

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ В РЕАКЦИИ *PINUS SIBIRICA* DU TOUR, *PICEA OBOVATA* LEDEB., *ABIES SIBIRICA* LEDEB., *PINUS SYLVESTRIS* L. НА ДЕФОЛИАЦИЮ КРОНЫ *DENDROLIMUS SUPERANS SIBIRICUS* TSCHETV.*

Найдены новые закономерности в ответной реакции ксилемы основных хвойных лесобразующих пород деревьев на их дефолиацию сибирским шелкопрядом и успешно апробированы для идентификации периодов массового размножения листогрызущих насекомых в ретроспективе.

Ключевые слова: ксилема, дефолиация, водный транспорт.

I.N. Pavlov, A.B. Panov

ANATOMIC-MORPHOLOGICAL REGULARITIES IN THE REACTION OF *PINUS SIBIRICA* DU TOUR, *PICEA OBOVATA* LEDEB., *ABIES SIBIRICA* LEDEB., *PINUS SYLVESTRIS* L. TO THE CROWN DEFOLIATION BY *DENDROLIMUS SUPERANS SIBIRICUS* TSCHETV.

The new regularities in the response reaction of the main coniferous tree species xylem on their defoliation by Siberian silkworm are found and successfully tested to identify the periods of the leaf-eating insect mass reproduction in retrospection.

Key words: xylem, defoliation, water transport.

Введение. В лесах Сибири в течение XX века площадь «шелкопрядников» – насаждений, погибших в результате периодических вспышек массового размножения сибирского шелкопряда, – *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv. (СШ), а также последующего развития в этих массивах хронических очагов черного пихтового усаца и возникновения лесных пожаров, составляет не менее 20 млн га [5]. Существование сибирского шелкопряда в историческом прошлом на территории Сибири не вызывает сомнения, и ряд коренных лесов успешно восстановился после их гибели из-за массового размножения СШ. Познание успешных сукцессионных серий (с момента гибели древостоев до их восстановления) необходимо для разработки системы восстановления устойчивых коренных сообществ на территории шелкопрядников. Определяющим в этом исследовании является установление периода возникновения (продолжительности) вспышки и начала восстановительной сукцессии. Для этого существует только возможность использования длительных древесно-кольцевых хронологий. Сложный комплекс внешних воздействий, которые испытывает древесное растение (погода, пожары, изменения ценотических условий, различное сочетание болезней и вредителей и пр.) и его внутренние ритмы развития усложняют выделение отдельных факторов и установление надежных признаков-маркеров дефолиации в результате вспышек массового размножения филлофагов. Известно, что интенсивная дефолиация сопровождается значительной редуkcией радиального прироста [2, 3, 15, 16]. При этом указанные изменения в биометрии годовичного кольца и составляющих его клеток могут быть реакцией и на другие факторы (неблагоприятное сочетание погодных факторов, пожары, техногенное загрязнение, изменение ценотических условий, воздействие патогенных микроорганизмов и грибов) [1, 16].

Цель исследований. Найти ксилефометрические показатели, позволяющие идентифицировать время вспышки массового размножения шелкопряда в ретроспективе.

Объекты и методы исследований. Районы исследований охватывают часть южной тайги в административных границах Красноярского края и Томской области и располагаются на территории Большемурутинского, Пировского, Тегульдетского лесничеств. Исследуемая территория была подвержена нескольким панзональным вспышкам размножения сибирского шелкопряда в течение XX века. Во время экспедиций для исследования закономерностей радиального прироста по общепринятым методикам были взяты керны с единичных деревьев сосны обыкновенной, ели сибирской, пихты сибирской, сосны кедровой сибирской, переживших вспышку массового размножения СШ. Для гистометрического анализа были выбраны 9 деревьев каждой из исследуемых пород одного класса возраста (для устранения влияния возраста меристемы на продуцирование трахеид) с ярко выраженной редуkcией прироста. Для выявления характерных при зоогенной дефолиации закономерностей образования ксилемы в качестве контроля для исследования было взято

* Исследование частично поддержано грантом РФФИ 12-04-01186-а.

по 9 деревьев каждой из исследуемых пород из района гарантированного отсутствия объедания хвои СШ. В исследовании структуры годичного слоя использованы общепринятые методические положения [3]. Фотографии поперечных срезов были сделаны на микроскопах: электронном сканирующем РЭМ 100-У и Olympus CX-41 с фотокамерой Nikon Coolpix 4500. На полученных изображениях с помощью разработанной компьютерной программы [9] произведены измерения основных биометрических показателей трахеид (площади клеток и их люмена). Измерения проводились в 8–10 радиальных рядах каждого из изученных годичных приростов. На поперечных срезах также определяли количество клеток ранней и поздней древесины. Для приведения разного числа клеток в годичном слое модельных деревьев к единому было проведено их нормирование.

Результаты исследований и их обсуждение. Следствием дефолиации является снижение радиального прироста, переход от ранней древесины к поздней становится более резким. При этом степень снижения положительно коррелирует со степенью уничтожения фотосинтезирующего аппарата. Максимальная потеря прироста характерна для активно растущих деревьев (в 5 и более раз). Установлена умеренная связь между радиальным приростом и площадью ранних трахеид в периоды до и после дефолиации, а также в контроле для всех изученных пород [10]. В контроле корреляция между данными показателями тесная (сосна кедровая сибирская – 0,85/0,79; пихта сибирская – 0,61/0,75; ель сибирская – 0,63/0,66; сосна обыкновенная – 0,73/0,58). Здесь и далее соответственно для ранней (числитель) и поздней (знаменатель) древесины. В период дефолиации и восстановления прироста коэффициент корреляции не значим. Причина заключается в нарушении существующих закономерностей как ответной реакции древесины на дефолиацию. Поэтому была поставлена задача найти эти изменения и использовать найденные закономерности для установления времени прохождения вспышки. В год дефолиации отсутствует какое-либо снижение радиального прироста и площади клеток. Причина заключается в позднем объедании хвои гусеницами СШ. Отмечается лишь некоторое снижение доли поздней древесины. На следующий год резко (более чем в два раза) уменьшается ширина годичного кольца и площадь образующих его клеток. Средняя площадь ранних трахеид снижается на 21 %, поздних – на 11 %. В образцах сосны кедровой сибирской было выделено несколько периодов дефолиации. По двум из них (начало 1880-х и 1950-х годов) проведен развернутый ксилемометрический анализ, подтвердивший именно зоогенный характер резкого снижения прироста. Во время вспышки массового размножения СШ 1880-х годов радиальный прирост на следующий год уменьшается в 4 раза; площадь ранних трахеид снижается на 15 %, поздних – на 20 %. Во время вспышки 1950-х годов соответственно на 18 и 22 %. Для пихты сибирской на следующий год после дефолиации характерно более значительное снижение радиального прироста (почти в 4 раза) и составляющих его трахеид (на 20 % в ранней древесине, на 30 % – в поздней), что обусловлено её меньшей устойчивостью к объеданию хвои насекомыми. Сходные закономерности установлены и для ели сибирской. Ширина годичного кольца на следующий год после дефолиации уменьшается более чем в 3 раза. Площадь трахеид ранней и поздней древесины снижается соответственно на 19 и 26 %.

Для контроля с целью поиска специфических признаков, характеризующих дефолиацию, выбран период значительного снижения радиального прироста, в основе которого лежат климатические и ценоотические факторы. В контрольных условиях (при отсутствии дефолиации) уменьшение ширины годичного кольца сопровождается редукцией количества и площади трахеид как ранней, так и поздней древесины. При этом восстановление прироста, в отличие от деревьев из «шелкопрядников», происходит одновременно с ростом площади клеток. Во время вспышки массового размножения СШ возможно неоднократное объедание одного и того же дерева. Поэтому период восстановления выбранной для исследований совокупности деревьев растягивается от 2 до 5 лет. При этом в период восстановления обнаружена интересная и совершенно новая закономерность. Увеличению радиального прироста предшествует рост площади трахеид: сосна обыкновенная 34/35 %, сосна кедровая сибирская – 20/26, пихта сибирская – 47/58, ель сибирская – 40/50 %. Ничего подобного не происходит при воздействии погодных факторов, изменении ценоотических условий, пожаров и пр.

В таблице приведены коэффициенты корреляции между $\Delta шгк = ШГК(a+i)+1 - ШГК(a+1)$ (разница между шириной годичного кольца в первый год интенсивного восстановления прироста и предыдущего) и $\Delta S = S(a+i) - S(a+1)$ (разница между площадью трахеид в первый год интенсивного восстановления прироста и в первый после дефолиации год снижения прироста). В другие периоды (до и после дефолиации) и в контроле для расчета взяты участки ксилемы с существенным увеличением прироста. Корреляционный анализ подтвердил высокую связь между увеличением ширины годичного кольца и предшествующим ростом площади трахеид только для периода интенсивного восстановления прироста. В другие периоды связь либо отсутствует, либо недостоверна ($p > 0,05$). В контрольных ядрах (отсутствие дефолиации) был выбран пери-

од значительного снижения радиального прироста (сопоставимого с дефолируемыми моделями), в основе которого лежат климатические и ценотические факторы. Указанная зависимость не найдена, что свидетельствует о специфичности данного параметра для идентификации вспышки массового размножения СШ.

Зависимость между увеличением ширины годичного кольца и предшествующим ростом площади трахеид

Древесина	До дефолиации		Восстановление		После дефолиации		Контроль, отсутствие дефолиации	
	г	р	г	р	г	р	г	р
Сосна обыкновенная								
Ранняя	-0,38	>0,05	0,81	0,005	0,05	>0,05	0,16	>0,05
Поздняя	-0,56	>0,05	0,81	0,005	0,05	>0,05	0,60	>0,05
Пихта сибирская								
Ранняя	-	-	0,64	0,04	-	-	-0,02	>0,05
Поздняя	-	-	0,62	0,05	-	-	0,1	>0,05
Сосна кедровая сибирская, вспышка массового размножения СШ 1880-х гг.								
Ранняя	-	-	0,97	0,0001	-	-	-0,25	>0,05
Поздняя	-	-	0,67	0,04	-	-	-0,26	>0,05
Сосна кедровая сибирская, вспышка массового размножения СШ 1950-х гг.								
Ранняя	-	-	0,76	0,01	-	-	-0,25	>0,05
Поздняя	-	-	0,65	0,04	-	-	-0,26	>0,05
Ель сибирская								
Ранняя	-	-	0,59	0,05	-	-	-0,1	>0,05
Поздняя	-	-	0,63	0,05	-	-	0,17	>0,05

Отмеченная новая закономерность имеет в своей основе, как минимум, три причины: 1) *улучшение условий роста* (в первую очередь освещения) в результате гибели рядом растущих деревьев (менее устойчивых к дефолиации). Как следствие, активизация всех физиолого-биохимических процессов, ведущих к увеличению количества и размеров трахеид, радиального прироста после периода адаптации к новым условиям;

2) *увеличение количества влаги в хвое, лубе*. Не вызывает сомнения рост количества влаги в почве (часто отмечается заболачивание) из-за гибели большого количества деревьев. При этом установлено, что для сосны из влажных условий местопроизрастания характерны более крупные клетки [17]. С возрастанием дефицита влаги уменьшается средний размер клеток как в ранней, так и поздней древесине [3]. Согласно теории клеточного роста, тургорное давление является необходимым условием роста [8]. На этом основано заключение, что конечный размер трахеид определяется условиями в период растяжения клеток [3]. При дефолиации значительно и резко уменьшается отношение объема хвои к массе корневой системы. Как реакция на частичную дефолиацию у деревьев резко возрастает интенсивность транспирации (у кедра – 182–320 %, у лиственницы – до 220; вторичная хвоя – до 255 %) [13]. Повышение интенсивности транспирации при частичной дефолиации крон отмечено также у сосны и ели [12]. Установлено, что с увеличением интенсивности транспирации образуется больше крупнопросветных тонкостенных трахеид у хвойных [7, 8]. Оставшаяся первичная и отрастающая в год дефолиации вторичная хвоя лиственницы отличается повышенной обводненностью [4]. При достаточной почвенной влагообеспеченности повышение обводненности луба, особенно в прикомлевой части ствола, установлено при частичной дефолиации кедра сибирским шелкопрядом [11]. Некоторое снижение потенциала влаги в лубе дуба, поврежденного зеленой дубовой листовёрткой, характерно для периода после восстановления листвы [6]. Вероятно достоверное уменьшение потенциала влаги связано не с нарушением водного обмена, но с обеднением луба углеводами, которое обычно наблюдается у деревьев, перенесших дефолиацию и последующее восстановление листвы. Причина высокой обводненности луба заключается как в резкой потере органов транспирации (вся поднятая влага остается в стволе), так и в некоторой инерционности неповрежденной корневой системы, продолжающей активно поглощать воду. Е.Н. Иерусалимов [6] отмечает, что у сосны, поврежденной сосновой пяденицей, поднятие пасоки замедляется, но не прекращается даже при полном повреждении крон (оставаясь на уровне 30 % от контроля);

3) первоочередное восстановление органов, определяющих дальнейший рост и развитие. А.С. Рожков и другие [14] указывают на то, что радиальный прирост ствола нормализуется раньше линейного прироста побегов. А.С. Плешанов [13] отмечает, что у кедра после весеннего повреждения длина хвои, формирующейся в текущем году, оказывается близкой к норме, а на следующий год превышает размеры хвои здоровых деревьев. Дефолиация деревьев приводит к перераспределению пластических веществ. Они используются преимущественно в частях растения, имеющих наибольшее значение для восстановления кроны и нормализации процессов фотосинтеза [13]. Соотношение важности основных функций древесины (механическая и проведение водного тока) после дефолиации несколько изменяется. Уменьшение массы кроны снижает важность механической функции и возрастает роль трахеид, проводящих воду и минеральные вещества. Недостаток пластических веществ сопровождается их перераспределением – образуются крупные тонкостенные клетки. Простейший расчет показывает, что для образования 1 см² люмен у дефолированных деревьев, имеющих крупные трахеиды, требуется до 25 % меньше веществ, чем для деревьев, у которых клетки ранней древесины имеют обычные размеры.

Заключение. Следствием дефолиации является снижение радиального прироста, переход от ранней древесины к поздней становится более резким. В год дефолиации отсутствует какое-либо снижение радиального прироста и площади клеток. Причина заключается в позднем объедании хвои гусеницами СШ. Отмечается лишь некоторое снижение доли поздней древесины. На следующий год резко (более чем в два раза) уменьшается ширина годичного кольца и площадь образующих его клеток. Уменьшается толщина клеточных стенок более значительно в зоне поздней древесины. Установлена связь (от умеренной до тесной) между радиальным приростом и площадью трахеид ранней и поздней древесины в периоды до и после дефолиации, а также в контроле. Однако в период дефолиации и восстановления прироста коэффициент корреляции снижается и становится незначимым. Причина заключается в нарушении существующих закономерностей, как ответной реакции древесных на дефолиацию. Изменяются анатомо-морфологические характеристики проводящего стволового и фотосинтетического листового аппарата. Увеличению радиального прироста в период активного восстановления жизнеспособности деревьев предшествует рост площади трахеид (коэффициент корреляции 0,59–0,97; $p < 0,05$). Отмеченная зависимость вызвана улучшением условий роста (в первую очередь освещения) в результате гибели рядом растущих деревьев; увеличением количества влаги в хвое и лубе; первоочередным восстановлением органов, определяющих дальнейший рост и развитие. Установленная закономерность использована для идентификации периодов массового размножения листогрызущих насекомых в ретроспективе. Так, за период с 1700 года для части южной тайги по ксилеме *Pinus sibirica* выделено шесть крупномасштабных вспышек массового размножения сибирского шелкопряда (1722–1735, 1794–1795, 1830–1833, 1880–1884, 1910–1916, 1954–1956 гг.).

Литература

1. Арсеньева Т.В., Чавчавадзе Е.С. Эколого-анатомические аспекты изменчивости древесины сосновых из промышленных районов Европейского Севера. – СПб.: Наука, 2001. – 109 с.
2. Ваганов Е.А., Терсков И.А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. – 93 с.
3. Ваганов Е.А., Шашкин А.В. Рост и структура годичных колец хвойных. – Новосибирск: Наука, 2000. – 232 с.
4. Гирс Г.И. Физиология ослабленного дерева. – Новосибирск: Наука, 1982. – 256 с.
5. Гниненко Ю.И. Вспышки массового размножения лесных насекомых в Сибири и на Дальнем Востоке в последней четверти XX в. // Лесохозяйственная информация. – 2003. – № 1. – С. 46–57.
6. Иерусалимов Е.Н. Зоогенная дефолиация и лесное сообщество. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 263 с.
7. Кайбияйнен Л.К., Хари П., Сазонова Т.А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. Ч. 3. Площадь проводящей ксилемы и масса хвои // Лесоведение. – 1986. – № 1. – С. 445–451.
8. Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. – М.: Лесн. пром-сть, 1983. – 464 с.
9. Биометрия клетки древесины: а.с. 2005612253 Российская Федерация / И.Н. Павлов, А.А. Мочалов, А.А. Агеев, В.В. Ничепорчук, В.В. Россинин. – № 2005611740; Заявл. 11.07.05; Опубл. 02.09.05, Бюл. № 9.
10. Павлов И.Н., Агеев А.А., Барабанова О.А. Формирование годичных колец у основных хвойных лесобразующих пород Сибири после дефолиации кроны *Dendrolimus superans Sibiricus* Tschetv. // Хвойные бореальной зоны. – 2009. – Т. 26. – № 2. – С. 161–172.

11. Пиндюра Е.С. Плешанов А.С. Морфометрические реакции хвойных на дефолиацию // Влияние антропогенных и природных факторов на хвойные деревья. – Иркутск, 1975. – С. 159–178.
12. Пиндюра Е.С., Чубук С.А. О транспирации дефолированных хвойных деревьев // Информ. мат-лы СИФИБРа. – 1975. – Вып. 13. – С. 19–20.
13. Плешанов А.С. Насекомые – дефолианты лиственничных лесов Восточной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1982. – 209 с.
14. Рожков А.С., Хлиманкова Е.С., Степанчук Е.С. Восстановительные процессы у хвойных при дефолиации. – Новосибирск: Наука, 1991. – 88 с.
15. Свидерская И.В., Пальникова Е.Н. Радиальный рост сосны в связи с дефолиацией сосновой пяденицей // Лесоведение. – 2003. – № 5. – С. 44–53.
16. Schweingruber F.H. Wood Structure and Environment // Springer-Verlag Berlin Heidelberg. – 2007. – P. 271.
17. Vysotskaya L.G., Vaganov E.A. Components of the variability of radial cell size in tree rings of conifers // IAWA Bull. – 1989. – Vol. 10. – № 4. – P. 417–428.



УДК 502:005.584.1

Т.Г. Зеленская, Р.С. Еременко, Е.Е. Степаненко

ИЗУЧЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ОЗЕРА СОЛЕНОГО СТАВРОПОЛЬСКОГО КРАЯ МЕТОДОМ БИОТЕСТИРОВАНИЯ

В статье приведены данные исследований по изучению экологического состояния озера Соленого Петровского района Ставропольского края методом биотестирования. Сделаны выводы, что загрязнение его вод нарастает по мере усиления антропогенной нагрузки.

Ключевые слова: заказник, биотестирование, загрязнение, антропогенная нагрузка.

T.G. Zelenskaya, R.S. Eremenko, E.E. Stepanenko

THE ECOLOGICAL CONDITION STUDY OF THE SOLENOYE LAKE IN THE STAVROPOL TERRITORY BY THE BIOTESTING METHOD

The research data on the ecological condition study of the Solenoye lake of Petrovskiy district in the Stavropol territory by the biotesting method are given in the article. It is concluded that its water pollution is growing as the anthropogenic load is strengthening.

Key words: reserve, biotesting, pollution, anthropogenic load.

Введение. Оценка экологического состояния окружающей среды с использованием биологических объектов в последнее время имеет актуальное научно-прикладное направление. Благодаря простоте, оперативности и доступности, биотестирование получило широкое признание во всем мире и его все чаще используют наряду с физико-химическими методами.

«Солёное озеро» Петровского района Ставропольского края является государственным природным заказником краевого значения. Его лечебные грязи пользуются большой популярностью и привлекают массу отдыхающих. Это оказывает большую антропогенную нагрузку на все компоненты заказника, в том числе на озеро Солёное, экологическое состояние которого не получает должного внимания и на сегодняшний день. Биотестирование же может помочь в данной ситуации достаточно быстро определить качество и токсичность среды, что в дальнейшем может повлиять на методы поддержания экологического равновесия в заказнике [3, 4].

Цель исследований. Оценка экологического состояния озера Солёного Петровского района методом биотестирования.

Озеро располагается на территории государственного природного заказника краевого значения «Солёное озеро». Заказник является зоологическим, образован в целях сохранения и воспроизводства редких и