

А.Н. Панов

Влияние освещенности на подрост кедр сибирского в различных типах леса

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск

Поступила в редакцию 4.08.2006 г.

Приводятся результаты исследований механизмов адаптации растительного организма к воздействию различных экологических факторов. Выявлены закономерности распределения воды в листовом аппарате подрост кедр сибирского в зависимости от условий освещенности нижнего яруса в различных типах леса.

Фундаментальные исследования влияния светового режима на экологический статус и биологию развития растительных организмов нижнего яруса лесного полога до сих пор носят дискуссионный характер. Одна из существенных особенностей хвойных деревьев — это наличие у них разновозрастных и зимующих групп видоизмененных листьев — хвои. Внешняя среда оказывает постоянное воздействие на растительный организм, и чтобы выжить, растению необходимо адекватно реагировать на раздражители [1]. В случае нарастания неблагоприятных факторов растению «выгоднее» затормозить рост, включая структурные изменения, сочетая принципы максимальной энергетической мощности и оптимизации, а затем столь же быстро его восстановить в оптимальных условиях, чтобы поддерживать его на том же уровне за счет больших энергетических затрат [2]. Изучение особенностей взаимодействия различных компонентов фитоценоза, направленное на сохранение ценных лесных пород, невозможно без знаний закономерностей физиологических процессов, протекающих под влиянием климатических и почвенных условий. Поэтому цель настоящей статьи состояла в выявлении морфологических и физиологических особенностей листового аппарата на подрост кедр сибирского, произрастающего в лесных сообществах пригорода Томска в разных экологических условиях.

Объект исследования — подрост кедр сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), произрастающий в березняке крапивном, сосняке разнотравном и лиственнично-сосновом разнотравном типах леса. Пробные площади были заложены в Тимирязевском лесхозе. Возраст древостоев 60 лет, высота сосны 22–27 м, березы — 17–19 м. Подрост в количестве 0,4–1,1 тыс. экз./га представлен в основном кедром сибирским, встречаются сосна обыкновенная и единичные экземпляры березы, ели, пихты и лиственницы. Средняя высота подрост кедр — 1,3 м (0,1–4,1 м). Подлесок состоит из рябины, калины, черемухи редкой и средней густоты. Напочвенный покров представлен видами разнотравья

и высокотравья. Сезонный рост и фенологию кедр и видов напочвенного покрова изучали по общепринятым методикам [3–6].

В работе использовалась хвоя первого года жизни как наиболее чувствительный и отзывчивый орган к воздействию различных экологических факторов. Пигментный комплекс фотосинтетического аппарата определяли согласно рекомендациям А.А. Шлыка [7]. Водный режим листового аппарата и полевую влажность верхнего слоя почвы определяли по общепринятым методикам [8]. Температурный режим почвы и воздуха измеряли при помощи термометра. Световой режим фитоценозов определяли при помощи люксметра на высоте 1,3 м от поверхности почвы.

Густота древостоев, его фенологическое состояние, породный состав, высота деревьев, форма и протяженность крон в конечном итоге характеризуют слой растительности, трансформирующий солнечную энергию и являющийся для нее неоднородной оптической средой. Оптические свойства данного слоя зависят как от биологических особенностей составляющих его растений, так и от геометрических параметров слоя [9]. Собственные результаты показали, что в сезонном развитии компонентов (древостой, подлесок, подрост, травяной ярус) этих сообществ выделяются три этапа. На первом этапе с конца апреля до начала июня наблюдается формирование кроны деревьев верхнего яруса (березы и осины) и кустарников (черемухи, рябины, калины и др.), образуется травяной покров. Под пологом леса для этого периода характерны высокие показатели освещенности (20–40 тыс. лк на высоте 1,3 м), влажности подстилки и верхнего почвенного горизонта (40–84%). Температура повышается и достигает величин, характерных для лета. Например, температура почвы на глубине 5 см достигает 13–15 °С и выше (табл. 1).

Температурный режим почвы и воздуха до конца сентября, как правило, находится в пределах среднеголетних значений. Период роста побега является критическим в жизни растений по отношению

к недостатку воды и элементов корневого питания. А в период скрытого роста происходят закладка, дифференциация и рост почек и накапливаются органические вещества в растении.

Таблица 1

Условия освещенности, температуры и влажности пробных площадей

Дата	Освещенность, тыс. лк	Температура, °С		Влажность почвы, %
		воздуха	почвы	
<i>Сосняк разнотравный</i>				
26 июня	42±36	20,18±3,41	15,82±3,61	39
4 августа	8,07±4,14	23,27±2,32	16,82±1,73	38
27 сентября	4,53±1,02	21,11±3,57	15,82±2,52	45
<i>Лиственнично-сосновый лес разнотравный</i>				
26 июня	19,77±8,89	19,07±1,51	14,31±3,91	51
4 августа	5,02±3,21	21,19±1,09	15,01±2,11	45
27 сентября	2,58±0,6	20,01±1,49	14,70±3,41	49
<i>Березняк крапивный</i>				
26 июня	32±29	18,34±3,93	13,52±3,64	84
4 августа	15±16	20,37±1,71	14,72±3,24	65
27 сентября	5,53±2,12	19,34±2,74	14,12±2,64	74

Известно, что вода поступает в растение по градиенту водного потенциала, существующему между почвой и корневой системой растений. Внутри растительного организма вода циркулирует по сосудам ксилемы и флоэмы, распределяя растворенные вещества по тканям. На процессы испарения воды оказывает влияние влажность атмосферы. Данный процесс зависит от степени раскрытия устьиц [10]. На состояние водного потенциала оказывает влияние влажность почвы, т.е. количество воды, приходящееся на единицу объема почвы. Вода, которая находится в почве, оказывает большое влияние на ее свойства, начиная с несущей способности (проходимости) и кончая теплопроводностью [11].

В период роста хвои ее сырой вес в березняке крапивном увеличился в 2 раза из-за ежегодного застоя там талых вод по сравнению с весом хвои растений из других сообществ. После завершения роста хвои к концу июня отмечено накопление сухой массы в хвое растений всех сообществ, что, возможно, свидетельствует об активизации ростовых процессов. Осеннее снижение сухой массы хвои указывает на отток органических веществ из листового аппарата в другие ткани растений (табл. 2).

В начале вегетационного сезона кроны березового сообщества имели рыхлую структуру и пропускали много солнечного света. Смешанный лес из-за плотной сомкнутости крон различных пород древесных растений даже весной создавал тень под пологом леса. Сосняк разнотравный занимал промежуточное положение. Динамика снижения освещенности связана с распусканием и ростом листовой пластинки взрослых деревьев. При максимальной величине сомкнутости листвы наблюдался период нестабильной освещенности, характерный для всех фитоценозов, максимальная сомкнутость крон препятствовала прохождению солнечного света к подросту. Для данного этапа характерно мозаичное

освещение под пологом леса. При этом фотосинтетический аппарат подростка кедрового испытывает значительные перегрузки, так как освещенность за короткий период может меняться от минимальных значений (затенения) до максимума, что может вызывать ингибирование фотосинтеза [12].

Таблица 2

Характеристики однолетней хвои модельных особей кедрового сибирского

Дата	Длина, мм	Площадь поверхности, мм ²	Влажность, %	Вес, г	
				сырой	сухой
<i>Сосняк разнотравный</i>					
26 июня	73±5	126,6	42,0	0,027±0,00	0,015±0,00
4 августа	117±13	—	35,1	0,038±0,00	0,021±0,01
27 сентября	121±19	283,1	62,1	0,042±0,01	0,016±0,00
<i>Лиственнично-сосновый лес разнотравный</i>					
26 июня	63±9	98,5	36,3	0,027±0,00	0,016±0,00
4 августа	104±29	—	43,3	0,034±0,01	0,017±0,01
27 сентября	107±16	207,9	64,6	0,032±0,01	0,011±0,01
<i>Березняк крапивный</i>					
26 июня	73±9	138,1	57,4	0,050±0,01	0,019±0,00
4 августа	105±13	—	49,7	0,033±0,00	0,017±0,01
27 сентября	106±11	207,11	62,9	0,034±0,05	0,013±0,00

Примечание. Показатели даны в расчете на одну хвонку.

Вместе с тем затененность нижних ярусов имеет индивидуальные особенности. В березняке крапивном даже при полном штиле листва постоянно меняет свое положение в пространстве, что способствует проникновению солнечных лучей к подросту и травяному покрову. Освещенность в сосняке разнотравном в значительной степени зависит от стоящего из рябины подростка, который занимает значительное пространство. В смешанном лесу низкая освещенность скорее всего объясняется именно породным составом древесного полога. Кроны деревьев создают более плотный ярус, что способствует затенению нижнего полога лиственнично-соснового разнотравного леса.

Существенным показателем, характеризующим приспособление растений к тем или иным условиям освещенности, может служить содержание пигментов фотосинтетической системы листового аппарата растений. Установлено, что в ответ на неблагоприятные природные факторы хлоропласт способен осуществлять процесс трансформации энергии с достаточно высокой эффективностью и быстро приспосабливаться к изменению окружающей среды [13]. На фоне лабильности освещения в августе увеличение отношения хлорофилла «а» к хлорофиллу «b» указывает на частичное разрушение хлорофилла «b». Анализируемый пигмент участвует в системе, собирающей кванты света, для передачи их на реакционный центр. При интенсивном освещении он может подвергаться частичному разрушению. Данные факты указывают на достаточную степень освещения подростка кедрового именно в этот период вегетации.

Таблица 3

Пигментный комплекс однолетней хвои, мг/г сырой массы

Сообщество	Хл. «a»	Хл. «b»	Хл. «a» + хл. «b»	Каротиноиды	Хл. «a» Хл. «b»	Хл. «a»+ хл. «b» каротиноиды
<i>4 августа</i>						
Сосняк	0,83±0,05	0,26±0,01	1,09±0,06	0,18±0,01	3,2	5,8
Лиственнично-сосновый лес	0,82±0,02	0,25±0,07	1,07±0,03	0,18±0,02	3,2	6,0
Березняк	0,79±0,03	0,26±0,03	1,05±0,04	0,18±0,01	3,0	5,8
<i>30 сентября</i>						
Сосняк	0,97±0,02	0,35±0,01	1,32±0,02	0,27±0,02	2,8	4,8
Лиственнично-сосновый лес	0,85±0,01	0,33±0,01	1,18±0,01	0,23±0,002	2,6	5,1
Березняк	0,87±0,01	0,33±0,01	1,20±0,01	0,26±0,01	2,6	4,5

Примечание. Хл – хлорофилл.

Каротиноиды призваны предохранять молекулы хлорофиллов от необратимого фотоокисления. В летний период во всех типах леса количество каротиноидов оставалось практически на одном уровне. Осенью наблюдалось увеличение данных пигментов в листовом аппарате подроста кедра сибирского (табл. 3).

Освещенность тесным образом связана с температурным режимом. Температура почвы на глубине 5 см весной более интенсивно прогревается в сосняке разнотравном, что, возможно, связано в первую очередь с нагревом коры взрослых сосен. Осеннее снижение освещенности при благоприятном температурном режиме почв способствовало увеличению суммы хлорофиллов. Наблюдаемое изменение отношения хлорофиллов «a»/«b» в сторону снижения указывает именно на адаптационные реакции пигментного комплекса листового аппарата хвои подроста кедра сибирского к внешним факторам. Сезонное увеличение каротиноидов к осени является физиологической нормой (см. табл. 1).

Таким образом, при максимальной сомкнутости крон древесного полога в разных типах леса накопление фотосинтетических пигментов у подроста кедра сибирского находилось практически на одном уровне. В период листопада в березняке крапивном у подроста кедра сибирского наблюдали процессы, характерные для старения хвои. Следовательно, подрост кедра сибирского обладает пластичностью к изменяющимся обстоятельствам среды и способен адаптироваться к различным условиям произрастания.

1. Журавлева М.В. Сезонная динамика физиологических процессов ели в насаждениях разного состава // Лесоведение. 1976. № 5. С. 46–50.

2. Ламан Н.А. Концепция биологического потенциала в исследованиях продукционного процесса растений // Регуляция роста, развития и продуктивности растений: Матер. II Междунар. конф. Минск: ИЭБ НАНБ, 2001. С. 3–24.
3. Елагин И.Н. Методика определения фенологических фаз у хвойных // Ботанический журнал. 1961. Т. 46. № 7. С. 984–992.
4. Смирнов В.В. Сезонный рост древесных пород главных древесных пород. М.: Наука, 1964. 167 с.
5. Медведева А.А. О развитии травяного покрова на горах в темнохвойных лесах Западной Сибири // Лесоведение. 1969. № 3. С. 58–65.
6. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 155 с.
7. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии. М.: Наука, 1971. С. 154–170.
8. Сказкин Ф.Д., Ловчиновская Е.И., Красносельская Т.А., Миллер М.С., Аникеев В.В. Практикум по физиологии растений. М.: Сов. наука, 1953. 310 с.
9. Садовническая Е.А. Радиационный режим горных лесов Сибири. Новосибирск: Наука, 1985. 123 с.
10. Жолкевич В.Н. Транспорт воды в растении и его эндогенная регуляция // 61-е Тимирязевские чтения. М.: Наука, 2001. 73 с.
11. Пособие по проведению анализа почв и составлению агропромышленных картограмм / Под ред. Н.П. Карпинского. М.: Россельхозиздат, 1965. С. 257–258.
12. Цельнекер Ю.Л., Малкина И.С., Ковалев А.Г., Чмора С.Н., Мамаев В.В., Молчанов А.Г. Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. 256 с.
13. Зотикова А.П. Диагностика состояния кедров сибирского по активности первичных фотосинтетических реакций // Проблемы кедров. Вып. 7. Экология, современное состояние, использование и восстановление кедровых лесов Сибири. Томск, 2003. С. 76–80.

A.N. Panov. Influence of light conditions indifferent forest types on Pinus sibirica seedling.

The adaptive mechanism of a plant organism in response to influence of different ecological factors is described, which shows adaptive regularity of the growing in different forest types under different light conditions.