

П-151  
73

ISSN 0568-6148



АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
КОМИ ФИЛИАЛ

**КОМПЛЕКСНЫЕ  
БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКИЕ  
ИССЛЕДОВАНИЯ  
ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ  
ЕВРОПЕЙСКОГО  
СЕВЕРО-ВОСТОКА**

СЫКТЫВКАР 1985

1107

В работе излагаются оригинальные материалы многолетних исследований в лесных биогеоценозах средней подзоны европейской тайги. Приводятся данные по динамике накопления, характеру распределения и составу фитомассы растений в основных типах хвойных фитоценозов, по химическому анализу лизиметрических вод в почвах этих типов леса. Рассматриваются ультраструктура и эколого-физиологические аспекты жизнедеятельности ассимиляционного аппарата хвойных. Освещаются вопросы развития репродуктивных органов. Обсуждаются новые материалы по изучению лесоводственной эффективности осушения заболоченных типов леса и лесовосстановления на концентрированных вырубках.

Редакционная коллегия

Г. М. Козубов (отв. редактор), К. С. Бобкова (отв. секретарь),  
В. Б. Ларин, Н. В. Ладанова

## ВВЕДЕНИЕ

На севере европейской части нашей страны важное экономическое и социальное значение имеют леса Коми АССР. Все возрастающими темпами вовлекаются в производство лесные ресурсы этого региона. В связи с этим возникают серьезные проблемы их рационального использования, охраны и своевременного облесения обширных площадей концентрированных вырубок наиболее ценными в хозяйственном отношении древесными породами. Решение этих проблем требует глубокого знания природы северных лесов.

В сборнике приведены некоторые итоги комплексных стационарных исследований сосновых и еловых лесов Европейского Северо-Востока. Эти работы проводились отделом лесобиологических проблем Севера Коми филиала АН СССР в средней подзоне тайги. Книга является продолжением серии работ по результатам биогеоценологического изучения насаждений основных лесобразующих пород на территории республики. Это сборники "Вопросы экологии сосняков севера" (1972); "Экология ельников севера" (1977); монография коллектива авторов "Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов Европейского Севера" (1981) и др.

В данном сборнике приведены материалы по первичной биологической продуктивности хвойных лесов зеленомошной группы типов, изложены результаты сезонного роста сосны и ели в зависимости от экологических факторов. В ряде статей рассматриваются оригинальные материалы, посвященные изучению анатомии и эколого-физиологических аспектов жизнедеятельности ассимиляционного аппарата хвойных. Отражены исследования развития генеративных органов. Включены материалы по изучению миграции в почве воднорастворимых компонентов. Все перечисленные работы явились результатом исследований, проведенных в Чернамском лесном стационаре Института биологии Коми филиала АН СССР (62° с. ш.) в порядке выполнения плана научных исследований по проблемам леса (2.33.8) по теме "Биогеоценологические аспекты роста и развития сосны и ели как научная основа вос-

11/06352



Коми филиал АН СССР, 1985

Фитомасса\* древесной растительности  
в хвойных фитоценозах, т/га

| Порода                   | Хвоя<br>(листья) | Ветви | Стволы         |       | Надзем-<br>ная<br>часть | Корни | Итого  |
|--------------------------|------------------|-------|----------------|-------|-------------------------|-------|--------|
|                          |                  |       | Древе-<br>сина | Кора  |                         |       |        |
| Ельник черничный свежий  |                  |       |                |       |                         |       |        |
| Ель                      | 12,85            | 17,80 | 74,56          | 8,26  | 113,47                  | 30,51 | 143,98 |
| Сосна                    | 0,57             | 1,98  | 15,80          | 0,76  | 19,11                   | 4,23  | 23,34  |
| Береза                   | 0,76             | 2,20  | 13,49          | 2,28  | 18,73                   | 4,98  | 23,71  |
| Всего                    | 14,18            | 21,98 | 103,85         | 11,3  | 151,31                  | 39,72 | 191,03 |
| Ельник черничный влажный |                  |       |                |       |                         |       |        |
| Ель                      | 12,68            | 14,35 | 64,41          | 6,80  | 98,24                   | 29,33 | 127,57 |
| Сосна                    | 0,38             | 0,17  | 3,72           | 0,30  | 4,57                    | 1,08  | 5,65   |
| Береза                   | 1,29             | 3,88  | 25,28          | 5,34  | 35,79                   | 9,15  | 44,94  |
| Всего                    | 14,35            | 18,40 | 93,41          | 12,44 | 138,60                  | 39,56 | 178,16 |
| Сосняк черничный влажный |                  |       |                |       |                         |       |        |
| Сосна                    | 5,23             | 7,76  | 65,73          | 5,80  | 84,52                   | 19,31 | 103,83 |
| Ель                      | 0,33             | 0,40  | 0,68           | 0,09  | 1,50                    | 0,42  | 1,92   |
| Береза                   | 0,21             | 0,58  | 5,04           | 0,75  | 6,58                    | 1,73  | 8,31   |
| Всего                    | 5,77             | 8,74  | 71,45          | 6,64  | 92,70                   | 21,46 | 114,06 |

\*Масса растущих органов древостоя.

Масса подземных органов древесных растений в исследуемых ельниках составила в среднем 39,6 т/га, из них около 40% приходится на долю крупных скелетных корней толщиной более 20 мм. Эти корни почти полностью сосредоточены в слое почвы 0-30 см. Более мелкие проводящие и сосущие корни проникают до глубины 50 см, но основная масса распространяется в верхнем слое почвы толщиной 0-20 см. Физиологически активная часть корневых систем, сосущие корни с живой первичной корой, в ельнике черничном влажном образуют массу 415 кг/га. Наибольшая насыщенность почвы этими корнями отмечается в горизонте  $A_0$ .

Биопродуктивность древостоев ельников черничных средней тайги в 1,5-1,7 раза выше, чем северной, и в 2-2,3 раза, чем крайне-северной. В условиях крайнесеверной подзоны тайги Коми АССР запасы биомассы древесной растительности в ельнике черничном равны 87 т/га (Чертовской и др., 1978) в условиях северной подзоны - 110-115 т/га (Забоева и др., 1973; Бобкова, Надуткин, 1974). В пределах средней тайги ельники Европейского Северо-Востока несколько уступают по продуктивности насаждениям

этого типа, произрастающим в более западных и южных районах европейской части СССР. Так, масса древостоя спелого ельника черничного в Вологодской области, по данным А. Л. Паршевникова (1962), составляет 273 т/га. Древостои коренных еловых лесов данного типа в условиях Карельской АССР к спелому возрасту накапливают массу порядка 200-260 т/га (Щербаков, Зайцева, 1971; Казимиров, Морозова, 1973).

В средневозрастном сосняке черничном фитомасса древесной растительности составляет 114 т/га, в том числе стволовой древесины 62,6, коры стволовой 5,8, ветвей 7,6, хвои 5,1, корней 18,8 от общей массы древостоя, %. Кроны деревьев в сосняке черничном распространены на высоте от 4 до 18 м, насыщенность этого слоя органической массой ветвей и листьев составляет в среднем 104 г/м<sup>3</sup>. В сосняке черничном, где экологические условия более благоприятны для развития корней, древесные растения лучше осваивают почвенную толщу, чем в ельнике. Здесь корни распространяются до глубины 70 см, хотя они также размещаются в основном в верхних горизонтах почвы. В слое 0-30 см концентрируется 84,9% массы корней, диаметром менее 20 мм. Масса крупных скелетных корней составляет 20,8 т/га, и они почти полностью размещаются в слое 0-40 см.

Физиологически активная часть корней в основном распространяется в органогенном горизонте (86%) и непосредственно под ней в слое 10-20 см. В этом слое сосущие корни приурочены к верхней прогумусированной части и находятся в заполненных гумусовыми веществами трещинах и полостях. В условиях средней тайги 60-летний сосняк черничный накапливает примерно такую же фитомассу, какую 90-100-летние сосняки северной тайги (Надуткин, Модянов, 1972; Бобкова, 1981).

Сравнение данных по фитомассе древостоя исследуемого сосняка с материалами по древостоям примерно одного возраста в пределах близких типов леса на территории европейской части тайги показывает, что по продуктивности сосняк средней тайги Коми АССР сопоставим с среднетаежными сосняками более западных районов. В Архангельской области, по данным А. А. Молчанова (1971), в 60-летнем сосновом древостое, условно произведенном к полноте 1,0, фитомасса древостоя равна 160 т/га, а в Карелии, по Н. И. Казимирову (Обмен веществ ..., 1977), в древостоях того же возраста и типа леса при полноте 0,8-0,84 запасы органического вещества составляют 112-131 т/га. Однако, по данным А. Д. Волкова и др. (Обмен веществ ..., 1977), в сосняках черничных такого же возраста в условиях Карелии фитомасса древесной растительности значительно выше и составляет в среднем 200 т/га.

Средневозрастной сосняк черничный имеет фитомассу в условиях Коми АССР в 2,4 раза меньшую, чем древостой данного типа, произрастающий в Белоруссии (Юркевич, Ярошевич, 1974). Следует также отметить, что хвойным древостоям Коми АССР, по сравнению с насаждениями других районов европейской тайги, соответствует относительно меньший вес стволовой древесины.

*Структура растительной массы нижних ярусов растительности.* Известно, что видовой состав и структура травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов лесных сообществ является внешним проявлением и отражением сложных взаимодействий между растениями, между ними и факторами первичной среды (Сукачев, 1934; Карпов, 1969). Детальные экспериментальные исследования, проведенные в еловых лесах южной тайги (Карпов, 1969; Карпов и др., 1973, 1982; Ахминова, 1973, 1982), доказали, что ель как эдификатор оказывает сильное влияние на подбор флористического состава и структурную организацию популяций кустарничков, трав и мхов. Ведущую роль в регуляции видового состава, строения и продуктивности травяно-кустарничкового яруса играют режимы почвенной среды, в таежной зоне главное значение имеет интенсивность конкуренции между корневыми системами за усвояемые формы азота. Показано, что в хвойных сообществах, произрастающих на бедных подзолистых почвах, травы угнетаются и подавляются корнями деревьев. При этом создается более благоприятная обстановка для развития мхов.

Исследованиями В. А. Алексеева (1975) показано, что в хвойных фитоценозах средней тайги световые условия для развития растений нижних ярусов растительности относительно благоприятны. Под пологом спелых ельников зеленомошной группы типов фотосинтетически активная радиация в пасмурную погоду составляет 12-18 и в ясную — 4-18% от открытого места. По данным А. Д. Волкова и И. А. Дмитриевой (1975), она под пологом средневозрастных сосняков зеленомошной группы типов Карелии составляет 23-27%. Под пологом сомкнутого двухъярусного сосново-евого древостоя фотосинтетически активная радиация равна 14-16% от открытого места (Галенко, 1981). Сравнивая эти величины со световым минимумом лесных трав (2-3%), можно сказать, что растения нижних ярусов получают достаточное количество света. Однако экологические условия корнеобитаемого слоя почв для развития растительности весьма неблагоприятны.

Недостаток тепла и избыток влаги способствуют усилению корневой конкуренции между древесными и травянистыми растениями. В результате, как показывает анализ (табл. 3), леса зеле-

номошной группы характеризуются небольшой видовой насыщенностью и невысокими запасами фитомассы травяно-кустарничкового яруса растительности. В исследуемых ельниках черничных, где довольно сильно проявляется средообразующая функция ели, биомасса надземных частей растений нижних ярусов составляет 1,61-1,76 т/га (табл. 3). По определению В. В. Тужилкиной (1977), эта масса в ельнике черничном влажном равна 1,47 т/га.

Таблица 3

Фитомасса растений нижних ярусов, в кг/га

| Жизненная форма, вид      | Тип леса                  |                          |                  |
|---------------------------|---------------------------|--------------------------|------------------|
|                           | Ельник черничный свежий * | Ельник черничный влажный | Сосняк черничный |
| Кустарнички:              | 250                       | 453                      | 1564             |
| черника                   | —                         | 291                      | 549              |
| брусника                  | —                         | 163                      | 589              |
| голубика                  | —                         | —                        | 536              |
| вереск                    | —                         | —                        | 30               |
| Травы                     | 10                        | 38                       | 74               |
| Мхи:                      | 1500                      | 1115                     | 1795             |
| зеленые                   | —                         | 728                      | 1092             |
| политриховые              | —                         | 262                      | 289              |
| сфагновые                 | —                         | 126                      | 414              |
| Итого надземной массы     | 1760                      | 1606                     | 3433             |
| Корни кустарничков и трав | 1050                      | 1962                     | 4252             |

\* Данные Л. Н. Фроловой (1966), распределение массы по видам растений не было проведено.

Ведущая роль в накоплении органического вещества нижних ярусов растительности принадлежит мощно развитому моховому покрову (69-85%). Кустарнички накапливают 14-28%, травы — 0,7-2,3% общей массы нижних ярусов растительности. Сопоставление наших данных с материалами других авторов, полученных для ельников средней тайги, показывает, что в целом они хорошо согласуются с результатами Г. В. Русановой (Забоева и др., 1973). Согласно ее данным, в спелом ельнике зеленомошном в средней тайге Коми АССР масса растений травяно-кустарничкового и мохового ярусов составила 1,45 т/га. Несколько меньшие величины даны для ельника черничного Вологодской области Л. А. Паршевниковым (1962) и Карельской АССР Н. И. Казимировым и Р. М. Морозовой (1973), они составляют соответственно 0,98 и 1,03 т/га.

В сосняке черничном, где значительно ослаблена эдификаторная роль древостоя, запасы надземных органов травяно-кустарничкового и мохового ярусов примерно в 2 раза больше, чем в ельниках, и составляют 3,4 т/га. Основная часть биомассы нижних ярусов растительности сложена мхами (52,3%) и кустарничками (45,6%). В исследуемом типе фитоценоза травяная растительность имеет также незначительную роль в накоплении биомассы. Запасы этой группы растений составляют здесь лишь 2,1% от общей массы напочвенного покрова. Что касается количественных данных по фитомассе напочвенного покрова в сосняках черничных других районов средней тайги, то наши данные близки к данным для сосняков Карелии (Белоногова, 1974; Казимиров и др., 1977).

Биомасса подземных органов кустарничков и трав в исследуемых нами хвойных фитоценозах составляет 1,0-4,2 т/га. При этом соотношение массы надземных и подземных частей данных групп растений в черничных типах леса колеблется от 1:2,6 до 1:4. Корни кустарничков и трав распространяются главным образом в верхних горизонтах почвы, где сосредоточена и основная масса корней древесных растений. Поэтому можно предположить, что как в ельниках, так и сосняках между растениями создаются конкурентные условия в почвенной части биогеоценозов за питательные вещества. В сосняках в отдельные сухие годы в периоды вегетации возможна конкуренция и за почвенную влагу. Здесь в наиболее корненасыщенном органогенном горизонте влажность в отдельные периоды соответствовала влажности завядания, хотя в нижней части корнеобитаемого слоя влага находилась в легко доступном состоянии.

Таблица 4

Общие запасы биомассы растений в сообществах хвойных лесов, т/га

| Тип леса                            | Древостой       |       | Всего | Травяно-кустарничковый ярус |       | Мхи | Итого |
|-------------------------------------|-----------------|-------|-------|-----------------------------|-------|-----|-------|
|                                     | Надземная часть | Корни |       | Надземная часть             | Корни |     |       |
| Ельник черничный свежий (спелый)    | 151,3           | 39,7  | 191,0 | 0,3                         | 1,1   | 1,5 | 193,9 |
| Ельник черничный влажный (спелый)   | 138,6           | 39,6  | 178,2 | 0,5                         | 2,0   | 1,1 | 181,8 |
| Сосняк черничный (средневозрастный) | 92,6            | 21,5  | 114,1 | 1,6                         | 4,2   | 1,8 | 121,7 |

В заключение оценим некоторые типы лесных сообществ средне-таежной зоны Коми АССР с точки зрения общей продуктивности фитомассы (табл. 4). Ельники черничные накапливают к спелому возрасту запасы органических веществ 181-194 т/га. Основную часть биомассы формирует древесная растительность, на долю которой приходится 98%. Участие в накоплении общей фитомассы кустарничков и трав 0,7-1,4%, моховой растительности 0,6-0,8%.

В средневозрастном сосняке черничном общие запасы фитомассы растений составляют 122 т/га, в том числе на массу древостоя приходится 93,8%, травяно-кустарничкового яруса 4,8%, мохового яруса 1,4%. В целом биологическая продуктивность сосняка черничного почти на 30% меньше, чем двухъярусного сосново-елового насаждения того же возраста, где фитомасса растущих органов растений составляет 166 т/га, в том числе масса древостоя 98% (Бобкова, 1981). Следовательно, одним из путей повышения продуктивности сосняков черничных в таежной зоне является создание под пологом сосны второго яруса из ели.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В. А. Световой режим леса. — Л., 1975. — 227 с.
- Белоногова Т. В. Продуктивность живого покрова черничных и брусничных сосняков южной Карелии. — В кн.: Лесные растительные ресурсы Карелии. Петрозаводск: Карельский фил. АН СССР, 1974, с. 61-70.
- Бобкова К. С. Фитомасса древостоя. — В кн.: Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов Европейского Севера. Л., 1981, с. 46-55.
- Бобкова К. С., Надуткин В. Д. Продуктивность древесной растительности еловых лесов северной подзоны тайги. — В кн.: Экология ельников Севера. Сыктывкар, 1977, с. 45-51. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 32).
- Волков А. Д., Дмитриева И. А. Особенности светового режима и баланс солнечной радиации в связи с температурным режимом воздуха и почвы. — В кн.: Формирование и продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск: Карельский фил. АН СССР, 1979, с. 4-12.
- Галенко Э. П. Фитоклимат лесов севера. — В кн.: Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов Европейского Севера. Л., 1981, с. 21-27.
- Забоева И. В., Русанова Г. В., Слобода А. В. Биопродуктивность ельников средней и северной тайги Коми АССР. — Растительные ресурсы, 1973, т. 9, вып. 1, с. 100-106.
- Казимиров Н. И., Морозова Р. М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. — Л., 1973. — 175 с.
- Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. — Л., 1969. — 336 с.
- Лесорастительные условия и продуктивность предтундровых лесов. В. Г. Чертовской, Ф. Г. Елизаров, Б. А. Семенов, В. С. Корняк — В кн.: Эко-

логия таежных лесов. Архангельск, 1978, с. 32-42.

Молчанов А. А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. - М., 1971. - 275 с.

Молчанов А. А., Смирнов В. В. Методика изучения прироста древесных растений. - М., 1967. - 100 с.

Надуткин В. Д., Модянов А. Н. Надземная фитомасса древесных растений в сосняках зеленомошных. - В кн.: Вопросы экологии сосняков Севера. Сыктывкар, 1972, с. 70-80. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 24).

Орлов А. Я. Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможность учета годичного прироста органической массы в толще лесной почвы. Лесоведение, 1967, № 1, с. 64-70.

Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. (Н. И. Казимиров, А. Д. Волков, С. С. Зябченко, А. А. Иванчиков, Р. М. Морзова.) - Л., 1977. - 304 с.

Паршевников А. Л. Круговорот азота и зольных элементов в связи с сменой пород в лесах средней тайги. - Тр. Ин-та леса и древесины, 1962, т. 5.

Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. - Л., 1973. - 312 с.

Сукачев В. Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений. - Бот. журн., 1953, т. 38, № 1, с. 57-96.

Тужилкина В. В. Фитомасса нижних ярусов растительности зеленомошных типов леса. - В кн.: Экология ельников Севера. Сыктывкар, 1977, с. 89-92. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 32).

Уткин А. И. Биологическая продуктивность лесов. - В кн.: Лесоведение и лесоводство. М., 1975, т. 1, с. 9-190.

Факторы регуляции экосистем еловых лесов. - Л., 1983. - 317 с.

Фролова Л. Н. Особенности почвообразования в еловых лесах в связи со сменой пород в условиях Коми АССР: Автореф. канд. дис. на соиск. ученой степени канд. с.-х. наук. - М.: ТСХА, 1966. - 24 с.

Щербатов Н. М., Зайцева Н. Л. Биометрическая характеристика еловых ельников юга Карелии. - В кн.: Лесные растительные ресурсы южной Карелии. Петрозаводск, 1971, с. 22-40.

Юркевич И. Д., Ярошевич Э. П. Биологическая продуктивность типов и ассоциаций сосновых лесов. - Минск, 1974, 294 с.

## СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РОСТА НАДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ СОСНЫ И ЕЛИ

А. И. Патов

К настоящему времени накоплен значительный материал по продолжительности и интенсивности роста хвойных деревьев в целом и отдельных его частей в различных регионах страны (Смирнов, 1964; Елагин, 1976; Кищенко, 1978 и др.). Установлены основные закономерности по динамике сезонного роста надземных органов деревьев в различных типах леса. Однако леса Европейского Северо-Востока в этом плане изучены недостаточно. В связи с этим целью данной работы было изучение динамики сезонного роста побегов, хвои и стволов (по диаметру) сосны и ели. Наблюдения вели в течение вегетационных периодов 1977-1983 гг. на Чернамском лесном стационаре Института биологии Коми филиала АН СССР, в условиях средней подзоны тайги. Объектом исследования был выбран двухъярусный сосново-еловый древостой черничного типа. Средний возраст древостоя 70 лет, класс бонитета 1У, запас на гектар - 235 м<sup>3</sup>. Состав первого яруса древостоя 8С2Б+Е, средняя высота - 15 м, диаметр - 16 см; состав второго яруса - 6Е2С2Б, средняя высота - 9 м, диаметр - 8 см.

При изучении роста надземных органов древостоя были использованы методические принципы, изложенные в работе А. А. Молчанова, В. В. Смирнова (1967). На пробной площади было подобрано 6 деревьев ели и 5 - сосны, по таксационным признакам близких к среднему дереву. На каждом дереве через 3-5 дней измерялось 15-20 терминальных побегов ветвей, расположенных в верхней, средней и нижней частях кроны. Измерения проводили с опорных столбов, установленных в межкрупных пространствах. Для изучения динамики роста побегов и хвои по весу образцы собирали со средней части кроны 10 деревьев, через каждые 10 дней. Скорость нарастания древесины ствола изучали микрометрическим методом с помощью дендрометров Нарышкина (Нарышкин, Смирнов, 1959), установленных на высоте 1,3 м

ных частей кроны почти одинакова (рис. 1). Однако размеры годовичного прироста по длине различны. Средний годичный прирост по длине верхушечных побегов в 1,3 раза больше, чем прирост побегов верхней части кроны и соответственно в 1,5 и 2 раза больше, чем прирост в средней и нижней частях кроны. Известно, что в таежной зоне основным фактором, определяющим сезонную динамику роста растения, является тепло (Молчанов, 1961; Смирнов, 1964; Кищенко, 1973; Бобкова, Патов, 1981 и др.). Выявлена довольно тесная зависимость между линейным ростом и среднесуточной температурой воздуха ( $r = 0,63 \div 0,82$ ) и отмечается почти прямая связь линейного роста с минимальной температурой воздуха ( $r = 0,78 \div 0,92$ ). Такая зависимость сохраняется до кульминации прироста. Период роста побегов сосны в исследуемом древостое составлял 25-50 дней. В нижней части кроны продолжительность роста побегов не превышала 30 дней, тогда как продолжительность роста отдельных побегов в верхней части кроны достигала 50 дней. Эти данные совпадают с результатами исследований И. Н. Елагина (1976) и И. Т. Кищенко (1978).

Рост побегов сосны по массе. В изучаемом древостое, в зависимости от наступления начальных фаз роста побега, процесс накопления сухой массы был различным по годам. Так, в мае накапливалось от 0 до 29%, в июне от 45 до 58%, в июле от 28 до 50%, в августе от 7 до 33% величины годичного прироста побегов сосны. Динамика накопления органического вещества побегами в течение сезона различна, максимум прироста по массе происходил после кульминации роста по длине, Увеличение сухой массы длилось до начала изменения цвета побега, которое происходило конце июля-августе (табл. 2).

Наибольшие абсолютные значения годичного прироста наблюдали в 1977 г., характеризующимся относительно благоприятными погодными условиями для роста, наименьшие - в 1979 г. с устойчивым прохладным вегетационным периодом.

Линейный рост хвоя сосны. К началу разворачивания хвои сосны сумма среднесуточных температур воздуха составляла  $3604^{\circ}$  (табл. 1). Температура корнеобитаемого слоя была выше и благоприятствовала росту корней (Орлов, Кошельков, 1971; Бобкова, 1972). Максимальные температуры воздуха в это время поднимались до  $38^{\circ}$ , срочные дневные температуры были выше  $10^{\circ}$ .

Начало роста хвои сосны совпадало с окончанием фазы пыления. К этому моменту сформировалось 70-80% окончательного размера побега и наблюдалось образование первых слоев трахеид древесины ствола на высоте 1,3 м. Сразу после начала роста хвои наблюдался максимум прироста, затем интенсивность его заметно

Таблица 2

Динамика накопления средней массы побегов и хвои текущего года у сосны, %

| Дата | Побег   |         |         |         |         | Хвоя    |         |         |         |         |         |         |         |         |
|------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
|      | 1977 г. | 1978 г. | 1979 г. | 1980 г. | 1981 г. | 1982 г. | 1983 г. | 1977 г. | 1978 г. | 1979 г. | 1980 г. | 1981 г. | 1982 г. | 1983 г. |
| 5    | 20      | 16      | 13      | 11      | 14      | 17      | 29      | 9       | 0       | 0       | 4       | 0       | 2       | 0       |
| 15   | 33      | 26      | 46      | 37      | 39      | 33      | 47      | 22      | 0       | 9       | 7       | 7       | 3       | 11      |
| 25   | 44      | 36      | 69      | 50      | 49      | 36      | 66      | 43      | 6       | 21      | 20      | 32      | 17      | 14      |
| 5    | 73      | 36      | 98      | 78      | 53      | 44      | 78      | 56      | 18      | 47      | 35      | 38      | 30      | 36      |
| 15   | 83      | 36      | 100     | 96      | 65      | 53      | 88      | 78      | 40      | 75      | 55      | 60      | 48      | 57      |
| 25   | 93      | 48      | 100     | 100     | 96      | 63      | 93      | 84      | 58      | 91      | 86      | 80      | 56      | 79      |
| 5    | 98      | 72      | 100     | 100     | 100     | 81      | 97      | 96      | 82      | 99      | 100     | 99      | 78      | 99      |
| 15   | 99      | 100     | 100     | 100     | 100     | 96      | 100     | 100     | 97      | 100     | 100     | 100     | 98      | 100     |
| 25   | 100     | 100     | 100     | 100     | 100     | 100     | 100     | 100     | 100     | 100     | 100     | 100     | 100     | 100     |
|      |         | 291     | 274     | 161     | 260     | 283     | 180     | 13,5    | 10,0    | 8,5     | 9,1     | 13,2    | 10,5    | 8,8     |

Окончательная средняя масса, мг

Примечание. Проценты вычислены на основании графически выравненных данных по накоплению массы побегов и хвои.

Средние даты начала основных фаз развития побегов ели

| Дата начала фазы, год | Сумма среднесуточной температуры воздуха выше 0° | Температура, °С       |      |      |                      |     |     |
|-----------------------|--|-----------------------|------|------|----------------------|-----|-----|
|                       |  | воздуха на высоте 2 м |      |      | почвы на глубине, см |     |     |
|                       |  | срочная               | min  | max  | 5                    | 10  | 30  |
|                       |  | Распускание почек     |      |      |                      |     |     |
| 30.V.1977             | 417,3  | 11,6                  | 4,5  | 16,1 | 7,5                  | 6,9 | 5,7 |
| 20.VI.1978            | 345,1  | 10,4                  | 4,5  | 17,0 | 8,5                  | 5,5 | 5,4 |
| 28.V.1979             | 304,8  | 20,9                  | 3,6  | 23,9 | —                    | —   | 4,0 |
| 7.VI.1980             | 370,9  | 13,6                  | 6,0  | 28,0 | 5,6                  | 5,0 | 5,0 |
| 9.VI.1981             | 318,8  | 17,0                  | 10,5 | 18,6 | 9,6                  | 7,2 | 6,2 |
| 5.VI.1982             | 364,5  | 5,6                   | 1,9  | 12,5 | 4,0                  | 4,0 | 3,8 |
| 31.V.1983             | 387,3  | 13,8                  | 2,0  | 14,0 | 4,8                  | 4,5 | 4,0 |
|                       |  | Развертывание хвои    |      |      |                      |     |     |
| 2.VI.1977             | 469,2  | 14,0                  | 12,0 | 26,0 | 10,5                 | 8,4 | 7,7 |
| 28.VI.1978            | 483,3  | 11,9                  | 7,8  | 19,7 | 11,6                 | 9,6 | 9,5 |
| 4.VI.1979             | 377,9  | 9,0                   | 1,0  | 11,0 | 6,6                  | 5,8 | 4,0 |
| 11.VI.1980            | 426,7  | 22,4                  | 4,5  | 25,0 | 6,6                  | 5,6 | 6,1 |
| 13.VI.1981            | 388,2  | 28,4                  | 7,2  | 29,2 | 8,7                  | 7,9 | 7,8 |
| 16.VI.1982            | 445,1  | 27,4                  | 0,2  | 27,4 | 7,0                  | 6,5 | 5,7 |
| 4.VI.1983             | 407,7  | 19,2                  | 4,3  | 19,7 | 8,5                  | 8,0 | 7,8 |

падала и происходило постепенное сглаживание кривой роста (рис. 1). Число пучков хвои на побеге колебалось в зависимости от окончательной длины и типа побега. На побегах с мужскими стробиллами число пучков хвои изменялось от 8 до 13, тогда как на остальных двух типах побегов достигало 40-125. Длина хвои на побегах 1-III порядков ветвления была различна, хотя динамика прироста их идентична. Рост хвои оказался более продолжительным, чем период роста побегов, и длился 50-60 дней.

На подобную зависимость указывал ранее И. Н. Елагин (1976)

Рост хвои сосны по массе. Накопление органической массы хвои происходило постепенно. В зависимости от динамики ростовых процессов в разные годы в июне накапливалось от 0 до 43% в июле от 50 до 70%, в августе от 2 до 20% от общего годичного прироста (табл. 2). В 1977 г. сформировались самые крупные хвоинки, сухой вес которых на побегах 1-II порядков составил в среднем 13,5 мг. Более мелкие хвоинки образовывались в 1979 г.

Линейный рост побегов ели. Основные фазы развития побегов у ели, произрастающей во втором ярусе древостоя под пологом сосны, происходит со значительным отставанием от сосны, хотя рост мужских и женских стробиллов и пыление наблюдаются за долго до раскрытия вегетационных почек. К моменту раскрытия вегетативных почек ели длина побегов сосны в данном насаждении достигала половины окончательных размеров. Распускание почек по кроне у ели шло снизу вверх; вначале раскрылись побеги в нижней, затем в средней и верхней частях кроны. Верхушечные почки, продолжающие рост дерева в высоту, раскрылись тогда, когда боковые побеги достигли 60-70% от окончательной длины (рис. 1). Длина стебля у ели в фазе раскрытия составляла 3-4 мм. В период роста хвои она удлинялась незначительно и к фазе развертывания хвои была не более 9-10 мм. Эта фаза обычно длится 25-35 дней. К моменту развертывания хвои ели или началу интенсивного роста побегов накапливалось 380-480° суммы среднесуточной температуры (табл. 3). Этот период характеризуется устойчивой теплой погодой. в корнеобитаемом слое устанавливается температура более 5° (только в 1979 г. температура на глубине 30 см была 4°).

Как видно из рис. 1, боковые побеги более половины окончательных размеров вырастали за 6-10 дней после окончания роста хвои. Динамика сезонного прироста боковых побегов за все годы наблюдений представлена одновершинной кривой. Прирост верхушечных побегов также представлен одновершинной кривой. Однако максимум их прироста гораздо выше, чем у боковых

побегов и наблюдался несколько позднее. Окончательные размеры сезонного прироста вершинок деревьев составляли 90-160 мм, тогда как размеры побегов нижней части кроны 20-40 мм, средней части 25-45 мм, верхней — 35-60 мм в год.

Рост побегов ели по массе. Накопление сухой органической массы побегов происходило постепенно, без резких скачков. Так же, как и у сосны, в разные годы в июне ее накапливалось до 62%, в июле от 3 до 92%, в августе от 0 до 6% от окончательных размеров (табл. 4). Наибольшие абсолютные значения сезонного прироста побегов, так же, как и у сосны, наблюдали в 1977 г., наименьшие — в 1979 г. Наблюдения показали, что окончательная масса побегов III порядка на 30% меньше, чем побегов 1-II порядков. Следует выделить 1978 г., когда за десятидневку с 25 июня по 5 июля прирост побегов по весу составил 72% от окончательной массы.

Линейный рост хвои ели. В момент раскрытия длина хвои составила 4-6 мм, рост ее продолжался в течение 6-10 дней. К моменту раскрытия боковых побегов нижнего яруса накапливалась сумма положительных среднесуточных температур 300-417°



(табл. 3). В это время уже устанавливается устойчивая теплая погода, температура воздуха составляла выше  $6^{\circ}$ , а корнеобитаемого слоя -- выше  $3^{\circ}$ . Максимальный прирост хвои верхушечного побега в отдельные периоды достигал 3 мм в сутки. Длина хвои на побегах разного порядка ветвления варьировала незначительно. На отдельных побегах она достигала 17 мм, а в среднем составляла 11-14 мм. Таким образом, почти 50% своей длины хвоя росла еще в пределах почки.

Рост хвои ели по массе. Увеличение сухой массы хвои продолжалось в течение 30-40 дней (табл. 4). Наибольший прирост хвои по массе (до 72%) наблюдался в июне. В июле в разные годы на капливалось от 14 до 40%, в августе от 0 до 14% годовичного прироста хвои.

Рост ствола по диаметру. Реактивация камбия, или начало роста ствола в толщину на высоте 1,3 м от шейки корня совпадало с началом фазы разворачивания хвои как у ели, так и у сосны. Процесс начала роста обычно растянутый, длился в течение 6-10 суток. К моменту начала роста древесины ствола температура в корнеобитаемом слое повышалась до  $5^{\circ}$ . Первые ясно видимые трахеиды появлялись на господствующих деревьях 1 класса разветвления по Крафту. Динамика сезонного роста стволов в толщину подробно уже описана (Патов, 1983). Однако следует отметить, что наиболее интенсивный рост по диаметру происходил у ели в период прохождения ею фазы разворачивания хвои, а у сосны в фазе окончания роста побегов в длину. Лигнификация трахеид поздней древесины у сосны обычно проходила в конце июля-начале августа.

Радиальный рост ствола по данным, полученным дендрометром часового типа, показан на рис. 2. Результаты микрометрических исследований подтвердили данные, полученные с помощью дендрометра, но некоторые скачки прироста от набухания коры, особенно в весенний период, не соответствовали данным микрометрического измерения.

Из вышеизложенного видно, что наблюдается определенная последовательность роста отдельных частей дерева. У сосны в первую очередь трогаются в рост побеги, затем начинается рост ствола по диаметру и рост хвои. Длина верхушечных побегов деревьев в 1,3 раза больше, чем длина терминальных побегов в верхней части, а также в 1,5 и 2 раза больше, чем длина побегов в средней и нижней частях кроны соответственно.

У ели вначале раскрылись почки и росла хвоя, затем наступала фаза разворачивания хвои или роста побегов. К периоду раскрытия верхушечной почки дерева боковые побеги достигали 60-

70% окончательной длины. Отложение первых трахеид ствола совпадало с началом фазы разворачивания хвои.

Наиболее интенсивное продуцирование органической массы древостоем происходило в июне, начале июля.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бобкова К. С. Строение корневых систем древесных пород в различных типах сосновых лесов Зеленоборского стационара. -- В кн.: Вопросы экологии сосняков Севера. Сыктывкар, 1972, с. 52-69. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 24).
- Бобкова К. С., Патов А. И. Сезонная динамика роста побегов и корней. -- В кн.: Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов Европейского Севера. Л.: Наука, 1981, с. 93-103.
- Елагин И. Н. Сезонное развитие сосновых лесов. -- Новосибирск: Наука, 1976. -- 230 с.
- Кищенко И. Т. Сезонный рост сосны в различных условиях местообитания в связи с температурным режимом воздуха и почвы. -- В кн.: Формирование и продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск, 1978, с. 12-30.
- Молчанов А. А. Рост и плодоношение древесных пород в связи с метеорологическими условиями. -- Тр. лаборатории лесоведения, 1961, т. 3, с. 5-50.
- Молчанов А. А., Смирнов В. В. Методика изучения прироста древесных растений. -- М., 1967. -- 100 с.
- Нарышкин М. А., Смирнов В. В. Прибор для определения прироста деревьев. -- Лесн. хоз-во, 1959, № 7. -- 76 с.
- Ненюхин В. И. Температурный режим побегов сосны обыкновенной. -- Лесоведение, 1969, № 5, с. 96-97.
- Орлов А. Я., Кошельков С. П. Почвенная экология сосны. -- М.: Наука, 1971. -- 323 с.
- Патов А. И. Сезонная динамика радиального роста стволов сосны, ели и березы в подзоне средней тайги. -- В кн.: Биогеоэкологические исследования хвойных фитоценозов на Севере. Сыктывкар, 1983, с. 4-8. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 59).
- Смирнов В. В. Сезонный рост главнейших древесных пород. -- М., 1964. -- 67 с.

## СОСТОЯНИЕ ХЛОРОФИЛЛ-БЕЛКОВО-ЛИПОИДНОГО КОМПЛЕКСА ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И ЕЛИ СИБИРСКОЙ

В. В. Тужилкина

Одним из важных направлений в изучении природы фотосинтеза является исследование состояния хлорофилла в хлоропластах. В настоящее время установлено, что активное участие в процессе фотосинтеза принимает не свободная молекула хлорофилла, а комплекс с высокомолекулярными соединениями. Хлорофилл в зеленых листьях растений функционирует в виде нескольких форм, различающихся связями с белками и липоидами мембран, а также упаковкой молекул в агрегатных структурах (Красильников, Кособуцкая, 1953; Годнев, 1956; Маслова, 1957; Шляпников, 1965; Гапоненко, 1976).

Прочность связи хлорофилла с белково-липидным комплексом очень лабильна и зависит от возраста, фазы развития, условий произрастания и вида растений (Годнев, Осипова, 1947; Осипова, 1947; Маслова, 1957; Чрелашвили, 1971; Царегородцева, 1971; Куренкова, 1978 и др.). В литературе почти не встречаются данные по изучению влияния возраста, расположения хвои на состоянии пигментной системы хвойных. В связи с этим представляет сомнительный интерес для дендрофизиологии изучение сезонных изменений состояния хлорофилл-белково-липидного комплекса ассимиляционного аппарата сосны и ели в зависимости от возраста и положения хвои в кроне дерева.

Объектом исследований был выбран средневозрастной сосновый еловый древостой черничного типа. Содержание прочносвязанных форм хлорофилла и их соотношение в хвое сосны и ели изучалось в течение вегетационных периодов 1981 г. Сбор образцов хвои производился с южной стороны четырех опытных деревьев из верхней, средней и нижней кроны. Общее содержание хлорофиллов определяли спектрофотометрированием ацетоновой вытяжки на СФ-16 при длинах 662 и 644 нм (Лимарь, Сахарова, 1973). Для оценки состо-

пигментного комплекса использовали метод дифференциальной извлекаемости хлорофилла разнополярными растворителями. В качестве неполярного растворителя брали бензин (Шматько и др., 1976). Пигменты, которые не извлекались бензином, рассматриваются нами как прочносвязанные (агрегированные) с белками пластид, а пигменты, извлекающиеся неполярным растворителем, как слабосвязанные. Повторность определений была 4-5-кратная.

Таблица 1

Содержание различных форм хлорофилла  
в хвое первого года жизни сосны и ели (1979 г.)

| Дата наблюдений | Хлорофилл, мг/г сырой массы |          |            |            | Хлорофилл, % от общего количества |                |                 |                |
|-----------------|-----------------------------|----------|------------|------------|-----------------------------------|----------------|-----------------|----------------|
|                 | <i>a</i>                    | <i>b</i> | <i>a+b</i> | <i>a:b</i> | Прочносвязанный                   | Слабосвязанный | Прочносвязанный | Слабосвязанный |
|                 | Сосна                       |          |            |            |                                   |                |                 |                |
| 13.VI           | 0,169                       | 0,073    | 0,242      | 2,3        | —                                 | —              | —               | —              |
| 30.VI           | 0,281                       | 0,125    | 0,406      | 2,2        | 0,319                             | 0,087          | 78,5            | 21,5           |
| 10.VII          | 0,313                       | 0,124    | 0,437      | 2,5        | 0,368                             | 0,069          | 84,2            | 15,8           |
| 27.VIII         | 0,387                       | 0,175    | 0,562      | 2,2        | 0,374                             | 0,188          | 66,5            | 33,8           |
|                 | Ель                         |          |            |            |                                   |                |                 |                |
| 15.VI           | 0,086                       | 0,047    | 0,132      | 1,8        | 0,106                             | 0,026          | 80,3            | 19,7           |
| 28.VI           | 0,144                       | 0,064    | 0,208      | 2,3        | —                                 | —              | —               | —              |
| 27.VII          | 0,322                       | 0,131    | 0,453      | 2,5        | 0,385                             | 0,068          | 84,9            | 15,1           |
| 13.VIII         | 0,332                       | 0,148    | 0,480      | 2,2        | —                                 | —              | —               | —              |
| 27.VIII         | 0,464                       | 0,227    | 0,691      | 2,0        | 0,499                             | 0,192          | 72,2            | 27,8           |

Полученные результаты показали, что содержание хлорофиллов *a* и *b* и прочность связи в хлорофилл-белково-липидном комплексе в хвое сосны и ели изменяется в течение вегетации растений. Интенсивное накопление зеленых пигментов в хвое текущего года происходит в период наиболее активного роста хвои и продолжается до конца вегетации (табл. 1). Несколько другая динамика зеленых пигментов получена нами при изучении пятилетней хвои. Весной, до начала роста растений, концентрация хлорофиллов высокая. В этот период содержание зеленых пигментов у ели составляло 1,073, а у сосны - 0,720 мг на 1 г сырой массы (табл. 2). В летний период отмечалось некоторое снижение количества хлорофиллов, которое, как показали проведенные нами ранее исследования, связано с активным ростом и развитием хвои

Изменение состояния хлорофилл-белково-липидного комплекса в хвое пятого года жизни в течение вегетации 1979 г.

| Дата наблюдения | Хлорофилл, мг/г сырой массы |       |       |     |                 |       | Хлорофилл, % от общего количества |       |                 |       |                |      |      |      |      |      |
|-----------------|-----------------------------|-------|-------|-----|-----------------|-------|-----------------------------------|-------|-----------------|-------|----------------|------|------|------|------|------|
|                 | а                           | б     | а+б   | а:б | прочносвязанный |       | слабосвязанный                    |       | прочносвязанный |       | слабосвязанный |      |      |      |      |      |
|                 |                             |       |       |     | а               | б     | а                                 | б     | а               | б     | а              | б    |      |      |      |      |
| 12.IY           | 0,713                       | 0,360 | 1,073 | 2,0 | 0,168           | 0,185 | 0,353                             | 0,545 | 0,175           | 0,720 | 15,7           | 17,2 | 32,9 | 50,8 | 16,3 | 67,1 |
| 31.Y            | 0,387                       | 0,200 | 0,587 | 1,0 | 0,317           | 0,200 | 0,517                             | 0,070 | —               | 0,070 | 54,0           | 34,1 | 88,1 | 12,9 | —    | 11,9 |
| 15.YI           | 0,564                       | 0,296 | 0,860 | 1,9 | 0,223           | 0,203 | 0,426                             | 0,341 | 0,093           | 0,434 | 25,9           | 23,6 | 49,5 | 39,6 | 10,8 | 50,5 |
| 13.YII          | 0,465                       | 0,260 | 0,725 | 1,8 | 0,392           | 0,244 | 0,637                             | 0,073 | 0,016           | 0,089 | 54,1           | 33,6 | 87,7 | 10,1 | 2,2  | 12,3 |
| 27.IX           | 0,521                       | 0,275 | 0,796 | 1,9 | 0,382           | 0,231 | 0,613                             | 0,139 | 0,044           | 0,183 | 48,0           | 29,0 | 77,0 | 17,5 | 5,5  | 23,0 |
| Ель             |                             |       |       |     |                 |       |                                   |       |                 |       |                |      |      |      |      |      |
| 12.IY           | 0,522                       | 0,198 | 0,720 | 2,6 | 0,090           | 0,103 | 0,193                             | 0,432 | 0,095           | 0,527 | 12,5           | 14,3 | 26,9 | 60,0 | 13,2 | 73,2 |
| 13.YII          | 0,456                       | 0,211 | 0,667 | 2,2 | 0,208           | 0,171 | 0,379                             | 0,248 | 0,040           | 0,280 | 31,2           | 25,6 | 56,8 | 37,2 | 6,0  | 43,2 |
| 10.YIII         | 0,483                       | 0,222 | 0,705 | 2,2 | 0,299           | 0,202 | 0,501                             | 0,184 | 0,020           | 0,204 | 42,4           | 28,6 | 71,0 | 26,1 | 2,9  | 29,0 |
| 27.IX           | 0,498                       | 0,234 | 0,732 | 2,0 | 0,299           | 0,150 | 0,449                             | 0,167 | 0,084           | 0,251 | 42,7           | 21,4 | 64,1 | 23,9 | 12,0 | 35,9 |
| Сосна           |                             |       |       |     |                 |       |                                   |       |                 |       |                |      |      |      |      |      |

и побегов (Тужилкина, Веретенников, 1981). К осени, к окончанию ростовых процессов, концентрация пигментов увеличивается. У обеих изучаемых пород по соотношению компонентов хлорофилла хвоя текущего года в процессе роста и развития почти не различалась. Отношение хлорофилла  $a$  и  $b$  в течение наблюдаемого периода у пятилетней хвои сосны изменялось от 2,0 до 2,6, а у ели от 1,8 до 2,0. Повышенное содержание хлорофилла  $b$  в хвое ели, очевидно, позволяет ей эффективно использовать для фотосинтеза свет малых интенсивностей.

Накопление хлорофилла в молодой хвое сопровождалось и изменением состояния хлорофилл-белково-липидного комплекса. Так, наиболее высокое содержание прочносвязанного хлорофилла в хвое исследуемых пород отмечается после выхода ее из почечных чешуй (июнь) и в середине лета (июль). Осенью, в конце сентября, наблюдалось уменьшение содержания прочносвязанных и увеличение количества слабосвязанных форм хлорофилла. Характерно, что уменьшение прочности связи хлорофилла с хлорофилл-белково-липидным комплексом в хлоропластах осенью коррелирует с данными Н. В. Ладановой (см. статью в этом сборнике) о некоторой перестройке тилакоидной системы хлоропластов ели в этот период.

В отличие от хвои первого года жизни пигментный комплекс хвои пятого года жизни характеризуется несколько иной динамикой содержания различных форм хлорофилла. Наименьшей прочностью хлорофилл-белково-липидного комплекса обладает хвоя сосны и ели до начала вегетации. Так, ранней весной (апрель) содержание прочносвязанного хлорофилла у хвои ели составляло 32,9, а у сосны 26,9% (табл. 2). В начале вегетации прочность связи хлорофилла с белково-липидным комплексом резко возрастает. В мае у ели наблюдается увеличение прочносвязанного хлорофилла до 88,1% и соответственно уменьшение лабильно связанной фракции хлорофилла, причем хлорофилл  $b$  полностью связан с белково-липидным комплексом. Очевидно, такое перераспределение форм хлорофилла в пигментном комплексе у хвойных растений при переходе от весеннего состояния к летнему способствует активации фотосинтетической деятельности хлоропластов и связано с изменением характера обмена веществ (Царегородцева, Новицкая, 1970).

Летом, в период активного роста хвои, при снижении общего количества зеленых пигментов наблюдается уменьшение прочносвязанных форм хлорофилла до 49,5 у ели и до 56% у сосны. Затем, к периоду окончания интенсивного роста хвои, содержание этих фракций пигментов увеличивается соответственно до 87,7 и

71,0% и уменьшается количество слабосвязанных фракций хлорофилла. Осенью снова наблюдается тенденция к уменьшению прочности связи, происходящая за счет перераспределения форм хлорофилла в пигментном комплексе древесных растений, который происходит в результате изменения свойств липопротеидного комплекса, ответственного за состояние хлорофилла в растении.

Следует отметить, что состояние различных форм хлорофилла зависит не только от фазы развития растений, но и изменяется под действием различных факторов среды. Так, в первой декаде июня 1979 г., в период роста хвои ели, наступило резкое похолодание. Несомненно, что при заморозке с выпадением снега пигментный комплекс претерпел определенную перестройку, что оказывало влияние на извлекаемость пигментов: прочносвязанные формы хлорофилла уменьшились с 88,1 до 49,5%, а слабосвязанные соответственно увеличились (табл. 2).

Следует отметить, что до начала вегетации растений как у сосны, так и у ели в прочносвязанной форме зеленых пигментов по сравнению с лабильной фракцией преобладает хлорофилл б.

На протяжении всей вегетации древесных растений содержание фракции всех хлорофиллов а+б, извлекаемой неполярным растворителем (бензином), определялось в основном хлорофиллом а. Аналогичное явление, но в меньшей мере выражено было и в прочносвязанной фракции. При этом для хлорофилла б характерно, что содержание прочносвязанной формы во много раз превышает количество слабосвязанной фракции. Это вызвано тем, что основное количество хлорофилла б сосредоточено в прочносвязанной фракции. Эти различия объяснимы как разной химической структурой и положением возможной связи пигментов с белками (Годнев, Осипова, 1947), так и структурой белкового комплекса (Noguchi, Takashima, цит. по Аэрову, Лихолату, 1966).

Состояние белкового компонента и его связи с липоидами подвержены изменениям в зависимости от многих внутренних и внешних факторов (Маслова, 1957; Осипова, 1947). Имеется предположение, что связь хлорофилла а и б с белками осуществляется не только через общие для них группы, но через специфичную для хлорофилла б альдегидную группу (Баврина, 1966). Возможно, что через нее хлорофилл б связан с какими-то иными белками, и это обуславливает его более прочную связь в хлорофилло-белково-липидном комплексе. По мнению А. А. Шлыка (1965) хлорофилл, который менее прочно связан с белково-липидным комплексом, обновляется быстрее, чем прочносвязанный. В процессе обновления новые ("молодые") молекулы хлорофилла связаны с комплексом, который по своим физико-химическим

свойствам отличен от старого.

Содержание различных форм хлорофилла в хвое разного возраста неодинаково и изменяется на протяжении всего периода ее жизни. Как показано нами ранее, сравнительно высокое количество прочносвязанного хлорофилла содержится в хвое первого года жизни в летний период года. Далее, с увеличением возраста хвои, наблюдается незначительное повышение прочносвязанной формы хлорофилла (табл. 3), что согласуется с данными ряда других исследований (Осипова, 1953; Царегородцева, Новицкая, 1970). В хвое последних лет жизни происходит увеличение слабосвязанного и уменьшение количества прочносвязанного хлорофилла, что обусловлено возрастными изменениями физико-химических свойств белков, в частности, происходит уменьшение способности их восстановления, которое и приводит к ослаблению его взаимодействия с пигментами (Осипова, 1947). Наряду с этим Э. В. Ходасевич и А. И. Арнаутова (1975) отмечают деструктивные изменения в хвое последних лет жизни.

Таблица 3

Содержание различных форм хлорофилла в разновозрастной хвое сосны и ели

| Дата     | Возраст хвои, лет | Хлорофилл, мг/г сырой массы |       |       |                | Хлорофилл, % от общего количества |      |      |                |
|----------|-------------------|-----------------------------|-------|-------|----------------|-----------------------------------|------|------|----------------|
|          |                   | прочносвязанный             |       |       | слабосвязанный | прочносвязанный                   |      |      | слабосвязанный |
|          |                   | а                           | б     | а+б   | а+б            | а                                 | б    | а+б  | а+б            |
| Сосна    |                   |                             |       |       |                |                                   |      |      |                |
| 10.УШ.79 | 1                 | 0,214                       | 0,154 | 0,368 | 0,069          | 49,0                              | 35,2 | 84,2 | 15,8           |
|          | 6                 | 0,299                       | 0,202 | 0,501 | 0,204          | 42,4                              | 28,6 | 71,0 | 29,0           |
| 30.УП.80 | 1                 | 0,194                       | 0,125 | 0,319 | 0,087          | 47,8                              | 30,7 | 78,5 | 21,5           |
|          | 6                 | 0,231                       | 0,138 | 0,369 | 0,344          | 32,4                              | 19,4 | 51,8 | 48,2           |
| 30.УП.81 | 3                 | 0,190                       | 0,146 | 0,336 | 0,374          | 26,8                              | 20,5 | 47,3 | 52,7           |
|          | 6                 | 0,141                       | 0,103 | 0,244 | 0,363          | 23,2                              | 17,0 | 40,2 | 59,8           |
| Ель      |                   |                             |       |       |                |                                   |      |      |                |
| 27.1Х.79 | 1                 | 0,326                       | 0,173 | 0,499 | 0,192          | 47,2                              | 25,0 | 72,2 | 27,8           |
|          | 5                 | 0,382                       | 0,231 | 0,613 | 0,183          | 48,0                              | 29,0 | 77,0 | 23,0           |
|          | 14                | 0,299                       | 0,150 | 0,449 | 0,251          | 42,7                              | 21,4 | 64,1 | 35,9           |
| 28.УП.81 | 1                 | 0,268                       | 0,202 | 0,470 | 0,414          | 30,3                              | 22,9 | 53,2 | 46,8           |
|          | 3                 | 0,180                       | 0,147 | 0,327 | 0,279          | 29,7                              | 24,3 | 53,9 | 46,1           |
|          | 10                | 0,223                       | 0,132 | 0,355 | 0,355          | 31,4                              | 18,6 | 50,0 | 50,0           |

Таким образом, полученные данные могут в определенной мере свидетельствовать о том, что устойчивость пигментной системы хвойных увеличивается с возрастом хвои.

На содержании прочносвязанных и лабильных форм хлорофилла сказывается положение хвои в кроне дерева. Так, хвоя исследуемых пород из основания и середины кроны деревьев характеризовалась наиболее высокой прочностью связи хлорофилла с белково-липоидным комплексом (табл. 4). В 1982 г. получены аналогичные данные. В целом в хвое сосны и ели происходит уменьшение слабосвязанных и увеличение прочносвязанных форм хлорофилла в направлении от верхней к нижней части кроны. Повышенное содержание связанного хлорофилла у хвои менее освещенной, видимо, отражает адаптацию ее к меньшей освещенности.

Состояние хлорофилл-белково-липоидного комплекса хлоропластов хвойных растений определяется также и погодными условиями. Это подтверждается полученными данными по содержанию различных форм хлорофилла в разновозрастной хвое у исследуемых пород в годы наблюдений, различавшиеся по погодным условиям (табл. 3). В летний период 1981 г., отличавшийся жаркой и сухой погодой, наблюдалось уменьшение содержания прочносвязанной формы хлорофилла и увеличение количества слабосвязанной фракции хлорофилла.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о том, что характер изменения соотношения прочно- и слабосвязанных форм хлорофилла у хвойных растений определяется фазой развития и метеорологическими условиями. В сосново-еловом насаждении направленность сезонных изменений содержания связанных и лабильных форм хлорофилла в течение вегетации у сосны и ели аналогична. Однако содержание слабосвязанных форм хлорофилла у сосны на протяжении всей вегетации несколько выше, чем у ели.

Физиологическая разнокачественность ассимиляционного аппарата двухъярусного сосново-елового древостоя, обусловленная положением хвои и ее возрастом, проявляется в различном содержании пластидных пигментов и прочности их связи с белково-липоидным комплексом хлоропластов, что в свою очередь отражается на его фотосинтетической деятельности.

Таблица

Содержание различных форм хлорофилла в хвое третьего года жизни у сосны и ели с различных частей кроны

| Дата      | Часть кроны | Хлорофилл, мг/г сырой массы |       |       |                | Хлорофилл, % от общего количества |      |      |                |
|-----------|-------------|-----------------------------|-------|-------|----------------|-----------------------------------|------|------|----------------|
|           |             | прочносвязанный             |       |       | слабосвязанный | прочносвязанный                   |      |      | слабосвязанный |
|           |             | a                           | b     | a+b   | a+b            | a                                 | b    | a+b  | a+b            |
| Сосна     |             |                             |       |       |                |                                   |      |      |                |
| 30.VII.81 | Верхняя     | 0,146                       | 0,115 | 0,261 | 0,518          | 18,7                              | 14,8 | 33,5 | 66,5           |
|           | Средняя     | 0,190                       | 0,145 | 0,335 | 0,375          | 26,8                              | 20,4 | 47,2 | 52,8           |
| Ель       |             |                             |       |       |                |                                   |      |      |                |
| 28.VII.81 | Средняя     | 0,268                       | 0,202 | 0,470 | 0,414          | 30,3                              | 22,8 | 53,2 | 46,8           |
|           | Нижняя      | 0,312                       | 0,213 | 0,525 | 0,307          | 37,5                              | 25,6 | 63,1 | 36,9           |
| 13.IX.82  | Верхняя     | 0,252                       | 0,170 | 0,422 | 0,413          | 30,2                              | 20,3 | 50,5 | 49,5           |
|           | Средняя     | 0,379                       | 0,205 | 0,584 | 0,404          | 38,4                              | 20,7 | 59,1 | 40,9           |

## ЛИТЕРАТУРА

- Аэров И. Л., Лихолат Д. А. Изменения пигментной системы у разных пород по возрасту и расположению листьев яблони в течение вегетации. — В кн.: Пути повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза. Киев, 1967, с. 176-184.
- Баврина Т. В. Влияние длины дня на хлорофилл-белково-липоидный комплекс растений. — Физиол. раст., 1966, т. 13, № 4, с. 578-584.
- Гапоненко В. И. Влияние внешних факторов на метаболизм хлорофилла. — Минск, 1976. — 240 с.
- Годнев Т. Н. О структуре хлорофилл-протеин-липоидного комплекса. — Изв. АН СССР, 1956, т. 20. Сер. физ., № 5, с. 537-539.
- Годнев Т. Н., Осипова О. П. О природе связи хлорофилла и белка хлоропластов. — ДАН СССР, 1947, т. 57, № 2, с. 161-164.
- Куренкова С. В. Состояние хлорофилла в листьях разных видов клевера красного на Севере. Сыктывкар, 1978. с. 34-40.
- Красновский А. А., Кособуцкая Л. М. Различные состояния хлорофилла в листьях растений. — ДАН СССР, 1953, т. 91, № 2, с. 343-346.
- Лимарь Р. С., Сахарова О. В. Быстрый спектрофотометрический метод определения пигментов листьев (по НИБОМ-у). — В кн.: Методы комплексного изучения фотосинтеза. Л., 1973, вып. 2. с. 260-267.
- Маслова Т. Г. Изучение состояния хлорофилл-белково-липоидного комплекса в листьях в зависимости от индивидуального развития и систематического положения растений: Автореф. канд. дис. — Л., 1957.

## СЕЗОННЫЕ И ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ УЛЬТРАСТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА ЕЛИ

*Н. В. Ладанова*

У ели сибирской в условиях средней тайги Коми АССР продолжительность жизнедеятельности хвои 12 лет. В связи с этим ассимиляционный аппарат ели подвержен неоднократным воздействиям низких температур, связанных с изменением сезона года. Естественно, что хвоя разных возрастов отличается по своим физиолого-биохимическим особенностям. Имеется ряд работ, свидетельствующих о том, что возрастные изменения хвои ели сопровождаются изменением активности фотосинтеза и дыхания, содержанием пигментов, белков, липидов и т. д. (Новицкая, 1971, 1978; Ходасевич, 1982). Для понимания физиологических процессов, происходящих в хвое ели, исследования сезонных и возрастных изменений ультраструктуры клеток мезофилла представляют несомненный интерес.

### Объект и методы исследований

В качестве объекта исследований было подобрано плодоносящее дерево ели в возрасте около 80 лет, произрастающее в сосново-еловом древостое на территории Чернамского лесобиологического стационара. Образцы собирались с 1980 по 1983 г. Фиксация хвои для электронно-микроскопических исследований проводилась по общепринятым методикам. В качестве первого фиксатора был применен 2%-ный раствор танина в 2,5%-ном глутаровом альдегиде, приготовленном на фосфатном буфере с рН 7,4. Для количественной характеристики пластидного аппарата клеток мезофилла при анализе полученных микрофотографий определялись средние размеры пластид, число гран, число тилакоидов стромы и гран. Полученные результаты были обработаны методами вариационной статистики с ошибкой в пределах 10%.

Сезонные изменения ультраструктуры клеток мезофилла  
В третьей декаде июня клетки мезофилла в молодой хвое пол-

ностью дифференцируются и приобретают ультраструктурную организацию, характерную для зрелого листа. Они имеют крупную центральную вакуоль с электроноплотными таниновыми включениями. Хлоропласты (100-120 на клетку) расположены вблизи клеточной оболочки. Тилакоидная система в них хорошо развита и представлена гранами, состоящими из 4-6 тилакоидов. В строме хлоропластов накапливаются крупные крахмальные гранулы (рис. 1).

Во второй декаде августа наблюдаются некоторые изменения структуры клеток мезофилла. В цитоплазме возрастает количество сферосом, а также появляются округлые электроноплотные структуры, имеющие, по-видимому, липидную природу. В хлоропластах снижается содержание крахмала и происходит некоторая реконструкция тилакоидной системы. Число гран уменьшается с  $17,50 \pm 0,36$  в июне до  $6,90 \pm 0,44$ , количество тилакоидов в гранах также уменьшается (табл. 1).

Таблица

Сезонные изменения тилакоидной системы хлоропластов

| Дата фиксации образцов | Среднее кол-во гран в сечении пластиды | Среднее кол-во тилакоидов в гранах | Среднее кол-во пластоглобул |
|------------------------|--|------------------------------------|-----------------------------|
| 30.06.80               | $17,40 \pm 0,36$                       | $4,95 \pm 0,09$                    | $17,13 \pm 1,82$            |
| 11.08.80               | $6,90 \pm 0,44$                        | $3,00 \pm 0,01$                    | $19,85 \pm 2,32$            |
| 17.09.80               | $9,90 \pm 0,70$                        | $3,00 \pm 0,01$                    | $21,60 \pm 2,24$            |
| 17.02.81               | —                                      | —                                  | $23,52 \pm 3,50$            |
| 12.05.81               | $7,08 \pm 0,61$                        | $2,20 \pm 0,07$                    | $30,90 \pm 4,34$            |

В течение сентября внутренняя структура пластидома клеток мезофилла по морфометрическим данным почти не изменяется. Крахмальные зерна в этот период сохраняются только в некоторых хлоропластах в виде небольших гранул. В конце сентября пластиды приобретают вытянутую веретеновидную конфигурацию и начинают перемещаться от клеточных оболочек в направлении центральной части клетки. Процесс передислокации пластид, по нашим данным, идет медленно и продолжается до конца ноября.

В третьей декаде ноября, в начале зимнего периода, в цитоплазме клеток уменьшается количество рибосомальных частиц, увеличивается число осмиофильных глобул, которые располагаются цепочкой вдоль плазмалеммы. Тилакоидная система хлоропластов представлена двойными тилакоидами и отдельными гранами, состоящими только из трех тилакоидов. Крахмальные гранулы в пластидах полностью исчезают.

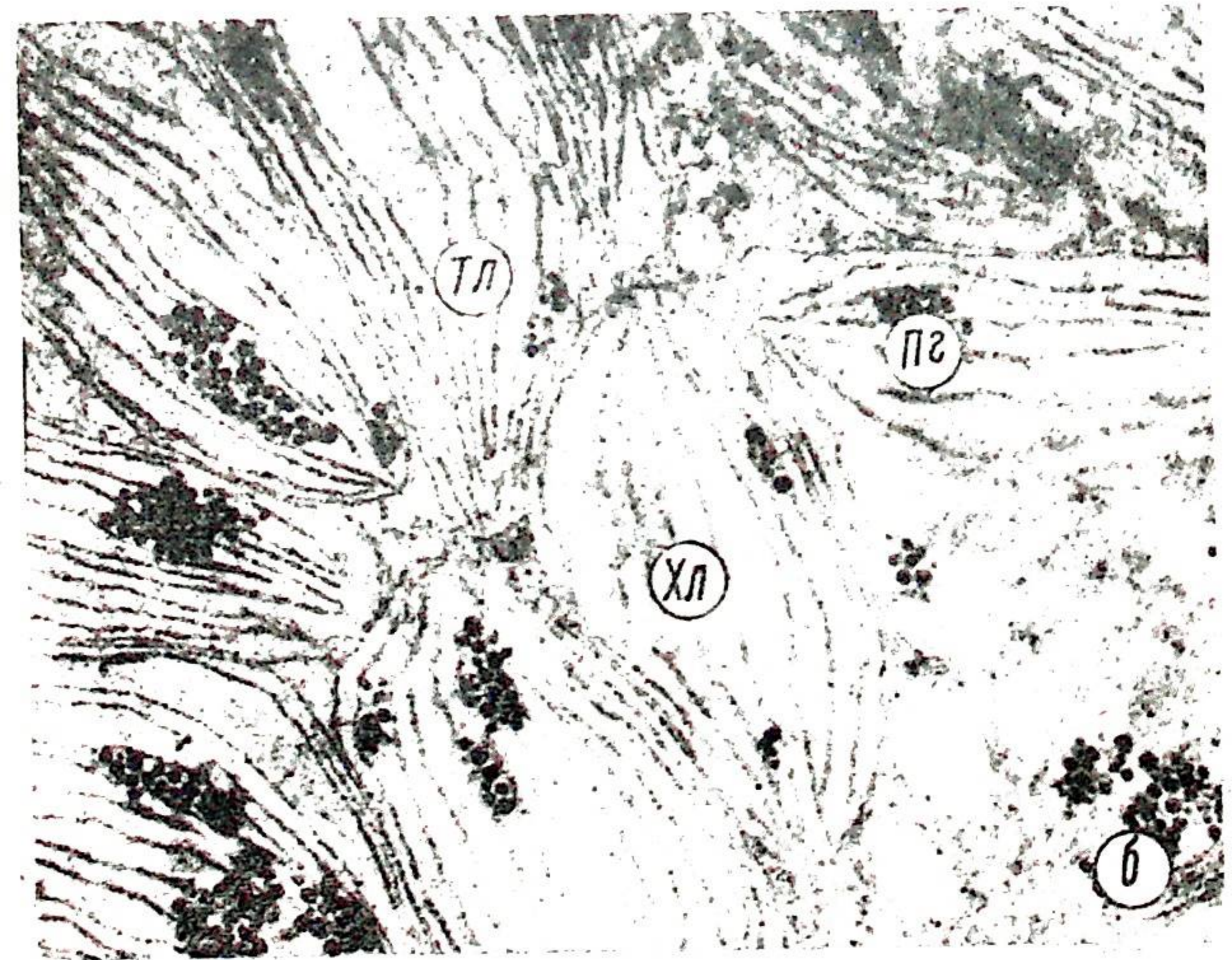
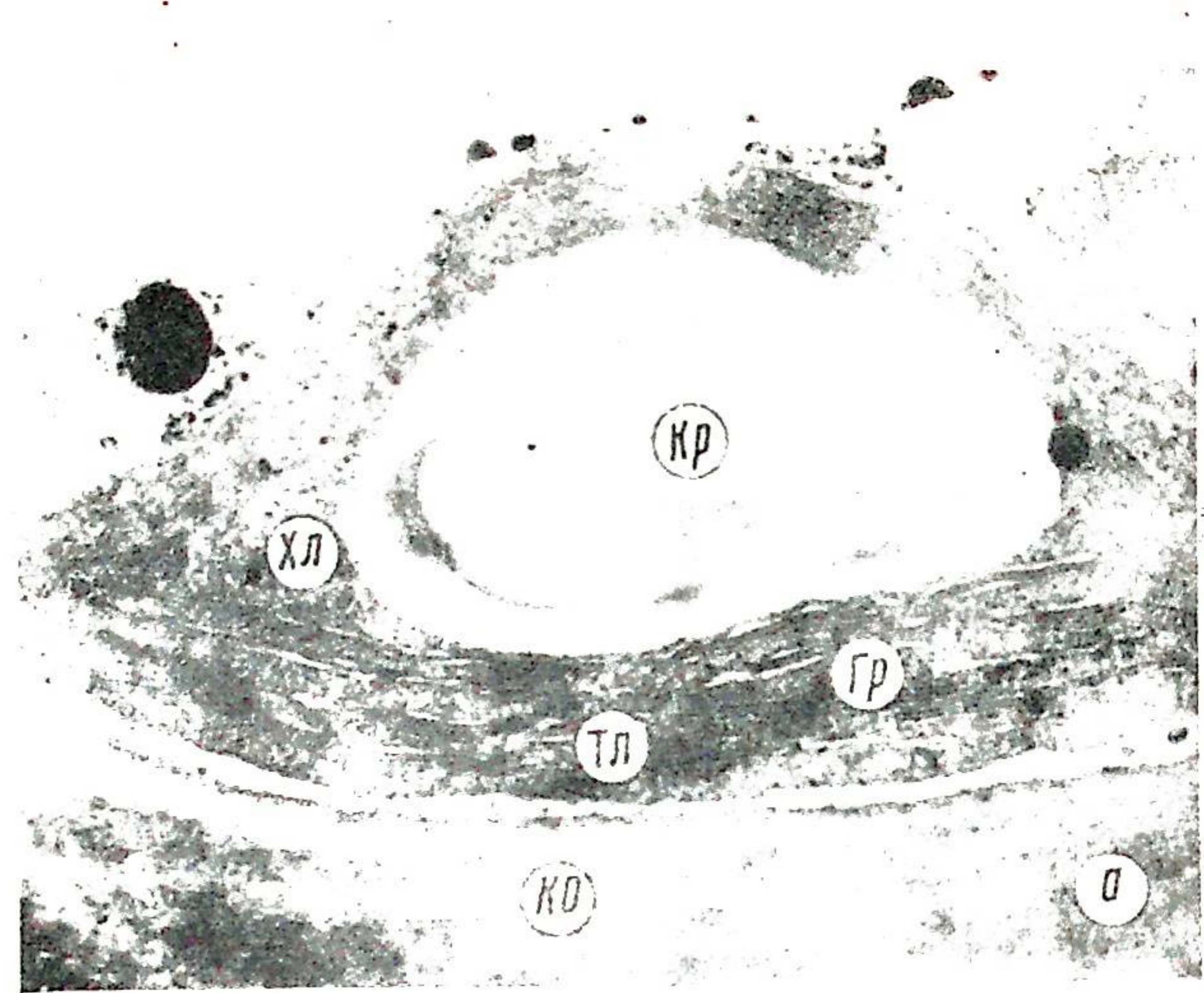


Рис. 1. Хлоропласты в дифференцированной хвое ели первого года жизни летний (а) и зимний (б) периоды. В. а. — 48000, б — 33000. Хл — хлоропласт, Гр — граны, Тл — тилакоиды, Пг — пластоглобулы, Кр — крахмал, КО — клеточная оболочка.

Возрастные изменения тилакоидной системы хлоропластов

| Дата фиксации образцов, возраст хвои (лет) | Среднее кол-во гран в сечении пластиды | Среднее кол-во тилакоидов в гранах | Среднее кол-во пластоглобул |
|--|--|------------------------------------|-----------------------------|
| 25 июня 1983 г.                            |  |                                    |                             |
| Хвоя текущего года                         | 18,50±0,39                             | 4,89±0,17                          | 11,20±1,50                  |
| Хвоя второго года жизни                    | 18,20±0,40                             | 4,31±0,16                          | 26,80±6,12                  |
| Трехлетняя хвоя                            | 18,75±0,33                             | 7,52±0,92                          | 15,07±1,23                  |
| Четырехлетняя хвоя                         | 11,00±0,66                             | 5,07±0,23                          | 18,14±2,49                  |
| Семилетняя хвоя                            | 16,30±0,16                             | 3,42±0,11                          | 41,55±2,05                  |
| 17 сентября 1980 г.                        |  |                                    |                             |
| Девятилетняя хвоя                          | 9,40±0,36                              | 3,47±0,14                          | 59,66±4,62                  |

Исследования клеток мезофилла ели во второй декаде февраля показали, что пластиды, группируясь вокруг ядра и контактуя друг с другом, сохраняют свою дискретность. Система фотосинтетических мембран представлена только парными и стромальными тилакоидами (рис. 1 б). Центральная вакуоль в клетках сохраняется в течение всего зимнего периода, лишь немного уменьшаясь в объеме. Клетки мезофилла хвои ели в состоянии зимнего покоя находятся до начала апреля, когда сумма положительных температур воздуха достигает 6-8°C. Материал, зафиксированный в середине марта, сохранял типично зимнюю структуру клеток органелл. Существенные перестройки ультраструктуры клеток мезофилла наблюдались лишь в начале апреля, в период активизации общих метаболических процессов у ели.

В первой декаде апреля хлоропласты, сохраняя свою веретеновидную форму, начинают перемещаться по направлению к клеточным оболочкам. Тилакоидная система пластид в этот период представлена только парными тилакоидами и ламеллами стромы. В хлоропластах появляются небольшие крахмальные гранулы.

Во второй декаде мая происходит повышение электронной плотности стромы пластид и матрикса митохондрий. В хлоропластах продолжает накапливаться крахмал. Является ли последним результатом превращения запасных растворимых углеводов в продукт ассимиляции хлоропластов, судить трудно, так как тилакоидная система остается пока слабо развитой и представлена гранами, содержащими всего по 2-3 тилакоида. В цитоплазме клеток увеличивается количество рибосомальных частиц. Начиная со второй половины июня, ультраструктурная организация мезофилла приобретает черты, характерные для зрелой хвои первого года жизни.

#### Возрастные изменения ультраструктуры клеток мезофилла

**Хвоя второго года жизни.** Проведенные исследования показали, что ультраструктура клеток мезофилла хвои второго года жизни аналогична структуре мезофилла однолетней хвои. Тилакоидная система хлоропластов хвои первого и второго годов жизни идентична. Некоторые отличия имеются лишь в содержании пластоглобул, количество которых увеличивается в двухлетней хвое (табл. 2).

**Хвоя третьего года жизни.** Общая топография клеточных органелл остается без изменений, однако наблюдаются некоторые перестройки структуры пластидного аппарата. Они заключаются в существенном возрастании количества фотосинтетических мембран. При этом число гран увеличивается незначительно, но сре-

нее количество тилакоидов в гранах возрастает почти вдвое и составляет 7,52±0,92 на хлоропласт. В этот период в пластидах ели встречаются граны, содержащие более 10 тилакоидов. Число пластоглобул остается невысоким и составляет 15,07±1,27. В хлоропластах по-прежнему имеются крупные крахмальные зерна, а строма пластид становится менее электроноплотной.

**Четырехлетняя хвоя.** В клетках мезофилла каких-либо значительных изменений по сравнению с трехлетней хвоей не наблюдается. Лишь происходит некоторое уменьшение количества гран и тилакоидов в гранах. Количество пластобул несколько увеличивается и составляет 18,14±2,49 на пластиду.

**Хвоя седьмого года жизни.** В хвое этого возраста происходят наиболее заметные возрастные изменения ультраструктуры клеток мезофилла, которые заключаются в значительном сокращении тилакоидов в гранах — до 3,49±0,11 и возрастании количества пластобул — до 41,55±2,05. Следует отметить, что общее количество гран в хлоропластах при этом снижается незначительно — с 18,75±0,33 в трехлетней хвое до 16,30±0,16 в семилетней. В хлоропластах наблюдается уменьшение общего числа рибосом, благодаря чему электронная плотность стромы уменьшается. Размер крахмальных гранул уменьшается, крахмал, как правило, локализован на одном из полюсов пластиды. Процесс старения хвои затрагивает общую топографию протопласта клетки. В цитоплазме значительно возрастает количество белковоподобных включений. Ядро перемещается в центр клетки, а центральная вакуоль часто фрагментируется и окружает ядро. В цитоплазме наблюдается образование мультивезикулярных тел, что, возможно, является следствием возникновения в клетках автофаговых процессов.

Девятилетняя хвоя. Несмотря на значительный возраст хвои, особой деструкции внутриклеточных органелл в мезофилле не наблюдается, однако в хлоропластах происходит существенное уменьшение количества гран и возрастание количества пластоглобул, число которых в отдельных случаях достигает 70-80 на пластиду (рис. 2а). Среднее количество тилакоидов аналогично хвое седьмого года жизни и составляет  $3,47 \pm 0,14$ . В цитоплазме клеток возрастает количество электронопрозрачных мелких вакуолей, но признаков разрушения мембранных систем в клетках нами не наблюдалось. Данная структура клеток мезофилла, видимо, характерна только для хвои больших возрастов, сохраняющих зеленую окраску. В девятилетней желтеющей хвое уже наблюдаются значительные изменения, связанные с некрозом тканей последней. Они заключаются в постепенном разрушении цитоплазматических структур в результате интенсивных автолитических процессов. Хлоропласты в таких клетках полностью заполняются пластоглобулами, единичные тилакоиды сохраняются лишь вдоль оболочек пластид (рис. 2б). Крахмал в хлоропластах отсутствует. Вакуоли заполняются крупными белковоподобными структурами. В тех клетках, у которых процессы старения более выражены, наблюдаются разрывы тонопласта. Митохондрии уже не выделяются как самостоятельные органеллы. Ядро становится трудно различимым на фоне цитоплазмы.

#### Обсуждение результатов исследования

Изменения, происходящие в хлорофиллоносной ткани под влиянием смены сезонов года, являлись предметом изучения для многих исследователей. Отсутствие оптических приборов с высоким разрешением часто приводило к ошибочным выводам. Так многие авторы в свое время считали, что в зимнее время происходит агглютинация хлоропластов, а весной их деагглютинация (Haberland, 1876; Lewis, Tuttle, 1920; Zacharova, 1929; Александров, Савченко, 1950). Более поздние работы, проведенные с использованием электронной микроскопии, опровергли их выводы (Агаев, 1964; Генкель, Барская, 1960; Parker, Philpott, 1961).

Однако среди исследователей до сих пор нет единого мнения о состоянии гранальной системы и содержания крахмала в хлоропластах в зимний период. По данным А. М. Силаевой (1978) и Э. В. Ходасевич (1982), в хлоропластах сосны и ели в зимний период сохраняется гранальная система, аналогично летнему состоянию. Харрис (Harris, 1971), изучая зимнее состояние хвои сосны, обнаружил в хлоропластах крахмальные гранулы, в то же время работы многих авторов показывают, что зимой крахмал в хлоро-

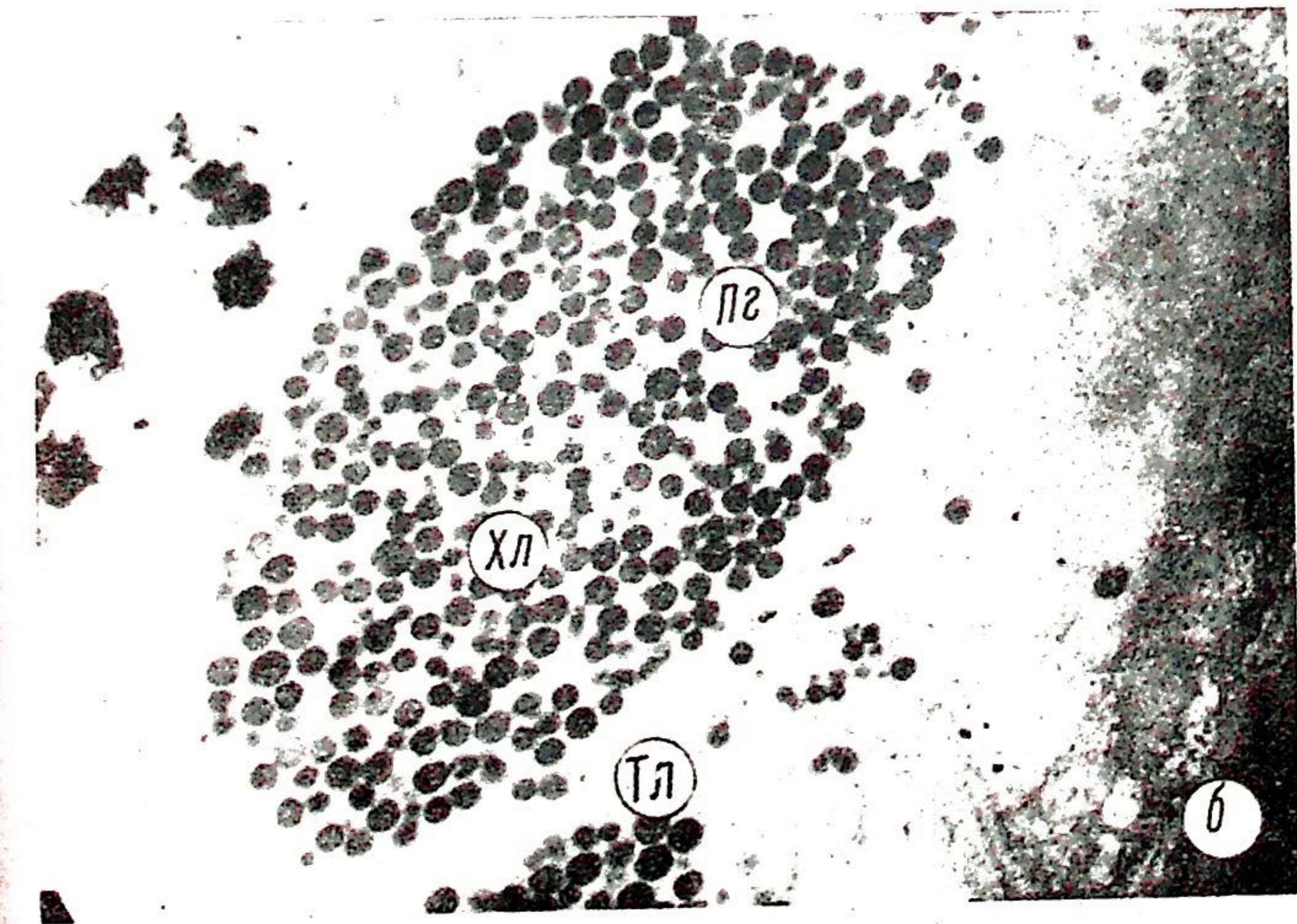
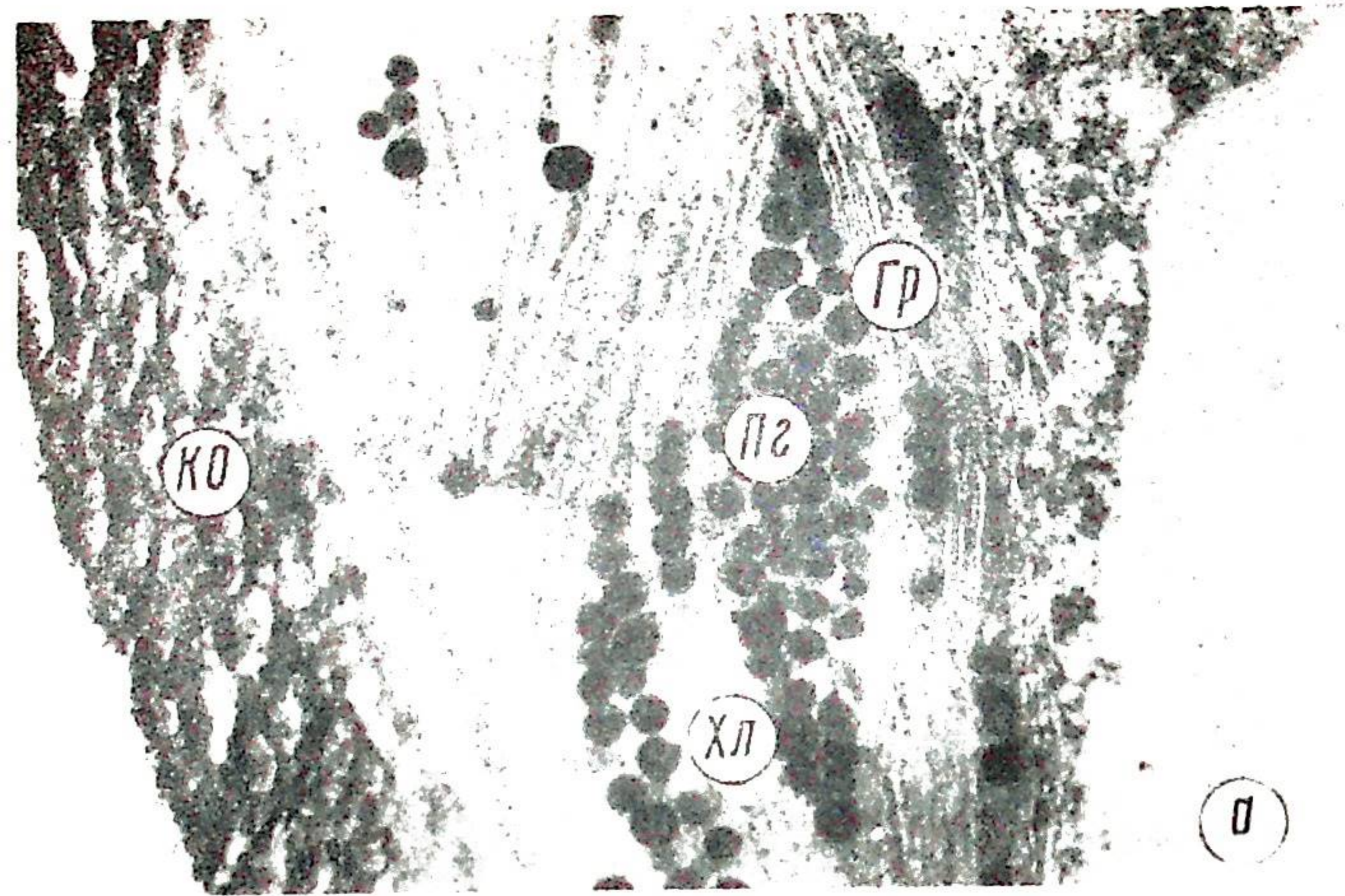


Рис. 2. Хлоропласты в девятилетней хвое ели; а -- в зеленой и б -- в желтеющей хвое. Ув.: а -- 44000, б -- 34000. Обозначения те же, что на рис. 1.

пластах у хвойных растений исчезает полностью (Мельникова, 1972; Senser, Schötz, Beck, 1975).

К настоящему времени можно считать установленным фактом перемещение хлоропластов в поздне-осенний период от оболочки клеток мезофилла вглубь клетки (Parker, Philpott, 1961; Soikkeli, 1978; Chabot, Chabot, 1974). Передислокация хлоропластов, по мнению ряда авторов, является защитным механизмом от повреждения пластид низкими температурами (Parker, Philpott, 1961; Мельникова, 1972). Другие же исследователи связывают это явление с практически полным отсутствием фотосинтетической активности зимой (Chabot, Chabot, 1974; Soikkeli, 1978).

Проведенные нами исследования показывают, что в мезофилле ели сибирской нарушения целостности хлоропластов в зимний период не происходит. Было установлено, что еще до начала передислокации пластид осенью в них происходит перестройка тилакоидной системы. При переходе к зимнему состоянию в хлоропластах практически полностью исчезают граны, а в строме наблюдаются только парные и стромальные тилакоиды. И только после возвращения хлоропластов в пристенное положение весной гранальная система в них начинает восстанавливаться и приобретает фотосинтетически активную структуру. Наши данные о перемещении пластид к ядру и перестройке в них тилакоидной системы зимой полностью согласуются с материалами Сенсера и др. (Senser, Schötz, Beck, 1975), полученными при исследовании сезонных изменений хлоропластов в клетках мезофилла ели обыкновенной. Наблюдаемое изменение тонкой структуры хлоропластов, по-видимому, связано с деградацией фонда пигментов осенью. Исследованиями ряда авторов установлено, что, наряду с перестройкой тилакоидной системы зимой, происходит уменьшение в этот период количества хлорофиллов  $a$  и  $b$  (Senser, Schötz, Beck, 1975; Aouni, Mousseau, 1974). В то же время Соиккели (Soikkeli, 1980) установил, что изменение количества хлорофиллов в хвое ели обыкновенной в зимний период не сопровождается какими-либо изменениями в ультраструктуре хлоропластов и делает вывод о том, что уменьшение содержания хлорофилла не следует связывать с деструкцией фотосинтетических мембран. Мы не располагаем собственными данными о динамике пигментов ели сибирской в осенне-зимний период, однако полученные результаты по ультраструктуре хлоропластов разновозрастной хвой ели и содержания пигментов в ней позволяют предположить о существовании положительной корреляции между двумя этими показателями. Так, исследованиями ряда авторов (Тужилкина, 1981; Ходасевич, 1982) установлено, что максимальное количество пигментов на

капливалось в трехлетней хвое ели, к этому же периоду, по нашим наблюдениям, фотосинтетический аппарат листа достигает наибольшего размера.

Увеличение количества фотосинтетических мембран в хлоропластах клеток мезофилла, казалось бы, должно было соответствовать и увеличению активности фотосинтетических процессов в хвое этого возраста, но, как показали исследования потенциальной интенсивности фотосинтеза хвой ели, проведенные В. В. Тужилкиной (1983), самую высокую активность фотосинтеза имела сформированная хвоя первого года жизни. Аналогичные результаты получены Фриландом (Freeland, 1952), который исследовал интенсивность фотосинтеза разновозрастной хвой у 7 видов хвойных и пришел к выводу о том, что максимальной фотосинтетической активностью обладает хвоя первого года жизни.

Подобное явление объясняется, очевидно, прежде всего тем, что хвоя первого года на ветвях ели находится в наиболее благоприятных условиях освещения. Все это не позволяет сделать каких-либо однозначных выводов о связи между наблюдаемыми возрастными изменениями ультраструктуры хвой ели и фотосинтетическими процессами. По-видимому, у ели сибирской в условиях Севера хвоя сохраняет высокую метаболическую активность в течение первых трех лет жизни.

В литературе имеются данные о том, что процессы старения в хвое ели начинают проявляться уже со второго года жизни (Ходасевич, 1982; Cunnigham, Hillman, Bowes, 1982). Наши исследования показали, что в 2-3-летней хвое ели каких-либо явных признаков старения не наблюдается. Видимо, у ели сибирской в связи с большой продолжительностью жизни листа и сезонной пластичностью процессы старения хвой сильно замедлены. Определенные структурные изменения в клетках мезофилла ели начинались только с четвертого года ее жизни. При этом деградация клеточных структур в хвое ели практически не отличалась от описанных Ю. В. Гамалеем и В. Г. Куликовым процессов старения клеток мезофилла многолетних вечнозеленых покрытосеменных растений (Гамалей, Куликов, 1975).

#### Выводы

1. В годичном цикле хвой ели сибирской выявлены сезонные изменения внутренней структуры клеток мезофилла, заключающиеся в существенном уменьшении в осенний период в хлоропластах числа гран и тилакоидов в них. В зимний период гранальная система практически отсутствовала, а в строме пластид имелись лишь парные тилакоиды. Осенью происходило перемещение

хлоропластов из пристенного положения к ядру. Крахмальные гранулы в хлоропластах с сентября по апрель отсутствовали.

2. В жизненном цикле хвой установлены определенные возрастные изменения в структуре хлоропластов, выражающиеся в максимальной насыщенности хлоропластов тилакоидной системой и гранами в хвое третьего года жизни. Начиная с четвертого года жизни, в хлоропластах уменьшалось число гран и количество тилакоидов в гранах, возрастали количество и размеры пластоглобул, увеличивались размеры белковых тел и снижалась электронная плотность цитоплазмы.

3. Значительные деструктивные явления в протопласте клеток мезофилла происходили только в желтеющей хвое, перед опадением и проявлялись в активных процессах автофагии, в заполнении объема хлоропластов пластоглобулами, нарушении целостности клеточных структур.

#### ЛИТЕРАТУРА

Агаев Ю. М. К вопросу об изменениях хлоропластов в зимний период. В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.-Л.: Наука, 1964, с. 155-167.

Александров В. Г., Савченко М. И. К биологии зеленых пластид в растениях. — ДАН СССР, 1950, т. 70, № 6, с. 1069-1072.

Гамалей Ю. В., Куликов Г. В. Развитие хлоренхимы листа. — Л.: Наука, 1978. — 192 с.

Генкель П. А., Барская Е. И. О сезонных изменениях хлоропластов ели. — Физиол. раст., 1960, т. 7, вып. 6, с. 645-653.

Мельникова Л. М. Состояние пигментов и пластид хвойных в связи с сезонным изменением окраски хвой: Автореф. канд. дис. — Минск, 1972. — 21 с.

Новицкая Ю. Е. Особенности физиолого-биохимических процессов в хвое и побегах ели в условиях Севера. — Л.: Наука, 1971. — 117 с.

Новицкая Ю. Е. Сезонная и возрастная динамика основных фракций липидов хвой сосны обыкновенной. — В кн.: Физиолого-биохимические исследования сосны на Севере. Петрозаводск, 1978, с. 39-52.

Силаева А. М. Структура хлоропластов и факторы среды. — Киев: Наукова думка, 1978. — 202 с.

Тужилкина В. В., Веретенников А. В. Пигменты хвой сосны и ели. В кн.: Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов Европейского Севера. Л.: Наука, 1981, с. 83-93.

Тужилкина В. В. Суточные и сезонные изменения интенсивности фотосинтеза сосны и ели. — В кн.: Биогеоэкологические исследования хвойных фитоценозов на Севере. Сыктывкар, 1983, с. 33-40. (Гр. Коми фил. АН СССР, № 59).

Ходасевич Э. В. Фотосинтетический аппарат хвойных. — Минск: Наука и техника, 1982. — 199 с.

Aouni M. H. El., Mousseau M. Relation d'échange de CO<sub>2</sub> chez les aiguilles

du pin noir d'autriche (*Pinus nigra* Arn.) avec l'âge, la teneur en chlorophylle et réassimilation. — *Photosynthetica*, 1974, vol. 8, N 2, p. 78-86.

Chabot J., Chabot B. Developmental and seasonal patterns of mesophyll ultrastructure in *Abies balsamea*. — *Can. J. Bot.*, 1975, vol. 53, p. 295-304.

Cunninghame M. E., Hillman J. R., Bowes B. G. Ultrastructural changes in mesophyll cells of *Larix decidurax kaempferi* during leaf maturation and senescence. — *Flora*, 1982, Bd. 172, N 2, p. 161-172.

Freedland E. Effect of age of leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers. — *Plant Physiol.*, 1952, vol. 27, N 4, p. 685-690.

Haberlandt G. Über den Einfluss des Frostes auf die Chlorophyllkörner. — *Österr. Bot. Z.*, 1876, Bd. 26, Hf. 8, s. 249-255.

Harris W. M. Ultrastructural observations on the mesophyll cells of pine leaves. — *Can. J. Bot.*, 1971, vol. 49, N 7, p. 1107-1109.

Lewis F. G., Tittle G. M. Osmotic properties of some plant cells at low-temperatures. — *Ann. Bot.*, 1920, vol. 34, N 3, p. 405-416.

Parker J., Philpott D. E. An electron microscopic study of chloroplast condition in summer and winter in *Pinus strobus*. — *Protoplasma*, 1961, vol. 53, N 4, p. 575-583.

Senser M., Schötz F., Beck E. Seasonal changes in structure and function of spruce chloroplasts. — *Planta (Berlin)*, 1975, vol. 126, N 1, p. 1-10.

Soikkeli S. Seasonal changes in mesophyll ultrastructure of needles of Norway spruce (*Picea abies*). — *Can. J. Bot.*, 1978, vol. 56, N 16, p. 1932-1940.

Soikkeli S. Ultrastructure of the mesophyll in Scots pine and Norway spruce: seasonal variation and molarity of the fixative buffer. — *Protoplasma*, 1980, vol. 103, N 3, p. 241-252.

Zacharowa T. M. Über den Gasstoffwechsel der Nadelholzpflanzen im Winter. — *Planta (Berlin)*, 1929, Bd. 8, Hf. 1/2, s. 68-83.

## ВОДНЫЙ ОБМЕН ХВОИ СОСНЫ

С. Н. Сенькина

Для выявления особенностей роста и развития деревьев и оценки их физиологического состояния необходимо знать характеристики их водного режима, обусловленные сезонными, возрастными изменениями, а также экологическими факторами. В этой статье рассматриваются некоторые характеристики водообмена разновозрастной хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), произрастающей в насаждениях естественного происхождения, которые относятся к черничному типу фитоценозов. Изучались некоторые показатели водного режима хвои, как интенсивность транспирации, оводненность, водный дефицит и сосущая сила.

## Объекты и методы исследований

Исследования проводились в средней подзоне тайги на Черном лесном стационаре Института биологии Коми филиала Академии наук СССР. Объектами исследования были:

1. Сосняк черничник влажный (пробная площадь 1), представляющий собой средневозрастной одноярусный древостой III класса бонитета со средней высотой деревьев 15 м и диаметром 14 см. Почвенный покров представлен торфянисто-подзолисто-глееватыми иллювиально-гумусово-железистыми почвами.

2. Сосново-еловый средневозрастной двухъярусный древостой (пробная площадь 3) относится к черничнику свежему IY класса бонитета. Средняя высота первого яруса древостоя, представленного в основном сосной, 15 м, диаметр 16 см. Почвенный покров представлен торфянисто-подзолисто-глееватыми иллювиально-гумусово-железистыми почвами.

Интенсивность транспирации изучалась методом быстрого взвешивания без применения парафина (Иванов и др., 1950) с помощью торсионных весов  $\omega T-1000$ ,  $\omega T-500$ ,  $\omega T-100$ . Измерения проводились непосредственно в кронах деревьев. Для наблюдений были построены специальные "вышки" с площадками из досок, расположенными на различной высоте. Из верхней части кроны образцы брались с помощью секатора. С каждой вышки велись

наблюдения за 3-4 деревьями по таксационным показателям, близким к средним, для древостоев. Измерения транспирации сопровождалось наблюдениями непосредственно в кроне за освещенностью, температурой и влажностью воздуха.

Общее содержание воды в хвое определялось термовесовым методом в трехкратной повторности и подсчитывалось в процентах от общего веса хвои. Водный дефицит в хвое определялся донасыщением хвои влагой. Для этого основания хвоинок помещались в ванночку со слоем песка, смоченного дистиллированной водой. Во избежание испарения влаги ванночка в течение 24 часов находилась в закрытом эксикаторе. Водный дефицит выражался в процентах от содержания воды после насыщения.

Сосущая сила хвои определялась компенсационным методом с помощью рефрактометра (Максимов, Петин, 1948). Использовалась средняя проба хвои с наблюдаемых деревьев. Повторность определения была двухкратной. При многократных исследованиях мы убедились в том, что для определения сосущей силы хвои такая повторность является достаточной.

## Результаты исследований и их обсуждение

*Условия погоды в период наблюдений.* Вегетационный сезон 1981 г. был теплым. С июня по август температура была выше нормы на 2-4°. В мае и сентябре средние температуры были близки к многолетней норме. Общая сумма осадков в эти месяцы составила 55 и 147% по отношению к средним многолетним величинам, а в июне и августе - 118 и 161%.

Период вегетации 1982 г. характеризовался перепадами погодных условий от мая к сентябрю. В мае среднемесячная температура была выше нормы на 2-3°, а осадков меньше нормы на 10%. В июне температура оказалась меньше среднемноголетней на 2-4°, осадков было в полтора раза больше. Температурные условия и осадки в июле были близки к средним показателям. Август был более прохладным, чем обычно, с небольшим количеством осадков. В сентябре температурные условия были близки к норме, осадки составили 77% от нормы этого месяца.

Вегетационный период 1983 г. по температурным условиям был близок к средним многолетним показателям. Осадки за май-июль составили 110-170% по отношению к среднемноголетним данным, в то время как в августе и сентябре их было соответственно 83-85%.

*Интенсивность транспирации.* Средняя интенсивность транспирации хвои сосны в черничных типах средней тайги колеблется от 0,06 до 280 мг/г сырой массы в час (табл. 1). Эти данные сопоста-



Изменения интенсивности транспирации хвои  
в зависимости от возраста,  
мг/г сырой массы в час

| Номер<br>пробной<br>площади | Год<br>исследо-<br>ваний | Дата  | Возраст хвои, лет |     |     |     |     |     |     |
|-----------------------------|--------------------------|-------|-------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|                             |                          |       | 1                 | 2   | 3   | 4   | 5   | 6   | 7   |
| 1                           | 1982                     | 25/У1 | "                 | 119 | 164 | —   | —   | —   | —   |
|                             |                          | 9/УII | 508               | 263 | 330 | —   | 271 | 214 | 214 |
|                             |                          | 6/УШ  | 266               | 178 | 101 | —   | —   | —   | —   |
|                             | 1983                     | 24/У  | "                 | 134 | 167 | —   | —   | —   | —   |
|                             |                          | 16/У1 | "                 | 221 | 248 | 252 | 198 | 205 | —   |
|                             |                          | 6/УII | 208               | 149 | —   | —   | —   | —   | —   |
| 3                           | 1982                     | 8/1X  | 132               | 146 | —   | —   | —   | —   |     |
|                             |                          | 22/У  | "                 | 136 | 162 | —   | —   | —   | —   |
|                             |                          | 5/УШ  | 159               | 146 | 171 | —   | —   | —   | —   |
|                             | 1983                     | 11/УШ | 162               | 198 | 195 | 190 | 136 | 167 | —   |
|                             |                          | 15/У1 | "                 | 208 | 210 | 172 | 182 | —   | —   |
|                             |                          | 7/1X  | 105               | 107 | —   | —   | —   | —   |     |

Примечание. " — хвоя текущего года не появилась; — нет сведений.

Таблица 3 также во время разветвления хвои и в период наиболее интенсивного ее роста и развития. К концу вегетационного сезона интенсивность транспирации хвои текущего и второго года жизни сглаживается, а третьего года жизни уменьшается. Показано, что интенсивность транспирации, как правило, снижается по мере увеличения ее возраста (Ахромейко, 1950; Рахманина, 1950; Дмитриев, 1954; Гирс, 1963; Панарин, 1975). Н. С. Петин (1959) придерживается мнения, что возрастное снижение интенсивности транспирации происходит в результате изменений коллоидно-химических свойств протоплазмы в процессе старения хвои. Ю. А. Тершин (1962) отмечает, что в свежем сосняке двухлетняя хвоя транспирировала интенсивнее трехлетней, а в сухом в большинстве случаев несколько сильнее транспирировала трехлетняя хвоя. Он также считает, что интенсивность транспирации главным образом обусловлена погодными условиями в период формирования почек и в начальный период роста хвои. Наши данные подтверждают вывод Л. А. Иванова (1941), что в раннелетние месяцы однолетняя хвоя сосны обладает более высокой интенсивностью транспирации, чем двухлетняя хвоя.

Вышеизложенный материал по интенсивности транспирации хвои разного возраста показывает, что результаты исследований

Исследования дневного хода транспирации хвои сосны показали, что в одноярусном насаждении сосна характеризовалась меньшей интенсивностью, однако в обоих насаждениях выявлялся один пик в полдень, когда освещенность и температура воздуха были максимальными (рис. 1).

Большинство наших исследований проводилось на хвое средней части кроны, так как наибольшее количество хвои приходится именно на эту часть. Особенно резко это выражено у сосны (Панарин, 1975). В отдельные периоды мы проследили динамику изменчивости транспирации по вертикальному профилю кроны, т. е. по расположению хвои в верхней, средней и нижней частях кроны (табл. 2). Прослеживается тенденция к уменьшению интенсивности транспирации от верхней части кроны к нижней, причем это более четко выражено у сосны в одноярусном насаждении. Можно объяснить этот факт тем, что протяженность хвои кроны у исследуемых деревьев в двухъярусном древостое невелика и составляет примерно 1/2 от общей высоты ствола, тогда как в одноярусном крона занимает около 2/3 этой высоты. О том, что по особенностям расходования воды у растений можно выделить три яруса листьев, привела в своих исследованиях на кукурузе, подсолнечнике, сахарной свекле, вязе Л. И. Евдокимова (1966). В отличие от наших данных, она нашла, что при достаточном водоснабжении у исследуемых растений наиболее интенсивно транспирируют листья среднего яруса, затем верхнего и нижнего.

Интенсивность транспирации хвои  
по вертикальному профилю кроны, мг/г сырой массы в час

| Дата        | Номер<br>пробной<br>площади | Части кроны |         |        |
|-------------|-----------------------------|-------------|---------|--------|
|             |                             | верхняя     | средняя | нижняя |
| 02.УII.1982 |                             |             |         | 133    |
| 13.УII.1982 | 1                           | 278         | 143     | 247    |
| 17.УШ.1982  | 3                           | 257         | 248     | 107    |
| 18.УШ.1982  | 3                           | 141         | 144     | 75     |
| 13.УII.1983 | 1                           | 91          | 78      | 212    |
| 14.УII.1983 | 3                           | 223         | 224     | 188    |
|             | 1                           | 225         | 191     |        |

Анализ особенностей интенсивности транспирации разного возраста (табл. 3) показал, что, как правило, хвоя третьего (реже четвертого) года жизни транспирирует более интенсивно по сравнению с хвоей второго года жизни. Особенно чувствительна разница в период, когда хвоя текущего года еще не появилась.

весьма противоречивы, поэтому необходимо провести дальнейшие исследования для выяснения взаимосвязи этого процесса с долготельностью жизни хвои, особенно в условиях Севера.

Оводненность хвои. Как отмечает Б. Ф. Окишев (1975) в оптимальных условиях почвенного водоснабжения хвоя ели пихты характеризуется довольно устойчивой оводненностью. Видно, это заключение правомерно и для сосны. Так, на образцах во все годы исследований оводненность хвои без учета первого года жизни колебалась от 46 до 53%, т. е. составляла приблизительно 1/2 часть от веса хвои до насыщения. С мая по сентябрь общее содержание воды в хвое второго и третьего года жизни незначительно увеличивается, особенно заметно увеличение оводненности хвои в июне, июле (табл. 4), что, очевидно, связано с периодом активного роста хвои первого года жизни (Панарин, 1975). Хвоя текущего года в течение сезона в различные периоды имела оводненность от 71 до 63%. По И. И. Панарину (1975), среднее содержание влаги в течение вегетационного сезона у вечнозеленых растений составило 52-68%. Особенно высока влажность хвои первого года в начале сезона. К концу вегетационного периода, когда заканчивается рост и формирование хвои, содержание воды в ней снижается и приближается к пределам, отмеченным в хвое второго года жизни.

Изменения оводненности (в %, числитель)  
и водного дефицита (в %, знаменатель) хвои  
в течение вегетационного периода

| Номер пробной площади | Год исследования | Месяц     |      |      |      |           | IX |
|-----------------------|------------------|-----------|------|------|------|-----------|----|
|                       |                  | У         | У1   | УII  | УIII |           |    |
| 1                     | 1982             | Нет свед. | 44,4 | 48,6 | 50,7 | Нет свед. |    |
|                       |                  |           | 18,5 | 15,7 | 16,0 |           |    |
| 1                     | 1983             | 48,6      | 47,0 | 52,4 | 51,5 | 53,3      |    |
|                       |                  | 20,1      | 16,8 | 16,1 | 13,3 |           |    |
| 3                     | 1982             | Нет свед. | 45,9 | 48,7 | 50,0 | Нет свед. |    |
|                       |                  |           | 23,9 | 19,9 | 16,9 |           |    |
| 3                     | 1983             | 48,7      | 48,2 | 52,7 | 51,7 | 53,8      |    |
|                       |                  | 17,5      | 18,3 | 16,0 | 12,3 |           |    |

С возрастом содержание воды в хвое постепенно падает. Более существенные изменения влажности выявлены в хвое первых четырех лет жизни, далее содержание воды стабилизируется (табл. 5).

Таблица 5

Содержание воды в хвое  
в зависимости от возраста

| Номер пробной площади | Дата       | Возраст хвои, лет |      |      |      |      |           |      |      |
|-----------------------|------------|-------------------|------|------|------|------|-----------|------|------|
|                       |            | 1                 | 2    | 3    | 4    | 5    | 6         | 7    | 8    |
| 1                     | 9.УП.1982  | 74,4              | 51,0 | 50,2 | 49,1 | 48,6 | 48,6      | 48,5 | 48,7 |
|                       | 8.УП.1983  | 70,4              | 54,6 | 52,3 | 51,6 | 51,0 | Нет свед. |      |      |
| 3                     | 7.УП.1982  | 77,5              | 50,4 | 50,1 | 49,7 | 48,3 | 48,8      | 48,7 | 47,4 |
|                       | 11.УШ.1982 | 60,4              | 50,8 | 52,5 | 48,9 | 47,1 | 46,5      | 46,5 | 43,5 |
|                       | 15.У1.1983 | 74,5              | 48,8 | 49,0 | 48,2 | 47,9 | Нет свед. |      |      |
|                       | 8.УШ.1983  | 69,0              | 55,1 | 52,9 | 52,5 | 51,9 | Нет свед. |      |      |

Оводненность хвои изменяется и по вертикальному профилю кроны. В верхней части кроны она меньше, чем в средней, примерно на 5%, а в нижней части содержание воды в хвое увеличивается в среднем до 10% по сравнению с хвоей средней части кроны.

Водный дефицит. Максимальные величины водного дефицита хвои второго-третьего года жизни во все годы исследований были отмечены в конце июня-начале июля, что совпадает со сроками начала роста хвои текущего года. Видимо, в это время происходит высокая интенсивность водообмена. Величины водного дефицита различны в разные годы исследований, что связано с сезонной и суточной динамикой метеофакторов и изменениями других характеристик водного режима (Абражко, 1973). Так, водный дефицит хвои сосны в 1982 г. на пробной площади 1 достигал 23%, на пробной площади 3 — 24%, а в 1983 г. соответственно 20 и 22%. Средние величины водного дефицита в процентах от содержания воды в хвое после ее насыщения представлены в табл. 4.

С увеличением возраста в хвое повышается водный дефицит, причем эта зависимость не всегда четко прослеживается. Очевидно, при оптимальных условиях водообеспеченности и невысокой напряженности метеофакторов различия сглаживаются. Наиболее ясно нам удалось проследить эту зависимость на пробной площади 1 в июле-августе 1982 г. Так, водный дефицит в восьмилетней хвое был приблизительно в 1,5 раза выше, чем в двухлетней.

Сосущая сила. Сосущая сила хвои характеризует потребность растений в воде и является показателем активности внутриклеточной воды (Петин, 1963; Алексеев, 1969; Абражко, 1983). Сосущая сила хвои изучалась в течение трех лет на пробной площади 3 и в течение двух лет на пробной площади 1. Определе-

сосущая сила  
(атм.)

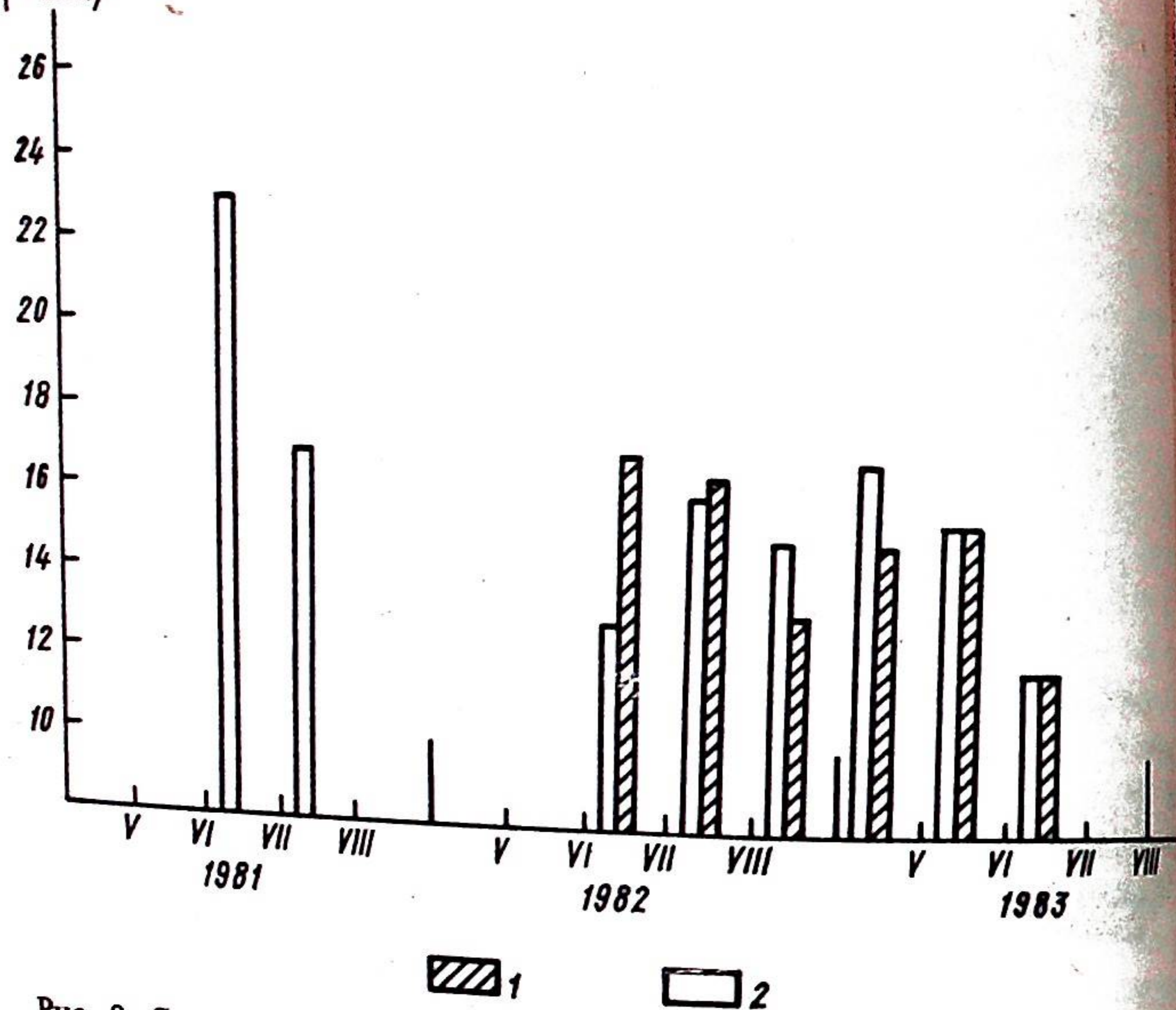


Рис. 2. Сезонная динамика сосущей силы хвоя сосны в разные годы исследований. 1 — в сосняке черничном, 2 — в сосново-еловом древостое.

ния, как правило, проводили с 11 до 12 час. дня.

Величина сосущей силы колебалась в пределах от 12 до 17 атм. и только в июне 1981 г. на пробной площади 3 она доходила до 23 атм. Четких различий между показателями сосущей силы у деревьев, произрастающих в одноярусном и двухъярусном древостое, найдено не было, однако имеются различия по срокам достижения максимальных величин в течение вегетационного сезона (рис. 2). Обнаружены закономерности увеличения сосущей силы с возрастом хвои, а также большие величины сосущей силы в верхней и наименьшие в нижней части кроны.

Таким образом, выявлены некоторые закономерности водного режима в связи с возрастом хвои и расположением ее в кроне (верхняя, средняя и нижняя части кроны). Во время распускания хвои и активного ее роста интенсивность транспирации хвойного третьего (реже четвертого) года жизни выше по отношению к хвое второго года жизни. С возрастом хвои уменьшается оводненность, увеличивается водный дефицит и сосущая сила.

Водный обмен хвои сосны в условиях средней подзоны тайги обуславливается в основном напряженностью метеофакторов, создающихся в различных типах сообщества.

Средние величины интенсивности транспирации (106-280 мг/г сырой массы в час), оводненности (46-53%), водного дефицита (12-20%) и сосущей силы хвои (12-17 атм.) свидетельствуют в целом о благоприятном водном режиме хвои сосны.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Абражко В. И. Водный режим почвы и древостоев. — В кн.: Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л.: Наука, 1973, с. 170-191.
- Абражко В. И. Особенности водного режима деревьев. — В кн.: Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983, с. 209-213.
- Ахромейко А. И. Физиологическое обоснование разведения сосны в степях. — В кн.: Бузулукский бор. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1950, т. 3, с. 106-256.
- Бобкова К. С., Галенко Э. П., Верхоланцева Л. А. Эдафические условия произрастания сосны и ели. — В кн.: Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов Европейского Севера. Л.: Наука, 1981, с. 38-46.
- Гирс Г. И. Водный режим древесных пород в полейных полосах Хакасии. — М., 1963, т. 60, с. 70-80. (Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР).
- Дмитриев А. С. О транспирации древесной растительности в условиях Севера. — Лесн. хоз-во, 1954, № 10, с. 31-35.
- Евдокимова Л. И. Особенности расходования воды на транспирацию в зависимости от водообеспеченности растений. — В кн.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М., 1963, с. 177-182.
- Иванов Л. А. Об изменении транспирационной способности древесных пород в течение года в зависимости от температуры — Бот. журн., 1941, т. 26, № 2-3, с. 97-110.
- Иванов Л. А. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях. — Бот. журн., 1950, т. 35, № 2, с. 171-186.
- Окишев Б. Ф. К сравнительной экологической характеристике ели и пихты. — В кн.: Экология хвойных. Уфа, 1978, с. 22-51.
- Панарин И. И. Водный режим растений в разных типах горных сосняков и листвягов Читинского Забайкалья. — В кн.: Водный обмен в основных типах растительности СССР. Новосибирск: Наука, 1975, с. 80-90.
- Рахманина А. Т. Водный режим растений. — В кн.: Экология и биология растений Восточно-Европейской лесотундры. Л.: Наука, 1970, с. 253-302.
- Сенькина С. Н. Об интенсивности транспирации разновозрастной хвои сосны и ели в условиях Севера. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 59). Сыктывкар, 1983, с. 41-46.
- Терешин Ю. А. Закономерности транспирации растений в условиях Ильменского заповедника: Докл. II-ой науч.-техн. конф. молодых специалистов лесн. пр-ва Урала по итогам работ 1961 г. — Свердловск, 1962, с. 46-48.
- Фотосинтез и транспирация древесных пород в различных климатических зонах./Л. А. Иванов, И. В. Гулидова, Ю. Л. Цельникер, Е. В. Юрина. — В кн.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М., 1963, с. 121-129.

## МИКРОФЕНОЛОГИЯ МУЖСКОГО ГЕНЕРАТИВНОГО ЦИКЛА СОСНЫ И ЕЛИ

В. А. Артемов

Перестройка лесосеменного хозяйства на селекционно-генетической основе означает переход к более высокому, качественному уровню лесохозяйственного производства. Для успешной реализации намеченной программы, обеспечивающей получение высоких и устойчивых урожаев семян, необходимы углубленные знания о взаимосвязях между экологией и физиологией развития древесных растений во время формирования урожая.

В задачу исследования входило изучение зависимости продолжительности отдельных этапов органогенеза микро- и макростробиллов сосны обыкновенной и ели сибирской от основных климатических факторов: среднесуточной ( $X_1$ ) и минимальной ( $X_2$ ) температур воздуха, среднего дефицита ( $X_3$ ) его влажности и продолжительности солнечного сияния ( $X_4$ ). Кроме того, намечалось для каждого из этапов установить пороговые и оптимальные температуры.

Проанализированы материалы восьмилетних исследований проведенных на Чернамском стационаре (подзона средней тайги в приспевающем сосново-еловом насаждении (пр. пл. 3) и спелом ельнике (пр. пл. 2) зеленомошного типа. Для сравнения использованы материалы более ранних наблюдений на Зеленоборском стационаре (подзона северной тайги). Наблюдения проводились по тем периодическому сбору почек и стробиллов с южного сектора мужского генеративного яруса крон. Развитие пыльцы прослежено на временных давленных препаратах. Для характеристики метеорологических условий были использованы метеоданные ближайших метеостанций Усть-Вымь и Ираель.

### Результаты и обсуждение

В течение весеннего развития микростробиллов были выделены три микрофенологические фазы, или этапа органогенеза: 1) предмейотический период с момента устойчивого перехода среднесу-

точной температуры воздуха через  $5^{\circ}$  до начала мейоза (У этап органогенеза); 2) период микроспорогенеза — от начала первого мейотического деления ( $M_1$ ) до первых проталлиальных делений (У1 этап); 3) период формирования мужского гаметофита — от первого проталлиального деления до начала пыления (УП этап органогенеза).

Отличительная особенность морфогенеза микростробиллов сосны обыкновенной заключается в том, что в весенний период, до начала мейоза, ее спорогенные клетки какое-то время еще продолжают делиться митотическим путем, в результате чего происходит увеличение исходного количества микроспороцитов, вступающих затем в мейоз (Храмова, 1972; Артемов, 1972а, 1981; Козубов, 1974). В спорангиях ели, зимующих на стадии материнских клеток микроспор, после весеннего пробуждения мужских почек наблюдается профаз мейоза.

Известно, что скорость развития мужских репродуктивных органов, например, сосны обыкновенной определяется главным образом количеством поступающего тепла, и с повышением среднесуточной температуры воздуха продолжительность межфазных периодов сокращается. В результате проведенного анализа было установлено, что температурные кривые развития микростробиллов имеют характер криволинейной регрессии, которая лучше всего описывается уравнением параболы второго порядка (рис. 1). При этом параметры уравнений изменяются от одной микрофенологической фазы к другой. Следует также отметить, что кривые развития микростробиллов сосны и ели имеют четко выраженную видовую специфику; причем значение оптимальных температур, при которых отмечается наименьшая продолжительность межфазного периода, постепенно увеличивается по мере развития репродуктивных органов. Так, для сосны в предмейотический период наиболее высокие скорости развития микростробиллов наблюдаются при  $8-11^{\circ}$ , в период микроспорогенеза — при  $13-16^{\circ}$ , а формирование пыльцы быстрее всего завершается при температуре  $16-18^{\circ}\text{C}$ .

У ели сибирской, произрастающей в одних и тех же экологических условиях, одноименные микрофенологические фазы наступают значительно раньше и при более низких значениях температур воздуха. Соответствующим образом снижается и зона оптимальных температур. Наибольшая скорость развития клеток спорангия в предмейотический период у ели отмечалась при  $7-10^{\circ}$ , в период микроспорогенеза — около  $12^{\circ}$ , а оптимум термических условий, обеспечивающий самую высокую скорость развития мужского гаметофита, находился в пределах  $14-16^{\circ}\text{C}$ .

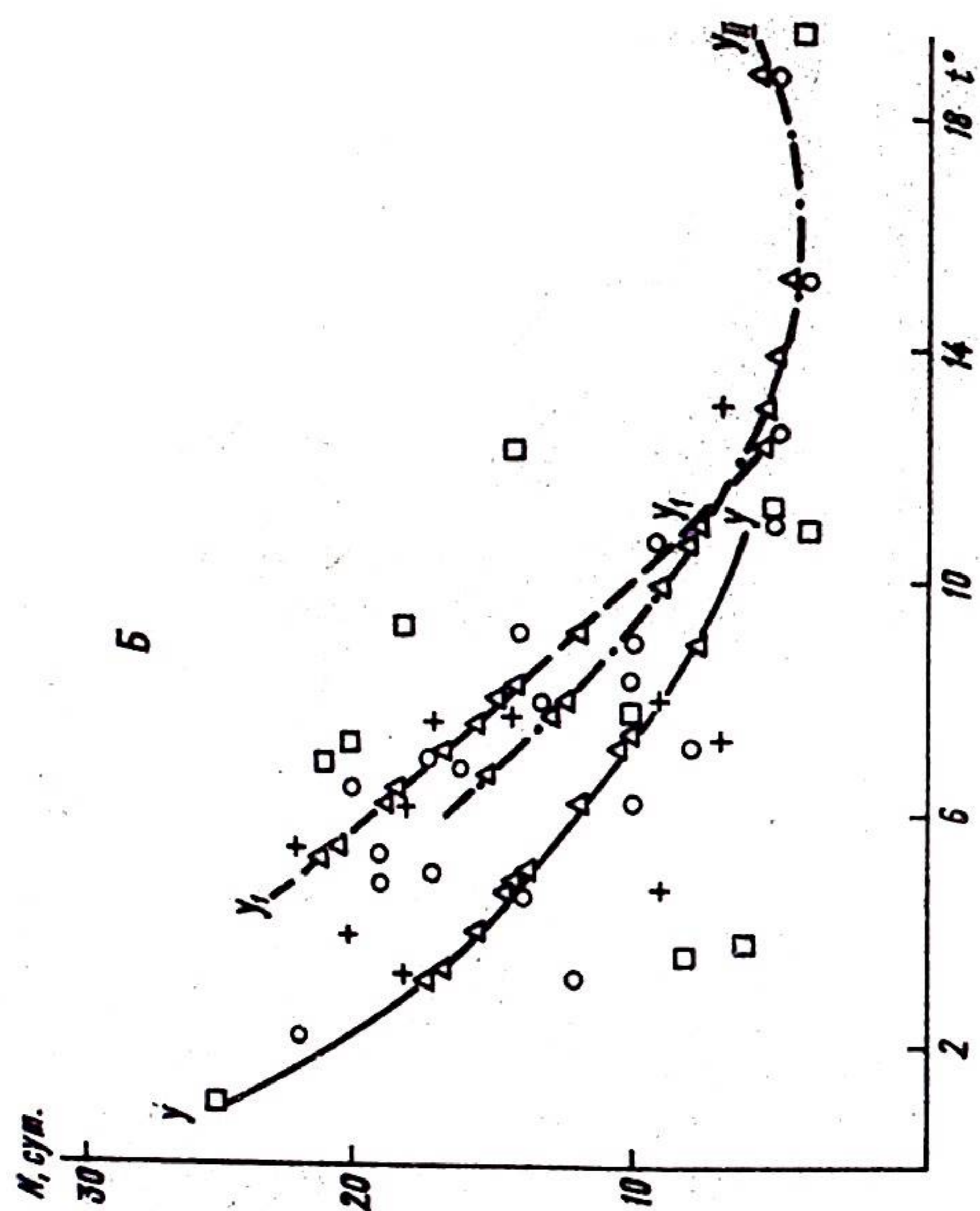
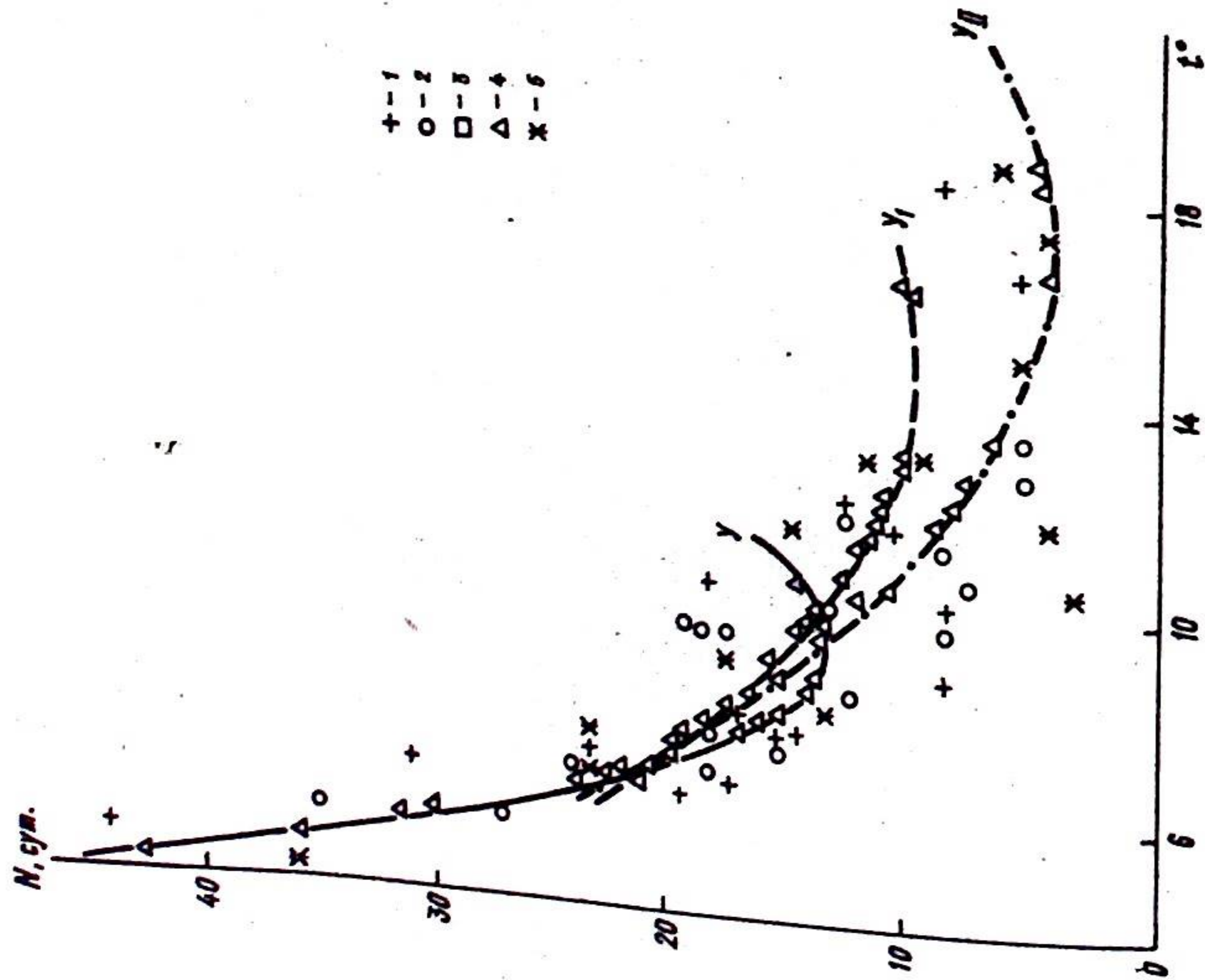


Рис. 1. Зависимость скорости развития микростробилов сосны (А) и ели (Б) от температуры воздуха в различные этапы органогенеза. Y — предмейотический период, Y<sub>I</sub> — период микроспорогенеза, Y<sub>II</sub> — период формирования мужского гаметофита.

1. северная тайга (автор) — 64° 30' с. ш., 2. средняя тайга (автор) — 60° с. ш., 3. южная тайга (автор) — 56° с. ш.

Примечательно, что температурный оптимум скорости развития микростробилов не всегда совпадает с оптимальными условиями, при которых достигается самая высокая жизнеспособность пыльцы (Артемов, Урнышев, 1983). Очевидно, наиболее благоприятные условия для развития пыльцы складываются именно в те годы, когда нарастание среднесуточных температур незначительно отличается от среднеголетних для данной географической местности.

В отдельные годы наблюдаются значительные отклонения фактических данных от теоретической кривой, полученной расчетным методом. Причина такого явления кроется, на наш взгляд, в самом методе фенологических исследований, проводимых в естественной обстановке, где развитие растения происходит при одновременном воздействии нескольких экологических факторов, каждый из которых в определенные периоды онтогенеза может становиться главным, определяющим темпы развития, либо сдвигаться на вторые позиции, внося значительные коррективы в действие ведущего фактора.

Выбор исходных параметров прогностической модели скорости развития мужских генеративных органов осуществлялся на примере сосны обыкновенной, для которой удалось получить наиболее продолжительный (8-летний) ряд наблюдений. Для этого был использован принцип многомерного регрессионного анализа и алгоритм, разработанный на кафедре ботаники Латвийского государственного университета им. П. Стучки (Лиена, Дрике, 1977; Пospelова, 1977). При составлении программы была предусмотрена возможность выявления линейной зависимости между регрессивными и результативными признаками (корректировка алгоритма выполнена А. П. Урнышевым).

Для определения критических порогов экологических факторов в качестве показателя, отражающего истинную силу влияния каждого фактора при совокупном их воздействии, с которым мы имеем дело в природной обстановке, согласно данной методике, использован показатель удельного веса влияния  $\gamma_i$ . При постепенном исключении излишней информации численное значение данного показателя остается неизменным до тех пор, пока не начнется изъятие полезной информации. Тот уровень значения фактора  $h$ , с которого начинается существенное снижение удельного веса его влияния, считается критическим порогом данного экологического фактора. Если значение фактора становится меньше порогового уровня, то происходит нарушение нормального хода морфофизиологических процессов. В одних случаях это является лишь причинной приостановки развития, в других может вызвать необратимую

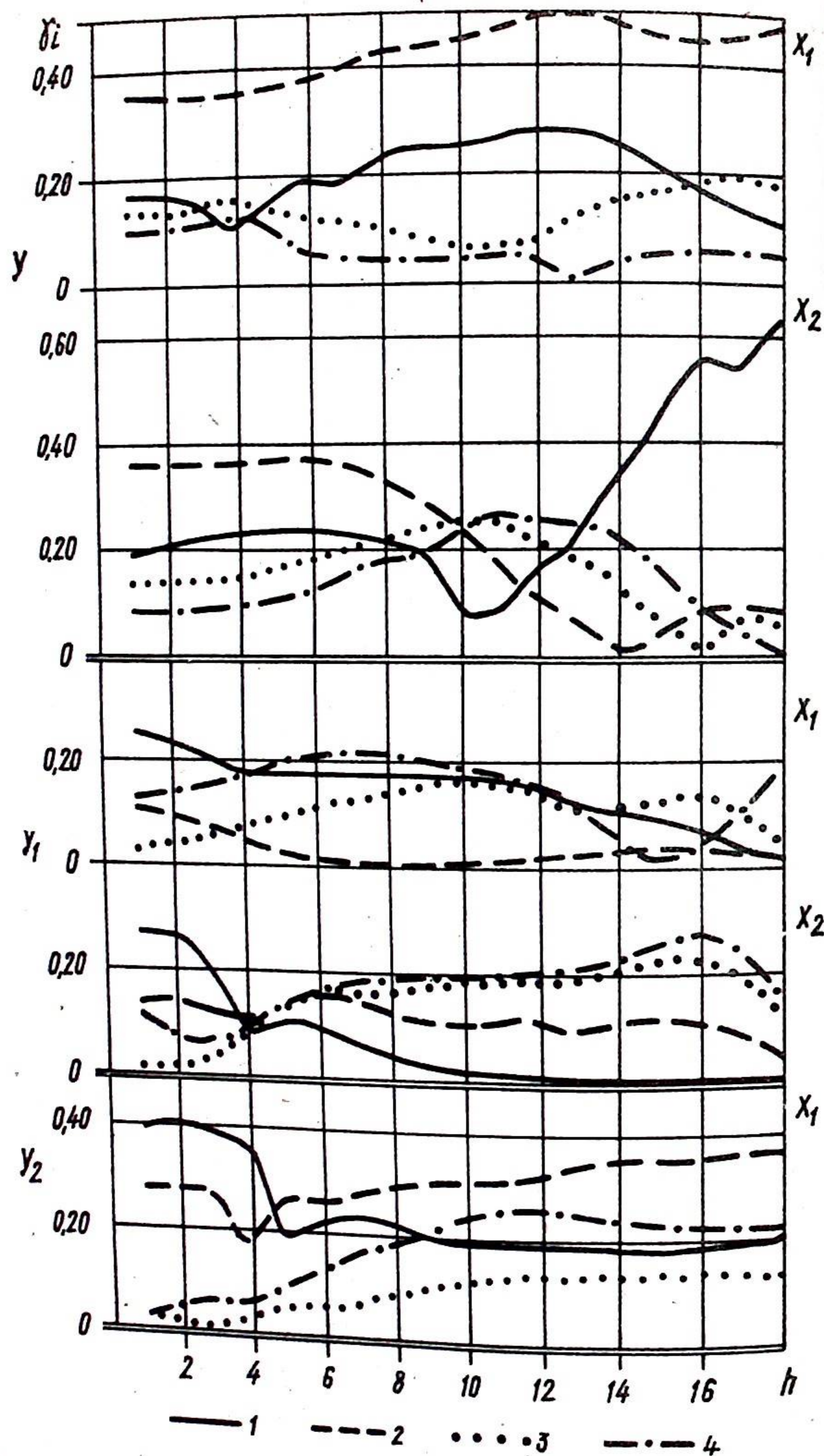


Рис. 2. Значение критических порогов различных экологических факторов на скорость развития микростробиллов сосны.  
 $y$  — предмейотический период,  $y_1$  — период микроспорогенеза,  $y_2$  — период формирования мужского гаметофита.  
 1 — среднесуточная температура воздуха  $^{\circ}\text{C}$  ( $X_1$ ); 2 — минимальная температура воздуха  $^{\circ}\text{C}$  ( $X_2$ ); 3 — средний дефицит влажности воздуха, мб ( $X_3$ ); 4 — продолжительность солнечного сияния, час ( $X_4$ ).

последствия, гибель и дегенерацию отдельных клеток, тканей или целых органов.

Результаты расчетов силы влияния различных факторов на продолжительность межфазных периодов, реализованные на ЭВМ-ЕС-1022, приведены на графиках (рис. 2).

На продолжительность предмейотического периода наиболее существенное влияние оказывает не среднесуточная температура воздуха, как предполагалось, а минимальная температура, для которой критическим порогом является минус  $4^{\circ}\text{C}$ . С этого уровня влияние ее непрерывно возрастает и прекращается лишь когда минимальная температура повышается до  $+6,1^{\circ}\text{C}$ . Влияние среднесуточных температур воздуха на протяженность этой фазы начинает сказываться с отметки  $+1,7^{\circ}\text{C}$  и стабилизируется только после достижения значения  $7^{\circ}\text{C}$ , за пределами которого остается постоянным вплоть до 12-градусного уровня.

На продолжительность периода микроспорогенеза наиболее существенное влияние оказывают среднесуточная температура и дефицит влажности воздуха, причем уровень пороговой температуры равен  $14,0^{\circ}$ . Дефицит влажности воздуха начинает действовать при более низкой температуре — около  $12-13^{\circ}$ . Постепенное повышение минимальных температур воздуха отражается в увеличении значения среднесуточной температуры, начиная с минус  $0,5^{\circ}\text{C}$ . С этого же порога возрастает влияние дефицита влажности и продолжительности солнечного сияния.

В период формирования мужского гаметофита наиболее сильное воздействие на скорость развития оказывает среднесуточная температура воздуха. Однако с уровня  $7,5^{\circ}$  сила влияния этого фактора остается почти неизменной, а значение минимальных температур становится доминирующим.

Непродолжительный период наблюдений пока не дает еще основания рассматривать полученные результаты как окончательные. Тем не менее выявленные тенденции, хотя и в первом приближении, уже позволяют судить о степени влияния основных метеорологических факторов на темпы развития генеративных структур сосны. Что же касается ели, то поскольку ряд непосредственных наблюдений за развитием ее репродуктивных органов оказался значительно короче, приходится пока воздержаться от статистического анализа данных.

Для составления различных фенологических прогнозов и биоклиматической оценки развития сельскохозяйственных культур и древесных пород широко используется метод сумм эффективных температур (Chira, 1965a, 1965b; Sarvas, 1967, 1973; Елагин, 1976; Басов, 1977 и др.).

## Сумма эффективных температур для различных микробиологических фаз в развитии мужских стробилососны и ели

| Место наблюдений  | Географическая широта | Год  | Микрофенофаза           |                                 |                  |                                |                                  |                                  | % от средней многолетней суммы температур |                                 |                                |
|---|-----------------------|------|-------------------------|---------------------------------|------------------|--------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|---|---------------------------------|--------------------------------|
|   |                       |      | Предмейотический период |                                 | Микроспорогенез  |                                | Формирование мужского гаметофита |                                  |   | Пыление                         |                                |
|   |                       |      | Дата начала             | $\Sigma t > 5^\circ$ за период  | Дата начала      | $\Sigma t > 5^\circ$ за период | Дата начала                      | $\Sigma t > 5^\circ$ за период   |   | Дата начала                     | $\Sigma t > 5^\circ$ за период |
| Северная тайга<br>Средняя многолетняя сумма температур = 825° | 64°30'                | 1967 | —                       | 47,9                            | 7,7              | 77,7                           | 83,2                             | 21.YI                            | 184                                       | 22,3                            |                                |
|   |                       | 1968 | 2.Y                     | 60,7                            | 28.YI            | 91,8                           | 49,8                             | 30.YI                            | 224                                       | 27,1                            |                                |
|   |                       | 1969 | 7.YI                    | 70,1                            | 5.YI             | 73,2                           | 17,0                             | 13.YII                           | 202                                       | 24,5                            |                                |
|   |                       | 1970 | 28.YI                   | 45,2                            | 21.YI            | 75,3                           | 28,1                             | 1.YII                            | 218                                       | 26,4                            |                                |
|   |                       | 1971 | 8.YI                    | M=56,0±6,7<br>σ=11,6<br>C=20,7% | +                | M=79,5±4,8<br>σ=8,4<br>C=10,6% | +                                | M=44,5±16,8<br>σ=29,2<br>C=65,5% | =   | M=180±17,3<br>σ=30,0<br>C=16,7% | 20,3                           |
|   |                       | 1974 | —                       | —                               | —                | —                              | —                                | 12.YI                            | 198                                       | 19,4                            |                                |
|   |                       | 1975 | 27.IY                   | 47,2                            | 12.Y             | 51,8                           | 99,5                             | 9.YI                             | 198,5                                     | 19,4                            |                                |
|   |                       | 1976 | 6.Y                     | 52,6                            | 24.Y             | 86,2                           | 38,8                             | 16.YI                            | 177,6                                     | 17,4                            |                                |
|   |                       | 1977 | 24.IY                   | 50,1                            | 12.Y             | 107,9                          | 44,7                             | 29.Y                             | 202,7                                     | 19,8                            |                                |
|   |                       | 1978 | 13.Y                    | 57,6                            | 6.YI             | 81,8                           | 50,1                             | 25.YI                            | 189,2                                     | 18,5                            |                                |
| 1979  | 1.Y                   | 91,3 | 20.Y                    | 39,6                            | 53,2             | 10.YI                          | 184,1                            | 18,1                             |   |                                 |                                |
| 1980  | 21.IY                 | 66,7 | 26.Y                    | 86,1                            | 43,1             | 9.YI                           | 195,9                            | 19,2                             |   |                                 |                                |
| 1981  | 29.IY                 | 49,4 | 26.Y                    | 43,8                            | 97,4             | 15.YI                          | 190,6                            | 18,7                             |   |                                 |                                |
| 1982  | 27.IY                 | 68,3 | 10.Y                    | 50,8                            | 79,4             | 17.YI                          | 198,5                            | 19,4                             |   |                                 |                                |
|   |                       |      | M=60,4±5,6<br>σ=        | +                               | M=68,5±9,5<br>σ= | +                              | M=63,3±9,4<br>σ=                 | =                                | M=192,2±3,2<br>σ=                         | 18,8                            |                                |

## Сосна обыкновенная

Окончание табл. 1

| Место наблюдений  | Географическая широта | Год  | Микрофенофаза                  |                                |                                 |                                 |                                  |                                  | % от средней многолетней суммы температур |                                |                                |
|---|-----------------------|------|--------------------------------|--------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|---|--------------------------------|--------------------------------|
|   |                       |      | Предмейотический период        |                                | Микроспорогенез                 |                                 | Формирование мужского гаметофита |                                  |   | Пыление                        |                                |
|   |                       |      | Дата начала                    | $\Sigma t > 5^\circ$ за период | Дата начала                     | $\Sigma t > 5^\circ$ за период  | Дата начала                      | $\Sigma t > 5^\circ$ за период   |   | Дата начала                    | $\Sigma t > 5^\circ$ за период |
| Северная тайга<br>Средняя многолетняя сумма температур = 825° | 64°30'                | 1968 | 2.Y                            | 24,8                           | 22.Y                            | 50,5                            | 42,8                             | 9.YI                             | 118,1                                     | 14,3                           |                                |
|   |                       | 1970 | 18.Y                           | 20,8                           | 25.Y                            | 64,8                            | 27,6                             | 11.YI                            | 113,1                                     | 13,7                           |                                |
|   |                       | 1971 | 12.Y                           | 14,4                           | 3.YI                            | 45,2                            | 56,7                             | 28.YI                            | 116,3                                     | 14,0                           |                                |
|   |                       | 1972 | 30.Y                           | 12,0                           | —                               | —                               | —                                | —                                | —   | —                              |                                |
|   |                       |      |                                | M=18,0±3,4<br>σ=5,9<br>C=32,6% | +                               | M=53,5±7,2<br>σ=10,1<br>C=18,9% | +                                | M=42,4±10,3<br>σ=14,5<br>C=34,4% | =   | M=115,9±1,8<br>σ=2,5<br>C=2,1% | 14,0                           |
|   |                       | 1975 | 27.IY                          | 9,8                            | 23.IY                           | 50,3                            | 40,9                             | 13.Y                             | 101,0                                     | 9,9                            |                                |
|   |                       | 1977 | 24.IY                          | 16,9                           | 27.IY                           | 50,8                            | 67,7                             | 14.Y                             | 135,4                                     | 13,3                           |                                |
|   |                       | 1978 | 13.Y                           | 8,1                            | 16.Y                            | 45,6                            | 36,5                             | 29.Y                             | 90,2                                      | 8,8                            |                                |
|   |                       | 1979 | 1.Y                            | 33,2                           | 6.Y                             | 57,5                            | 50,8                             | 29.Y                             | 141,5                                     | 13,9                           |                                |
|   |                       | 1980 | 21.IY                          | 32,7                           | 5.Y                             | 31,4                            | 44,6                             | 24.Y                             | 108,7                                     | 10,7                           |                                |
| 1981  | 29.IY                 | 22,4 | 18.Y                           | 36,8                           | 44,4                            | 28.Y                            | 103,6                            | 10,2                             |   |                                |                                |
| 1982  | 27.IY                 | 18,4 | 4.Y                            | 31,9                           | 55,1                            | 9.Y                             | 105,4                            | 10,3                             |   |                                |                                |
|   |                       |      | M=20,2±4,1<br>σ=10,0<br>C=4,1% | +                              | M=43,5±4,2<br>σ=10,2<br>C=23,5% | +                               | M=48,6±4,2<br>σ=10,4<br>C=21,4%  | =                                | M=116,5±11,4<br>σ=27,9<br>C=23,9%         | 11,0                           |                                |

## Ель сибирская

При всем своем несовершенстве данный метод позволяет не только рассчитывать ориентировочные сроки наступления различных фенологических явлений, но и выявить биологические особенности отдельных видов по их отношению к одному из основных экологических факторов, определяющих скорость развития, -- температуре.

Наиболее детальная разработка этого метода применительно к микрофенологии хвойных растений принадлежит Ристо Сарвасу (Sarvas, 1962, 1970, 1973). Его исследования годичного цикла развития основных лесобразующих пород Финляндии показали ритмика внутрисезонных морфогенетических процессов, к которым многих фенологических явлений, адаптирована к местным условиям многолетним температурам воздуха. Так, например, созревание спорангиев и пыление ели, по данным Сарваса (Sarvas, 1973) наступает при переходе суммы эффективных температур в 5°C через рубеж, составляющий 9% от среднегодовой суммы температур, характерной для данной географической точки. Аналогичные градации выявлены и для других "фазовых переходов" в развитии репродуктивных органов сосны, ели, лиственницы, березы и других древесных растений. Наблюдения, проведенные на Урале и в Западной Сибири (Мамаев, 1972; Мамаев, Рождественский, 1972; Некрасова, 1976, 1983; Рождественский, 1978, 1982; Сунцов, 1982), позволяют предположить, что концепция Сарваса об адаптации генеративного цикла древесных растений к среднему годовому суммам температур имеет характер общепланетарной закономерности (Некрасова, 1976, 1983).

Как известно, метод сумм эффективных температур основывается на предположении, что развитие растений от одной фенологической фазы до другой завершается лишь при накоплении определенной для каждого биологического объекта суммы средних значений эффективных температур. Материалы исследований, проведенных в подзонах северной и средней тайги, представлены в табл. 1.

Сравнение данных показывает, что среднее значение сумм эффективных температур, необходимых для начала пыления хвойных в условиях северной тайги, несколько меньше, чем в средней тайге, хотя различие статистически недостоверно. Для ели сибирской суммы эффективных температур, накапливающиеся ко времени созревания спорангиев, оказались весьма близкими как в северной, так и в средней тайге. Следует отметить, что выраженные в процентах от средней многолетней суммы температур относительные показатели имеют такой же коэффициент вариации, как и их абсолютная величина. Результаты микрофенологических наблюдений

Сумма эффективных температур выше 5°C к моменту начала микрофенофаз

| Район исследований, среднегодовой летняя сумма температур | Географическая широта | Микроспорогенез                              |                                     | Формирование мужского гаметофита              |                                     | Пыление                                       |                                     | Автор         |
|---|-----------------------|--|-------------------------------------|---|-------------------------------------|---|-------------------------------------|---------------|
|   |                       | Сумма эффективных температур к началу мейоза | % от среднегодовой суммы температур | Сумма эффективных температур к началу деления | % от среднегодовой суммы температур | Сумма эффективных температур к началу пыления | % от среднегодовой суммы температур |               |
| Южная Финляндия, Туусула<br>$\Sigma t = 1333^\circ$       | 60° 21'               | 70,0   | 5,6                                 | -   | -                                   | 215,0   | 17,3                                | Sarvas, 1967  |
| Южная Карелия, Петрозаводск                               | 62° 00'               | 64,8   | -                                   | -   | -                                   | 208,0   | -                                   | Козубов, 1974 |
| Кондопога   | 62° 10'               | 37,5   | -                                   | 118,7   | -                                   | 187,9   | -                                   | Яковлев, 1976 |
| Средний Урал, Свердловск                                  | 56° 45'               | 65,0   | -                                   | -   | -                                   | 191,4   | -                                   | Мамаев, 1972  |
| Коми АССР, Печора<br>$\Sigma t = 750^\circ$               | 65° 09'               | -  | -                                   | -   | -                                   | 203   | 27,1                                | Басов, 1977   |
| Ухта<br>$\Sigma t = 876^\circ$                            | 63° 35'               | -  | -                                   | -   | -                                   | 178   | 20,3                                | -             |
| Железнодорожный<br>$\Sigma t = 979^\circ$                 | 62° 36'               | -  | -                                   | -   | -                                   | 175   | 17,9                                | -             |

Сосна обыкновенная

| Район исследований, среднемноголетняя суммарная температура | Географическая широта | Микроспорогенез                              |   | Формирование мужского гаметофита                       |   | Пыление                                       |   | Автор                         |
|---|-----------------------|--|---|--|---|---|---|-------------------------------|
|   |                       | Сумма эффективных температур к началу мейоза | % от среднемноголетней суммы температур | Сумма эффективных температур к 1 мейотическому делению | % от среднемноголетней суммы температур | Сумма эффективных температур к началу пыления | % от среднемноголетней суммы температур |                               |
| Сыктывкар<br>$\Sigma t = 1066^{\circ}$                      | 61°38'                | —  | —                                       | —  | —                                       | 212   | 19,9                                    | Басов, 1977                   |
| Объячево<br>$\Sigma t = 1161^{\circ}$                       | 60°21'                | —  | —                                       | —  | —                                       | 205   | 17,7                                    | Басов, 1977                   |
| Зеленоборск<br>$\Sigma t = 825^{\circ}$                     | 64°30'                | 56,0   | 6,8                                     | 135,5  | 16,4                                    | 180   | 21,8                                    | автор                         |
| Усть-Вышь<br>$\Sigma t = 1017^{\circ}$                      | 62°00'                | 60,4   | 5,9                                     | 128,9  | 12,7                                    | 192,2   | 18,9                                    | —                             |
| Полярный Урал,<br>Салехард                                  | 66°33'                | 4,7  | —                                       | 61,6   | —                                       | 108,8   | —                                       | Рождественский, 1978,<br>1981 |
| Коми АССР,<br>Зеленоборск<br>$\Sigma t = 825^{\circ}$       | 64°30'                | 18,0   | 2,2                                     | 71,5   | 8,7                                     | 115,9   | 14,0                                    | автор                         |
| Усть-Вышь<br>$\Sigma t = 1017^{\circ}$                      | 62°00'                | 20,2   | 2,0                                     | 63,7   | 6,3                                     | 116,5   | 11,5                                    | —                             |

Сосна обыкновенная

Ель сибирская

дений за хвойными, проведенных на Севере европейской части нашей страны и за рубежом, позволяют провести дифференциальную биоклиматическую оценку потребности этих видов древесных растений в тепле по каждому этапу органогенеза микростробиллов (табл. 2).

Анализ приведенных материалов обнаружил, что показатель адаптации генеративного цикла сосны обыкновенной к среднемноголетним температурам воздуха каждой конкретной географической точки, выраженный в процентах, не является постоянной величиной, а изменяется по отдельным годам. Определение потребности растения в тепле в относительных единицах лишь нивелирует годовую изменчивость данного показателя. Сама же причина колебания количества тепла, необходимого для зацветания того или иного вида в разные годы, остается невыясненной.

Кроме того, следует учитывать, что измерение температуры воздуха в Финляндии (Sarvas, 1962, 1967, 1973) проводилось на уровне мужского генеративного яруса крон непосредственно на опытных участках, тогда как другие авторы (в том числе и мы) оперируют метеоданными ближайших метеостанций. Другим немаловажным фактом, иногда ускользающим в процессе анализа (Некрасова, 1983), является то обстоятельство, что за начало фазы пыления Сарвас принимал календарную дату наиболее массового пыления (высыпание 50% годичной продуктивности пыльцы), тогда как большинство других исследователей использует дату фактического начала пыления. Это в основном предопределяет расхождение усредненных данных, приведенных Т. П. Некрасовой (1983), с данными, полученными в Финляндии. Результаты наших наблюдений наиболее близко совпадают с результатами многолетних исследований, проведенных в Южной Карелии (Козубов, 1974; Яковлев, 1978). Следует, однако, подчеркнуть, что количество тепла, необходимое для начала мейоза сосны, по нашим данным, значительно выше, что, очевидно, связано с опущенным расположением экспериментальных объектов Гомсельгского стационара (Яковлев, 1978). В целом же варьирование суммарного количества тепла, необходимого для наступления одноименных микрофенологических фаз каждого вида, наблюдается не только в границах его ареала, но и сильно колеблется в различные годы для одного и того же географического пункта (см. табл. 1). Толкование данного явления с позиции биологического времени, отсчитываемого "физиологическими часами" древесного растения на протяжении вегетационного (активного) периода (Sarvas, 1973), пока не дает удовлетворительного объяснения для всех случаев совпадения скорости развития при различных средних температу-

рах периода (см. рис. 1). Одной из причин таких расхождений  
мнению Сарваса (1973), является существенная разница между  
температурой воздуха и температурой почек, где протекают  
основные морфогенетические процессы. К сожалению, подобные  
следования в нашей стране имеют фрагментарный характер  
могут быть использованы для расчетов в микрофенологическом  
наблюдениях.

Таким образом, изучение микрофенологии генеративного  
ла мужских репродуктивных органов сосны обыкновенной и  
сибирской показало:

1. Темпы весеннего развития микроспорангиев сосны и  
в основном определяются температурными условиями, при  
скорость морфогенетических процессов возрастает с повышением  
температуры воздуха лишь до определенных пределов;

2. Температурные кривые развития микростробилов имеют  
характер криволинейной регрессии, которая лучше всего описы-  
вается уравнением параболы второго порядка; параметры ее  
имеют видовую специфику и изменяются от одной микрофеноло-  
гической фазы к другой;

3. По отношению к термическому режиму весеннего периода  
сосна является более теплолюбивой породой, чем ель: пороги  
температуры, с которых начинаются одноименные микрофеноло-  
гические фазы, равно как и оптимальные температуры, обеспе-  
чивающие наивысшую скорость развития на каждом этапе органогенеза,  
у нее на 1,5-2°С выше.

4. Наиболее требовательным к начальному уровню тепла являются  
сосны, так и у ели является период микроспорогенеза.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматические ресурсы Коми АССР. — Л., 1973.  
Артемов В. А. Морфогенез репродуктивных органов и цветение у *Pinus sylvestris* L. — В кн.: Вопросы экологии сосняков Севера. — Тр. Коми фил. АН УССР, № 24, Сыктывкар, 1972а, с. 81-96.  
Артемов В. А. Микрофенология развития репродуктивных органов сосны обыкновенной и ели сибирской в подзоне северной тайги Коми АССР. В кн.: Сезонное развитие природы. 1969 год., М., 1972б, с. 85-88.  
Артемов В. А. Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита у сосны. Жизнеспособность пыльцы. — В кн.: Эколого-биологические основы повышения продуктивности таежных лесов Европейского Севера. Л.: Наука, 1981, с. 128-142.  
Артемов В. А., Урнышев А. П. Прогнозирование жизнеспособности пыльцы сосны обыкновенной как фактора, лимитирующего плодоношение. В кн.: Всесоюз. совещание по лесной генетике, селекции и семеноводству. тез. докл., Петрозаводск, 1983, ч. 2, с. 7-9.

Басов В. А. Об использовании данных инструментальных фенонаблюдений в планировании лесохозяйственных мероприятий. — В кн.: 1У Межведомственное совещание по фенологическому прогнозированию. Л., 1977, с. 86-88.  
Елагин И. Н. Сезонное развитие сосновых лесов. — Новосибирск: Наука, 1976. — 230 с.

Козубов Г. М. Биология плодоношения хвойных на Севере. — Л.: Наука, 1974. — 133 с.

Лица И. Я., Дрике А. Я. Составление хронологической схемы активных периодов воздействия экологических факторов. — В кн.: Оптимизация использования и воспроизводства лесов СССР. М.: Наука, 1977, с. 32-36.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). — М.: Наука, 1972. — 284 с.

Мамаев С. А., Рождественский Ю. Ф. Фенология образования мужского гаметофита у сосны обыкновенной на Урале. — В кн.: Сезонное развитие природы. 1969 год., М., 1972, с. 88-90.

Некрасова Т. П. Влияние температуры воздуха на формирование пыльцы хвойных пород. — Лесоведение, 1976, № 6, с. 37-43.

Некрасова Т. П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. — 169 с.

Поспелова Г. Е. Методика определения критических порогов экологических факторов. — В кн.: Оптимизация использования и воспроизводства лесов СССР. М.: Наука, 1977, с. 37-42.

Рождественский Ю. Ф. Влияние условий Крайнего Севера на микроспорогенез ели сибирской. — В кн.: УП Всесоюз. симпозиум по эмбриологии растений. Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза: тез. докл., Киев, 1978, ч. 1, с. 45-47.

Рождественский Ю. Ф. О развитии мужских генеративных органов ели сибирской в районах Крайнего Севера. — Лесоведение, 1981, № 3, с. 35-42.

Сунцов А. В. Микроспорогенез и качество пыльцы у сосны обыкновенной в Центральной Туве. — В кн.: Плодоношение лесных пород в Сибири. Новосибирск: Наука, 1982, с. 60-69.

Хромова Л. В. Ритм развития пыльцы *Pinus sylvestris* в условиях Московской области. — Лесоведение, 1972, № 1, с. 73-76.

Яковлев А. В. О влиянии низких температур на микроспорогенез сосны обыкновенной. — Лесоведение, 1978, № 6, с. 51-55.

Chira E. Vývoj peľuborovice sosny a niektorých introdukovaných borovic. — Inform. MZLVH, Lesn. Casopis. Ustav, 1965a, R 11, N 6, S. 595-604.

Chira E. On some biological questions concerning *Picea excelsa* (Lam.) Link pollen. *Biologia (CSSR)*, 1965b, v. 20, N 9, S. 641-653.

Sarvas R. Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvestris*. — *Metsäntutk. Julkais.*, 1962, v. 53, p. 1-192.

Sarvas R. The annual period of development of forest trees. — *Proc. of the Finnish. Acad. of Sci. and Letters. Helsinki*, 1967, p. 211-231.

Sarvas R. Investigations on the flowering and seed crop of *Picea abies*. — *Metsäntutk. Julkais.*, 1970, v. 67, p. 1-84.

Sarvas R. Investigations on the annual cycle of development of forest trees. Active period. — *Metsäntutk. Julkais.*, 1973, v. 76, N 3, p. 1-110.

## ПОЧВЫ НЕКОТОРЫХ ТИПОВ ХВОЙНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ СРЕДНЕТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЫ

И. Б. Арчегова

В лесных биогеоценозах взаимосвязи в системе почва — растение имеют своеобразие. Оно связано с весьма резким обособлением от почвенной минеральной толщи зоны биогенной аккумуляции в виде лесной подстилки. Минеральная толща почвы находится под воздействием кислых органических продуктов разложения растительных остатков, вымываемых атмосферной влагой из подстилки и мигрирующих вглубь с почвенными растворами.

В статье рассматриваются результаты изучения почв двух типов хвойных лесов в пределах Чернамского лесного стационара сосняка чернично-сфагнового ( $C_{ч-сф.}$ ) и ельника долгомошно-сфагнового ( $E_{д-сф.}$ ). Лизиметрические исследования в почвах этих типов леса начаты в 1982 г. В августе были установлены почвенные горизонты  $A_0$ ,  $A_0A_1$ ,  $A_2$ ,  $B_h$  (или  $B_f$ ) плоские лизиметры системы Шиловой (1955), изготовленные из оргстекла, водосборной площадью 25x25 см. Перед установкой лизиметров по почвенному профилю по генетическим горизонтам без перерыва отбирали почвенные образцы.

Лизиметрические воды откачивали по мере поступления в приемники и сразу анализировали. В водах pH определяли со стеклянным электродом, кальций, магний — трилометрически, калий, натрий — на пламенном фотометре, железо и алюминий — в 10%-ной солянокислой вытяжке из прокаленного остатка спектрофотометрически с ферроном, органический углерод — по Тюринову в порции воды, выпаренной досуха, азот — по Кьельдалю из сульфатного остатка. Почвенные анализы проводили общепринятыми методами (Аринушкина, 1962).

Чернамский стационар расположен в средней подзоне на востоке европейской части таежной зоны. Территория стационара представляет собой полого-слабо-холмистую равнину водно-ледникового происхождения. Толща четвертичных отложений представлена

на флювиогляциальными песками (супесями) мощностью 45-100 см, перекрывающими верхне-моренные отложения, чаще суглинисто-глинистые, валунные. На территории стационара преобладают почвы болотно-подзолистого типа, представленные торфянисто-подзолисто-глееватыми, иллювиально-гумусовыми, иллювиально-гумусово-железистыми почвами. Названные почвы развиты как под сосняками, так и ельниками. Преобладание этих почв определило проведение главного объема исследований именно на этих почвах.

Почва, развитая под сосняком чернично-сфагновым (пр. пл. 4), характеризуется мощной моховой подстилкой (25-27 см), ясно разделяющейся сверху вниз на три подгоризонта по степени усиления разложивности. В средней части моховой подстилки очень много корней древесных растений, наиболее крупные сосредоточены на границе с минеральной толщей (в подгоризонте  $A_0'''$ ). Органогенный слой резко сменяется подзолистым горизонтом ( $A_2$ ) мощностью 10 см, очень влажным, рыхлым. Светло-серая с палевым оттенком окраска и редкие ржавые пятна свидетельствуют о преобладании восстановительных условий. Неровная, языками, нижняя граница с оконтуривающей ее темно-серой каймой (1,5-2 см толщиной) является показателем сильной подвижности гумусовых веществ, миграции их через этот горизонт.

В иллювиальном слое общей мощностью 24-26 см можно выделить гор.  $B_h$  (8 см) темно-серо-коричневый песчаный, слабо уплотненный; гор.  $B_{hf}$  (6-8 см) ржаво-коричневатым и гор.  $B_f$  (около 10 см) охристый, с темно-коричневыми и ржавыми пятнами. С 62 см следует контактный оглеенный слой ( $BC_{1g}$ ): песчаный светло-охристый, с сизоватым оттенком и пятнами синей глины. Суглинок следует глубже 82 см.

Почва под ельником долгомошно-сфагновым несколько отличается от рассмотренной под  $C_{ч-сф.}$  Моховая подстилка имеет меньшую мощность (17 см), а гор.  $A_2$  при близких величинах мощности в обеих рассматриваемых почвах в  $E_{д-сф}$  характеризуется большей осветленностью (меньшей палевостью оттенка, связанного с накоплением иллювиального гумуса), более ровной границей перехода в иллювиальный слой, отсутствием гумусовой каймы.

Иллювиальный слой, почти вдвое меньшей протяженности, чем в почве сосняка, отличается более резко выраженными признаками периодических окислительных процессов. Показателем этого является неоднородная окраска гор.  $B_h$ : выделяются темно-кофейного цвета и осветленные зоны, обильны мягкие конкреции, переход между подгоризонтами  $B_h$  и  $B_f$  по цвету резкий. В целом мощность верхнего члена минеральной толщи меньше (около

## ПОЧВЫ НЕКОТОРЫХ ТИПОВ ХВОЙНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ СРЕДНЕТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЫ

И. Б. Арчегова

В лесных биогеоценозах взаимосвязи в системе почва — растение имеют своеобразие. Оно связано с весьма резким обособлением от почвенной минеральной толщи зоны биогенной аккумуляции в виде лесной подстилки. Минеральная толща почвы находится под воздействием кислых органических продуктов разложения растительных остатков, вымываемых атмосферной влагой из подстилки и мигрирующих вглубь с почвенными растворами.

В статье рассматриваются результаты изучения почв двух типов хвойных лесов в пределах Чернамского лесного стационара сосняка чернично-сфагнового ( $C_{ч-сф.}$ ) и ельника долгомошно-сфагнового ( $E_{д-сф.}$ ). Лизиметрические исследования в почвах этих типов леса начаты в 1982 г. В августе были установлены полевые почвенные горизонты  $A_0$ ,  $A_0A_1$ ,  $A_2$ ,  $B_h$  (или  $B_f$ ) плоские лизиметры системы Шиловой (1955), изготовленные из оргстекла, в досборной площади 25x25 см. Перед установкой лизиметров по почвенному профилю по генетическим горизонтам без перерыва отбирали почвенные образцы.

Лизиметрические воды откачивали по мере поступления в приемники и сразу анализировали. В водах pH определяли со стеклянным электродом, кальций, магний — трилометрически, калий, натрий — на пламенном фотометре, железо и алюминий — в 10%-ной солянокислой вытяжке из прокаленного остатка спектрофотометрически с ферроном, органический углерод — по Тюрину в порции воды, выпаренной досуха, азот — по Кьельдалю из сухого остатка. Почвенные анализы проводили общепринятыми методами (Аринюшкина, 1962).

Чернамский стационар расположен в средней подзоне на востоке европейской части таежной зоны. Территория стационара представляет собой полого-слабо-холмистую равнину водно-ледникового происхождения. Толща четвертичных отложений представ

на флювиогляциальными песками (супесями) мощностью 45-100 см, перекрывающими верхне-моренные отложения, чаще суглинисто-глинистые, валунные. На территории стационара преобладают почвы болотно-подзолистого типа, представленные торфянисто-подзолисто-глееватыми, иллювиально-гумусовыми, иллювиально-гумусово-железистыми почвами. Названные почвы развиты как под сосняками, так и ельниками. Преобладание этих почв определило проведение главного объема исследований именно на этих почвах.

Почва, развитая под сосняком чернично-сфагновым (пр. пл. 4), характеризуется мощной моховой подстилкой (25-27 см), ясно разделяющейся сверху вниз на три подгоризонта по степени усиления разложивности. В средней части моховой подстилки очень много корней древесных растений, наиболее крупные сосредоточены на границе с минеральной толщей (в подгоризонте  $A_0'''$ ). Органогенный слой резко сменяется подзолистым горизонтом ( $A_2$ ) мощностью 10 см, очень влажным, рыхлым. Светло-серая с палевым оттенком окраска и редкие ржавые пятна свидетельствуют о преобладании восстановительных условий. Неровная, языками, нижняя граница с оконтуривающей ее темно-серой каймой (1,5-2 см толщиной) является показателем сильной подвижности гумусовых веществ, миграции их через этот горизонт.

В иллювиальном слое общей мощностью 24-26 см можно выделить гор.  $B_h$  (8 см) темно-серо-коричневый песчаный, слабо уплотненный; гор.  $B_{hf}$  (6-8 см) ржаво-коричневатым и гор.  $B_f$  (около 10 см) охристый, с темно-коричневыми и ржавыми пятнами. С 62 см следует контактный оглеенный слой ( $BC_{1g}$ ): песчаный светло-охристый, с сизоватым оттенком и пятнами синей глины. Суглинок следует глубже 82 см.

Почва под ельником долгомошно-сфагновым несколько отличается от рассмотренной под  $C_{ч-сф.}$  Моховая подстилка имеет меньшую мощность (17 см), а гор.  $A_2$  при близких величинах мощности в обеих рассматриваемых почвах в  $E_{д-сф}$  характеризуется большей осветленностью (меньшей палевостью оттенка, связанного с накоплением иллювиального гумуса), более ровной границей перехода в иллювиальный слой, отсутствием гумусовой каймы.

Иллювиальный слой, почти вдвое меньшей протяженности, чем в почве сосняка, отличается более резко выраженными признаками периодических окислительных процессов. Показателем этого является неоднородная окраска гор.  $B_h$ : выделяются темно-кофейного цвета и осветленные зоны, обильны мягкие конкреции, переход между подгоризонтами  $B_h$  и  $B_f$  по цвету резкий. В целом мощность верхнего члена минеральной толщи меньше (около

Таблица 1

Химические показатели  
торфянисто-подзолисто-глееватой иллювиально-гумусовой почвы  
(сосык чернично-сфагновый)

| Горизонт                                 | Глубина залегания образца, см | pH водный | Гумус, % к почве | Гидролитическая кислотность | Поглощенные основания |                  | Азот общий, % к почве | P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> | K <sub>2</sub> O | Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> | Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> |
|--|-------------------------------|-----------|------------------|-----------------------------|-----------------------|------------------|-----------------------|-------------------------------|------------------|--------------------------------|--------------------------------|
|  |                               |           |                  |                             | Ca <sup>++</sup>      | Mg <sup>++</sup> |                       |                               |                  |                                |                                |
|  |                               |           |                  |                             |                       |                  |                       |                               |                  |                                |                                |
| A' <sub>0</sub>                          | 0-14                          | 3,60      | 75,33*           | 168,4                       | 14,53                 | 3,90             | 0,33                  | 18,70                         | 18,82            | 0                              | 178,7                          |
| A'' <sub>0</sub>                         | 14-25                         | 3,45      | 81,356*          | 176,4                       | 8,94                  | 2,30             | 0,48                  | 18,50                         | 9,66             | 65,0                           | 650,0                          |
| A <sub>2</sub>                           | 25(27)-37                     | 5,45      | 0,69             | 1,7                         | 0,44                  | 0,06             | 0,02                  | 0,20                          | 1,54             | 5,7                            | 42,2                           |
| A <sub>2</sub> B <sub>h</sub><br>(кайма) | 37-38                         | 4,80      | 1,58             | 5,5                         | 0,27                  | 0,08             | 0,04                  | 1,50                          | 1,09             | 8,7                            | 144,4                          |
| B <sub>h</sub>                           | 38-47                         | 4,30      | 4,25             | 10,8                        | 0,41                  | 0,10             | 0,07                  | 1,90                          | 1,22             | 4,6                            | 149,3                          |
| B <sub>hf</sub>                          | 47-55                         | 4,60      | 3,46             | 11,9                        | 0,61                  | 0,11             | 0,04                  | 2,50                          | 0,81             | 15,2                           | 273,0                          |
| B <sub>f</sub>                           | 55-62                         | 4,93      | 1,13             | 5,7                         | 0,55                  | 0,10             | 0,03                  | 8,00                          | 0,63             | 58,5                           | 299,0                          |
| BC <sub>1g</sub>                         | 62-70                         | 5,10      | 0,41             | 4,6                         | 3,03                  | 0,62             | 0,02                  | 5,50                          | 1,47             | 90,0                           | 610,0                          |
| BC <sub>2g</sub>                         | 79-80                         | 5,68      | 0,27             | 1,8                         | 6,92                  | 1,34             | —                     | 9,10                          | 9,30             | 145,0                          | 257,5                          |
| BC <sub>2g</sub>                         | 80-90                         | 6,10      | 0,22             | 1,3                         | 6,49                  | 1,26             | —                     | 1,56                          | 8,45             | 130,0                          | 245,0                          |

\* — по Ашкетту.

70 см), чем в почве С<sub>ч</sub>-сф. Однако, несмотря на менее глубокое залегание суглинка в почве Е<sub>д</sub>-сф, обуславливающее подпор атмосферных вод, отмеченные морфологические черты строения профиля рассматриваемой почвы свидетельствуют об изменении режима увлажнения в сторону уменьшения избыточности. Это способствует изменения в мезорельефе (слабый уклон к ручью участка, занятого ельником), а также заметная щебнистость иллювиального слоя.

С некоторым уменьшением степени избыточного увлажнения связаны также отличия между рассматриваемыми почвами по химическим свойствам (табл. 1, 2). Рассматриваемые почвы характеризуются сильнокислой реакцией в активной части профиля. Причем выделяются два максимума кислотности (рН, гидролитическая кислотность), приуроченные к органо-генному слою и иллювиальному. Второй пик кислотности более резко выявляется в почве С<sub>ч</sub>-сф, что обусловлено более интенсивным иллювирующим гумусом. На табл. 1, 2 видно, что содержание гумуса в иллювиальном слое почвы сосняка значительно выше, чем в почве ельника, при этом представлен он соединениями преимущественно с алюминием. Надо отметить, что в более переувлажненной почве сосняка во всем профиле наблюдается очень узкое отношение железа к алюминию. Иными словами, в условиях преимущественно восстановительных главную роль в осаждении гумусовых веществ приобретают оксиды алюминия. Можно предположить, что это связано с иными свойствами гумусовых веществ в сравнении с теми, которые характеризуют органические вещества более дренированной почвы.

Со сравнительно большей дренированностью почвы Е<sub>д</sub>-сф, очевидно, связана также четкая дифференцированность профиля на иллювиально-иллювиальные горизонты как по распределению гумуса, так и главных минеральных окислов. Чередование периодов с большей и меньшей степенью переувлажнения способствует созданию сравнительно контрастного режима окислительно-восстановительных процессов, о чем можно судить по пестрой окраске иллювиального горизонта, наличию в нем конкреций — результат сегрегации железа (и органического вещества).

Обращает внимание большее в органо-генном слое почвы Е<sub>д</sub>-сф содержание элементов — органо-генов, что определяется сравнительно благоприятными водно-воздушными и температурными условиями, создающимися в более дренируемой почве ельника для разложения растительных остатков.

Средние за год (1983) данные показывают, что рассматриваемые почвы промачивались на всю мощность активного профиля.

Таблица 2

Химические показатели  
торфянисто-подзолисто-глиеватой иллювиально-гумусово-железистой почвы  
(ельник долгомошно-сфагновый)

| Гори-зонт         | Глубина залегания образца, см | рН водный | Гумус, % к почве | Поглощенные основания |      | Азот общий, % к почве | P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> | K <sub>2</sub> O | Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> | Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> |
|-------------------|-------------------------------|-----------|------------------|-----------------------|------|-----------------------|-------------------------------|------------------|--------------------------------|--------------------------------|
|                   |                               |           |                  | Са**                  | Mg** |                       |                               |                  |                                |                                |
|                   |                               |           |                  |                       |      |                       |                               |                  |                                |                                |
| A <sub>0</sub> '  | 0-7(10)                       | 3,78      | 65,53*           | 8,15                  | 2,64 | 0,94                  | 34,1                          | 33,2             | 20,6                           | 151,2                          |
| A <sub>0</sub> '' | 7-17                          | 3,80      | 71,21*           | 3,99                  | 1,56 | 1,00                  | 35,2                          | 40,3             | 330,0                          | 662,0                          |
| A <sub>2</sub>    | 17-28                         | 4,42      | 0,38             | 0,19                  | 0,09 | 0,02                  | 1,1                           | 1,7              | 15,0                           | 67,5                           |
| B <sub>h</sub>    | 28-42                         | 4,62      | 1,13             | 0,19                  | 0,08 | 0,04                  | 4,7                           | 1,4              | 132,0                          | 195,2                          |
| B <sub>f</sub>    | 42-52                         | 4,75      | 0,69             | 0,13                  | 0,09 | 0,01                  | 6,6                           | 0,7              | 114,0                          | 245,1                          |
| BC <sub>1h</sub>  | 52-60                         | 5,05      | 0,27             | 0,22                  | 0,07 | 0,02                  | 8,5                           | 1,0              | Нет сведений                   |                                |
| BC <sub>2h</sub>  | 60-70                         | 5,0       | 0,29             | 0,82                  | 0,30 | 0,02                  | 14,7                          | 2,5              |                                |                                |
| BC <sub>2f</sub>  | 70-75                         | 5,0       | 0,23             | 1,87                  | 0,27 |                       | 13,2                          | 5,6              |                                |                                |

Таблица 3

Состав лизиметрических вод  
из почв разных типов леса (средний за год)

| Гори-зонт                     | Объем, мл | рН   | С <sub>орг.</sub> х 2* | N    | CaO | MgO | K <sub>2</sub> O | Na <sub>2</sub> O | Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> | Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub> | Остаток |             |
|-------------------------------|-----------|------|------------------------|------|-----|-----|------------------|-------------------|--------------------------------|--------------------------------|---------|-------------|
|                               |           |      |                        |      |     |     |                  |                   |                                |                                | сухой   | прокаленный |
| МГ на 1 л                     |           |      |                        |      |     |     |                  |                   |                                |                                |         |             |
| Сосняк чернично-сфагновый     |           |      |                        |      |     |     |                  |                   |                                |                                |         |             |
| A <sub>0</sub>                | 650       | 4,66 | 83,0                   | 2,3  | 1,8 | 1,2 | 0,8              | 0,9               | 2,3                            | 2,8                            | 133     | 28          |
| A <sub>0</sub> A <sub>1</sub> | 825       | 5,20 | 80,0                   | 2,6  | 2,5 | 1,7 | 0,3              | 0,6               | 3,8                            | 5,4                            | 119     | 35          |
| A <sub>2</sub>                | 600       | 5,20 | 76,0                   | 2,4  | 2,6 | 2,0 | 0,7              | 1,9               | 1,8                            | 4,7                            | 115     | 34          |
| B <sub>h</sub>                | 1125      | 5,30 | 57,0                   | 1,4  | 2,3 | 1,5 | 0,4              | 0,8               | 4,8                            | 8,7                            | 141     | 72          |
| Ельник долгомошно-сфагновый   |           |      |                        |      |     |     |                  |                   |                                |                                |         |             |
| A <sub>0</sub> A <sub>1</sub> | 925       | 4,42 | 51,4                   | 1,96 | 1,5 | 1,3 | 0,36             | 0,96              | 0,60                           | 1,70                           | 73,6    | 23,5        |
| A <sub>2</sub>                | 525       | 4,55 | 36,3                   | 2,10 | 1,5 | 1,6 | 0,26             | 1,16              | 0,72                           | 1,62                           | 89,0    | 24,0        |
| B <sub>f</sub>                | 412       | 4,70 | 48,0                   | 2,5  | 1,4 | 1,0 | 0,36             | 0,93              | 1,65                           | 2,45                           | 79,6    | 21,2        |

\* - водорастворимое органическое вещество.



влажной — ФК (фульвокислот). Как видно из табл. 4, 5, гумусовый профиль почвы сосняка чернично-сфагнового значительно растянут вглубь, при этом в составе гумуса практически равномерно по горизонтам распределены ГК 1-й фракции, 2 и 3 фракции не обнаружены.

В минеральном профиле выделяются различающиеся по составу гумуса две части — верхняя, включающая гор.  $A_2$  и гор.  $B_h$ , и нижняя, включающая гор.  $B_{hf}$  и гор.  $B_f$ . Для элювиально-иллювиальной части профиля почвы в сосняке характерно преобладание комплекса гумусовых веществ 1 фр. при доминировании в нем гуминовых кислот, а также 3-й фракции фульвокислот. Характерно, что гуминовые кислоты, мигрирующие из органогенного слоя (гор.  $A_0^{III}$ ), не меняют своих свойств в гор.  $B_h$ , о чем можно судить по одинаковой у ГК величине коэффициента оптической плотности ( $E_c^{MG/ML}$ ), равной 8,1 и 7,5-8,2 в этих горизонтах, соответственно. Слабой трансформации гуминовых кислот способствует свободная фильтрация в целом смеси высокомолекулярных органических веществ в крупнопористой песчаной массе (Пономарева, 1964) и осаждение крупнодисперсных органических компонентов полуторными окислами. Как видно из табл. 1, иллювиальный пик валового содержания гумуса в почве сосняка связан с осаждением глинисто-гумусовых веществ. К этому следует добавить, что, по нашим наблюдениям, во все сезоны года исследований растворы из гор.  $A_2$  характеризовались присутствием коллоидов (мутность), из гор.  $B_h$  растворы мигрировали прозрачными. Очевидно, осаждению смеси гумусовых веществ способствует вынос тонких механических фракций.

В нижней части профиля с уменьшением притекающего туда органического вещества создаются условия для коагуляции его аморфными окислами железа и алюминия, не только поступающими с раствором из верхних горизонтов, но и мобилизуемыми на месте. Параллельно довольно резкому увеличению в нижних горизонтах ( $B_h$ ,  $B_f$ ) содержания легкорастворимых  $R_2O_3$  возрастает в составе гумуса 1а фракции ФК, наиболее подвижных высокодисперсных органических веществ. Их осаждение возможным становится лишь здесь, при значительном преобладании минеральных веществ над органическими.

Следовательно, образование профиля дифференцированного по составу почвенного гумуса, возможно, очевидно только при условии свободной миграции по профилю смеси водорастворимых, гетеродисперсных по природе веществ, выносимых влагой из разлагающейся подстилки. Профильная разнокачественность почвенного гумуса определяется в связи с этим постепенным отделением

от мигрирующей смеси образующихся органо-минеральных соединений, разных по форме (прочности) связи с минеральными компонентами, выявляемой по неодинаковой растворимости их в щелочах и кислотах (Горбунов, Орлов, 1977; Александрова, 1980).

По сравнению с сосняком менее влажная почва ельника характеризуется большим содержанием азота, фосфора, калия, биогенно накопленных в подстилке. С ослаблением, видимо, переувлажнения почвы и сезонных восстановительных условий связано также высокое содержание аккумулярованных в подстилке подвижных полуторных окислов, особенно  $Fe_2O_3$ . Химическим анализом подтверждается отмеченная в морфологическом строении компактность зоны сопряженных в профиле гор.  $A_2$  и  $B_h$ . При этом по данным табл. 5 видно, что гор.  $B_h$  отличается от аналогичного горизонта в профиле почвы сосняка не только меньшим иллювиальным накоплением гумуса, но и его составом, более сходным с составом гумуса в гор.  $B_f$  почвы сосняка. А именно, среди фракций преобладают 1 и 1а фр. фульвокислот. Параллельно резко возрастает в гор.  $B_h$  количество легкорастворимых полуторных окислов, особенно  $Fe_2O_3$ . С ними связаны, очевидно, преобладающие фракции гумусовых веществ.

Сопоставление профильного распределения содержания и состава гумуса в изученных почвах показывает, что с усилением переувлажнения и преобладанием восстановительных условий возрастает потечность органического вещества и вместе с этим подвижность соединений с железом. Способствует этому, возможно, высокая дисперсность железо-гумусовых соединений, формирующихся в условиях постоянного повышенного увлажнения (Глебова, Бабанин, 1984). Результатом своеобразия условий формирования гумусового профиля является отчетливое разделение в почве сосняка иллювиального слоя на подгоризонт с преобладанием гумусово-глинистых комплексов (преимущественно щелочнорастворимых) и глубже расположенный подгоризонт аккумуляции гумусово-железистых (алюмо-железистых) соединений, растворимых в кислоте.

Рассмотренные материалы показывают, что профиль исследованных почв формируется под воздействием двух ведущих процессов — биогенной аккумуляции и подзолистого в гумусово-иллювиальной форме. Этими, по сути, разнонаправленными процессами определено формирование в условиях более или менее длительного избыточного увлажнения профиля, резко дифференцированного на горизонты, химические показатели которых обусловлены взаимосвязями между ними. При этом прямая горизонтообразующая связь характеризует последовательно вглубь пары гори-

зонтов: органогенный (грубогумусовый) аккумулятивный и элювиальный (гор.  $A_2$ ); гор.  $A_2$  сопряжен с гор.  $B_h$ , а этот последний с гор.  $B_{hf}$  (или  $B_f$ ).

Именно система этих сопряженно развивающихся горизонтов, в которых опосредуются (по проявлениям в морфологическом строении и химических свойствах) биологические явления и процессы, протекающие в современных климатических условиях на поверхности минеральной толщи или в ее верхнем слое, представляет деятельный почвенный (гумусовый) профиль.

Сравнение исследованных почв по морфолого-химическим показателям показывает различия между ними, хорошо согласующиеся с экологическими условиями, свойственными рассмотренным типам леса. Изменения почвы в данной экологической паре биогеоценозов, очевидно, связаны с условиями увлажнения — одним из главных внешних факторов. В слабой мере, видимо, проявляется влияние смены древесного яруса. Общий для региона малый период биологической активности почвы (Орлов, Бирюкова, 1979) нивелирует влияние смены напочвенного покрова, тем более что он остается моховым.

Почвы рассмотренных типов леса в соответствии с экологическими условиями их современного развития относятся к разным рядам. В сосняке сфагновом формируется торфянисто-подзолисто-глееватая иллювиально-гумусовая, в ельнике долгомошно-сфагновом иллювиально-гумусово-железистая.

Большое внимание обращала на экологический аспект гумусообразования, почвообразовательного процесса вообще В. В. Пономарева (1980), высказывая мысль о своеобразии почвы каждого типа биогеоценоза. Сходное мнение о связи типов растительности и почв высказывал Л. Н. Соболев (1966). По мнению С. В. Зонна (1983), каждый тип леса характеризуется своим типом почвы. Особая роль в лесных почвах принадлежит моховой подстилке. С. В. Зонн (1983) отмечает: "Лесной подстилке принадлежит решающее значение в росте и производительности леса и в наименьшей степени в эволюции почв" (с. 129). Такое значение лесной подстилки связано, на наш взгляд, с ее особыми физико-химическими свойствами. Рыхлое сложение обуславливает большую внутреннюю активную поверхность моховой подстилки, создает "эффект губки", обеспечивая даже при значительной влагонасыщенности удержание в ней легкорастворимых элементов минерального питания высших растений. Сосущая сила корневой системы последних обеспечивает необходимое усилие для извлечения питательных элементов из раствора, удерживаемого подстилкой. Именно эта особенность мохового слоя определила, очевидно, специфическую

роль подстилки в лесных биогеоценозах как биогоризонта, играющего важную роль в обеспечении продуктивности фитоценоза. С другой стороны, расположение подстилки на минеральной толще определяет ее роль своеобразного биофильтра, пропускающего, понятно, некоторую часть минеральных компонентов, но главным образом тонкодисперсные органические вещества как индивидуальной природы, так и сложные коллоидные продукты разложения растительного материала с кислотными свойствами. В связи с этим лесная подстилка имеет важнейшее почвенно-генетическое значение. Именно с иллювиированием кислых органических веществ связана дифференциация минеральной толщи, которая в промывных условиях всегда должна характеризоваться сопряженным развитием зоны выноса и накопления. Иными словами, при промывном режиме в лесных биогеоценозах типичным является элювиально-иллювиальное перераспределение продуктов почвообразования. Конкретные экологические условия определяют огромное разнообразие лесных почв (Пономарева, Плотникова, 1980; Зонн, 1983), каждая из которых связана с определенным типом биогеоценоза. Практическое решение вопросов восстановления леса, повышения его продуктивности не может быть осуществлено без выявления детальных свойств почв во взаимосвязи с конкретным типом леса.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Александрова Л. Н. Органическое вещество почвы и процессы его трансформации. — Л.: Наука, 1980, с. 287.
- Ариушкина Е. В. Анализ почв. — М.: Изд-во МГУ, 1962, с. 491.
- Глебова И. Н., Бабанин В. Ф. Образование высокодисперсных окристаллизованных форм железа бактериями торфяной почвы. — Биол. науки, 1984, № 3, с. 98-102.
- Горбунов Н. И., Орлов Д. С. Природа и прочность связи органических веществ с минералами почвы. — Почвоведение, 1977, № 7, с. 89-100.
- Зонн С. В. Современные проблемы генезиса и географии почв. — М.: Наука, 1983, с. 167.
- Кононова М. М. Органическое вещество почвы. — М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 314.
- Орлов Д. С., Бирюкова О. И. О некоторых показателях биологической активности почв и вторичной трансформации гумусовых кислот почв. — В кн.: Экологические условия и ферментативная активность почв. Уфа, 1979, с. 78-98.
- Пономарева В. В. Теория подзолообразовательного процесса. — Л.: Наука, 1964, с. 378.
- Пономарева В. В., Плотникова Т. А. Гумус и почвообразование. — Л.: Наука, 1980, с. 221.

**ЛЕСОВОДСТВЕННАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ОСУШЕНИЯ  
ХВОЙНЫХ ДРЕВОСТОЕВ  
В СВЯЗИ С ПОТЕНЦИАЛЬНЫМ ПЛОДОРОДИЕМ  
И ВОДНЫМ РЕЖИМОМ ПОЧВ**

*В. В. Пахучий*

В Коми АССР осушение заболоченных лесных площадей и болот проводится с 1969 г. Общая площадь осушенных земель в республике в 1984 г. составила 87 тыс. га. Однако исследований, связанных с изучением эффективности осушения, здесь выполнено мало (Гортинский, Евдокимов, 1981; Феклистов, Евдокимов, 1980). Результаты исследований, выполненных в Карельской АССР (Пятецкий, Медведева, 1967 и др.) и Архангельской области (Левин, 1946; Истомин и др., 1971; Артемьев и др., 1982), видимо, можно использовать только для предварительной оценки эффективности осушения в Коми АССР ввиду отличия этих территорий по климатическим и почвенным условиям.

В данной работе было предусмотрено изучение лесоводственной эффективности осушения хвойных, с преобладанием сосны, древостоев в связи с лесорастительными свойствами и отдельными характеристиками водного режима осушенных почв. Исследования выполнены в Корткеросском и Ухтинском лесхозах Коми АССР на объектах, осушенных в 1972 и 1976 гг. При закладке пробных площадей использовали соответствующие рекомендации (Рубцов, Книзе, 1977). Для каждого типа леса на 1-2 пробных площадях закладывали почвенные разрезы с отбором образцов для анализа их в лабораторных условиях. На всех опытных участках для слоев с глубиной залегания 0-5, 5-10, 10-20, 20-40 см определяли ботанический состав, степень разложения, зольность и рН торфа. Наблюдение за режимом почвенно-грунтовых вод проводили в мае-сентябре с учетом рекомендаций С. Э. Вомперского (1964). Влажность почвы определяли методом термостатной сушки образцов (Роде, 1960). Образцы для определения влажности отбирали по слоям 0-5, 5-10, 10-20, 20-40 (50) см в 3-5-кратной повторности, 15 и 30 (31) числа каждого месяца, с мая по сентябрь. Харак-

теристики физических свойств почв и средняя за период наблюдения влажность почвы по слоям приведена в табл. 1.

Общие физические свойства и влажность почв,  
% от полной влагоемкости

Таблица 1

| Номер пробной площади | Слой определения, см | Объемный вес, г/см <sup>3</sup> | Удельный вес, г/см <sup>3</sup> | Пористость, % от объема | Средняя влажность, % |
|-----------------------|----------------------|---------------------------------|---------------------------------|-------------------------|----------------------|
| 5                     | 0-5                  | 0,028                           | 1,69                            | 98,34                   | 15,77                |
|                       | 5-15                 | 0,057                           | 1,55                            | 96,32                   | 29,14                |
|                       | 15-20                | 1,552                           | 2,62                            | 40,76                   | 89,96                |
|                       | 20-40                | 1,582                           | 2,72                            | 41,84                   | 90,03                |
| 25                    | 0-5                  | 0,023                           | 1,60                            | 98,56                   | 19,13                |
|                       | 5-10                 | 0,031                           | 1,60                            | 98,06                   | 30,29                |
|                       | 10-20                | 0,037                           | 1,61                            | 97,70                   | 34,25                |
|                       | 20-35                | 0,065                           | 1,54                            | 95,78                   | 49,96                |
|                       | 35-50                | 1,472                           | 2,62                            | 43,82                   | 93,55                |
| 11                    | 0-5                  | 0,022                           | 1,64                            | 98,66                   | 24,83                |
|                       | 5-10                 | 0,024                           | 1,88                            | 98,72                   | 31,78                |
|                       | 10-20                | 0,043                           | 1,88                            | 97,71                   | 64,70                |
|                       | 20-40                | 0,061                           | 1,58                            | 96,14                   | 85,11                |
| 36                    | 0-5                  | 0,073                           | 1,54                            | 95,26                   | 42,49                |
|                       | 5-10                 | 0,110                           | 1,71                            | 93,57                   | 75,02                |
|                       | 10-20                | 0,131                           | 1,46                            | 91,03                   | 84,50                |
|                       | 20-40                | 0,156                           | 1,60                            | 90,25                   | 93,00                |

Характеристика насаждений на опытных участках приводится в виде обобщенного таксационного описания для каждого типа леса по данным 7-11 пробных площадей. В качестве неосушенных (контрольных) использовали участки, удаленные от каналов на расстояние более 300 м. На объектах исследования расстояния между осушителями 130-170 (300) м, глубина осушителей в настоящее время 0,6-1,2 м, а проводящих каналов — 0,6-1,5 м.

Рассмотрим основные результаты изучения лесоводственной эффективности осушения в отдельных типах леса.

Сосняк сфагново-долгомощный. Опытные участки с деревьями данного типа леса занимают водораздельные пространства, имеющие плоский или полого-волнистый рельеф. Тип водно-минерального питания — атмосферный. В этих условиях обычно формируются торфянисто-подзолисто-глееватые и торфяно-подзолисто-глеевые почвы или возможно параллельное развитие болотно-подзолистых иллювиально-гумусовых почв (Забоева, 1975). Химические свойства торфянисто-подзолисто-глеевой почвы могут

быть охарактеризованы на примере разреза 2 на пробной площади 5 (табл. 2).

На пробных площадях состав средневозрастных древостоев 9С1Е+Б, полнота от 0,9 до 1,3, класс бонитета древостоев, определенный по высоте и возрасту средних деревьев до осушения — 1У-У, запас древесины от 120 до 220 м<sup>3</sup>/га. Состав естественного возобновления — 5С5Б+Е; средняя высота — более 1,5 м, общая густота — 3,4 тыс. шт./га. В напочвенном покрове доминируют сфагновые мхи, черника, кукушкин лен. Глубина сфагнового или гипново-древесного торфа изменяется от 16 до 25 см, в среднем составляет 20 см. Степень разложения торфа — 15-25%, зольность — 2,23-5,52%, рН в КС1 — 2,50-3,80.

По данным наблюдения за динамикой уровней почвенно-грунтовых вод в 1982-83 гг., средняя глубина воды на опытных участках за май-сентябрь колеблется от 32 до 57 см, а в среднем составляет 43 см. Средняя влажность почвы по данным за 1982 г. на пробной площади 5 до глубины 15 см составила 16-29% от полной влагоемкости, а в минеральных слоях (15-40 см) — 90% от полной влагоемкости. После осушения в 1976 г. прирост средних деревьев сосны по диаметру, высоте, объему увеличился в 1,3-1,8 раза. Класс бонитета по шкале ЛенНИИЛх после осушения — 1У-У. Дополнительный прирост в древостоях Ш-У1 класса возраста при фактических полнотах 0,9-1,3 равен 0,5-0,6 м<sup>3</sup>/га в год.

Сосняк кустарничково-сфагновый. Занимает плоскоравнинные водоразделы или центральные участки крупных болотных массивов на надпойменных террасах. Тип водно-минерального питания — атмосферный. Почвы торфяно-подзолисто-глеевые, торфяно-подзолисто-глеевые иллювиально-гумусовые или торфяно-болотные верховые на средних торфах. Характеристика химических свойств торфяно-подзолисто-глеевой почвы приводится на примере разреза 3 на пробной площади 10 (табл. 2).

Состав средневозрастных древостоев на опытных участках 8С2Е+Б, полнота — 0,7-1,0, класс бонитета до осушения — 1У-У, запас древесины — 70-120 м<sup>3</sup>/га. Естественное возобновление представлено сосной и елью (8С2Е) высотой более 1,5 м. Общая густота — 3,4 тыс. шт./га. В напочвенном покрове доминируют сфагновые мхи, голубика, лиония, багульник. Глубина сфагнового торфа изменяется от 26 до 34 см (в среднем 29 см), а на надпойменных террасах — более 1,0 м. Степень разложения торфа — 20-30%, зольность — 2,92-5,46%, рН в КС1 — 2,70-3,35. Средняя за май-сентябрь глубина почвенно-грунтовых вод — 30-46 см (в среднем 36 см). По данным наблюдения, на пробной площади 25 влажность почвы до глубины 35 см увеличивается от 19 до 50% от пол-

| Разрез<br>Пробная<br>площадь     | Гориз.<br>зона | Глубина,<br>см | Потери<br>при<br>аркализации,<br>% | рН<br>соле-<br>вой | N    | P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> | K <sub>2</sub> O | Гидроли-<br>тическая<br>кислот-<br>ность |      | Поглощенные<br>катионы |      | Степень<br>насы-<br>щенос-<br>ти осно-<br>ваний-<br>ми, % |
|----------------------------------|----------------|----------------|------------------------------------|--------------------|------|-------------------------------|------------------|--|------|------------------------|------|---|
|                                  |                |                |                                    |                    |      |                               |                  | Ca                                       | Mg   | Са                     | Mg   |   |
| Мг/экв на 100 г почвы            |                |                |                                    |                    |      |                               |                  |  |      |                        |      |   |
| % на абсолютно сухое<br>вещество |                |                |                                    |                    |      |                               |                  |  |      |                        |      |   |
| 2<br>5                           | A <sub>0</sub> | 0-12           | 94,1                               | 2,6                | 0,97 | 0,22                          | 0,17             | 284,4                                    | 8,6  | 2,9                    | 3,9  |   |
|                                  | A <sub>2</sub> | 12-40          | 0,4                                | 3,8                | 0,01 | —                             | 1,3              | 0,0                                      | 0,2  | 0,0                    | 11,6 |   |
|                                  | B <sub>1</sub> | 40-60          | 4,3                                | 4,3                | 0,04 | —                             | 7,0              | 0,0                                      | 0,2  | 0,0                    | 2,6  |   |
|                                  | C              | 60-125         | 1,2                                | 4,1                | 0,02 | —                             | 3,9              | 0,2                                      | 0,7  | 0,2                    | 18,8 |   |
| 3<br>10                          | T <sub>1</sub> | 0-10           | 97,2                               | 3,2                | 0,61 | 0,13                          | 0,08             | 157,5                                    | 6,9  | 2,8                    | 5,8  |   |
|                                  | T <sub>2</sub> | 10-30          | 96,7                               | 3,1                | 0,92 | 0,25                          | 0,07             | 161,9                                    | 8,5  | 2,6                    | 6,4  |   |
|                                  | A <sub>2</sub> | 30-40          | 1,6                                | 3,7                | 0,03 | —                             | 3,9              | 0,0                                      | 0,2  | 0,0                    | 5,7  |   |
|                                  | B <sub>1</sub> | 40-80          | 2,8                                | 3,8                | 0,03 | —                             | 7,4              | 0,2                                      | 0,2  | 0,0                    | 2,2  |   |
| 4<br>11                          | C <sub>2</sub> | 80-110         | 2,4                                | 3,4                | 0,04 | —                             | 7,2              | 0,0                                      | 0,9  | 0,0                    | 11,1 |   |
|                                  | T <sub>1</sub> | 0-10           | 95,9                               | 2,9                | 0,76 | 0,17                          | 0,08             | 148,7                                    | 6,2  | 2,4                    | 5,5  |   |
|                                  | T <sub>2</sub> | 10-30          | 96,2                               | 2,7                | 0,92 | 0,18                          | 0,06             | 153,1                                    | 8,2  | 1,8                    | 6,2  |   |
|                                  | T <sub>3</sub> | 30-60          | 94,4                               | 3,1                | 1,27 | 0,21                          | 0,07             | 124,6                                    | 5,0  | 0,8                    | 4,4  |   |
| 8<br>36                          | A <sub>2</sub> | 60-71          | 1,6                                | 3,9                | 0,02 | —                             | 3,5              | 0,0                                      | 0,2  | 0,0                    | 6,4  |   |
|                                  | B <sub>1</sub> | 71-93          | 1,7                                | 4,2                | 0,02 | —                             | 3,7              | 0,0                                      | 0,2  | 0,0                    | 5,8  |   |
|                                  | C <sub>2</sub> | 93-110         | 1,0                                | 4,3                | 0,02 | —                             | 2,6              | 0,1                                      | 0,4  | 0,1                    | 13,6 |   |
|                                  | T <sub>1</sub> | 0-10           | 90,5                               | 3,5                | 1,64 | 0,31                          | 0,13             | 87,5                                     | 42,9 | 7,4                    | 36,5 |   |
| 12<br>40                         | T <sub>2</sub> | 10-40          | 89,6                               | 3,8                | 2,17 | 0,31                          | 0,11             | 87,5                                     | 42,2 | 5,0                    | 35,0 |   |
|                                  | T <sub>3</sub> | 40-80          | 92,6                               | 3,8                | 2,02 | 0,23                          | 0,09             | 96,3                                     | 43,6 | 4,3                    | 33,2 |   |
|                                  | T <sub>4</sub> | 80-110         | 87,6                               | 4,0                | 1,72 | 0,23                          | 0,14             | 83,1                                     | 36,5 | 5,4                    | 33,5 |   |
|                                  | T <sub>1</sub> | 0-10           | 97,6                               | 3,2                | 1,23 | 0,17                          | 0,13             | 118,1                                    | 20,3 | 8,0                    | 19,3 |   |
| 20-80                            | T <sub>2</sub> | 10-20          | 96,6                               | 3,2                | 1,29 | 0,21                          | 0,08             | 118,1                                    | 26,1 | 6,9                    | 27,9 |   |
|                                  | T <sub>3</sub> | 20-80          | 95,6                               | 3,6                | 2,37 | 0,27                          | 0,04             | 89,7                                     | 28,6 | 2,8                    | 25,9 |   |

ной влагоемкости, а в минеральных слоях (35-50 см) равна 94% от полной влагоемкости.

После осушения прирост средних деревьев по диаметру, высоте, объему увеличился в 1,3-2,6 раза. Дополнительный прирост при полноте 0,7-1,0 в древостоях III-U1 класса возраста равен 0,4-0,5 м<sup>3</sup>/га в год. Класс бонитета остался без изменения или увеличился на 0,5-1,0 класса.

Сосняк сфагновый. Опытные участки с насаждениями данного типа леса расположены в замкнутых понижениях на плоско-равнинных водоразделах или на центральных повышенных участках болотных массивов на надпойменных террасах. Преобладающий тип водно-минерального питания — атмосферный. Почвы — торфяно-болотные верховые на мелких и средних торфах (разрезы 4 и 12 на пробных площадях 11 и 40; см. табл. 2).

Древостой этого типа леса низкой или средней полноты (0,4-0,8). Состав — 10С ед. Б, класс бонитета — Vб, запас древесины в приспевающих, спелых древостоях — 20-80 м<sup>3</sup>/га. Состав естественного возобновления — 10С+Б, высота — 0,5-1,5 м, густота — 5,3 тыс. шт./га. В напочвенном покрове обилие сфагновых мхов, расселинно или изредка встречаются: лиония, клюква, голубика, пушица влагалищная, осоки. Вид торфа — сфагновый, глубина торфа на водораздельных участках — 41-65 см (в среднем — 54 см), а на надпойменных террасах — 150-180 см. Степень разложения торфа — 15-20%, зольность — 2,57-3,73%, рН в КС1 — 2,80-3,58. Глубина почвенно-грунтовых вод за май-сентябрь на опытных участках изменяется в пределах 13-30 см, а в среднем составляет 24 см. Средняя влажность торфа, по данным наблюдения, на пробной площади 11 в слоях 0-5, 5-10, 10-20, 20-40 см равна соответственно 25, 32, 65, 85% от полной влагоемкости. После осушения прирост средних деревьев по диаметру, высоте, объему увеличился в 1,7-2,2 раза. Класс бонитета по шкале ЛенНИИЛх — 1У-У, то есть увеличение составило 2-3 класса бонитета. Однако ввиду низкой полноты древостоев средний дополнительный прирост в древостоях III-U1 класса возраста составил 0,4-0,7 м<sup>3</sup>/га в год.

Сосняк травяно-сфагновый. Занимает притеррасные понижения пойм. Почвы — болотные переходные на средних и глубоких торфах, химические свойства которых могут быть рассмотрены на примере разреза 8 на пробной площади 36 (табл. 2). На опытных участках с данным типом леса в Корткеросском лесхозе состав первого яруса — 10С, второго — 9Б1Е, полнота первого яруса 1,0-1,1, второго — 0,2-0,3. Класс бонитета до осушения — У<sup>а</sup>-У<sup>б</sup>. Запас древесины в приспевающих, спелых древостоях — 140-180 м<sup>3</sup>/га. Со-

став естественного возобновления 5С5Б ед. Е, высота — 0,5-1,5 м, общая густота — 9,6 тыс. га, количество самосева хвойных пород — 12,8 тыс. шт./га. В напочвенном покрове обильно и рассеянно встречаются сфагновые мхи, багульник, брусника, клюква, вахта, зеленые мхи. Вид торфа — древесно-сфагновый, мощность залежи — 140-250 см, степень разложения торфа — 20-45%, зольность — 6,46-10,17%, рН в КС1 — 3,30-4,15.

Глубина почвенно-грунтовых вод за май-сентябрь изменяется от 22 до 40 см (в среднем 27 см). Средняя влажность почвы, по данным для пробной площади 36, на глубине 0-5, 5-10, 10-20, 20-40 см составила 42, 75, 84, 93% от полной влагоемкости соответственно. После осушения в 1972 г. прирост средних деревьев по диаметру, высоте, объему увеличился в 1,9-3,6 раза. Класс бонитета по шкале ЛенНИИЛх достиг III-1У класса, т. е. увеличение составило 2-4 класса бонитета. Дополнительный прирост в древостоях III-У1 класса возраста при указанной выше полноте составил 1,0-1,1 м<sup>3</sup>/га в год. По исследованиям в Ухтинском лесхозе, дополнительный прирост в древостоях рассмотренного типа леса с такой же полнотой, но VII класса возраста составил 0,4-0,5 м<sup>3</sup>/га в год.

В результате исследований можно сделать следующее обобщение. На водораздельных пространствах формируются комплексы болотно-подзолистых и болотных верховых почв. По нашим данным, зольность слаборазложившегося сфагнового торфа изменяется в пределах 2,34-5,85%. Объемный вес торфа не превышает 0,065 г/см<sup>3</sup>. В связи с этим запасы общего азота, фосфора, калия в слое торфа 0-25 см составляют в среднем 0,69; 0,15; 0,07 т/га, т. е. в 1,5-3 раза меньше, чем на глубоких верховых торфяниках (Вомперский, 1968). На объектах осушения пылевато-песчаные пески и супеси на глубине 0,8-1,0 м подстилаются слабоводопроницаемым суглинком. Это способствует аккумуляции влаги в толще супеси или песка. Поэтому даже на участках вблизи осушительных каналов средняя за май-сентябрь влажность почвы в минеральных слоях до глубины 40 см составила 90-94% от полной влагоемкости. Реализация потенциального плодородия почвы в таких условиях затруднена, так как верхним пределом оптимальной влажности для роста растений можно принять 80% от полной влагоемкости (Костяков, 1960). Для всех торфяных и минеральных песчаных и супесчаных горизонтов характерна слабая насыщенность основаниями (менее 19%). Кислотность почв очень высокая (рН в КС1 — 2,50-3,80). Таким образом, по совокупности перечисленных показателей лесорастительные свойства почв на водораздельных пространствах нельзя считать достаточными для получения высокой лесоводственной эффективности осушения.

Этот вывод согласуется с указанием на низкое природное плодородие болотно-подзолистых и болотных верховых почв в Коми АССР (Забоева, 1975).

В этих условиях в первое десятилетие после осушения дополнительный прирост в сосновых древостоях, по нашим данным, составил 0,4-0,7 м<sup>3</sup>/га в год.

Известно, что в подзоне северной тайги в сосняке с избыточным увлажнением практически вся масса корней располагается на глубине 0-20 см (Бобкова, 1972). Существующая осушительная сеть обеспечивает в сосняке кустарничково-сфагновом и сфагново-долгомошном среднюю за май-сентябрь глубину почвенно-грунтовых вод 36 и 43 см, а ко 2 июня, т. е. сроку обеспечения расчетной нормы осушения в Коми АССР (Сабо и др., 1981) — 21 и 26 см соответственно. Учитывая это, можно считать, что увеличение прироста в данных типах леса не может быть достигнуто только за счет сгущения сети без удобрения осушаемых почв. В то же время в сосняках сфагновых, занимающих замкнутые понижения водоразделов, средняя глубина воды за май-сентябрь составила 13-30 см, а ко 2 июня — 15-24 см, т. е. в отдельных случаях не отличалась от глубины воды на неосушенных участках (9-14 см). Здесь, видимо, целесообразно уменьшить расстояние между каналами по сравнению с существующими (130-140 м).

При осушении водораздельных территорий необходимо учитывать, что на участках, где проводящие каналы проложены по увалам водоразделов, возможен размыв каналов. В отличие от водораздельных пространств, в поймах рек формируются болотные переходные и низинные почвы на средних и глубоких торфах. Зольность древесно-сфагновых торфов достигает 10-11%, степень разложения — 40-45%, объемный вес торфа на осушенных участках от 0,07 до 0,16 г/см<sup>3</sup>. Запасы общего азота, фосфора, калия в слое 0-25 см равны соответственно 5,33; 0,87; 0,34 т/га, т. е. в 5-8 раз больше, чем на водораздельных участках. По насыщенности основаниями почвы могут быть отнесены к средне-насыщенным (до 36-37%). Все это определило более высокий эффект осушения по сравнению с водораздельными участками в одном и том же географическом районе (дополнительный прирост 1,0-1,1 м<sup>3</sup>/га в год). Повышение производительности было достигнуто при средней за май-сентябрь глубине почвенно-грунтовых вод 22-40 см. Средняя за этот период влажность почвы (75-84% от полной влагоемкости) на глубине 5-20 см была близка к верхнему пределу оптимальной влажности. К сроку обеспечения расчетной нормы осушения (2 июня) глубина воды на опытных участках была равна 10-

23 см. Для более полного использования естественного плодородия почв здесь, видимо, можно рекомендовать уменьшить существующие расстояния между каналами (130-150 м).

Участки со сфагновыми сосняками в центральной части крупных болотных массивов в пойме по реакции на осушение близки к сфагновым соснякам, сформировавшимся на водораздельных пространствах.

По нашим наблюдениям, в пойме р. Вычегды отмечены случаи поселения бобров на собирателях и магистральных каналах. Это обстоятельство необходимо учитывать при планировании уходов и ремонтов лесосушительных систем.

В заключение необходимо отметить, что полученные данные отражают реакцию хвойных с преобладанием сосны древостоев на осушение в первое после осушения десятилетие. Приведенные характеристики водного режима почв следует считать предварительными ввиду непродолжительного срока наблюдений. Рекомендации о расстояниях между каналами должны уточняться лесоводственным и экономическим методами.

#### ЛИТЕРАТУРА

Артемьев А. И., Чертовской В. Г., Мочалова Г. А. Типы заболоченных лесов Европейского Севера и эффективность их гидромелиорации. — В кн.: Мелиорация лесов Европейского Севера. Архангельск: Изд-во Архангельского обкома КПСС, 1982, с. 9-28.

Бобкова К. С. Строение корневых систем древесных пород в различных типах сосновых лесов Зеленоборского стационара. — В кн.: Вопросы экологии сосняков Севера. Сыктывкар, 1972, с. 52-69. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 24).

Вомперский С. Э. О методике наблюдений за почвенно-грунтовыми водами при гидролесомелиоративных исследованиях. — Лесн. журн., 1964, № 1, с. 48-52.

Вомперский С. Э. Биологические основы эффективности лесосушения. — М.: Наука, 1968. — 310 с.

Гортинский Г. Б., Евдокимов В. Н. Лесоводственная эффективность гидролесомелиорации в Коми АССР. — В кн.: IX симпозиум по биологическим проблемам Севера. Сыктывкар, 1981, ч. 1, с. 152.

Забоева И. В. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. — Сыктывкар: Коми книжное изд-во, 1975. — 344 с.

Истомин Г. И., Изотов В. Ф., Чертовской В. Г. Осушение площадей Архангельской области. — Лесное хоз-во, 1971, № 12, с. 16-19.

Костяков А. Н. Основы мелиорации. — М.: Сельхозгиз, 1960. — 622 с.

Левин В. И. К вопросу о приросте древостоев после осушения площадей на Севере. — Сб. работ АЛТИ, 1946, вып. УШ, с. 149-156.

Пятецкий Г. Е., Медведева В. М. Лесосушение — путь умножения лесных богатств. — Петрозаводск: Карельское кн. изд-во, 1967. — 116 с.

Роде А. А. Методы изучения водного режима почв. — М.: Изд-во АН СССР, 1960. — 243 с.

Рубцов В. Г., Книзе А. А. Закладка и обработка пробных площадей в осушенных насаждениях. — Л.: Изд-во ЛенНИИЛХ, 1977. — 44 с.

Сабо Е. Д., Иванов Ю. Н., Шатилло Д. А. Справочник гидролесомелиоратора. — М.: Лесная промышленность, 1981. — 200 с.

Феклистов П. А., Евдокимов В. Н. Лесоводственная эффективность гидромелиорации в связи с расстоянием от осушителя и таксационной характеристикой деревьев. — В кн.: Рациональное использование и восстановление природных ресурсов на Европейском Севере. Архангельск, 1980, с. 44.

## РОСТ КУЛЬТУР СОСНЫ И ЕЛИ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СПОСОБАХ ОБРАБОТКИ ПОЧВЫ НА ЛИШАЙНИКОВОЙ ВЫРУБКЕ

В. Б. Ларин, Г. С. Тутыгин

Обработка почвы под лесные культуры должна играть важнейшую средообразующую роль. С ее помощью улучшают водно-физические свойства верхних горизонтов, активизируют биохимические процессы и деятельность почвенной микрофлоры, подавляют рост травянистой растительности. Главную задачу обработки почвы на вырубках из-под лишайниковых и вересковых сосняков Европейского Севера М. С. Синькевич и В. И. Шубин (1969) видят в сохранении влаги в верхних горизонтах, а лучшим способом считают удаление подстилки узкими полосами с одновременным рыхлением минеральной части. Ф. Т. Пигарев, Л. А. Варфоломеев и Б. А. Сенчуков (1979) формулируют эту задачу, как направленную "... к обеспечению условий для правильной заделки семян и корней сеянцев и для комплексной механизации лесокультурных работ", наиболее эффективное решение которой, по их мнению, это приемы измельчения (крошения) и перемешивания почвы. Приемлемыми орудиями в подобных условиях являются покровосдиратели и рыхлители (Ершов, Синников, 1964; Прокопьев, 1964).

Оценку эффективности того или иного способа обработки почвы нередко дают с учетом состояния и роста посевов или посадок только в фазе приживаемости. Нами была поставлена цель провести более длительные наблюдения в течение 10-летнего периода. Объектом исследований послужил участок культур сосны и ели в кв. 27 Вельского лесничества Вельского лесхоза Архангельской области (средняя подзона тайги). Лесные культуры были заложены на свежей вырубке из-под сосняка лишайникового, пройденного верховым пожаром. Среднее число пней на 1 га - 900 шт. Почва - подзол маломощный песчаный, развивающийся на супеси, подстилаемой песчаным аллювием. По всему разрезу преобладают фракции среднего и крупного песка с увеличением доли мелкого

песка в горизонтах В<sub>1</sub> и В<sub>2</sub>. По содержанию гумуса почва относится к крайне бедным, лишь в горизонте В<sub>1</sub> его немногим более 1% (табл. 1). Обеспеченность подвижным фосфором и калием очень низкая во всех горизонтах, кроме В<sub>1</sub>, где содержание фосфора среднее, а калия низкое. Степень проективного покрытия почвы травяной и кустарничковой растительностью составляла 0,1 моховой и лишайниковой - 0,4.

Таблица 1

Химические свойства почвы

| Горизонт       | Глубина<br>взятия<br>образцов, см | рН солевой<br>суспензии | Содержание, мг/100 г<br>почвы |                  | Гумус<br>по Тюрину,<br>% |
|----------------|-----------------------------------|-------------------------|-------------------------------|------------------|--------------------------|
|                |                                   |                         | P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> | K <sub>2</sub> O |                          |
| A <sub>2</sub> | 5-6                               | 4,5                     | 1,2                           | 4,7              | 0,9                      |
| B <sub>1</sub> | 15-20                             | 5,3                     | 10,0                          | 6,0              | 1,2                      |
| B <sub>2</sub> | 55-60                             | 5,6                     | 2,5                           | 4,8              | 0,5                      |
| C              | 105-110                           | 5,8                     | 2,5                           | 4,5              | 0,4                      |

Почву обрабатывали без предварительной корчевки пней, путем нарезки отдельных борозд, подготовки минерализованных или взрыхленных полос. В первом случае применяли плуг ПКЛ-70 или взрыхленных полос. В первом случае применяли плуг ПКЛ-70 с двухотвальным корпусом, во втором - якорный покровосдиратель ЯП и рыхлитель лесной РЛ-1,8, в третьем - культиватор лесной бороздной КЛБ-1,7 в агрегате с трактором ГДТ-40М. Следует отметить, что все орудия работали на нераскорчеванной вырубке

Таблица 2

Результаты обработки почвы  
на лесокультурной площади

| Марка<br>почво-<br>обрабаты-<br>вающего<br>орудия | Протяженность проходов<br>агрегата на 1 га, м/% |   | Среднее<br>расстояние<br>между<br>проходами<br>агрегатов,<br>м | Средняя<br>ширина<br>полос<br>или<br>борозд,<br>см | Глубина<br>обработки<br>почвы,<br>см |
|---|---|---|--|--|--------------------------------------|
|   | общая   | полностью<br>или частично<br>обработано |  |  |                                      |
| КЛБ-1,7   | 3250  | 2920                                    | 3,1  | Две поло-<br>сы по 55 см                           | 8                                    |
|   | 100   | 89,8                                    |  |  |                                      |
| ЯП  | 3960  | 3341                                    | 2,5  | 99   | 8                                    |
|   | 100   | 96,9                                    |  |  |                                      |
| РЛ-1,8  | 2920  | 2603                                    | 3,4  | 180  | 14                                   |
|   | 100   | 89,1                                    |  |  |                                      |
| ПКЛ-70  | 2872  | 2666                                    | 3,5  | 67   | 14                                   |
|   | 100   | 92,8                                    |  |  |                                      |

вполне удовлетворительно. Количество пропусков не превышало 10,9% от протяженности проходов агрегатов (табл. 2) и в основном было связано с переходами через пни и валеж.

Культиватор КЛБ-1,7 был использован как орудие для рыхления подстилки и перемешивания ее с верхними горизонтами почвы. В результате каждого прохода культиватора готовилось две параллельных взрыхленных полосы шириной по 55 см каждая. Между взрыхленными полосами оставалась необработанная лента шириной 60-65 см.

Строчно-луночный посев семян сосны и ели местного происхождения II класса качества, с расходом 800 г/га, проводили высевающими приспособлениями к плугу и покровосдирателю ЯП, а также вручную. В одном из вариантов в дно плужных борозд

Таблица 3

Состояние лесных культур по данным первой инвентаризации

| Способ обработки почвы          | Метод производства культур       | Количество посевных или посадочных мест на 1 га, тыс. шт. | Общее количество семян на 1 га, шт. | Среднее количество семян в одном посевном или посадочном месте, шт. | Приживаемость по посевам или посадочным местам, % |
|---------------------------------|----------------------------------|---|-------------------------------------|---|---|
| Культуры сосны                  |                                  |   |                                     |   |   |
| Полосы, взрыхленные КЛБ-1,7     | Ручной посев                     | 3,90  | 58500                               | 15  | 86,0  |
| Полосы, минерализованные ЯП     | Посев высевающим приспособлением | 3,50  | 13170                               | 4   | 78,0  |
| Борозды, нарезанные ПКЛ-70      | — " —                            | 2,67  | 58300                               | 22  | 82,3  |
| — " —                           | Ручная посадка                   | 3,60  | 3600                                | 1   | 79,0  |
| Культуры ели                    |                                  |   |                                     |   |   |
| Полосы, минерализованные ЯП     | Ручной посев                     | 5,10  | 84500                               | 17  | 88,4  |
| Полосы, минерализованные РЛ-1,8 | — " —                            | 3,46  | 34500                               | 10  | 80,1  |
| Борозды, нарезанные ПКЛ-70      | Посев высевающим приспособлением | 2,83  | 52100                               | 18  | 82,4  |

под меч Колесова высаживали двухлетние сеянцы сосны, выращенные из местных семян. Густота созданных лесных культур колебалась от 2,5 до 4,5 тыс. посевных или посадочных мест на 1 га (табл. 3). Наибольшее общее количество сеянцев сосны на 1 га характерно для посевов в полосы, взрыхленные культиватором, и в борозды, нарезанные плугом. Сеянцев ели больше всего было в полосах, минерализованных якорным покровосдирателем, и в бороздах. В этих же вариантах к осени первого года отмечено максимальное среднее число растений в одном посевном месте, а также самые высокие показатели приживаемости лесных культур (86,0-82,3 для сосны и 88,4-82,4% — для ели). Минимальным числом растений на 1 га и в одном посевном месте среди культур сосны, созданных посевом семян, оказалось при обработке почвы якорным покровосдирателем. Последнее связано с часто неудовлетворительным качеством заделки семян боронкой высевающего приспособления ЯП и с большой шириной полос, верхний слой почвы на которых быстро теряет влагу весной.

В последующие годы агротехнических и лесоводственных уходов на участке не проводили. В культурах ели наибольшее количество сеянцев было после проведения посева вручную по полосам, минерализованным якорным покровосдирателем, и наименьшее (34,5 тыс. шт.) на полосах, подготовленных рыхлителем РЛ-1,8 (табл. 3). Это обстоятельство, на наш взгляд, можно объяснить тем, что условия для заделки семян в первом случае были значительно лучше, чем во втором. Кроме того, РЛ-1,8 образует широкие уплотненные полосы, где водно-воздушный режим почвы после обработки (в плане создания благоприятных условий для прорастания семян и роста ели) значительно уступает режиму на полосах, минерализованных ЯП.

Лесные культуры исследовали в соответствии с методическими указаниями В. В. Огиевского и А. А. Хирова (1967), Н. П. Кобранова (1973). Приведенные в табл. 4 данные свидетельствуют о снижении процента сохранности культур сосны по сравнению с приживаемостью, особенно в посадках (на 17,4%). В результате отпада среднее число растений в одном посевном месте сократилось с 14 до 5 экз., причем более всего в посевах по дну плужных борозд. Диаметры крон в направлении С-Ю во всех случаях оказались меньше, чем в направлении З-В, но разница существенна

лишь для посевов в борозды ( $t = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} = 6,27 > 3$ ) и весьма незначительна в посадках.

Сохранность и показатели роста культур  
через 10 лет после посева и посадки

| Способ обработки почвы          | Метод производства культур        | Сохранность, % | Среднее количество растений в биогруппе, шт. | Средний диаметр стволика на 0,25 м от поверхности земли [M ± m, M], см | Средний диаметр кроны [M ± m, M], см |           | Средняя высота [M ± m, M], см |
|---------------------------------|-----------------------------------|----------------|--|--|--------------------------------------|-----------|-------------------------------|
|                                 |                                   |                |  |  | С                                    | В         |                               |
| Культуры сосны                  |                                   |                |  |  |                                      |           |                               |
| Полосы, взрыхленные КЛБ-1,7     | Ручной посев                      | 71,6           | 6  | 3,4±0,10   | 65,3±2,01                            | 72,3±2,43 | 190,4±1,75                    |
| Полосы, минерализованные ЯП     | Посев высевальным приспособлением | 63,2           | 3  | 3,5±0,09   | 55,2±1,49                            | 62,1±1,82 | 165,2±3,12                    |
| Борозды, нарезанные ПКЛ-70      | —                                 | 69,8           | 5  | 3,0±0,08   | 47,4±1,96                            | 65,6±2,14 | 158,8±2,13                    |
|                                 | Ручная посадка                    | 61,6           | 1  | 2,8±0,08   | 44,8±1,72                            | 50,2±1,56 | 128,3±1,62                    |
| Культуры ели                    |                                   |                |  |  |                                      |           |                               |
| Полосы, минерализованные ЯП     | Ручной посев                      | 69,7           | 12   | 1,1±0,04   | 28,3±1,04                            | 31,2±0,83 | 56,7±0,81                     |
| Полосы, минерализованные РЛ-1,8 | —                                 | 63,0           | 7  | 0,8±0,03   | 22,9±0,89                            | 26,4±0,97 | 42,9±0,92                     |
|                                 | Посев высевальным приспособлением | 65,9           | 9  | 1,0±0,04   | 25,4±1,12                            | 29,5±1,07 | 46,0±1,11                     |

По средней высоте и диаметру кроны сосен, выращиваемых во взрыхленных полосах, значительно превосходят все другие варианты. Средний диаметр их стволиков практически не отличается от диаметра в посевах по минерализованным полосам и существенно больше, чем у растений в посевах и посадках по бороздам. В культурах ели различия по диаметру менее заметны.

Лучший рост культур сосны на полосах, взрыхленных культиватором, объясняется большим плодородием корнеобитаемых слоев почвы в местах посева и рядом с ними. Диски культиватора измельчают и перемешивают подстилку и минеральные горизонты почвы, не вынося органических веществ за пределы полос.

Якорный покровосдиратель минерализует полосы шириной около 1 м, удаляет большую часть подстилки с посевных мест и вокруг них. В результате этого лесные культуры растут в высоту медленнее и имеют меньший диаметр кроны, чем на взрыхленных полосах, особенно до тех пор, пока корни растений не выйдут за пределы полос.

Обработка почвы плугом ПКЛ-70 создает благоприятные условия увлажнения на дне борозд, что положительно сказывается на появлении всходов и приживаемости посевов и посадок. Вместе с тем посевные и посадочные места в бороздах располагаются в малоплодородных горизонтах почвы. В результате этого здесь культуры сосны отстают по росту в высоту, по диаметру ствола и диаметру кроны (табл. 4). Особенно велико отставание по росту в высоту в первые годы, до выхода корней за пределы борозд. В последующие годы темпы роста усиливаются.

В посевах ели культуры, созданные на полосах, минерализованных РЛ-1,8, по всем показателям отстают от двух других вариантов. Это объясняется тем, что в данном случае в первые годы жизни корневые системы ели на несколько лет позднее, чем в двух других вариантах, выходили за пределы полос. В бороздах, нарезанных плугом ПКЛ-70, это явление у ели наступает раньше, чем у сосны, благодаря наличию поверхностной корневой системы.

На рост сеянцев сосны в посадках по дну борозд помимо фактора бедности почвы оказывает влияние послепосадочное торможение роста, связанное с повреждением корней при выкопке и посадке. Несмотря на преимущество в биологическом возрасте на 2 года, посадки наиболее существенно отстают по всем таксационным показателям от посевов. И хотя в последние 3 года интенсивность роста их в высоту увеличивается, отставание продолжается. Отставание посадок от посевов по росту в высоту в первые годы жизни наблюдали в близких к нашим условиям и другие исследователи (Прокопьев, 1964; Силькевич, Шубин, 1969; Ипатов, 1974).

Полученные данные дают основание для вывода о том, что влияние плодородия почвы в посевных или посадочных местах и в непосредственной близости от них сказывается на росте лесных культур не только в фазе приживаемости, но и значительно дольше. На лишайниковых вырубках со слабогумусированными песчаными почвами, где отсутствует опасность зарастания сорной травянистой растительностью, культуры сосны в течение первого 10-летия отличаются лучшим ростом на полосах, где подстилка перемешана с верхними минеральными горизонтами. Гораздо хуже растут сеянцы в бороздах, нарезанных плугом ПКЛ-70, и на широких минерализованных полосах.

Посевы ели на слабогумусированных почвах по всем биометрическим показателям существенно уступают посевам и посадкам сосны (табл. 4). Для этой породы главными лимитирующими факторами оказались низкое плодородие почвы в течение всего периода и пересыхание верхних горизонтов обработанной поверхности почвы в первые два года.

Таким образом, на лишайниковых вырубках со слабогумусированными песчаными почвами, где в хозяйственно приемлемые сроки не обеспечивается естественное возобновление, следует создавать культуры сосны методом посева. Здесь необходимо проводить подкормку культур удобрениями. От закладки культур ели в таких условиях, по-видимому, целесообразно полностью отказаться.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Ершов Л. А., Синников А. С. Механизация лесовосстановительных работ в Архангельской области. — Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1964. — 96 с.
- Ипатов Л. Ф. Строение и рост культур сосны на Европейском Севере. — Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1974. — 108 с.
- Кобранов Н. П. Обследование и исследование лесных культур. — Л., 1973. — 76 с.
- Огиевский В. В., Хиров А. А. Обследование и исследование лесных культур. — Л., 1967. — 50 с.
- Пигарев Ф. Т., Варфоломеев Л. А., Сенчуков Б. А. Эколого-лесоводственные основы обработки почвы под лесные культуры на Севере. — В кн.: Искусственное восстановление леса на Севере. Архангельск, 1979, с. 98-108.
- Прокопьев М. Н. Лесные культуры на концентрированных вырубках. — М.: Лесная пром-сть, 1964. — 144 с.
- Синькевич М. С., Шубин В. И. Искусственное восстановление леса на вырубках Европейского Севера. — Петрозаводск: Карелия, 1969. — 180 с.

## ВЛИЯНИЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ЛИСТВЕННЫХ ПОРОД НА РОСТ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЮ КУЛЬТУР СОСНЫ

Ю. А. Паутов

Естественное возобновление лиственных пород является мощным фактором, оказывающим влияние на ход формирования молодняков сосны на вырубках зеленомошной группы типов леса. Создание культур в этих условиях способствует предотвращению нежелательной смены сосны березой и осинкой. В то же время наблюдается значительный отпад лесных культур от заглушения лиственными породами. В Коми АССР по этой причине списано 10% от общего объема погибших культур (Ларин, Паутов, 1980).

За последние годы опубликованы обширные и достаточно обстоятельные исследования регионального плана по строению и особенностям формирования смешанных сосново-лиственных молодняков в Приангарье (Бузыкин, Пшеничникова, 1980), на Среднем и Южном Урале (Макаренко, Смирнов, 1973), на Европейском Севере (Лазарев, 1965; Неволин, 1969; Тюрин, 1978; Львов и др., 1980), в Карелии (Сбоева, 1974) и другие. По мнению большинства исследователей, наиболее ответственным периодом формирования смешанных молодняков являются первые 15-20 лет жизни древостоя. Именно в это время определяется будущий состав древостоя, решается судьба составляющих его пород.

Во всех перечисленных работах отмечается, что до 20-25 лет береза и осина превосходят сосну по скорости роста, поэтому при одновременном заселении вырубки, а тем более при порослевом возобновлении они интенсивно затеняют ее, оттесняя во второй ярус и полностью формируя господствующий. При значительной густоте (более 10 тыс. деревьев на га) и равномерном размещении лиственных сосна часто не выдерживает затенения, и значительная часть ее переходит в отпад. В этом случае без своевременных осветлений происходит смена пород. При меньшей густоте лиственных пород или при их куртинном размещении сосна выдерживает конкуренцию, даже находясь во втором ярусе. После

Таблица 1

Влияние лиственных пород  
на рост и дифференциацию деревьев  
в групповых посевах сосны

| Таксационный<br>показатель                 | Номер пробной площади                          |   |  |
|--|--|---|--|
|  | 1-81   | 2-81  | 3-81   |
| Состав и возраст                           | 10C <sub>33</sub> <sup>+</sup> Б <sub>20</sub> | 8C <sub>33</sub> <sup>2</sup> Б <sub>20</sub> | 4,5C <sub>33</sub> <sup>4</sup> Б <sub>30</sub> <sup>1,5</sup> Е <sub>60</sub> |
| Полнота                                    | 0,87   | 0,92  | 0,83   |
| Кол-во деревьев<br>сосны, шт./га           | 3380   | 2820  | 5000   |
| %  | 100  | 100   | 100  |
| В том числе:                               |  |   |  |
| господствующих                             | 2120<br>62,7                                   | 1490<br>52,8                                  | 1400<br>28,0   |
| угнетенных                                 | 760<br>22,5                                    | 690<br>24,5                                   | 2600<br>52,0   |
| сухих                                      | 500<br>14,8                                    | 940<br>33,3                                   | 1000<br>20,0   |
| Кол-во деревьев<br>березы, шт./га          | 450  | 2370  | 1520   |
| Средние $\frac{H}{D}$ (см)                 | $\frac{1160}{12,0} = 97$                       | $\frac{1240}{10,4} = 119$                     | $\frac{920}{7,6} = 121$  |
| деревьев сосны                             |  |   |  |
| В том числе:                               |  |   |  |
| господствующих                             | $\frac{1300}{12,3} = 106$                      | $\frac{1350}{12,4} = 109$                     | $\frac{970}{8,1} = 120$  |
| угнетенных                                 | $\frac{950}{6,9} = 138$                        | $\frac{1040}{6,7} = 155$                      | $\frac{600}{3,4} = 176$  |
| сухих                                      | $\frac{750}{4,0} = 188$                        | $\frac{720}{3,8} = 190$                       | $\frac{470}{2,4} = 195$  |
| березы                                     | $\frac{1050}{5,2} = 202$                       | $\frac{1050}{5,0} = 210$                      | $\frac{1050}{9,3} = 113$   |
| Запас древостоя<br>всего, $\frac{M^3}{га}$ | 195<br>100                                     | 192<br>100                                    | 115<br>100   |
| В том числе:                               |  |   |  |
| сосны                                      | 190<br>97,4                                    | 160<br>83,4                                   | 50<br>43,5   |
| березы                                     | 5<br>2,6                                       | 32<br>16,6                                    | 47<br>40,8   |
| ель  | —  | —   | 18<br>15,7   |
| Пределы Rd де-<br>ревьев сосны             | 0,2-1,0  | 0,2-2,2                                       | 0,1-3,1  |

20-25 лет темпы роста березы и осины замедляются, а у сосны, наоборот, наступает период "большого роста". С этого момента ее позиции в смешанном древостое постоянно укрепляются, и к 40-50 годам она выходит в первый ярус, занимая господствующее положение в насаждении. Отмечается также положительное влияние незначительной (до 2-3 единиц состава) примеси березы на рост и производительность сосны в смешанных древостоях.

Участие лиственных пород в процессе формирования искусственных фитоценозов сосны изучены гораздо меньше. Наиболее важным периодом формирования культур являются первые 15-20 лет. В это время при затенении саженцев сосны лиственными их прирост снижается в 4-10 раз (Цареградская, 1975). В. К. Попов (1980) выделил три фазы взаимодействия сосны и березы в культурах. Первая фаза — положительного влияния, когда береза ниже сосны по высоте; вторая фаза — нейтральная, когда береза равна или на 5-25% выше сосны; третья фаза — отрицательного влияния, характерна при превосходстве березы по высоте на 25% и более.

Менее изучено влияние лиственных на ценоотическую структуру искусственных молодняков сосны. В работах В. С. Моисеева (1971), Ф. Т. Пигарева (1974), Л. Ф. Ипатова (1974) показано, что возобновление березы и осины в культурах сосны вызывает усиление их дифференциации по классам роста, при этом возрастает асимметрия рядов распределения деревьев по диаметру, увеличивается количество угнетенных растений сосны.

Для изучения роста и дифференциации культур сосны с участием возобновления лиственных пород и для обоснования режима и параметров рубок ухода в культурах была заложена серия пробных площадей на территории Сыктывкарского лесхоза в посевах и посадках сосны, различающихся только составом насаждения. В ходе работы применялись общепринятые лесокультурные и таксационные методы исследований (Моисеев, 1971; Кобранов, 1978) и собственные методические разработки (Паутов, 1982). Полученные данные обработаны статистически.

В табл. 1 приведена подробная таксационная характеристика культур сосны черничного свежего типа леса, созданных в 1948 г. посевом в площадке с исходной густотой 3,5 тыс. посевных мест на га. В 10-летнем возрасте в культурах было проведено осветление различной интенсивности: на пробных площадях 1-81 и 2-81 береза удалена полностью и были частично разрежены густые биогруппы; на пробной площади 3-81 никаких рубок ухода не проводилось. К 33-летнему возрасту культур участие березы в составе древостоев колебалось от 0,2 до 4 единиц состава, что отразилось

как на показателях роста, так и на интенсивности дифференциации оставшихся деревьев сосны (табл. 1). Анализ приведенных данных показывает, что с увеличением участия березы уменьшается количество деревьев сосны господствующего полога с 63 до 28%, и наоборот, число угнетенных деревьев увеличивается в 2,3 раза. Показатель Н/Д, оценивающий напряжение роста сосны, наибольших величин достигает в смешанном насаждении, увеличиваясь при возрастании доли участия березы на 22-25%. При значительной примеси березы потери в росте несут не только угнетенные, но и господствующие деревья. На пробной площади 3-81 средняя высота деревьев сосны господствующего полога ниже на 25-28%, а средний диаметр на 33-35%. При незначительном участии березы - до 2 единиц состава (пробная площадь 2-82) происходит даже некоторое ускорение роста сосны в высоту у деревьев всех классов роста, что можно объяснить как эффектом подгона, так и почвоулучшающим действием опада березы.

Конкурентное влияние березы усиливает интенсивность дифференциации культур сосны. При возрастании ее участия в составе насаждения размах варьирования среднего диаметра деревьев сосны увеличивается, что хорошо заметно по редуccionным числам (Rd). В смешанных насаждениях амплитуда колебаний среднего диаметра деревьев сосны выше в 1,25-1,88 раза, хотя относительные полноты сравниваемых насаждений почти не различаются.

В чистых культурах сосны к 33-летнему возрасту накапливается самый большой запас древесины - 195 м<sup>3</sup>/га. По общей производительности культуры сосны с участием березы 20% не уступают чистому сосновому древостою - 192 м<sup>3</sup>/га, но запас сосны как элемента леса ниже - 160 м<sup>3</sup>/га, или 82%. В смешанном насаждении (пробн. площадь 3-81) общий запас ниже на 80 м<sup>3</sup>/га, или на 41%, а запас сосны в 3,9 раза. Такие разительные отличия обусловлены конкуренцией березы, ее отрицательным влиянием на рост культур сосны.

Аналогичная картина наблюдается при сравнении чистых и смешанных культур сосны рядового размещения. Сравнимые в табл. 2 пробные площади 2-82 и 3-82 заложены в посадках сосны по пластам плуга ПКЛ-70 и расположены в пределах одного участка общей площадью 18 га на вырубке сосняка черничного свежесплошная раскорчевка, поэтому порослевое возобновление листовых пород отсутствует почти полностью. К моменту исследования на ней насчитывалось около 5 тыс. самосева березы высотой от 0,2 до 1 м. На пробной площади 3-82 возобновление листовых пород было в основном порослевым и достаточно обильным - 7100 экз./га.

Таблица 2

Влияние листовых пород на рост и дифференциацию деревьев в рядовых посадках сосны

| Таксационный показатель  | Номер пробной площади   |   |
|--|-------------------------|---|
|  | 2-82                    | 3-82  |
| Состав и возраст   | 10C <sub>14</sub>       | 4C <sub>14</sub> 4B <sub>15</sub> 20C <sub>15</sub> |
| Кол-во деревьев сосны, шт./га                                  | 2170                    | 2200  |
| %  | 100                     | 100   |
| В том числе:   |                         |   |
| господствующих   | 1475                    | 595   |
|  | 68                      | 27  |
| угнетенных   | 435                     | 1145  |
|  | 20                      | 52  |
| сухих  | 260                     | 240   |
|  | 12                      | 11  |
| Кол-во деревьев березы, шт./га                                 | —                       | 5680  |
| Кол-во деревьев осины, шт./га                                  | —                       | 1420  |
| Средние $\frac{H \text{ (см)}}{D \text{ (см)}}$ деревьев сосны | $\frac{430}{5,8} = 83$  | $\frac{430}{3,6} = 120$                             |
| В том числе:   |                         |   |
| господствующих   | $\frac{510}{5,8} = 88$  | $\frac{490}{5,0} = 98$                              |
| угнетенных   | $\frac{390}{2,5} = 156$ | $\frac{420}{2,8} = 150$                             |
| сухих  | $\frac{180}{1,0} = 180$ | $\frac{240}{1,2} = 175$                             |
| березы   | —                       | $\frac{660}{5,3} = 124$                             |
| осины  | —                       | $\frac{680}{6,8} = 100$                             |
| Запас древостоя всего, м <sup>3</sup> /га                      | 18,5                    | 36  |
| %  | 100                     | 100   |
| в том числе сосны  | 18,5                    | 13,5  |
|  | 100                     | 37,5  |
| березы   | —                       | 14,5  |
|  | —                       | 40,0  |
| осины  | —                       | 8,0   |
|  | —                       | 22,5  |
|  |                         | 0,1-2,3   |
|  | 0,2-1,7                 |   |

Сохранность культур на обеих пробных площадях одинакова: 72,3 и 73,3%, но ценотическая структура существенно различна. В смешанном молодняке, по сравнению с чистыми культурами, в 2,5 раза меньше деревьев сосны господствующего полога, и, соответственно, в 2,6 раза больше угнетенных растений; напряжение роста сосны (показатель Н/Д) выше в 1,45 раза, в том числе у деревьев господствующего полога в 1,11 раза, интенсивность дифференциации (размах варьирования по диаметру), судя по редуцционным числам  $R_d$ , сильнее в 1,4 раза, общий запас древостоя сосны меньше на 27% (табл. 2).

Проведенный сравнительный анализ роста чистых культур сосны и при различном участии естественного возобновления лиственных пород показывает, что с увеличением примеси березы и осины усиливается дифференциация деревьев сосны на классы роста, в основном за счет возрастания количества угнетенных растений, увеличивается напряженность роста всех деревьев сосны. При увеличении доли участия лиственных пород свыше 3 единиц состава наступает заметное торможение роста не только угнетенных, но и господствующих деревьев сосны, что отрицательно сказывается на общей продуктивности культур. Следовательно, для формирования высокопродуктивных культур сосны в зеленомошных типах леса средней и северной тайги необходимым условием является проведение своевременных осветлений. В зеленомошной группе типов леса осветление необходимо проводить в возрасте культур 10-15 лет. При равномерном размещении семян и саженцев и достаточной густоте культур (не менее 2 тыс. шт. на га) поросль березы и осины в этом возрасте нужно удалять полностью. Она, как правило, быстро восстанавливается, но уже не может обогнать сосну. В результате формируется смешанное высокопроизводительное насаждение с небольшим участием березы (до 2-3 единиц состава) и преобладанием сосны. Выращивание таких устойчивых и продуктивных насаждений наиболее желательно (Неволин, 1969; Сбоева, 1974; Бузыкин, Пшеничникова, 1980).

Однако большинство современных способов создания культур на вырубках с частичной полосной расчисткой и раскорчевкой с расстоянием между рядами культур 5-8 м рассчитаны на естественное возобновление в межполосном пространстве. Полное удаление лиственных пород в культурах в данном случае может привести к созданию низкоплотных малосомкнутых древостоев. В связи с этим при проведении осветлений возникает вопрос о параметрах разрушаемых коридоров, в которых необходимо удалить лиственных пород, препятствующих росту сосны. С этой

целью было проведено специальное исследование. На пробных площадях 3-80 и 4-80 в 13-летних посадках сосны черничного типа леса были измерены и зарисованы по 200 деревьев сосны в ряду и все деревья лиственных пород, расположенные по сторонам от ряда на расстоянии до 4 м. Для каждого саженца сосны вычислен коэффициент влияния лиственных деревьев по формуле

$$K_{вл.} = \sum \frac{h_i}{r_i}, \text{ где } h_i - \text{высота осины или березы в м, } r_i - \text{расстояние от саженца сосны до лиственного дерева в м.}$$

Полученный цифровой материал обработан методом однофакторного дисперсионного анализа, результаты которого помещены в табл. 3.

Таблица 3

Влияние лиственных деревьев на рост саженцев сосны

| Градация влияния фактора      | n  | Показатель роста саженцев сосны |             |                               |
|-------------------------------|----|---------------------------------|-------------|-------------------------------|
|                               |    | Высота, см                      | Диаметр, см | Объем ствола, см <sup>3</sup> |
| Слабое, $K_{вл.} = 0 \div 4$  | 66 | 138 ± 8,5                       | 2,3 ± 0,2   | 840 ± 166                     |
| Среднее, $K_{вл.} = 4 \div 8$ | 64 | 140 ± 9,3                       | 2,1 ± 0,2   | 799 ± 152                     |
| Сильное, $K_{вл.} > 8$        | 70 | 131 ± 7,2                       | 1,9 ± 0,7   | 585 ± 101                     |
| F                             |    | 1,28                            | 5,22        | 3,76                          |
| $\eta^2$                      |    | 0,03                            | 0,11        | 0,08                          |

Анализ приведенных данных показывает, что наиболее заметно влияние лиственных деревьев на такие показатели роста саженцев, как диаметр и объем стволика. Достоверность влияния превышает 5% уровень значимости ( $F_{факт.} = 3,76 + 5,22$ ,  $F_{табл.} = 3,00$ ).

На высоту и годичный прирост саженцев в высоту влияние фактора было менее достоверным. Показатель силы влияния фактора  $\eta^2$  находится в пределах от 0,03 до 0,11.

Для определения реакции саженцев сосны различных размеров на воздействие со стороны лиственных пород вся совокупность измеренных растений сосны была разделена на три категории: мелкие - высотой до 1,2 м, средние - высотой 1,2-1,5 м и крупные - высотой более 1,5 м. Оказалось, что наиболее сильно поражаются мелколиственные породы, подавляя рост крупных саженцев сосны. При увеличении расчетного коэффициента влияния лиственных деревьев в 2 раза их высота уменьшается на 8-10%, диаметр - на 15-18%, объем - на 16-32%. Влияние этого фактора до-

стигает 30% от совокупного действия факторов, определяющих рост крупных саженцев. Достоверность результатов превышает 0,1% уровень значимости. Для средних и отставших в росте саженцев сосны отрицательное влияние лиственных пород оказалось меньшим. Показатель силы влияния равен 3-10%. Вероятно, для этих категорий деревьев сосны большое значение имеют другие факторы, в частности, микроэкологические условия в пределах посадочного места, влияние вредителей и болезней и т. д.

Заметное торможение роста сосны начинается со значений коэффициента влияния  $K_{вл.} = 4$ . Для расчета оптимальной ширины осветляемых коридоров по обе стороны от ряда культур сосны взяли половину этого значения. Исходя из предложенной формулы определения коэффициента влияния деревьев, получили:

$$r_{опт.} = \frac{2H}{K_{вл.}} = \frac{2H}{2} = H.$$

Следовательно, оптимальная ширина осветляемых коридоров должна быть равна высоте лиственного молодняка.

Применение предлагаемого простого способа определения ширины коридоров вдоль рядов культур, в которых необходимо удаление поросли лиственных пород, позволит объективно определять интенсивность осветлений в зависимости от конкретных условий участка культур, густоты и высоты лиственного молодняка. Учитывая, что ценотическая структура рядовых культур сосны формируется в основном к 10-15-летнему возрасту (Паутов, 1982), рекомендуется совмещать осветление культур с первым прореживанием по низовому методу. Удалению подлежат деревья сосны, имеющие диаметр ниже  $0,9D_{ср.}$  ( $Rd$  меньше 0,9). Они относятся к неперспективным, так как после смыкания входят в состав подчиненного полога, а затем переходят в отпад. Удалению подлежат также поврежденные и больные более крупные деревья. При прореживании надо стремиться к равномерному размещению оставляемых саженцев в ряду культур. Густота культур после прореживания должна быть не менее 2 тыс. деревьев на 1 га.

Рекомендуемые объективные критерии проведения осветлений и прореживаний в культурах сосны зеленомошной группы типов леса основываются на данных роста и формирования пространственно-ценотической структуры искусственных молодняков сосны. Анализ полученных материалов позволяет предполагать, что применение данных рекомендаций будет способствовать повышению продуктивности выращиваемых искусственных насаждений сосны к 40-летнему возрасту на 30-40%.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бузыкин А. И., Пшеничникова Л. С. Формирование сосново-лиственных молодняков. — Новосибирск: Наука, 1980. — 176 с.
- Ипатов Л. Ф. Строение и рост культур сосны на Европейском Севере. — Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1974. — 103 с.
- Кобранов Н. П. Обследование и исследование лесных культур — Л.: ЛТА, 1973. — 38 с.
- Лазарев Н. А. Процессы смен древесных пород и формирование состава насаждений. — В кн.: Почвы Коми АССР и особенности роста растений на Севере. Сыктывкар, 1965, с. 102-112. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 14).
- Ларин В. Б., Паутов Ю. А. Лесовозобновление в Коми АССР. — Лесное хоз-во, 1980, № 4, с. 38-39.
- Львов П. Н., Ипатов Л. Ф., Плохов А. А. Лесообразовательные процессы на Европейском Севере. — М.: Лесная пром-сть, 1980. — 111 с.
- Макаренко А. А., Смирнов Н. Т. Формирование сосновых и сосново-березовых насаждений. — Алма-Ата, 1973. — 187 с.
- Моисеев В. С. Таксация молодняков. — Л.: ЛТА, 1971. — 343 с.
- Неволин О. А. Основы хозяйства в высокопродуктивных сосняках Севера. — Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1969. — 102 с.
- Паутов Ю. А. Об использовании показателя  $D^2H$  при изучении формирования сосновых молодняков. — В кн.: Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Европейского Севера СССР: Тез. конф. молодых ученых биологов. Петрозаводск, 1982, с. 45-47.
- Паутов Ю. А. Особенности роста и дифференциации сосны в групповых и рядовых культурах. — В кн.: Основные направления совершенствования выращивания хвойных лесов: Тез. докл. и сообщений науч.техн. конф. Пермь, 1982, с. 50-53.
- Пигарев Ф. Т. Особенности строения искусственных сосновых молодняков. — В кн.: Вопросы лесокультурного дела на Европейском Севере. Архангельск, 1974, с. 128-136.
- Попов В. К. Особенности взаимоотношений сосны и березы в культурах. — Изв. вузов. Лесн. журн., 1980, № 1, с. 9-12.
- Сбоева Р. М. Формирование сосновых молодняков и рубки ухода в них. — В кн.: Сосновые леса Карелии и повышение их продуктивности. Петрозаводск, 1974, с. 170-210.
- Тюрин Е. Г. Динамика состава смешанных сосновых молодняков с возрастом. — Лесоведение, 1978, № 1, с. 46-53.
- Цареградская А. С. Рост и формирование искусственных насаждений сосны на вырубках. — Научн. тр. МЛТИ, 1975, вып. 68, с. 187-192.

## СОДЕРЖАНИЕ

|  |    |
|--|----|
| Введение .....   | 3  |
| К. С. Бобкова. Биологическая продуктивность некоторых хвойных фитоценозов средней тайги .....  | 5  |
| А. И. Патов. Сезонная динамика роста надземных органов сосны и ели .....   | 15 |
| В. В. Тужилкина. Состояние хлорофилл-белково-липидного комплекса хвои сосны обыкновенной и ели сибирской .....                           | 26 |
| Н. В. Ладанова. Сезонные и возрастные изменения ультраструктурной организации ассимиляционного аппарата ели .....                        | 35 |
| С. Н. Сенькина. Водный обмен хвои сосны .....  | 46 |
| В. А. Артемов. Микрофенология мужского генеративного цикла сосны и ели .....   | 56 |
| И. Б. Арчегова. Почвы некоторых типов хвойных фитоценозов средне-таежной подзоны .....   | 70 |
| В. В. Пахучий. Лесоводственная эффективность осушения хвойных древостоев в связи с потенциальным плодородием и водным режимом почв ..... | 83 |
| В. Б. Ларин, Г. С. Тутыгин. Рост культур сосны и ели при различных способах обработки почвы на лишайниковой вырубке .....                | 92 |
| Ю. А. Паутов. Влияние естественного возобновления лиственных пород на рост и дифференциацию культур сосны .....                          | 99 |

УДК 634.016

**БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ХВОЙНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ.** Бобкова К. С. - В кн.: Комплексные биогеоценологические исследования хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1985, с.5-14. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 73).

Общие запасы органической массы в спелых ельниках черничных составляют 181-194 т/га, в средневозрастных сосняках того же типа - 114 т/га, в том числе масса древостоя 94-98%. Показано, что чем больше концентрация кроновой массы древостоя в верхней части фитоценоза, тем сильнее проявляется его средообразующая функция.

Библиогр. 24 назв., табл. 4.

УДК 581.343:582.47

**СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РОСТА НАДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ СОСНЫ И ЕЛИ.** Патов А. И. - В кн.: Комплексные биогеоценологические исследования хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1985, с. 15-25. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 73).

Приведены результаты изучения сезонной динамики роста побегов, хвои и ствола по диаметру за период с 1977 по 1983 гг. Выявлены некоторые закономерности сезонного накопления органического вещества надземными органами древостоя.

Библиогр. 11 назв., табл. 4, рис. 2.

УДК 581.132.1:582.475

**СОСТОЯНИЕ ХЛОРОФИЛЛ-БЕЛКОВО-ЛИПОИДНОГО КОМПЛЕКСА ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И ЕЛИ СИБИРСКОЙ.** Тужилкина В. В. - В кн.: Комплексные биогеоценологические исследования хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1985, с. 26-34. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 73).

Изучены сезонные изменения состояния хлорофилл-белково-липидного комплекса хвои сосны и ели. Выявлено, что характер изменения соотношения прочно- и слабосвязанных форм хлорофилла у хвойных определяется фазой развития, метеорологическими условиями, возрастом хвои и положением ее в кроне дерева.

Библиогр. 17 назв., табл. 4.

УДК 581.17.145:582.475.2

**СЕЗОННЫЕ И ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ УЛЬТРАСТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА ЕЛИ.** Ладанова Н. В. - В кн.: Комплексные биогеоценологические исследования хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1985, с. 35-45. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 73).

Электронно-микроскопические исследования мезофилла хвои ели показали, что осенью в хлоропластах уменьшается число гран и тилакоидов, в зимний период гранальная система практически отсутствует, а в стромах пластид имеются лишь парные тилакоиды. Выявлено, что в хвое 3-го года жизни хлоропласты имеют максимальное количество фотосинтетических мембран. Деструктивные явления в протопласте клеток мезофилла происходят только в желтеющей хвое.

Библиогр. 23 назв., табл. 2, рис. 2.

**ВОДНЫЙ ОБМЕН ХВОИ СОСНЫ.** Сенькина С. Н. — В кн.: Комплексные биогеоэкологические исследования хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1985, с. 46-55. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 73).

Выявлены определенные закономерности водного обмена в связи с возрастом хвои и расположением ее в кроне. Водный обмен хвои сосны в условиях средней подзоны тайги в первую очередь обуславливается напряженностью метеофакторов и создающимися в связи с этим условиями фитосреды в различных типах сообществ.

Библиогр. 15 назв., табл. 5, рис. 2.

УДК 581.14:581.543:582.475

**МИКРОФЕНОЛОГИЯ МУЖСКОГО ГЕНЕРАТИВНОГО ЦИКЛА СОСНЫ И ЕЛИ.** Артемов В. А. — В кн.: Комплексные биогеоэкологические исследования хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1985, с. 56-69. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 73).

Выявлена зависимость скорости весеннего развития микростробиллов сосны обыкновенной и ели сибирской от температуры воздуха, имеющая вид криволинейной регрессии. Суммы эффективных температур, необходимых для прохождения одноименных микрофенофаз в подзонах северной и средней тайги, различаются несущественно, тогда как относительная величина потребности их в тепле, выраженная в процентах от средней многолетней суммы температур вегетационного периода, с продвижением на север увеличивается.

Библиогр. 25 назв., табл. 2, рис. 2.

УДК 631.472.6(470.13)

**ПОЧВЫ НЕКОТОРЫХ ТИПОВ ХВОЙНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ СРЕДНЕ-ТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЫ.** Арчегова И. Б. — В кн.: Комплексные биогеоэкологические исследования хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1985, с. 70-82. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 73).

Приводятся данные по составу лизиметрических вод из верхних горизонтов торфянисто-подзолисто-глеватых иллювиально-гумусовых почв, развитых в сосняках и ельниках. Приведены материалы по составу гумуса почв этих лесов. Рассматривается специфическая роль лесной подстилки в лесных биогеоценозах.

Библиогр. 11 назв., табл. 5.

УДК 630.237.2

**ЛЕСОВОДСТВЕННАЯ ЭФФЕКТИВНОСТЬ ОСУШЕНИЯ ХВОЙНЫХ ДРЕВОСТОЕВ В СВЯЗИ С ПОТЕНЦИАЛЬНЫМ ПЛОДОРОДИЕМ И ВОДНЫМ РЕЖИМОМ ПОЧВ.** Пахучий В. В. — В кн.: Комплексные биогеоэкологические исследования хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1985, с. 83-91. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 73).

В осушенных насаждениях долгомошной и сфагновой групп типов леса на водораздельной территории в первое десятилетие после осушения дополнительный прирост древесины равен 0,4-0,7 м<sup>3</sup>/га в год, а в травяно-сфагновой группе типов леса в речной пойме — 1,0-1,1 м<sup>3</sup>/га в год.

Библиогр. 14 назв., табл. 2.

**РОСТ КУЛЬТУР СОСНЫ И ЕЛИ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СПОСОБАХ ОБРАБОТКИ ПОЧВЫ НА ЛИШАЙНИКОВОЙ ВЫРУБКЕ.** Ларин В. Б., Тутыгин Г. С. — В кн.: Комплексные биогеоэкологические исследования хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1985, с. 92-98. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 73).

Приведены данные о росте культур сосны и ели в зависимости от способа обработки почвы. В первые 10 лет жизни наиболее интенсивный рост отмечен на участках, где подготовка почвы осуществлялась путем рыхления, но без удаления лесной подстилки. Показано, что на лишайниковой вырубке от создания культур ели следует вообще отказаться. Посадки здесь по всем таксационным показателям отстают от посевов этой породы.

Библиогр. 7 назв., табл. 4.

УДК 630.232:582.475.4

**ВЛИЯНИЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ЛИСТВЕННЫХ ПОРОД НА РОСТ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЮ КУЛЬТУР СОСНЫ.** Паутов Ю. А. — В кн.: Комплексные биогеоэкологические исследования хвойных лесов Европейского Северо-Востока. Сыктывкар, 1985, с. 99-107. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 73).

Изучение формирования искусственных сосновых молодняков черничного типа различного состава и применение оригинального расчетного способа оценки силы влияния лиственных деревьев на рост саженцев позволило определить оптимальные возраст и интенсивность проведения осветлений в культурах сосны. По мнению автора, применение разработанных рекомендаций повысит продуктивность культур сосны в зеленомошных типах леса Коми АССР к 40-летнему возрасту на 30-40%.

Библиогр. 15 назв., табл. 3.