

составе основного яруса. При рубках ухода надо стремиться к формированию сосново-березового полога древостоя с составом 7-8С2-3Е. Однако нельзя добиваться этого дорогой ценой и совершенно недопустимым путем — интенсивной выборкой березы, когда ее в составе 50 % и более. Такая мера возможна лишь в сочетании с дополнительным искусственным введением сосны в насаждения в возрасте до 5...10 лет. При необходимости скорейшего формирования второго елового яруса дополнительное введение под сосново-березовый полог ели также весьма полезно.

Третий прием следует проводить в 40-летних насаждениях в целях устранения отрицательного воздействия березы на сосну (главным образом охлестывания). При этом следует также позаботиться и о создании благоприятных условий для выхода некоторой части елей в основной, первый сосново-березовый ярус.

Если рекомендуемый цикл рубок ухода осуществить невозможно (как по экономическим условиям, так и по причинам выхода насаждений из указанных возрастов), целесообразно и необходимо провести хотя бы один уход в возрасте 30...45 лет. Устранение при этом отрицательного воздействия березы на сосну и создание оптимальных условий роста сосново-березового древостоя и второго елового яруса позволят иметь сложные, высокопродуктивные насаждения с высококачественной древесиной к возрасту главной рубки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1]. Зайцев Б. Д. Лес и почва.—М.: Лесн. пром-сть, 1964. [2]. Мелехов И. С. Лесоведение.—М.: Лесн. пром-сть, 1980.—408 с. [3]. Неволин О. А. Основы хозяйства в высокопродуктивных сосняках Севера.—Архангельск: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1969.—103 с. [4]. Рудзкий А. Ф. Об охлестывании сосны и ели березой // Лесн. журн.—1873.—Вып. 2.—С. 122—127. [5]. Ткаченко М. Е. Влияние отдельных древесных пород на почву // Почвоведение.—1939.—№ 10.

Поступила 4 апреля 1994 г.

УДК 581.174:630*24

В. Н. КОНОВАЛОВ, Л. В. КОНОВАЛОВА

Коновалов Валерий Николаевич родился в 1940 г., окончил в 1965 г. Архангельский лесотехнический институт, кандидат биологических наук, заведующий группой физиологии растений, старший научный сотрудник Архангельского института леса и лесохимии. Имеет 64 печатные работы в области эколого-физиологического обоснования эффективности лесосушения на Севере, подсорочки и прижизненного просмоления древесины, применения минеральных удобрений в лесных сообществах, способов рубок, изучения природы лесов Крайнего Севера, сезонного роста пород и др.





Коновалова Лилия Валерьевна родилась в 1975 г., студентка факультета лесного и садово-паркового хозяйства Архангельского государственного технического университета.

ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ СОДЕРЖАНИЯ ПЛАСТИДНЫХ ПИГМЕНТОВ У ПОДРОСТА ЕЛИ В ЛИСТВЕННО-ЕЛОВЫХ ДРЕВОСТОЯХ В СВЯЗИ С КОМПЛЕКСНЫМИ УХОДАМИ

Проанализирована многолетняя динамика накопления зеленых и желтых пигментов у подростка ели в производных древостоях Севера. Показана эффективность воздействия дозы вносимых удобрений и интенсивности рубки на пигментный аппарат подростка.

Perennial dynamics of green and yellow spruce young growth pigment accumulation in derivative stocks of the North has been analysed. The effect of fertilization proportioning and intensity of thinning on pigment composition of the young growth has been revealed.

Изучению пигментной системы древесных растений посвящено значительное число публикаций. Интерес к этой проблеме вызван особой ролью пигментов зеленого листа — хлорофилла и каротиноидов как главных фоторецепторов фотосинтезирующей клетки. Концентрация зеленых и желтых пигментов часто используется в качестве чувствительного показателя реакции растительного организма на изменение факторов внешней среды, степени его адаптации к новым экологическим условиям. В связи с этим представляется целесообразным исследовать особенности сезонной динамики накопления хлорофилла и каротиноидов у подростка ели в производных лиственнично-еловых древостоях после комплексных уходов (рубка с внесением минеральных удобрений), поскольку на Севере этот вопрос до настоящего времени остается не изученным.

Исследования проводили на стационаре «Ломовое» (64° с. ш.) Архангельского института леса и лесохимии в двухъярусном березово-еловом насаждении III класса бонитета, сформировавшемся на месте сосняка черничного. Состав насаждения до рубки 7Б2Ос1Е, полнота 0,97, высота березы 14,3 м. Почва гумусово-иллювиальный супесчаный подзол, подстилаемый на глубине 40...60 см тяжелым моренным суглинком. Количество жизнеспособного подростка ели 4,9 тыс. экз. на 1 га. В осенне-зимний период 1988 г. проведена опытная рубка интенсивностью 45, 60 и 75 % (по запасу). В мае 1991 г. на отдельных экспериментальных площадках (20 × 20 м) каждого опытного участка и в контроле внесены азотные удобрения (карбамид) в дозах N180 и N270 кг/га д. в. У подростка средней крупности (1,0...1,5 м) в хвое 1991 г. (в онтогенезе) в 1991—1992 гг. изучена динамика накопления хлорофиллов а и б, сумма каротиноидов. Концентрацию пигментов опре-

деляли в свежесобранном материале в 96 %-й этаноловой вытяжке спектрофотометрическим методом на СФ-46 фирмы «ЛОМО» [9].

Установлено, что под пологом не тронутого рубкой древостоя в околополуденные часы проникает 14 % падающего на кроны солнечного света, на опытных участках с изреживанием на 45, 60 и 75 % соответственно 53, 59 и 68 %.

1. **Сезонный ход накопления пластидных пигментов у подроста ели.** Анализ показывает, что наименьшее количество хлорофилла и каротиноидов в молодой хвое подроста ели содержится ранней весной во время распускания почек (см. таблицу). Визуально это обнаруживается по ее слабо-зеленому цвету.

Динамика накопления хлорофилла и каротиноидов у подроста ели, мг в 1 г свежей хвои

Дата	Хлорофилл				Сумма каротиноидов
	а	б	а + б	а : б	
1991 г.					
5.VI	0,074 ± 0,004	0,029 ± 0,003	0,103 ± 0,010	2,55	0,036 ± 0,004
20.VI	0,160 ± 0,005	0,052 ± 0,003	0,212 ± 0,015	3,08	0,053 ± 0,003
31.VII	0,438 ± 0,008	0,197 ± 0,006	0,635 ± 0,010	2,22	0,078 ± 0,003
27.VIII	0,420 ± 0,009	0,194 ± 0,004	0,614 ± 0,018	2,16	0,079 ± 0,004
10.X	0,539 ± 0,009	0,251 ± 0,005	0,790 ± 0,013	2,15	0,138 ± 0,006
1992 г.					
20.II	0,543 ± 0,011	0,200 ± 0,004	0,743 ± 0,008	2,72	0,219 ± 0,005
10.VI	0,520 ± 0,013	0,242 ± 0,002	0,762 ± 0,017	2,15	0,146 ± 0,006
13.VIII	0,666 ± 0,017	0,266 ± 0,006	0,932 ± 0,011	2,50	0,126 ± 0,010

Начиная с июля в хвое интенсивно формируется пигментный фонд. Только за период с 5 июня по 31 июля образовалось 67 % хлорофилла и 20 % каротиноидов от их максимального количества, характерного для первого года вегетации. Ранее было установлено, что примерно такое же количество пигментов за тот период накапливает молодая хвоя деревьев ели в ельнике черничном [3]. В августе этот процесс стабилизируется на определенном уровне. После завершения листопада и в связи с изменением светового режима происходит дальнейшее наращивание объемов пигментов. К 10 октября содержание зеленых пигментов в молодой хвое увеличилось на 29 %, каротиноидов на 43 %. Общее увеличение количества желтых пигментов в осенний период в значительной мере связано с накоплением содержания более восстановленных пигментов — каротина и лютеина [6]. В феврале содержание хлорофилла несколько уменьшилось (на 6 %), а каротиноидов возросло на 59 %. По исследованиям ряда авторов [8], у ели пик приходится на фазу разветвления почек, а затем до конца вегетации поддерживается на одном уровне. В течение второго года жизни содержание хлорофилла увеличилось еще на 12, каротиноидов — на 6 %.

По сезонной динамике накопления пигментов подрост существенно отличается от деревьев ели. Мы не обнаружили ярко выраженной зимней деградации хлорофилла у подроста. Очевидно, полог из лиственных пород служит для него определенной защитой и в холодное время года предохраняет хлоропласты и молекулы пигментов от разрушения. В свою очередь, деревья после летней вегетации больше не накапливают в хвое зеленых пигментов, как подрост ели. Дальнейшее увеличение концентрации хлорофилла у них происходит только с наступлением нового вегетационного периода [3].

В соотношениях между отдельными компонентами хлорофилла (а : б) максимум наблюдается весной и зимой (2,6... 3,1), минимум —

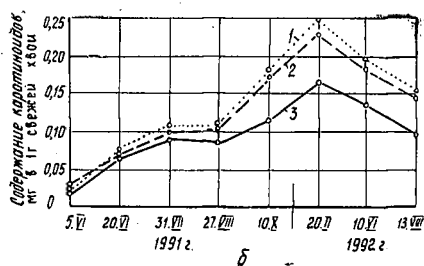
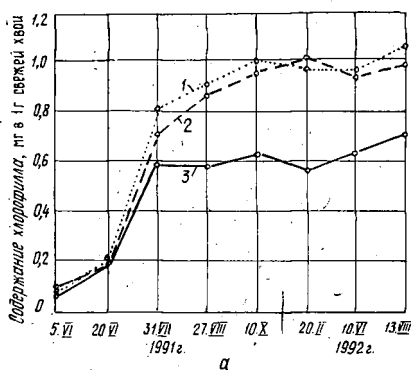
летом (2,2), между зелеными и желтыми пигментами, напротив, максимум летом (7,8...8,1), минимум весной (2,9) и зимой (5,4).

2. Влияние рубок на содержание пигментов у подростка ели. Комплексные рубки, увеличив поступление света под полог березового древостоя, вызвали снижение содержания зеленых пигментов. В течение трех лет в хвое подростка на опытных участках хлорофилла было на 16...29% меньше, чем в контроле (наименьшее количество при выборке 75%). Однако в начале роста количество хлорофилла было одинаковым на опытных участках и в контроле. Дифференциация произошла только после завершения роста побегов. К 31 июля молодая хвоя на разреженных участках содержала на 16...20% меньше хлорофилла, чем в контроле (0,64 мг). В октябре, когда обозначился осенний максимум, сумма зеленых пигментов в контроле и на опытных участках (45, 60, 75%) составляла соответственно: $0,790 \pm 0,013$; $0,620 \pm 0,010$; $0,590 \pm 0,009$; $0,580 \pm 0,008$ мг. На второй и третий год сумма хлорофиллов у подростка на пройденных рубками участках также продолжала оставаться на 17...22% ниже, чем в не тронутом рубкой древостое. При этом самая низкая концентрация хлорофилла была на участке с выборкой 75%.

Количество каротиноидов на участках, пройденных рубками, либо сохранялось на уровне контроля, либо незначительно уменьшалось по мере увеличения разреженности полога.

Известно, что соотношение хлорофиллов а и б определяет уровень светового довольствия для растения, которое уменьшается в соответствии со степенью ослабления освещения [1]. На участках, пройденных рубкой, соотношение хлорофиллов а и б составляло 2,3...3,2, в контроле 2,1...2,6.

3. Влияние удобрений на содержание пластидных пигментов у подростка ели. Улучшение корневого питания привело к повышению содержания пластидных пигментов. В течение двух лет в хвое подростка на удобренных делянках было хлорофилла на 9...86% и каротиноидов на 6...82% больше, чем в контроле. Ранее повышение концентрации зеленых и желтых пигментов у подростка ели после внесения азотных удобрений нами отмечалось в ельнике черничном [4]. Уже в первый год на делянках с удобрениями концентрация пигментов была выше, чем на контроле. В то же время начинающая рост хвоя еще не проявила реакции на внесение удобрений. Усиленное накопление пигментов в ней началось лишь в июле,



Ход сезонного накопления хлорофилла (а) и каротиноидов (б) у подростка ели на участке березово-елового древостоя с интенсивностью рубки 75% под влиянием разных доз азотных удобрений: 1 — N270; 2 — N180; 3 — контроль

когда закончился рост побегов, причем наиболее активно на участке с интенсивностью рубки 75 % (см. рисунок). К 31 июля молодая хвоя 1991 г. на удобренных делянках этого участка содержала хлорофилла на 22...41 % и каротиноидов на 8...36 % больше, чем на неудобренных. На участке с выборкой 45 % общая сумма пигментов под влиянием удобрений увеличилась на 17...30 %, в не тронутым рубкой древостое на 16...26 %. Самая высокая концентрация хлорофилла (0,81...0,82 мг) и каротиноидов (0,10...0,12 мг) в это время была на делянках с максимальной дозой азота, несколько меньше (0,73...0,74 и 0,09...0,10 мг соответственно) в вариантах N180. В августе накопленные зеленых пигментов у опытных растений в не тронутым рубкой древостое прекратилось, а на опытных участках продолжалось и в сентябре. В течение второго вегетационного периода (1992 г.) подрост на делянках с удобрениями по количеству зеленых и желтых пигментов также значительно превосходил подрост с контрольных делянок. Наиболее существенная разница (36...45 %) в этот период была на участке с выборкой 75 %, менее всего (17...24 %) в не тронутым рубкой древостое. К 13 августа 1992 г. сумма всех пигментов в хвое 1991 г. на контроле и опытных делянках (N180, N270) с выборкой 75 % составляла соответственно $0,847 \pm 0,010$; $1,148 \pm 0,013$; $1,230 \pm 0,017$, в не тронутым рубкой древостое $1,058 \pm 0,011$; $1,237 \pm 0,017$; $1,318 \pm 0,020$ (достоверность различий по коэффициенту Стьюдента $t = 10,0$; 13,4 и 8,6; 11,4).

Внесение азотных удобрений положительно сказалось также на концентрации пигментов в хвое, выросшей за год до и после этого мероприятия. Так, в августе 1992 г. содержание хлорофилла в хвое 1990 г. на делянках с удобрениями было на 9...17, каротиноидов на 6...11, а в хвое 1992 г. соответственно на 40...75 и 19...41 % больше, чем на контроле при сохранении максимальной разницы на участке с интенсивностью рубки 75 %. При этом наиболее высокая концентрация пигментов у подростка была в вариантах N270.

Достоверно различимых изменений в соотношениях между отдельными компонентами хлорофилла, зелеными и желтыми пигментами удобрения не вызвали.

Таким образом; результаты исследований свидетельствуют о значительных флуктуациях содержания зеленых и желтых пигментов у подростка ели под пологом мягколиственных насаждений на Севере в течение года. Количество всех пигментов в начале роста молодой хвои постепенно и более или менее равномерно нарастает. Однако если у деревьев содержание зеленых пигментов достигает максимума к концу вегетационного периода (август) и с наступлением холодной погоды начинает уменьшаться, снижая тем самым способность дерева к фотосинтезу [3], то у подростка первый пик в содержании хлорофилла достигается в июле после завершения роста молодых побегов, второй — в октябре вслед за окончанием листопада, сохраняясь на этом уровне и в зимние месяцы. Максимальное количество каротиноидов у подростка и деревьев ели накапливается зимой.

Комплексные рубки, усиливая поступление солнечного света под полог древостоев, приводят к снижению в хвое подростка ели концентрации зеленых и желтых пигментов, увеличивая одновременно работоспособность корней и хлорофилла и повышая интенсивность фотосинтеза [5]. Улучшение корневого питания после внесения минеральных удобрений, напротив, усиливает накопление в хвое фотосинтетических пигментов. При этом значительно повышается активность фотосинтетического аппарата, в результате более эффективно используются факторы внешней среды и осуществляется процесс фотосинтеза [2, 4, 7]. Свет усиливает действие удобрений на пигментный аппарат подростка, обу-