

Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное образовательное учреждение высшего
профессионального образования
«Северный (Арктический) федеральный университет
имени М.В. Ломоносова»

Л.В. Зарубина, В.Н. Коновалов

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ ЕЛИ
В БЕРЕЗНЯКАХ ЧЕРНИЧНЫХ**

Монография

Архангельск



ИД САФУ
2014

УДК 630*181:630*385.1

ББК 28.57+28.58

З–З5

Рецензенты:

А.М. Тараканов, доктор сельскохозяйственных наук,
зав. лабораторией СевНИИЛХ;

С.Н. Тарханов, доктор биологических наук,
зав. лабораторией ИЭПС УрО РАН

Зарубина, Л.В.

З–З5

Эколого-физиологические особенности ели в березняках черничных: монография / Л.В. Зарубина, В.Н. Коновалов; Сев. (Арктич.) федер. ун-т им. М.В. Ломоносова. – Архангельск: ИД САФУ, 2014. – 378 с.

ISBN 978-5-261-00967-2

Изложены результаты многолетних полевых исследований по экологии и физиологии ели в условиях разного светового и азотного питания в северотаежных березняках черничных Европейского Севера. Рассмотрены закономерности динамики физиологических процессов у подпологовой ели и растений напочвенного покрова в зависимости от сукцессионного развития березняков, интенсивности рубки и дозы вносимого азота, физиологические механизмы действия этих экологических факторов. Уделено внимание изучению состояния жизнедеятельности корневых систем, особенностям CO_2 -газообмена, сезонной динамике накопления пигментов, скорости постфотосинтетического оттока, передвижения и распределения углерода-14 в органах ели. С физиолого-биохимических позиций рассмотрены вопросы обоснования эффективности рубок и дозы вносимого азота и их влияния на физиологию и рост подпологовой ели. Показана возможность оценки уровня адаптивной способности ели к меняющимся условиям фитосреды на основе изучения эколого-физиологических показателей.

Для широкого круга специалистов – экологов, биологов, работников лесного хозяйства, а также преподавателей вузов и техникумов, аспирантов и студентов.

ББК 28.57+28.58

УДК 630*181:630*385.1

ISBN 978-5-261-00967-2

© Зарубина Л.В., Коновалов В.Н., 2014

© Северный (Арктический) федеральный
университет им. М.В. Ломоносова, 2014

ВВЕДЕНИЕ

На Севере широкомасштабное вовлечение хвойных лесов в прошлом столетии в промышленную эксплуатацию сплошными концентрированными рубками привело к формированию на больших площадях производных лиственных лесов. Уже к середине прошлого столетия формирование антропогенных, преимущественно лиственных, лесов стало определяющим фактором на громадных территориях (Мелехов, Чертовской, Моисеев, 1966; Моисеев, 1971; Чибисов, Ипатов, 1971). В центральных и северо-западных районах европейской части России мягколиственные леса стали к этому времени занимать более 42 % лесной площади (Мелехов, Чертовской, Моисеев, 1966). По данным учета лесного фонда Архангельской области, к 2000 г. из общей площади лесов 20,1 млн га лиственными лесами в области было занято около 20 % всей лесопокрытой площади или 3,9 млн га, в том числе березовыми – 3,61 млн га. Среди березняков преобладающим типом являются черничники свежие – 65,9 % (Трубин и др., 2000).

В настоящее время, в связи с истощением лесосырьевой базы по хвойному хозяйству, лиственные леса стали одним из основных объектов лесозаготовки (Побединский, 1986, 2002; Чупров, 1986, 1999, 2000).

Многочисленные исследования в разных регионах (Мелехов, 1962, 1966, 1980; Кайрюкштитс, Каразия, 1970; Чибисов, Ипатов, 1971; Моисеев, 1972; Побединский, 1973, 1983, 2002; Кошельков, 1985; Орлов, Серяков, 1991; Вялых, 2000) показывают, что под пологом лиственных лесов имеется молодняк ели в количестве (более 10–16 тыс./га), достаточном для того, чтобы в будущем обеспечить ее господство в составе формирующегося древостоя.

По оценкам классиков таежного лесоводства (Морозов, 1949; Ткаченко, 1952; Мелехов, 1962; Молчанов, 1971), при естественном развитии лиственных древостоев с елью полная обратная смена листвен-

ных пород хвойными породами растягивается на 150–200 лет. Ведущими экологическими факторами, ограничивающими нормальный рост и функциональную активность хвойного подроста в этих лесах, является недостаток солнечного света и тепла, бедность почвы азотом. Установлено, что на Севере под полог 50–60-летних березняков и осинников в околополуденные часы проникает не более 14 % приходящего к кронам солнечного света. Годовая среднемноголетняя температура почвы на глубине 10–20 см здесь не превышает 2,4 °С, средняя за вегетацию – 6 °С (Чибисов, Нефедова, 1991, 2003; Зарубина, 2004).

Недостаток тепла и света, высокая корневая конкуренция в загущенных насаждениях в значительной мере снижают физиологическую и ростовую активность ели, ведут к преждевременной гибели ее. Одним из эффективных способов сохранения ели и восстановления коренных еловых древостоев на месте мелколиственных лесов является рациональная система рубок. Сохранение ели при рубках не только позволяет уменьшать затраты на лесовосстановление, но и на 20–30 лет позволит сократить период выращивания еловых древостоев (Побединский, 1973, 1983). Научный и производственный опыт показывают, что сформированные из подроста и тонкомера ельники растут в 2 раза быстрее лесных культур и обходятся государству в десятки раз дешевле (Алексеев, 1992).

Европейский Север является главной лесосырьевой базой России, основным поставщиком древесины и ее продуктов для внутренних нужд страны и на мировой рынок (Цветков, Чибисов, 1993; Чупров, 1986, 1999, 2000, 2008; Чупров, Кудряшов, 2000). Лесной комплекс Севера составляет основу экономики страны и до последнего времени располагал значительной базой хвойных пород. Однако широкомасштабная эксплуатация хвойных лесов привели к тому, что его лесосырьевая база по хвойному хозяйству стала быстро истощаться, обострив тем самым проблему лесопользования, вызвала необходимость изыскания новых путей получения деловой древесины. В результате для удовлетворения потребности страны в древесине в промышленную рубку стали широко вовлекаться спелые лиственные леса, причем размер лесопользования по мягколиственному хозяйству в европейской части страны ежегодно возрастает (Чупров, 1999, 2008). В условиях Севера, где процент спелых лиственных лесов достаточно высокий, остро

встал вопрос о рациональном их использовании, о сохранении подпологовой ели как резерва для формирования ельников.

Увеличение объемов лесозаготовок в лиственных лесах вызывает необходимость расширения теоретических и прикладных исследований с целью совершенствования технологии рубок, разработки научно обоснованных приемов лесопользования и лесовосстановления для сохранения ели как главной лесобразующей породы Севера и наиболее ценной в хозяйственном отношении. Это диктуется и основными задачами и содержанием современного лесоведения и лесоводства, для организации и осуществления которых необходимо располагать обоснованной системой зональных и региональных показателей и норм эффективности лесоводственных мероприятий.

Важным направлением здесь должны стать физиолого-биохимический и анатомо-морфологический уровни регулирования продуктивности лесов (Жуков, Бузыкин, 1977). В то же время, несмотря на значительный объем исследований, жизненное состояние ели в лиственно-хвойных лесах Севера остается мало изученным. До настоящего времени не выявлены адаптивные реакции ели к изменяющимся в результате рубок условиям среды. Не изучено влияние рубок на сохранность и физиолого-биохимические процессы подпологовой ели, особенно на основные энергетические характеристики, в конечном итоге определяющие лесохозяйственный эффект проводимого мероприятия. Не выявлены пределы допустимого изреживания лиственного полога, при которых достигается максимальное удовлетворение потребностей подпологовой ели в факторах внешней среды, обеспечивается достаточная устойчивость насаждений в послерубочный период и экономическая эффективность проводимого мероприятия.

Известно, что рубки сами по себе мало изменяют питательный режим почв и жизненное состояние подпологовых растений. Они рассматриваются лишь как необходимое условие для реализации того жизненного статуса, которого подпологовые растения способны достичь при естественном плодородии лесных почв после улучшения светового режима.

В целях повышения плодородия лесных земель, бедных питательными веществами, в ряде стран в широких масштабах применяются минеральные удобрения. Минеральные удобрения и мно-

голетний люпин широко используются также для повышения продуктивности лесов и при комплексных уходах, сочетающих в себе рубки ухода и внесение удобрений (Сарнацкий, 2009).

Многочисленные данные указывают на особую роль минеральных элементов в регулировании жизненного состояния растений, в повышении их продуктивности. Ионы, поступающие в растение из внешней среды, быстро включаются в общий метаболизм клетки.

Из научной литературы известно, что ионы солей входят в структурные образования важнейших биологических соединений растения. Они участвуют в различных реакциях энергообмена, в синтезе ДНК и РНК, процессах аминирования и переаминирования органических кислот и кетокислот, служат передатчиками электронов в окислительно-восстановительных реакциях, участвуют в синтезе, транспорте и распределении в растении различных групп эндогенных регуляторов роста (Ахромейко, 1953; Pirson, 1958, 1960; Hewitt, 1958, 1963; Арнон, 1962; Крамер, Козловский, 1963, 1983; Анисимов, 1959, 1973, 1982; Курсанов, 1976; Тарчевский, 1977; Michniewicz, Stopinska, 1980a, б; Андреева и др., 1982; Monperkoski, Miyazawa, 1983; Меняйло, 1987; Чернобровкина, 2001; Коновалов, Зарубина, 2011).

При дефиците питательных элементов у растений снижается интенсивность фотосинтеза, падает дыхание корней и поглощение ими из почвы питательных элементов и воды, в растении замедляется передвижение продуктов фотосинтеза, происходит разрушение фотосинтетических мембран и нарушаются другие весьма важные для растения физиологические процессы (Сабинин, 1955; Fogg, 1965; Репка и др., 1971; Курсанов, 1976; Андреева и др., 1982; Коновалов, Зарубина, 2011). В конечном итоге все эти нарушения ведут к изменению морфогенеза и снижению продуктивности растений. Как показывает лесоводственная и сельскохозяйственная практика, избежать подобных нарушений в метаболизме растений можно путем внесения в почву минеральных или органических удобрений.

В России в перспективе в системе мероприятий по повышению продуктивности лесов, несмотря на наметившийся в последнее время временный спад, наряду с рубками минеральным удобрениям, безусловно, будет принадлежать ведущее место (Бузыкин и др., 1996; Бузыкин, 2007; Мельников, 1999; Мельников, Белова,

2008). Однако правильная стратегия развития химизации лесного хозяйства должна строиться на основе всестороннего изучения влияния минеральных солей на внутренние процессы растений, на их реакции на дополнительное световое и минеральное питание.

Известно, что через обменные процессы растительный организм осуществляет всестороннюю связь и свое взаимодействие с условиями внешней среды. Через изменение активности метаболических процессов живой организм приспосабливается к меняющимся условиям среды и под их воздействием изменяет структуру и функции в филогенезе, приобретая при этом более совершенную внутреннюю организацию, обеспечивающую выживание его в новых изменившихся условиях.

С целью разработки научно обоснованных приемов лесопользования и лесовосстановления, стратегии эффективного использования минеральных и органических удобрений, совершенствования технологии рубок в лиственных лесах со вторым хвойным ярусом, прежде всего, необходимым условием для этого является расширение теоретических и прикладных исследований в этой области. Важным направлением здесь должны стать физиолого-биохимические и анатомо-морфологические уровни регулирования степени изреженности лиственного яруса, виды и концентрации вносимых в почву туков, обеспечивающие наивысший физиологический и лесоводственный эффекты для подпологовых ели и сосны (Жуков, Бузыкин, 1977).

Однако, несмотря на значительный объем имеющихся исследований в области светового и минерального питания, жизненное состояние ели в северотаежных березняках черничных остается недостаточно изученным. До настоящего времени не выявлены адаптивные реакции этой древесной породы к изменяющимся в результате лесопользования условиям среды. Остается слабо изученным аспектом действие определенной интенсивности рубки и дозы вносимого в насаждения минерального удобрения на сохранность и физиолого-биохимические процессы ели, особенно на ее основные энергетические характеристики, в конечном итоге определяющие устойчивость ели к действию экстремальных факторов. До настоящего времени не выявлены допустимые пределы изреживания лиственного полога с учетом природно-климатических

зон, при котором достигается максимальное удовлетворение потребностей ели в факторах внешней среды и обеспечивается достаточная устойчивость ее в послерубочный период.

Успешное решение этих вопросов позволит глубже понять характер действия разных видов и комбинаций минеральных удобрений и рубок, а также комплексных уходов на метаболизм подпологовой ели и других древесных пород, даст возможность более дифференцированно подойти к эффективному использованию этих важных лесоводственных мероприятий с учетом особенностей лесной обстановки и породного состава древостоев. В то же время отсутствие таких данных в настоящее время в значительной степени сдерживает разработку научно обоснованных рекомендаций и приемов по эффективному проведению рубок и использованию удобрений в лесах в целом и в лиственных лесах в частности, затрудняет получение ответа на вопросы, связанные с рациональным и неистощительным лесопользованием. Особенно эта проблема важна для северного региона страны в связи с наличием на его территории большого количества площадей вторичных, в основном лиственных, лесов, возникших в результате широкомасштабного применения в прошлом концентрированных рубок.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
1. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ЖИЗНЕННОГО СОСТОЯНИЯ ЕЛИ В УСЛОВИЯХ СВЕТОВОГО И АЗОТНОГО НЕДОСТАТКА.....	9
1.1. Состояние лесных экосистем в условиях дефицита света.....	9
1.2. Особенности роста растений при дефиците азота	44
2. ПРИРОДНО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЙОНА. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	64
2.1. Природно-климатические особенности района исследований.....	64
2.2. Характеристика объектов исследований	71
2.3. Методы исследований.....	78
3. ДИНАМИКА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ ПРИ РУБКАХ ..	86
3.1. Световой режим леса	86
3.2. Температурный режим воздуха и почвы	92
3.3. Водный режим почвы	99
4. ВЛИЯНИЕ ВЫБОРОЧНЫХ РУБОК НА ФИЗИОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ У ПОДРОСТА ЕЛИ.....	106
4.1. Дыхание корней	106
4.2. Водный режим.....	110
4.3. Сезонная динамика пигментов.....	117
4.4. Фотосинтез, транспорт и распределение ¹⁴ C-ассимилятов	123
4.5. Физиологическое состояние древесных пород в древостоях	148
4.6. Влияние травмы и стволовой гнили на физиологическое состояние ели	150
4.7. Сток атмосферного углерода	154
4.8. Влияние рубок на физиологическое состояние подполовых растений	159
5. ВЛИЯНИЕ АЗОТА НА ФИЗИОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ У ПОДРОСТА ЕЛИ.....	166
5.1. Влияние азота на дыхание корней	168
5.2. Водный режим.....	179
5.3. Сезонная динамика пигментов	184
5.4. Фотосинтез ели на удобренной почве.....	197
5.5. Дыхание хвои ели на удобренной почве	208
5.6. Особенности оттока и передвижения углерода-14 у ели на удобренной почве.....	212

5.7. Сток атмосферного углерода.....	244
5.8. Рост ели.....	248
5.9. Структура биомассы и депонирование углерода.....	260
6. СОСТОЯНИЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ. РОСТ И СТРУКТУРА БИОМАССЫ В ДРЕВОСТОЯХ	279
6.1. Состояние естественного возобновления.....	279
6.2. Рост.....	293
6.3. Структура биомассы.....	309
Заключение.....	318
Список использованной литературы	337