

ВЛИЯНИЕ СТРУКТУРНОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ДЕРЕВЬЕВ И ВЫБОРОЧНОЙ РУБКИ НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Л. В. Зарубина¹, С. С. Макаров^{2,3}, И. Б. Кузнецова⁴

¹ Вологодская государственная молочно-хозяйственная академия им. Н. В. Верещагина 160555, Вологда, с. Молочное, ул. Шмидта, 2

² Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К. А. Тимирязева 127434, Москва, ул. Тимирязевская, 49

³ Северный (Арктический) федеральный университет им. М. В. Ломоносова 163002, Архангельск, набережная Северной Двины, 17

⁴ Костромская государственная сельскохозяйственная академия 156530, Костромская обл., Костромской р-н, п. Караваево, Учебный городок, 34

E-mail: liliya270975@yandex.ru, makarov_serg44@mail.ru, sonnereiser@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.08.2023 г.

Приведены результаты исследований физиологических процессов (дыхание корней, интенсивность фотосинтеза и транспирации, содержание пигментов, рост хвои и побегов) деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) разных групп соподчинения 230-летнего осушенного одновозрастного сосняка вахто-сфагнового и влияния на них выборочной (приисковой) рубки. Положение сосны в древостое согласовалось с физиологическим состоянием дерева. Самую высокую интенсивность физиологических и ростовых процессов отмечали у господствующих деревьев (по Г. Крафту, деревья II класса) – в 1.5–2 раза выше, чем у других групп деревьев (согосподствующие, угнетенные). Самую низкую активность физиологических и ростовых процессов наблюдали у угнетенных деревьев, располагающихся в нижней части полога (деревья IVa класса). После выборочной рубки освещенность под пологом древостоя увеличилась в 3.2 раза по сравнению с контролем без рубки (составила до 47.9 % от освещенности открытого места) и стала благоприятной даже для подростка. У оставленных на выращивание деревьев сосны дыхание корней возросло в 1.5 раза, интенсивность фотосинтеза и транспирации – в 1.2–1.5 раза, содержание хлорофиллов уменьшилось на 15–42 %, каротиноидных пигментов – на 5–32 % по сравнению с контролем. Самую высокую физиологическую и ростовую реакцию на проведенную выборочную рубку проявили господствующие деревья II класса Крафта, а самую низкую – угнетенные деревья IVa класса. Приисковые рубки не изменили структурную дифференциацию деревьев в пологе, но усилили их физиологическую активность, рост хвои и побегов.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L., господствующие, согосподствующие и угнетенные деревья, осушаемые земли, дыхание корней, фотосинтез, пигменты, транспирация, рост побегов.

DOI: 10.15372/SJFS20240408

ВВЕДЕНИЕ

Главной задачей лесного хозяйства было и остается повышение продуктивности лесов и выхода полезной лесной продукции с единицы лесной площади, рациональная система рубок, изучение взаимоотношений между растениями и средой в процессе онтогенеза. На этой основе должно быть обеспечено качественное воспроизводство лесов, непрерывное и неистощитель-

ное лесопользование (Мелехов, 1953; Сукачев, 1972; Моисеев, 2012), что является главной задачей лесной отрасли России в соответствии со «Стратегией развития лесного комплекса России до 2030 года» (2021). Для лесной отрасли Архангельской области приоритетным направлением в решении главной задачи должна стать также лесосушительная мелиорация (Тараканов, 2004), позволяющая значительно повысить физиологическую и ростовую активность де-

ревьев (Коновалов, Зарубина, 2010, 2011, 2019, 2020; Зарубина, Коновалов, 2014).

Известно, что любое одновозрастное насаждение ввиду сложных внутривидовых отношений между деревьями по своей структуре неоднородно. Эта структура может быть охарактеризована в соответствии с известной классификацией Г. Крафта (Морозов, 1970), позволяющей учитывать индивидуальные особенности роста и развития деревьев. На рост и морфологические признаки деревьев влияют экологические, климатические, почвенные условия и другие факторы (Морозов, 1970; Сукачев, 1972).

Изучение морфологической дифференциации деревьев в границах определенного типа леса с учетом экологических условий и их флуктуаций в процессе индивидуального развития способно многое дать для познания происходящих в нем процессов борьбы за существование и формирования на этой основе структуры древостоев (Пугачевский, 1983; Рыбакова, 2021). Оно также крайне важно для познания метаболизма, определяющего особенности ростовых процессов у древесного растения и продуктивность древостоев в экосистемах в зависимости от экологических условий их местопроизрастания, условий выращивания. Морфологическую дифференциацию необходимо учитывать также при моделировании хода роста деревьев, прогнозирования продуктивности древостоев. В осушенных лесах изучение морфологической дифференциации деревьев необходимо для оценки качественного состояния осушительной сети, исключения возможности повторного заболачивания территории. Знание дифференциации деревьев представляет определенный интерес и с научной точки зрения для исследования развития самого древесного растения в связи с проблемами регулирования водного, пищевого и светового питания в лесных сообществах, взаимосвязей между отдельными особями и видами.

Предложено несколько подходов к обоснованию причин структурной дифференциации деревьев в одновозрастных древостоях, однако окончательного решения в этом вопросе ввиду недостаточности экспериментальных данных еще не получено. Согласно исследованиям некоторых авторов (Гулидова, 1960; Тимофеев, 1972), основными причинами структурной дифференциации деревьев в насаждениях являются не только особые для каждой категории деревьев условия существования (режим освещения, минерального питания, обеспеченность влагой), но и различие в качестве исходного материала,

его генетическом коде, передаваемом по наследству от материнского дерева, проявляющемся уже на ранних стадиях развития в виде разной интенсивности физиологических и ростовых процессов. Напряженность конкурентных взаимодействий между растениями меняется в процессе их онтогенеза, в результате изменения процессов выращивания, с трансформацией пространственной организации фитоценоза. В связи с появлением значительных площадей осушенных лесов (Тараканов, 2004) и сокращением лесозаготовительных площадей хвойных лесов, перед лесной отраслью встал вопрос об эффективном использовании осушаемых лесов. Одним из возможных путей их освоения могут быть выборочные рубки, основанные на использовании при разработке лесосек особенностей дифференциации деревьев с учетом их роста и физиологического состояния. Доказано, что осушение и выборочные рубки существенно повышают физиологическую и ростовую активность деревьев, их продуктивность, позволяют получать дополнительное количество высококачественной хвойной древесины с единицы лесной площади (Тараканов, 2004; Коновалов, Зарубина, 2010, 2011, 2019, 2020; Зарубина, Коновалов, 2014).

Цель настоящего исследования – изучить влияние выборочной рубки на интенсивность физиологических процессов (дыхание корней, фотосинтез, содержание пигментов, транспирацию и рост) сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в зависимости от структурной дифференциации деревьев в условиях осушаемого сосняка вахто-сфагнового в северной подзоне тайги.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили в 2018 г. в Архангельской области на территории Холмогорского участкового лесничества (п. Почтовое) в 230-летнем древостое с преобладанием сосны обыкновенной. Для исследований был выбран участок осушенного в 1972 г. сосняка вахто-сфагнового. Вахта трехлистная (*Menyanthes trifoliata* L.) преобладает в нижнем ярусе. Тип леса за прошедший после осушения период (46 лет) не изменился. Почва на участке торфяная осушенная низинная на средних торфах, подстилаемых тяжелым моренным суглинком. В 1992 г. на части древостоя была проведена приисковая рубка с вырубкой части деревьев II

и III классов по Г. Крафту (64 % по запасу, 32 % по числу стволов). В 2018 г. были заложены две постоянные пробные площади (ппп), каждая по 1.0 га, контроль – без рубки и опыт – с выборочной рубкой в 1992 г. В контрольном древостое и на участке с опытной рубкой вся межканальная территория представляла собой осушенный участок. Почвенно-грунтовые воды располагались ниже корнеобитаемого горизонта.

Состав первого яруса контрольного древостоя в 2018 г. 10С+Б, ед. Е, полнота 0.7, класс бонитета V^a, высота сосны 14.6 м, диаметр 22.1 см, прирост по диаметру 0.65 мм/год, состав второго яруса 6Б3Е1С. Состав первого яруса опытного древостоя 8С2Б, ед. Е., класс бонитета V, полнота 0.45, высота сосны 13.6 м, диаметр 19.4 см, прирост по диаметру 1.43 мм/год; состав второго яруса 7Б3Е, ед. С

Высотная дифференциация деревьев по классам роста и развития на ппп четко выражена. В соответствии с классификацией Г. Крафта (Морозов, 1970), на объектах исследования в первом ярусе были выделены следующие группы деревьев сосны: господствующие (господствующие с хорошо развитыми кронами, по Крафту – деревья II класса), согосподствующие (со слабе развитыми и несколько сдавленными кронами, по Крафту – деревья III класса), угнетенные (крона угнетена, но более-менее одинаковая со всех сторон и помещается в нижней части общего полога, (по Крафту – деревья IVa класса). В контроле господствующие деревья (II класса) включали деревья высотой больше 14.0 м с сильно развитыми кронами, при этом высота согосподствующих деревьев (III класса) была на 1.5–2.0 м, а у угнетенных – на 3–4 м ниже высоты господствующих деревьев.

Изучали влияние выборочной (приисковой) рубки и структурной дифференциации деревьев на интенсивность физиологических процессов (дыхание корней, интенсивность фотосинтеза, содержание пигментов, транспирация) и рост сосны обыкновенной. Для исследований были подобраны группы из близко растущих деревьев сосны по 3–5 шт. в каждой в соответствии с установленной в насаждении их структурной дифференциации и высоты (классом Крафта). Для подъема в крону и отбора с деревьев образцов побегов с хвоей из подсобного материала были изготовлены рабочие лестницы (8–10 м) и рабочий шест (4–5 м), на верхней части которого укреплялся секатор со шнуром для привода его в рабочее состояние. Часть особенно крупных деревьев спиливалась, а их хлысты с помощью

трактора трелевались на погрузочную площадку. Для определения морфометрических показателей исследовали свежесобранную хвою 2-го года с 2-летних побегов из кроны самых верхних мутовок дерева с его юго-западной стороны. Масса побегов определялась в камеральных условиях в воздушно-сухом состоянии.

Скорость фотосинтеза у сосны измеряли в 2018 г. методом радиоуглеродной метки с использованием стабильного изотопа углерода-14 (период полураспада элемента 5 тыс. лет) (Вознесенский и др., 1965). Для опыта готовилась замкнутая система, состоящая из газгольдера (в виде полиэтиленовой канистры объемом 10 л) и ассимиляционной камеры. Для регистрации интенсивности фотосинтеза камера готовилась из оргстекла с вмонтированным в нее термометром, который использовался с целью учета в ней температуры и недопущения возможного перегрева. Камера, через которую с помощью резиновой груши прокачивалась газовая радиоактивная смесь в виде $^{14}\text{CO}_2 + ^{12}\text{CO}_2$, герметично соединялась с газгольдером резиновыми шлангами. Удельная радиоактивность газовой смеси в замкнутой системе при изучении фотосинтеза равнялась 0.2 МБк/л, продолжительность прокачки радиоактивной смеси составляла 10 мин. При изучении фотосинтеза в камеру укладывалось по 2–3 образца побегов с 2-летней хвоей, взятых одновременно со всех групп учетных деревьев (всего не менее 30 образцов), что обеспечивало для побегов однородность световых условий. Одновременно над камерой через каждые 2 мин с помощью люксметра Ю-116 М замеряли освещенность. По ее данным устанавливался средний показатель, по показаниям термометра – температура в камере. В случае перегрева камера с образцами побегов и хвои помещалась в ванночку с холодной водой, которая периодически заменялась свежей.

Отобранные с модельных деревьев опытные образцы побегов с хвоей после измерения фотосинтеза с целью прекращения их дальнейшей физиологической активности фиксировались в стеклянном стакане на металлической решетке, установленной над парами кипящего этанола. После окончания фиксации побеги с хвоей, взятые с определенного учетного дерева, помещались в индивидуальные пенициллиновые бутылочки. В лаборатории абсолютно высушенный радиоактивный материал (хвоя) в медной ступке с ребристой нарезкой с помощью медного пестика измельчался в порошок. Уровень радиоактивности собранных образцов (учет количества

распадов ядер ^{14}C поглощенного радиоуглерода в виде имп./($\text{мин} \cdot \text{г}$) измеряли на низкофоном радиометре Б-3 с применением торцового счетчика β -частиц МСТ-17. Все исследования проводили в теплую солнечную погоду в июне и июле 2018 г. в околополуденное время. Образцы брали одновременно в опыте и контроле со всех групп деревьев. Для расчета интенсивности фотосинтеза пользовались формулами (Вознесенский и др., 1965). Результаты исследований приведены в таблице, в которой все данные представлены в виде средних арифметических показателей, полученных из 6–8 повторных определений для каждого опытного образца хвои.

Интенсивность дыхания мелких корней (диаметром менее 1.5 мм) определялась методом Бойсен – Йенсена с помощью учета, выделяемого ими CO_2 путем титрования опытных и контрольных растворов слабой щавелевой кислотой с добавлением в растворы для их окрашивания и удобства титрования по 2–3 капли спиртового раствора фенолфталеина (Вознесенский и др., 1965). При выделении фракции корней пользовались классификацией А. Я. Орлова, С. П. Коселькова (1971). Период отделения корней от дерева и до включения их в опыт (помещения в марлевых мешочках в колбы с налитым в них баритом) длился не более 30 мин. За такой короткий временной промежуток отделенные от дерева корни не теряли своей первоначальной интенсивности и соответствовали дыханию интактных корней (Мамаев, 1984). Опыт проводился в течение часа. Все расчеты выполнялись на 1 г воздушно-сухих корней.

Содержание пигментов в хвое у сосны определяли общепринятым спектрофотометрическим методом в безводных ацетоновых экстрактах, приготовленных из свежесобранных образцов двухлетней хвои (Шлык, 1971). В связи с качественными особенностями отдельных частей хвои (Коновалов, Зарубина, 2010) для определения концентрации пигментов использовали только срединную часть хвоинок, а верхнюю и нижнюю части отбрасывали. Измельченные с помощью ножниц образцы хвои взвешивались, помещались в индивидуальные пробирки и фиксировались безводным ацетоном, затем пробирки закрывались пробками из пробкового дерева и парафинились. В лаборатории зафиксированные образцы растирали и отмывали со 100%-м безводным ацетоном. Объединенный экстракт фильтровали и измеряли его объем. Плотность элюата (вытяжки) с содержанием в нем пигментов промерялась на спектрофотометре СФ-46 М

в двукратной повторности и переводилась на грамм навески сырой хвои. Концентрация пигментов в исследуемом материале (хвое) устанавливалась по общепринятым формулам (Шлык, 1971). Расчет хлорофилла в светособирающем комплексе (ССК) и хлорофиллбелковых комплексах (ХБК ФС I и ФС II) проводили согласно Б. А. Рубину с соавт. (1988) и Т. В. Кирпичниковой с соавт. (1995). Рост осевых побегов второго года вегетации на латеральных побегах самых верхних мутовок измерялся не менее чем у 10–12 латеральных ветвей у каждой группы деревьев, взятых из 1/3 верхней части кроны юго-западной стороны для получения среднего показателя. Все исследования проводились в 2018 г. Общая для древостоя освещенность определялась в 13 ч по 30–35 постоянным точкам расположенными в натуре перпендикулярно к солнцу и закрепленными деревянными кольшками на высоте 1.5 м. Статистическая обработка полученных данных выполнена с использованием общепринятых методик (Доспехов, 2011) и программного обеспечения Microsoft Office Excel 2016.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Световой режим леса среди факторов внешней среды является ведущим экологическим фактором, непосредственно воздействующим на состояние биологической системы (Алексеев, 1975; Чибисов, Нефедова, 2003). Проведенные в 2018 г. исследования показали, что в околополуденное время (13 ч) под полог соснового древостоя в контрольном древостое проникает не более 14.9 % света от открытого места, что значительно ниже уровня достаточной обеспеченности для нормального роста светолюбивой сосны (Алексеев, 1975; Lieffers et al., 1999). На участке с выборочной рубкой световые условия под пологом насаждения (47.9 %) способствовали успешному росту ее подроста (Коновалов, Зарубина, 2010).

Известно, что фактическая реализация возможностей фотосинтетического аппарата определяется, прежде всего, потребностями морфологических процессов целого растения (Любименко, 1935). Влияние выборочной рубки на биометрические показатели деревьев сосны разного соподчинения показано в табл. 1.

Отмечено, что в целом у сосны на латеральных ветвях дерева верхних мутовок самые длинные годовые побеги (4.1–6.6 см) и масса хвои на них (1.20–3.77 г) – у деревьев на вырубке.

Таблица 1. Влияние выборочной рубки на биометрические показатели деревьев сосны разных классов Крафта в осушенном сосняке вахто-сфагновом

Показатель	Контрольный древостой			Выборочная рубка (64 %)		
	Деревья					
	господствующие	согосподствующие	угнетенные	господствующие	согосподствующие	угнетенные
Масса побега, мг	220 ± 11	171 ± 9	121 ± 5	588 ± 12	548 ± 15	241 ± 7
Длина побега, см	5.38 ± 0.6	3.55 ± 0.5	3.44 ± 0.5	6.60 ± 1.0	6.10 ± 0.9	4.09 ± 0.7
Масса хвои на побеге, г	1.43 ± 0.02	1.26 ± 0.02	0.87 ± 0.01	3.77 ± 0.07	2.53 ± 0.05	1.20 ± 0.04
Средняя длина хвоинки, см	4.61 ± 0.12	4,03 ± 0.10	3.62 ± 0.06	5.41 ± 0.13	5.15 ± 0.11	4.73 ± 0.07
Средняя масса 100 пар хвои, г	3.04 ± 0.02	2.56 ± 0.02	2.23 ± 0.02	4.44 ± 0.03	3.54 ± 0.04	2.42 ± 0.03
Число пар хвоинок на побеге, шт.	47 ± 3	43 ± 2	36 ± 1	85 ± 2	71 ± 2	49 ± 2

В контрольном древостое длина побегов на 19–72 % короче (3.4–5.4 см), а масса хвои на них в 1.4–2.6 раза меньше (0.87–1.4 г), чем на вырубке. Среди структурных групп подчинения деревьев на латеральных ветвях верхних мутовок самые длинные годовые побеги (в контроле 5.38 см, на вырубке 6.60 см) и самое большое количество двойных хвоинок на них (в контроле 47 шт., на вырубке 85 шт.) – у господствующих деревьев. Эта особенность позволяет им более активно осуществлять физиологическую деятельность, а также процессы, связанные с наращиванием биомассы и повышением продуктивности. У угнетенных деревьев длина годовых побегов почти в 2 раза меньше, чем у господствующих, и на 3–49 % они короче, чем у соподчиненных де-

ревьев. Аналогичные этим результаты у деревьев сосны разных групп подчинения ранее нами были получены в условиях Крайнего Севера в 28-летних одновозрастных сосняках лишайниковых и в 47-летних одновозрастных осушенных сосняках кустарничково-сфагновых (Коновалов, Зарубина, 2010, 2011; Придача, Сазонова, 2010).

Недостаток света и тепла, высокая корневая конкуренция в лесу негативно влияли на рост и обмен веществ сосны. Наши исследования дыхания корней в 2018 г. показали, что в контрольном древостое корни сосны при дыхании выделяют в 1.5 раза меньше CO₂, чем в насаждении, пройденном выборочной рубкой интенсивностью 64 % по запасу (табл. 2).

Таблица 2. Интенсивность физиологических процессов у деревьев сосны разных классов роста и развития (по Крафту) в 230-летнем сосняке вахто-сфагновом

Показатель	Древостой			Вырубка (64 %)		
	Деревья					
	господствующие	согосподствующие	угнетенные	господствующие	согосподствующие	угнетенные
Хлорофилл, мкг/г:						
a	944 ± 7	1081 ± 22	859 ± 13	666 ± 28	966 ± 4	751 ± 7
b	348 ± 6	431 ± 6	323 ± 11	244 ± 16	379 ± 10	282 ± 7
a + b	1293 ± 6	1521 ± 14	1182 ± 22	910 ± 36	1345 ± 11	1033 ± 5
a : b	2.72	2.53	2.66	2.73	2.60	2.60
ССК, мкг/г	766	950	711	535	829	620
ХБК ФС I и ФС II, мкг/г	526	572	471	374	514	413
ССК/ХБК	1.46	1.56	1.51	1.43	1.61	1.50
Каротиноиды, мкг/г	177 ± 4	196 ± 9	160 ± 9	120 ± 4	188 ± 2	145 ± 3
Хлорофилл/каротиноиды	7.35	7.38	7.39	7.51	7.15	7.15
Фотосинтез, мг CO ₂ /(г · ч)	24.9 ± 1.2	21.9 ± 0.5	19.1 ± 0.8	31.4 ± 0.9	24.2 ± 0.8	21.8 ± 1.6
Дыхание корней, мг CO ₂ /(г · ч)	1.08	0.96	0.88	1.39	1.21	0.93
Транспирация, мг H ₂ O/(г · ч)	194 ± 10	169 ± 5	162 ± 6	242 ± 12	202 ± 8	188 ± 9
Транспирация/фотосинтез	7.79	7.92	8.50	7.71	8.35	8.62
Длина осевого побега, см	5.38 ± 0.6	3.55 ± 0.5	3.44 ± 0.5	6.60 ± 1.0	6.10 ± 0.9	4.09 ± 0.7

Примечание. Данные приведены для хвои второго года вегетации.

Ю. Л. Цельникер (2005), изучая дыхание корней у древесных растений в разных типах лесорастительных условий, установила, что при снижении освещенности в 10 раз интенсивность дыхания корней у древесных пород падает в 3 раза и более. В нашем опыте, проведенном в июле, у сосны средняя интенсивность дыхания мелких корней при температуре 14.9 °С на контрольной делянке у господствующих деревьев составляла 1.08 ± 0.08 , у согосподствующих – 0.96 ± 0.06 , у угнетенных – 0.88 ± 0.09 мг $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$; на участке с выборочной рубкой – соответственно 1.39 ± 0.10 , 1.21 ± 0.08 , 0.96 ± 0.05 мг $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$. Статистическая проверка различий интенсивности дыхания корней с помощью критерия Стьюдента подтвердила достоверность разницы по этому показателю между средними значениями в контрольном древостое и на вырубке лишь для господствующих и согосподствующих деревьев: $t_{\text{факт}} = 3.2$ и 3.9 соответственно (при $t_{\text{ст } 0.95} = 2.4$). Для угнетенных деревьев эти различия оказались недостоверными ($t_{\text{ст } 0.95} = 0.8$).

Неоднозначность световых условий в древостое и на участке с рубкой у деревьев сосны соответствующим образом проявилась и в содержании пигментов. На время проведения исследований (июль) у сосны в однолетней хвое в контроле в ССК содержание хлорофилла составляло 711–950 мкг, в ХБК ФС I и ФС II – 471–562 мкг, на участке с выборочной рубкой – 535–829 и 374–516 мкг соответственно. Концентрация каротиноидных пигментов у деревьев в контроле была 160–196 мкг, на участке с рубкой – 120–188 мкг. Содержание зеленых пигментов в опыте по сравнению с контролем было ниже на 15–42 %, а содержание каротиноидных пигментов – на 5–32 %. Особенно существенно на вырубке содержание хлорофилла (на 42 %) и каротиноидных пигментов (на 32 %) сократилось у господствующих в пологе деревьев ($t_{\text{факт}} = 10.0$ и 13.0 соответственно). У согосподствующих и угнетенных деревьев концентрация хлорофилла на вырубке уменьшилась на 13 и 14 %, каротиноидных пигментов – на 5 и 10 % соответственно.

Структурная дифференциация деревьев сосны по категориям роста у сосны определенным образом проявилась в концентрации в хвое фотосинтетических пигментов. Анализ их содержания показал, что самая высокая концентрация в контрольном древостое и на вырубке отмечена у категории согосподствующих деревьев – 1521 ± 14 и 1345 ± 11 мкг/г соответственно.

В хвое господствующих деревьев хлорофилла содержалось на 15 и 32 %, в хвое угнетенных деревьев – на 22 и 24 % соответственно меньше, чем у согосподствующих деревьев. Отмечено, что в древостое согосподствующие деревья в хвое накапливают хлорофилла на 18 % больше, чем господствующие ($t_{\text{факт}} = 3.6$) и на 29 % значительнее, чем угнетенные деревья ($t_{\text{факт}} = 5.2$), на вырубке – соответственно на 48 и 30 % больше ($t_{\text{факт}} = 8.3$ и 8.0 соответственно). Господствующие деревья, занимая в пологе лидирующее положение, в древостое содержали хлорофилла на 9 % больше, чем угнетенные, а на участке с рубкой – на 14 % меньше их. Разница достоверна на уровне статистической значимости 0.95 ($t_{\text{факт}} = 3.2$ и 4.5 соответственно). Отношения между зелеными и каротиноидными пигментами (7.15–7.59), между хлорофиллом а и хлорофиллом b (2.53–2.73) у деревьев сосны разной соподчиненности, а также у деревьев в древостое и на вырубке находятся в одних пределах, и в зависимости от условий их роста и соподчиненности не претерпела несущественных изменений.

Известно, что в энергопреобразующей системе хлоропластов клетки хлорофилл распределен между двумя энергетическими комплексами: хлорофилл-белковыми комплексами фотосистем I и II (ХБК ФС I и ФС II), с которыми непосредственно связан синтез органического вещества, и светособирающим комплексом (ССК) (Рубин и др., 1988; Ладыгина, Семенова, 1993). От характера качественного распределения хлорофилла между этими двумя энергетическими комплексами во многом зависит продуктивность растения. Считается, чем плотнее отношение между этими двумя энергетическими комплексами, чем больше пигмента содержится в ХБК, тем выше продуктивность растения и его сорта (Рубин и др., 1988; Кирпичникова и др., 1995). Такая зависимости продуктивности дерева от характера распределения хлорофилла в его энергопреобразующей системе неоднократно нами наблюдались у сосны и ели (*Picea A. Dietr.*) при использовании в насаждениях удобрений, при разных видах рубок, при лесомелиоративных работах (Коновалов, Зарубина, 2010, 2011). В нашем опыте у деревьев разного соподчинения на вырубке и в древостое существенных изменений в соотношениях между этими двумя энергетическими комплексами не отмечено. Эти отношения у них находятся в пределах 1.43–1.61 (табл. 1). Можно лишь указать на более низкую вариабельность показателя у господствующих в

пологе деревьев (1.43–1.46). Следовательно, основная причина более высокой продуктивности деревьев, занимающих лидирующее положение в пологе, в контрольном древостое и на вырубке, состоит в особых световых условиях для них в местах их индивидуального роста, подтверждаемая у них в более значительном содержании хлорофилла в ХБК по сравнению с другими структурными группами деревьев.

Особые специфические световые условия местопроизрастания в древостое и на участке с рубкой для разных категорий деревьев сосны определенным образом сказались у них и на интенсивности фотосинтеза. Исследования показали, что наиболее высокие значения фотосинтеза у деревьев отмечены на вырубке (21.8–31.4 мг $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$). В контрольном древостое интенсивность фотосинтеза у деревьев в 1.2–1.5 раза ниже, чем на вырубке ($t_{\text{факт}} = 2.4\text{--}6.9$). Повышение интенсивности фотосинтеза у деревьев на вырубке, согласно литературным данным, может вызываться возросшей под действием дополнительного света активностью фотосинтетических ферментов (РДФ-карбоксилазы) (Семененко, 1982; Цельникер, 2005), особой структурой хвои, сформировавшейся под действием дополнительного света (Малкина, 1984), и возросшей деятельностью корней в результате дополнительного притока к ним из кроны энергетического субстрата (ассимилятов) (Коновалов, Зарубина, 2011, 2019, 2020; Зарубина, Коновалов, 2014, 2016). Ускоренное освобождение ассимиляционного аппарата от продуктов фотосинтеза у господствующих деревьев в контроле и у деревьев на вырубке под действием дополнительного притока к ним солнечной радиации также могло способствовать повышению фотосинтеза (Чиков, Бакирова, 2004; Chikov, Bakirova, 2004; Коновалов, Зарубина, 2019, 2020). В солнечные и с переменной облачностью дни интенсивность фотосинтеза у господствующих деревьев была на 23–28 % выше, чем у подчиненных категорий деревьев ($t_{\text{факт}} = 3.5\text{--}3.8$). Полученные данные в целом можно рассматривать как доказательство качественного улучшения состояния ассимиляционного аппарата у деревьев сосны после выборочных рубок.

Структурная дифференциация деревьев сосны по скорости роста и развития в пологе наряду с содержанием пигментов определенным образом проявилась у них и в интенсивности фотосинтеза. В контроле и на участке с рубкой наиболее высоким фотосинтезом отличались господствующие в пологе деревья (24.9–31.4 мг

$\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$). У согосподствующих деревьев, по сравнению с господствующими деревьями, фотосинтез был на 15–26 % ниже (в древостое $t_{\text{факт}} = 3.5$, на вырубке – 5.9), несмотря на более высокое у них содержание пигментов. Угнетенные деревья в этих условиях фотосинтезировали на 30–44 % слабее, чем господствующие деревья (в древостое $t_{\text{факт}} = 3.8$, на вырубке – 5.19), и на 11–15 % хуже, чем согосподствующие деревья (в древостое – $t_{\text{факт}} = 1.06$, на вырубке – 1.34). Наибольшую реакцию на изреживание древостоя проявили господствующие деревья сосны (II класса по Крафту). После проведенной выборочной рубки интенсивность фотосинтеза у них повысилась на 26 % ($t_{\text{факт}} = 5.34$), у согосподствующих деревьев – на 11 % ($t_{\text{факт}} = 3.19$), у угнетенных деревьев – на 14 % ($t_{\text{факт}} = 3.60$) по сравнению с контролем. Полученные данные перекликаются с данными по осине (*Populus tremula* L.) – в 20-летних чистых осинниках с полнотой 0.85 наиболее высокую отзывчивость на изреживание полога после удаления из насаждения части деревьев проявили деревья осины II класса роста, у которых продуктивность фотосинтеза после разреживания насаждения становилась в 2.4 раза выше, чем у деревьев I класса. Реакция фотосинтеза на проведенную рубку у деревьев III класса Крафта была в 10.5 раза ниже, чем у деревьев II класса роста и в 7.6 раза слабее, чем у господствующих деревьев (Коновалов, Зарубина, 2010).

Отношение фотосинтез/хлорофилл (имеется в виду отношение интенсивности фотосинтеза к сумме хлорофиллов а и b, мг) у отдельных категорий деревьев в контрольном древостое равно 14.4–19.3, на вырубке – 17.9–34.5. Наиболее высокий индекс в контроле и на вырубке отмечен у господствующих деревьев (19.3–34.5), а самый низкий (14.4–17.9) – у согосподствующих деревьев на вырубке. Среднее положение по значению этого показателя занимают угнетенные деревья, у которых индекс фотосинтез/хлорофилл равен 16.1–21.1. Из этого следует, что наиболее высокая работоспособность хлорофилла у деревьев сосны – на вырубке, а среди них – у господствующих деревьев, постоянно находящихся в условиях повышенной освещенности. У согосподствующих деревьев в контрольном насаждении и на вырубке в условиях недостатка света по сравнению с господствующими эффективность фотосинтеза ниже. На это у них указывает низкий индекс фотосинтез/хлорофилл, равный 14.4–18.0.

Следовательно, основная причина отмечаемой разной продуктивности деревьев, занимающих в пологе древостоев неоднозначное высотное положение, состоит в особых световых условиях в местах их индивидуального роста и мало зависит от характера распределения хлорофилла в их энергопреобразующей системе. Господствующие в пологе деревья, имея неограниченный доступ к свету и слабую конкуренции со стороны согосподствующих и угнетенных деревьев, имеют самые высокие физиологическую активность и интенсивность роста. Согосподствующие и угнетенные деревья, напротив, постоянно испытывая недостаток света и конкурентное давление со стороны господствующих в пологе деревьев, имеют пониженную физиологическую и ростовую активность.

Неоднородность освещенности в контроле и в пологе древостоев у деревьев сосны сказалась и на интенсивности транспирации. Анализ данных исследования показал, что удаление части конкурирующих деревьев и повышение в результате этого освещенности в насаждении с рубкой способствовало у оставленных на выращивание деревьев существенному повышению интенсивности транспирации (табл. 2). Через 26 лет после проведенного разреживания древостоя интенсивность транспирации у сосны на вырубке в 2018 г. увеличилась по сравнению с контролем на 16–25 %. Особенно существенно интенсивность транспирации возросла у господствующих деревьев – на 25 % ($t_{\text{факт}} = 4.9$), несколько меньше (на 19.5 %) – у согосподствующих ($t_{\text{факт}} = 5.2$). Угнетенные деревья, постоянно находясь под двойным пологом господствующих и согосподствующих групп деревьев, после изреживания древостоя повысили транспирацию лишь на 16 % ($t_{\text{факт}} = 3.7$).

В целом следует отметить, что наиболее высокая интенсивность транспирации в древостое и на участке с рубкой характерна для господствующих деревьев, корневая система которых активно работает и бесперебойно снабжает надземную часть дерева почвенной влагой и минеральными веществами, а крона хорошо освещена и способствует активному испарению влаги. Эти особенности способствуют у господствующих деревьев активизации ростовых и синтетических процессов. Интенсивность транспирации у согосподствующих деревьев сосны на 15–20 % слабее, чем у господствующих (в древостое – $t_{\text{факт}} = 4.10$, на вырубке $t_{\text{факт}} = 4.33$), но на 4–7 % выше, чем у угнетенных деревьев (в древостое – $t_{\text{факт}} = 0.90$, на вырубке $t_{\text{факт}} = 1.75$).

Важным критерием качественной оценки эффективности проводимых лесохозяйственных мероприятий и роста деревьев в древостоях является степень утилизации растениями воды во время фотосинтеза, характеризуемая транспирационно-ассимиляционным коэффициентом. Считается, что в высокопродуктивных фитоценозах этот показатель у деревьев всегда ниже, а транспирация всегда продуктивнее, чем в низкопродуктивных фитоценозах. В высокопродуктивных фитоценозах деревья расходуют почвенную воду на синтез единицы органической массы более экономно, чем в низкопродуктивных древостоях (Спивак, 1975). Наши расчеты показали, что в ненарушенном рубкой древостое отношение транспирация/фотосинтез у сосны равно 7.8–8.5. На вырубке, несмотря на уменьшение числа конкурирующих деревьев и увеличение освещенности, в 2018 г., через 26 лет после проведенной в 1992 г. выборочной рубки, этот индекс у деревьев не изменился (7.7–8.6), что обусловлено возросшей у них в равной мере интенсивности всех физиологических процессов. Наиболее низкие значения этого показателя (7.7–8.6) и более экономная транспирация в древостое и на вырубке выявлены у деревьев, занимающих в пологе господствующее положение, что свидетельствует об их более высокой продуктивности по сравнению с другими структурными группами деревьев (Рубин и др., 1988; Кирпичникова и др., 1995). Согосподствующие и угнетенные деревья, по сравнению с господствующими, транспирируют менее интенсивно и транспирационную воду при синтезе единицы биомассы расходуют менее эффективно. На это указывает высокий индекс «транспирация/фотосинтез». В насаждении и на вырубке данный индекс был самым высоким у угнетенных деревьев (8.5–8.6), что свидетельствует об их низкой продуктивности и менее «экономной» транспирации по сравнению с другими группами деревьями. У согосподствующих деревьев сосны показатель транспирация/фотосинтез равен 7.92–8.35 и близок к показателям угнетенных деревьев.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование, проведенное в осушенном одновозрастном спелом сосняке вахто-сфагновом, показало, что высотная дифференциация деревьев сосны в древостое выражена отчетливо. Были выделены следующие группы деревьев сосны: господствующие (по Крафту, деревья

II класса высотой более 14.0 м), согосподствующие (III, 12.0–12.5 м), угнетенные (IVa, 10–11 м). Удаление 64 % запаса при выборочной рубке не повлияло на структурную дифференциацию деревьев.

Проведенная в 1992 г. выборочная (прииско-вая) рубка привела к увеличению биометрических показателей деревьев сосны разных классов Крафта и активизации их физиологических процессов. Самые длинные осевые побеги на латеральных ветвях верхних мутовок кроны у господствующих деревьев (в древостое 5.38 см, на вырубке 6.60 см). У подчиненных групп деревьев они в 1.1–1.6 раза короче, чем у господствующих. В контрольном древостое корни сосны при дыхании выделяют в 1.5 раза меньше CO_2 , чем в насаждении, пройденном рубкой. Интенсивность фотосинтеза и транспирации у деревьев на вырубке была выше на 9–26 %, а содержание пигментов, напротив, ниже на 13–42 % по сравнению с контролем без рубки.

Выявлено, что в осушаемых древостоях сосны структурная дифференциация существенно влияет на физиологическое состояние и рост деревьев. Влияние рубок сильнее всего отразилось на уровне метаболизма господствующих деревьев. Так, в древостое и на вырубке самые высокие показатели интенсивности дыхания корней (1.08 и 1.39 мг $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$ соответственно), высокая интенсивность фотосинтеза (24.9 и 31.4 мг $\text{CO}_2/(\text{г} \cdot \text{ч})$) и транспирации (194 и 242 $\text{H}_2\text{O}/(\text{г} \cdot \text{ч})$) отмечены у господствующих деревьев. У согосподствующих деревьев, по сравнению с господствующими деревьями, фотосинтез на 15–26 % ниже, несмотря на более высокое у них содержание пигментов. Угнетенные деревья в этих условиях фотосинтезируют на 30–44 % слабее, чем господствующие, и на 11–15 % хуже, чем согосподствующие деревья.

Согласно проведенным исследованиям, использование физиологических процессов в качестве подхода для обоснования причин, обуславливающих структурную дифференциацию деревьев в пологе одновозрастных контрольных и пройденных выборочными рубками осушенных сосновых древостоев, вполне возможно, и не раз подтверждено научно. Использование при разработке лесосеки особенностей структурной дифференциации деревьев на основе изучения у них интенсивности физиологических процессов, может позволить получить дополнительное количество высокосортной древесины с единицы лесной площади.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В. А. Световой режим леса. М.: Наука, 1975. 280 с.
- Вознесенский Л. В., Заленский О. В., Семихатова О. А. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 305 с.
- Гулидова И. В. К вопросу о физиологических причинах дифференциации деревьев по классам роста // Физиологические основы роста древесных растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 13–20.
- Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований): учеб. 6-е изд. М.: Альянс, 2011. 350 с.
- Зарубина Л. В., Коновалов В. Н. Эколого-физиологические особенности ели в березняках черничных. Архангельск: САФУ, 2014. 378 с.
- Зарубина Л. В., Коновалов В. Н. Влияние прореживания и азота на сезонную динамику дыхания корней сосны и ели // ИВУЗ. Лесн. журн. 2016. № 1. С. 100–114.
- Кирпичникова Т. В., Шавнин С. А., Кренделева А. А. Состояние фотосинтетического аппарата хвои сосны и ели в зонах промышленного загрязнения при различных микроклиматических условиях // Физиол. раст. 1995. Т. 42. Вып. 1. С. 107–113.
- Коновалов В. Н., Зарубина Л. В. Эколого-физиологические особенности хвойных на осушаемых землях. Архангельск: САФУ, 2010. 295 с.
- Коновалов В. Н., Зарубина Л. В. Эколого-физиологические особенности хвойных на удобренных почвах. Архангельск: САФУ, 2011. 338 с.
- Коновалов В. Н., Зарубина Л. В. Отток и распределение ^{14}C -ассимилятов у ели при выборочных рубках в северотаежных фитоценозах // ИВУЗ. Лесн. журн. 2019. № 2. С. 40–55.
- Коновалов В. Н., Зарубина Л. В. Транспорт, распределение и потребление ^{14}C -ассимилятов у сосны и ели в северотаежных фитоценозах при различном световом и азотном питании // ИВУЗ. Лесн. журн. 2020. № 4. С. 77–94.
- Ладыгина В. Г., Семенова Г. А. Влияние дефицита железа на состав хлорофилл-белковых комплексов и ультраструктуру хлоропластов гороха // Физиол. раст. 1993. Т. 40. № 6. С. 841–849.
- Любименко В. Н. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М.; Л. Сельхозгиз, 1935. 322 с.
- Малкина И. С. Газообмен и образование ассимилятов в разновозрастной хвое сосны обыкновенной // Лесоведение. 1984. № 6. С. 29–33.
- Мамаев В. В. Дыхание древесных корней в сосняке и березняке кислично-черничных // Лесоведение. 1984. № 6. С. 53–60.
- Мелехов И. С. Пути повышения производительности лесов в таежной зоне // Некоторые вопросы ведения лесного хозяйства на Севере. Архангельск, 1953. С. 5–18.
- Моисеев Н. А. Леса и лесной сектор Архангельской области: историческая роль и место в национальной лесной политике России // ИВУЗ. Лесн. журн. 2012. № 4. С. 7–15.
- Морозов Г. Ф. Избранные труды. М.: Лесн. пром-сть, 1970. Т. 1. 550 с.
- Орлов А. Я., Кошельков С. П. Почвенная экология сосны. М.: Наука, 1971. 323 с.

- Придача В. Б., Сазонова Т. А. Морфофизиологическая реакция сосны обыкновенной в условиях гидролесомелиорации // ИВУЗ. Лесн. журн. 2010. № 4. С. 32–38.
- Пугачевский А. В. Анализ динамики радиального прироста ели в связи с дифференциацией деревьев // Лесоведение. 1983. № 3. С. 71–79.
- Рубин Б. А., Венедиктов П. С., Кренделева Т. Е. Регуляция первичных стадий фотосинтеза при изменении физиологического состояния растений // Фотосинтез и продукционный процесс. М.: Наука, 1988. С. 29–39.
- Рыбакова Н. А. Динамика внутрипопуляционной конкуренции ели под пологом южно-таежных березняков после рубки березы // Лесохоз. информ. 2021. № 3. С. 21–34.
- Семененко В. Е. Механизм эндогенной регуляции фотосинтеза и адаптивные свойства хлоропластов // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С. 164–187.
- Спивак А. И. Фотосинтез и водный режим некоторых видов степных растений Юго-Восточного Забайкалья // Водный обмен в основных типах растительности СССР. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. С. 155–160.
- Стратегия развития лесного комплекса Российской Федерации до 2030 года. Утв. распоряж. Правительства РФ от 11.02.2021 № 312-р. М.: Правительство РФ, 2021.
- Сукачев В. Н. Избранные труды. Т. 1. Основы лесной типологии и биоценологии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 418 с.
- Тараканов А. М. Рост осушаемых лесов и ведение в них хозяйства. Архангельск: СевНИИЛХ, 2004. 228 с.
- Тимофеев В. П. Продолжительность и интенсивность сезонного роста деревьев как показатель продуктивности растений // Питание древесных растений и проблема повышения продуктивности лесов: сб. науч. тр. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1972. С. 111–123.
- Цельникер Ю. Л. Дыхание корней и его роль в углеродном балансе древостоев // Лесоведение. 2005. № 6. С. 11–18.
- Чибисов Г. А., Нефедова А. И. Экологическая эффективность рубок ухода за лесом // ИВУЗ. Лесн. журн. 2003. № 5. С. 11–16.
- Чиков В. И., Бакирова Г. Г. Участие апопласта в регуляции транспорта ассимилятов, фотосинтеза и продуктивности растений // Физиол. раст. 2004. Т. 51. № 3. С. 466–478.
- Шлык А. А. Определение хлорофилла и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–169.
- Chikov V. I., Bakirova G. G. Role of the apoplast in the control of assimilate transport, photosynthesis, and plant productivity // Rus. J. Plant Physiol. 2004. V. 51. N. 3. P. 420–431 (Original Rus. text © 2004, V. I. Chikov, G. G. Bakirova, publ. in Fiziol. Rast. 2004. V. 51. N. 3. P. 466–478).
- Lieffers V. J., Messier C., Stadt K. J., Gendron F., Comeau P. G. Predicting and managing light in the understory of boreal forests // Can. J. For. Res. 1999. V. 29. N. 6. P. 96–811.

THE INFLUENCE OF STRUCTURAL DIFFERENTIATION OF TREES AND SELECTIVE LOGGING ON PHYSIOLOGICAL PROCESSES OF SCOTS PINE

L. V. Zarubina¹, S. S. Makarov^{2,3}, I. B. Kuznetsova⁴

¹ Vologda State Dairy Academy named after N. V. Vereshchagin
Schmidt str., 2, Molochnoe, Vologda, 160555 Russian Federation

² Russian Timiryazev State Agrarian University
Timiryazvskaya str., 49, Moscow, 127434 Russian Federation

³ Northern (Arctic) Federal University named after M. V. Lomonosov
Naberezhnaya Severnoy Dviny, 17, Arkhangelsk, 163002 Russian Federation

⁴ Kostroma State Agricultural Academy
Uchebny Gorodok, 34, Karavaevo, Kostroma District, Kostroma Oblast, 156530 Russian Federation

E-mail: liliya270975@yandex.ru, makarov_serg44@mail.ru, sonnereiser@yandex.ru

Received 09.08.2023

The results of studies of physiological processes (root respiration, intensity of photosynthesis and transpiration, pigment content, growth of needles and shoots) of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees of different groups of subordination of a 230-year-old drained same-aged shift-sphagnum pine forest and the influence of selective (mine) felling. The position of the pine tree in the tree stand was consistent with the physiological state of the tree. The highest intensity of physiological and growth processes was noted in dominant trees (according to G. Kraft, trees of class II) – 1.5–2 times higher than in other groups of trees (co-dominant, oppressed). The lowest activity of physiological and growth processes was observed in oppressed trees. After selective felling, the illumination under the canopy of the tree stand increased by 3.2 times compared to the control without felling (up to 47.9 % of the illumination of the open area) and became favorable even for the growth of undergrowth. In pine trees left for cultivation, root respiration increased by 1.5 times, the intensity of photosynthesis and transpiration increased by 1.2–1.5 times, the content of chlorophylls decreased by 15–42 %, carotenoid pigments – by 5–32 % compared to control. The highest physiological and growth response to the selective cutting was shown by dominant trees of Kraft's class II, and the lowest – by depressed trees of class IVa. Mine cuttings did not change the structural differentiation of trees in the canopy, but increased their physiological activity, the growth of needles and shoots.

Keywords: *Pinus sylvestris* L., dominant, co-dominant and depressed trees, drained lands, root respiration, photosynthesis, pigments, transpiration, shoot growth.

How to cite: Zarubina L. V., Makarov S. S., Kuznetsova I. B. The influence of structural differentiation of trees and selective logging on physiological processes of Scots pine // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 4. P. 84–94 (in Russian with English abstract and references).