

На правах рукописи



ТАРХАНОВ Сергей Николаевич

**СОСТОЯНИЕ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ
В УСЛОВИЯХ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ
НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ**

03.02.08 – Экология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Сыктывкар – 2011

Работа выполнена в лаборатории экологии популяций и сообществ Учреждения Российской академии наук Института экологических проблем Севера Уральского отделения РАН

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Бобкова Капитолина Степановна

доктор биологических наук, профессор
Шавнин Сергей Александрович

доктор биологических наук, профессор
Лукина Наталья Васильевна

Ведущая организация: Учреждение Российской академии наук Институт леса Карельского научного центра РАН

Защита состоится 16 ноября 2011 г. в 15 час. на заседании диссертационного совета Д.004.007.01 в Институте биологии Коми научного центра УрО РАН по адресу: 167982, ГСП-2, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28.

Факс: (8212)24-01-63; e-mail: dissovet@ib.komisc.ru.

Сайт института: <http://www.ib.komisc.ru>.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Коми научного центра УрО РАН по адресу: 167982, г. Сыктывкар, Республика Коми, ул. Коммунистическая, 24.

Автореферат разослан « » _____ 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



А.Г. Кудяшева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Роль хвойных лесов в сохранении устойчивости природной среды Северного полушария исключительно велика. Участвуя во многих процессах биосферы, они выполняют основную роль в средообразовании северных регионов (Биопродукционный процесс..., 2001). Необходимость мониторинга состояния лесов на больших площадях связана с глобальным и локальным загрязнением атмосферы техногенного характера (Василенко и др., 1985; *Forets deperissement...*, 1993; Васильева и др., 2000). По свидетельству ИЮФРО, деградация лесных экосистем под влиянием эмиссии газов тепловых станций, металлургических и химических заводов, горно-обогатительных и целлюлозно-бумажных производств в Европе оценивается миллионами гектаров.

Внутрипопуляционная изменчивость имеет огромное значение в формировании адаптационных ответов популяций на меняющуюся экологическую обстановку, в том числе и в связи с атмосферным загрязнением. Различные формы имеют генетические особенности и могут по-разному реагировать на действие стрессовых факторов, что отражается на их состоянии, репродуктивных способностях, и в целом, воспроизводстве и общей устойчивости популяций хвойных в различных экологических условиях. Недооценка этого снижает эффективность использования ресурсов лесной экосистемы и ее генетического разнообразия. Все это подчеркивает актуальность поднятых в настоящей работе вопросов.

Работа выполнена в соответствии с одним из основных направлений исследований Института экологических проблем Севера УрО РАН, утвержденным постановлением Президиума УрО РАН (№ 7-22 от 30.10.2003 г.), «Комплексная оценка экологических проблем Европейского Севера России и прилегающих арктических акваторий».

Цель диссертационной работы: выявление закономерностей влияния атмосферного загрязнения на состояние лесных экосистем на основе изучения внутрипопуляционной изменчивости хвойных (на примере Северо-Двинского бассейна).

Задачи диссертационной работы.

1. Изучить формовое разнообразие сосны (*Pinus sylvestris* L.) и ели (*Picea obovata* Ledeb. × *P. abies* (L.) Karst.) в северной и средней тайге бассейна Северной Двины.
2. Дать региональную характеристику загрязнения лесных экосистем.
3. Оценить состояние биотических компонентов таежных экосистем в условиях атмосферного загрязнения.
4. Исследовать изменчивость физиолого-биохимических показателей морфологических форм сосны и ели, от которой зависит их адаптационная способность, в условиях аэротехногенного загрязнения.
5. Изучить закономерности внутрипопуляционной изменчивости структурных признаков и состояние разных форм основных лесообразующих видов хвойных при атмосферном загрязнении.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. В бассейне Северной Двины при хроническом слабом аэротехногенном загрязнении (выбросы ЦБП и ТЭЦ) содержание сульфатов в органогенных горизонтах подзолистых почв, серы в одно–трехлетней хвое, эпифитных лишайниках и зеленых мхах в ельниках черничных значительно превышает их фоновые концентрации. В органогенных горизонтах подзолистых почв значительно увеличиваются концентрации цинка и меди, а в хвое ели – свинца и, особенно, кадмия, что свидетельствует об их фолиарном поглощении.

2. Характерной особенностью северотаежных лесов региона в условиях атмосферного загрязнения является отсутствие ельников с сильной и средней степенью повреждения и сильно поврежденных сосняков. При этом у ели наблюдается стимулирование процессов пигментообразования хвои в зеленомошных насаждениях. В сфагновых лесах у сосны и ели снижается предельная продолжительность жизни хвои и возрастает густота охвоения одно–трехлетних побегов.

3. На болотных верховых почвах (на расстоянии до 5 км от источника эмиссии) краснопыльничковой сосне при значительном количестве (выше обычного) осадков в период активного роста побегов присуща более высокая активность пероксидазы в тканях однолетней хвои, что свидетельствует о ее более высокой чувствительности к аэротехногенному воздействию по сравнению с желтопыльничковой формой. Деревьям длиннохвойной формы свойственны более высокое содержание хлорофилла «а», а сосне с признаком треххвойности (в сфагновых сосняках) и гладкокорой форме ели (в ельниках травяных) – более высокие показатели рН хвои.

4. При атмосферном загрязнении наблюдается сходство в уровнях внутривидовой изменчивости сосны и ели. Сходство также проявляется при сравнении уровней эндогенной и индивидуальной изменчивости одноименных признаков одного вида. В сфагновых сосняках вблизи источников эмиссии (до 5 км) большая поврежденность свойственна краснопыльничковой, короткохвойной и «болотной» формам сосны. Более устойчивы желтопыльничковая, узкокронная и длиннохвойная формы, имеющие более высокие показатели роста и развития ассимиляционного аппарата в стрессовых условиях. В ельниках черничных меньше повреждаются гладкокорая ель с гребенчатым ветвлением и чешуекорая ель с щетковидным типом ветвления.

Научная новизна исследований.

Новым аспектом является сравнительный анализ содержания серы и тяжелых металлов (Zn, Cu, Cd, Pb, Hg) в различных компонентах лесных экосистем для разных типов (групп типов) леса северной тайги. Дана сравнительная оценка уровней аэротехногенного загрязнения органогенных горизонтов почв и хвои ели бассейна Сев. Двины и Кольского полуострова.

На примере таежных экосистем Северо-Двинского бассейна исследован комплекс ответных реакций внеарусной растительности, напочвенного покрова и древесного яруса на хроническое воздействие

атмосферных поллютантов от источников выбросов, прежде всего, ЦБК и ТЭЦ. Разработана региональная шкала чувствительности эпифитных лишайников к внешним факторам различных местообитаний в лесных ландшафтах, подверженных антропогенному, в частности атмосферному загрязнению. Даны предложения по использованию тест-видов и их отдельных параметров для оценки воздействия слабого хронического загрязнения.

По сути, впервые проведены широкие исследования внутривидовой изменчивости сосны (*Pinus sylvestris* L.) и ели (*Picea obovata* Ledeb. × *P. abies* (L.) Karst.) по комплексу признаков в северной и средней тайге бассейна Сев. Двины. Выявлены морфологические формы (8 – у сосны и 11 – у ели) в различных лесорастительных условиях. Определены их диагностические признаки. Показана адаптивная роль изменчивости биохимических параметров листового аппарата хвойных (на организменном уровне) и морфоструктуры разных форм сосны (на групповом уровне) в условиях постоянного избыточного увлажнения почвы и загрязнения воздуха. Выявлено, что в структуре изменчивости количественных признаков вегетативных органов сосны (*Pinus sylvestris* L.) индивидуальные различия деревьев колеблются от 10 до 69 %, а у ели (*Picea obovata* Ledeb. × *P. abies* (L.) Karst.) – от 10 до 56 %. Установлены различия форм сосны в условиях аэротехногенного загрязнения и избыточного увлажнения в урожае шишек, а, следовательно, в их возобновительном потенциале.

Практическая значимость. Результаты исследований могут рассматриваться в качестве перспективного направления решения проблемы контроля за состоянием природной среды и могут быть использованы при разработке программ наземного мониторинга лесных экосистем.

Полученные материалы рекомендуется использовать при определении распространения и последствий влияния выбросов, в первую очередь ЦБК и ТЭЦ, на лесные экосистемы; обосновании предельно допустимых выбросов и, в целом, при региональном экологическом нормировании и планировании эколого-экономического развития региона; в разработке системы лесохозяйственных мероприятий для предотвращения трансформации и деградации лесных экосистем; селекции (выявлении, индивидуальном отборе, размножении) и введении устойчивых к атмосферному загрязнению форм в культуры при озеленении и проектировании санитарно-защитных зон, и в целом при проведении селекционно-лесоводственных мероприятий, направленных на сохранение биоразнообразия лесов; в учебном процессе в курсах лесоведения и экологии, научно-исследовательской работе студентов.

Личный вклад автора. Автором поставлены цель и задачи исследований, разработаны программы научно-исследовательских и экспедиционных работ, определены подходы, методы сбора и анализа материалов. В диссертации использованы экспериментальные данные, полученные лично автором или с его участием на всех этапах работ. Под его научным руководством защищены две кандидатские диссертации по специальности «Экология»: в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова (в

соруководстве с д.б.н., проф. В.Т. Ярмишко) и Институте биологии Коми НЦ УрО РАН. Соискатель, в течение 16 лет и по настоящее время руководил научными экспедициями и выполнял полевые исследования в районах Архангельской агломерации, низовье Сев. Двины, на юго-западе Беломорско-Кулойского плато, в верховье р. Вага. Обобщение, анализ и интерпретация представленных в диссертации данных выполнены лично автором. Основу работы составляют материалы 16-летних исследований автора в качестве научного руководителя ФНИР ИЭПС УрО РАН (№ госрегистрации: 01.950.004396; 01.200.112255; 01.2.00607687; 01.200.952773); в качестве ответственного исполнителя ФНИР (№ госрегистрации 01. 2. 007 01081). Работы, выполненные совместно с другими специалистами, опубликованы в соавторстве. В каждой теме автор выполнял основные разделы, независимо от научного руководства.

Обоснованность и достоверность результатов исследований. Выводы основаны на большом объеме экспериментального материала и применении научно-обоснованных методик сбора и статистических методов обработки исходных данных, обеспечивающих согласованность результатов и устойчивость решений. Исследования эпифитного лишайникового покрова и морфометрии хвойных проведены на 258 пробных площадях (ПП); изучение эпигейных мхов – на 48 ПП, формового разнообразия и поврежденности хвойных – на 134 ПП. Измерения различных параметров хвойных проведены на 8,5 тыс. модельных деревьев.

Апробация работы. Основные положения диссертации представлены на 21 международной и 17 всероссийских и региональных конференциях и совещаниях, в т.ч.: на межд. симпоз. «Environment in the Barents Region» (Kirkenes, Norway, 1996); межд. конф. «Environmental Pollution ICER» (Volgograd-Perm, 2001); межд. симпоз. «Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга» (Сыктывкар, 2001); межд. конф. «Экология северных территорий России» (Архангельск, 2002); межд. конф. «Стационарные лесоэкологические исследования» (Сыктывкар, 2003); межд. конф. «Environment and Human Health. The complete Works of International Ecologic Forum» (St. Petersburg, 2003); межд. конф. «Актуальные проблемы изучения фито- и микобиоты» (Минск, 2004); межд. конф. «Актуальные проблемы экологии» (Гродно, 2004); межд. конф. «Проблемы физиологии растений Севера» (Петрозаводск, 2004); межд. науч-техн. конф. «Лесной комплекс, состояние и перспективы развития» (Брянск, 2005, 2006, 2007); межд. конф. «Природная и антропогенная динамика наземных экосистем» (Иркутск, 2005); межд. конф. «Современные экологические проблемы Севера» (Апатиты, 2006); межд. симпоз. «Экология арктических и приарктических территорий» (Архангельск, 2010); всерос. совещ. и выездная науч. сессия «Антропогенное воздействие на природу Севера и его экологические последствия» (Апатиты, 1998); «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 2001); V всерос. популяционный семинар «Популяция, сообщество, эволюция» (Казань, 2001); всерос. конф. «Экологический риск-2001» (Иркутск, 2001); VI всерос. популяционный

семинар «Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии» (Нижний Тагил, 2002); всерос. конф. «Экологическая безопасность Урала» (Екатеринбург, 2002); всерос. науч.-практ. конф. «Актуальные проблемы экологии и безопасности жизнедеятельности» (Москва, 2002); всерос. совещ. «Дендрохронология: достижения и перспективы» (Красноярск, 2003); всерос. конф. «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Йошкар-Ола, 2004; 2006); всерос. конф. с межд. участием «Северные территории России: проблемы и перспектива развития» (Архангельск, 2008).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 111 работ, в т.ч. 3 монографии в научном издательстве УрО РАН, 27 статей в рецензируемых журналах, включенных в Перечень ВАК.

Объем и структура работы. Рукопись общим объемом 381 машинописная страница состоит из введения, 7 глав, заключения, выводов и приложения. Список литературы включает 513 источников, в т.ч. 81 на иностранных языках. Работа содержит 72 рисунка, 85 таблиц.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ПРОБЛЕМЫ ОЦЕНКИ ВОЗДЕЙСТВИЯ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ЛЕСНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

Результаты многолетних исследований (Манаков, Никонов, 1981; Влияние промышленного..., 1990; Ярмишко, 1992; Лукина, Никонов, 1993, 1996; Кислотные осадки.... 1999; Цветков, Цветков, 2003) позволили обосновать основные принципы и подходы к формированию сети интенсивного мониторинга лесных экосистем в условиях загрязнения атмосферы, в основе которых лежат однотипность объектов исследования и пространственно-временная гетерогенность свойств лесных экосистем. Предпринимаются попытки (Игамбергиев, 1994) систематизировать существующие подходы к оценке состояния наземных экосистем северных регионов, подвергнутых антропогенному воздействию и атмосферному загрязнению. В частности, среди основных показателей, отражающих состояние экосистем (Семериков и др., 1992), называются: биохимические, физиологические, морфологические, филогенетические, популяционно-генетические, популяционно-экологические, параметры ценоотического разнообразия. Экологические оценки на загрязненных территориях должны носить характер разноуровневой индикации. При многокомпонентной характеристике растительных сообществ, необходимой для комплексной оценки состояния лесных экосистем, применяют метод установления зависимостей типа «доза-эффект» (Федоров, 1976; Шварц, 1976; Лесные экосистемы..., 1990; Арманд и др., 1991; Степанов, 1991; Комплексная экологическая оценка, 1992; Воробейчик и др., 1994; Manual ..., 1994) и который широко применен нами в представленной работе.

Анализ состояния вопроса показывает, что проблеме оценки состояния лесных экосистем при аэротехногенном загрязнении уделяется большое внимание. Основательно исследованы многие вопросы, касающиеся поведения лесных насаждений при воздействии промышленных эмиссий, особенно, на Кольском полуострове, Урале, в Карелии. Широко известны работы по трансформации лесных почв в условиях атмосферного загрязнения, накоплен материал по выделению зон поврежденных лесов, изучены многие частные вопросы влияния кислотообразующих соединений, в частности, диоксида серы, и тяжелых металлов на отдельные компоненты почвенно-растительного покрова. В то же время, ряд вопросов по-прежнему слабо изучен или вовсе остается за рамками рассматриваемой проблемы.

Опыт оценки состояния лесных насаждений в регионах, где сосредоточены мощные предприятия лесопромышленного (прежде всего ЦБК) и теплоэнергетического комплекса, и оценки воздействия подобных производств с их спецификой загрязнения атмосферы имеют фрагментарный характер, а комплексный подход к данной проблеме отсутствует (Бобкова и др., 1997; Торлопова, Робакидзе, 2003). Часто исследования касаются лишь морфологии или только физиологии древесных растений на групповом уровне (на основе сравнения выборочных средних) (Тужилкина и др., 1998; Фуксман и др., 1997, 1998). Почти не освещены в литературе индивидуальные отклики деревьев на загрязнения в естественных условиях произрастания, с учетом разнообразия их форм.

ГЛАВА 2. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ

При рассмотрении природных условий (на примере Архангельской области) более подробно рассмотрены средообразующие факторы ключевых районов исследований, находящихся в зоне действия наиболее мощных загрязнителей региона – Архангельской агломерации и Котласского промышленного узла. Кратко описаны рельеф и геоморфология, климатические условия, лесные почвы и растительность на основе литературных сведений. Более детально дана характеристика формового разнообразия основных лесообразующих видов хвойных (семейства *Pinaceae*) в северной и средней тайге бассейна Северной Двины. Проанализированы оригинальные данные по частоте встречаемости и распространению морфологических форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) и ели (*Picea obovata* Ledeb. × *P. abies* (L.) Karst.) в разных экологических условиях. Даны морфологические описания выделенных по прямым признакам форм (8 – у сосны и 11 – у ели) с определением косвенных диагностических признаков в условиях северной тайги.

ГЛАВА 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Основными объектами исследований являлись лесные экосистемы северной и средней тайги бассейна Северной Двины и Беломорско-

Кулойского плато. Опытные участки расположены в типичных лесных ландшафтах преимущественно с равнинным или слегка волнистым рельефом и представлены в основном ельниками и сосняками черничными зеленомошной группы типов леса, произрастающими на подзолистых почвах легкого физико-механического состава с высокой кислотностью верхних горизонтов, бедностью подзолистого горизонта элементами питания, в частности, обменными основаниями, гумусом и азотом. Значительное число исследуемых участков в северной тайге представлено сосняками сфагновой группы на верховых торфяных и торфяно-глеевых почвах, с сильноокислой реакцией (рН солевой суспензии 2,6–3,2), высокой обменной и гидролитической кислотностью, очень низкой степенью насыщенности основаниями (менее 20 %), содержанием золы в верховом торфе 2–4 % (Паршевников, 1974).

Общие подходы. В основу проведения сравнительных оценок состояния лесных экосистем были положены следующие принципы: типичность исследуемых объектов в условиях северной и средней тайги; сходство условий местопроизрастания, геоботанической и лесоводственно-таксационных характеристик насаждений; градиентный подход для выявления зависимостей признаков от показателей аэротехногенной нагрузки; комплексный подход, основанный на изучении степени загрязнения и состояния разных компонентов лесных экосистем; исследования ответных реакций основных лесообразующих видов хвойных на основе внутривидовой изменчивости признаков. Еще одним принципом являлась временная сравнимость параметров (в довольно близких временных диапазонах), учитывая их сезонную и возрастную изменчивость.

Процедура свертываемости информации заключалась в выборе информативных признаков изучаемых видов – индикаторов (эпифитных лишайников, хвойных, мхов), имеющих широкие ареалы и отобранных нами по принципу «слабого звена» – наиболее чувствительных компонентов лесных фитоценозов к изменениям внешней среды, в т. ч., к влиянию техногенных факторов. Информативность признаков оценивали методами вариационной статистики. Оценку изменчивости признаков проводили на основе эмпирической шкалы С.А. Мамаева (1972), с определением вклада «индивидуального» фактора в общую фенотипическую изменчивость методом дисперсионного анализа (Леонтьев, 1966; Семериков, 1986).

Материалы и методики оценки аэротехногенного загрязнения и состояния лесных экосистем. Загрязнение приземных слоев атмосферного воздуха определяли согласно методике (Методика расчета..., 1987). Карты-схемы полей рассеивания загрязняющих веществ составляли при помощи унифицированных программ «Эколог» и «Гарант», согласованных с Главной геофизической обсерваторией им. А.И. Воейкова (Мариева и др., 1999).

При геоботанической и лесоводственно-таксационной характеристиках пробных площадей руководствовались общепринятыми методами, а также указаниями и лесотаксационными справочниками (Сукачев, Зонн, 1961; Полевая геоботаника, 1964; Полевой справочник..., 1971; Моисеев, 1971;

Методические рекомендации..., 1979; Анучин, 1982; Лесотаксационный справочник..., 1986; Рысин и др., 1988; Антропогенная динамика..., 1995; Гусев, 2000). Химические анализы почв были выполнены в лаборатории лесного почвоведения СевНИИЛХ.

При изучении состояния эпифитного лишайникового покрова в качестве основы использовали методику В.В. Горшкова (1990, 1991). Изучение напочвенного мохового покрова проводили по выработанной в процессе геоботанических исследований совместно с кафедрой ботаники и общей экологии Поморского госуниверситета методике (Наквасина, Чуракова, 1998; Тарханов, 2000).

Оценку повреждения деревьев проводили на пробных площадях согласно (Санитарные правила..., 1970; 1992; 1998), а в целом выборочный анализ деревьев главных лесобразующих видов – по формуле (Цветков, Цветков, 2003). Категорию повреждения древостоев определяли в соответствии с рекомендациями (Методические рекомендации..., 1990). Состояние ассимиляционного аппарата оценивали по стандартной методике, разработанной Европейской экономической комиссией (UN–ECE) для стран Европы (Hanisch, Kilz, 1990; Антропогенная динамика ..., 1995) и шкалам, предложенным В.Т. Ярмишко (1997). Рассчитывали плотность повреждения древостоев по формуле, предложенной А.С. Алексеевым, Р.В. Жеребцовым (1995), показатель энтропии (Семевский, Семенов, 1982). При исследовании состояния сообществ деревообразующих трутовых грибов и гнилевого поражения древостоев в условиях аэротехногенного загрязнения использовали работы (Ставишенко и др., 2002; Стороженко, 2003, 2004). Количественные учеты урожая шишек в еловых насаждениях северной тайги проводили совместно с сотрудниками кафедры лесных культур Архангельского государственного технического университета под методическим руководством А.И. Барабина. Урожай ели определяли по методу А.И. Барабина (1987). У разных форм сосны на опытных участках (по 100 семяносящих деревьев каждой) проводили сплошной учет шишек.

Были выявлены формы по окраске мужских (у сосны) и женских (у ели) генеративных органов, росту и габитусу (у сосны), типу ветвления и строению коры (у ели), длине хвои (у сосны и ели), признаку треххвойности (у сосны). На отдельных пробных площадях у модельных деревьев (до 15 % общей численности деревьев) определяли комплекс структурных (морфологических) и биохимических признаков (измеряли или визуально определяли до 60 признаков). Для изучения эндогенной изменчивости признаков с каждого модельного дерева (взрослого или подростка) отбирали по 20 ветвей, на которых определяли морфометрические параметры охвоенных побегов в возрастной динамике (за последние 5–6 лет). При исследовании индивидуальной изменчивости производили их осреднение для каждого модельного дерева.

Общее содержание серы в образцах растений определяли турбидиметрическим методом (Методические указания..., 1986), подвижную серу в почве по методу ЦИНАО (ГОСТ 26490–85; ГОСТ 26426–85).

Определение валового содержания тяжелых металлов в почве и растительном материале проводили в соответствии с общепринятыми методиками (Методические рекомендации..., 1981, 1986; Методические указания..., 1990; Методика выполнения..., 1993). Содержание Cd, Pb, Zn, Cu определяли методом распыления с атомизацией раствора в пламени на спектрофотометре «Спектр-5», а также на атомно-абсорбционном спектрофотометре фирмы Perkin Elmer. Содержание ртути в почве и растениях определяли на анализаторе ртути «Юлия-2М» (Методические указания..., 1990; Непламенный атомно-абсорбционный ..., 1991). В основу методики изучения фотосинтеза был положен радиометрический метод, разработанный в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова (Вознесенский и др., 1965). Концентрацию пигментов по методике (Шлык, 1971; Практикум..., 1990). В основу методики изучения водного режима в основном были положены общепринятые методы (Абражко, 1983). Для измерения рН гомогената использовали рН-метр лабораторный «Delta-320» (фирма Mettler, Швейцария). Активность пероксидазы определяли методом А.Н. Бояркина (1951) по скорости окисления бензидина. Для определения жизнеспособности пыльцы сосны подсчитывали процент ветвящихся, в том числе аномальных пыльцевых трубок. Длину пыльцевой трубки в каждом образце определяли при помощи окуляр-микрометра по 20 измерениям. Полученные данные обрабатывали с применением методов вариационной статистики (Свалов, 1977; Дисперсионный анализ, 1988; Зайцев, 1994) и использованием пакета программ Excel.

ГЛАВА 4. ТЕХНОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ БАССЕЙНА СЕВЕРНОЙ ДВИНЫ

Региональные особенности загрязнения атмосферного воздуха. Лесные экосистемы Северо-Двинского бассейна испытывают долговременное постоянное воздействие (на протяжении 40–60 лет) аэротехногенных выбросов. Основными региональными источниками загрязнения атмосферы являются лесопильно-деревообрабатывающие, целлюлозно-бумажные предприятия, объекты теплоэнергетики и транспорт Архангельской агломерации (в 90-х годах прошлого века – 245 тыс. т в год) и Котласского промышленного узла (в 2000 г. – 31 тыс. т в год), Центр атомного судостроения в Северодвинске, космодром «Плесецк». В 2007 году в Архангельской области объем выбросов составлял 248 тыс. т. Среди выбросов Архангельского, Котласского, Соломбальского целлюлозно-бумажных комбинатов (ЦБК), оказывающих вредное влияние на растительность, доминируют неорганическая пыль и серосодержащие соединения (диоксид серы, в незначительных количествах – сероводород, метилмеркаптан, диметилдисульфид), а теплоэлектроцентралей (ТЭЦ) – диоксид серы и оксиды азота.

Накопление серы и тяжелых металлов в лесных насаждениях. В бореальных лесах органогенные горизонты почвы являются основным

источником питания растений (Кислотные осадки..., 1999). Согласно нашим данным, среднее содержание сульфатов в органогенных горизонтах подзолистых почв (ельники черничные) в районах загрязненных выбросами предприятий Архангельской агломерации превышает их фоновый уровень в 3,7 раза, а максимальное превышение – в 27 раз (табл. 1).

Таблица 1 – Содержание тяжелых металлов и сульфатов в органогенных горизонтах лесных почв ельников черничных исследуемых районов ($\text{мг}\cdot\text{кг}^{-1}$)

Параметры	Pb	Cd	Zn	Cu	Hg	SO ₄ ²⁻
Районы аэротехногенного загрязнения * ($n = 26$)						
min-max	1,07-89,35	0,01-0,43	1,46-320,4	0,22-197,96	0,02-0,36	0,192-259,2
x	16,59	0,15	50,25	12,75	0,17	28,8
Фоновые районы ** ($n = 6$)						
min-max	6,96-10,86	0,01-0,46	5,68-50,78	1,65-4,90	0,09-0,26	4,8-9,6
x	8,70	0,14	23,01	3,45	0,19	7,7

Примечание. В табл. 1–4: n – число пробных площадей; min, max – минимальное и максимальное значения; x – среднее арифметическое значение.

* – локальный и субрегиональный территориальный уровень техногенного воздействия (Черненкова, Бочарников, 2003), ** – более 120 км от Архангельска.

В условиях атмосферного загрязнения наблюдаются различия в накоплении сульфат-ионов в органогенных горизонтах подзолистых (сосняки и ельники черничные) и болотных (сосняки сфагновой группы) почв. Так, среднее содержание SO₄²⁻ в поверхностном торфяном горизонте (на глубине 0–5 см) болотных почв ($67,2 \text{ мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) в 2,4 раза больше ($p < 0,05$), чем в лесной подстилке подзолистых почв.

Среднее содержание биофильных элементов – меди (5,35) и цинка ($26,69 \text{ мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) в верхнем горизонте болотных верховых почв в районах аэротехногенного загрязнения Архангельской агломерации существенно ниже по F -критерию ($p < 0,01$ и $p < 0,001$, соответственно), чем в органогенном горизонте подзолистых почв ельников черничных.

Наблюдается повышенное накопление в органогенном горизонте ельников черничных в сравнении с сосняками черничными Zn и Cu и в меньшей степени – Pb и Hg, что, возможно, связано с биологическими особенностями этих древесных пород и, в конечном итоге, обуславливает обогащенность металлами подстилок ельников. Под кроны деревьев ели также проникает меньше осадков, чем под кроны сосны, что может препятствовать интенсивному вымыванию биофильных элементов из подстилки. При аэротехногенном загрязнении наблюдается увеличение среднего содержания в органогенных горизонтах подзолистых почв (ельники черничные) в сравнении с фоновыми условиями: Pb – в 1,9; Zn – в 2,2; Cu – в 3,7 раза. В порядке увеличения среднего валового содержания в органогенных горизонтах подзолистых почв и верхнем горизонте болотных торфов хвойных насаждений бассейна Сев. Двины тяжелые металлы можно

расположить следующим образом: Zn>Pb>Cu>Hg>Cd (ельники) и Zn>Pb>Cu>Cd>Hg (сосняки).

Содержание серы в смешанных образцах одно-, двух-, трехлетней хвои ели в загрязненных условиях ельников черничных (0,11 %) в сравнении с фоновыми увеличивается в 1,2 раза (табл. 2).

Таблица 2 – Содержание тяжелых металлов и серы в одно–трехлетней хвое ели в ельниках черничных

Параметры	Pb	Cd	Zn	Cu	Hg	S,%
	мг·кг ⁻¹					
Районы аэротехногенного загрязнения * (n = 53)						
min-max	0,02-9,50	0,01-2,66	12,40-117,37	1,10-46,82	0,01-0,05	0,05-0,17
x	1,43	0,20***	43,99	3,69	0,03	0,11
Фоновые районы ** (n = 18)						
min-max	0,15-1,17	0,01-0,06	20,75-63,32	1,38-2,99	0,01-0,04	0,04-0,14
x	0,41	0,03	43,73	1,79	0,01	0,09

*** n = 52.

Концентрация в хвое ели в ельниках черничных районов аэротехногенного загрязнения Архангельской агломерации Pb в среднем больше, чем в фоновых условиях в 3,5; Cd – в 6,7; Cu – в 2,1 и Hg – в 3 раза, а среднее содержание Zn не увеличивается. В ельниках черничных в районах аэротехногенного загрязнения среднее содержание Pb в хвое ели больше, чем в сосняках черничных в 2 раза, Cd – в 10 и Cu – в 1,8 раза. В порядке возрастания концентраций в одно–трехлетней хвое ели тяжелые металлы располагаются в следующем порядке: Zn>Cu>Pb>Cd и Hg (Тарханов, 2011).

Концентрация серы в талломе листоватого эпифитного лишайника *Hypogymnia physodes* (L.) Nul. в ельниках черничных в районах аэротехногенного загрязнения Архангельской агломерации превышает фоновый уровень в 1,4 раза. Хотя по максимальным показателям превышение в районах аэротехногенного загрязнения составляет по Pb – в 6,5, Zn – в 5,7, Cu – в 1,4 и Hg – в 2 раза, их усредненные показатели различаются меньше (по Pb, Cu и Hg, соответственно в 1,3; 1,1 и 1,2 раза, а содержание Zn примерно одинаково) (табл. 3).

Таблица 3 – Содержание тяжелых металлов и серы в эпифитных лишайниках (*Hyp. physodes*) в ельниках черничных

Параметры	Pb	Cd	Zn	Cu	Hg	S,%
	мг·кг ⁻¹					
Районы аэротехногенного загрязнения * (n = 50)						
min-max	0,55-75,09	0,01-0,25	16,24-423,29	1,40-12,20	0,005-0,56	0,06-0,20
x	6,78	0,10	53,28	5,14	0,24***	0,11
Фоновые районы ** (n = 10)						
min-max	2,49-11,47	0,00-0,36	37,24-74,40	2,25-8,63	0,12-0,28	0,06-0,13
x	5,19	0,13	55,58	4,84	0,20****	0,08*****

*** n = 46, ****n = 6, ***** n = 7.

Можно отметить повышенное накопление в *Hyp. physodes* в ельниках Zn и S по сравнению с сосняками и Cu – в сосняках сфагновых и кустарничково-сфагновых, по сравнению с насаждениями черничного типа.

Концентрация серы в талломе *Hyp. physodes* увеличивается с повышением расчетных концентраций SO₂ и H₂S в приземных слоях атмосферного воздуха в юго-западном направлении от источника выбросов ($r = 0,46-0,63$; $s_r = 0,17-0,20$; $p < 0,05$, $p < 0,01$), с повышением концентрации H₂S в воздухе ($r = 0,39$; $s_r = 0,17$; $p < 0,01$) по северо-восточному румбу. В пределах сфагновой группы типов леса корреляции концентрации цинка и меди в талломе *Hyp. physodes* с расстоянием до источника выбросов средние ($r = -0,61...-0,63$; $p < 0,01$). Эпифитные лишайники по величине депонирования тяжелых металлов образуют ряд: Zn > Pb > Cu > Hg > Cd.

Эпифитные лишайники и мхи имеют схожий механизм поглощения токсикантов из атмосферного воздуха. Установлено, что среднее содержание серы в напочвенных зеленых мхах больше, чем в эпифитных лишайниках ельников черничных и сосняков черничных влажных, и сфагновых мхах – больше, чем в эпифитных лишайниках сосняков сфагновой группы. Концентрация серы в тканях смешанных образцов зеленых мхов (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.) увеличивается в условиях атмосферного загрязнения (0,14 %) по сравнению с фоновыми районами (в 1,3 раза) только в ельниках черничных. Эпигейные зеленые мхи по сравнению с эпифитными лишайниками накапливают свинца меньше, а кадмия, цинка и меди – больше. Среднее содержание тяжелых металлов в зеленых мхах в ельниках черничных районов аэротехногенного загрязнения почти не отличается от фоновых районов (табл. 4), а в сосняках черничных свежих несколько повышено содержание цинка (63 мг·кг⁻¹) и меди (7,3 мг·кг⁻¹), соответственно в 1,2 и 1,5 раза.

Можно отметить повышенное накопление Zn в зеленых мхах ельников и сосняков черничных свежих по сравнению с сосняками черничными влажными (в 1,3 раза), а также S в ельниках черничных по сравнению с сосняками черничными (в 1,3–1,4 раза).

Таблица 4 – Содержание тяжелых металлов и серы в зеленых мхах ельников черничных

Показатель	Pb	Cd	Zn	Cu	S, %
	мг·кг ⁻¹				
Районы аэротехногенного загрязнения * ($n = 23$)					
min-max	2,64-10,87	0,07-0,27	38,93-147,06	3,76-8,95	0,04-0,35
\bar{x}	4,81***	0,17	64,43	5,94	0,14
Фоновые районы ** ($n = 12$)					
min-max	1,71-13,44	0,12-0,32	50,60-118,37	3,09-8,01	0,07-0,15
\bar{x}	4,72	0,16	62,86	4,68	0,11

*** $n = 22$.

Среднее содержание тяжелых металлов в районах аэротехногенного загрязнения в сфагновых мхах сосняков сфагновой группы более близко к их содержанию в зеленых мхах сосняков черничных влажных ($t < t_{0,05}$), хотя и ниже, особенно Cu ($3,8 \text{ мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) – в 1,8 раза и Cd ($0,11 \text{ мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) – в 1,4 раза, а средние концентрации серы в зеленых и сфагновых мхах в этих же условиях произрастания почти не отличаются ($t < t_{0,05}$).

Зеленые листостебельные мхи по содержанию тяжелых металлов образуют ряд: $\text{Zn} > \text{Cu} > \text{Pb} > \text{Cd}$, а сфагновые мхи в зависимости от типа леса: $\text{Zn} > \text{Pb} > \text{Cu} > \text{Cd}$ (сосняки черничные влажные) и $\text{Zn} > \text{Cu} > \text{Pb} > \text{Cd}$ (сосняки сфагновые и кустарничково-сфагновые).

Установлено, что валовое содержание серы и тяжелых металлов в плодовых телах дереворазрушающих грибов в лесных насаждениях низовья Сев. Двины варьирует в широких пределах, однако существенных различий их средних концентраций вблизи промышленных зон и в более удаленных пунктах, не было выявлено (Надеин, Тарханов, 2004, 2005). Содержание серы в ложном осиновом, еловом, северном трутовиках ($0,17\text{--}0,36 \%$), а также сосновой губке больше, чем в хвое ели. Для первого вида превышение достигает 4,7 раза. Максимальные показатели содержания кадмия ($1,94$), цинка (282) и меди ($40 \text{ мг}\cdot\text{кг}^{-1}$) в грибах больше, чем их наибольшие концентрации в зеленых мхах, в $3,9\text{--}10,5$, $1,4\text{--}3,8$, $1,9\text{--}6,1$ раза соответственно. По сравнению с эпифитными лишайниками максимальное накопление в грибах цинка больше в $4,7\text{--}10$ раз. Ряд накоплений тяжелых металлов в доминирующих по численности видах трутовых грибов (смешанные образцы) имеет вид: $\text{Zn} > \text{Cu} > \text{Pb} > \text{Cd}$.

Исследовано распределение серы и тяжелых металлов в различных частях и органах древесных растений. Показано, что при уменьшении диаметра корней усиливается их роль в регулировании поступления химических элементов из подстилки в корни большего диаметра и далее – в надземную часть дерева. Наиболее физиологически активные тонкие корни как сорбируют необходимые для жизнедеятельности деревьев микроэлементы (медь, цинк), так и предотвращают поступление токсикантов, в частности свинца.

Установлено, что содержание серы в здоровой древесине хвойных и лиственных пород не превышает $0,06 \%$, а в коре – $0,15 \%$, причем ее концентрация больше в 2,5 раза у сосны, имеющей толстую корку, и меньше – у более тонкокорых пород (ели и лиственных). Кадмия, цинка и меди накапливается в коре больше, чем в древесине, причем каких-либо особенностей их распределения у разных пород не наблюдается. При поражении древесины хвойных пород различными типами гнилей накопление в ней серы увеличивается до $0,11 \%$, а лиственных пород – до $0,14 \%$. Причем, содержание серы у хвойных выше у деревьев, пораженных бурыми гнилями, а у березы – белыми гнилями. Содержание кадмия, меди и особенно, цинка при загнивании древесины значительно больше, чем в здоровой, как у хвойных, так и у лиственных деревьев. Накопление кадмия, цинка и меди у хвойных больше в древесине деревьев, пораженных бурой

гнилью, а меньше всего содержание цинка и меди при белой (ель) и пестрой (сосна) гнилях.

Более низкие концентрации серы и тяжелых металлов в почвенно-растительном покрове Северо-Двинского бассейна свидетельствуют о значительно меньшей аэротехногенной нагрузке, формируемой выбросами, главным образом, ТЭЦ и ЦБК, по сравнению с Кольским полуостровом, где действуют мощные горно-обогатительные комбинаты.

ГЛАВА 5. ВЛИЯНИЕ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА СОСТОЯНИЕ БИОТИЧЕСКИХ КОМПОНЕНТОВ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Состояние эпифитных лишайниковых синузий в условиях аэротехногенного загрязнения. На основании анализа встречаемости отдельных видов эпифитной лишайнофлоры в низовье Сев. Двины и Беломорско-Кулойском плато нами составлена шкала чувствительности видов лишайников к антропогенным воздействиям, главным образом, загрязнению атмосферы в ряду других факторов, выделены устойчивые к действию поллютантов виды-доминанты (Кочерина и др., 2000; Тарханов, 2002; Тарханов и др., 2004). При этом нами выделено пять групп: устойчивые, слабо-чувствительные, умеренно-чувствительные, чувствительные и очень чувствительные. Наблюдается изменение параметров лишайносинузий по градиенту: до 5 км, 5–15 км и более 15 км от источников выбросов. Для березы – это уменьшение, как по средним, так и по максимальным величинам общего проективного покрытия (ОПП) лишайников, для сосны и ели – уменьшение средних значений для участков лесных насаждений, произрастающих на расстоянии более 15 км, к 5-километровой зоне. Наиболее информативными признаками, приемлемыми для оценки степени хронического загрязнения атмосферного воздуха является общая численность видов эпифитных лишайников независимо от форофита и лесорастительных условий, общее покрытие стволов сосны лишайниками с южной стороны на высоте 1,3 м, покрытие стволов березы у основания ствола. Проведенный ОДА показал достоверное влияние удаленности от источников выбросов на общее число видов лишайносинузий на всех принятых уровнях значимости ($df = 5-6; 32-53; F_{0,05} = 2,28-2,51; F = 3,94-4,59; \eta^2 = 0,34-0,38; p < 0,01$), общее проективное покрытие (ОПП) лишайников по отдельным румбам ($\eta^2 = 0,45-0,70; p = 0,001-0,003$). В районе Котласского промузла в насаждениях зеленомошной и травяной групп установлены отрицательные связи ОПП лишайниками стволов ели на высоте 1,3 м с содержанием в талломе свинца ($r = -0,66 \pm 0,24 \dots -0,72 \pm 0,21; p < 0,05, p < 0,01$). В качестве интегральных показателей, характеризующих степень хронического загрязнения атмосферы, более информативным является индекс чистоты воздуха (ИЧВ), предложенный В.С. Николаевским (однофакторный дисперсионный анализ – ОДА), $df = 5; 51; F_{0,05} = 2,40; F =$

9,14; $\eta^2 = 0,47 \pm 0,08$; $p < 0,001$). ИЧВ положительно коррелируют с расстоянием до источников выбросов (ТЭЦ, ЦБК и других) Архангельской агломерации ($r = 0,57 \pm 0,09$; $p < 0,001$) (рис. 1).

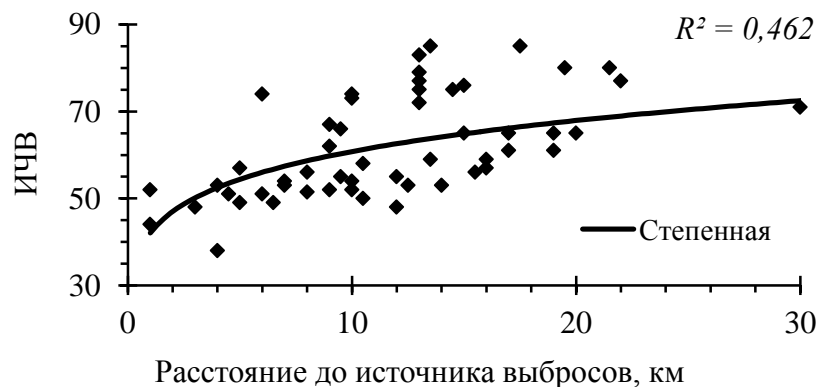


Рисунок 1 – Связь индекса чистоты воздуха (по Николаевскому) с расстоянием до ближайшего источника выбросов

Реакции эпигейных мхов на воздействие поллютантов. В хвойных насаждениях зеленомошной группы северной тайги установлены обратные слабые связи годовичного прироста стебля мхов – *Pl. schreberi* и *Hyl. splendens* за 1995, 1996, 1998 гг. с концентрацией SO_4^{2-} в снеге (коэффициент корреляции до -0,51), а в 1996 г. – и свинца в воздухе ($r = -0,37 \dots -0,41$), достоверные при критических значениях t -критерия. Результаты ОДА свидетельствуют о слабой зависимости этого признака у *Hyl. splendens* от расчетных концентраций в атмосферном воздухе серосодержащих соединений: SO_2 ($\eta^2 = 0,29 \pm 0,01$), H_2S ($\eta^2 = 0,22 \pm 0,01$). Зависимости годовичного прироста стебля в длину у *Pl. schreberi* в период 1999–2000 гг. от расстояния до местных источников выбросов (ТЭЦ, ЦБК) не установлено (ОДА; $F < F_{0,05}$). Установлено значимое влияние (ОДА, $F > F_{0,05}$) содержания Zn и S на прирост стебля (1999–2000 гг.) *Hyl. splendens*. В отношении высоты *Hyl. splendens* (по данным 1999–2001 гг.), реакция на накопление Cd и Zn – отрицательная ($r = -0,60 \dots -0,71$; $s_r = 0,20 \dots 0,23$; $p < 0,05$, $p < 0,01$). У *Hyl. splendens* наблюдается тенденция к повышению концентрации хлорофиллов и суммы зеленых и желтых пигментов в загрязненных районах, по сравнению с фоновыми условиями (на расстоянии 70–90 км от источников выбросов) (ОДА; $p < 0,001$).

Реакция вегетативной сферы хвойных на атмосферное загрязнение. Установлено, что при хроническом воздействии невысоких концентраций загрязняющих веществ в естественных условиях происходит увеличение активации синтеза и повышение накопления пигментов (Гирс, 1982; Коршиков, 1996). Влияние высоких доз поллютантов вследствие промышленных выбросов приводит к деградации фотосинтетических пигментов (Николаевский, 1979; Кирпичникова и др., 1995; Фуксман и др., 1996; Тужилкина, 1997; Shimazaki et al., 1980) и снижению интенсивности фотосинтеза (Илькун, 1978; Николаевский, 1979; Кайбияйнен и др., 1995).

Согласно нашим данным, можно отметить несущественные различия ($t < t_{0,05}$) интенсивности фотосинтеза однолетней хвои ели в условиях атмосферного загрязнения и фоновых условиях произрастания насаждений зеленомошной группы. При этом стимулируется синтез зеленых пигментов однолетней хвои в древостое ели, что приводит к увеличению общего содержания пигментов в хлоропластах. По сравнению с содержанием хлорофилла, концентрация каротиноидов в однолетней хвое ели в насаждениях зеленомошной группы более стабильна. В сосняках черничных и сфагновых, произрастающих на расстоянии 5–7 км от источников выбросов (Архангельская ТЭЦ, Архангельский ЦБК), интенсивность фотосинтеза сосны существенно снижается ($p < 0,05$) (Тарханов, 1997; Коновалов, Тарханов, 1997, Костина и др., 1998; Коновалов и др., 2001). Нами выявлена обратная зависимость содержания пигментов хлоропластов в однолетней хвое подроста ели (июль 1999 г.) от расстояния до источника выбросов в насаждениях черничного типа ($p < 0,05$) (рис. 2).

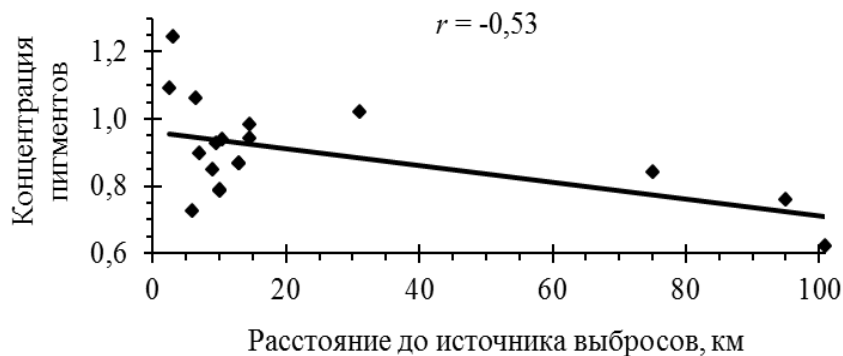


Рисунок 2 – Зависимость концентрации пигментов ($\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$ сырой массы) однолетней хвои подроста ели от расстояния до источника выбросов в насаждениях черничного типа

Можно отметить существенное снижение (при критических значениях t) содержания хлорофиллов и каротиноидов в однолетней хвое сосны в сосняках черничных свежих и, особенно, сфагновых с приближением к источнику эмиссий, причем у деревьев с сильной дехромацией общее содержание пигментов хлоропластов ниже, по сравнению с деревьями, имеющими слабую дехромацию хвои (Тарханов и др., 2004).

Результаты исследований в 1996 г. интенсивности транспирации хвои ели (ельники черничные свежие) не выявили её достоверных различий ($t < t_{0,05}$) на расстоянии от 11 до 80 км от Архангельской ТЭЦ. Интенсивность транспирации хвои сосны в сосняках сфагновых на расстоянии 7 км от Архангельской ТЭЦ меньше, чем на удалении 12 км ($p < 0,05$). В засушливый летний период 1997 г. на расстоянии 5 км от Архангельского ЦБК в сосняках черничных свежих этот показатель, напротив, был больше, чем на удалении 20 км ($t = 3,9$). Можно отметить очень незначительные, хотя статистически достоверные отличия ($p < 0,05$) в обводненности однолетней хвои ели и сосны в фоновых условиях и при атмосферном загрязнении. При этом содержание

воды в хвое ели в ельниках черничных свежих при большей степени атмосферного загрязнения несколько меньше, а в сосняках черничных свежих и сфагновых – незначительно больше.

Площадь повреждения хвои сосны в сосняках сфагновой группы увеличивается, начиная с однолетнего, с повышением ее возраста. Наиболее существенна ее дехромация в трех–четырёхлетнем возрасте, а дефолиация возрастает с каждым годом. У подростка сосны на удалении 8,5–9 км от источника поллюций в сравнении с древостоем потери однолетней хвои (по стандартной шкале для стран Европы UN-ECE) несколько ниже. С возрастом морфологическое состояние хвои как древостоя, так и подростка ели в различных условиях произрастания ухудшается. Это явление характерно, например, фактически для всех изучаемых участков ельников черничных влажных. В двухлетнем возрасте хвоя ели еще может быть классифицирована как «здоровая» или «условно» здоровая (без видимых изменений цвета), а ее потеря у древостоя и подростка ели – как «нулевая» (до 10 %), независимо от условий произрастания. В трехлетнем возрасте начинают проявляться симптомы существенного воздействия внешних экстремальных факторов, в том числе атмосферного загрязнения, а в четырех–пятилетнем возрасте отчетливо видны ее поврежденность (до 25 % площади хвоинки) и довольно умеренная дефолиация (до 25–60 %) (Тарханов, 2004).

Достоверные ($p < 0,05$) слабые корреляции предельной продолжительности жизни хвои сосны установлены с расстоянием до источников выбросов Архангельской агломерации ($r = 0,39 \pm 0,18$), а подростка сосны и ели – с расчетной концентрацией диоксида серы в воздухе ($r = -0,44 \dots -0,48$; $s_r = 0,20 - 0,21$; $p < 0,05$) в насаждениях сфагновой группы типов леса. В лесах зеленомошной группы типов леса такие связи отсутствуют. Установлен положительный характер связей густоты охвоения одно–трехлетних побегов подростка ели с концентрацией NO_3^- ($r = 0,62 \pm 0,30 \dots 0,83 \pm 0,21$) в снеге, SO_4 – в снеге и поверхностном горизонте болотных почв, причем с увеличением возраста хвои эти связи ослабевают (Тарханов и др., 2004) и изменяют направленность, в связи с динамикой опада хвои четырех и более лет. Наблюдается увеличение густоты охвоения одно–трехлетних побегов древостоя сосны с повышением расчетной концентрации SO_2 в воздухе в насаждениях сфагновой группы типов леса ($r = 0,47$). Увеличение охвоенности (загущение охвоения) в первые годы свидетельствует о негативном влиянии поллютантов, что согласуется с результатами других авторов (Ярмишко, 1997). Накопление сульфат-ионов в почве в районе Архангельской агломерации приводит и к резкому закислению гомогената хвои ели ($r = -0,91 \pm 0,10$). Это, в свою очередь, может вызвать изменение каталитической активности ферментов и нарушение обмена веществ (Биоиндикация ..., 1988), а также привести к снижению морфометрических показателей (Тарханов и др., 2004). По мере удаления от ТЭЦ и ЦБК увеличивается абсолютно сухая масса ($r = 0,38$; $s_r = 0,09$; $n = 102$) в насаждениях зеленомошной группы и наблюдается тенденция к увеличению

длины одно–трехлетней хвои ели и в насаждениях сфагновой группы типов леса ($r = 0,42$; $s_r = 0,18$; $p < 0,05$), хотя это четко проявляется не по всем румбам.

Зависимость длины хвои подроста ели от расчетного содержания SO_2 в воздухе имеет обратный характер в насаждениях сфагновой группы типов леса ($r = -0,39$). По сравнению с однолетней, абсолютно сухая масса трехлетней хвои подроста ели снижается сильнее по мере приближения к источникам загрязнения и увеличения содержания сульфатов в органическом горизонте. Показатель силы влияния рассматриваемых факторов в сосняках кустарничково-сфагновых на абсолютно сухую массу одно–трехлетней хвои подроста ели выше по сравнению с сосняками черничными свежими (Прожерина, 2001; Тарханов и др., 2004). Таким образом, реакция подроста ели в сосняках кустарничково-сфагновых на повышение техногенной нагрузки проявляется в большей степени, чем в сосняках черничниках свежих. Наши результаты совпадают с таковыми В.Ф. Цветкова (Цветков, Цветков, 2003) на Кольском полуострове, где сосняки и ельники сфагновой группы проявляли большую чувствительность к атмосферному загрязнению, чем черничные. В июне 1998 г. в районе Архангельской агломерации увеличение содержания серы привело к снижению абсолютно сухой массы однолетней хвои ели ($\eta^2 = 0,55 \pm 0,03$). Поскольку вклад накопления валовой серы в общее варьирование сухой массы хвои достаточно высок, то последняя была рекомендована в качестве индикаторного показателя для изучения загрязнений (Изучение состояния..., 2000). В северной тайге низовья Сев. Двины корреляции морфометрических параметров одно–трехлетних побегов подроста ели в насаждениях зеленомошной группы с накоплением в хвое поллютантов отсутствуют. Продолжительность жизни хвои в сосняках сфагновой группы типов леса отрицательно коррелирует с концентрацией в одно–трехлетней хвое древостоев сосны серы ($r = -0,69$; $s_r = 0,24$; $p < 0,05$). Установлены прямые средние и тесные связи густоты охвоения 1–3-летних побегов сосны с содержанием свинца, ртути, кадмия, цинка и серы ($r = 0,65–0,75$; $s_r = 0,22–0,25$; $p < 0,05$, $p < 0,01$).

В районе Котласского промузла (верховье Сев. Двины, средняя тайга) на подзолистых почвах наблюдается снижение морфометрических показателей подроста ели с увеличением содержания меди и кадмия ($r = -0,41$; $s_r = 0,19$; $p < 0,05$). Зависимость числа хвоинок на единице длины побега является положительной в отношении ртути, свинца (рис. 3).

На расстоянии 6–7 км от Котласского ЦБК происходит снижение абсолютно сухой массы однолетней хвои ели на 21–23 % в сравнении с более отдаленными участками.

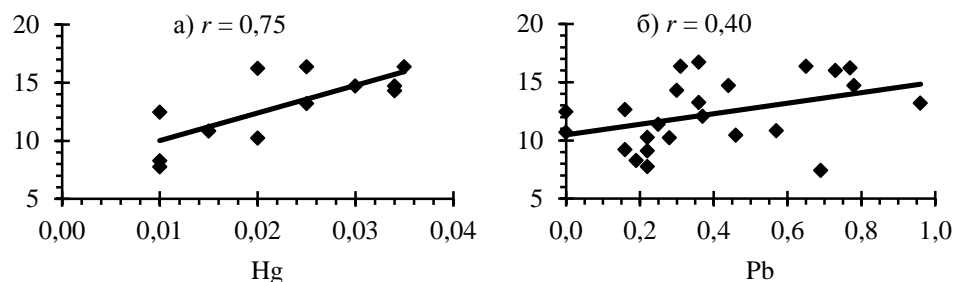


Рисунок 3 – Зависимость густоты охвоения побегов (шт.·см⁻¹) от содержания тяжелых металлов (мг·кг⁻¹) в одно–трехлетней хвое подростка ели в зеленомошной группе типов леса (а) и на подзолистых почвах (б)

Результаты ОДА показали, что увеличение содержания серы в хвое ели приводит к достоверному (на принятых уровнях значимости) снижению абсолютно сухой массы одно–трехлетней хвои ($F_{0,05} = 2,25$; $F = 49–106$; $\eta^2 = 0,49 \pm 0,01 \dots 0,67 \pm 0,01$). ОДА показал достоверное влияние на принятых уровнях значимости на густоту охвоения побегов подростка ели концентрации в одно–трехлетней хвое наиболее токсичных химических элементов (Hg, Cd, Pb) ($df = 3–4$; $8–19$; $F_{0,05} = 2,90–4,07$; $F = 3,71–15,98$; $p = 0,001–0,01$; $\eta^2 = 0,44–0,86$), а на длину хвои лишь кадмия ($df = 3$; 8 ; $F_{0,05} = 4,07$; $F = 7,05$; $p = 0,01$; $\eta^2 = 0,726$).

Поврежденность хвойных насаждений. По величине индекса повреждения сосновые древостои в районе Архангельской агломерации преимущественно относятся к категории «слабоповрежденные». Более высокие значения индекса, плотности и энтропии повреждения характерны для сфагновой и долгомошной групп типов сосновых лесов ($I = 1,92–1,95$; $p_i = 0,018–0,019$; $H' = 1,07–1,15$). Далее по убыванию следуют зеленомошные и травяные сосняки ($I = 1,39–1,52$; $p_i = 0,013–0,016$; $H' = 0,69–0,87$). Присутствие в древостоях сфагновой и долгомошной групп типов леса деревьев сосны III–IV категорий (сильно ослабленные, гибнущие и сухостой) больше, чем в зеленомошной группе. Более высокие индексы повреждения ($I = 1,92–3,28$) характерны для 5-километровой зоны вблизи ТЭЦ и ЦБК. Связи индекса и плотности повреждения сосновых древостоев долгомошной группы типов леса с расстоянием до источников промвыбросов (ТЭЦ, ЦБК) в низовье Сев. Двины аппроксимируются уравнениями степенной регрессии. Здесь реже встречаются здоровые (неповрежденные) деревья, значительна доля «слабоповрежденных» (ослабленных) деревьев. В сосняках зеленомошной группы по численности доминируют здоровые деревья, а доля ослабленных деревьев значительно меньше (7–23 %).

Ельники, произрастающие в более благоприятных почвенно-гидрологических условиях, в меньшей мере подвержены влиянию атмосферных эмиссий (Тарханов, 2009). При существующем уровне атмосферного загрязнения ельники зеленомошной группы типов леса (в основном спелого и перестойного возраста) в большинстве случаев относятся к категории «неповрежденные», о чем свидетельствует характер

распределения деревьев в древостоях ели по категориям состояния (не менее 40 % здоровых деревьев). В разных группах типов леса степень повреждения еловых древостоев почти не различается ($I = 1,19-1,29$; $p_i = 0,036-0,040$; $H' = 0,47-0,56$).

Достоверной (при критических значениях t) корреляционной зависимости показателей повреждения еловых древостоев от расстояния до источников эмиссий не наблюдается. В разных типах сосняков северной тайги на различном расстоянии от источника эмиссии более высокая степень повреждения кроны отмечена для деревьев сосны более низких ступеней по диаметру ствола. В спелых ельниках черничного типа на расстоянии до 5 км от Архангельского ЦБК наблюдается более значительное повреждение деревьев ели с диаметром ствола до 24 см, а в приручейных – до 12 см.

Встречаемость и обилие видов дереворазрушающих грибов не связаны с уровнем аэротехногенного загрязнения в хвойных насаждениях устья Сев. Двины и при ассоциации с хвойными породами несколько больше у окаймленного трутовика, елового трутовичка, елового трутовика, еловой губки; а с лиственными – у настоящего и ложного осиновых трутовиков и вида *Stereum hirsutum*.

В районе Архангельского ЦБК (северная подзона тайги) доля отпада (по числу стволов) составляет в неповрежденных и слабоповрежденных сосняках черничных свежих III–VIII классов возраста 1–26 %, а в ельниках черничных влажных V–VIII классов возраста – 2–17 %. В сосняках черничных свежих более значительная доля отпада (по числу стволов) сосны наблюдается в древостоях IV класса возраста. Зависимости отпада сосны и ели от расстояния до ЦБК не наблюдается, а его величина, по-видимому, обусловлена, в основном, естественными факторами. В районе Савинского цементного завода (северная часть средней подзоны тайги) в сосняках брусничного типа леса доля отпада деревьев сосны III класса возраста на расстоянии 5 км до источника эмиссий – больше (34 %), а на удалении 0,9–1,2 км (в зоне так называемого «проброса факела») и 6–10 км – меньше.

Жизнеспособность пыльцы. Нами (Тарханов, Сурсо, 1996) показано, что в районе Архангельской агломерации различия в жизнеспособности пыльцы сосны статистически недостоверны и ее показатели не могут служить достаточно надежными признаками для оценки уровня аэротехногенного загрязнения. В то же время, при загрязнении среды возникают биологические эффекты (не характерные для рода *Pinus* типы ветвления пыльцевых трубок) (Сурсо, 1993; Федорков, 2001), что проявилось и при проращивании пыльцы сосны, собранной на участках вблизи промышленной зоны.

Семенная продуктивность сосны и ели. Ранее (Барабин и др., 2000) было показано резкое снижение у сосны урожая шишек и массы семян на 1 га, урожайности одного дерева, доли поврежденных шишек на расстоянии 0,5 км от ЦБК. По таким показателям как выход семян из шишки, масса 1000 шт. семян и их полнозернистость четкой зависимости от степени повреждения деревьев не наблюдается. У ели установлено достоверное

($p < 0,01$) изменение среднего числа шишек (в расчете на одно дерево) с расстоянием до Архангельского ЦБК. В общем, отмечена тенденция к повышению урожая шишек 2000 года с приближением к источнику эмиссии. Согласно ориентировочной шкале А.И. Барабина по оценке урожая шишек в зависимости от процента семеносящих деревьев в северных ельниках, составленной по предложенным им формулам (Изучение состояния..., 2000), масса семян на 1 га (урожай 1999–2000 гг.) в районе Архангельского ЦБК может составлять 5–21 кг.

Лесовозобновление в районе Архангельского ЦБК. На удалении 30 км от Архангельского ЦБК общая численность хвойного подроста в ельниках черничных влажных составляет 3000 шт.·га⁻¹. При приближении к источнику эмиссии на расстояние до 13 км (зона загрязнения) численность подроста в ельниках черничных влажных несколько снижается (до 2000–2200 шт.·га⁻¹). Доля сухих (погибших) особей хвойного подроста в ельниках черничных влажных на расстоянии до 13 км от Архангельского ЦБК составляет 13–38 %, а на удалении 30 км погибшего подроста не встречалось. Доля перспективного хвойного подроста в ельниках черничных влажных составляет более 75 % на удалении 30 км от ЦБК, а на расстоянии 13 км – лишь 16–17 %.

В отличие от ельников, в сосняках черничных на расстоянии более 3,5 км от Архангельского ЦБК не наблюдается снижения общего количества и численности перспективного подроста (2250–2750 шт.·га⁻¹ или 72–90 % общего числа).

ГЛАВА 6. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ХВОЙНЫХ ПРИ АТМОСФЕРНОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ

Эндогенная изменчивость биохимических показателей. В насаждениях встречаются генотипы как с узкой, так и с широкой нормой реакции параметров на изменения внешних условий, что было установлено, например, в отношении эндогенной изменчивости морфологических признаков генеративных органов лиственницы Сукачева на Урале (Путенихин, Фарукшина, 2004). На основании этого, учитывая более высокий уровень эндогенной изменчивости рассматриваемых биохимических признаков (содержания хлорофилла «а», суммы хлорофиллов, каротиноидов, общей суммы пластидных пигментов, рН гомогената однолетней хвои) у узкокронной сосны (рис. 4), можно предполагать, что эта форма при направленном хроническом действии стрессовых факторов, как природных (постоянное избыточное увлажнение, вызывающее корневую гипоксию), так и техногенных (загрязнение воздуха), обладает более высоким потенциалом к адаптации в этих условиях по сравнению с ширококронной формой.

Величина рН имеет очень низкий уровень вариации в пределах организма, что может свидетельствовать о его функциональной важности (Яблоков, 1987). При этом необходимо иметь в виду, что резкие колебания рН в пределах организма противоречили бы биологическому значению этого

интегрального показателя, отражающего особенности процессов в цитоплазме, от которого зависят функции многих ферментов (Илькун, 1978; Фрейберг и др., 2004).

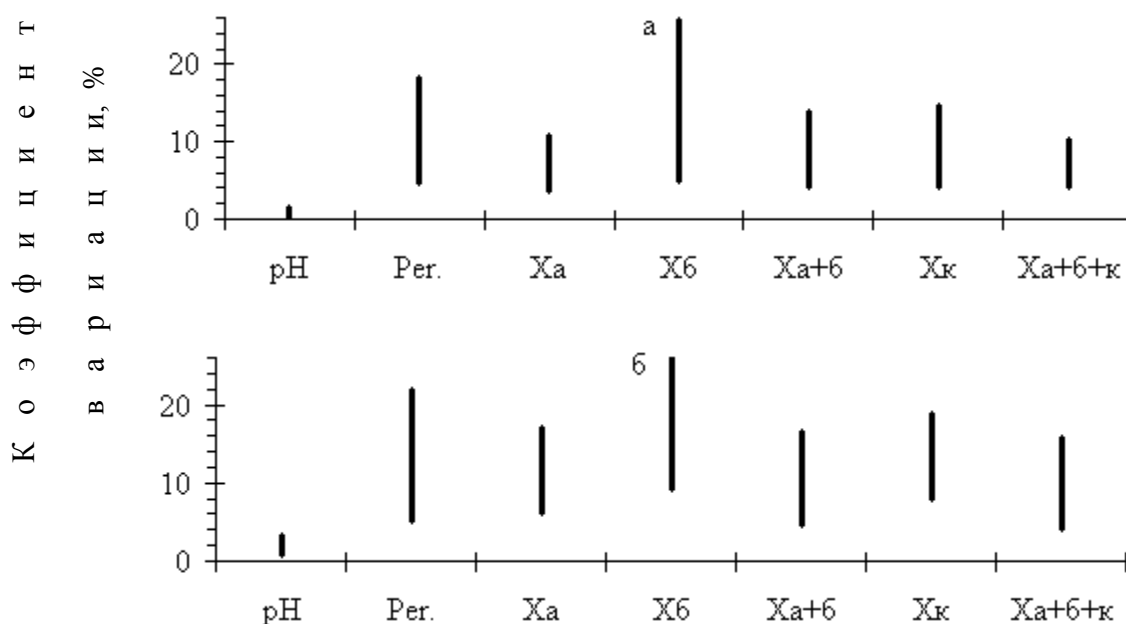


Рисунок 4 – Уровни эндогенной изменчивости биохимических показателей 1-летней хвои ширококронной (а) и узкокронной (б) форм древостоя сосны в сосняках кустарничково-сфагновых на расстоянии 6 км от источника эмиссии в северной подзоне тайги (Per – пероксидаза, Xa – хлорофилл «а», Xб – хлорофилл «б», Xк – каротиноиды, Xa+б+к – сумма пигментов)

Деревья длиннохвойной и короткохвойной форм сосны также значительно различаются амплитудой эндогенной изменчивости биохимических показателей. В нашем случае, как и в отношении форм, выделенных по диаметру кроны, это связано с нормой реакции разных генотипов сосны, в первую очередь, под влиянием стрессовых факторов – избыточного увлажнения и аэротехногенного загрязнения. Все это определяет диапазон разброса фенотипических изменений, т.е. общую фенотипическую дисперсию. Недостаточно жесткая наследственная программа индивидуального развития у деревьев этих форм проявляется в очень высоком уровне фенотипической изменчивости отдельных деревьев по содержанию хлорофилла «б» в однолетней хвое.

Признак наличия треххвойности у сосны считается своего рода маркером более интенсивного роста и более высокого адаптивного потенциала деревьев (Жариков, Попов, 1979; Молотков и др., 1982). Наблюдаются различия во внутриорганизменной вариабельности биохимических показателей однолетней хвои у сосны с признаком и без признака треххвойности, что может свидетельствовать о различной реакции отдельных деревьев на действие стрессовых факторов.

Среди «болотной» формы сосны также встречаются генотипы, как с узкой, так и с широкой нормой реакции параметров на изменения внешних условий, что было установлено нами в отношении эндогенной вариабельности биохимических показателей, однако амплитуда их изменчивости сходна с обычной сосной. Это может стать решающим фактором адаптации деревьев «болотной» формы к изменяющимся условиям. Можно предположить, что в стрессовых условиях избыточного увлажнения и аэротехногенного загрязнения северной тайги адаптивные потенциалы «болотной» формы и обычной сосны довольно близки.

Цвет микростробилов в процессе онтогенеза независимо от влияния экологических факторов микро- и макросреды сохраняется и является наследственно обусловленным (Молотков и др., 1982). Это позволяет рассматривать формы сосны, выделенные по окраске пыльников, как разные генетические группы. Эндогенная вариабельность содержания пигментов однолетней хвои краснопыльничковой формы, в общем, выше по сравнению с желтопыльничковой сосной, а уровни их изменчивости по активности пероксидазы близки: $C.V. = 7-14\%$ – у краснопыльничковой сосны и $C.V. = 5-16\%$ – у желтопыльничковой формы (Тарханов, Бирюков, 2010). Судя по более широкой норме реакции сосны с красным цветом мужских стробилов, можно предполагать, что она обладает более высокой пластичностью в отношении содержания фотосинтетических пигментов в условиях избыточного увлажнения (на болотных верховых почвах).

У ели можно отметить сравнительно более высокий уровень и более широкий диапазон изменчивости рН, активности пероксидазы, содержания хлорофилла «а», хлорофилла «б» и каротиноидов хвои у чешуекорой формы по сравнению с гладкокорой, что в определенной мере может свидетельствовать о ее более высоком адаптивном потенциале (рис. 5).

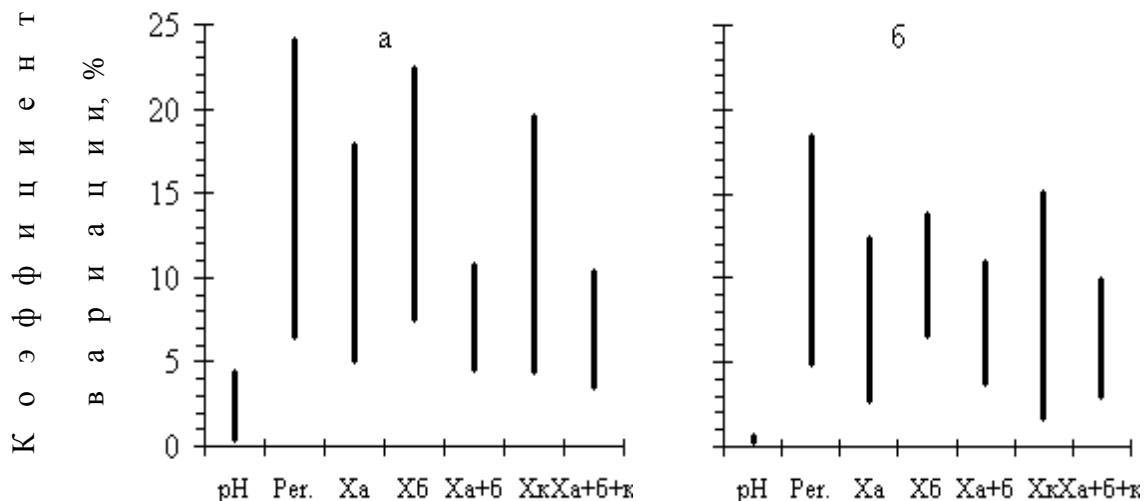


Рисунок 5 – Уровни эндогенной изменчивости биохимических показателей однолетней хвои чешуекорой (а) и гладкокорой (б) форм ели в ельниках травяных на расстоянии 4,5 км от источника эмиссии в северной подзоне тайги

Можно отметить некоторую тенденцию меньшей эндогенной изменчивости биохимических признаков у ели, произрастающих при аэротехногенном воздействии в сравнительно благоприятных почвенно-гидрологических условиях, по сравнению с сосной в условиях постоянного избыточного увлажнения почв. Между отдельными деревьями одних и тех же форм ели, выделенных по типу коры, в ельниках травяных в условиях активного загрязнения наблюдаются различия по амплитуде эндогенной вариации биохимических признаков, особенно в отношении содержания пластидных пигментов и активности пероксидазы хвои, но, в общем, в меньшей мере, чем между деревьями одноименных форм сосны, произрастающих в условиях застойного избыточного увлажнения и атмосферного загрязнения (рис. 6).

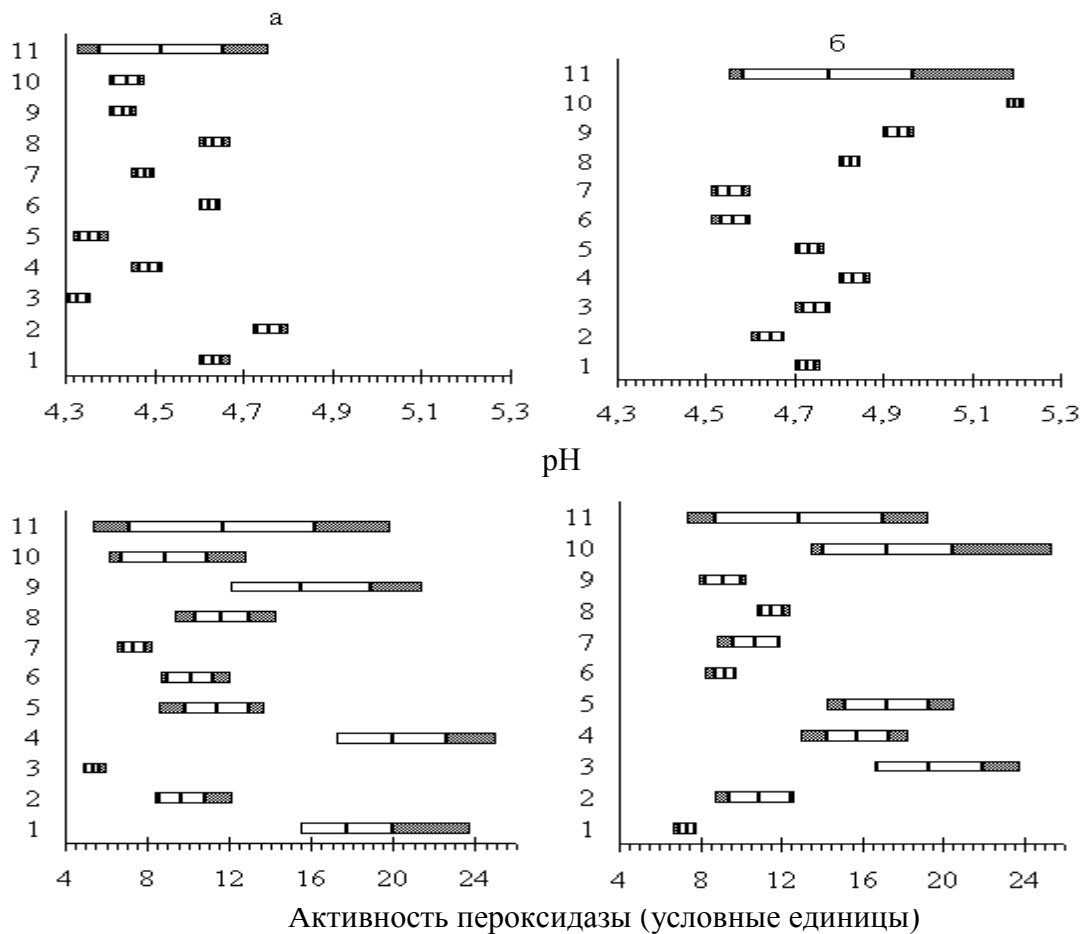


Рисунок 6 – Амплитуда изменчивости рН гомогената и активности пероксидазы однолетней хвои чешуекорой (а) и гладкокорой (б) форм ели в ельниках травяных на расстоянии 4,5 км от Архангельского ЦБК (конец июня–начало июля 2005 г.)

На рис. 6: 1–10 – номер дерева, вертикальная черта на незаштрихованной части полосы – среднее значение признака, незаштрихованная часть – стандартное отклонение, вся длина полосы – наблюдаемые варианты, 11 – амплитуда индивидуальной изменчивости.

Индивидуальная изменчивость физиолого-биохимических показателей. На болотных верховых почвах в условиях атмосферного загрязнения (5 км от Архангельской ТЭЦ) при значительном количестве выпавших осадков в период активного роста побегов пероксидаза в тканях однолетней хвои краснопыльничковой сосны активнее почти в 2 раза, чем у желтопыльничковой сосны ($p < 0,001$), что указывает на большую степень аэротехногенного воздействия на деревья этой формы и более напряженный обмен веществ у нее. Такую реакцию краснопыльничковой сосны на усиление аэротехногенного воздействия можно расценить как приспособительную, позволяющую обеспечить ее жизнедеятельность в стрессовых условиях (Тарханов, 2011) (табл. 5).

Таблица 5 – Индивидуальная изменчивость биохимических показателей однолетней хвои выборки деревьев разных форм сосны на расстоянии до 5 км от источника выбросов (сосняки сфагновой группы типов леса, $n = 10$)

min	max	\bar{x}	s	$C.V.$	s_x	min	max	\bar{x}	s	$C.V.$	s_x
Активность пероксидазы (условные единицы) * (I декада 06. 2003 г.)											
Краснопыльничковая						Желтопыльничковая					
37,0	250,0	102,1	50,14	49,1	9,2	23,8	90,9	54,8	17,13	31,2	3,1
Хлорофилл «а» ($\text{мг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы) (I–III декада 06. 2006 г.)											
Длиннохвойная						Короткохвойная					
0,485	0,776	0,635	0,10	15,0	0,015	0,326	0,631	0,497	0,10	19,8	0,031
рН гомогената хвои (I–II декада 06. 2008 г.)											
С признаком треххвойности						Без признака треххвойности					
4,73	5,05	4,91	0,14	2,8	0,06	4,560	4,74	4,69	0,07	1,5	0,03

Примечание. В табл. 5, 6: n – число наблюдений; min и max – минимальное и максимальное значения; \bar{x} – среднее арифметическое значение; s – стандартное отклонение; $C.V.$ – коэффициент вариации, %; s_x – ошибка среднего значения.

* $n = 30$.

Более высокий уровень индивидуальной изменчивости рассматриваемых биохимических показателей в сосняках сфагновой группы у узкокронной сосны по сравнению с ширококронной может свидетельствовать о большей вероятности наследственно обусловленных различий по этому признаку между деревьями этой формы. Установлены достоверные ($p < 0,05$ и $p < 0,001$) различия в содержании хлорофилла «а» в однолетней хвое выборки деревьев длиннохвойной и короткохвойной сосны. У последней концентрация хлорофилла «а» ниже. У сосны с признаком треххвойности достоверные различия ($p < 0,05$) обнаружены на расстоянии до 5 км от источника эмиссий по показателю рН гомогената хвои. В более загрязненных условиях у сосны с признаком треххвойности рН гомогената хвои выше. Между выборками деревьев «болотной» формы и обычной сосны достоверных различий биохимических признаков (по t - и F - критериям) не выявлено. Это указывает на их сходство в отношении пигментообразования, рН и активности пероксидазы однолетней хвои.

Сравнивая величины эндогенной и индивидуальной вариабельности рассматриваемых признаков у разных форм сосны можно отметить следующее. С одной стороны, уровни эндогенной и индивидуальной изменчивости концентрации пигментов хлоропластов однолетней хвои рассматриваемых форм сосны относительно сходны между собой. С другой стороны, величины эндогенной и индивидуальной вариабельности этих признаков могут сильно отличаться из-за различного диапазона нормы реакции индивидуумов (генотипов) к изменяющимся условиям внешней среды (например, микроэкологическим условиям в кроне дерева – освещенности, температурному режиму). В общем, по уровню индивидуальной изменчивости одноименных биохимических признаков анализируемые формы сходны.

В засушливый летний период 2004 г. в ельниках черничного типа при аэротехногенном воздействии (5 км от Архангельского ЦБК) «здоровые» и «ослабленные» деревья красношишечной формы ели (господствующей по частоте встречаемости в насаждениях) в содержании в однолетней хвое фотосинтетических пигментов и активности пероксидазы по *t*- критерию достоверно не отличаются. Показатель рН однолетней хвои (2005 г.) в ельниках травяных у гладкокорой формы существенно выше ($p < 0,001$), чем у чешуекорой формы (табл. 6).

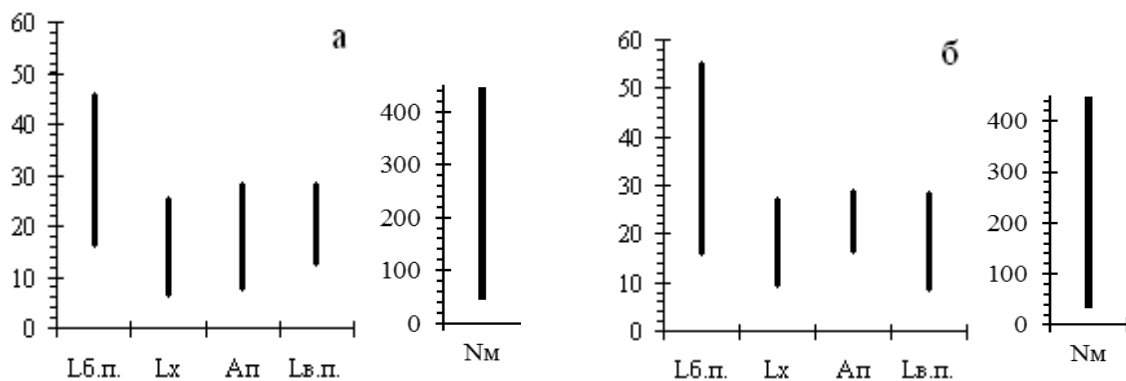
Таблица 6 – Индивидуальная изменчивость биохимических показателей хвои разных форм ели в ельниках травяных на расстоянии 4,5 км от источника выбросов (I декада июля 2005 г., $n = 10$)

Гладкокорая форма						Чешуекорая форма					
min	max	<i>x</i>	<i>s</i>	<i>C.V.</i>	<i>s_x</i>	min	max	<i>x</i>	<i>s</i>	<i>C.V.</i>	<i>s_x</i>
Активность пероксидазы (условные единицы)											
7,4	19,3	12,9	4,16	32,4	1,32	5,3	19,9	11,7	4,53	38,9	1,43
Показатель рН гомогената хвои											
4,55	5,20	4,78	0,19	4,0	0,06	4,33	4,76	4,52	0,14	3,1	0,04
Фотосинтетические пигменты (мг·г ⁻¹ сырой массы)											
хлорофилл «а»											
0,468	0,748	0,604	0,09	15,6	0,030	0,373	0,632	0,518	0,09	17,2	0,028
хлорофилл «б»											
0,229	0,347	0,272	0,04	15,8	0,014	0,144	0,348	0,246	0,06	25,9	0,020
сумма хлорофиллов «а» и «б»											
0,721	1,088	0,876	0,12	13,8	0,038	0,517	0,964	0,764	0,15	19,5	0,047
каротиноиды											
0,318	0,509	0,410	0,06	15,3	0,020	0,287	0,480	0,393	0,06	14,1	0,017
сумма пигментов											
1,046	1,597	1,286	0,18	14,2	0,058	0,804	1,403	1,157	0,20	17,2	0,063

Достоверных различий (на принятых уровнях значимости) этих форм в содержании пигментов хлоропластов и активности пероксидазы хвои по *t*-критерию не наблюдается.

ГЛАВА 7. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРНЫХ ПРИЗНАКОВ ХВОЙНЫХ ПРИ АТМОСФЕРНОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ

Эндогенная изменчивость. Наиболее высокая пластичность деревьев сосны и ели (*Picea obovata* Ledeb. × *P. abies* (L.) Karst.) как в фоновых условиях, так и при атмосферном загрязнении проявляется в отношении числа ежегодно образующихся боковых почек и побегов (рис. 7, 8).

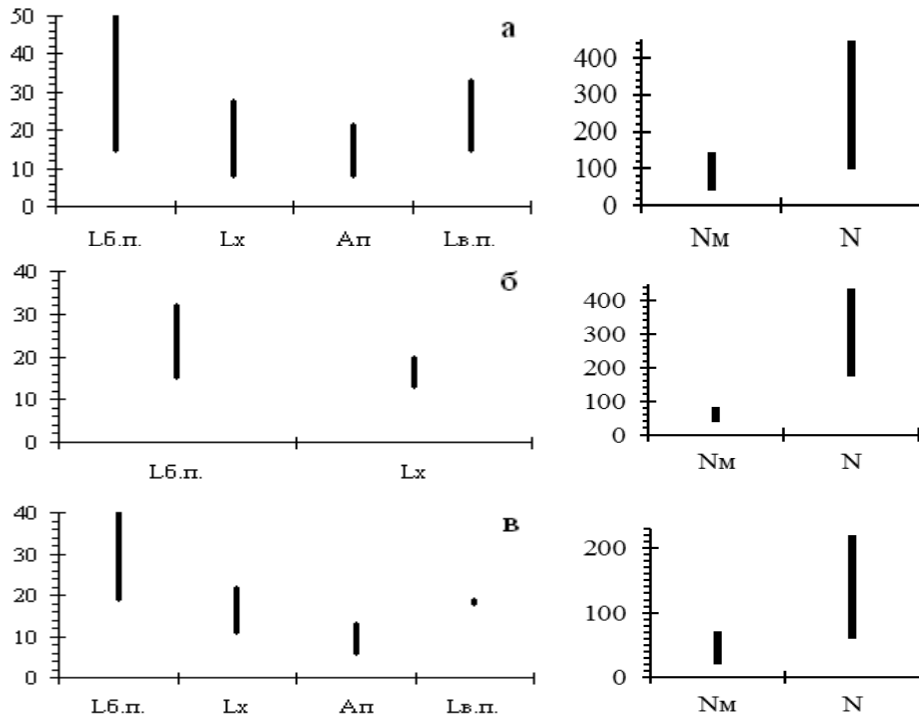


Лб.п. – длина бокового побега
 Lx – длина хвои
 Ап – предельный возраст хвои
 Nm – число побегов в «мутовке»
 Лв.п. – длина верхушечной почки

Рисунок 7 – Эндогенная (а) и индивидуальная (б) изменчивость (коэффициент вариации, %) структурных признаков древостоя сосны в насаждениях сфагновой группы типов леса

Если рассматривать эндогенную изменчивость сосны в разрезе генетических групп (форм) деревьев, различающихся окраской мужских стробиллов и устойчиво сохраняющих ее в процессе онтогенеза, можно наблюдать меньший диапазон колебаний коэффициентов вариации одноименных структурных признаков в пределах этих групп по сравнению с общей совокупностью.

Необходимо отметить, что количественные признаки, имеющие сравнительно низкую эндогенную изменчивость, сохраняют свою относительную стабильность на разных возрастных стадиях онтогенеза дерева, как например, длина хвои. Это свидетельствует о ее функциональной важности в процессах метаболизма дерева и указывает на довольно жесткую наследственную программу индивидуального развития.



Лб.п. – длина побега, Lx – длина хвои, Ап – предельный возраст хвои, Nm – число побегов в «мутовке», N – число побегов между «мутовками», Лв.п. – длина верхушечной почки

Рисунок 8 – Эндогенная (а – подрост), индивидуальная (б – древостой) и индивидуальная (в – подрост) изменчивость (коэффициент вариации, %) структурных признаков ели в насаждениях зеленомошной группы типов леса

Индивидуальная изменчивость структурных признаков сосны.

Индивидуальная изменчивость структурных признаков вегетативной сферы сосны в насаждениях сфагновой группы северной тайги при атмосферном загрязнении близка по своему уровню эндогенной (см. рис. 7). Проведенный нами ОДА показал, что в условиях аэротехногенного загрязнения большая часть структурных признаков сосны в сфагновой группе (из числа определяемых), особенно: продолжительности жизни хвои, длины хвои и густоты охвоения ($\eta^2 = 0,428-0,690$), а также размеров верхушечных почек боковых побегов ($\eta^2 = 0,589$) находятся под значительным «индивидуальным контролем». Другие признаки, а именно: численность боковых побегов и почек в «мутовках», длина ауксибласта, диаметр и длина охвоенной части бокового побега в большей мере подвержены случайному влиянию, отражающему действие неорганизованных факторов (освещения, температуры, водоснабжения, питания) ($\eta^2 < 0,4$). При корреляционном анализе выявлено наличие умеренных отрицательных связей коэффициентов индивидуальной вариации длины и численности охвоенных побегов с расстоянием до источника выбросов ($r = -0,43 \dots -0,56$). Следовательно, можно отметить повышение индивидуальной изменчивости данных признаков с приближением к источникам атмосферного загрязнения. Есть основание полагать, что в неблагоприятных для роста сосны условиях

(сосняках сфагновой группы) более высокая изменчивость количественных признаков вблизи источников загрязнения может быть связана с различной нормой реакции деревьев на аэротехногенное воздействие (ответной реакцией конкретного генотипа на изменение условий среды).

Отмечена тенденция повышения индивидуальной изменчивости радиального прироста сосны с приближением к источнику интенсивных выбросов (ТЭЦ, ЦБК) в сосняках кустарничково-сфагновых и черничных свежих в районе Архангельской агломерации и сосняках кустарничково-сфагновых в районе Котласского промузла (Щекалев, Тарханов, 2006, 2007). Различия коэффициента вариации достоверны по t -критерию ($p < 0,001$) при сравнении групп участков по грациям расстояния от источника эмиссии (до 10 км, 15–25 км и более 40 км).

Можно отметить довольно слабую сопряженность (разбалансированность) параметров кроны в выборках деревьев разных форм, выделенных по типу одного или нескольких варьирующих признаков, в сосняках сфагновой группы, произрастающих в условиях аэротехногенного загрязнения и постоянного избыточного увлажнения. Даже при относительной однородности выборок сосны по тем или иным количественным признакам выделяются группы деревьев с различной реакцией на аэротехногенное загрязнение. Исследования показали увеличение индекса флуктуирующей асимметрии (ФА) однолетней хвои с приближением к Архангельской ТЭЦ только у длинохвойной формы сосны, что подтверждается результатами ОДА. В то же время, величина ФА у деревьев длинохвойной формы в 1,7–2,5 раза меньше, чем у короткохвойной сосны. Причем, по мере удаления от ТЭЦ это соотношение увеличивается.

Индивидуальная изменчивость структурных признаков ели. Амплитуда колебаний коэффициента вариации количественных признаков между деревьями ели в насаждениях зеленомошной группы типов леса меньше, по сравнению с их эндогенной вариабельностью у отдельных деревьев, хотя и не всегда. Это характерно как для подроста, так и для древостоя. Однако, в среднем, уровни индивидуальной и эндогенной изменчивости ели по типу варьирующего признака довольно сходны (см. рис. 8). В общей совокупности диапазон значений коэффициента индивидуальной вариации однотипных признаков больше, чем в пределах отдельных генетических групп деревьев, например, красношишечной формы ели, хотя и не во все годы.

Биометрическая оценка степени индивидуальной обусловленности полигенных морфологических признаков ели показала довольно значительные различия между отдельными деревьями ($\eta^2 > 0,35$) длины и параметров охвоения боковых побегов и размеров вегетативных почек (на ветвях I порядка). Очень слабо индивидуально детерминированы, а значит в высокой степени подвержены влиянию случайных факторов внешней среды численность боковых почек, побегов между «мутовками», а также толщина побега ($\eta^2 = 0,10–0,29$).

Поврежденность и различия форм сосны по структурным признакам. В условиях аэротехногенного загрязнения (до 5 км от источников эмиссий) более значительная поврежденность и потеря хвои на побегах в насаждениях сфагновой группы наблюдается у сосны с красной окраской микростробилов. В пределах одних и тех же опытных участков сосняков черничных влажных и сфагновой группы типов леса северной тайги индекс повреждения деревьев ширококронной формы выше, чем узкокронной, как в загрязненных, так и фоновых условиях. У короткохвойной сосны больше повреждается и опадает хвоя, на 14–27 % значительнее дехромация и на 13–15 % – дефолиация кроны, больше индекс повреждения. Длиннохвойная сосна проявляет более высокую устойчивость к совместному воздействию стрессовых факторов (избыточному увлажнению и загрязнению воздуха), что подтверждается нашими предыдущими исследованиями (Изучение процессов..., 2008). По сравнению с сосной без признака треххвойности, деревьям с признаком треххвойности присуще более значительное повреждение хвои (соответственно 1,5 и 2,3 балла). У деревьев «болотной» сосны сильнее повреждается и интенсивнее опадает хвоя побегов, гораздо больше дехромация (на 25–55 %) кроны по сравнению с обычной (соответственно 2–12 и 12–20 %) вблизи источников эмиссий. Следует отметить более высокий индекс поврежденности деревьев «болотной» формы по сравнению с обычной сосной. Она чаще имеет среднюю степень повреждения ($I = 2,99–3,31$), в то время как у обычной сосны в этих условиях $I = 1,57–2,47$ (слабоповрежденная и неповрежденная). Доля здоровых деревьев «болотной» формы на расстоянии 3,5–6,5 км от источника выбросов не превышает 15 %.

Желтопыльниковая сосна в сосняках сфагновой группы типов при атмосферном загрязнении (до 5 км от Архангельской ТЭЦ) превосходит сосну с красными пыльниками (по t -критерию) по высоте и диаметру ствола, протяженности кроны и длине хвои ($n = 50, p < 0,05$). Деревья длиннохвойной формы сосны достоверно ($n = 100, p < 0,001$) превосходят короткохвойную сосну по высоте и диаметру ствола, протяженности и диаметру кроны, годовичному приросту боковых побегов, длине и продолжительности жизни хвои. Узкокронная сосна существенно превосходит деревья ширококронной формы (в 60–70-летнем возрасте) при критических значениях t по высоте ствола и протяженности кроны, а уступает – по диаметру ствола и кроны, годовичному приросту боковых побегов. У сосны с присутствием треххвойных пучков достоверно (t -критерий, $n = 300, p < 0,001$) выше, чем у сосны без треххвойных пучков: высота, диаметр ствола, годовичный прирост, протяженность, диаметр кроны и длина хвои. Деревья «болотной» формы существенно (на принятых уровнях значимости) уступают обычной сосне по высоте и диаметру ствола ($n = 150, p < 0,001$), предельной продолжительности жизни хвои ($p < 0,01$), протяженности и диаметру кроны ($p < 0,001$), годовичному приросту боковых побегов ($p < 0,01$), длине хвои ($p < 0,05$).

За исключением одного участка (близкие средние значения), ширококронная сосна превосходит узкокронную по числу шишек (урожая

2006 г.) на одно семеносящее дерево в 2–3,7 раза. Урожай шишек у длиннохвойной сосны в 2–3,3 раза обильнее, чем у короткохвойной.

Поврежденность деревьев разных форм ели. В древостоях ельников черничного типа леса как в условиях аэротехногенного загрязнения на различном расстоянии от источников интенсивных выбросов (ТЭЦ, ЦБК), так и в фоновых районах меньше всего повреждаются деревья гребенчатой и гладкокорой форм ели. Ель с неправильно-гребенчатым типом ветвления и пластинчатым строением коры на 20–58 % представлена слабо поврежденными деревьями. Доля ослабленных (II категория) деревьев щетковидной формы колеблется от 8 до 22 %, а чешуекорой – от 1 до 15 % (Внутривидовая изменчивость..., 2005). Чешуекорые деревья повреждаются больше, чем гладкокорые, а наибольшие значения индекса повреждения – у пластинчатокорой ели. Индекс повреждения ели с неправильно-гребенчатым типом ветвления больше, нежели у щетковидной ели. Наибольшие его значения – у ели с плоским типом ветвления, а наименьшие – с гребенчатым. Выборки деревьев чешуекорой формы чаще относятся к категории «неповрежденные» ($I = 1,04–1,54$), а пластинчатокорой – к категории «слабоповрежденные» ($I = 1,65–2,66$). Состояние деревьев красношишечной формы хуже, в сравнении с зеленошишечной елью, независимо от расстояния от источников выбросов, хотя и не во всех случаях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выполненные исследования вносят определенный вклад в понимание механизмов микроэволюционных процессов в популяциях хвойных на фоне постоянно изменяющихся природных и техногенных факторов. Вместе с тем, полученные результаты лишь раскрывают подходы к решению проблемы оценки критических выпадений, определению предельно допустимых нагрузок и предельных объемов выбросов в атмосферу таежных лесов.

Изложенные в настоящей работе методы оценки состояния хвойных на основе фенотипического анализа внутривидовой изменчивости, комплексный подход к оценке состояния лесных экосистем и динамики их биотических компонентов, обусловленной влиянием атмосферного загрязнения, могут быть использованы и в других северных регионах России, в районах сосредоточения целлюлозно-бумажных предприятий и объектов теплоэнергетики.

ВЫВОДЫ

1. В бассейне Сев. Двины аэротехногенное воздействие на леса определяется, главным образом, выбросами кислотообразующих соединений серы от предприятий целлюлозно-бумажной промышленности и теплоэлектроцентралей. Содержание сульфатов в органогенных горизонтах подзолистых почв, серы в одно–трехлетней хвое, эпифитных лишайниках и

зеленых мхах в ельниках черничных при аэротехногенном загрязнении значительно превышает их фоновые концентрации.

2. Вследствие отсутствия металлургических и горно-обогатительных предприятий, уровень загрязнения лесов Северо-Двинского бассейна соединениями тяжелых металлов в сравнении, например, Кольским полуостровом, значительно ниже. В органогенных горизонтах подзолистых почв ельников черничных, при аэротехногенном загрязнении более значительно увеличиваются концентрации цинка и меди, а в хвое ели – свинца и, особенно, кадмия, что свидетельствует об их фолиарном поглощении.

3. В таежных экосистемах общей тенденцией трансформации эпифитных лишайниковых синузид при слабом аэротехногенном загрязнении, главным образом выбросами ЦБК и ТЭЦ, является уменьшение их видового разнообразия и площади покрытия. Это соответствует характеру деградации лишайникового покрова в регионах с более высокой аэротехногенной нагрузкой, где действуют крупные горно-обогатительные и металлургические предприятия. Рост листостебельных мхов слабо зависит от уровня аэротехногенного загрязнения, так как во многом определяется природными факторами. *Hyl. splendens* по сравнению с *Pl. schreberi* более чувствителен к воздействию поллютантов.

4. У ели на подзолистых почвах северной тайги при атмосферном загрязнении наблюдается стимулирование процессов пигментообразования хвои, особенно в отношении дополнительного синтеза хлорофилла в насаждениях зеленомошной группы типов леса. В сфагновой группе типов леса северной тайги у сосны и ели наблюдается тенденция снижения предельной продолжительности жизни хвои и увеличения густоты охвоения одно–трехлетних побегов с повышением аэротехногенной нагрузки. В насаждениях зеленомошной группы по мере удаления от ТЭЦ и ЦБК увеличивается абсолютно сухая масса одно–трехлетней хвои ели. Характерной особенностью северотаежных лесов Северо-Двинского бассейна при хроническом слабом атмосферном загрязнении является отсутствие еловых древостоев с сильной и средней степенью повреждения и сильно поврежденных сосновых древостоев.

5. На болотных верховых почвах (на расстоянии до 5 км от источника эмиссии) краснопыльничковой сосне при значительном количестве (выше обычного) осадков в период активного роста побегов (при отсутствии видимых повреждений) присуща более высокая активность пероксидазы в тканях однолетней хвои, что свидетельствует о ее более высокой чувствительности к аэротехногенному воздействию по сравнению с желтопыльничковой формой. Деревьям длиннохвойной формы свойственны более высокое содержание хлорофилла «а», а сосне с признаком треххвойности (в сфагновых сосняках) и гладкокорой форме ели (в ельниках травяных) – более высокие показатели рН хвои.

6. При атмосферном загрязнении наблюдается сходство в уровнях внутритропуляционной изменчивости сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*

L.) и ели (*Picea obovata* Ledeb. × *P. abies* (L.) Karst.). Это общее сходство также проявляется при сравнении уровней эндогенной и индивидуальной изменчивости одноименных признаков одного и того же вида.

7. Индивидуальный «вклад» деревьев в общую фенотипическую изменчивость количественных параметров вегетативной сферы у сосны (*Pinus sylvestris* L.) при атмосферном загрязнении колеблется от 10 до 69 %, а ели (*Picea obovata* Ledeb. × *P. abies* (L.) Karst.) – от 10 до 56 %.

8. При аэротехногенном загрязнении на расстоянии до 5 км от источников эмиссии большая поврежденность в условиях избыточного увлажнения свойственна сосне с красной окраской мужских генеративных органов, короткохвойной и «болотной» формам, которые слабее реализуют свои адаптационные возможности, а более устойчивы желтопыльниковая, узкокронная и длиннохвойная формы. В ельниках черничных меньше повреждаются гладкокорая ель с гребенчатым ветвлением и чешуекорая ель с щетковидным типом ветвления.

9. В стрессовых условиях более высокие показатели роста и развития ассимиляционного аппарата имеют деревья желтопыльниковой, длиннохвойной форм, сосна с признаком треххвойности, а существенно отстают в росте и развитии вегетативной сферы сосна с красной окраской мужских стробилов, короткохвойная и «болотная» формы. Узкокронная сосна в возрасте 60–70 лет существенно превосходит ширококронную форму по высоте ствола и протяженности кроны. Ширококронная и длиннохвойная формы сосны в сфагновой группе типов леса при аэротехногенном загрязнении имеют больший урожай шишек, а, следовательно, характеризуются более высоким возобновительным потенциалом.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ:

1. Надеин А.Ф., Тарханов С.Н., Лобанова О.А. Экосистема северной тайги вокруг г. Архангельска: оценка состояния // Экология и промышленность России. 1999. № 12. С. 9–11.

2. Надеин А.Ф., Тарханов С.Н., Лобанова О.А. Накопление токсикантов в лесных почвах на территории Архангельской области // Экология человека. 2000. № 1. С. 69–70.

3. Коновалов В.Н., Тарханов С.Н., Костина Е.Г. Состояние ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в условиях аэрального загрязнения // Лесоведение. 2001. № 6. С. 43–46.

4. Надеин А.Ф., Тарханов С.Н., Прожерина Н.А. Накопление токсикантов в лесных фитоценозах на территории Архангельской области // Экология человека. 2001. № 3. С. 49–50.

5. Юдахин Ф.Н., Лобанова О.А., Тарханов С.Н. Аэротехногенное загрязнение окружающей среды Архангельской агломерации и прилегающих

к ней территорий // Геоэкология, инженерная геология, гидрогеология, геокриология. 2001. № 4. С. 369–375.

6. Тарханов С.Н. Состояние эпифитного лишайникового покрова в условиях загрязнения атмосферы Зимнебережно-Архангельского района // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2002. № 5. С. 45–53.

7. Тарханов С.Н. Хвойные насаждения в условиях атмосферного загрязнения // Лесное хозяйство. 2004. № 3. С. 18–20.

8. Надеин А.Ф., Тарханов С.Н. Накопление серы и тяжелых металлов и пути их поступления в дереворазрушающие грибы // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2004. № 2. С. 65–70.

9. Надеин А.Ф., Тарханов С.Н., Лобанова О.А. Сравнительная оценка накопления биофильных элементов и экотоксикантов лесными растениями вблизи Архангельска // Лесное хозяйство. 2005. № 1. С. 32–33.

10. Тарханов С.Н., Коровин В.В., Щекалев Р.В. Формовое разнообразие хвойных на европейском Севере России // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2006. № 5. С. 89–95.

11. Тарханов С.Н., Надеин А.Ф. Состояние сообществ дереворазрушающих грибов пригородных лесов вблизи Архангельска // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2007. № 1. С. 47–51.

12. Щекалев Р.В., Тарханов С.Н. Радиальный прирост сосны обыкновенной при аэротехногенном загрязнении в бассейне Северной Двины // Лесоведение. 2007. № 2. С. 47–51.

13. Тарханов С.Н., Щекалев Р.В. Эндогенная и внутривидовая изменчивость полигенных признаков *Picea obovata* Ledeb. × *P. abies* (L.) Karst. в бассейне Северной Двины при атмосферном загрязнении // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2007. № 5. С. 125–131.

14. Тарханов С.Н., Дудник С.В. Оценка индивидуальной обусловленности изменчивости морфологических признаков в северотаежных популяциях хвойных Северо-Двинского бассейна // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2007. № 5. С. 123–125.

15. Тарханов С.Н., Щекалев Р.В. Внутриорганизменная и внутрипопуляционная изменчивость количественных признаков *Pinus sylvestris* (L.) в северной тайге Северо-Двинского бассейна при атмосферном загрязнении // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2007. № 5. С. 116–122.

16. Надеин А.Ф., Тарханов С.Н. Биогеохимические функции корневой системы древесных растений // Лесное хозяйство. 2008. № 2. С. 31–32.

17. Тарханов С.Н. Поврежденность хвойных древостоев устья и дельты Северной Двины в условиях атмосферного загрязнения // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2009. Т. 11. № 1 (3). С. 394–399.

18. Тарханов С.Н. Лесовозобновление в северотаежных насаждениях бассейна Северной Двины при атмосферном загрязнении // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2009. № 4. С. 30–34.

19. Тарханов С.Н., Бирюков С.Ю. Изменчивость биохимических показателей разных форм сосны на болотных верховых почвах северной

тайги при аэротехногенном загрязнении // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2010. № 6. С. 34–38.

20. Тарханов С.Н., Бирюков С.Ю. Сравнительная оценка и взаимосвязи морфометрических показателей узко- и ширококромной форм сосны (*Pinus sylvestris* L.) в стрессовых условиях северной тайги // Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 2010. № 6. С. 44–48.

21. Тарханов С.Н. Индивидуальная изменчивость биохимических признаков и состояние форм сосны обыкновенной в условиях аэротехногенного загрязнения // Лесоведение. 2011. № 2. С. 62–69.

22. Тарханов С.Н. Содержание серы и тяжелых металлов в хвойных насаждениях бассейна Северной Двины при аэротехногенном загрязнении // Лесоведение. 2011. № 3. С. 26–33.

Монографии:

23. Тарханов С.Н., Прожерина Н.А., Коновалов В.Н. Лесные экосистемы бассейна Северной Двины в условиях атмосферного загрязнения: диагностика состояния. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2004. 333 с.

24. Щекалев Р.В., Тарханов С.Н. Радиальный прирост и качество древесины сосны обыкновенной в условиях атмосферного загрязнения. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2006. 127 с.

25. Тарханов С.Н. Формы внутривидовой изменчивости хвойных в условиях атмосферного загрязнения. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2010. 230 с.

Другие издания:

26. Сурсо М.В., Тарханов С.Н. Лихеноиндикация состояния воздушной среды в районе Архангельского промузла. Общее состояние эпифитного лишайникового покрова // Экологические проблемы Европейского Севера. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 1996. С. 100–106.

27. Tarkhanov S.N. Forecast of the aerotechnogenic influence of a gasfired power station on the forest vegetation of suburban Arkhangelsk // Environment in the Barents Region: 3rd international Barents Symposium. Kirkenes, 1996. P. 253.

28. Надеин А.Ф., Тарханов С.Н., Лобанова О.А. Оценка накопления серы в почвах и растениях на территории Архангельского промышленного узла // Экологическая химия. 1998. Т. 7. Вып. 4. С. 259–261.

29. Надеин А.Ф., Тарханов С.Н., Лобанова О.А. Оценка степени аэротехногенного загрязнения лесных экосистем соединениями металлов на территории Архангельского промышленного узла // Экологическая химия. 1999. Т. 8. Вып. 2. С. 130–133.

30. Прожерина Н.А., Тарханов С.Н. Состояние ассимиляционного аппарата ели при воздействии аэротехногенных выбросов в районе города Коржамы // Экологические проблемы Севера: межвуз. сб. науч. труд. Архангельск, 1999. Вып. 3. С. 115–118.

31. Надеин А.Ф., Тарханов С.Н., Лобанова О.А. Биогеохимическая оценка уровня аэротехногенного загрязнения района Архангельска // Север: экология: сб. науч. тр. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2000. С. 54–63.

32. Кочерина Е.В., Тарханов С.Н., Лобанова О.А. Трансформация эпифитных лишайниковых группировок в условиях аэротехногенного загрязнения (на примере Архангельской промышленной агломерации) // Север: экология: Сб. науч. тр. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2000. С. 324–334.

33. Надеин А.Ф., Тарханов С.Н., Лобанова О.Н. Оценка накопления серы и соединений металлов лесными растениями в районе Коряжмы // Экологическая химия. 2000. Т. 9. Вып. 3. С. 216–218.

34. Надеин А.Ф., Тарханов С.Н. Использование мхов как биоиндикаторов аэротехногенного загрязнения лесных экосистем // Экологическая химия. 2002. Т. 11. Вып. 4. С. 287–290.

35. Nadein A.F., Tarkhanov S.N., Lobanova O.A. Biogeochemical estimation of airtechnogen pollution in forest ecosystems on the territory of the Arkhangelsk region // Environment and Human Health: The complete works of International Ecologic Forum. St. Petersburg, 2003. P. 798–799.

36. Тарханов С.Н., Щекалев Р.В. Реакции форм ели на техногенный стресс // Актуальные проблемы лесного комплекса: сб. науч. тр. Брянск: БГИТА, 2007. Вып. 19. С. 161–162.