 200...213 днях с осадками за год, испаряемость 270...340 мм.

Основными типами насаждений являются ельники и редкие сосновые боры. Лесовосстановление на вырубках, в основном, происходит со сменой хвойных пород на лиственные. Сохраненный при рубках подрост сосны в лесообразовательном процессе существенную роль играет лишь в первые два года. В последующие годы большая часть его отмирает, а оставшаяся часть подавляется лиственными породами. В последующем формировании лиственных насаждений активно участвуют хвойные породы, в основном ель. 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. Доля чисто лиственных насаждений без хвойного подроста в области составляет менее 4% (Трубин и др., 2000).

**Объекты исследования** размещены в естественных, а также с опытной и производственной постепенными рубками в березовых, березово-еловых и осиновых насаждениях. Стационары сосредоточены в Левашском лесничестве (кв. 23 и 96) Обозерского лесхоза, где заложено 48 пробных площадей (ПП), каждая размером не менее 0,25 га для проведения динамических наблюдений. Временные ПП (более 200 ПП) закладывались в Коношском, Плесецком, Холмогорском, Приморском лесхозах (с 2007 года районные государственные лесничества) Архангельской области.

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 35, 50 и 70%.

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 достигло 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 пасаках с сохранением лесной среды отсутствует. В качестве стационарных объектов подобраны две группы березово-еловых насаждений с сохранением естественного состояния насаждений, опытной и производственной постепенными рубками в черничных типах леса.



**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: I ярус 7Б30с+С, II ярус – 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 – менее 0,7 (таблица 1).

Таблица 1 – Фрагмент таксационных показателей древостоев на опытных объектах

| ПП | Средние по древостою |        |      |       | Количество (К), 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. |         |                               | К                      | М  |
| 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      | 139                           | 21                     | 30 |
| 1б | 7Б 30с               | 53     | 15,5 | 12,6  | 890                     | 5570     | 12,8               | 0,44 | II      | 82                            | 38                     | 50 |
| 1в | 7Б 30с               | 53     | 16,0 | 13,7  | 548                     | 4200     | 5,2                | 0,20 | II      | 46                            | 61                     | 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                            | 36                     | 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                           |                        |    |

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 контрольная 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. Общий рельеф – слабоволнистый. Состав первого яруса древостоя 7Б30с+С, второго яруса – 10Е. Средние высота и

диаметр березы составляют 16,1 м и 14,2 см, соответственно. Количество подроста ели – 4,2 тыс. экз./га, высота 1,6 м.

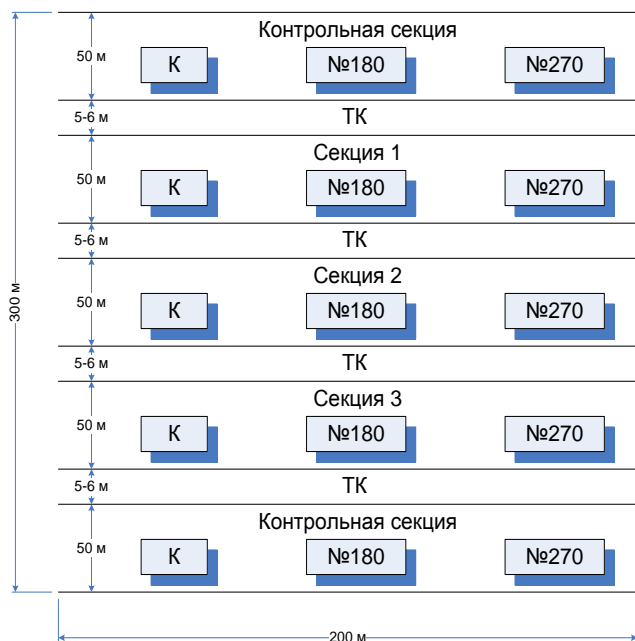


Рис. 1. Схема опытных площадок в березовом насаждении при интенсивности рубки: секция 1 – 35%, секция 2 – 50%, секция 3 – 70%. ТК – технологический коридор.

Повторность по вариантам – 2-кратная (рисунок 1). Удобрения внесены перед началом вегетационного периода на контроле и опыте.

Временные ПП были заложены, в том числе в разных возрастных группах березняков с наличием ели предварительного возобновления. Данные пробы предназначались для изучения состояния ели в зависимости от возрастной структуры древостоев, а также для учета лесовозобновления и влияния интенсивности рубок на состояние подроста ели.

Лесоводственно-таксационная характеристика отдельных участков приводится в процессе изложения исследовательского материала. Коренными типами леса в них также были ельники черничные.

### 3. ПРОГРАММА, МЕТОДЫ, ОБЪЕМ ИССЛЕДОВАНИЯ

Программой исследования предусматривалось изучение особенностей роста и физиолого-биохимических процессов, эффективных доз вносимых азотных удобрений для обоснования оптимального режима комплексного ухода за подростом ели, обеспечивающего восстановление еловых формаций. Для достижения указанной цели предусматривалось решение следующих основных задач:

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

На участке заложено 2 ПП с интенсивностью рубки 52% по запасу и контрольная. Промышленная разработка лесосеки проведена с применением комплекса (харвестер и форвардер) многооперационных машин (20 га) в осенне-зимний период 1998–1999 гг.

Состав древостоя после рубки – 8Б2Ос, средняя высота березы – 14,9 м, средний диаметр – 13,4 м. Сомкнутость древесного полога после рубки – 0,5. Количество деревьев господствующего яруса после рубки 864 экз./га, полнота – 0,46, количество подроста ели – 3,7 тыс. экз./га.

На каждом участке с рубкой и без рубки внесена гранулированная мочевины в дозах 180 и 270 кг/га по действующему веществу. Каждой опытной площадке соответствовала контрольная. Размер площадок составлял 0,025–0,030 га.

- 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.

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.

В основу учета подростка был положен метод учетных площадок. Закладку площадок, учет, выбор, распределение по группам высот, определение состояния, запаса фитомассы и прироста моделей подростка ели проводили по общепринятым в лесоводстве методикам (Мелехов, 1953; Побединский, 1966; Молчанов, Смирнов, 1967; Родин, 1967; Молчанов, 1971; Гусев, 1988; Санников, 1992; Грязькин и др., 1997) с учетом требований ОСТ 56-69-83 методических указаний В.Н. Сукачева и С.В. Зонна (1961). Отбор модельных деревьев велся по методике К.К. Высоцкого (1959) и Н.А. Дружинина (2005). Описание живого напочвенного покрова осуществлялось по методикам Л.Г. Раменского (1937), В.В. Алехина (1938), Л.Е. Астрологовой и Г.Б. Гортинского (1980).

Напряженность экологических факторов определялась по методикам А.А. Роде (1963), М.Н. Овчинникова, Г.М. Кудряшова (1978), Е.Н. Наквасиной (1998). Освещенность местообитания подростка определялась по 35–40 постоянным точкам на высоте 1,5 м в 13 ч дня с помощью люксметров Ю-116 М одновременно в лесу и на открытом месте (Алексеев, 1975).

Функциональное состояние ели изучено с учетом ряда методических разработок (Иванов и др., 1950; Вальтер и др., 1957; Вознесенский и др., 1965; Орлов, Кошельков, 1971; Шлык, 1971; Бобкова, 1972, 1974; Гавриленко и др., 1976; Лархер, 1978; Рубин и др., 1988). Оценка ежегодного стока атмосферного углерода проводили по хлорофилловому индексу (ХИ) с перемножением на коэффициент для ели – 111: (Цельникер, Малкина, 1994; Воронин и др., 1995, 1997; Тужилкина и др., 1998; Уткин и др., 1998; Тужилкина, Бобкова, 1998, 2001; Швиденко, 2000). Полученные значения показателей подвергались обработке с использованием пакета базовых и прикладных программ (Excel), с помощью которых вычисляли ряд статистических показателей. В процессе обработки данных использовались также методические положения М.Л. Дворецкого (1961) и И.И. Гусева (1964).

В процессе исследования заложено 48 стационарных и более 200 временных ПП различного назначения, на которых проведен детальный учет подростка и самосева

древесных пород, их жизненного состояния. Взято и соответствующим образом обработано более 1980 модельных деревьев подроста ели. Проведено более 7 тыс. замеров освещенности, температуры в разных горизонтах почвы и приземных слоях воздуха. В 890 образцах определена полевая влажность почвы и влагозапасы, в 28 образцах объемная масса почвы. Выполнено более 7,9 тыс. определений фотосинтеза и оттока радиоактивных продуктов радиометрическим методом с использованием углерода-14; около 2,3 тыс. определений транспирации, 1280 определений дыхания корней и хвои; в 2260 образцах хвои установлен состав различных пигментов. Поставлено 36 опытов по изучению скорости накопления, оттока и распределения углерода-14 по тканям и органам ели. 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 ряда авторов (Чибисов, Нефедова, 2003) является теоретической основой управления формированием биоэкологической системой (Феклистов, 2004). Воздействуя на фитоценоз, рубки оказывают влияние на состояние всех составляющих его элементов микроклимата.

**Световой режим леса** среди факторов внешней среды является ведущим экологическим фактором, непосредственно воздействующим на состояние биологических систем (Sirois, Cooper, 1964; Чибисов, Нефедова, 1971, 2003; Алексеев, 1975).

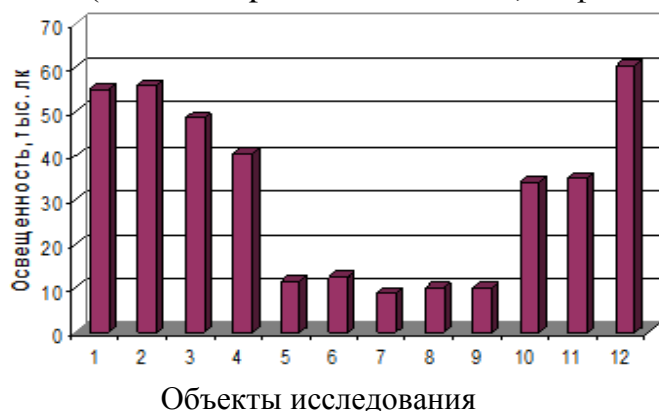


Рис. 2. Освещенность: на свежей (1) и 1-летней (2) лесосеках; в березняках с их возрастом - 8 лет (3), 13 лет (4), 23 года (5), 33 года (6), 53 года (7), 80 лет (8); 53 года с выборкой 50% запаса (10); в осинниках - 53 года (9), 53 года с выборкой 45% запаса (11), открытое место (12).

В процессе исследования выявлено, что среди лиственных древостоев наибольшее количество света к кронам подроста ели проникает в 8-летних насаждениях, достигающее 81% от открытого места (рисунок 2). При дальнейшем увеличении возраста лиственного древостоя, количество проникающей под полог солнечной энергии снижается. Уже в 23-летний березняк проникает не более 10–12% солнечного света. В насаждениях старшего возраста световые условия для подпологовой ели также остаются неблагоприятными. Весной, перед вегетацией деревьев, под полог березняков и осинников, в сравнении с безлесными открытыми местами, проникает более 50% солнечного света. С началом облиствения деревьев количество проникающей под полог солнечной радиации уменьшается, а количество задерживаемой верхним пологом – возрастает. Наименьшее количество солнечных лучей под полог березняков и осинников проникает в утренние и вечерние часы – не более 4% (таблица 2).

В 53-летних березняках и осинниках при безоблачной погоде в длинный световой день (18 июня) при полном листе в 7 часов проникает 0,9–2,3% солнечной энергии от открытого места, в 13 ч - 8,0–12,3%. К 16 часам освещенность уменьшается до 10,6%, а к 19 часам – до 1,9%. В пасмурную погоду освещенность в осиновых и березовых насаждениях не превышает 3,0 тыс. лк. С началом пожелтения листвы и листопада количество солнечного света, проникающего под полог березового и осинового древостоев, начинает возрастать.

Экологическое значение повышенной освещенности в этот период из-за низких дневных температур для подростка оказывается малоэффективным и не способствует усилению его метаболической активности. Освещенность не менее 25–40% от полных ее показателей эффективна для формирования перспективного елового подростка (Алексеев, 1975; Loeffers et al., 1994, 1999).

Постепенные рубки с интенсивностью 50–52% в лиственных лесах, увеличивая поступление солнечного света под полог до 50% от полной освещенности, можно считать оптимальными для роста елового подростка. Эта особенность отмечалась и другими исследователями (Казимиров, 1971; Чмыр, 1977; Сеннов, 1977, 1984; Степанова, 1981; Мельникова, 1990, 2006; Loeffers et al., 1994, 1999; Грязькин, 1999, 2001).

Таблица 2 – Дневная динамика освещенности по погодным условиям,  $10^3$  люкс

| Объект, возраст, интенсивность рубки | Условия погоды, время (час) наблюдения |          |          |                    |          |         |
|--------------------------------------|--|----------|----------|--------------------|----------|---------|
|                                      | ясно                                   |          |          | пасмурно           |          |         |
|                                      | 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 года                     | 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 %)                      | 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 года                      | 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 %)                      | 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 |

**Температурный режим воздуха и почвы** в лесу является важным экологическим фактором, определяющим успешность роста и производительность древостоев. Адаптация растительного организма к теплу предполагает всестороннюю перестройку у него всего метаболизма (Александров, 1964). На Севере накопление тепла почвой происходит в течение всего лета и лишь в конце августа она начинает отдавать накопленное тепло в атмосферу (таблица 3).

Постепенные рубки усиливают прогревание корнеобитаемого горизонта почвы и тем самым способствуют активизации работы корневых систем ели. Уже в мае почва на участках березняка с постепенной рубкой на 2 °С теплее, чем на контроле, где в это время продолжали встречаться многочисленные линзы мерзлоты. Температуры, соответствующие активному росту корней (9–10 °С), на разреженных участках древостоев наступают на 2 недели раньше, чем на контроле. Значительно раньше наступает и период активных температур для фотосинтеза. Максимальные различия в температуре почвы между участками с рубкой и контролем отмечались в начале вегетационного периода (4.VI) и в его конце (20.VIII), и составляли 1,9–2,0 °С. В период активной вегетации растений (июнь-июль) минимальные температуры фиксировались в 0,6–1,2 °С. При ясной погоде разница составляла 1,2–2,0 °С, при пасмурной – 0,6 °С.

Температура воздуха, как и почвы, на участках с рубкой также была выше на 0,2–

1,2 °С, чем в естественном без рубки древостое. В пасмурную погоду различия сокращались, в солнечную погоду – увеличивались.

Изреживание полога лиственных древостоев усилило турбулентные движения воздуха и увеличило в них скорость ветра. Средняя за вегетационный период скорость ветра в нетронutom рубкой березняке составляла 0,6 м/с, на участках с рубкой – 1,5 м/с.

Таблица 3 – Сезонная динамика экологических факторов в 59-летнем березняке

| Интенсивность рубки, % | Глубина, см | Годы и даты наблюдений |      |       |       |        |         |       |         |
|------------------------|-------------|------------------------|------|-------|-------|--------|---------|-------|---------|
|                        |             | 2001                   |      |       |       |        |         | 2002  |         |
|                        |             | 12.V                   | 4.VI | 23.VI | 7.VII | 19.VII | 28.VIII | 1.VII | 18.VIII |
| Температура почвы, °С  |             |                        |      |       |       |        |         |       |         |
| 0                      | 0           | 10,1                   | 21,6 | 19,6  | 13,9  | 20,0   | 12,8    | 15,7  | 10,3    |
|                        | 5-15        | 2,1                    | 4,9  | 8,5   | 9,6   | 12,7   | 11,4    | 10,9  | 9,7     |
|                        | 20-30       | 1,8                    | 4,8  | 8,0   | 9,3   | 12,1   | 11,5    | 10,2  | 9,7     |
| 52                     | 0           | 13,7                   | 27,5 | 27,0  | 18,1  | 24,0   | 15,0    | 19,3  | 12,2    |
|                        | 5-15        | 3,7                    | 6,7  | 9,9   | 10,1  | 13,5   | 11,6    | 11,5  | 10,1    |
|                        | 20-30       | 3,5                    | 6,1  | 8,9   | 9,7   | 12,7   | 11,9    | 11,1  | 10,1    |
| Запас влаги, мм        |             |                        |      |       |       |        |         |       |         |
| 0                      | 0           | 2,2                    | 1,9  | 1,6   | 1,2   | 1,8    | 1,8     | 2,0   | 1,9     |
|                        | 5-15        | 38,8                   | 34,4 | 25,5  | 9,2   | 13,5   | 26,0    | 31,5  | 24,8    |
|                        | 20-30       | 17,8                   | 17,7 | 16,8  | 12,9  | 11,1   | 19,7    | 21,0  | 18,0    |
|                        | 0-30        | 58,8                   | 54,0 | 43,9  | 33,3  | 26,4   | 47,5    | 54,4  | 44,7    |
| 52                     | 0           | 2,1                    | 1,8  | 1,5   | 1,1   | 1,5    | 1,8     | 2,1   | 2,0     |
|                        | 5-15        | 32,4                   | 30,8 | 24,5  | 17,1  | 12,9   | 20,4    | 34,5  | 29,6    |
|                        | 20-30       | 13,2                   | 13,0 | 16,3  | 13,0  | 12,5   | 16,5    | 28,6  | 19,4    |
|                        | 0-30        | 47,7                   | 45,6 | 42,1  | 31,2  | 26,9   | 29,1    | 65,2  | 51,0    |
| Освещенность, тыс. лк  |             |                        |      |       |       |        |         |       |         |
| 0                      |             | 38,7                   | 23,6 | 3,8   | 10,1  | 14,3   | 20,1    | 9,0   | 10,6    |
| 52                     |             | 48,9                   | 45,0 | 8,3   | 34,0  | 36,2   | 40,6    | 35,7  | 38,1    |
| Открытое место         |             | 72,0                   | 75,4 | 11,6  | 67,2  | 70,2   | 71,4    | 63,1  | 58,7    |

**Водный режим почв**, обеспечивающий корнеобитаемый слой почвы доступной влагой в лиственных лесах за вегетацию высокий (45,3–41,0 мм). Постепенные рубки, увеличивая влагозапасы в почве (26,9–65,2 мм), в то же время не приводят к переувлажнению корнеобитаемого слоя. В периоды с длительным отсутствием осадков иссушения верхних горизонтов почвы до влажности устойчивого увядания для ели на участках с рубкой не происходит. Увеличение плотности и объемной массы верхних слоев почвы во время осенне-зимних лесозаготовок также не отмечено. Постепенные рубки в березняках улучшают экологические условия, которые наиболее полно соответствуют потребностям подпологовой ели, благоприятно воздействуют на ее жизненное состояние и ростовую активность.

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

**Дыхание корней.** Недостаток тепла и света служит главной причиной низкой биологической активности подпологовой ели в лиственных насаждениях Севера. По-

сле постепенных рубок физиологические процессы у ели активизируются (таблицы 4 и 5). Через два года после лесосечных работ корни ели стали дышать интенсивнее в 1,2–1,9 раза, чем на контроле. В деревья стало поступать больше воды и минеральных веществ, в корнях активизировались процессы метаболизма поступающих в них из крон органических соединений.

Таблица 4 – Интенсивность дыхания мелких корней и фотосинтез у подростка 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> |
| 35                     | 12,6±1,9  | 143 | 2,9             | 0,48±0,2  | 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             |
| Контроль               | 10,6±1,8  | 100 | -               | 0,39±0,03   | 100 | -               |

Примечание: M±m- среднее значение с основной ошибкой, % - процент от контроля, t<sub>st</sub> – показатель достоверности различий (коэффициент Стьюдента)

Таблица 5 – Влияние постепенной рубки на дыхание корней подростка ели, в 53-летнем березняке (мг CO<sub>2</sub> на 1 г сухой массы в час)

| Дата    | Температура, °С | 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  |

Наибольшая интенсивность дыхания корней была на участках с интенсивностью рубки 50% и 70%. Разница между вариантами оказалась менее 7% ( $t \leq 3$ ). На участке с интенсивностью рубки 35% дыхание корней также активизировалось, но менее существенно. Различия с контролем даже при  $P=0,95$  не доказаны.

Причиной слабой работы корней явился низкий фотосинтез и слабое снабжение корней энергетическим материалом. За сутки в корни ели из кроны на контроле поступило 22 имп./мин, на участках с интенсивностью рубки 35, 50 и 70 % соответственно 212, 434, 403, за 8 суток 819, 1207, 1532, 1417 имп./мин.

**Водный режим подростка ели.** Подрост ели наиболее активно транспирирует (рисунок 3) в 8-летнем березняке (343 мг H<sub>2</sub>O на 1 г свежей хвои в час). В 13-летнем насаждении транспирация у ели уже в 1,5 раза ниже, чем в 8-летнем. Дальнейшее увеличение развития возрастной стадии листового древостоя уже слабо влияет на интенсивность транспирации у подростка.

Водный режим у ели после рубки значительно активизировался (таблица 6). Наиболее заметно транспирация у ели возросла на участках со средней (50%) и максимальной (70%) выборкой деревьев – на 34 и 39% соответственно. Вырубка 35% запаса оказалась для этого процесса мало эффективной. Несмотря на усиление транспирации,

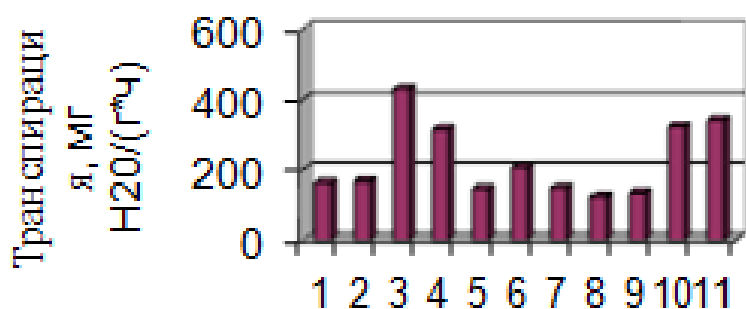


Рис. 3. Транспирация подроста ели: на вырубках при их давности - 10 дней (1), 1 год (2); в березняках с их возрастом - 8-лет (3), 13 лет (4), 23года (5), 33 года (6), 53 года (7), 80 лет (8), 53 года с выборкой 50 % запаса (10); в осинниках - 53 года (9), 53 года с выборкой 45 % запаса (11).

Таблица 6 – Влияние постепенной рубки на интенсивность транспирации ели в 53-летнем березняке через 3 года после лесосечных работ, мг H<sub>2</sub>O/(г\*ч)

| Рубка, % | Средний подрост |     |                 | Мелкий подрост |     |                 |
|----------|-----------------|-----|-----------------|----------------|-----|-----------------|
|          | M±m             | %   | t <sub>st</sub> | M±m            | %   | t <sub>st</sub> |
| Контроль | 160±5           | 100 | –               | 171±6          | 100 | –               |
| 35       | 186±3           | 116 | 6,9             | 183±5          | 107 | 0,3             |
| 50       | 209±8           | 131 | 4,1             | 233±12         | 136 | 4,2             |
| 70       | 243±11          | 152 | 4,1             | 260±8          | 152 | 3,6             |

держится на однолетней лесосеке. В хвое ели 23-летнего березняка пигментов на 29% больше, чем на объекте, пройденном постепенной рубкой.

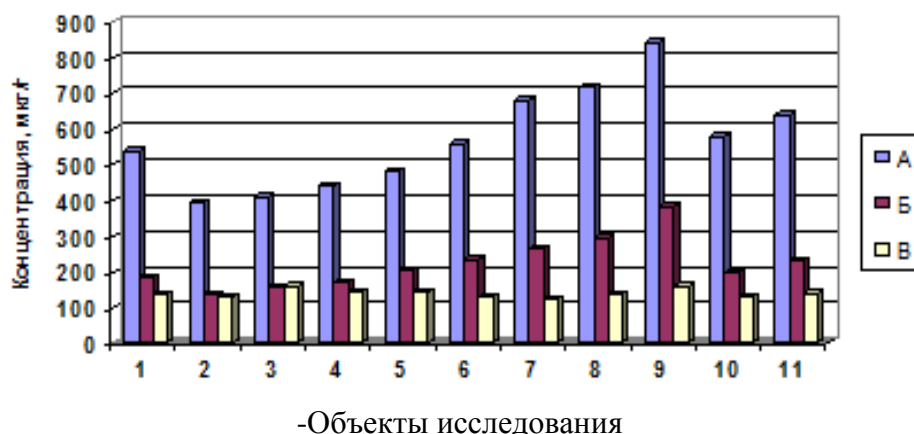


Рис. 4. Содержание хлорофилла *a* (А), хлорофилла *b* (Б), каротиноидов (В) у подроста ели на 10-дневной (1), 1-летней (2) лесосеках; в березняках с их возрастом 8 лет (3), 13 лет (4), 23 года (5), 33 года (6), 53 года (7), 80 лет (8); 53 года с выборкой 50% запаса (10); осинниках - 53 года (9), 53 года с выборкой 45% запаса (11).

водный дефицит в хвое на участках с рубкой – невысокий (7,2–9,3%), на контроле 6,4–9,5% и был значительно ниже тех значений (27,5%), которые угнетают физиологические процессы у древесных растений.

**Сезонная динамика содержания пигментов.** Содержание хлорофилла, каротиноидов у ели при увеличении возраста березы возрастает (рисунок 4).

Наименьшее количество пигментов в хвое подроста ели со-

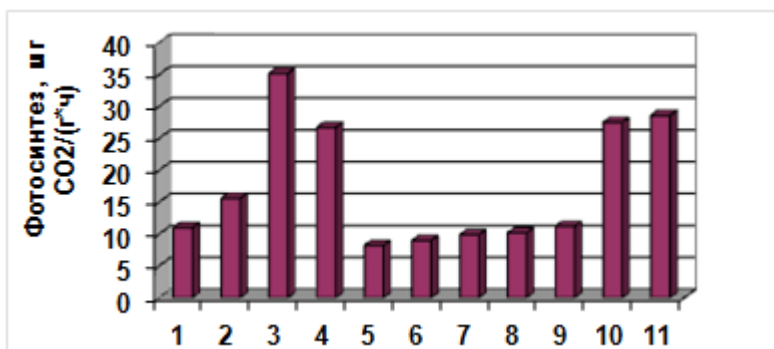
держится на однолетней лесосеке. В хвое ели 23-летнего березняка пигментов на 29% больше, чем на объекте, пройденном постепенной рубкой. Накопление пигментов продолжается вплоть до формирования полндревесного насаждения. Постепенные рубки при интенсивности 45-52% снижают в хвое содержание пигментов на 18-27% (таблица 7).



Таблица 7 – Концентрация пигментов у подроста ели (мкг в 1 г свежей хвои)

| Пигмент                    | Показатели по типам насаждений при их возрасте (лет) |               |              |                        |               |              |
|----------------------------|--|---------------|--------------|------------------------|---------------|--------------|
|                            | контроль   |               |              | выборка 45-52 % запаса |               |              |
|                            | березняк (53)  | березняк (59) | осинник (53) | березняк (53)          | березняк (59) | осинник (53) |
| 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> )       | 46±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        |

**Фотосинтез, транспорт и распределение  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов.** Неоднородность светового режима в формирующихся березняках соответствующим образом проявилась и в интенсивности фотосинтеза (рисунок 5). Высокие показатели фотосинтеза отмечены у подроста ели (35,6 мг  $\text{CO}_2/(\text{г}\cdot\text{ч})$ ) в 6-8-летних насаждениях. В 23-летнем древостое интенсивность процесса в 3–4 раза ниже, чем в 6–8-летних насаждениях и в 2-3 раза слабее, чем в 13-летних.



Объекты исследования

Рис. 5. Интенсивность потенциального фотосинтеза подроста ели на лесосеках 10-дневной (1), 1-летней (2) давности, в березняках с 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), осинниках - 53 года (9), 53 года с выборкой 45% (11).

Показана высокая связь между интенсивностью фотосинтеза, накоплением биомассы и приростом.

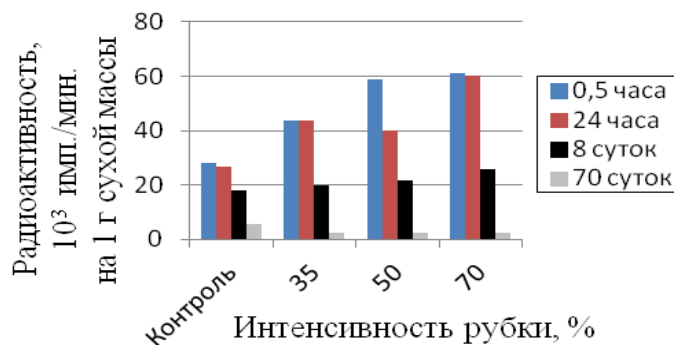


Рис. 6. Влияние интенсивности рубки на скорость оттока  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов из однолетней хвои ели в 53-летнем березняке

Постепенные рубки оказали влияние на фотосинтез ели. Повышение фотосинтеза происходило больше там, где была наибольшая выборка деревьев. Однако разница между вариантами с вырубкой 50 и 70% была мало заметной (5%) и не достигала статистически различимых значений ( $t=0,9$ ). Выборка 35% запаса мало способствовала наращиванию фотосинтеза. В то же время авторами (Zelitch, 1982; Вознесенский, 1986; Бузыкин и др., 1990) показана высокая связь между интенсивностью фотосинтеза, накоплением биомассы и приростом.

Наряду с фотосинтезом рубки значительно ускоряют также отток из хвои его продуктов. Опыты с радиоуглеродом показали (рисунок 6), что через 8 суток после введения радиоуглерода в хвое контрольных деревьев остается не менее 65% первоначальной радиоактивности, а на участке с вырубкой 50% запаса – лишь 38% и при более высокой исходной ра-

диоактивности. Выборка 35% запаса слабо повлияла на отток ассимилятов. За 8 суток здесь перешло из хвои в другие органы менее 45% радиоуглерода, а на участке с выборкой 70% запаса радиоактивность уменьшилась на 57%. В корнях меченые радиоуглеродные соединения наиболее активно поступали, а затем после метаболизации вновь возвращались обратно в надземную часть, также у подростка на участках с рубкой. Через неделю после подкормки радиоактивность корней у подростка на площадках с  $N_{180}$  превышала радиоактивность корней контрольного подростка на 24%. Наиболее активно радиоуглерод накапливался в мелких корнях. В проводящих корнях его накапливалось на 12–14% меньше.

**Физиологическое состояние древесных пород.** В черничных условиях местопроизрастания осина накапливает больше хлорофилла и каротиноидных пигментов и имеет более высокую транспирацию, чем в березняках, но интенсивность фотосинтеза в сравниваемых типах древостоев у нее меняется незначительно. Береза содержит больше зеленых пигментов в березовом насаждении при равных соотношениях между его компонентами с осинником.

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.

**Влияние травм на состояние деревьев и подростка на лесосеках.** Результаты обследования состояния естественного лесовозобновления на вырубках Севера показали, что во время валки и трелевки деревьев лесозаготовительной техникой, оставленным на доращивание деревьям наносятся различной формы механические повреждения в виде обдира коры на стволиках и корнях, слома вершины, повреждения корневой системы, пропила и сминания стволиков. Количество поврежденных деревьев ели составляет от 8 до 47% от числа сохранившихся после рубки.

На механические повреждения деревья реагируют, прежде всего, снижением дыхательной активности корней. Особенно существенно (на 41%) дыхание корней снижается при наезде на них гусеницы трактора, сопровождающееся частичным сминанием и обдиром на них коры, а также при пропилах стволика деревца до половины его диаметра (таблица 8).

Таблица 8– Влияние механических повреждений на физиологические процессы ели

| Наименование показателей                | Дыхание, мг $CO_2/(г \cdot ч)$ |      | Хлорофилл, мкг/г | Каротиноиды, мкг/г | Фотосинтез, мг $CO_2/(г \cdot ч)$ | Транспирация, мг $H_2O/(г \cdot ч)$ |
|---|--------------------------------|------|------------------|--------------------|-----------------------------------|-------------------------------------|
|   | корни                          | хвоя |                  |                    |                                   |                                     |
| Контроль (здоровые растения)            | 0,69                           | 0,56 | 1144             | 154                | 14,4                              | 95                                  |
| Наклон ствола более $10^\circ$          | 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                                  |
| Ошмыги корней                           | 0,52                           | 0,68 | 891              | 129                | 12,7                              | 80                                  |
| Ошмыги ствола до 2 м                    | 0,57                           | 0,71 | 957              | 130                | 10,3                              | 79                                  |
| Пропил ствола на $\frac{1}{2}$ диаметра | 0,37                           | 0,19 | 834              | 136                | 6,7                               | 120                                 |
| Наклон ствола и ошмыг корней            | 0,46                           | 0,97 | 898              | 120                | 8,3                               | 77                                  |

Наибольшее снижение интенсивности фотосинтеза, транспирации и содержания пигментов у ели вызывают обдиры коры на стволиках и корнях. Особенно к их резкому снижению (почти в 2 раза) приводит пропил стволика на глубину до половины его диаметра. Облом вершины стволика у сохранивших жизнеспособность особей в первый год на 9% повышает фотосинтез, однако на второй год деревья с такой травмой погибают. При равной величине нанесенной травмы (при обдире коры на стволиках) «северные» популяции ели снижают интенсивность фотосинтеза на 38%, а «южные» популяции в результате усиления микроклиматических факторов - на 64%. Механические травмы ухудшают работу камбия и снижают прирост ели.

У травмированного подростка и тонкомера ели в зоне травмы ширина годичного слоя на второй год снижается на 40%, по сравнению с контролем с 1,4 до 1,0 мм, над травмой – на 17%. На лесосеках второго года 67% тонкомера и подростка ели с обдиром коры на стволах и корнях усохло. На лесосеках постепенной рубки через 4 года погибших деревьев с такими травмами обнаружено не было.

**Влияние стволовой гнили на состояние деревьев.** Высокая фаутоность древостоев в лесах Севера отмечается многими исследователями (Казимиров, 1971; Чибисов, 2010). Одним из наиболее распространенных пороков среди хвойных является напенная гниль (Чибисов, 2010).

Результаты исследования в 160-летнем ельнике черничном (таблица 9) показали, что у поврежденных 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 (таблица 9). Ширина годичных колец у сосны с напенной гнилью за последние 10 лет оказалась на 16% меньше, чем у здоровых деревьев (2,00 и 2,35 мм).

Таблица 9 – Физиологические процессы у деревьев с напенной 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  |

**Влияние рубок на состояние растительности нижних ярусов.** Наряду с подростом на усиление светового режима после изреживания древостоев активно реагирует живой напочвенный покров. В 120-летнем елово-березовом насаждении у сохранившихся после рубки спелых деревьев ели интенсивность фотосинтеза через три года возросла на 17–21%, у тонкомерных деревьев - на 24-33%, у березы и подростка ели она почти удвоилась (таблица 10).

Среди растений брусники, черники и зеленых листостебельных мхов интенсивность фотосинтеза увеличилась в 2 раза. У кислицы обыкновенной и майника двулистного она возросла почти в 3 раза. У господствующих деревьев ели после выборочной рубки интенсивность транспирации увеличилась по отношению к контролю

на 20%, у тонкомерных деревьев ели - на 26%, у подроста ели и тонкомера березы - в 1,4 и в 1,3 раза.

Таблица 10 – Интенсивность физиологических процессов у подпологовых растений в 120-летнем березняке через 3 года после выборки 48 % запаса

| Объект исследования | Контроль            |                                      |  | Опытная рубка (48 %) |                                      |  |
|---------------------|---------------------|--------------------------------------|--|----------------------|--------------------------------------|--|
|                     | сумма пигментов, мг | фотосинтез, мг CO <sub>2</sub> /г·ч) | транспирация, мг H <sub>2</sub> O/г·ч) | сумма пигментов, мг  | фотосинтез, мг CO <sub>2</sub> /г·ч) | транспирация, мг H <sub>2</sub> O/г·ч) |
| Ель - деревья       | 0,830               | 26,3                                 | 199                                    | 0,620                | 29,5                                 | 244                                    |
| Тонкомер ели        | 0,890               | 20,8                                 | 169                                    | 0,707                | 28,0                                 | 277                                    |
| Подрост ели         | 0,843               | 10,9                                 | 128                                    | 0,735                | 20,7                                 | 236                                    |
| Береза (подрост)    | 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                                  | -                                      |

Таким образом, при возрастной смене ельников березняками состояние ели определяется полнотой и сомкнутостью восстанавливающегося на лесосеке лиственного полога. Сукцессионное состояние березы 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. Уже с 13-летнего возраста березы начинают проявляться первые признаки биологического угнетения ели. В 20–25-летних березняках интенсивность фотосинтеза у подроста ели в 3–4 раза ниже, чем в 6–8-летних и в 2–3 раза слабее, чем в 13-летних березняках. Прирост в высоту у ели уменьшается в 1,8–2,0 раза.

При дальнейшем увеличении возраста береза существенного влияния на биологическую активность подпологовой ели не оказывает. Для улучшения жизненного состояния ели целесообразно, уже начиная с 20–25-летнего возраста березняков, принимать меры для снижения плотности лиственного яруса путем своевременного проведения рубок ухода.

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

Интенсивность дыхания корней у ели в березняках, пройденных 5–8 лет назад постепенными рубками, повышается в 1,4–1,9 раза. Усиливается поглощение корнями из почвы питательных веществ и воды, ускоряется метаболизация поступающих в корни органических веществ и передача их в надземные органы, повышается интенсивность фотосинтеза и транспирации, усиливаются ростовые процессы, ускоряется сток из атмосферы в дерево углекислоты и возрастает количество поступающего в атмосферу кислорода.

Наиболее благоприятные условия среды для ели после первого приема постепенных рубок в березняках и осинниках создаются при полноте 0,50–0,45. Дальнейшее изреживание лиственных древостоев вплоть до полноты 0,2 уже не способствует наращиванию у ели физиологической и ростовой активности.

Механические травмы, получаемые деревьями при лесосечных работах, при-

водят к снижению физиологической активности и снижению прироста, а на открытых без древостоя (вырубки) местах сопровождаются гибелью поврежденной ели.

После постепенных рубок большая часть травмированных техникой растений сохраняет жизнеспособность и в дальнейшем успешно участвует в формировании елового древостоя.

Стволовые гнили отрицательно влияют на жизненное состояние деревьев, ведут к нарушению метаболических и ростовых процессов.

**Сток атмосферного углерода.** В связи с наметившимся в последнее время глобальным потеплением климата на планете важное значение приобрела возможность депонирования углерода растительными сообществами (Макаревский, 1991; Уткин, 1995; Воронин и др., 1995, 1997; Швиденко и др., 2000; Писаренко, 2001; Вомперский, 2008; Усольцев, 2010, 2013; Бобкова и др., 2014). Оценку ежегодного фотосинтетического стока углерода проводили по хлорофилловому индексу (ХИ). Расчеты показали, что проективное содержание хлорофилла у подростка ели при высоте 1,8 м в березняках среднетаежной и северотаежной зонах колеблется от 0,229 до 0,765 г на одно деревце (таблица 11).

Более высокие значения ХИ у подростка ели в 13-летнем березняке (0,455 г) и на 8-летней лесосеке (0,765 г), наименьшее – в 65-летнем березняке (0,229 г). Низкая величина ХИ у растений в загущенных древостоях объясняется слабой насыщенностью кроны хвоей. Основной вклад в формирование хлорофиллового индекса у ели на вырубке и в 13-летнем насаждении вносит 1-2-летняя хвоя (более 40%), в спелом фитоценозе – хвоя прошлых лет (до 85%).

Таблица 11 – Хлорофилловый индекс и оценка ежегодного атмосферного стока углерода у подростка ели в березняках разного возраста и интенсивности рубки 50%

| Возраст<br>(лет)<br>рубка (%) | Показатели по хвое 1 <sup>го</sup> , 2 <sup>го</sup> года и старше 2 <sup>х</sup> лет |        |       |       |                           |       |       |       |
|-------------------------------|---|--------|-------|-------|---------------------------|-------|-------|-------|
|                               | хлорофилловый индекс, г   |        |       |       | сток углерода, гС/деревце |       |       |       |
|                               | 1   | 2      | > 2   | итого | 1                         | 2     | > 2   | итого |
| 8 лет                         | 0,160   | 0,146  | 0,459 | 0,765 | 17,76                     | 16,21 | 50,95 | 84,92 |
| 13 лет                        | 0,102   | 0,073  | 0,280 | 0,455 | 11,32                     | 8,10  | 31,08 | 50,50 |
| 33 года                       | 0,094   | 0,055  | 0,180 | 0,329 | 10,43                     | 6,11  | 19,98 | 36,52 |
| 53 года                       | 0,024   | 0,019  | 0,250 | 0,293 | 2,66                      | 2,11  | 27,75 | 32,52 |
| 65 лет                        | 0,029   | 0,024  | 0,176 | 0,229 | 2,22                      | 2,66  | 19,54 | 25,42 |
| 53 (50%)                      | 0,155   | 0,0149 | 0,570 | 0,874 | 17,21                     | 16,54 | 63,27 | 97,02 |

Постепенные рубки в 53-летнем древостое за 8 лет увеличили ХИ подростка ели почти в 3 раза, при этом значительно возросла доля вклада в ХИ 1–2-летней хвои (с 15 до 35%) за счет увеличения ее массы. Постепенные рубки увеличивают ежегодный сток углерода и поступление в атмосферу CO<sub>2</sub> в расчете на среднее дерево в 3 раза и тем самым улучшают газовый состав атмосферного воздуха. Однако в расчете на всю площадь (1 га) эта величина менее значительна (2,2 раза) из-за меньшего количества деревьев.

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

Для повышения плодородия лесных земель, бедных питательными веществами, в мировой практике лесовыращивания в широких масштабах применяются минеральные удобрения. В условиях Европейского Севера П.А. Анишин и Г.А. Чибисов (1986) счи-

тают, что с помощью азотных удобрений можно существенно увеличить запас древесины в ельниках черничных, формирующихся из подроста ели после вырубке березы.

**Влияние азота на дыхание корней.** Поступающие в почву минеральные элементы, прежде всего, воздействуют на энергетическое состояние корней, активно включаясь в их метаболизм (Кулаева, 1957). В наших опытах выделение  $\text{CO}_2$  корнями подроста ели в 53-летнем березняке заметно активизировалось сразу после внесения удобрений. В первый год действие на дыхание корней оказал азот в дозе 180 кг/га. Количество выделяющейся при дыхании корней  $\text{CO}_2$  у подроста на площадках с этой дозой азота на не разреженном участке превышало контроль на 77%, на участках с интенсивностью рубки 70% – на 29% (таблица 12).

Повышенная доза азота ( $\text{N}_{270}$ ) в начале вегетационного периода у ели привела к нарушению нормальной работы корней. Как отмечают авторы (Абражко, 1986; Коновалов, Листов, 1989; Банева, 1990) явление повреждения и даже гибели корней у хвойных пород при внесении повышенных доз удобрений характерно для многих древостоев.

Таблица 12 – Влияние внесения мочевины в почву и выборочной рубки на дыхание корней подроста ели в 53-летнем березняке, мг  $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$

| Дата     | Температура воздуха, °С | Интенсивность рубки |                  |                  |          |                  |                  |
|----------|-------------------------|---------------------|------------------|------------------|----------|------------------|------------------|
|          |                         | без рубки           |                  |                  | 70%      |                  |                  |
|          |                         | контроль            | $\text{N}_{180}$ | $\text{N}_{270}$ | контроль | $\text{N}_{180}$ | $\text{N}_{270}$ |
| 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               |

Гибель части корней приводит к снижению интенсивности физиологических процессов в надземных частях растений (Kellomaki, Seppala., 1982; Romanova, 1987; Kaunisto, 1987). В опытах одной из основных причин низкого энергообмена в корнях контрольных растений и при внесении высоких доз азота явилась слабая обеспеченность корней органическими соединениями (ассимилятами) из кроны. На контроле в корни ели поступило 223–381 имп./мин радиоуглерода. На секции с постепенной рубкой и азотом ( $\text{N}_{180}$  и  $\text{N}_{270}$ ) в корни ели поступило 519–746 и 211–391 имп./мин соответственно. В конце вегетации обе дозы азота усиливали выделение  $\text{CO}_2$ . В июле интенсивность дыхания мелких корней на контроле без рубок при температуре 19,0 °С составляла  $0,66 \pm 0,08$ , в вариантах с  $\text{N}_{180}$  и  $\text{N}_{270}$  соответственно  $1,22 \pm 0,16$ ;  $0,62 \pm 0,06$  мг  $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$ . Значения критерия Стьюдента превышали критический уровень, равный 2,8, лишь для варианта  $\text{N}_{180}$  ( $t_{st0,95} = 4,7$ ). Для варианта  $\text{N}_{270}$  значения  $t_{st0,95} < 0,3$ . На изреженном участке древостоя эти показатели на контроле и вариантах  $\text{N}_{180}$ ,  $\text{N}_{270}$  соответственно  $0,88 \pm 0,07$ ;  $1,16 \pm 0,13$ ;  $0,90 \pm 0,17$  мг  $\text{CO}_2$  (г·ч) при  $t_{st0,95}$  с контролем 3,2 и 0,2.

На второй год все дозы азота усилили выделение  $\text{CO}_2$  корнями. В этот год дыхание корней у подроста ели на удобренных площадках превышало контроль на 17–78%, причем, как и в первый год, наиболее существенно оно повышалось на удобренных площадках не разреженного насаждения на 67–78%.

Опыты показали, что наиболее эффективной дозой азота для корней ели в северотаежных березняках является доза 180 кг/га. Эту дозу необходимо вносить через 2–3 года после проведения постепенной рубки.

**Водный режим ели.** Известно, что удобрения, изменяя гидратацию плазменных коллоидов, оказывают влияние на физическое состояние и количество воды в листе (Алексеев, Гусев, 1957; Гусев, 1966). Азот, усилив работу корней, активизировал поглощение ими воды из почвы. У ели это привело к повышению обводненности ее тканей. Уже в первый год влажность молодой хвои на удобренных площадках была на 2–3% выше, чем на контроле (таблица 13).

Более значительно (на 0,2–1,0%) оводненность хвои возросла на удобренных площадках изреженного древостоя (на 1,7–2,8% против 1,6–1,8% в контроле). Наряду с влажностью азот оказал влияние также на водный дефицит хвои. Под его влиянием водный дефицит хвои уменьшился на 0,5%. Азот, повысив влажность хвои, привел к уменьшению интенсивности транспирации и повышению ее продуктивности.

Таблица 13 – Влияние азота и постепенной рубки на влажность и водный дефицит хвои у подростка ели в 59-летнем березняке

| Возраст хвои, год      | 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             |

Несмотря на увеличение влажности хвои, интенсивность транспирации у подростка на удобренных азотом площадках уже в первый год понизилась по отношению к контролю на 12–15%. На второй год хвоя также продолжала транспирировать слабее, чем на контроле (таблица 14).

Таблица 14 – Влияние внесения азота на интенсивность транспирации хвои ели в 59-летнем березняке, мг Н<sub>2</sub>О/(г·ч)

| Категория подростка | Транспирация хвои ели без внесения и с внесением азота, кг на 1 га д.в. |     |                  |    |                 |                       |     |                  |    |                 |
|---------------------|---|-----|------------------|----|-----------------|-----------------------|-----|------------------|----|-----------------|
|                     | естественный древостой  |     |                  |    |                 | постепенная рубка 52% |     |                  |    |                 |
|                     | 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             |

Увеличение дозы азота со 180 до 270 кг/га и высоты подростка существенного влияния на интенсивность транспирации не оказало. Азот понизил интенсивность транспирации, однако на участках с постепенной рубкой и азотом показатели оказались все же выше, чем на контроле.

**Сезонная динамика пигментов в хвое ели.** После внесения азота в 53-летний березняк концентрация пигментов в хвое в первый год повысилась на 32 - 36% (рисунок 7).

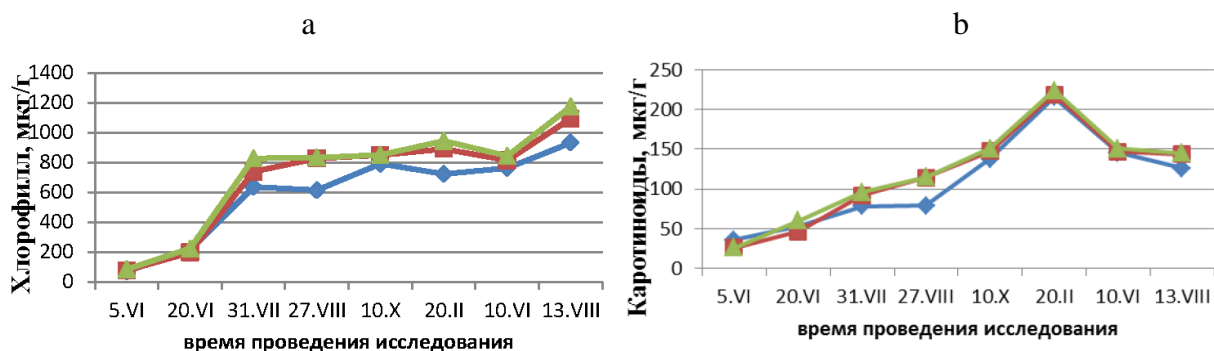


Рис. 7. Влияние азота на сезонную динамику накопления пигментов в хвое подростка ели в 53-летнем березняке на контрольной не разреженной секции: а – концентрация хлорофилла, б – концентрация суммы каротиноидных пигментов

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

Причиной повышения концентрации явилось усиление под действием азота синтетической деятельности корней, как органа, с участием которого в растении синтезируется значительная часть пигментов (Рубин, Германова, 1956, 1959; Гавриленко, Рубин, 1963, 1964). В летние месяцы обе дозы повышали в хвое концентрацию пигментов. В зимние месяцы накопление зеленых пигментов под действием дозы N<sub>180</sub> продолжилось, а доза N<sub>270</sub> нарушила синтез хлорофилла и привела к небольшому (на 10–12%) снижению его концентрации в хвое по сравнению с августом. Количество хлорофилла у контрольных растений увеличилось еще в течение второго года на 15%, у удобренных азотом растений – на 13%.

Внесение азота (N<sub>180</sub> и N<sub>270</sub>) на участках с постепенной рубкой, как и его внесение в березняк, у подростка ели, также положительно сказалось на синтезе обеих групп пигментов.

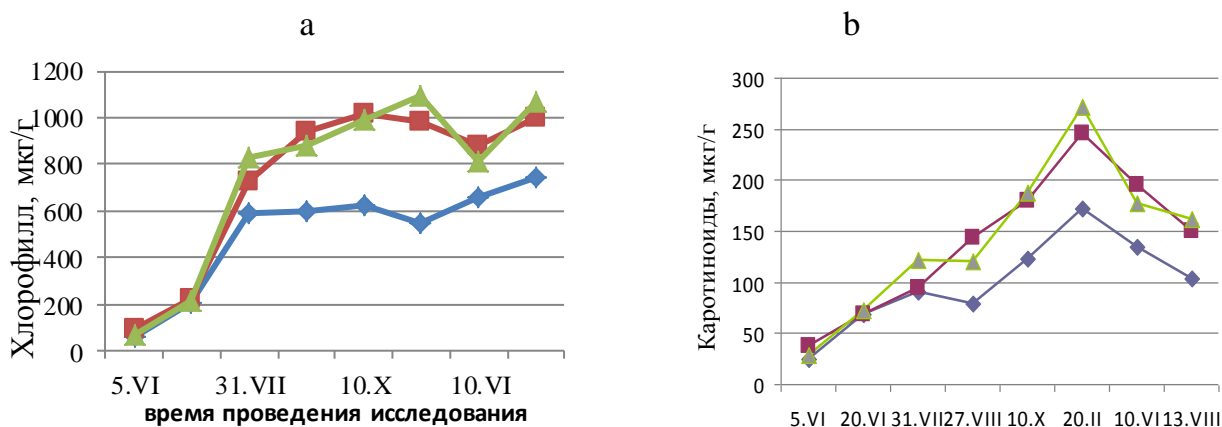


Рис. 8. Влияние азота на сезонную динамику накопления пигментов у подростка ели в 53-летнем березняке на секции с максимальной интенсивностью рубки (70%):

а – концентрация хлорофилла, б – концентрация суммы каротиноидных пигментов

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

Наибольшая концентрация пигментов под действием азота в хвое подростка накапливалась на участках с интенсивностью рубки 50 и 70%. Однако разница между этими вариантами оказалась несущественной: менее 11% ( $t \leq 3$ ). В августе на участке с интенсивностью рубки 70% в варианте с N<sub>180</sub> в молодой хвое ели со-



держалось 768 мкг/г хлорофилла и 95 мкг/г каротиноидов, а в варианте с максимальной дозой азота (N<sub>270</sub>), соответственно, 1030 и 131 мкг/г или в 1,4 больше.

В ноябре в период осеннего максимума, концентрация зеленых пигментов у подростка на максимально разреженном участке была на 26% ниже, чем в березняке, а в вариантах с азотом (N<sub>180</sub> и N<sub>270</sub>) была на 32 и 37%, соответственно, выше при t<sub>факт</sub>= 13,4 и 11,0 (рисунок 8).

В целом азот оказал более сильное действие на концентрацию пигментов, чем постепенная рубка. Общий положительный результат от комплексного ухода составил 5–12%. Внесение азота в 59-летнем березняке на участке с вырубкой 52% запаса, у подростка ели привело к аналогичному эффекту.

**Особенности фотосинтеза ели после внесения удобрений.** Внесение азота в нетронутые рубкой березняки у ели слабо повлияло на интенсивность фотосинтеза. Через два года интенсивность фотосинтеза у подростка на контрольном участке под действием азота возросла лишь на 3–12% (таблица 15). Установлено, что в загущенных березняках подрост ели в корнях и хвое накапливает больше азотных удобрений, чем на вырубках, однако поглощенный азот при недостатке света подростом в процессах обмена используется слабо (Орлов и др., 1987; Банева, 1990).

Таблица 15 – Влияние азота на интенсивность фотосинтеза (мг CO<sub>2</sub>/(г·ч)) подростка ели в 53-летнем березняке на контрольной секции

| Категория подростка | Возраст хвой, лет | Доза азота, кг/га д.в. |     |                  |     |                 |                  |     |                 |
|---------------------|-------------------|------------------------|-----|------------------|-----|-----------------|------------------|-----|-----------------|
|                     |                   | 0                      |     | N <sub>180</sub> |     |                 | N <sub>270</sub> |     |                 |
|                     |                   | M±m                    | %   | M±m              | %   | t <sub>st</sub> | M±m              | %   | t <sub>st</sub> |
| 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             |

После изреживания листового полога ассимиляционная деятельность у ели значительно активизировалась. Через два года после внесения в 59-летний березняк азота интенсивность фотосинтеза у подростка на участке с интенсивностью рубки по запасу 50% превышала контроль на 25–57% и у молодой хвой в расчете на 1 г сухой массы составляла 24,8–27,9 мг CO<sub>2</sub> в час (таблица 16).

Таблица 16 – Влияние азота и постепенной рубки на фотосинтез ели в 53-летнем березняке (мг CO<sub>2</sub>/(г·ч))

| Интенсивность рубки, % | Возраст хвой, лет | Доза азота, кг/ по д.в. |                  |                 |     |                  |                 |     |
|------------------------|-------------------|-------------------------|------------------|-----------------|-----|------------------|-----------------|-----|
|                        |                   | 0                       | N <sub>180</sub> |                 |     | N <sub>270</sub> |                 |     |
|                        |                   | M±m                     | M±m              | t <sub>st</sub> | %   | M±m              | t <sub>st</sub> | %   |
| 35                     | 1                 | 15,3±1,1                | 16,3±1,1         | 1,6             | 107 | 18,0±1,4         | 3,0             | 118 |
|                        | 2                 | 15,2±0,8                | 17,2±1,3         | 2,0             | 112 | 19,8±1,2         | 3,4             | 130 |
| 50                     | 1                 | 17,7±0,9                | 24,8±1,3         | 4,2             | 140 | 27,9±1,1         | 5,2             | 157 |
|                        | 2                 | 20,8±1,3                | 25,9±1,1         | 3,3             | 125 | 31,2±1,4         | 4,8             | 154 |
| 70                     | 1                 | 22,2±1,6                | 26,9±1,5         | 2,6             | 121 | 28,2±1,3         | 2,3             | 127 |
|                        | 2                 | 24,8±1,3                | 28,9±1,2         | 2,7             | 117 | 32,1±2,3         | 3,1             | 129 |

Повышенная доза азота ( $N_{270}$ ) в первый год отрицательно сказалась на скорости ассимиляции  $CO_2$  подростом. Интенсивность фотосинтеза в июне в варианте с этой дозой была либо на уровне контроля, либо на 12% ниже его значений. Подобные нарушения в работе ассимиляционного аппарата под влиянием повышенных доз минеральных солей характерно для многих древостоев (Kellomaki et al., 1982; Чернобровкина, 2001; Коновалов, Зарубина, 2011). На следующий год максимальная интенсивность фотосинтеза отмечалась у опытных растений в вариантах с интенсивностью рубки 50 и 70%. Скорость фотосинтеза у подкормленного азотом подростка почти в два раза превышала контроль и у молодой хвои в расчете на 1 г сухой массы составляла 26,2–30,2 мг  $CO_2$  в 1 час.

Следует отметить, что на второй год повышенная доза азотного удобрения (270 кг/га) на максимально изреженном участке слабо способствовала наращиванию фотосинтеза по сравнению с участком с 50% интенсивностью рубки. Разница показателей между этими участками оказалась несущественной менее 10% ( $t < 3$ ).

Согласно расчетам, азот в комплексе с постепенной рубкой повышают интенсивность фотосинтеза у елового подростка в 2,1–3,2 раза. Достоверность разницы средних значений по критерию:  $t_{факт} = 13,6–22,7$ .

**Дыхание хвои подростка ели после внесения удобрений.** Интенсивность дыхания хвои ели на второй год в изреженном и удобренном березовом древостое выше контроля у крупного подростка на 13–14%, среднего на 22–30%, мелкого на 15–17%.

Таблица 17- Влияние азотных удобрений на дыхание хвои ели в 53-летнем березняке (изреживание 70%), мг  $CO_2/(г \cdot ч)$

| Категории подростка | Контроль  |     | $N_{180}$ |     |          | $N_{270}$ |     |          |
|---------------------|-----------|-----|-----------|-----|----------|-----------|-----|----------|
|                     | $M \pm m$ | %   | $M \pm m$ | %   | $t_{st}$ | $M \pm m$ | %   | $t_{st}$ |
| 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      |

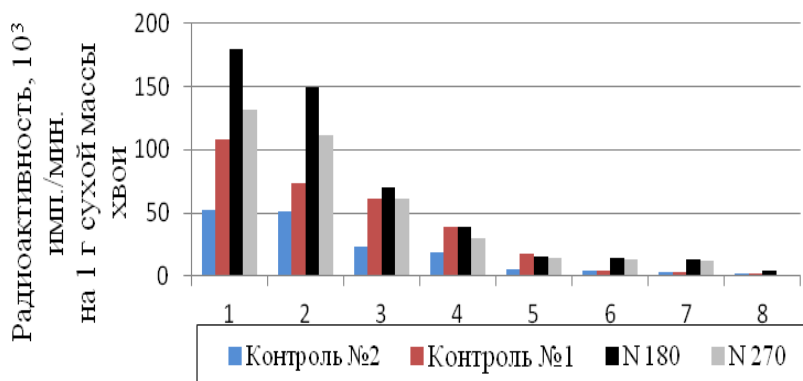
Увеличение дозы азота со 180 до 270 кг/га – не привело к существенному повышению интенсивности дыхания (таблица 17). У подростка на участках с комплексными

уходами интенсивность дыхания хвои превышала общий контроль (без рубки и азота) в 3 раза. Постепенная рубка дыхание хвои ели повысила в 2,5 раза, азот на 30%.

**Влияние азота на сток и передвижение углерода-14 у подростка ели.** Среди проблем, связанных с продуктивностью растений, центральное место отводится проблеме интеграции фотосинтеза и роста, взаимосвязи листового и корневого питания, реализуемой через систему донорно-акцепторных взаимоотношений (Курсанов, 1976, 1984; Мокроносов, 1982). Особенности оттока  $^{14}C$ -ассимилятов у ели в древостоях показали, что наряду с фотосинтезом азот ускорил также отток из хвои его продуктов в 59-летнем березняке (рисунок 9). Через 8 суток в двухлетней хвое контрольных растений осталось не менее 44% первоначальной радиоактивности, а на участках с  $N_{180}$ ,  $N_{270}$  лишь 35 и 33% и при более высокой первоначальной радиоактивности у них. Доза азота  $N_{270}$  слабо повлияла на отток ассимилятов. За 8 суток здесь перешло из хвои в другие органы 49% радиоуглерода, а на участке с  $N_{180}$  радиоактивность хвои за этот период уменьшилась на 66%.

Внесение азота в разреженный рубкой участок насаждения у ели еще больше усилило процессы накопления и оттока из хвои радиоуглеродных соединений. На участке березняке без рубки в 1-3-летней хвое за 0,5 часа ассимилировано  $103,6 \cdot 10^3$  на

контроле, у подкормленной азотом ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ )  $215,1 \cdot 10^3$  и  $162,4 \cdot 10^3$  имп./мин. На участке с постепенной рубкой показатели выше  $213,3 \cdot 10^3$ ,  $349,8 \cdot 10^3$  и  $257,7 \cdot 10^3$  имп./мин (рисунок 9).



время взятия образцов

Рис. 9. Влияние азота на скорость оттока  $^{14}C$ - ассимилятов из двухлетней хвои у подростка ели в 59-летнем березняке после постепенной рубки (52 %): контроль 1 - участок древостоя с постепенной рубкой, контроль 2 - участок древостоя без рубки и удобрений. Условные обозначения: 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.

а на участке с постепенной рубкой при его большей исходной концентрации в 1,7 и 1,3 раза. Через 8 суток в корни контрольных и подкормленных азотом ( $N_{180}$ ,  $N_{270}$ ) елочек на участке без рубки поступило  $0,33 \cdot 10^3$ ;  $1,92 \cdot 10^3$  и  $1,35 \cdot 10^3$  имп./мин соответственно, на участке с выборкой 52% запаса  $1,96 \cdot 10^3$ ;  $2,42 \cdot 10^3$  и  $1,58 \cdot 10^3$  имп./мин.

Таким образом, данные свидетельствуют о значительных нарушениях у ели в северотаежных березняках при недостатке света и азота наряду с другими физиологическими процессами, скорости фотосинтеза утилизации из хвои его продуктов.

Установлено, что только при оптимальном соотношении азотного и светового питания у растений синтезируются ферменты, необходимые для ассимиляции углерода и азота, создается полноценная структура хлоропластов и формируется активный фотосинтетический аппарат, ускоряется освобождение ассимиляционного аппарата от продуктов фотосинтеза, на что указывают и другие исследователи (Андреева, 1988; Андреева и др., 1992; Зернова, 1993).

**Сток атмосферного углерода.** Лесные экосистемы служат основным источником депонирования атмосферного углерода (Уткин, 1995; Вомперский и др., 2000; Моисеев, 2000; Воронов и др., 2010; Усольцев, 2010; Бобкова и др., 2014). В 59-летнем березняке проективное содержание хлорофилла у ели в расчете на среднее дерево контроля равно 1,387 г. (таблица 18).

Таким образом, за пять лет действия  $N_{180}$  увеличилась масса хвои (2,2 кг) и концентрация в ней хлорофилла (2,6 мг). ХИ ели в контрольном участке увеличился в 2,2 раза (до 3,062 г). На участке с рубкой среднее деревце на контроле стало аккумулировать 293 г углерода, в варианте с внесением 180 кг/га азота – 580 г.

Из всего количества имеющихся ассимилятов за все время (1 год) на участке без рубки из 2–3-летней хвои в транспортную сеть дерева у контрольных растений оттекло  $94 \cdot 10^3$ , в вариантах с  $N_{180}$  и  $N_{270}$  –  $202 \cdot 10^3$  и  $156 \cdot 10^3$  имп./мин радиоуглерода, а на участке с вырубкой 52% запаса –  $203 \cdot 10^3$ ;  $338 \cdot 10^3$  и  $250 \cdot 10^3$  имп./мин радиоуглерода.

Постепенная рубка увеличила количество оттекающих из хвои ассимилятов в 2,2 раза, азот на участке без рубки – в 2,1 и 1,6 раза,

Таблица 18 – Влияние внесения азота на хлорофилловый индекс и ежегодный сток углерода у ели в 59-летнем березняке после постепенной рубки

| Объект                            | Вариант опыта              |           |        |                |                                 |           |        |      |
|-----------------------------------|----------------------------|-----------|--------|----------------|---------------------------------|-----------|--------|------|
|                                   | лесосека (52 %) - контроль |           |        |                | лесосека (52%)+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 остальных 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. экз./га |                            |           | 2,74   |                |                                 |           | 2,82   |      |

Все сохранившие жизнеспособность деревья на изреженном контроле из атмосферы стали утилизировать 802 кг/га углерода, на участках с внесением азота и рубкой – 1636 кг/га.

## 7. СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЕЛИ ПРЕДВАРИТЕЛЬНОГО И СОПУТСТВУЮЩЕГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ПОСЛЕ КОМПЛЕКСНЫХ УХОДОВ

*Состояние лесовосстановления в березняках и осинниках.* Устойчивое неистощительное лесопользование при естественном ходе его развития не может быть успешно осуществлен без учета наличия имеющегося под пологом древостоя количества и качества хвойного подроста. По усредненным данным специально обследованных 8 выделов, под пологом березняков в черничных лесорастительных условиях северной и средней подзон тайги имеется от 1,72 до 4,40 тыс. экз./га подроста. На еловый элемент леса приходится от 1,35 до 3,71 тыс. экз./га.

В лиственных насаждениях средней подзоны общее количество хвойного подроста находится, примерно, в равных соотношениях – 3,1 тыс. экз./га в березняках и 2,8 тыс. экз./га в осинниках. В северотаежных березняках на 1 га в среднем насчитывается 3,7 тыс. экз./га подроста ели, под пологом осинников – около 1,4 тыс. экз./га (таблица 19). Этого количества достаточно для успешного восстановления ельников при условии соблюдения необходимых лесоводственных требований и технологий при организации лесосечных работ при заготовке древесины.

На севере таежной зоны под пологом березняков преобладает крупный подрост ели, который через 2–3 года после вырубki березы характеризуется интенсивным приростом в высоту. В березняках северной подзоны высота подроста ели колеблется от 1,2 до 2,7 м, среднетаежной подзоны – от 1,3 до 1,5 м.

Детальный учет естественного возобновления в 59-летнем березняке черничном северной тайги показал, что здесь имеется 6,7 тыс. экз./га жизнеспособного подроста разных пород, из них ели 4,2 тыс. экз./га. Преобладающим (59%) для ели является возраст 35–55 лет, средняя высота – 1,8 м, прирост – 4,2 см. Наиболее представлен (61%) крупный подрост.

Таблица 19 – Характеристика состояния естественного лесовозобновления в березняках и осинниках (объединенные данные по 8 ПП)

| Подзона тайги | Тип насаждения | Древостой |      | Количество подроста, тыс.экз./га |        |       |       |       | Ель (ср.) |      |
|---------------|----------------|-----------|------|----------------------------------|--------|-------|-------|-------|-----------|------|
|               |                | А, лет    | Н, м | ель                              | береза | сосна | осина | итого | А, лет    | Н, м |
| Северная      | березняк       | 66        | 17,6 | 3,71                             | 0,54   | 0,09  | 0,16  | 4,40  | 48        | 1,8  |
|               | осинник        | 65        | 17,3 | 1,35                             | 0,20   | –     | 0,29  | 1,72  | 31        | 1,3  |
| Средняя       | березняк       | 70        | 19,2 | 3,07                             | 0,60   | 0,07  | 0,22  | 3,75  | 38        | 1,4  |
|               | осинник        | 71        | 23,3 | 2,81                             | 0,13   | –     | 0,17  | 3,01  | 31        | 1,3  |

В целом, оценивая состояние естественного возобновления ели под пологом лиственных насаждений, можно отметить, что на Севере данный процесс протекает вполне успешно. Это позволяет считать подрост ели важным резервом для возможного последующего переформирования лиственных насаждений в елово-лиственные или еловые формации. Успешного переформирования осиновых насаждений в еловые вполне можно достичь и в среднетаежной подзоне.

**Состояние лесовосстановления после постепенных рубок.** Исследования показали (Зарубина и др., 2015), что постепенные рубки в лиственных лесах, в результате неблагоприятного воздействия лесозаготовительной техники, ведут к гибели части подроста в основном. При рубках с применением комплекса машин (харвестер и форвардер) сохраняется более 80% подроста. На лесосеке среди молодого поколения господствующее положение сохраняется за елью.

После рубки и вывозки древесины на лесосеке 59-летнего березняка сохранилось 3,13 тыс. экз./га подроста ели (53%) и 2,7 тыс. экз. подроста лиственных пород. Средняя высота подроста ели на вырубке по сравнению с контролем несколько уменьшилась и через 5 лет после вырубке лиственных пород составляла 1,64 м (в контроле 1,8 м). Подрост сосны во время рубки был почти весь уничтожен (76,9%).



Рис. 10. Состояние предварительного возобновления после проведения 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 10%.

В пасаках за 5 лет после рубки, несмотря на улучшение лесорастительных

условий, вновь появилось лишь 0,8 тыс. экз./га всходов и самосева ели и около 2,8 тыс. шт./га лиственных пород, в том числе 2,2 тыс. экз./га березы. На технологических коридорах за этот период было выявлено 33,7 тыс. экз./га древесных пород. Основную долю всходов и самосева составила ель (55,3%), сосна – менее 10%.

Среди лиственных пород на технологических коридорах больше появилось березы (более 76%), осины имелось более 3,2 тыс. экз., что составляло менее 10%. Формула самосева на технологических волоках - 6ЕЗБ1Ос+С. В целом состояние самосева на технологических коридорах и в пасаках хорошее.

При благоприятных условиях самосев способен успешно участвовать в лесовозобновительном процессе. Больные и усохшие всходы в процессе учетов не выявлены.

Обусловленность жизненного состояния от светового режима проявилась у подростка в скорости роста в высоту и величине биометрических характеристик. Исследованиями ряда авторов (Жуков, Бузыкин, 1977; Zelitch, 1982; Бузыкин и др., 1991; Щербатюк и др., 1991, 1999) показана статистически достоверная связь между приростом, накоплением органической массы и ассимиляционной способностью хвойных древесных пород и состоянием факторов внешней среды, а также между ассимилирующей массой и годичным приростом стволовой древесины (Надуткин, Молянов, 1972; Кищенко, 1985).

**Рост подростка ели при онтогенезе березняков.** У подпологовой ели в березняках прирост в высоту в зависимости от их возраста изменяется от  $22,4 \pm 6,3$  см до  $3,5 \pm 0,5$  см. Величина прироста боковых побегов также изменяется, но при более низких абсолютных значениях (от  $10,9 \pm 3,6$  см до  $4,5 \pm 0,6$  см). Максимальный прирост в высоту подрост ели имеет в 8-летнем насаждении. В 13-летнем березняке, несмотря на относительно благоприятные для подростка ели экологические условия, прирост верхушечного и боковых побегов по сравнению с 8-летним насаждением оказывается несколько замедленным.

Особенно медленно подрост ели 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 прирост верхушечного побега не превышает 5–6 см. Дальнейшее увеличение возраста березового древостоя заметного влияния на скорость роста побегов у ели не оказывает.

**Рост подростка ели после постепенной рубки.** Улучшение светового и теплового режимов, увеличение влагозапасов в почве, активизация метаболической деятельности в результате выборки части лиственного яруса в березовом древостое положительно сказались на росте ели в высоту (таблица 20). До рубки же прирост ели в высоту не имел статистически достоверных различий на уровне 0,95 ( $t = 1,21$ ).

В период приспособления к условиям внешней среды на лесосеке (1999 – 2000 гг.) прирост верхушечных побегов у ели мало отличался от показателей контроля и периода до рубки. 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. Прирост значимый и статистически достоверный ( $t_{st 0,95} = 3,8–6,5$ ).

Таблица 20 – Прирост верхушечных побегов ели в 59-летнем березняке (см/год)

| Группы высот, м | 1994–1998 гг. (до рубки) |                |          | 1999–2003 гг. (после рубки) |                 |          |
|-----------------|--------------------------|----------------|----------|-----------------------------|-----------------|----------|
|                 | контроль                 | опыт           | $t_{st}$ | контроль                    | опыт            | $t_{st}$ |
| до 0,5          | $1,9 \pm 0,08$           | $1,8 \pm 0,10$ | 0,12     | $1,9 \pm 0,21$              | $3,1 \pm 0,29$  | 4,34     |
| 0,6-1,0         | $3,0 \pm 0,12$           | $2,6 \pm 0,09$ | 0,93     | $2,8 \pm 0,14$              | $4,5 \pm 0,50$  | 4,74     |
| 1,1-1,5         | $3,5 \pm 0,18$           | $3,3 \pm 0,10$ | 0,51     | $3,4 \pm 0,22$              | $6,6 \pm 0,65$  | 5,57     |
| 1,6-2,0         | $3,8 \pm 0,20$           | $3,6 \pm 0,11$ | 0,73     | $4,3 \pm 0,56$              | $8,3 \pm 0,80$  | 5,69     |
| 2,1-2,5         | $5,2 \pm 0,29$           | $4,9 \pm 0,15$ | 0,46     | $5,3 \pm 0,35$              | $9,2 \pm 0,64$  | 7,25     |
| >2,5            | $7,2 \pm 0,37$           | $7,6 \pm 0,22$ | 1,21     | $8,1 \pm 2,45$              | $11,3 \pm 0,63$ | 4,54     |

Более значимо прирост увеличивался у мелких категорий подростка. Прирост в высоту за три года после рубок (2001–2003 гг.) возрос в 2,1 раза. У крупного подростка высотой до 2 м – на 65–82%. За 5 послерубочных лет дополнительный прирост вер-

хушечных побегов у ели в зависимости от группы высот составил: от 5,7 см у мелко-го до 16,2 см у крупного подроста ели.

**Форма кроны ели.** На контрольных объектах без комплексного ухода крона представляет собой зонтикообразный уплотненный купол с близким расположением мутовок. Такое состояние 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 вырубki части листовенного яруса привело к трансформации кроны в сторону ее улучшения. Изменился экологический коэффициент кроны в результате опережающего роста главных побегов по сравнению с боковыми. У большинства категорий высоты подроста экологический коэффициент кроны стал выше единицы. Она (крона) из эллипсоидной преобразуется в конусообразную форму. В итоге после комплексного ухода создаются условия для улучшения функционирования ассимиляционного аппарата ели.

**Морфологическая характеристика побегов.** У подпологовой ели при возрастном развитии березняков 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). В 13-летнем насаждении снижается в среднем на 20%. В спелых березовых древостоях у подпологовой ели на однолетних побегах, из-за уменьшения длины побегов и хвои на них, содержится не более 0,10–0,12 г.

Постепенные рубки положительно влияют на морфоструктуру побегов. Под их влиянием увеличивается масса (в 3 раза) и длина побегов, количество (в 2 раза) и масса хвои – каждая хвоинка в 1,5 раза тяжелее. 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.

**Структура фитомассы.** Адаптация подроста к экологическим условиям место-произрастания на морфологическом уровне происходит через изменение целого ряда его биометрических показателей. Еловый подрост в березняках разного возраста имеет различную структуру фитомассы. При одинаковой высоте наибольшая масса хвои в 13-летнем березняке. Крона среднего дерева ( $H_{cp} = 175$  см) содержит до 285 г хвои из расчета на абсолютно сухой вес. В спелых березняках деревья ели аналогичной высоты имеют вегетирующей хвои в 2,0–2,5 раза меньше (таблица 21).

Накопление массы ветвей и сучьев, напротив, усиливается. В 8-летнем насаждении в общей массе деревьев на долю вегетирующей хвои приходится 27%, в 65-летнем березняке только 12% .

Постепенные рубки оказали влияние на накопление хвои подростом. В изреженном варианте 53-летнего березняка выявлено, что общая масса хвои подпологовой ели через 8 лет после рубки (50% запаса) увеличилась в 3,7 раза, а масса молодой физиологически наиболее активной 1-2-летней хвои – более чем в 7 раз.

Масса ветвей на деревьях также оказалась подверженной значительной изменчивости в соответствии со световыми условиями. Ежегодный прирост ветвей и хвои, высоким оказался у подроста в 8-летнем насаждении (39,2 г), а наиболее низким (1,6–2,2 г) – в спелых березовых древостоях. Общая масса ветвей, включая и сухие

сучья, выше в 13-летнем березняке (321 г). У моделей в 8-летнем березняке сухие сучья у моделей не обнаружены.

Таблица 21 – Фитомасса (г абс. сухой массы) подпологовой ели в двухъярусных березово-еловых насаждениях разного возраста и интенсивности рубки

| Состав фитомассы    | Фитомасса фракций (г) при возрасте (лет) березовых насаждений |        |       |       |       |        |
|---------------------|---|--------|-------|-------|-------|--------|
|                     | 8   | 13     | 33    | 65    | 53    | 53*    |
| Хвоя 1 года         | 77,6  | 51,4   | 14,6  | 1,9   | 9,6   | 67,6   |
| Хвоя 2 года         | 70,7  | 52,3   | 16,2  | 12,4  | 8,3   | 65,0   |
| Хвоя прошлых лет    | 108,3   | 181,0  | 94,5  | 88,9  | 77,8  | 225,0  |
| Итого:              | 256,6   | 284,7  | 125,3 | 112,2 | 95,7  | 357,6  |
| Побеги 1 года       | 39,2  | 20,4   | 3,3   | 2,2   | 1,6   | 24,2   |
| Побеги 2 года       | 42,8  | 22,7   | 5,2   | 3,0   | 3,0   | 29,7   |
| Побеги прошлых лет  | 144,0   | 112,8  | 149,5 | 139,7 | 171,6 | 280,1  |
| Итого:              | 226,0   | 155,9  | 158,0 | 144,9 | 176,2 | 334,0  |
| Сухие ветви         | 0   | 65,1   | 27,2  | 26,0  | 71,7  | 10,0   |
| Ствол               | 286,5   | 316,5  | 360,5 | 456,1 | 354,5 | 338,1  |
| Корни               | 183,7   | 200,5  | 192,8 | 184,8 | 173,4 | 253,9  |
| Итого:              | 470,2   | 582,1  | 580,5 | 666,9 | 599,6 | 602,0  |
| Всего:              | 952,8   | 1122,7 | 863,8 | 924,0 | 871,5 | 1293,6 |
| Высота модели, см   | 177,0   | 174,0  | 178,0 | 176,0 | 174,0 | 180,0  |
| Возраст, лет        | 13,0  | 24,0   | 33,0  | 47,0  | 45,0  | 30,0   |
| Высота кроны, см    | 172,0   | 98,0   | 80,0  | 76,0  | 82,0  | 120,0  |
| Углерод, Сг/деревце | 463,7   | 439,2  | 425,7 | 456,4 | 431,0 | 628,9  |

\*Березняки пройдены постепенной рубкой

Через 8 лет после выборки 50% запаса в 53-летнем насаждении масса ветвей у подроста возросла более чем в 2 раза, масса корней почти в 1,5 раза. Следовательно, и площадь питания, освоенная корнями, также увеличилась. В то же время, масса сухих сучьев почти на такую же величину уменьшилась.

Аналогичная закономерность накопления и распределения фитомассы у подростка ели на участках постепенной рубки выявлена и в 59-летнем березняке. Через 5 лет сухая масса среднего дерева увеличилась почти в 2 раза и составляла: на опытном участке - 1,14 кг, на контроле - 0,67 кг. Масса молодой 1–3-летней хвои возросла в 3 раза, а масса сухих сучьев на такую же величину уменьшилась. Запас живых ветвей увеличился в 4,3 раза, а масса древесины и коры сократилась на 13%.

**Водонасыщенность тканей деревьев** служит важной экологической характеристикой условий местопроизрастания, степени обеспеченности почвенной влагой. Наибольшее количество влаги от общего количества у подростка в 59-летнем березняке содержится в древесине ствола (36,6%) и хвое (27,5%). В побегах аккумуляровано около 14 %, в живых ветвях – менее 1 %, в коре ствола - до 11%.

Через 5 лет после выборки 52% запаса влагозапасы подростка увеличились в 1,7 раза: с 571 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 подростом на изреженных участках древо-стоя имеет большое положительное значение для нормальной жизнедеятельности,



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%.

**Рост подроста ели в березняках после внесения азотных удобрений.** Прирост верхушечного побега у подроста ели опытного и контрольного объектов до внесения удобрений в березовое насаждение не имел достоверных различий на уровне 0,95 ( $t = 0,2-0,4$ ). Особенно активно верхушечный побег у опытных растений начал увеличиваться на третий год и был выше контроля в 2,2–2,3 раза. За 5 лет суммарный дополнительный прирост ели под действием азота на участке березняка без рубки составил: в варианте с  $N_{180}$  - 19,2 см, в варианте с  $N_{270}$  - 20,8 см, на участке постепенной рубки - 36,6 см и 35,5 см соответственно (таблица 22).

Таблица 22 – Влияние азота на динамику роста (см) верхушечного побега ели

| Годы      | Среднегодовой прирост ели в высоту (см) при интенсивности рубки (%) и дозах вносимого азота (кг на 1 га д.в.) |           |           |         |           |           |
|-----------|---|-----------|-----------|---------|-----------|-----------|
|           | 0 %   |           |           | 52 %    |           |           |
|           | 0   | $N_{180}$ | $N_{270}$ | 0       | $N_{180}$ | $N_{270}$ |
| 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 год – постепенная рубка, 2001 год - внесение мочевины

Дополнительный прирост у ели с комплексным уходом (рубка + азот) оказался существенным и в 2,7 раза превысил прирост контрольного подроста. По отношению к удобренным азотом растениям на участке без рубки прирост был выше в 1,4 раза. За 8 лет действия комплексного ухода общий дополнительный прирост в высоту составил 96 см, а биологическая масса среднего деревца выросла в 2 раза, количество вегетирующей массы в 3 раза (с 1,040 до 3,054 г).

### Заключение

При возрастной смене березняков в черничных лесорастительных условиях рост и формирование елового яруса обусловлены совместным онтогенезом производного 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 в основном 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 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 бо-

лее крупные (лидирующие) деревья подавляют более мелкие. С повышением рангового статуса деревьев текущий среднепериодический прирост их существенно увеличивается.

Анализ формирования и роста подпологовой ели свидетельствует, что для ускорения смены северотаежных березняков ельниками необходимо изреживание листовенного яруса путем своевременного проведения выборочных форм рубок.

Постепенные рубки в березовых насаждениях наряду с получением высоко-сортной листовенной древесины позволяют существенно улучшать жизненные условия для подпологовой ели и ускорять процесс переформирования березняков в елово-березовые и еловые насаждения.

Улучшение факторов среды (световой, тепловой, водный режимы, корневого питания) значительно повышает жизненное состояние подпологовой ели, усиливается ее рост в высоту. Активным ростом на лесосеке характеризуются деревья высокого ранга, занимающие в еловом пологе лидирующее положение. Наиболее слабой реакцией на изменение условий внешней среды после изреживания древостоя характеризуются 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.

Рубки в листовенных насаждениях 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 необходимо применять минеральные удобрения и биологическую мелиорацию.

Действие азота, вносимого в северотаежные березняки, проявляется, прежде всего, через действие на корневые системы. Удобрения значительно активизируют дыхание как мелких, физиологически наиболее активных, так и проводящих корней и, следовательно, способствуют повышению их энергетического уровня и физиологической активности. Особенно заметно активизация дыхания корней (более чем в 1,5 раза) у ели происходит под влиянием азота в дозе  $N_{180}$ .

Под действием комплексного фактора (равномерно-постепенные рубки и внесение азота) эффект более значителен, чем при раздельном действии удобрений и рубки. Интенсивность дыхания корней у подростка на удобренных и пройденных постепенной рубкой объектах превышала дыхание корней в естественном 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 подростка после его проведения. Активизировалось поглощение из почвы азота и воды, повысилась оводненность органов и тканей. Под действием рубки интенсивность транспирации возросла в 2 раза, а под влиянием азота она, напротив, понизилась на

8–15%, при этом увеличилась интенсивность фотосинтеза в 2,1–3,2 раза (достоверность разницы средних значений по критерию Стьюдента  $t = 13,6–22,7$ ). Наибольшее влияние на интенсивность фотосинтеза у ели оказывает интенсивность рубки (58,0–67,8%). Эффективность действия 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 на особую роль азота в метаболических процессах.

Результаты исследования с применением стабильного изотопа углерода-14 на объектах с различной интенсивностью рубки и с 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.

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 условий среды, повышения биологической устойчивости ели, ускорения 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 подростка ели, способного после выборочных рубок обеспечить восстановление коренных хвойных насаждений. Преобладающий возраст подростка 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 подростка 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 многооперационных машин (харвестер и форвардер, звено вальщиков в сочетании с форвардером) и при традиционной разработке лесосек (валка деревьев – бензомоторные пилы, трелевка хлыстов – трактора с тросово-чокерной оснасткой) до-

стигается достаточно высокая (68–80%) сохранность елового подроста и обеспеченность заданной полноты господствующего яруса.

5. На протяжении 5–8 лет после лесосечных работ на технологических волоках создаются благоприятные условия для появления значительного 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, густота самосева хвойных пород незначительна - 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 листовенного полога на ранней стадии их развития посредством рубок ухода. С учетом экономического подхода, исходя из качественных показателей листовенной древесины, изреживание листовенного полога посредством постепенных рубок (равномерно-постепенные или длительно-постепенные) целесообразно начинать 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 дорастивание 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. 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.

## Основные публикации по теме диссертации

### Монографии:

1. **Зарубина, Л.В.** Эколого-биологические особенности ели в северотаежных фитоценозах (состояние, антропогенное влияние) / Л.В. Зарубина, В.Н. Коновалов. - Архангельск: ИД САФУ, 2015. – 186 с.
2. **Зарубина, Л.В.** Эколого-физиологические особенности ели в березняках черничных / Л.В. Зарубина, В.Н. Коновалов. - Архангельск: ИД САФУ, 2014. – 378 с.
3. Коновалов, В.Н. Эколого-физиологические особенности хвойных на удобренных почвах / В.Н. Коновалов, **Л.В. Зарубина**. – Архангельск: САФУ, 2011. – 295 с.

### Статьи в изданиях по перечню ВАК для специальности 06.03.02:

4. Коновалов, В. Н. Оценка жизнеспособности ели в березняке черничном в процессе его возрастного развития / В. Н. Коновалов, **Л. В. Зарубина** // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2016. – №5. – С. 44–60.
5. **Зарубина, Л. В.** Рост подполового возобновления ели на вырубках березняка черничного / Л. В. Зарубина // Известия СПбЛТА. – 2016. – Вып. 216. – С. 58–68.
6. Коновалов, В. Н. Состояние естественного возобновления в мелколиственных лесах Севера / В.Н. Коновалов, **Л. В. Зарубина** // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2016. – №3. – С. 52–65.
7. **Зарубина, Л. В.** Влияние прореживания и азота на сезонную динамику дыхания корней сосны и ели / Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2016. – № 1. – С. 100–114.
8. **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 Северного (Арктического) федерального ун-та. Серия «Естественные науки». – 2015. – № 1. – С. 85–94.
9. **Зарубина, Л. В.** Оценка естественного лесовосстановления в мелколиственных лесах Севера и на вырубках из-под них / Л. В. Зарубина // Вестник Северного (Арктического) федерального ун-та. Серия «Естественные науки». – 2015. – № 2. – С. 35–45.
10. **Зарубина, Л. В.** Динамика дыхания корней сосны и ели в северотаежных фитоценозах / Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов, П. А. Феклистов, Д. Н. Клевцов // Вестник Северного (Арктического) федерального ун-та. Серия «Естественные науки». – 2014. – № 2. – С. 52–60.
11. Коновалов, В.Н. Влияние дозы азота при подкормках на отток <sup>14</sup>C-ассимилятов у сосны в сосняках лишайниковых / В. Н. Коновалов, **Л. В. Зарубина** // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2012. – №1. – С. 7–13.
12. 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.
13. **Зарубина, Л. В.** Влияние рубок на фотосинтез и отток <sup>14</sup>C-ассимилятов у подроста ели в березняках черничных / Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов, // Вестник Поморского ун-та. Серия. Естественные и точные науки. – 2011. – № 3. – С. 49–54.
14. Коновалов, В. Н. Влияние подсочки, минеральных удобрений на физиологические процессы сосны / В. Н. Коновалов, **Л. В. Зарубина** // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2011. – №5. – С. 20–27.

### Публикации в других изданиях

15. **Зарубина, Л. В.** Влияние азота на фотосинтез и рост ели в березняках / Л. В. Зарубина // Вестник Северного (Арктического) федерального ун-та. Серия «Естественные науки». – 2016. – № 2. – С. 51–64.
16. **Зарубина, Л. В.** Фотосинтез ели в березняках черничных при разных уровнях светового и азотного питания / Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов // Развитие питания Северо-Арктического региона: проблемы и решения: материалы науч. конф. проф.- препод. состава, науч. сотрудников и аспирантов САФУ. – Архангельск: САФУ, 2016. – С. 315–318.
17. **Зарубина, Л. В.** Оценка влияния постепенных рубок и азота удобрений на жизнеспособность подроста ели в северотаежных березняках черничных / Л. В. Зарубина // Вестник КрасГАУ. – 2016. – № 5. – С. 56–64.
18. **Зарубина, Л. В.** Лесовосстановление в лиственных лесах Севера / Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов // Экологические проблемы Арктики и северных территорий: межвуз. сб. науч. тр. / отв. редактор П. А. Феклистов. – Архангельск: САФУ, 2016. – Вып. 19. – С. 71–74.
19. **Зарубина, Л. В.** Динамика формирования пигментного фонда и рост ели в березняке черничном при онтогенезе древостоя / Л. В. Зарубина // Молочнохозяйственный вестник. – 2016. – № 2 (22). – С. 26–36.
20. **Зарубина, Л. В.** Влияние разреживания и азотных удобрений на фотосинтез и рост ели в березняках черничных / Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов // Молочнохозяйственный вестник. – 2015. – № 4 (20). – С. 19–32.
21. **Зарубина, Л. В.** Дыхание корней ели и сосны на удобренных почвах в северотаежных фитоценозах / Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов // Научные перспективы 21 века. Достижения и перспективы: сб. тр. междунар. науч.-практ. конф. – Новосибирск, 2015. – С. 152–154.
22. **Зарубина, Л. В.** Динамика водного режима подроста ели в процессе сукционного развития березового древостоя / Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов // Экологические проблемы Арктики и северных территорий: межвуз. сб. науч. тр. / отв. редактор П. А. Феклистов. – Архангельск: САФУ, 2015. – Вып. 18. – С. 35–38.
23. **Зарубина, Л. В.** Влияние условий минерального питания на фотосинтез сосны и ели / Л. В. Зарубина // Повышение эффективности лесного комплекса: материалы Всероссийской науч.-практ. конф. молодых ученых, аспирантов, докторантов. – Петрозаводск, 2015. – С. 21–23.
24. **Зарубина, Л. В.** Изменение водного режима подроста ели в 53-летнем березняке черничном под влиянием лесохозяйственных мероприятий / Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов // Молочнохозяйственный вестник. – 2014. – №2 (14). – С. 14–20.
25. **Зарубина, Л. В.** Физиологическое состояние хвойного подроста при разном световом режиме в лесах таежной зоны Европейского Севера / Л. В. Зарубина, В. И. Пенюгалов // Актуальные проблемы и достижения в сельскохозяйственных науках: сб. тр. по итогам междунар. науч.-практ. конференции. – Самара, 2014. – С. 52–53.
26. **Зарубина, Л. В.** Влияние дозы азота при подкормках на отток и передвижение <sup>14</sup>C-ассимилятов у ели в северотаежных березняках черничных / Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов // Молочнохозяйственный вестник. – 2014. – № 4 (16). – С. 7–13.

27. Коновалов, В. Н. Влияние рубок ухода на отток  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов у подростка ели на осушаемых землях / В.Н. Коновалов, А. М. Тараканов, **Л. В. Зарубина** // Сб.: «Наука – северному региону». – Архангельск: САФУ, 2010. – С. 10–15.
28. Коновалов, В. Н. Особенности сезонной динамики пигментов в листьях растений сосняка кустарничково-сфагнового / В.Н. Коновалов, **Л. В. Зарубина** // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. – 2009. – № 4. – С. 24–32.
29. **Зарубина, Л. В.** Структура биомассы подростка ели в мягколиственных лесах таежной зоны / Л. В. Зарубина // Аграрная наука сельскохозяйственному производству. Том 3. Серия «Биологические науки»: сб. тр. ВГМХА по результатам науч.-практ. конф., посвященной 97-летию академии. – Вологда–Молочное: ИЦ ВГМХА, 2008. – С. 30–34.
30. **Зарубина, Л. В.** Динамика пигментов у ели в березняках черничных / Л. В. Зарубина // Проблемы и перспективы развития растениеводства и лесного дела в современных условиях: сб. материалов юбилейной науч.-пр. конф. ф-та агрономии и лесного хозяйства, посвященной 65-летию ф-та и 10-летию специальности «Лесное хоз-во». – Вологда–Молочное: ИЦ ВГМХА, 2008. – С. 118–121.
31. Коновалов, В. Н. Особенности накопления и распределения продуктов фотосинтеза у подростка ели в березняках Севера / В.Н. Коновалов, **Л. В. Зарубина** // Экологические проблемы Севера: межвузовский сб. науч. тр. / отв. редактор П. А. Феклистов. – Архангельск: АГТУ, 2005. – Вып. 8. – С. 166–167.
32. Коновалов, В. Н. Особенности оттока  $^{14}\text{C}$ -ассимилятов у ели второго яруса под влиянием рубок в осушаемых сосняках Севера / В. Н. Коновалов, А. М. Тараканов, **Л. В. Зарубина** // Проблемы физиологии растений Севера: материалы междунар. конф. – Петрозаводск: Кар. НЦ РАН, 2004. – С. 93.
33. Желдак, В. И. Лесоводственно-биологические особенности режима рубок главного пользования в сложных листовенно-хвойных насаждениях северной подзоны тайги / В. И. Желдак, **Л. В. Зарубина** // Сб. научн. тр. – Пушкино: ВНИИЛМ, 2004. – С. 11–14.
34. Коновалов, В. Н. Азотные удобрения – путь к повышению продуктивности лесов Севера / В. Н. Коновалов, **Л. В. Зарубина** // Повышение продуктивности лесов Европейского Севера и совершенствование ведения хозяйства в них: материалы междунар. конф. – Архангельск: АГТУ, 2004. – С. 29–30.
35. **Зарубина, Л. В.** Структура биомассы и сток углерода у подростка ели в мягколиственных лесах таежной зоны / Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов // Стационарные лесозоологические исследования: методы, итоги, перспективы: материалы междунар. конф. – Сыктывкар, 2003. – С. 67.
36. **Зарубина, Л. В.** Эколого-биологические особенности подростка ели в мягколиственных лесах в связи с рубками / Л. В. Зарубина, В. Н. Коновалов // Сб.: «Наука – северному региону». – Архангельск: АГТУ, 2002. – С. 91–96.
37. Коновалов, В. Н. Эколого-биологические особенности подростка ели в мягколиственных лесах в связи с рубками / В. Н. Коновалов, **Л. В. Зарубина** // Наука – северному региону: сб. науч. тр. – Архангельск: АГТУ, 2002. – С. 91–96.
38. Коновалов, В. Н. Структура фитомассы и физиологические процессы ели в мягколиственных лесах в связи с рубками / В.Н. Коновалов, **Л. В. Зарубина** // Экологические проблемы Севера: межвузовский сб. науч. тр. / отв. редактор П. А. Феклистов. – Архангельск: АГТУ, 2001. – Вып. 4. – С. 80–82.

