

УДК 630*181.36

DOI: 10.18698/2542-1468-2021-4-34-43

СОСТОЯНИЕ ЕЛОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ В РАЙОНЕ ЮЖНОТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ В УДМУРТСКОЙ РЕСПУБЛИКЕ

И.Л. Бухарина¹, А.С. Пашкова¹, Д.Н. Удалов²,
М.Н. Старков³, О.А. Светлакова³, О.А. Белоусова¹

¹ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет», 426034, Удмуртская Республика, г. Ижевск, ул. Университетская, д. 1

²Министерство природных ресурсов и охраны окружающей среды Удмуртской Республики, 426051, Удмуртская Республика, г. Ижевск, ул. Максима Горького, д. 73

³ФГБОУ ВО «Ижевская государственная сельскохозяйственная академия», 426069, Удмуртская Республика, г. Ижевск, ул. Студенческая, д. 11

buharin@udmlink.ru

Представлены результаты изучения состояния хвойных насаждений и описания древостоев в районе южнотаежных лесов таежной зоны в пределах Удмуртской Республики (на территории Якшур-Бодьинского, Игринского и Кезского лесничеств). Приведены климатические показатели года исследования в сравнении со среднемноголетними данными по изучаемым районам. Дана таксационная характеристика древостоев, представлены показатели морфологического профиля, влажности, целлюлозоразлагающей активности лесной подстилки. Исследования показали, что целлюлозоразлагающая активность лесной подстилки зависит от ее влажности, что связано со значениями абсолютных полнот древостоев на исследуемых пробных площадях. На пробных площадях в Игринском лесничестве различий по показателю целлюлозоразлагающей активности не установлено. Определены самые высокие значения этого показателя на пробной площади № 1 в Кезском лесничестве. Наиболее низкие значения целлюлозоразлагающей активности лесной подстилки отмечены на пробных площадях № 1 и № 3 в Якшур-Бодьинском лесничестве. Выполнен анализ физиолого-биохимических показателей ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) и проведено их сравнение у особей хорошего и удовлетворительного жизненного состояния, не показавшее статистически достоверных различий в содержании хлорофиллов и каротиноидов в хвое. Установлено существенно высокое содержание фотосинтетических пигментов и танинов в хвое ели сибирской на пробных площадях в Игринском лесничестве. Получены аналогичные результаты и для особей удовлетворительного жизненного состояния, за исключением содержания танинов в хвое. Установлено, что высокое содержание хлорофилла а в хвое ели сибирской, как правило, сопровождается повышенным содержанием танинов и низкой концентрацией аскорбиновой кислоты. Показано, что в целом потенциал особей ели сибирской, связанный с биохимическим уровнем формирования адаптивных реакций, наиболее высок у растений в северных районах республики, т. е. в районах с более экстремальными условиями произрастания. Получены материалы, на основе которых можно осуществлять разработку программы мониторинга насаждений и восстановления лесных древостоев.

Ключевые слова: адаптация, еловые насаждения, фотосинтетические пигменты, хвоя, танины, древостой

Ссылка для цитирования: Бухарина И.Л., Пашкова А.С., Удалов Д.Н., Старков М.Н., Светлакова О.А., Белоусова О.А. Состояние еловых насаждений в районе южнотаежных лесов таежной зоны в Удмуртской Республике // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2021. Т. 25. № 4. С. 34–43. DOI: 10.18698/2542-1468-2021-4-34-43

Темнохвойные леса с преобладанием ели (*Picea*) в древесном ярусе произрастают в умеренном поясе Северного полушария и занимают значительную часть территории Европы, Азии и Северной Америки. В России еловые леса широко распространены — от западных границ до восточных — и формируют облик ландшафта таежной зоны. Резкое сокращение площади темнохвойных бореальных лесов в европейской части России и прогноз лесопатологической ситуации в связи с ослаблением и заражением вредителями оставшихся лесов, безусловно, оказывают негативное влияние на развитие всей лесной отрасли [1], угрожает целостности лесных экосистем, влечет за собой уничтожение мест обитания организмов, а также вызывает развитие насекомых-вредителей и болезней древостоя.

Таким образом, проблема сохранения еловых насаждений и совершенствование экологических приемов их восстановления имеет существенное

значение для экономики и экологии не только Удмуртской Республики, но и Российской Федерации в целом. К тому же на состояние хвойных насаждений воздействуют крупные промышленные центры, расположенные вблизи от них. Однако несмотря на наличие комплекса негативных факторов, отдельные виды и отдельные особи древесных растений проявляют высокий адаптивный потенциал, что представляет большой интерес в изучении адаптивных реакций и генетического разнообразия особей растений.

В настоящее время приобрело актуальность изучение состояния лесной подстилки в еловых насаждениях, подверженных комплексному усыханию и повреждению короедом-типографом, поскольку лесная подстилка в лесном биогеоценозе имеет весьма большое значение. Она является не только продуктом леса и его компонентом, но и фактором, определяющим состояние леса. Особенности и свойства лесной подстилки влияют

на процесс почвообразования, естественное возобновление леса, смену пород и другие процессы. От мощности лесной подстилки зависят рост и продуктивность древостоя. Она влияет на такие компоненты лесного биогеоценоза, как его физические, химические и биологические свойства, на водный режим почв, и их защиту от эрозии. Лесная подстилка обеспечивает жизнедеятельность некоторых видов почвенной фауны, микроорганизмов, является одним из основных источников диоксида углерода, азота, имеет важное значение в биологическом круговороте веществ и энергии [2].

В настоящем исследовании анализ влияния комплекса факторов окружающей среды на растение проводился на основании биохимических особенностей побегов ели — по содержанию в хвое и побегах фотосинтетических пигментов, аскорбиновой кислоты и танинов.

В системе адаптивных реакций растений фотосинтетические пигменты выполняют значимую роль. Например, содержание и соотношение пигментов является показателем стрессоустойчивости. При водном дефиците, высоких температурах воздуха содержание суммы хлорофиллов *a* и *b* уменьшается до 40 % [3–6]. Одна из возможных причин этого заключается в сокращении размера клеток листа в условиях водного дефицита, т. е. происходит увеличение количества клеток на единицу площади (или массы) [7]. Засуха подавляет интенсивность фотосинтеза растений, вызывая изменения в содержании хлорофилла и повреждения фотосинтетического аппарата [8–12].

В формировании адаптации к стрессовым факторам важно наличие веществ с антиоксидантными свойствами, к которым относится аскорбиновая кислота, участвующая в ферментативной деятельности растения. Аскорбиновая кислота влияет на активность имеющихся ферментов или изменяет скорость их синтеза [9]. Некоторые научные исследования направлены на определение участия аскорбиновой кислоты в формировании иммунной системы растений. В частности, ее интенсивная выработка считается одним из проявлений активного иммунитета растений, т. е. представляет собой ответную реакцию растений на многие их поражения посредством усиленного биосинтеза аскорбиновой кислоты. Аскорбиновая кислота играет важную роль и в фотосинтезе, особенно в стабилизации фотосинтетического аппарата, повышая фотохимическую активность растений. Она замедляет свободное радикальное окисление, поэтому в условиях действия кислых газов и тяжелых металлов, большинство из которых активные радикалы-окислители, повышается расход аскорбиновой кислоты на их инактивацию [13].

Существенно значение танинов в формировании устойчивости древесных насаждений. На их содержание в листьях влияет степень техногенной нагрузки и особенности климатических условий вегетационного периода. Кроме того, конденсированные танины являются активными участниками адаптационных процессов у древесных растений в условиях техногенного стресса, высоких температур воздуха. Конденсированные танины (проантоцианидины) представляют собой сложные флавоноидные полимеры. Гидролизуемые и конденсированные танины — это химические соединения, обладающие высокой окислительно-восстановительной реактивностью и хорошими лигандами для многих ионов металлов [14, 15]. Содержание танинов обуславливает устойчивость растений к различным видам ксилофагов, снижает их выживаемость и плодовитость [16].

Цель работы

Цель работы — исследование состояния насаждений и физиолого-биохимических особенностей ели сибирской, произрастающей в пределах Удмуртской Республики.

Материалы и методы

Исследования проведены на территории Якшур-Бодьинского, Игринского и Кезского лесничеств в таежной (бореальной зоне южнотаежных лесов) зоне Удмуртской Республики. Объект исследования — хвойные насаждения ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.).

Для реализации цели исследований были применены методы, используемые в молекулярной биологии, физиологии растений, лесоведении, почвоведении, экологии.

Для оценки таксационных параметров и состояния еловых насаждений заложены пробные площади (ПП) размером 100×100 м на территории трех исследуемых лесничеств. В каждом лесничестве — по одной ПП в древостоях с преобладанием ели, в местах их активного усыхания и в различных типах леса.

По жизненному состоянию древесные растения были подразделены на три группы: 1) хорошего состояния (крона густая или слегка изрежена, хвоя зеленая/светло-зеленая; отдельные ветви засохли); 2) удовлетворительного (крона ажурная; хвоя светло-зеленая, матовая; прирост ослабленный, менее половины обычного); 3) неудовлетворительного (усыхание ветвей до 50 %; наличие на стволе механических повреждений, обнаружение признаков первичного повреждения ксилофагами и/или дереворазрушающими грибами).

Анализ лесной подстилки проводили на учетных площадках 10×10 см с помощью шаблона

в количестве 10 шт. на одну ПП (в итоге сформировалось 10 индивидуальных проб) с разделением на фракции и слои [17]. Активность деструкторов лесной подстилки определялась путем анализа на целлюлозоразлагающую активность [18].

Для изучения биохимических особенностей побегов и хвои отбирали по пять модельных особей хорошего и удовлетворительного жизненного состояния на каждой ПП. Модельные особи имели средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g_2). С модельных особей отбирали и формировали смешанные образцы, из которых готовили пробы для проведения анализов в трех- и четырехкратном повторении. Для анализов провели отбор побегов текущего года вегетации. Анализ содержания фотосинтетических пигментов в хвое провели спектрофотометрическим методом в спиртовых экстрактах с использованием спектрофотометра ПЭ-5400УФ; расчет концентрации пигментов — по уравнениям Холма — Веттштейна. Содержание аскорбиновой кислоты определяли по ГОСТ 24556–89 (титриметрический метод), содержание танинов спектрофотометрически — при длине волны 277 нм [19, 20].

Результаты и обсуждение

Климат Удмуртии умеренно континентальный с продолжительной холодной и многоснежной зимой, теплым летом и хорошо выраженными весной и осенью. Однако значительная протяженность территории с севера на юг и неодно-

родность ее рельефа обуславливают существенные различия между северной и южной частями республики по температуре и влажности воздуха, ветровому режиму, количеству осадков и продолжительности солнечного сияния. Удмуртия расположена в пределах двух ландшафтных зон: таежной (бореальной) и подтаежной (бореально-суббореальной). Условная граница между указанными зонами проходит по линии Вавож — Нылга — Ижевск — Воткинск. Зональная граница практически полностью совпадает с северной границей ареала дуба и лещины [21]. Особенность этой границы — в ее совпадении с северным краем Кильмезского эолового песчаного покрова. Кезское, Игринское и Якшур-Бодьинское лесничества расположены в районе южнотаежных лесов таежной зоны европейской части Российской Федерации [22, 23].

Рассматриваемая южнотаежная зона лесов отличается умеренно холодным влажным климатом. Среднегодовая температура воздуха составляет от +4 °С до +7–16 °С. Продолжительность вегетационного периода — 120–180 дней, суммарное количество осадков — от 200 до 300 мм во внутренних районах. Растительность — темнохвойные леса с примесью широколиственных пород (дуба, клена, ясеня, липы). К тому же 2020 г. Отличился некоторыми климатическими особенностями, зафиксированными в Якшур-Бодьинском, Игринском и Кезском районах Удмуртской Республики.

Т а б л и ц а 1

Сравнение климатических показателей 2020 г. со среднемноголетними показателями по Якшур-Бодьинскому району

Comparison of climatic indicators in 2020 with average annual indicators for Yakshur-Bodinsky district

Показатель	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Средняя температура воздуха, °С	-14,4	-12,7	-5,9	3,6	11,6	16,3	18,7	16,1	9,9	2,1	-5,3	-11,1
Минимальная температура воздуха, °С	-18,2	-16,7	-10,1	-0,8	5,7	10,5	13,1	10,7	5,5	-0,9	-8	-14,5
Максимальная температура воздуха, °С	-10,5	-8,6	-1,6	8,1	17,5	22,2	24,3	21,5	14,4	5,1	-2,5	-7,6
Температура воздуха 2020 г., °С	-5,0	-4,0	4,0	7,0	18,0	19,0	25,0	20,0	15,0	8,0	-4,0	-11
Разница между температурой воздуха 2020 г. и средней многолетней, °С	9,4	8,7	9,9	3,4	6,4	2,7	6,3	3,9	5,1	5,9	1,3	0,1
Количество осадков, мм	38	28	27	32	41	61	71	64	58	55	47	40

Т а б л и ц а 2

Сравнение климатических показателей 2020 г. со среднемноголетними показателями по Игринскому району
Comparison of climatic indicators in 2020 with average annual indicators for Igrinsky District

Показатель	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Средняя температура воздуха, °С	-14,9	-13,1	-6,2	3	10,9	15,8	18,2	15,5	9,4	1,5	-5,9	-11,5
Минимальная температура воздуха, °С	-18,6	-17	-10,4	-1,4	5,1	10	12,7	10,2	5,1	-1,4	-8,6	-14,9
Максимальная температура воздуха, °С	-11,1	-9,1	-1,9	7,4	1,7	21,6	23,7	20,8	13,7	4,4	-3,1	-8,1
Температура воздуха 2020 г., °С	-5,0	-4,0	3,0	6,0	17,0	18,0	24,0	19,0	15,0	7,0	-4,0	-11
Разница между температурой воздуха 2020 г. и средней многолетней, °С	9,9	9,1	9,2	3,0	6,1	2,2	5,8	3,5	5,6	5,5	1,9	0,5
Количество осадков, мм	40	28	28	35	45	65	75	66	60	58	49	41

Т а б л и ц а 3

Сравнение климатических показателей 2020 г. со среднемноголетними показателями по Кезскому району
Comparison of climatic indicators in 2020 with average annual indicators for Kez district

Показатель	Январь	Февраль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
Средняя температура воздуха, °С	-14,9	-13,1	-6	3	10,8	15,7	18,3	15,5	9,3	1,5	-5,9	-11,5
Минимальная температура воздуха, °С	-18,6	-17	-10,3	-1,5	5	10	12,8	10,3	5,1	-1,3	-8,6	-14,9
Максимальная температура воздуха, °С	-11,2	-9,1	-1,7	7,5	16,6	21,5	23,8	20,7	13,6	4,3	-3,1	-8,1
Температура воздуха 2020 г., °С	-6,0	-4,0	3,0	6,0	17,0	18,0	24,0	19,0	15,0	7,0	-5,0	-11
Разница между температурой воздуха 2020 г. и средней многолетней, °С	8,9	9,1	9,0	3,0	6,2	2,3	5,7	3,5	5,7	5,5	0,9	0,5
Количество осадков, мм	41	28	28	35	46	67	75	68	61	60	51	42

Якшур-Бодьинское лесничество расположено на отметке 159 м н. у. м., климат умеренно холодный. Количество осадков значительное: осадки выпадают даже в засушливый период (среднегодовое количество осадков составляет 562 мм) [24, 25]. Этому климату присвоено обозначение Dfb

согласно классификации климатов Кёппена. Среднегодовая температура воздуха составляет 2,4 °С.

Модельные особи взяты в Якшур-Бодьинском лесничестве, на Мукшинском участке, кв. 62, выд. 17.

Т а б л и ц а 4

**Таксационная характеристика елового древостоя на пробных площадях
Якшур-Бодьинского, Игринского и Кезского лесничества**

Taxation characteristics of spruce stand on test plots
of Yakshur-Bodinsky, Igrinsky and Kezsky forestry

Лесничество	Номер пробной площади	Состав древостоя	Средние значения			Запас древесины, м ³ /га	Полнота, м ² /га		Бонитет
			возраст, лет	высота ствола, м	диаметр ствола, см		абсолютная	относительная	
Якшур-Бодьинское	1	7Е1П1Б1Ос	77	18	22,2	109,1	3,3	0,2	II
	2	9Е1Ос+П	74	23	26,8	191,2	8,3	0,5	II
	3	8Е2П	74	21	30,8	375	2,4	0,8	I
Игринское	1	8Е2П	69	19	22,9	182,2	2,9	0,5	II
	2	9Е1П	70	19	23,9	27,7	1,7	0,7	II
	3	8Е2П	64	20	21,9	222,1	2,2	0,6	I
Кезское	1	8Е2П	62	19	21,1	196,6	2,0	0,6	II
	2	9Е1П	63	21	21,4	225,9	2,2	0,6	I
	3	8Е2П	65	21	22,3	213,	1,9	0,5	I

Т а б л и ц а 5

**Показатели массы, влажности и содержания
сухого вещества в лесной подстилке
ельников кисличников Якшур-Бодьинского,
Игринского и Кезского лесничеств**

Indicators of mass, moisture and dry matter content
in the forest litter of spruce woodlands
of Yakshur-Bodinsky, Igrinsky and Kezsky forestries

Лесничество	Номер пробной площади	Масса, г	Влажность, %	Содержание сухого вещества, %
Якшур-Бодьинское	1	1756,038	31,8 ± 7,9* 12,3...51,5**	68,2
	2	716,818	38,2 ± 2,9 31,1...45,5	61,8
	3	1077,561	29,2 ± 1,2 27,4...31,0	70,8
Игринское	1	1009,474	59,4 ± 0,9 57,29...61,59	40,6
	2	717,397	32,73 ± 7,7 13,54...51,9	67,3
	3	581,892	43,2 ± 6,8 32,4...54,0	56,8
Кезское	1	1988,520	54,9 ± 3,4 49,5...60,3	45,1
	2	1621,460	64,3 ± 1,2 62,5...66,2	35,7
	3	472,23	33,8 ± 2,1 30,5...37,2	66,2

*Среднее значение показателя ± стандартное отклонение;
**доверительный интервал для среднего значения при P < 0,05; жирным шрифтом выделены значения, имеющие достоверные отличия (аналогично для табл. 6, 7).

Игринское лесничество расположено на отметке 238 м н. у. м. и характеризуется умеренно холодным климатом. Количество осадков значительное, даже в засушливый период. Климат по классификации Кёппена обозначен как Dfb. Среднегодовая температура воздуха составляет 1,9 °С. За год выпадает около 590 мм осадков [24, 25].

Модельные особи взяты в Игринском лесничестве на Зуринском участке, кв. 110, выд. 14.

Кезское лесничество расположено на отметке 204 м н. у. м. Климат умеренно холодный. Количество осадков значительное, среднегодовое количество — 602 мм [24, 25]. Согласно классификации климата Кёппена этому климату присвоено обозначение Dfb. Среднегодовая температура воздуха 1,9 °С.

Модельные особи взяты в Кезском лесничестве на Кулигинском участке, кв. 113, выд. 30.

По данным табл. 1–3, температура воздуха в 2020 г. в целом была выше среднемесячных значений по Якшур-Бодьинскому, Игринскому и Кезскому районам, но не превышала 10 °С (в наиболее холодные месяцы года). Таким образом, опасных для роста растений аномалий в вегетационный период не наблюдалось.

В табл. 4 приведена таксационная характеристика елового древостоя на исследуемых ПП. Насаждения одновозрастные, I и II бонитета, наибольшие показатели абсолютной полноты характерны для ПП Якшур-Бодьинского лесничества.

Анализ показателей влажности лесной подстилки (табл. 5) показал, что на ПП № 1 и ПП № 3 в Якшур-Бодьинском лесничестве достоверные различия не выявлены. Особые условия были характерны для ПП № 2 с самыми высокими

Т а б л и ц а 6

Компонентный состав и целлюлозоразлагающая активность лесной подстилки в еловых насаждениях Якшур-Бодьинского, Игринского и Кезского лесничеств

Component composition and cellulose-decomposing activity of forest litter in spruce stands of Yakshur-Bodyinsky, Igrinsky and Kezsky forestries

Лесничество	Номер пробной площади	Целлюлозо-разлагающая активность, %	Морфологический облик лесной подстилки (масса слоев, г)		
			$L (A_0^I)$	$F (A_0^{II})$	$H (A_0^{III})$
Якшур-Бодьинское	1	60,83 ± 8,07* 48,00...73,67**	174,72 ± 39,42 111,98...237,45	75,47 ± 10,37 58,97...91,97	838,38 ± 60,98 686,89...989,88
	2	42,49 ± 2,05 39,23...45,75	126,45 ± 18,22 97,46...155,45	141,53 ± 25,06 101,66...181,40	195,38 ± 44,41 85,06...305,71
	3	28,08 ± 4,13 25,11...33,93	77,18 ± 20,43 44,67...109,70	37,54 ± 11,74 18,86...56,23	656,69 ± 30,26 608,53...704,86
Игринское	1	24,56 ± 2,46 18,46...30,66	40,51 ± 6,97 29,42...51,60	46,07 ± 18,05 17,35...74,79	313,15 ± 3,16 305,31...320,99
	2	48,88 ± 9,00 34,55...63,12	110,29 ± 25,38 69,91...150,67	90,36 ± 26,40 48,35...132,37	281,95 ± 22,34 226,45...337,45
	3	30,28 ± 8,62 23,67...42,46	187,21 ± 9,84 171,55...202,86	45,93 ± 7,57 33,86...57,98	106,21 ± 19,90 74,54...137,88
Кезское	1	86,76 ± 4,23 80,03...93,49	249,75 ± 23,43 212,42...287,09	150,54 ± 25,10 110,60...190,48	495,93 ± 23,70 458,21...533,64
	2	56,61 ± 1,42 54,35...58,87	242,14 ± 36,82 183,55...300,73	103,16 ± 28,93 57,13...149,18	233,23 ± 14,37 210,37...256,09
	3	53,00 ± 12,03 36,98...66,00	108,65 ± 44,62 37,65...179,65	97,29 ± 12,25 77,79...116,78	129,28 ± 25,30 89,01...169,54

Т а б л и ц а 7

Содержание физиолого-биохимических показателей ели сибирской Якшур-Бодьинского, Игринского и Кезского лесничеств

The content of physiological and biochemical parameters of Siberian spruce in Yakshur-Bodyinsky, Igrinsky and Kezsky forestries

Лесничество	Жизненное состояние растений	Содержание фотосинтетических пигментов в хвое, мг/г				Содержание аскорбиновой кислоты, мг/100 г	Содержание дубильных веществ, %	
		хлорофилл <i>a</i>	хлорофилл <i>b</i>	каротиноиды	стрессоустойчивость, <i>a + b</i>		хвоя	стеблевая часть
Якшур-Бодьинское	Хорошее	4,21 ± 0,35* 3,65...4,76**	0,55 ± 0,07 0,45...0,66	1,71 ± 0,16 1,45...1,96	4,76 ± 0,42 4,10...5,42	214,90 ± 29,57 167,85...261,95	4,48 ± 0,18 4,19...4,77	3,10 ± 0,21 2,78...3,43
	Удовлетворительное	3,35 ± 1,47 1,01...5,69	0,54 ± 0,11 0,36...0,72	1,37 ± 0,62 0,38...2,36	4,82 ± 1,42 2,55...7,08	260,21 ± 17,54 232,30...288,12	4,09 ± 0,76 2,88...5,30	2,24 ± 0,34 1,70...2,77
Игринское	Хорошее	6,97 ± 0,07 6,86...7,07	1,29 ± 0,06 1,20...1,38	2,68 ± 0,06 2,58...2,77	8,26 ± 0,01 8,24...8,27	151,21 ± 7,66 139,02...163,39	6,62 ± 0,22 6,27...6,98	1,76 ± 0,11 1,58...1,94
	Удовлетворительное	5,82 ± 0,37 5,24...6,40	0,95 ± 0,08 0,83...1,08	2,34 ± 0,16 2,08...2,58	6,77 ± 0,44 6,07...7,48	129,31 ± 2,70 125,01...133,61	5,12 ± 0,35 4,57...5,67	2,27 ± 0,07 2,17...2,38
Кезское	Хорошее	4,06 ± 0,28 3,63...4,50	0,68 ± 0,05 0,60...0,76	1,82 ± 0,11 1,64...2,00	4,74 ± 0,33 4,22...5,26	240,07 ± 19,57 208,93...271,21	4,69 ± 0,30 4,21...5,16	2,59 ± 0,52 1,76...3,42
	Удовлетворительное	4,69 ± 0,63 3,69...5,69	0,89 ± 0,06 0,78...0,99	2,07 ± 0,17 1,81...2,34	5,58 ± 0,63 4,58...6,58	286,49 ± 13,25 265,40...307,58	5,39 ± 0,35 4,83...5,95	2,38 ± 0,56 1,49...3,28

показателями абсолютной полноты древостоя, достоверно более высокими показателями влажности лесной подстилки и, как следствие, наименьшими показателями ее массы. В Игринском лесничестве достоверные отличия по массе и влажности лесной

подстилки (достоверно более высокие показатели) отмечены на ПП № 1, которая в этом лесничестве имеет самые высокие показатели абсолютной полноты древостоя. Аналогичные результаты получены для ПП № 1 и ПП № 2 Кезского лесничества.

По лесничествам и ПП установлены достоверные различия морфологического профиля лесной подстилки (табл. 6). В Якшур-Бодьинском лесничестве слой $L(A_0)$ на разных ПП не имел различий, однако ПП отличались по массе слоя $F(A_0)$ в частности на ПП № 3 отмечены самые низкие значения. Самые высокие показатели массы слоя $F(A_0)$ и самые низкие показатели массы слоя — $H(A_0)$ имела ПП № 2. В Игринском лесничестве на ПП № 3 в морфологическом профиле лесной подстилки отмечен самый высокий показатель массы слоя $L(A_0)$ и самый низкий показатель для $H(A_0)$. В Кезском лесничестве на ПП № 3, для которой характерен самый низкий показатель массы лесной подстилки, отмечены также и самые низкие показатели массы ее морфологических слоев $L(A_0)$ и $H(A_0)$. Следует отметить, что на большинстве ПП всех лесничеств в морфологическом профиле лесной подстилки наибольшая масса была у нижнего слоя $H(A_0)$, за исключением ПП № 2 (Якшур-Бодьинское лесничество) и ПП № 3 (Игринское лесничество). Также получены данные анализа целлюлозоразлагающей активности (ЦРА) лесной подстилки (см. табл. 6).

Якшур-Бодьинское лесничество отличается низкими показателями ЦРА на ПП № 2 и ПП № 3. В Игринском лесничестве различий по данному показателю между ПП не установлено. Самые высокие показатели ЦРА характерны для ПП № 1 Кезского лесничества, при этом здесь установлены одни из самых низких показателей абсолютной плотности древостоя ($1,9 \text{ м}^2/\text{га}$) и самый высокий показатель массы лесной подстилки. Влажность лесной подстилки составила 54,9 %.

Результаты проведенных биохимических анализов побега ели сибирской представлены в табл. 7. При сравнении показателей содержания фотосинтетических пигментов у особей хорошего и удовлетворительного жизненного состояния в разных лесничествах установлено, что статистически достоверных различий в содержании хлорофилла a и b и каротиноидов не выявлено. Исключение составляют особи различного жизненного состояния с пробных ПП Игринского лесничества, где у особей удовлетворительного жизненного состояния содержание фотосинтетических пигментов существенно ниже, чем у особей хорошего жизненного состояния, а также у всех особей ели отмечен высокий показатель стрессоустойчивости (сумма хлорофиллов a и b). Аналогичные результаты были получены и по содержанию аскорбиновой кислоты в хвое.

Выводы

Особь хорошего жизненного состояния, произрастающие в исследуемых лесничествах, по показателям содержания фотосинтетических пигментов и танинов в хвое существенно отличаются в Игринском лесничестве — они досто-

верно выше. Аналогичные результаты получены и для особей удовлетворительного жизненного состояния, за исключением содержания танинов в хвое. Отметим, также, что показатели содержания хлорофиллов и каротиноидов особей удовлетворительного жизненного состояния в Игринском лесничестве достоверно превысили показатели особей хорошего жизненного состояния в Кезском и Якшур-Бодьинском лесничествах.

Содержание аскорбиновой кислоты в хвое, наоборот, имело самые низкие показатели в Игринском лесничестве, достоверно отличающиеся от показателей в Кезском с наибольшим содержанием аскорбиновой кислоты и Якшур-Бодьинском лесничествах у особей обоих жизненных состояний. Можно полагать, что аскорбиновая кислота в значительной степени участвовала в окислительно-восстановительных процессах растений Игринского лесничества, что позволило им сохранить целостность хлорофиллов и фотосинтетического аппарата.

Достоверно более высокое содержание дубильных веществ (танинов) в хвое также отмечено в Игринском лесничестве, но лишь у особей хорошего жизненного состояния. Наибольшие концентрации танинов в стеблевой части побега отмечены у особей хорошего жизненного состояния в Якшур-Бодьинском лесничестве, у особей удовлетворительного жизненного состояния — в Кезском. Результаты анализов содержания танинов показали способность особей перераспределять танины в побегах. Например, особи ели сибирской хорошего жизненного состояния в Игринском лесничестве имели самую высокую концентрацию танинов в хвое по сравнению с особями из других лесничеств, и самую низкую концентрацию танинов в стеблевой части побега.

Выявлены особенности ели сибирской, связанные с содержанием хлорофилла a , танинов и аскорбиновой кислоты в хвое: высокое содержание хлорофилла сопровождается и высоким содержанием танинов, при этом у этих особей отмечено достоверное более низкое содержание аскорбиновой кислоты в хвое.

В целом можно отметить, что потенциал особей ели сибирской, связанный с формированием адаптивных реакций на биохимическом уровне, максимален у растений более северных районов республики, отличающихся повышенными экстремальными условиями произрастания.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 19-34-60003 / 19 – Перспектива.

Список литературы

- [1] Краткий обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов Удмуртской Республики за 2013 год и прогноз лесопатологической ситуации на 2014 год. Ижевск: Изд-во ФБУ «Рослесозащита», 2014. 44 с.

- [2] Бухарина И.Л., Светлакова О.А., Конопкова А., Леднева О.С., Абсалямов Р.Р. Состояние лесной подстилки в еловых насаждениях Республики Удмуртия // АгроЭкоИнфо, 2019, № 3 (37). С. 35.
- [3] Akram M.S., Ashraf M. Exogenous application of potassium dihydrogen phosphate can alleviate the adverse effects of salt stress on sunflower (*Helianthus annuus* L.) // J. Plant Nutr., 2011, no. 34, pp. 1041–1057.
- [4] Din J., Khan S.U., Ali I., Gurmani A.R. Physiological and agronomic response of canola varieties to drought stress // J. Anim. Plant Sci., 2011, v. 21, pp. 78–82.
- [5] Gomathi R., Rakkiyapan P. Comparative lipid peroxidation, leaf membrane thermostability, and antioxidant system in four sugarcane genotypes differing in salt tolerance // Int. J. Plant Physiol. Biochem., 2011, no. 3, pp. 67–74.
- [6] Salwa M.A., Heba I.M. Alleviation of adverse effects of drought stress on common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) by exogenous application of hydrogen peroxide // Bangladesh J. Bot., 2011, v. 41(1), pp. 75–83.
- [7] Сайдаминов Х.Х., Маниязова Н.А., Атоев М.Х., Абдуллаев А. Содержание хлорофилла у некоторых бобовых культур в условиях почвенной засухи // Доклады Академии наук Республики Таджикистан, 2016. Т. 59. № 9–10. С. 428–433.
- [8] Anjum S.A., Xie X., Wang L. et al. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress // Afr. J. Agr. Res., 2011, no. 6, pp. 2026–2032.
- [9] Ashraf M., Harris P.J.C. Photosynthesis under stressful environments // An overview - Photosynthetica, 2013, v. 51(2), pp. 163–190.
- [10] Kannan N.D., Kulandaivelu G. Drought induced changes in physiological, biochemical and phytochemical properties of *Withania somnifera* Dun. // J. Med. Plants Res., 2011, v. 5, pp. 3929–3935.
- [11] Reda F., Mandoura H.M.H. Response of enzymes activities, photosynthetic pigments, proline to low or high temperature stressed wheat plant (*Triticum aestivum* L.) in the presence or absence of exogenous proline or cysteine // Int. J. Acad. Res., 2011, v. 3, pp. 108–115.
- [12] Velikova V., Sharkey T.D., Loreto F. Stabilization of thylakoid membranes in isoprene-emitting plants reduces formation of reactive oxygen species // Plant Signal. Behav., 2012, v. 7, pp. 139–141.
- [13] Olkhovych O., Volkogon M., Taran N., Batsmanova L., Kravchenko I. The Effect of Copper And Zinc Nanoparticles on the Growth Parameters, Contents of Ascorbic Acid, and Qualitative Composition of Amino Acids and Acylcarnitines in *Pistia stratiotes* L. (Araceae) // Nanoscale Research Letters, 2016, v. 11, p. 218.
- [14] Бухарина И.Л., Кузьмина А.М., Кузьмин П.А. Особенности содержания танинов в листьях древесных растений в техногенной среде // Химия растительного сырья, 2015. № 4. С. 71–76.
- [15] Gowda J.H., Palo R.T., Udén P. Seasonal variation in the nutritional value of woody plants along a natural gradient in Eastern Africa // Afr J Ecol., 2019, v. 57, pp. 226–237.
- [16] Ведерников К.Е., Загребин Е.А., Бухарина И.Л. Особенности биохимического состава древесины ели в насаждениях, подверженных усыханию, в хвойно-широколиственной зоне европейской части России // Лесной вестник // Forestry Bulletin, 2020. Т. 24. № 4. С. 33–42.
- [17] Почвы. Методы определения влажности, максимальной гигроскопической влажности и влажности устойчивого завядания растений. URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200023556> (дата обращения 15.01.2021).
- [18] Круглов Ю.В., Курдюков Ю.Ф., Шубитидзе Г.В. Микробиологическая активность чернозема южного в зависимости от агротехнических приемов в засушливой степи Нижнего Поволжья // Аграрный научный журнал, 2018. № 1. С. 20–23.
- [19] Продукты переработки плодов и овощей. Методы определения витамина С. URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200022765> (дата обращения 15.01.2021).
- [20] Оболенская А.В., Ельницкая З.П., Леонович А.А. Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы. М.: Экология, 1991. 320 с.
- [21] География Удмуртии: природные условия и ресурсы Ч.1 / под ред. И.И. Рысина. Ижевск: Удмуртский университет, 2009. 256 с.
- [22] Лесохозяйственные регламенты Якшур-Бодьинского, Игринского, Кезского лесничеств. URL: http://www.minpriroda-udm.ru/index.php?option=com_content&view=article&id=126&Itemid=233 (дата обращения 15.01.2021).
- [23] Вахрушев К.В., Абсалямов Р.Р. Лесной комплекс Удмуртской Республики: состояние, проблемы, перспективы развития лесных отношений // Леса Евразии — Леса Поволжья. Материалы XVII Междунар. конф. молодых ученых, посвященной 150-летию со дня рождения профессора Г.Ф. Морозова, 95-летию Казанского государственного аграрного университета и Году экологии в России, Казань, 22–28 октября 2017 г. М.: Изд-во ИПЦ «Маска», 2017. С. 34–38.
- [24] Архив погоды в мире. URL: <https://world-weather.ru> (дата обращения 15.01.2021).
- [25] Климатические данные городов по всему миру. URL: <https://ru.climate-data.org> (дата обращения 15.01.2021).

Сведения об авторах

Бухарина Ирина Леонидовна — д-р биол. наук, профессор, директор Института гражданской защиты, ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет», г. Ижевск, Почетный работник сферы образования РФ, buharin@udmlink.ru

Пашкова Анна Сергеевна — канд. биол. наук, науч. сотр. ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет», elena7108@yandex.ru

Удалов Денис Николаевич — министр природных ресурсов и охраны окружающей среды Удмуртской Республики, mail@mpr.udmr.ru

Старков Максим Николаевич — аспирант кафедры лесоустройства и экологии ФГБОУ ВО «Ижевская ГСХА», starkov_max@bk.ru

Светлакова Олеся Алексеевна — аспирант кафедры лесоустройства и экологии ФГБОУ ВО «Ижевская ГСХА», olesiasvet@mail.ru

Белюсова Ольга Анатольевна — студентка магистратуры кафедры инженерной защиты окружающей среды ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет», oktlov@mail.ru

Поступила в редакцию 15.03.2021.

Принята к публикации 20.05.2021.