

На правах рукописи

М. Сазонова

САЗОНОВА Татьяна Аркадьевна

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ
РЕАКЦИИ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ СЕВЕРО-ЗАПАДА
РОССИИ НА ВОЗДЕЙСТВИЕ ПРИРОДНЫХ И
АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ**

03.00.16 - экология

03.00.12. - физиология и биохимия растений

**Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Петрозаводск – 2006

Работа выполнена в Институте леса Карельского научного центра
Российской академии наук

Научный консультант

доктор биологических наук,
Кайбияйнен Лев Константинович

Официальные
оппоненты:

доктор биологических наук, профессор
Курец Владимир Константинович

доктор биологических наук,
Шереметьев Сергей Николаевич

доктор биологических наук, профессор
Лукина Наталья Васильевна

Ведущая организация

Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН

Защита состоится *6 декабря 2006 года в 14 часов* на заседании диссертационного совета Д 212.190.01 при Петрозаводском государственном университете по адресу: 185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33, эколого-биологический факультет, ауд. 326 теоретического корпуса.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского государственного университета

Автореферат разослан «6» ноября 2006 года.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Крупень И.М.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Хвойные растения имеют широкий ареал и являются основными лесообразующими видами Северо-Запада России. У хвойных растений, как любой биологической системы функционируют механизмы, поддерживающие их гомеостаз. Гомеостатирование внутренней среды в том диапазоне условий, где обитает вид, обеспечивает его адаптированность. По мнению Л.К. Кайбияйна (2003), поддержание средних параметров растения относительно средних параметров среды является параметрической адаптацией.

В настоящее время поиску инвариантных показателей на уровне растительного организма уделяется мало внимания. Это приводит к ограничениям в исследовании реакции организма как системного образования. В то же время эти показатели могут быть использованы для оценки устойчивого функционирования организма (Голдовский, 1981; Гродзинский, 1983; Веселова и др., 1993; Горшков, 1995; Кайбияйна, 2003 и др.). Поэтому поиск инвариантных показателей жизнедеятельности растительного организма, их количественные значения и возможности использования для оценки состояния как естественных, так и антропогенно трансформированных экосистем представляется фундаментальной и актуальной задачей.

Цель работы – выявить закономерности формирования гомеостаза хвойных растений и уровень стабильности параметров водного и минерального обменов как основы его поддержания в условиях таежной зоны Северо-Запада России.

Задачи исследования:

- определить инвариантные показатели водного и минерального обменов, характеризующие устойчивое функционирование хвойных растений в широком диапазоне факторов среды;

- изучить переменные водного обмена *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst. в суточной и годичной динамике с учетом факторов эндогенной и экзогенной природы;

- исследовать содержание и соотношение $N : P : K$ у *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst. в годичной динамике;

- изучить морфофизиологический статус хвойных растений (*Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst.) в различных условиях почвенного питания;

- исследовать морфофизиологические особенности хвойных растений (*Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb.) в условиях промышленного загрязнения;

- выявить роль природных и антропогенных факторов в дифференциации хвойных растений (*Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb.) по жизненному состоянию.

Научная повизна.

-Впервые проведено многолетнее исследование водного обмена хвойных растений (*Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst.) таежной зоны Северо-Запада России с использованием современных систем непрерывной и дискретной регистрации параметров этого процесса в полевых условиях. Впервые выявлены в погодичной динамике стабильные параметры водного обмена хвойных растений (на примере *Pinus sylvestris* L.), которые можно рассматривать как инвариантные показатели, участвующие в поддержании гомеостаза. Определены критические значения водного потенциала, являющиеся диагностическими для оценки состояния водного статуса *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst. Установлены диапазоны факторов среды (температура, относительная влажность воздуха и интенсивность солнечной радиации), обеспечивающие максимальную интенсивность водного обмена *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Karst. и *Betula pendula* Roth.

-Изучено содержание и соотношения $N : P : K$ и других элементов минерального питания в ксилемном соке (*Pinus sylvestris* L.) в различных типах леса в течение вегетации. Установлена стабильность в погодичной динамике показателей минерального обмена (содержание и соотношение $N : P : K$ в ксилемном соке) хвойных растений (на примере *Pinus sylvestris* L.), которые можно рассматривать как инвариантные, участвующие в поддержании гомеостаза.

-Установлен биологический оптимум соотношения $N : P : K$ для *Pinus sylvestris* L., который является одним из инвариантных показателей гомеостаза в минеральном обмене. Показано, что оптимизация минерального состава древесных растений (на примере *Pinus sylvestris* L.), обусловленная избирательностью поглощения элементов минерального питания, в естественной среде идет по пути стабилизации внутреннего (биологического) оптимума. Установлено, что стратегия развития растительного организма ориентирована на поддержание определенного устойчивого состояния, благоприятного для жизнедеятельности данного вида, а не на достижение максимальной продуктивности.

-Показано, что стратегия адаптации хвойных растений (*Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst.) к изменяющимся условиям среды направлена на поддержание параметров обменных процессов (водного и минерального обменов) на определенном уровне за счет структурных изменений фитомассы.

-Установлено, что сохранение $N : P : K$ на постоянном уровне входит в адаптивную стратегию хвойных растений (*Pinus sylvestris* L. и *Picea*

obovata Ledeb.) при воздействии на них промышленных поллютантов. Показано, что механизм поддержания гомеостаза в условиях слабого и сильного загрязнения («техногенная пустошь») проявляется на разных уровнях (организм, орган).

- Впервые выявлено несоответствие между функциональными показателями (уровни напряженности водного и минерального обменов) и морфологическими признаками при определении жизненного состояния хвойных растений (*Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb.) в условиях промышленного загрязнения.

Практическая значимость. Результаты, полученные в исследовании реакции хвойных растений на воздействие факторов естественной и антропогенной природы, могут быть использованы при разработке диагностических критериев и организации мониторинга в зонах влияния на лесные экосистемы промышленных предприятий.

Полученные в данном исследовании показатели водного режима хвойных растений в широком диапазоне воздействия факторов среды могут быть использованы в современных моделях при оценке ответных реакций таежных экосистем на изменение гидрометеорологических переменных и антропогенные нагрузки, а также в прогнозных моделях климата таежной зоны (Oltchev et al., 1996; Sellers et al., 1997; Smith et al., 1991).

Представленные в работе данные по закономерностям реакции хвойных растений на факторы антропогенной и естественной природы могут быть использованы в учебных курсах по физиологии растений для биологических, сельскохозяйственных и лесохозяйственных вузов, а также спецкурсов по устойчивости древесных растений.

Положения, выносимые на защиту.

- Основной стратегией адаптации хвойных растений при изменяющихся природных условиях и антропогенных нагрузках является поддержание гомеостаза внутренней среды организма за счет стабилизации показателей обменных процессов, в частности, водного и минерального.

- Поддержание инвариантности показателей минерального обмена древесных растений в естественных условиях осуществляется за счет систем эндогенной регуляции: структурных изменений фитомассы и избирательности поглощения элементов с целью стабилизации внутреннего (биологического) оптимума.

- В условиях сильного загрязнения («техногенная пустошь») одним из механизмов поддержания гомеостаза являются изменения в системе донорно-акцепторных отношений, направленные на функционирование приоритетного органа (хвои) за счет ингибирования других.

- Функциональные показатели обменных процессов (водный и минеральный) являются необходимой составляющей в методике выделения хвойных растений по жизненному состоянию в условиях загрязнения.

Апробация работы. Результаты исследований широко докладывались в виде устных и стендовых докладов на отечественных и международных конференциях: «Природные ресурсы Карелии и пути их рационального использования». Петрозаводск, 1973, «Биофизические и системные исследования в лесной биогеоценологии». Петрозаводск, 1976, «Термический фактор в развитии растений различных географических зон». Москва, 1979. «Молодеж. науч. конф. северных филиалов АН СССР». Сыктывкар, 1979. «Биологические проблемы Севера». Сыктывкар, 1981; Магадан, 1983. «Всесоюзное совещание по вопросам адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды». Петрозаводск, 1981. «Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях». Иркутск, 1982. «Актуальные проблемы развития лесопромышленного комплекса и организации строительства». Архангельск, 1982. «Проблемы физиологии и биохимии древесных растений». Красноярск, 1982; Петрозаводск, 1989. «Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Европейского Севера СССР». Петрозаводск, 1982. «Всесоюзный симпозиум по водному режиму растений». Ташкент, 1984. «Использование аэрокосмической информации при изучении энерго-массообмена экосистем». Суздаль, 1987. «Экологическая физиология хвойных, JUFRO».

Красноярск, 1991. «Газообмен растений в посевах и природных фитоценозах». Сыктывкар, 1992. «Экология и охрана окружающей среды». Пермь, 1995. «XX World Congress. JUFRO». Tampere, 1995. «Юбилейная научная конференция 50 лет КНЦ РАН». Петрозаводск, 1996. «Проблемы ботаники на рубеже XX - XXI веков» Санкт-Петербург, 1998. «Экология таежных лесов». Сыктывкар, 1998. «Экологический мониторинг лесных экосистем». Петрозаводск, 1999. «IV Съезд Общества физиологов растений России». Москва, 1999. «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Феноскандии». Петрозаводск, 1999. «Актуальные проблемы биологии и экологии». Сыктывкар, 1999. «Реакция растений на глобальные и региональные изменения природной среды». Иркутск, 2000. «Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке». Сыктывкар, 2001. «Биологические ресурсы и устойчивое развитие». Пушино, 2001. «Plant under environmental stress». Moscow, 2001. «Global monitoring for sustainability and security». St. Petersburg, 2005.

Публикации. Основное содержание диссертации опубликовано в 77 работах, в том числе в 3 коллективных монографиях, в 18 статьях в ре-

цензируемых журналах, в 56 публикациях в региональных изданиях и материалах конференций:

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 305 страницах, состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, списка литературы (496 наименований), иллюстрирована 50 рисунками, содержит 41 таблицу.

Организация исследований. Работа выполнена в Институте леса Карельского НЦ РАН в 1976-2006 гг. в рамках 10 госбюджетных тем и 1 хоздоговорной темы, а также многолетнего (1981-1990 гг.) международного советско-финляндского проекта № 12 и проекта INTAS 94-1570 «Evaluation of the response of a boreal forest ecosystem on climatic changes» (1993-1996 гг.). Автор являлся руководителем или соруководителем тем и разделов госбюджетных тем, а так же ответственным исполнителем разделов грантовых проектов.

Личный вклад автора заключается в постановке проблем и составлении программы исследований, участии во всех комплексных полевых исследованиях и камеральном опыте, анализе, систематизации и интерпретации данных.

Благодарности. Автор выражает большую благодарность своему научному консультанту, безвременно ушедшему из жизни, Л.К. Кайбияйнену, искреннюю благодарность за ценные советы и рекомендации в ходе подготовки работы проф. Е.Ф. Марковской и Т.С. Николаевской, признательность за участие в сборе материала в ходе полевых и камеральных исследований В.Б. Придача, Е.Н. Теребовой, С.М. Шредерс, Л.М. Виликайнен и особую благодарность за помощь в работе на всех этапах ее выполнения С.В. Колосовой и моей дочери – Алисе Красновой.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1 ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

В этом разделе работы дан краткий обзор истории формирования эколого-физиологического направления исследований (Заленский, 1956, 1977, 1982; Walter, 1974, Вознесенский, 1977; Лархер, 1978, Семихатова, Заленский, 1979; Цельникер, 1978, 1986, Цельникер и др., 1993), уделено внимание эколого-физиологической характеристике и методологическим аспектам ее получения (Дроздов и др., 1984; Курец, 1990; Попов, 1991; Марковская, 1994; Цельникер, 1986; Кайбияйнен, 2003), а так же изучению гомеостаза (Кеннон, 1929; Голдовский, 1981; Гродзинский, 1983; Веселова и др., 1993).

Известно, что основными обменными процессами, которые наиболее тесно взаимодействуют со средой, являются углеродный, водный, азотный обмены и обмен минеральных веществ в растениях (Лархер, 1978, 1990; Larcher, 1995). В

настоящей работе для понимания механизмов взаимодействия и функциональных связей в системе «растение-среда» мы рассматривали только показатели водного и минерального обменов. Проанализированы данные о составляющих водного обмена и разные подходы к его исследованию (Slatyer, Taylor, 1960; Слейчер, 1970, Hinckley et al. 1978; Whitehead, Jarvis, 1981; Zimmermann, 1983; Landsberg, 1986; Кайбияйнен, 2003 и др.), приведена характеристика параметров суточного ритма водного режима (Hinckley, Ritchie, 1973; Running et al., 1975; Hinckley et al., 1978; Whitehead, Jarvis, 1981), рассмотрен физический механизм движения воды через систему органов (Cowan, 1965; Dainty, 1969; Слейчер, 1970; Elting et al., 1972; Нобел, 1973; Hinckley et al., 1978) и физические теории формирования древесных стволов (Schinozaki et al., 1964, a; b; Кауфман, 1986). Показано, что водный потенциал наиболее адекватно отражает состояние воды в растении, степень напряженности водного режима и изменение баланса воды. Другой информативной характеристикой водного обмена является скорость водного потока.

Содержание химических элементов в растительных тканях и их соотношения определяются многими факторами, в число которых входит генетический, климатический, экологический, возрастной и техногенный (Крамер, Козловский, 1963; Лархер, 1978; Лир и др., 1978; Мамаев, 1972; Митрофанов, 1972; Родин, Базилевич, 1965 и др.). Приводятся данные по избирательности поглощения (Вавилов, 1968; Лавриченко, 1971; Иванова, Лавриченко, 1975; Ильин, 1985; Вахмистров и др., 1986), рассматривается состав и механизмы передвижения элементов по силеме (Wolffgang, 1954; Reuter, Barnes, 1963; Крамер, Козловский, 1983; Прокушкин, 1985; Казарян и др., 1982; Чернобровкина, Макаревский, 1988), большое внимание уделено роли соотношения макроэлементов *N:P:K* в жизнедеятельности организма (Журбицкий, 1963; Гулидова, 1966; Лавриченко, 1968; Лавриченко, Журбицкий, 1976; Журбицкий, Лавриченко, 1979; Стебакова, Белобородов, 1987).

Описаны закономерности суточной динамики водного режима растений в различных почвенно-климатических условиях (Судницын, Цельникер, 1960; Klepper, 1968; Turner, Waggoner, 1968; Судницын и др., 1971; Sukoff, 1972; Bareker, 1973; Losch, Franz, 1974; Running, 1976; Hellkvist, Parsby, 1976; Wolf et al., 1977; Huzulak, 1977; Robets, 1977; Gross, Pham-Nyugen, 1978; Whitehead, Jarvis, 1981 и др.). Большое внимание уделяется закономерностям суточных (Гарнага, 1963; Прокушкин, 1982) и сезонных (Новикова, 1962; Семенова, 1975; Баннов, 1976; Усова, 1977; Бережная, 1981; Репях и др. 1981; Прокушкин, 1982; Судницына, Озрина, 1993) изменений показателей минерального питания, затрагиваются вопросы содержания элементов в разновозрастной хвое (Сукачев, 1938, Гроздов, 1956, Паршевников, 1959, Баннов, 1976).

К настоящему времени накоплен богатый феноменологический материал по структуре фитомассы и интенсивности формирования первичной продукции, особенностей обмена веществ и энергии, биологического круговорота органического вещества, воды и элементов минерального питания для основных лесообразующих пород в разных регионах страны, охватывающих различные почвенно-климатические зоны (Ремезов и др., 1959; Казимиров, Морозова, 1973; Смоляк и др., 1974; Бойко и др., 1975; Романов и др., 1976; Дьлис, Носова, 1977; Казимиров др., 1977; Рябуха, 1977; Голубец, 1978; Мякушко, 1978; Казимиров и др., 1978; Эколого-биологические..., 1981; Голубец и др., 1983 и др.).

Таким образом, анализ литературных данных свидетельствует о том, что многочисленные исследования направлены на изучение лабильности водного режима и содержания элементов минерального питания у древесных растений во времени и пространстве. Основное внимание обращается на изучение пределов изменчивости, на ответные реакции процессов, на воздействия отдельных факторов среды. Поскольку регулирующие параметры среды очень изменчивы и число сочетаний их в комплексе воздействующих факторов велико, то и спектр ответных реакций на эти воздействия может быть достаточно большим. В то же время поиску инвариантных характеристик процессов водного обмена и обмена минеральных веществ не уделяется должного внимания.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объекты и районы исследования

Объектами исследования были хвойные растения, являющиеся основными лесообразующими породами Северо-Запада таежной зоны – *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Karst.) и *Picea obovata* Ledeb., в вегетационном опыте – проростки *Pinus sylvestris* L.). В работе даны их эколого-биологические характеристики.

Работа выполнена в южно-таежной подзоне (Тверская обл.) на территории Центрально-Лесного Биосферного заповедника (ЦЛБЗ), в среднетаежной подзоне (южная Карелия) на территории полевой лаборатории «Габозеро», лесобиологического стационара «Кончезеро» Института леса Кар НЦ РАН и на территории Ботанического сада Петрозаводского государственного университета (ПетрГУ), в северо-таежной подзоне восточно-европейской в районах действия Костомукшского ГОКа (северная Карелия) и Мончегорского комбината «Североникель» (Мурманская обл.). В работе описаны почвенно-климатические условия районов исследования, даны таксационные характеристики древесного яруса насаждений и приведены характеристики вредных выбросов комбинатов.

Методы исследования

Водные потенциалы охвоенных побегов (Ψ) определяли методом камеры давления (Сазонова, 1979), скорость водного потока по стволам древесных растений (V) – тепловым импульсным методом (Closs, 1957; Marschall, 1958; Кайбияйнен и др., 1981), температуру (T) и относительную влажность (H) воздуха – стандартными метеорологическими приборами (термограф и гигрограф), влажность почвы – термостатно-весовым методом, содержание N , P и K в растительных образцах согласно “Методическому руководству по ускоренному анализу золы растений и определению азота” (1990). Обработка экспериментальных данных проводилась методами дисперсионного, регрессионного и кластерного анализов (Зайцев, 1983 и др.).

Работу проводили с 1977 по 2005 гг.

ГЛАВА 3. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВРЕМЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВОДНОГО И МИНЕРАЛЬНОГО ОБМЕНОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Для нормального развития организма необходима определенная временная согласованность и синхронизация ритмов разных физиологических процессов как между собой, так и с ритмами среды. Среди множества ритмов наибольшее адаптационное значение имеют суточные и годовые ритмы. Они позволяют организму «не только приспособиться к физическим факторам среды, но и «использовать» естественную периодичность для распределения своих функций во времени» (Одум, 1975).

3.1 Временная изменчивость водных потоков и движущих их сил – водных потенциалов

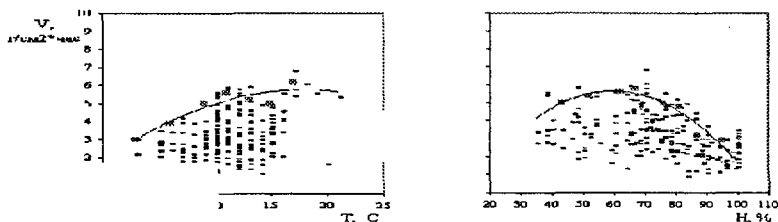
Известно, что показатели водного обмена закономерно варьируют в течение суток и на протяжении года (Hinckley, Ritchie, 1973; Hinckley et al., 1978 и др.). Поэтому для выявления инвариантных показателей необходима синхронная регистрация различных параметров водного обмена на одном объекте в течение длительного периода (минимум – вегетационный период) на фоне изменяющихся факторов среды. В настоящее время в получении таких комплексных системных экспериментальных данных существует определенный пробел.

Исследование суточной и сезонной динамики Ψ и V проведено на *Pinus sylvestris* и *Picea abies* в сосняке черничном свежем (полевая лаборатория «Габозеро», южная Карелия) и *Picea abies* в ельнике чернично-кисличном (ГЦБЗ, Тверская обл.) в условиях достаточного почвенного увлажнения.

Анализ результатов исследования показал высокую степень согласованности и синхронизации ритмов показателей водного обмена с ритмами среды. Коэффициенты автокорреляции по показателям водного обмена и их взаимной корреляции с ритмами среды были высоки (до 0.9), что свидетельствовало об активной координации и регуляции процессов жизнедеятельности растений во времени.

Высокая интенсивность процесса водного обмена наблюдалась в широких пределах варьирования гидрометеорологических переменных, что говорило о приспособленности исследуемых видов к широкому диапазону условий вегетации. Максимальная движущая водный поток сила (Ψ) у *Pinus sylvestris* и *Picea abies* наблюдалась при T и H , равных соответственно $\sim 15-25^{\circ}\text{C}$ и $\sim 35-60\%$ (рис. 1). Эти диапазоны T и H были одинаковы в южной и средней тайге у *Picea abies* и в разные вегетационные периоды — у *Pinus sylvestris*. Сходство этих диапазонов для двух видов древесных растений является закономерным, поскольку они произрастают в регионах с одинаковой вариабельностью климатических условий. Видовые различия наблюдали при сравнении зависимостей Ψ от интенсивности J , что согласуется с представлениями об их светолюбии (Цельникер, 1978).

Picea abies (L.) Karst.



Pinus sylvestris L.

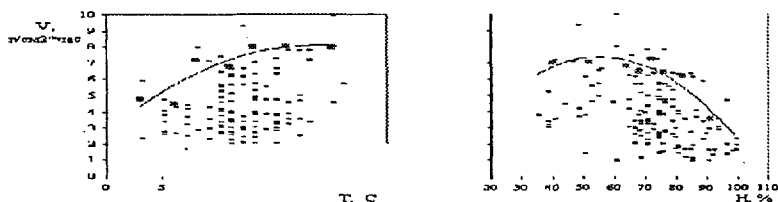
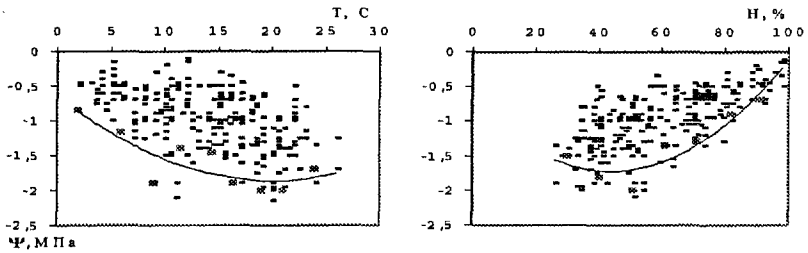


Рис. 1. Зависимость скорости водного потока (Ψ) по ксилеме деревьев *Picea abies* (L.) Karst. и *Pinus sylvestris* L. от температуры (T) и относительной влажности (H) воздуха.

Picea abies (L.) Karst.



Pinus sylvestris L.

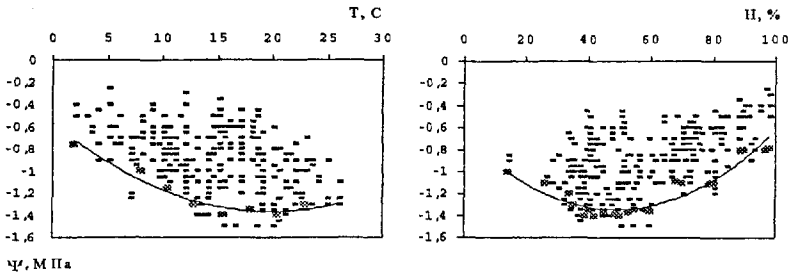


Рис. 2. Зависимость водного потенциала (Ψ) побегов деревьев *Picea abies* (L.) Karst. и *Pinus sylvestris* L. от температуры (T) и относительной влажности (H) воздуха.

Изменения Ψ и V как в течение суток, так и от суток к суткам в значительной степени зависели от колебаний погодных условий, важную роль играл и водный статус самих растений. Дневные величины Ψ_{min} побегов *Pinus sylvestris* и *Picea abies* варьировали в пасмурную и холодную погоду в пределах $-0.65 \dots -0.95$ МПа, в солнечную - *Pinus sylvestris* $-1.0 \dots -1.6$ МПа и *Picea abies* $-1.1 \dots -2.5$, ночные Ψ_{max} колебались от -0.2 до -0.7 МПа. Максимальные скорости водного потока по стволам *Pinus sylvestris* и *Picea abies* составили 9.96 и 8.60 г см⁻² ч⁻¹. Наибольшие среднемесячные величины V , наблюдаемые в летние месяцы, составили, например, в 1992 г. у *Pinus sylvestris* и *Picea abies* 3.6 ± 0.25 и 2.9 ± 0.3 г см⁻² ч⁻¹. Как среднемесячные, так и максимальные

величины V у *Pinus sylvestris* были выше, чем у *Picea abies*, что было связано с большим ксилемным сопротивлением у *Picea abies* по сравнению с *Pinus sylvestris* (Hellkvist et al., 1974; Jarvis, 1976).

Таблица 1

Погодная динамика предрассветных (Ψ_{max}) и дневных (Ψ_{min}) водных потенциалов побегов *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst.

Год	<i>Pinus sylvestris</i> L.		<i>Picea abies</i> (L.) Karst.	
	Ψ_{max} , МПа	Ψ_{min} , МПа	Ψ_{max} , МПа	Ψ_{min} , МПа
1977	-0,48±0,02	-1,07±0,03	-	-
1978	-0,44±0,02	-1,06±0,02	-	-
1979	-0,45±0,01	-1,17±0,03	-	-
1982	-0,48±0,02	-	-	-
1983	-0,43±0,01	-1,15±0,03	-	-
1984	-0,44±0,01	-1,17±0,02	-	-
1988	-0,43±0,02	-1,06±0,03	-	-
1989	-	-1,19±0,03	-	-
1992	-0,45±0,02	-1,04±0,03	-0,42±0,03	-1,29±0,04
1997	-0,40±0,02	-1,05±0,03	-0,43±0,03	-1,23±0,04
M±m	-0,44±0,01	-1,07±0,02	-	-
v	5,3	5,2	-	-
p	1,7	1,7	-	-

Примечание. M±m - среднее и его ошибка, v- коэффициент вариабельности, p - показатель точности.

Таблица 2

Динамика средней за вегетационный период среднесуточной скорости водного потока по ксилеме ствола *Pinus sylvestris* L.

Год	V_{abs} , г см ⁻² час ⁻¹
1977	3.12±0.17
1978	3.00±0.23
1979	3.24±0.08
1992	3.21±0.22
M±m	3.13±0.06
v	3.7
p	1.9

Примечание. M±m - среднее и его ошибка, v- коэффициент вариабельности, p - показатель точности

Диапазоны изменчивости показателей водного обмена сохранялись в разные вегетационные периоды. Это явилось основанием для расчета средних за вегетацию величин Ψ и V . Как видно из таблиц 1 и 2, они слабо варьируют (v = 5.3, 5.2 и 5.7), т.е. являются одинаковыми в разные годы исследования.

Таким образом, средняя за вегетационный период среднесуточная скорость водного потока, средние за вегетационный период максимальный и минимальный Ψ являются инвариантными показателями, участвующими в поддержании гомеостаза.

Анализ литературы по регуляции водного статуса растений (Крамер, Козловский, 1983 и др.) позволил предположить, что одним из механизмов поддержания гомеостаза на уровне водного режима является устьичная регуляция. Для проверки этого предположения мы провели исследование сопряженности водного потенциала с другими параметрами водного режима, в частности, скорости водного потока и интенсивности транспирации. Это дало возможность оценить различные уровни водного дефицита в растении и выявить предельный дефицит воды в растении, переход через который приводит в действие механизмы внутренней регуляции в водном обмене древесного растения.

Как видно из рис. 3 и 4, скорость водного потока (V) и интенсивность транспирации (E) достигают своих максимальных величин при определенных значениях Ψ . Дальнейшее уменьшение Ψ (увеличение движущей водный поток силы или увеличение водного дефицита) приводит к уменьшению V и E , связанному со снижением ксилемной и устьичной проводимости.

В настоящее время разрабатываются представления о существовании обратной связи между проводимостью ксилемы и устьиц. Расходуемая на транспирацию вода замещается в ксилеме газом, который выделяется из воды в трахеидах (явление кавитации), а также проникает путем диффузии из соседних тканей. Увеличение степени дегидратации ксилемы увеличивает и $grad\Psi$, при определенном значении которого может наблюдаться полное заполнение трахеид газом, т.е. их эмболия и потеря проводящей функции. Но благодаря устьичному ограничению транспирации $grad\Psi$ не достигает этого предельного значения. Поэтому этот уровень Ψ (мы назвали его *критический водный потенциал*), который не превышает величину, соответствующую устьичному ограничению интенсивности транспирации, предлагается характеризовать как «нормальный» водный дефицит. Величины Ψ ниже этого уровня мы определили как «негативный» водный дефицит, который может оказывать ингибирующее влияние на другие физиологические процессы.

Сравнение «критических» величин $\Psi_{кр.}$, выявленных для *Pinus* и *Picea abies* соответственно -1.15 ± 0.11 и -1.50 ± 0.20 МПа, с усредненными за вегетационный период Ψ , соответственно -1.07 ± 0.02 и -1.23 ± 0.04 МПа (табл. 1), свидетельствует о том, что у этих видов древесных растений наблюдается "нормальный" водный дефицит.

Таким образом, можно считать, что изменяющиеся устьичное и ксилемное сопротивления, благодаря которым растение удерживает величину водного дефицита Ψ в определенном диапазоне, является механизмом регуляции водного режима, необходимым для поддержания гомеостаза.

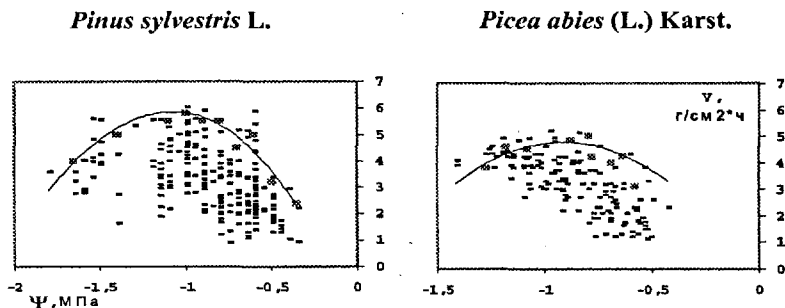


Рис. 3. Зависимость скорости водного потока (V) по ксилеме ствола *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst. от водных потенциалов побегов (Ψ).

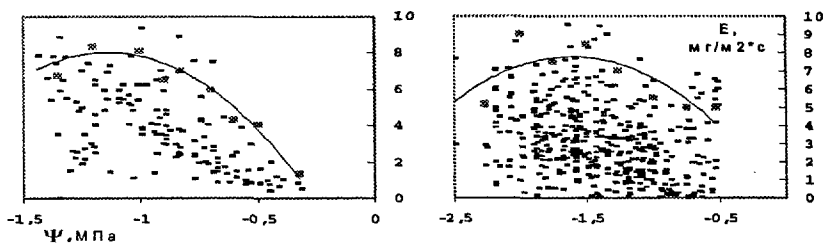


Рис. 4. Зависимость интенсивности транспирации (E) *Pinus sylvestris*, *Picea abies* от водного потенциала (Ψ) побегов (данные по транспирации *Pinus sylvestris* и *Picea abies* соответственно Б.М.Веселкова и А.В.Варлагина)

3.2 Годичная динамика содержания и соотношения $N : P : K$ в органах и тканях *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst.

Древесные растения обладают большими возможностями изменения содержания азотных, фосфорсодержащих веществ и калия в органах и тканях и их перераспределения в соответствии с потребностями растительного организма в течение года (Судачкова, 1977; Новицкая, Чикина, 1980; Габукова, 1989; Чернобровкина, 2001; и др.). Если по динамике содержания элементов в органах хвойных растений имеется большое ко-

личество работ, то данные по соотношению $N : P : K$ практически отсутствуют в литературе. Для понимания взаимосвязей между органами в системе целого растения необходимо также исследование содержания и соотношения $N : P : K$ в проводящей системе растения - ксилеме древесных растений. Однако этот вопрос остается слабо изученным (Bames, 1963; Казарян и др., 1982; Прокушкин, 1982). Недостаточно данных по годичной динамике содержания и соотношения $N : P : K$ в ксилемном соке (Чернобровкина, Макаревский, 1988; Smith, Shortle, 2001).

Работа проведена на *Pinus sylvestris* и *Picea abies* (почки, разновозрастная хвоя) в сосняке черничном и ельнике черничном (Ботанический сад ПетрГУ, южная Карелия) и на *Pinus sylvestris* (ксилемный сок) в сосняке вересковом (стационар «Кончезеро», южная Карелия).

Годичная динамика содержания и соотношения $N : P : K$ в ксилемном соке *Pinus sylvestris*, в почках и разновозрастной хвое *Pinus sylvestris* и *Picea abies* обусловлена различиями в потребностях растительного организма в разные фазы развития древесного растения. Так, изучение N, P и K в ксилемном соке *Pinus sylvestris* показало, что содержание этих элементов изменяется по мере прохождения растением фаз роста и развития (табл. 3).

Таблица 3

Годичная динамика содержания и соотношения $N : P : K$ в ксилемном соке *Pinus sylvestris* L.

Показатель	Фенофаза				
	Подготовка к росту	Начало роста	Интенсивный рост	Окончание роста	Период покоя
$N, \text{мг л}^{-1}$	27.8 ± 2.9	44.8 ± 4.3	58.0 ± 3.7	28.7 ± 2.6	42.3 ± 5.8
$P, \text{мг л}^{-1}$	9.7 ± 0.6	9.9 ± 0.7	14.2 ± 0.7	11.2 ± 0.8	16.1 ± 1.0
$K, \text{мг л}^{-1}$	74.7 ± 3.7	69.0 ± 5.9	87.1 ± 3.0	58.1 ± 3.6	62.7 ± 4.1
Доля $N, \%$	25.4 ± 2.2	35.8 ± 2.9	36.4 ± 2.1	30.8 ± 2.8	35.3 ± 2.7
Доля $P, \%$	9.1 ± 1.4	8.4 ± 1.5	9.3 ± 1.8	10.7 ± 1.3	13.2 ± 1.7
Доля $K, \%$	66.3 ± 2.5	56.3 ± 2.4	55.2 ± 2.6	59.4 ± 2.1	52.4 ± 2.8

Таблица 4

Динамика средних за вегетационные периоды содержания N, P, K и их доли в соотношении $N : P : K$ в ксилемном соке *Pinus sylvestris* L.

Показатель	Год исследования			F	p
	1988	1989	1990		
$N, \text{мг л}^{-1}$	42.7 ± 2.1	39.0 ± 1.8	42.5 ± 2.8	1.41	0.2551
$P, \text{мг л}^{-1}$	11.7 ± 0.4	12.7 ± 0.8	12.2 ± 0.4	1.16	0.3231
$K, \text{мг л}^{-1}$	71.7 ± 3.0	74.8 ± 3.1	77.3 ± 3.4	2.92	0.0660
Доля $N, \%$	33.1 ± 2.4	32.0 ± 1.6	32.1 ± 2.6	1.07	0.3543
Доля $P, \%$	10.2 ± 0.6	10.3 ± 0.5	9.0 ± 0.3	1.77	0.1840
Доля $K, \%$	57.0 ± 3.6	58.4 ± 2.9	59.3 ± 3.1	2.01	0.0794

Примечание. F_f - критерий Фишера эмпирический, p - уровень значимости.

Диапазон варьирования содержания N , P и K в почках, хвое и ксилемном соке был значительно больше диапазона варьирования долей элементов в соотношении $N : P : K$. Наряду с этим соотношение $N : P : K$ значимо изменялось в процессе развития хвои от почки до двухлетней хвои. Так, например, в почке, в однолетней и двухлетней хвое *Pinus sylvestris* соотношение элементов составило, соответственно, $57 : 10 : 33$, $60 : 9 : 31$ и $72 : 9 : 19$. Эти изменения тесно связаны с собственной избирательностью отдельных органов (Вахмистров, 1966).

Данные по минеральному обмену, усредненные за период вегетации содержание и соотношение $N : P : K$ в ксилемном соке, также как и показатели водного обмена, не обнаружили достоверных ($p > 0.05$) различий в погодичной динамике (табл. 4). Следовательно, содержание и соотношение $N : P : K$ в ксилемном соке *Pinus sylvestris* также могут считаться инвариантными показателями, участвующими в поддержании гомеостаза.

ГЛАВА 4 СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ВЗАИМОСВЯЗИ У ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ ПРИ РАЗНЫХ ПОЧВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Известно, что ареалы хвойных растений достаточно широки, и они произрастают в различных почвенно-климатических условиях. Однако вопрос об изменении инвариантных показателей в пространстве этих почвенно-климатических условий остается недостаточно исследованным.

4.1 Влияние градиента почвенных условий на показатели водного и минерального обменов *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) Karst. и структуру их фитомассы

Работа по исследованию показателей водного обмена проведена на *Pinus sylvestris* в экологическом ряду сосновых древостоев в течение трех вегетационных периодов в дни с разными погодными условиями (станция «Кончезеро», южная Карелия).

Наши исследования Ψ_{min} и Ψ_{max} охвоенных побегов *Pinus sylvestris*, произрастающих в сосняках брусничном, черничном свежем и кустарничково-долгомошном, показали отсутствие значимых ($p > 0.05$) различий как по отдельным дням, так и за периоды вегетации. Одинаковыми были и диапазоны их изменчивости. Вариабельность этих величин, была связана с колебаниями погодных условий и водного статуса растений, но не зависела от почвенных условий.

Таким образом, по показателям водного обмена (Ψ_{min} и Ψ_{max}) *Pinus*

sylvestris мы установили стабильные диапазоны изменчивости, не зависящие от почвенных условий.

Для анализа показателей минерального обмена использовали опубликованные данные Р.М. Морозовой (Казимиров, Морозова, 1972; Казимиров и др., 1977), полученные в экологических рядах сосновых и еловых древостоев.

Анализ соотношения $N : P : K$ в различных органах, тканях и целом растения *Pinus sylvestris* и *Picea abies* показал его стабильность, что свидетельствовало о сбалансированности в растениях основных обменных процессов, несмотря на различия в почвенных условиях (табл. 5). При этом большей уровень стабильности соотношения $N : P : K$ был отмечен для *Picea abies* по сравнению с *Pinus sylvestris*, для которой выявлены две контрастные группы фитоценозов. Первая группа включала сосняки, произрастающие на сухих и свежих почвах: лишайниковый, вересковый и брусничный. Во вторую группу вошли сосняки, произрастающие на свежих, сырых и мокрых почвах: черничный свежий, черничный влажный, кустарничково-долгомощный и багульниково-сфагновый.

Анализ содержания минеральных элементов по органам растений (хвоя, кора, корни и ствол) показал их зависимость от почвенных условий. В то же время, при расчете на целое растение (единицу массы древостоя) были получены стабильные значения содержания зольных элементов и азота. Для соснового древостоя эта величина составила $4.51 \pm 0.06 \text{ кг т}^{-1}$, коэффициент вариации 3.5%, для елового древостоя - $1.09 \pm 0.03 \%$, коэффициент вариации 7.2% (табл. 5).

Таким образом, слабое варьирование этих величин позволяет считать их инвариантными показателями минерального обмена *Pinus sylvestris* и *Picea abies*.

Этот результат представляет особый интерес. Выявленные различия при расчете на орган и целое растение свидетельствуют о существовании механизма поддержания гомеостаза на уровне организма, за счет перераспределения между органами.

Полученный результат представляет особый интерес, поскольку выявленные различия при расчете на орган и целое растение свидетельствуют о существовании механизма поддержания гомеостаза на уровне организма за счет перераспределения минеральных элементов между органами. Это предположение подтверждается исследованиями структуры фитомассы при изменении почвенно-климатических условий и, в частности, для анализируемых экологических рядов сосновых и еловых древостоев (Казимиров и др., 1977). Сопоставление данных по содержанию минеральных элементов в органах растений и по их структурным харак-

теристикам показало, что при ухудшении почвенных условий увеличивается доля органов более богатых элементами минерального питания (хвоя, корни) и уменьшается доля более бедных (ствол). Такие изменения приводят к тому, что в единице органической массы содержание зольных элементов и N оказывается постоянным, не зависящим от почвенных условий.

Таблица 5.

Доли N , P и K в соотношении $N : P : K$ и содержание зольных элементов и N в целом растении (древостое) в зависимости от почвенных условий

Тип леса	$N:P:K$, %	*Сумма зольных элементов и N
Сосновые древостои		
Лишайниковый	65:5:30	4.83
Вересковый	67:5:28	4.56
Брусничный	69:5:26	4.50
Черничный свежий	75:5:20	4.31
Черничный влажный	74:5:21	4.49
Кустарничково-долгомошный	74:5:21	4.52
Багульничково-сфагновый	74:4:22	4.35
$M \pm m$	-	4.51±0.06
Коэффициент вариабельности	-	3.5
Показатель точности	-	1.3
Еловые древостои		
Лишайниково-каменистый	68:7:25	1.22
Брусничный	67:7:25	1.11
Черничный	68:7:25	1.04
Чернично-кисличный	68:7:25	1.00
Кисличный	67:6:27	1.01
Долгомошный	69:7:24	1.18
Болотно-травяный	67:6:27	1.14
$M \pm m$	-	1.09±0.03
Коэффициент вариабельности	-	7.2
Показатель точности	-	2.7

Примечание. *По данным Р.М. Морозовой (Казимиров и др., 1977; Казимиров, Морозова, 1973), для сосновых древостоев рассчитаны в $kg\ t^{-1}$, для еловых – в %. $M \pm m$ – среднее и ошибка средней.

Следовательно, формирование в худших условиях произрастания относительно высоких запасов хвои и корней, т.е. органов, выполняющих ассимиляционную и поглощающую функции, является адаптивным механизмом, направленным на обеспечение необходимого для нормальной жизнедеятельности растения уровня содержа-

ния и соотношения элементов минерального питания. В литературе этот механизм называют «структурная адаптация» (Кайбийнен, 2003).

Результаты нашего исследования показали, что инвариантные показатели по водному и минеральному обменам поддерживаются растительным организмом на определенном уровне и, таким образом, стратегия адаптации древесных хвойных растений к изменяющимся условиям среды направлена на поддержание гомеостаза за счет изменения масс органов растения.

4.2 Изменчивость морфометрических показателей *Pinus sylvestris* L., содержания и соотношения $N : P : K$ в его органах при вариациях соотношения $N : P : K$ в среде (вегетационный опыт)

Анализ литературы по минеральному обмену дал основание предположить, что механизмом его регуляции, прежде всего, является избирательность поглощения минеральных элементов и их распределение и перераспределения по органам (Вахмистров, 1966). В литературе обсуждается вопрос о балансе между содержанием элементов в среде и растении (Сабинин, 1955; Ниловская, Арбузова, 1978; Арбузова, Ниловская, Силецкая, 1978; Ильин, 1985; Вахмистров и др., 1986; Вахмистров, Воронцов, 1997 и др.), однако есть существенный пробел в исследовании влияния соотношения $N : P : K$ в среде на содержание и соотношение $N : P : K$ в растении и, прежде всего, у древесных растений.

Растения *Pinus sylvestris* выращивали в течение 2-х месяцев на питательных средах с одинаковой суммарной концентрацией $N+P+K$ (6.75 мг-ат./кг), но при разных соотношениях $N : P : K$ (в ат.% от их суммы) в камеральных условиях (табл. 6).

Сопоставление данных по содержанию и соотношению $N : P : K$ в питательной среде и растении показало их существенные различия. Так, изменение содержания в среде N, P, K по вариантам опыта составило 96, 96 и 92 %, тогда как в целом растении - 56, 55 и 66 %, соответственно. При соотношениях $N : P : K$ в искусственной среде с диапазонами (4-92):(4-92):(4-48), диапазон соотношения $N : P : K$ в растении был значительно уже и составил соответственно (41-78):(7-16):(15-48). Полученные данные позволили выбрать пределы соотношения $N : P : K$ в среде, которые значительно меньше экспериментальных, соответственно (10-70):(15-70):(4-27). Они обеспечивали относительную стабильность соотношения $N : P : K$ в растении, соответственно (55-72):(10-16):(16-35).

Таблица 6

Содержание и соотношение $N : P : K$ в питательной среде и растениях

Номер варианта	В питательной среде				В растениях			
	концентрация, мг-ат./кг			соотношение $N:P:K$, ат.%	содержание, мг-ат./г сухой массы			соотношение $N:P:K$, ат.%
	N	P	K		N	P	K	
1	0.27	6.21	0.27	4:92:4	22.00±1.78	5.60±0.31	9.70±0.40	59:15:26
2	0.27	4.72	1.76	4:70:26	21.30±1.74	5.10±0.22	15.20±0.83	51:12:37
3	0.27	3.24	3.24	4:48:48	20.40±1.75	5.30±0.26	23.60±0.49	41:11:48
4	6.21	0.27	0.27	92:4:4	46.30±2.01	4.00±0.33	9.00±0.33	78:7:15
5	4.72	1.76	0.27	70:26:4	36.10±1.90	6.00±0.41	8.90±0.36	71:12:17
6	3.24	3.24	0.27	48:48:4	37.00±1.96	8.90±0.63	8.50±0.30	68:16:16
7	1.76	4.72	0.27	26:70:4	30.70±1.81	4.70±0.32	8.00±0.17	71:11:18
8	1.36	4.72	0.67	20:70:10	26.30±1.66	4.70±0.27	11.10±0.24	62:11:27
9	1.02	4.72	1.01	15:70:15	27.20±1.60	4.80±0.23	11.80±0.31	62:11:27
10	0.67	4.72	1.36	10:70:20	24.60±1.75	4.60±0.20	13.40±0.25	58:11:31
11	4.72	1.02	1.01	70:15:15	36.30±2.10	5.40±0.28	13.70±0.34	65:10:25
12	4.72	1.36	0.67	70:20:10	39.30±1.94	5.60±0.19	9.50±0.20	72:10:18
13	1.76	2.49	2.50	26:37:37	24.90±2.06	6.80±0.31	22.90±1.10	46:12:42
14	3.24	1.76	1.75	48:26:26	32.80±1.81	6.40±0.24	21.50±0.75	54:11:35
15	3.24	2.50	1.01	48:37:15	32.90±2.03	5.50±0.25	11.00±0.58	67:11:22
16	2.50	3.24	1.01	37:48:15	29.50±1.83	6.20±0.36	11.30±0.43	63:13:24
17	1.76	3.24	1.75	26:48:26	28.50±1.62	5.70±0.29	14.90±0.35	58:12:30
18	1.01	3.98	1.76	15:59:26	24.00±1.44	4.30±0.21	15.20±0.28	55:10:35
19	3.98	1.76	1.01	59:26:15	30.40±1.92	5.60±0.30	14.70±0.44	60:11:29
20	3.98	2.50	0.27	59:37:4	30.10±1.98	6.10±0.29	8.60±0.30	67:14:19
21	3.60	1.90	1.25	53:28:19	28.30±1.72	5.60±0.22	14.40±0.42	59:11:30

Приведенные данные показали, что диапазон варьирования содержания, и, в большей степени, соотношения $N : P : K$ в растениях уменьшился в несколько раз за счет избирательности поглощения минеральных элементов проростками *Pinus sylvestris*. Полученные результаты поддерживают гипотезу Д.Б. Вахмистрова (1966) о двух видах избирательной способности к поглощению. Первая (абсолютная избирательность) обеспечивает различие между содержанием элементов в среде и растении, а вторая (относительная избирательность) связана с поддержанием в определенных условиях стабильного соотношения $N : P : K$ в растении, что и следует из экспериментальных данных опыта. Это дает нам основание предполагать, что именно во втором диапазоне условий минерального питания (табл. 6) соотношение $N : P : K$ относительно стабильно и поддерживается как гомеостатический показатель, свидетельствующий о равновесном соотношении основных метаболических процессов в растении.

Для расчета соотношений элементов, которые определяют хозяйственный и внутренний (биологический) оптимумы мы использовали мето-

дические подходы, разработанные Д.Б. Вахмистровым с сотрудниками (Вахмистров, Федоров, 1982; Вахмистров и др., 1986; Вильямс и др., 1986; Вахмистров, Смирнова, 1991; Вахмистров, Воронцов, 1994, 1997). Хозяйственный оптимум – это соотношение $N : P : K$ в среде, которое обеспечивает образование максимальной биомассы растений. Биологический оптимум – это такое соотношение $N : P : K$ в среде, при котором эти элементы поглощаются и накапливаются в том же самом соотношении. Для проростков *Pinus sylvestris* они составили соответственно 53:28:19 и 55 : 8 : 37.

Представляется интересным сравнение этих величин с результатами, полученными для *Pinus sylvestris* в естественных условиях произрастания. В исследовании годичной динамики содержания и соотношения $N : P : K$ в однолетней хвое *Pinus sylvestris* (гл.3.2) мы получили соотношение $N : P : K$ равное (59-71) : (7-10) : (21-32), которое близко величине внутреннего оптимума. Это свидетельствует о том, что оптимизация минерального питания в природе идет по пути стабилизации внутреннего (биологического) оптимума. Данный результат является экспериментальным подтверждением представления о стратегии развития растительного организма, которая ориентирована не на достижение максимальной продуктивности, а на поддержание некоторого устойчивого состояния, благоприятного для жизнедеятельности данного вида (Бауэр, 1935), или максимальной надежности воспроизведения и сохранения вида (Вахмистров, Воронцов, 1997).

Таким образом, соотношение $N : P : K$ в хвое оказалось сходным с этим показателем, полученным в естественной среде и, отражая биологический оптимум растения, является инвариантным показателем, связанным с гомеостазом организма.

ГЛАВА 5 МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ НА ПРОМЫШЛЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ

Проведенный нами анализ широкого спектра условий произрастания хвойных растений на Северо-Западе России показал, что они обеспечивают их успешное произрастание. Неблагоприятными условиями, которые могут привести к структурно-функциональным нарушениям хвойных растений, может быть влияние антропогенного фактора и, в частности, промышленного загрязнения.

На Северо-Западе России крупнейшими источниками промышленных эмиссий являются Костомукшский горно-обогатительный комбинат (Республика Карелия) и Мончегорский медно-никелевый комбинат “Се-

вероникель” (Мурманская область), которые действуют соответственно с 1982 и 1938 гг. Важным направлением мониторинга лесных биогеоценозов, подвергающихся действию промышленных поллютантов, является наблюдение за морфофизиологическим состоянием основных лесообразующих пород. Данная информация необходима для более глубокого понимания закономерностей приспособительных реакций древесных растений в условиях техногенного прессинга, когда качественно и количественно изменяется диапазон варьирования внешних факторов. При этом выявляемые особенности ответных реакции растений дополняют общую картину функционирования растительного организма в антропогенных условиях среды того или иного региона.

В последние десятилетия такие наблюдения начали проводить в зонах влияния Костомукшского ГОКа (Габукова, Ивонис, 1994; Фуксман и др., 1997 и др.) и Мончегорского комбината «Североникель» (Кайбияйнен и др., 1994, 1995, 1998; Лукина, Никонов, 1996, 1998; Фуксман, 1999; Придача, 2002; Терехова, 2002; Галибина, 2003; Сухарева, Лукина, 2004 и др.). В условиях промышленного загрязнения Костомукшского ГОКа и Мончегорского комбината «Североникель» основными компонентами их выбросов в виде поллютантов являются сера (*S*) и тяжелые металлы (*TM*), которые могут адсорбироваться и поглощаться растительностью.

Пробные площади были расположены в сосняках черничных на расстоянии 0,5, 2, 5, 8 и 25 км от Костомукшского ГОКа (северная Карелия) и в сосняках кустарничково-лишайниковых и ельниках зеленомошно-кустарничковых на расстоянии 10, 30 и 60 км от комбината «Североникель» (Мурманская обл.).

Воздействию техногенных выбросов подвергается в первую очередь ассимиляционный аппарат, являющийся наиболее чувствительным органом растений. Поэтому основное внимание уделяли исследованию хвои, ее морфометрических показателей, а также содержанию в ней загрязняющих веществ и минеральных элементов. Особый интерес представляет изучение соотношения $N : P : K$ в хвое при разном уровне загрязнения, поскольку эти данные отсутствуют в литературе.

Анализ содержания *TM* в хвое показал, что в условиях слабого загрязнения (зона действия Костомукшского ГОКа) разница между контрольным (25 км) и опытным (8 км) участками по содержанию Ni, Cu и Fe в хвое *Pinus sylvestris* составила в среднем соответственно 15, 5 и 25%. В условиях сильного загрязнения (зона действия комбината «Североникель») различия по содержанию *TM* в хвое *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* между контрольным и опытными участками были большими (2-10 раз). С приближением к комбинату содержание *TM* в хвое нелинейно возросло ($R^2=75-95\%$).

Сопоставление содержания S в хвое *Pinus sylvestris* в зонах действия обоих комбинатов показало разное количественное увеличение элемента по мере приближения к источникам загрязнения. Так, предельные величины содержания S в хвое *Pinus sylvestris* в зоне действия Костомукшского ГОКа составили 0.02–0.12 % на участках соответственно 25 и 0.5 км от комбината. В условиях комбината «Североникель» наибольшее содержание S в хвое деревьев наблюдали на ближайшем к комбинату участке (10 км), оно не зависело от времени его работы и составило для *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* соответственно, 0.113–0.116% и 0.181–0.189%.

Полученные данные превосходят предельно допустимые концентрации S в хвое, составляющие по литературным источникам для *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* соответственно 0.05–0.14 и 0.08–0.12 % (Баракхенова, 1992, 1995; Рожков и Михайлова, 1989 и др.).

В условиях слабого уровня загрязнения (зона влияния Костомукшского ГОКа) мы не наблюдали негативного влияния промышленных поллютантов. Напротив, отмечалось их стимулирующее воздействие на метаболизм *Pinus sylvestris* (Теребова, 2002) и улучшение их почвенного питания (Загуральская, 1997; Загуральская, Зябченко, 1994; Федорец, 2001). Это привело к увеличению массы (~на 10–40%) и длины (~на 10–20%) хвои, а также к некоторому улучшению роста в 10-километровой зоне вокруг Костомукшского ГОКа (Состояние ..., 1997). Ассимиляционный аппарат растений на разном расстоянии от комбината был представлен при этом хвоей пяти и более лет жизни, что является нормой для северной подзоны тайги, и свидетельствует о сохранении целостности растительного организма в исследуемых условиях. Вероятно, в условиях слабого уровня загрязнения система донорно-акцепторных отношений координирует согласованность метаболических процессов, отражением чего явилась стабилизация на уровне целого растения соотношения $N : P : K$ и его независимости от градиента загрязнения.

Напротив, в условиях сильного загрязнения поллютанты непосредственно воздействуют на растительный организм, разрушая его структуру. Так, исследованиями Л.К. Кайбияйна с сотрудниками (1994; 1995) показано, что осаждение загрязнителей на поверхности хвои *Pinus sylvestris* и *Picea abies* приводит к разрушению ее поверхности и внутренней структуры, загрязнению устьиц. Показано, что с проникновением поллютантов в почву происходит и отмирание части корней (Норин, Ярмишко, 1990; Ярмишко, 1997). В нашей работе и литературных источниках (Лукина, Никонов, 1996) отмечается, что с увеличением промышленной нагрузки (приближение к источнику загрязнения) происходит уменьшение

морфометрических показателей хвои, а также значительное понижение радиального прироста ствола (Ярмишко, 1997).

В то же время по нашим данным с увеличением промышленной нагрузки нелинейно возрастало содержание N и K , достигая максимальных величин на участке, ближайшем к комбинату, когда на деревьях оставалась хвоя только первых лет жизни (табл. 7). В то же время доли элементов в соотношении $N : P : K$ в хвое последних лет жизни не зависели от градиента загрязнения.

Таблица 7

Оценка влияния удаленности от источника загрязнения на содержание и соотношении $N : P : K$ в однолетней хвое *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Ledeb. в зоне действия Мончегорского комбината «Североникель»

Показатель	<i>Pinus sylvestris</i> L.			<i>Picea obovata</i> Ledeb.		
	F_f	p	$R^2, \%$	F_f	p	$R^2, \%$
N	20.68*	0.0000	29.5	45.82*	0.0000	64.2
P	7.59*	0.0009	-	18.66*	0.0000	-
K	33.85*	0.0000	41.0	12.66*	0.0000	32.9
Доля N	2.05	0.1403	-	3.17	0.1600	-
Доля P	3.62	0.0070	-	3.79	0.1000	-
Доля K	2.54	0.0893	-	1.50	0.2359	-

*Различия достоверны

Примечание. F_f - критерий Фишера эмпирический, p - уровень значимости, R^2 - коэффициент детерминации.

Эти данные косвенно свидетельствуют о нарушениях в системе донорно-акцепторных отношений и абсолютизации хвои как единственного приоритетного органа за счет сильного ингибирования остальных органов растения. Результаты нашего исследования показали, что свойство хвои быть приоритетным органом в системе целого растения может сохраняться и в условиях промышленного загрязнения, а свойство гомеостатирования в виде поддержания соотношения $N : P : K$ может реализоваться только на уровне именно этого органа.

Таким образом, поддержание $N : P : K$ на относительно постоянном уровне входит в адаптивную стратегию исследуемых видов хвойных растений и в стрессовых условиях. Однако системы поддержания в условиях слабого и сильного («техногенная пустошь») загрязнения отличаются, прежде всего, уровнем гомеостатирования (организм, орган). Следовательно, наше исследование позволило выявить еще один механизм поддержания гомеостаза - это переход гомеостатирования от уровня целого растения к преобладанию его на уровне органа.

ГЛАВА 6 ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВАРЬИРОВАНИЯ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ РАЗНОГО ЖИЗНЕННОГО СОСТОЯНИЯ ПРИ ДЕЙСТВИИ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ

Известно, что в фитоценозе выделяются растения разного уровня жизненности или категории состояния. Обычно в основе этого выделения лежат морфометрические показатели (Злобин, 1989 и др.). Любые изменения условий в фитоценозе, например, улучшение светового режима за счет вырубki или напротив ухудшение почвенных условий из-за засухи приводит к тому, что часть растений начинает занимать лидирующее положение или переходит в угнетенное. Эти факты позволяют предположить и неравнозначность функционального состояния растений. Проведенное нами исследование подтвердило это предположение.

6.1 Влияние дефицита почвенного питания на морфофизиологические показатели *Pinus sylvestris* L.

Анализ результатов исследования древесных растений разного жизненного состояния показал сложный характер связи между содержанием минеральных элементов и метаболитов в органах и тканях растений и их ростовой функцией (Осетрова, Кудашова, 1968; Боровикова, 1971; Пелевина, 1982; Чернобровкина, Успенская, 1988; Метаболизм ..., 1991; Судачкова и др., 1993; и др.). Этим, вероятно, объясняется некоторая противоречивость приводимых в работах данных. Кроме того, необходимо отметить особенность, связанную с методом отбора проб (так называемая «единая проба»), которая не позволяет различить по физиологическими показателям морфологически однородные особи.

Работу проводили на деревьях *Pinus sylvestris* разного жизненного состояния в бедном по почвенному обеспечению типе леса - сосняке лишайниковом (полевая лаборатория «Габозеро», южная Карелия).

По данным Н.Г. Балыкова и сотрудников (1989), невысокая численность господствующих высоких деревьев с $D_{0,1} > 80$ мм (40 экз.), а также их слабая сомкнутость (0.5) не оказывают затеняющего влияния на угнетенные низкие деревья с $D_{0,1} < 80$ мм (200 экз.). Поэтому процесс дифференциации деревьев в сосняке лишайниковом связан, прежде всего, с почвенными условиями (гидротермическим режимом, уровнем минерального питания и т.д.).

Возраст господствующих и угнетенных деревьев был достаточно близким и составлял соответственно 37.0 ± 2.0 и 25.0 ± 5.0 лет. Значи-

тельные различия отмечались по их геометрическим размерам. Так, в среднем высота и толщина господствующих деревьев была в ~13 и ~17 раз больше, чем угнетенных. Морфометрические характеристики побегов и хвои деревьев разного состояния по опубликованным данным (Метаболизм сосны ..., 1991) после статистической обработки показали достоверность ($p < 0.05$) различий по этим показателям во все годы исследования. Из этого следует, что длина однолетних побегов у господствующих деревьев превосходила соответствующие показатели у угнетенных растений в среднем в 4 раза, длина хвои ~ на 40 %, а свежая масса 100 пар хвоинок в 3 раза. Следовательно, у деревьев *Pinus sylvestris* разного жизненного состояния наблюдаются существенные различия по морфометрическим показателям.

Оценка функциональных показателей привела к противоположным результатам. Сравнение усредненных за вегетационный период (1983 г.) величин Ψ_{min} побегов господствующих и угнетенных деревьев, равных соответственно -1.19 ± 0.05 и -1.15 ± 0.04 , показало отсутствие между ними значимых ($p > 0.05$) различий. Сопоставление этих величин с $\Psi_{кр.}$, выявленным нами для *Pinus sylvestris* L. (гл. 3) и равным -1.15 ± 0.11 МПа, свидетельствовало о наличии у растений разного жизненного состояния "нормального" водного дефицита.

Для анализа зависимости содержания и соотношения $N : P : K$ в органах и тканях деревьев от их жизненного состояния, исследовали эти показатели в киселемном соке и хвое *Pinus sylvestris* L. Киселемный сок с господствующих и угнетенных деревьев собирали в период окончания роста. Для сравнения содержания и соотношения $N : P : K$ в хвое использовали данные по содержанию N , P и K , полученные в течение двух вегетационных периодов (Метаболизм сосны ..., 1991). Дисперсионный анализ показал отсутствие значимых различий ($p > 0.05$) по этим показателям. Следовательно, содержание и соотношение $N : P : K$ в киселемном соке и хвое *Pinus sylvestris* не зависело от жизненного состояния дерева и выделенные группы деревьев не выходили за пределы, установленного ранее, гомеостаза по этим показателям.

Известно, что распространенной формой ответа на дефицит воды и элементов минерального питания в почве является относительное увеличение доли корней в общей фитомассе растения, их биомассы, длины и площади поглощающей поверхности на единицу массы растения (Усманов, Мартынова, 1987). Такая ситуация ведет к формированию разветвленной корневой системы, которая пронизывает большие объемы почвы, обеспечивая растения водой и элементами минерального питания, даже, если их содержание в почве невелико. У исследуемых

нами деревьев сосняка лишайникового доля корней составляет 23.9% от общей фитомассы древостоя. Это больше, чем у деревьев, растущих в лучших почвенных условиях сосняка черничного свежего, где доля корней от общей фитомассы древостоя равна 16% (Казимиров и др., 1977). Помимо этого известно, что как у господствующих, так и угнетенных деревьев в процессе их роста и развития формируется сбалансированная система водного транспорта. Так, независимо от жизненного состояния растения, число годовых слоев заболони коррелирует с количеством живых мутовок (Кайбияйнен, Хари, 1985). Для обеих групп деревьев показана четкая линейная зависимость между площадью поперечного сечения заболони ствола под кроной (S_c) и суммой площадей всех проводящих влагу корней, между S_c и суммой площадей всех проводящих влагу ветвей (Хари, Кайбияйнен, Сазонова, Мякеля, 1985), а также между S_c и массой хвои (Кайбияйнен, Хари, Сазонова, Мякеля, 1985). Исходя из этого, можно предположить, что поскольку величина S_c у господствующих значительно больше, чем у угнетенных деревьев, то и масса корней у них больше, чем у угнетенных. Таким образом, господствующие деревья поглощают большее количество воды и элементов минерального питания. Это обеспечивает им возможность большего прироста фитомассы за каждый вегетационный период. Следствием этого является более длительный период роста у господствующих растений по сравнению с угнетенными. Так, начало роста у деревьев разного жизненного состояния наступало практически одновременно, а его окончание у господствующих растений происходило на 10-15 дней позже, чем у угнетенных (Бальков и др., 1989).

Таким образом, условия произрастания сильнее влияют непосредственно на ростовые процессы, их продолжительность и величину прироста, и в меньшей степени на водный режим и содержание элементов питания в органах и тканях растения. При этом независимо от условий произрастания, у деревьев разного жизненного состояния в процессе их роста и развития формируется транспортная система со строгой структурной организацией: образуется такая масса хвои, ветвей, стволов и корней, которую растение может обеспечить необходимым для его нормальной жизнедеятельности количеством воды и элементов минерального питания. Действительно, удельные величины содержания N , P и K , т.е. их количества в единице объема ксилемы и единице массы хвои, а также уровень водного дефицита (Ψ_{min} и Ψ_{max}) были сходными у деревьев разного жизненного состояния. О сбалансированности основных обменных процессов у деревьев разного жиз-

ненного состояния свидетельствовала стабилизация соотношения $N : P : K$ в хвое и киселемном соке растений.

Следовательно, и в этом случае основной стратегией адаптации хвойного растения является поддержание стабильности функциональных показателей (гомеостаза), в частности, водного и минерального обменов.

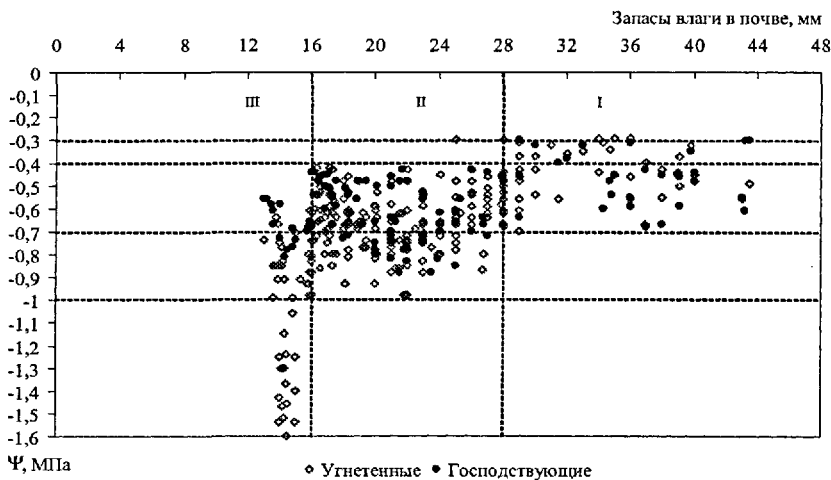


Рис. 5. Зависимость Ψ_{max} от запасов влаги в 0 - 50 см слое почвы.

«Засуха» на Северо-Западе России является довольно редким явлением, хотя в сосняках лишайниковых она периодически наблюдается при отсутствии осадков более 10 дней и высокой (более 25°C) температуре воздуха.

Нам удалось наблюдать кратковременные «засухи» в вегетационные периоды 1982 и 1984 гг., в течение которых было проведено сопряженное исследование величин Ψ_{max} охвоенных побегов *Pinus sylvestris* и запасов влаги в 0-50 см корнеобитаемом слое почвы (рис.5). При изменении запасов влаги в почве от 44 до ~ 28 мм Ψ_{max} господствующих и угнетенных деревьев варьирует в одинаковых пределах от -0.3 до -0.7 МПа, при нарастании «засухи», т.е. уменьшении запасов влаги в почве от ~ 28 до ~ 14 мм усиливается напряженность водного режима растений, Ψ_{max} колеблется от -0.44 до -1.0 МПа. Эти диапазоны колебаний Ψ_{max} , связанные с изменением запасов влаги в

самом растении, контролируются, системами внутренней регуляции, прежде всего, изменяющимися ксилемным и устьичным сопротивлениями. Это позволяет растению более экономно использовать запасенную в водопроводящей системе влагу и, таким образом, осуществлять жизнедеятельность в условиях засушливого периода. При уменьшении запасов влаги в почве до ~ 14 мм, у части угнетенных деревьев происходило резкое падение Ψ_{max} вплоть до -1.6 МПа.

Такие низкие значения Ψ_{max} указывали на наличие у этой группы растений не только сильной кавитации, но, вероятно, и эмболии части сосудов ксилемы. Это приводило к значительному увеличению сопротивления ксилемы из-за ее обезвоживания, а также, вероятно, и частичной, а в некоторых случаях и полной, потере способности проводить влагу. Следствием этого может быть опад хвои и отпад ветвей. Усыхание и сброс части хвои приводит к уменьшению площади испаряющей поверхности, а это в свою очередь должно уменьшать суммарную транспирацию кроны, что дает возможность увеличить Ψ (уменьшить водный дефицит), и тем самым избежать последствий эмболии. Если засуха кратковременна, что было в наших наблюдениях, то уменьшение массы хвои в результате ее опадания, а также отпад усохших нижних мутовок, со временем вызовет и соответствующее уменьшение площади поперечного сечения заболони. При восстановлении сбалансированности структуры восстанавливается и нормальный водный режим. В результате таких структурных изменений хвойное растение вновь входит в состояние гомеостаза.

Таким образом, наше исследование выявило существенные отличия в морфометрических показателях господствующих и угнетенных деревьев, в то время как переменные, характеризующие водный и минеральный обмен, оказались близкими для обеих групп растений за исключением «засухи», когда инвариантность показателей обменных процессов нарушается.

6.2 Влияние промышленного загрязнения на морфофизиологические показатели *Pinus sylvestris* L. и *Picea obovata* Lebed. разного жизненного состояния

Для оценки жизненного состояния древесных растений в районах действия крупных промышленных предприятий обычно применяют разработанную энтомологами Шкалу категорий состояния деревьев (Санитарные ..., 1970), в дальнейшем уточненную и усовершенствованную (Алексеев, 1989, Ярмишко, 1997; Категории состояния ..., 2000). Для понимания

реакции растительного организма на загрязнение учет метаболических особенностей деревьев разного жизненного состояния представляет большой биологический интерес. Однако в настоящее время этому уделяется недостаточное внимание. До сих пор остаются слабо изученными механизмы, объясняющие наличие разной устойчивости к действию поллютантов, как между деревьями разных видов, так и внутри одной популяции.

Работа проведена на *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* в сосняке кустарничково-лишайниковом и ельнике зеленомошно-кустарничковом на расстоянии 30 км от комбината "Североникель" (Мурманская обл.).

По мере приближения к источнику загрязнения происходило достоверное ($p < 0.05$) увеличение содержания *S* и *ТМ* в хвое *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* (гл. 5). Данные дисперсионного анализа по накоплению этих веществ в хвое деревьев разного жизненного состояния на участке 30 км показали их независимость от жизненного состояния ($p > 0.05$). Однако их наличие в соответствующей концентрации явилось одним из ведущих факторов, усиливающих разнокачественность деревьев. Об этом свидетельствует и тот факт, что на пробных площадях, находящихся вблизи комбината (10 км), и на максимальном их удалении (60 км) гетерогенность по категориям состояния между деревьями уменьшалась.

В исследованиях стрессового природного фактора «засухи» (из-за кратковременности его действия) мы могли только предполагать о возможных структурных изменениях направленных на восстановление гомеостаза, тогда как в условиях промышленного загрязнения, которое является продолжительным, наблюдалась сложная картина изменений как структурных, так и функциональных, показателей с учетом действия и последдействия.

Деревья *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* на основе визуальных признаков (форма кроны, продолжительность жизни и степень поврежденности хвои) и в соответствии со шкалой категорий жизненного состояния (Алексеев, 1989 и др.) были разделены на четыре категории состояния, соответственно, здоровые (I), ослабленные (II), сильно ослабленные (III) и усыхающие (IV).

Результаты исследования структуры растений показали их значительные изменения. Так, с ухудшением состояния растений сокращается время жизни хвои. Если у здоровых деревьев I категории состояния обнаруживалась 6-9-летняя хвоя, то у усыхающих деревьев IV категории — только 1-2 года жизни. Как и в фоновых условиях, опадению хвои предшествовало ее «высыхание». Это подтверждается данными по определению Ψ в разновозрастной хвое. Наблюдается тенденция уменьшения Ψ с

возрастом хвои и с категорией состояния дерева. Так, Ψ однолетней хвои деревьев *Pinus sylvestris* L. I категории состояния (-0.58 МПа) был выше, чем у III и IV категорий (-0.61 и -0.63 МПа). Аналогичную закономерность можно отметить для двух- и трехлетней хвои.

Изменение массы хвои сопровождалось и изменением площади проводящей ксилемы дерева. Известно, что в фоновых условиях воду проводит столько годичных колец, сколько у дерева живых мутовок (Кайбияйнен, Хари, 1985). Наше исследование в условиях промышленного загрязнения обнаружило, что у дерева *Pinus sylvestris* I категории состояния было 17 живых мутовок, и 17 годичных колец ксилемы проводили воду по всей окружности. У дерева, отнесенного приблизительно к II-III категории, имеющего 17 живых мутовок, полностью проводили воду только 13 колец, а 4 – частично, у дерева IV категории было 12 живых мутовок, но при этом только 5 полных колец участвовало в транспорте воды и 4 – лишь частично. Следовательно, у деревьев худших категорий обнаруживались более существенные нарушения в сбалансированности системы водного транспорта.

Наряду с этим изменения в структуре древесного растения происходят, как было отмечено выше (гл. 5), и под влиянием прямого разрушающего действия поллютантов на растительный организм. В условиях загрязнения, в отличие от контроля, сброс хвои, отмирание ветвей и корневой происходит не только в естественные фенологические сроки (Лукина, Никонов, 1996; Ярмишко, 1997). Осаждаясь на растении, загрязняющие вещества оказывают разрушающее влияние на фотосинтетический аппарат хвои. Снимки, полученные с помощью электронного сканирующего микроскопа, показали, что у однолетней хвои деревьев сосны I категории состояния передние дворники устьиц не загрязнены и на поверхности хорошо видны удлинённые клетки эпидермы. У деревьев IV категории не видна клеточная структура покровной ткани, а устьица почти полностью закупорены (Кайбияйнен и др., 1994). Загрязнение почвы приводит к уменьшению радиального и линейного роста корней и массовому их отмиранию (Влияние..., 1990).

Как видно, в условиях промышленного загрязнения все звенья водопроводящей системы дерева оказываются под прямым или косвенным воздействием поллютантов. При этом эффект их влияния усиливается с ухудшением жизненного состояния дерева. В результате этого значительно увеличивается сопротивление движению воды в разных ее частях. А это в свою очередь может привести к формированию большего водного дефицита при ухудшении жизненного состояния дерева. При этом нарушения сбалансированности системы водного транспорта могут быть при-

чиной того, что эти различия будут более ярко выражены в моменты быстрых изменений в водном режиме дерева. Действительно, если диапазон варьирования Ψ_{max} и Ψ_{min} в период наблюдений были сходными у деревьев разного жизненного состояния, то колебания Ψ в пределах этого диапазона в определенные моменты были связаны с состоянием дерева. В суточной динамике это происходит, прежде всего, в утренние и вечерние часы, а также при резких изменениях погодных условий в дневное время. В холодные влажные дни, характеризующиеся небольшим водным дефицитом и его слабыми колебаниями, величина Ψ не была связана с категорией состояния дерева.

Таким образом, значительные изменения в структуре древесных растений под влиянием промышленных поллютантов, возможно, имеют адаптивный характер, поскольку направлены на сохранение пределов вариабельности Ψ , обеспечивающих относительно «нормальную» динамику водного обмена дерева.

Исследование содержания и соотношения $N : P : K$ в хвое деревьев разного жизненного состояния также показало, что диапазоны варьирования по этим показателям были сходными с выявленными нами ранее в фоновых условиях.

Кластерный анализ позволил сопоставить растения разных категорий состояния по визуальным признакам и физиологическим показателям. На рис. 6 представлены результаты этого анализа по показателям водного обмена (Ψ_{max} и Ψ_{min}), полученным в разное время суток при разных погодных условиях, у деревьев *Pinus sylvestris* и *Picea obovata*. I-IV категорий состояния. На рис. 6, А показано процентное соотношение *Pinus sylvestris* (I) и *Picea obovata* (II) разных категорий, распределенных по кластерам. Видно, что в каждом кластере оказались представленными деревья разных категорий, и это распределение различалось для *Pinus sylvestris* и *Picea obovata*. Так, если у *Picea obovata* первый кластер составили только деревья I (54%) и II (46%) категорий состояния, то у *Pinus sylvestris* - деревья всех категорий (I - 39, II - 22, III - 22 и IV - 17%). Во второй кластер у *Picea obovata* вошли в основном деревья III (50%), IV (38%) и немного II (12%) категорий, а у *Pinus sylvestris* в этот кластер, как и в первый, - деревья всех категорий (I - 12, II - 13, III - 37, IV - 38%). И, наконец, третий кластер был представлен двумя категориями деревьев *Picea obovata* III (43%) и IV (57%) и тремя *Pinus sylvestris* - I (16%), II (67%) и IV (17%).

Из этих результатов следует, что для деревьев *Picea obovata* характерно более четкое соответствие между категорией жизненного состояния, определяемой как визуально, так и по величине водного дефицита. В

первый кластер, которому соответствует более «благоприятный» водный режим, вошли деревья и визуальнo более «благополучные» (I-II категории), во второй, как «переходный» - все, кроме I категории, и в третий, отражающий менее «благоприятный» водный режим, - визуальнo более «плохие» деревья (III-IV категорий). Напротив, для деревьев *Pinus sylvestris* выявилось почти полное несоответствие между категориями состояния, определенными визуальнo и по физиологическому показателю. Так, первый («благоприятный») и второй («переходный») кластеры представлены деревьями всех категорий, а третий (наименее «благоприятный») - в основном визуальнo «хорошими» деревьями I (16%) и II (67%) категорий и действительно «плохими» IV (17%).

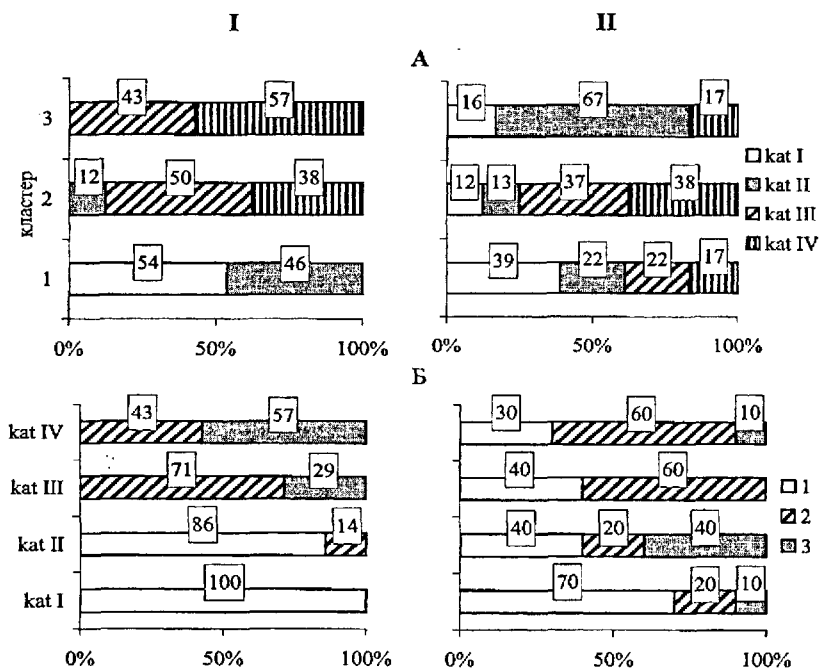


Рис. 6. Распределение деревьев *Picea obovata* Lcdeb. (I) и *Pinus sylvestris* L. (II) разных категорий жизненного состояния (I, II, III, IV) по кластерам (А) и разных кластеров (1, 2, 3) по категориям жизненного состояния (Б).

Данные по водным потенциалам.

Эти различия следуют не только из анализа соотношения деревьев по категориям в кластере (рис. 6, А), но и из анализа распределения каждой категории по кластерам (рис. 6, Б). Так, деревья *Picea obovata* I категории состояния полностью (100%) вошли в первый кластер, а деревья *Pinus sylvestris* – в первый (70%), второй (20%) и третий (10%) кластеры. Большая часть деревьев *Picea obovata* II категории представлена в первом (86%) и немного – во втором (14%) кластерах. Деревья *Pinus sylvestris* II категории вновь распределились по трем кластерам соответственно 40, 20 и 40%.

Следовательно, для деревьев *Pinus sylvestris* выявлено слабое соответствие морфометрических и физиологических показателей, а для *Picea obovata*, напротив – более сильно выраженное.

К аналогичным выводам приводят и результаты кластерного анализа содержания и соотношения $N : P : K$ в хвое *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* разного жизненного состояния. И в этом случае выявились три кластера, которые отражают три функциональных состояния и характеризуются определённым биохимическим статусом по содержанию этих элементов и их долей в соотношении $N : P : K$.

Исследование двух видов хвойных растений – *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* разного жизненного состояния в условиях промышленного загрязнения показало, что соответствие между категорией состояния, определяемой по визуальным признакам и по физиологическим показателям была более явно выражена у *Picea obovata* по сравнению с *Pinus sylvestris*. Поэтому при одинаковой дозе загрязнения *Picea obovata* могут иметь более короткий период от начальной реакции на действие поллютантов до их гибели, в то время как *Pinus sylvestris* проходят эти стадии медленнее.

Таким образом, результаты кластерного анализа показали, что в одну категорию жизненного состояния оказываются включенными растения разного уровня напряженности по показателям водного и минерального обменов. Возможно, это связано с тем, что у части деревьев структурные изменения отстают от метаболических, и отмеченные нами изменения по показателям водного и минерального обменов еще не приводят к визуальному ухудшению структуры дерева.

В то же время, опираясь на данные по кластерному анализу, проведенному на основе результатов исследования функциональных показателей (водного дефицита (Ψ), содержания и соотношения $N : P : K$ в хвое), в норме и при загрязнении, мы можем выделить три основных метаболических состояния растений *Pinus sylvestris* и *Picea obovata*. Первое состояние – исходное, реализуемое в отсутствии загрязнения и соответствующее

щее ненарушенному метаболизму, второе – переходное, в котором усиливаются метаболические нарушения, сопровождающиеся изменениями в структуре дерева, и третье – угрожающее, соответствующее тому уровню метаболизма, ниже которого могут начаться катаболические процессы, ведущие к смерти организма.

Итак, результаты нашего исследования деревьев *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* разной категории жизненного состояния в условиях действия комбината «Североникель» свидетельствовали о значительных нарушениях у них на уровне систем регуляции, а также о нестабильном состоянии сообществ, образованных этими видами растений. Данные показали, что в общую характеристику состояния должны быть включены как морфометрические, так и функциональные показатели и только эта характеристика может рассматриваться как эколого-физиологическая, дающая полное представление о состоянии растительного организма. При этом для оценки растительного сообщества в условиях загрязнения (стрессового воздействия) необходимы исследования деревьев, представленных во всех категориях состояния.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе показано существование постоянных (инвариантных) показателей для организменного уровня гомеостатирования и определены их значения для *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Karst. и *Picea obovata* Ledeb. Растительные сообщества, образованные этими видами хвойных растений, могут функционировать в широком диапазоне факторов среды, варьируя продуктивность, но сохраняя состояние гомеостаза. Эффект реакции растения на естественный стрессовый фактор - «засуху» приводит к нарушению гомеостаза, но эти отклонения за счет регуляторных систем обратной связи приводят к восстановлению функционального состояния организма в исходное состояние. Особый интерес представляют данные по сильному загрязнению, высокие значения которого приводят к нарушению сбалансированности процессов и нарушению гомеостаза на уровне организма. Тем не менее, при определенном уровне загрязнения хвойным сообществам удается справляться с этим воздействием, в большей степени за счет снижения ассимилирующей поверхности и объема проводящей системы. Однако в градиенте загрязнения уже есть участки отмирающих лесных сообществ (пустоши), где эти регуляторные механизмы не работают или функционируют на уровне одного органа (хвоя). Настораживают данные о различном функциональном состоянии деревьев в пределах одной категории состояния и наличии деревьев с

нарушенными показателями гомеостаза даже в группе первой категории, поскольку это может косвенно свидетельствовать об усилении негативного действия промышленных поллютантов во времени. Полученные в работе инвариантные показатели имеют высокий уровень информативности, и именно их предлагается использовать для прогноза поведения экосистем в условиях антропогенного прессинга.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что в поддержании гомеостаза хвойных растений (*Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Karst.) и *Picea obovata* Ledeb.) в условиях Северо-Запада России участвуют инвариантные показатели водного и минерального обменов.

2. Установлены средние значения инвариантных показателей водного обмена сосны обыкновенной: средняя за вегетационный период среднесуточная скорость водного потока (3.13 ± 0.06 г см⁻² час⁻¹), средние за вегетационный период максимальный и минимальный водные потенциалы (-0.44 ± 0.01 МПа и -1.07 ± 0.02 МПа).

3. Показано, что у сосны обыкновенной значения водного потенциалов в течение вегетации не зависят от почвенных условий и сходны в экологическом ряду сосновых древостоев.

4. Показано, что диапазоны факторов среды, обеспечивающие максимальную интенсивность водного обмена сосны обыкновенной и ели европейской одинаковы для этих растений. По водному потенциалу они включают температуру $15-25^{\circ}\text{C}$ и относительную влажность воздуха 35-60%; по скорости водного потока температуру $12-20^{\circ}\text{C}$ и по относительную влажности воздуха 45-70%. У ели европейской эти диапазоны по факторам среды сходны в условиях южной и средней тайги.

5. Выявлены величины водного потенциала сосны обыкновенной и ели европейской, которые характеризуют различные уровни водного дефицита у растений в природных условиях. Экспериментально показано, что в поддержание гомеостаза на уровне водного режима включен механизм устьичной регуляции. Установлено, что устьичное ограничение транспирации у ели европейской происходит при более низких величинах водного потенциала, чем у сосны обыкновенной.

6. Установлены средние значения инвариантных показателей минерального обмена сосны обыкновенной – это усредненные за вегетационные периоды содержание и соотношение $N : P : K$ в ксилемном соке.

7. Показано, что адаптация хвойных растений к различным условиям произрастания осуществляется путем поддержания средних значений инвариантных показателей по водному и минеральному обменам за счет изменения соотношения масс органов и свидетельствует о ведущей роли структурных адаптаций.

8. Показано, что при действии природных («засуха») и антропогенных (промышленное загрязнение) стрессовых факторов у сосны обыкновенной и ели сибирской происходит усиление водного дефицита, которое сопровождается структурными изменениями, связанными с опадом хвои и перестройками в проводящей системе, направленными на восстановление водного статуса растения.

9. Выделено три основных метаболических состояния у сосны обыкновенной и ели сибирской в зоне действия комбината «Североникель»: первое – исходное, реализуемое в отсутствии загрязнения и соответствующее ненарушенному метаболизму, второе – переходное, в котором усиливаются метаболические нарушения, сопровождающиеся изменениями в структуре дерева, и третье – угрожающее, соответствующее тому уровню метаболизма, ниже которого могут начаться катаболические процессы, ведущие к смерти организма. Отмечено несоответствие категорий состояния при визуальной оценке и на основании метаболических показателей.

10. Показано, что для оценки категории состояния дерева должны быть включены как морфометрические, так и функциональные инвариантные показатели. Эта характеристика (эколого-физиологическая) дает полное представление о состоянии растительного организма. Для оценки растительного сообщества при экстремальных воздействиях (например, засуха, промышленное загрязнение) необходимы исследования деревьев, представленных во всех категориях состояния.

11. Установлено, что адаптация сосны обыкновенной и ели сибирской в условиях сильного промышленного загрязнения (комбинат «Североникель», Мурманская обл.) в зоне «техногенной пустоши» происходит за счет поддержания гомеостаза на уровне хвои текущего года жизни.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации.

В монографиях:

1. Сазонова Т.А. Применение камеры давления в экологических исследованиях // Биофизические методы исследования в экофизиологии древесных растений. Ленинград, Наука. 1979. С.86-97.

2. Nikinmaa E., Kaipainen L., Makinen M., Ross J., Sazonova T. Geographical Variation in the Regularities of Woody Structure and Water Transport // Acta forestalia fennica. Production Process of Scots Pine; Geographical Variation and Models. Helsinki. 1996. 254. P. 49-78.

3. Sazonova T. A., Kolosowa S.W., Robonen E.W. Rate of sap flow in Norway spruce // Monitoring of Energy-Mass Exchange between Atmosphere and Forests Ecosystems. Gottingen. 2002. P.83-87.

В рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК:

4. Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А., Тихов П.В. Транспирационные потоки в ксилеме сосны и динамика потребления влаги // Лесоведение, 1981, №2, С.27-34.

5. Хари П., Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. II. Активная ксилема // Лесоведение. 1985. № 5. С. С.74-77.

6. Кайбияйнен Л.К., Хари П., Сазонова Т.А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. III. Площадь проводящей ксилемы и масса хвои // Лесоведение. 1986. № 1. С.31-37.

7. Надеждина Н.Е., Разнополов О.Н., Сазонова Т.А., Кайбияйнен Л.К. Водные потенциалы листьев яблони. I. Пространственные вариации // Физиология и биохимия культурных растений. 1988. № 5. С.438-446.

8. Надеждина Н.Е., Разнополов О.Н., Сазонова Т.А., Кайбияйнен Л.К. Водные потенциалы листьев яблони. II. Временные вариации // Физиология и биохимия культурных растений. 1988. № 5. С. 447-452.

9. Надеждина Н.Е., Разнополов О.Н., Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А. Влияние атмосферных условий на динамику водного режима яблони // Биологические науки. 1989. № 6, С.87-94.

10. Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А. Вариации водных потенциалов в системе "почва-растение - атмосфера" на примере сосны обыкновенной // Лесоведение, 1993, №3. С.41-47.

11. Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А. Запасы воды в древесине сосны обыкновенной // Лесоведение, 1993, № 6, С.58-64.

12. Сазонова Т.А., Кайбияйнен Л.К. Оценка влагообеспеченности дерева по термодинамическим показателям // Лесоведение. 1994, № 4, С.77-82.

13. Кайбияйнен Л.К., Болондинский В.К., Сазонова Т.А., Софронова Г.И. Водный режим и фотосинтез сосны в условиях промышленного загрязнения // Физиология растений. 1995.Т.42. № 3.С.451-456.

14. Сазонова Т.А., Терехова Е.Н., Осипова И.А., Шредерс С.М. Азотные соединения в хвое растений в условиях промышленного загрязнения // Изв. вузов. Лесной журнал. 2001. № 5-6. С.47-52.

15. Сазонова Т.А., Придача В.Б. Оптимизация минерального питания хвойных растений // Агробиохимия. 2002.№2. С. 23-30.

16. Терехова Е.Н., Галибина Н.А., Сазонова Т.А., Таланова Т.Ю. Индивидуальная изменчивость метаболических показателей ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения // Лесоведение. 2003. №1. С. 73-77.

17. Придача В.Б., Сазонова Т.А. Возрастные изменения содержания и соотношения азота, фосфора и калия в органах *Pinus sylvestris* и *Picea abies* (pinaceae). Бот.журн., 2004. Т.89. № 9. С.1486-1496.

18. Сазонова Т.А., Придача В.Б., Терехова Е.Н., Шредерс С.М., Колосова С.В.,

Таланова Т.Ю. Морфофизиологическая реакция деревьев сосны обыкновенной на промышленное загрязнение. Лесоведение. 2005. № 3. С.11-19.

19. Сазонова Т.А., Придача В.Б. Содержание минеральных элементов в органах сосны и ели при варьировании почвенных условий // Лесоведение. 2005. № 5. С.25-31.

20. Сазонова Т.А., Кайбияйнен Л.К., Колосова С.В. Диагностика водного режима *Pinus sylvestris* (Pinaceae). Бот. журн., 2005. Т.90. № 7. С.1012-1022.

21. Сазонова Т.А., Колосова С.В. Влияние факторов внешней среды на показатели водного обмена *Pinus sylvestris*, *Picea abies* (Pinaceae) и *Betula pendula* (Betulaceae). Бот. журн., 2005. Т.90. № 8. С.1227-1235.

В региональных изданиях и материалах конференций:

22. Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А. Динамика водного обмена сосны // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск. АН СССР, 1983, с. 110-124.

23. Сазонова Т.А., Власкова Г.В. Связь водного потенциала сосны с влажностью почвы // Экофизиологические исследования древесных растений. Петрозаводск, 1987. С.85-94.

24. Сазонова Т.А. Влагообеспеченность сосновых древостоев при разном гидрологическом режиме почв // Использование аэрокосмической информации при изучении энерго-массообмена экосистем. Суздаль, 1987. С. 26-27.

25. Сазонова Т.А., Колосова С.В. Элементы минерального питания в сосняках, произрастающих в разных эдафических условиях // Анатомия, физиология и экология лесных растений. Петрозаводск, 1992. С. 168-172.

26. Сазонова Т.А. Временная и пространственная изменчивость азота, фосфора и калия в кислом соке сосны // Экофизиологические исследования древесных растений. Петрозаводск. 1994. С.79-91.

27. Сазонова Т.А., Надеждина Н.Е. Оптимизация водного режима дерева по физиологическим показателям // Экофизиологические исследования древесных растений. Петрозаводск. 1994. С.91-100.

28. Sazonova T.A., Bolondinsky V.K. Water and CO₂ Exchange of Scots Pine is Affected by Industrial Pollution // JUFRO XX World Congress 1995.

29. Сазонова Т.А., Теребова Е.Н., Галибина Н.А., Таланова Т.Ю., Чиненова Л.А., Шредерс С.М., Канючкова Г.К. Оценка функционального состояния *Pinus sylvestris* L. в условиях слабого загрязнения // Биоэкологические аспекты мониторинга лесных экосистем Северо-запада России. Петрозаводск: Кар НЦ РАН. 2001. С.157-175.

30. Сазонова Т.А., Придача В.Б., Теребова Е.Н. Динамика концентраций NPK в пасоке, почках и хвое сосны // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Тула, 2001. С. 377-380.

31. Сазонова Т.А., Колосова С.В., Позднякова С.В., Варлагин А.В., Исаева Л.Г. Водный режим деревьев ели разной категории жизненного состояния в связи с загрязнением // Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты. Петрозаводск, 2004. С.263-266.

Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99. Подписано в печать 02.11.06.
Формат 60x84¹/₁₆. Бумага офсетная. Гарнитура «Times». Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 2,0. Печ. л. 2,4. Тираж 100 экз. Изд. № 74. Заказ 619.

Карельский научный центр РАН
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50
Редакционно-издательский отдел