

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР «КРАСНОЯРСКИЙ
НАУЧНЫЙ ЦЕНТР СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК»
ИНСТИТУТ ЛЕСА ИМ. В.Н. СУКАЧЕВА СО РАН – ОБОСОБЛЕННОЕ
ПОДРАЗДЕЛЕНИЕ ФИЦ КНЦ СО РАН
(ИЛ СО РАН)

УДК 630*907.1

Per. № НИОКТР АААА-А17-117101970008-9



УТВЕРЖДАЮ

Врио директора ФИЦ КНЦ СО РАН,
Д.с.-х.н.

А.А. Шпедт

« 22 » января 2020 г.

ОТЧЕТ
О НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ РАБОТЕ

КСИЛОГЕНЕЗ ОСНОВНЫХ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД СИБИРИ: ИНВАРИАНТНОСТЬ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕТАБОЛИЗМА, ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ В ИЗМЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЯХ

(промежуточный за 2019 г.)

Направление фундаментальных исследований

VI.52. Биологическое разнообразие

Программа ФНИ (номер и наименование) VI.52.2. «Лесные экосистемы Сибири: адаптивный потенциал биосферных и ресурсных функций при различных сценариях климатических и антропогенных воздействий»

(№ 0356-2019-0025)

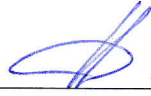
Руководитель НИР
Заведующий лабораторией,
д-р хим. наук,

С.Р. Лоскутов

Красноярск 2020

СПИСОК ИСПОЛНИТЕЛЕЙ

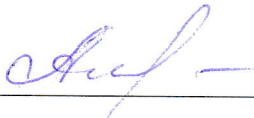
Руководитель НИР
заведующий научно-иссле-
дательской лабораторией
ИЛ СО РАН – обособленное
подразделение ФГБНУ ФИЦ
КНЦ СО РАН,
д-р хим. наук



С.Р. Лоскутов
(Введение, разделы 1, 2,
Заключение)

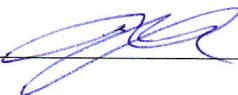
Исполнители:

Ведущий научный сотрудник
ИЛ СО РАН, д-р биол. наук



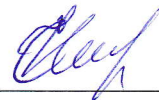
Г.Ф. Антонова (Введение,
раздел 1, Заключение)

Заведующий научно-иссле-
дательской лабораторией
ИЛ СО РАН – обособленное
подразделение ФГБНУ ФИЦ
КНЦ СО РАН,
д-р биол. наук



И.Д. Гродницкая (Введение,
раздел 2, Заключение)

Нормоконтроль



Н.С. Кузьмик

РЕФЕРАТ

Отчет 53 с., 2 ч, 23 рис., 2 табл., 67 источников.

ЛЕСНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ, ВЫРУБКИ, КСИЛОГЕНЕЗ, МЕТАБОЛИЗМ, ВОДОРАСТВОРИМЫЕ ВЕЩЕСТВА МЕРИСТЕМ И АДАПТАЦИЯ К ЗИМНИМ ТЕМПЕРАТУРАМ, ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА, ОПИЛОЧНО-ПОЧВЕННЫЙ СУБСТРАТ

Объектом исследования являются компоненты лесных экосистем Сибири.

Цель работы – фундаментальные и прикладные исследования фенологии ксилогенеза в стволах трех видов хвойных – сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) и ели сибирской (*Picea obovata*), растущих в одинаковых экологических условиях; физиолого-биохимическая реакция сосновых молодняков на проведение рубок ухода; оценка изменения лесорастительных свойств почв Ширинской степи под влиянием искусственных лесных насаждений после пожара 2015 г. и в посадках географических культур в прибрежной зоне оз. Шира. с помощью микробиологических индикаторов.

Исследовались видовая специфичность динамики метаболизма хвойных под влиянием одинаковых экзогенных факторов вегетационного периода; связь функционирования фотосинтетической и корневой систем, соотношение ранних и поздних трахеид в культурах сосны после прореживания; восстановление микробоценозов почв в измененных фитоценозах.

Важнейшими результатами работы в 2019 году являются:

1) установлено, что накопление биомассы древесных пород регулируется в сезоне видо-специфическими особенностями их метаболизма: каждый из видов при одинаковых экзогенных факторах показывает собственную сезонную динамику активности камбия в ходе онтогенеза;

2) основы механизма регуляции соотношения количества ранних и поздних трахеид в годичном слое после прореживания сосновых молодников:

3) универсальные и специфические для практического использования микробиологические индикаторы диагностики и мониторинга состояния почв измененных фитоценозов.

Полученные результаты имеют важное практическое значение для организации и проведения работ по лесовосстановлению, созданию лесных культур.

СОДЕРЖАНИЕ

Список исполнителей.....	2
Реферат.....	3
Содержание.....	4
ВВЕДЕНИЕ	5
ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ	10
Раздел 1 Структурные и функциональные изменения древесных растений при воздействии неблагоприятных факторов окружающей среды.....	10
1.1 Фенология ксилогенеза в стволах <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Larix sibirica</i> и <i>Picea obvata</i>	10
1.2 Физиолого-биохимический аспект реакции сосновых молодняков на проведение рубок ухода.....	15
Раздел 2 Роль микробных комплексов в продуктивности лесных экосистем.....	25
2.1 Восстановление микробоценозов почвы в искусственных лесных посадках после пожаров и географических культурах в аридных условиях (Ширинская степь).....	25
2.1.1 Географические культуры.....	29
2.2 Исследования на опытном питомнике Погорельского ОЭХ	33
2.3 Сосняки зеленого пояса Красноярска, как биоиндикаторы загрязнения среды...	36
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	40
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	42
Приложение А. Перечень статей, опубликованных по тематике проекта в 2019 г.....	48
Приложение Б. Полученные результаты в соответствии с планом работ по Программе....	52
Приложение В. Утвержденный план работ в 2019 г.....	53

ВВЕДЕНИЕ

Ксилогенез (образование древесины) – глобальный процесс консервации углерода в составе структурных полимеров углеводной и фенольной природы в составе клеточных стенок древеснеющих тканей растений по масштабам вовлекаемых веществ – второй после фотосинтеза. Подавляющая часть лесов Сибири произрастает в условиях далеких от оптимума, испытывая негативное влияние постоянно (1) и периодически (2) действующих природных стрессов: 1 – воздействие абиотических и биогенных факторов, ограничивающих продукционный процесс в связи с географическим положением и состоянием экосистемы, малоизученным воздействием внутривидовой конкуренции как регулятора численности популяций через посредство комплекса негативных воздействий, вызывающих фитocenотический стресс, приводящий к естественному изреживанию насаждений; 2 – влияние пожаров на лесные экосистемы, также корректирующих продуктивность древостоев, техногенных воздействий, усугубляющих негативное действие первых.

Фундаментальная проблема экологии древесных растений – это оптимизация продукционного процесса. Первостепенным в решении этой проблемы является изучение реакции преобладающих видов древесных растений на лимитирующее продуктивность влияние экологических факторов – света, тепла, воды, минерального питания, а также негативных факторов биогенной и техногенной природы; индикация ранних этапов стресса по физиолого-биохимическим и анатомическим показателям тканей растений, физико-химическим свойствам древесины.

Процесс образования древесины хвойных (ксилогенез) является результатом производства клеток камбием, увеличения их радиального диаметра в ходе роста растяжением и отложения в стенках клеток ксилемы структурных компонентов [1; 2; 3]. Каждый из процессов имеет свою сезонную динамику в пространстве и во времени, и каждый из них реагирует на эндогенные и экзогенные факторы автономно, следуя за изменением физиологических процессов в клетках на этих стадиях развития [4-6]. Экзогенные факторы, и главным образом температура, играют решающую роль в реактивации камбия в стволах деревьев и начале ксилогенеза. Эффект температуры на возобновление камбиальной активности в стволах хвойных был продемонстрирован в опытах по нагреванию стволов [7-10]. Это понятно, так как температура обеспечивает

благоприятные физиологические условия для метаболических процессов в клетках растений. Одной из обобщающих по влиянию температуры и выявлению пределов ее воздействия в природных условиях (в насаждениях Европы и Канады) является работа по определению критических для ксилогенеза температур в условиях холодного климата [11]. Авторы определили временные рамки ксилогенеза и средние значения минимальных, средних и максимальных температур, при которых возможно начало и конец процесса формирования древесины в стволах семи видов древесных растений.

Другим важным фактором, влияющим на ксилогенез, является доступность влаги. Ее недостаток в тканях отражается на морфологических размерах клеток ксилемы [12]. Существует критическое значение водного потенциала ткани, ниже которого радиальные размеры клеток уменьшаются [13]. Движение микрофибрилл целлюлозы в ходе расширения происходит под влиянием тургора [14] и в условиях низкого водного потенциала расширение клеток физически ингибируется [15; 16]. Недавно был показан прямой эффект водного потенциала на тургор-зависимое расширение стенок клеток [17]. В результате водного стресса (отсутствие осадков, почвенная засуха, высокая температура воздуха) радиальные диаметры трахеид уменьшаются [18; 19] и возникают различия в средних диаметрах клеток в годы или в насаждениях с контрастными водными условиями [20].

Воздействие гидротермических условий на ксилогенез опосредуется условиями произрастания и реакцией разных видов хвойных на эти условия, что, естественно, должно влиять как на общий процесс формирования древесины, так и отдельные его стадии. На примере сосны и лиственницы было установлено, что температура и доступность влаги действуют дифференцированно на каждую из стадий [4; 5]. Много исследований по изучению влияния экзогенных факторов на фенологическую активность камбия было проведено для разных регионов планеты. В основном эти работы были связаны с реакцией ксилогенеза в стволах деревьев разных видов, растущих в отдельных насаждениях, на климатические условия этих регионов. Меньше работ посвящено изучению фенологии разных видов, растущих в одинаковых экологических условиях [21-23]. Ранее мы изучали влияние структуры напочвенного покрова в сосняках разнотравно-брусничных и бруснично-зеленомошных типах леса на ксилогенез в стволах сосны обыкновенной, растущей в Приангарье [24]. Анатомо-морфологический анализ структуры годичных приростов трех лет показал уменьшение числа ранних и поздних трахеид, их радиальных размеров и толщины стенок трахеид в стволах сосен, растущих в сосняке бруснично-зеленомошном по сравнению с сосняком разнотравно-брусничном из-за различия в сроках оттаивания

почвы и ее температурного режима. При совместном произрастании сосны обыкновенной и лиственницы сибирской их фенотипическая реакция на внешние факторы тоже различна вследствие индивидуальных особенностей реакции вида и пластичности перестройки метаболических систем в ответ на эти факторы [25].

Микробоценозы являются не только самой активной структурной единицей экосистемы, но и наиболее информативным диагностическим компонентом биоты, способным быстро реагировать на смену экологических условий, меняя при этом свою функциональную нагрузку. Ответные реакции микроорганизмов на воздействие различных нарушающих факторов проявляются быстро, достаточно отчетливо, что позволяет в короткие сроки выявить наиболее нарушенные экологические зоны, прогнозировать их состояние при сохранении или устранении антропогенного фактора. Как биоиндикатор, микробное сообщество является самым чутким показателем почвенно-химических условий, способное дать интегральную оценку состояния почвенного покрова и экосистемы в целом [26–28].

Актуальными являются исследования почвенных микробоценозов неустойчивых аридных (степных) экосистем. Важнейшей задачей в таких экосистемах является создание устойчивых долговечных защитных лесных насаждений (в том числе географических культур), выполняющих водоохранную, почвозащитную, санитарно-гигиеническую и эстетическую функции, поддерживающих агроэкологические функции почв на оптимальном уровне. Созданные в степных условиях Ширинского района (Р. Хакасия) искусственные посадки лесных культур регулируют поверхностный сток, улучшают обеспеченность влагой окрестных полей, сокращают смыв почвы и уменьшают загрязнение водоемов. Улучшается структура и микроагрегированность почв, увеличивается порозность и улучшаются водные свойства, особенно с повышением возраста насаждений. Прошедший в Ширинском районе пожар 2015 г. повредил посадки лесных культур, повлиял на состояние почвенной микробиоты в ней. Мониторинг состояния микробных сообществ в нарушенных пожаром почвах позволяет оценивать и прогнозировать состояние лесных насаждений. Использование микробных индикаторов позволяет проводить эту оценку с получением количественных характеристик.

Целью исследований в отчетный период было следующее:

– фенологические особенности ксилогенеза в стволах трех видов хвойных – сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) и ели сибирской (*Picea obovata*), растущих в равных экологических условиях в Иркутской области (работа выполнялась в сотрудничестве с Сибирским Институтом физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск);

- физиолого-биохимическая реакция сосновых молодняков на проведение рубок ухода;
- оценка изменения лесорастительных свойств почв Ширинской степи под влиянием искусственных лесных насаждений после пожара 2015 г. и в посадках географических культур в прибрежной зоне оз. Шира. с помощью микробиологических индикаторов.

В рамках «базового» проекта № АААА-А17-117101970008-9 (0356-2019-0025) «Ксилогенез основных лесообразующих пород Сибири: инвариантность и изменчивость метаболизма, физико-химических показателей и анатомического строения древесины в изменяющихся условиях» (Руководитель – зав лабораторией, д-р хим. наук С.Р. Лоскутов) получены следующие основные результаты фундаментальных исследований в 2019 г.

Блок 1. Структурные и функциональные изменения древесных растений при воздействии неблагоприятных факторов окружающей среды

В результате исследования образования древесины в стволах деревьев хвойных пород Сибири установлено, что накопление биомассы годичного слоя древесины регулируется видоспецифическими особенностями их метаболизма: каждый из видов при одинаковых внешних факторах показывает в ходе индивидуального развития (совокупности последовательных морфологических и биохимических преобразований) собственную сезонную динамику (рисунок 1).

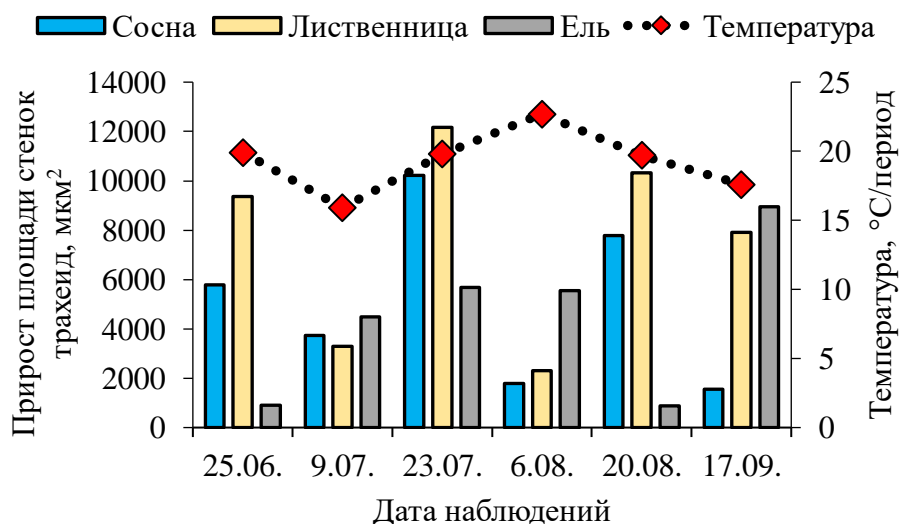


Рисунок 1 – Сезонная динамика аккумуляции биомассы в клетках ксилемы (трахеидах), выраженная приростом площади поперечного сечения стенок клеток за период наблюдения (2013 г)

Авторы: Антонова Г.Ф., Стасова В.В.

Antonova G. F., Varaksina T. N., Zheleznichenko T. V., Bazhenov A. V. Changes in lignin structure during earlywood and latewood formation in Scots pine stems //Wood Science and Technology. – 2019. – 53. – P. 927–952. . (WOS, Scopus) <https://doi.org/10.1007/s00226-019-01108-w>

Блок 2. Роль микробных комплексов в продуктивности лесных экосистем

Определены «универсальные» микробиологические индикаторы для диагностики и мониторинга состояния почв ряда послепожарных фитоценозов и формирующихся географических культур хвойных: соотношение эколого-трофических групп микроорганизмов (ЭТГМ), содержание микробной биомассы (МБ), коэффициент удельного микробного дыхания (qCO_2). Специфическим индикатором для участков гари является увеличение доли популяций споровых бактерий из родов *Bacillus* и *Streptomyces*; для участков с географическими культурами – увеличение доли популяций ризосферных грибов из родов *Mortierella* и *Mucor*, и снижение доли грибов из рода *Penicillium* (рисунок 2).



Рисунок 2 – Универсальные и специфические микробные индикаторы для оценки состояния почв Ширинской степи на участках «Гари» и «Географические культуры»

По тематике Блока 2 защищена кандидатская диссертация О.Э. Кондаковой (Пашкеевой О.Э) «Использование микроорганизмов для выращивания хвойных и улучшения биогенности почв в лесных питомниках Сибири» (Приказ ВАК №1092/нк от 19.11.2019 г.)

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

Раздел 1 Структурные и функциональные изменения древесных растений при воздействии неблагоприятных факторов окружающей среды

1.1 Фенология ксилогенеза сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*), лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) и ели сибирской (*Picea obovata*)

Наблюдения проводились на стволах деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (6), лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) (3) и ели (*Picea obovata*) (3), растущих в искусственном насаждении (с 1984 г) в одинаковых экологических условиях вблизи г. Иркутска. Диаметр стволов деревьев (в количестве 4 - 7) на высоте груди был равен в среднем 22, 16 и 14 см соответственно.

Фенологические наблюдения 2013 г проводили на высечках (кернах), взятых из стволов с интервалом 10 - 15 дней с конца апреля до середины октября. Керны фиксировали по методике [4], и на 2-х поперечных срезах измеряли количество вновь сформированных клеток флоэмы, ксилемы, радиальные и тангентальные размеры трахеид и их люменов на 2-3х радиальных рядах клеток. Число клеток ксилемы и флоэмы, образованных камбием за период наблюдений, или число камбиальных делений в сторону ксилемы и флоэмы, служили показателем активности камбия. Для расчета использовали наблюдения [29], что одно деление инициали и затем два деления материнских клеток дают 4 ксилемные клетки, тогда как одно деление в сторону флоэмы дает 2 тканевых клетки флоэмы. На основе радиальных и тангентальных размеров трахеид и их люменов рассчитывали площадь поперечного сечения стенок всех клеток, закончивших вторичное утолщение, и разница площадей между последующим и предшествующим периодом служила показателем прироста биомассы за каждый период наблюдения или за сутки каждого периода.

Показания температуры и влажности почвы были получены в СИФИБРе, где проводились наблюдения за фотосинтезом [30].

Сравнительные данные по фенологии ксилогенеза в стволах сосны, лиственницы и ели приведены на рисунке 3 (а, б и в соответственно).

В конце апреля в зоне камбия в стволах всех видов хвойных делений не отмечали. Прошло только развитие перезимовавших флоэмных производных камбия. Этот феномен известен в литературе и не раз отмечался исследователями.

Пробуждение камбия по данным Судацковой [31] начинается в условиях лесостепной зоны Сибири за 20 дней до появления первых митозов.

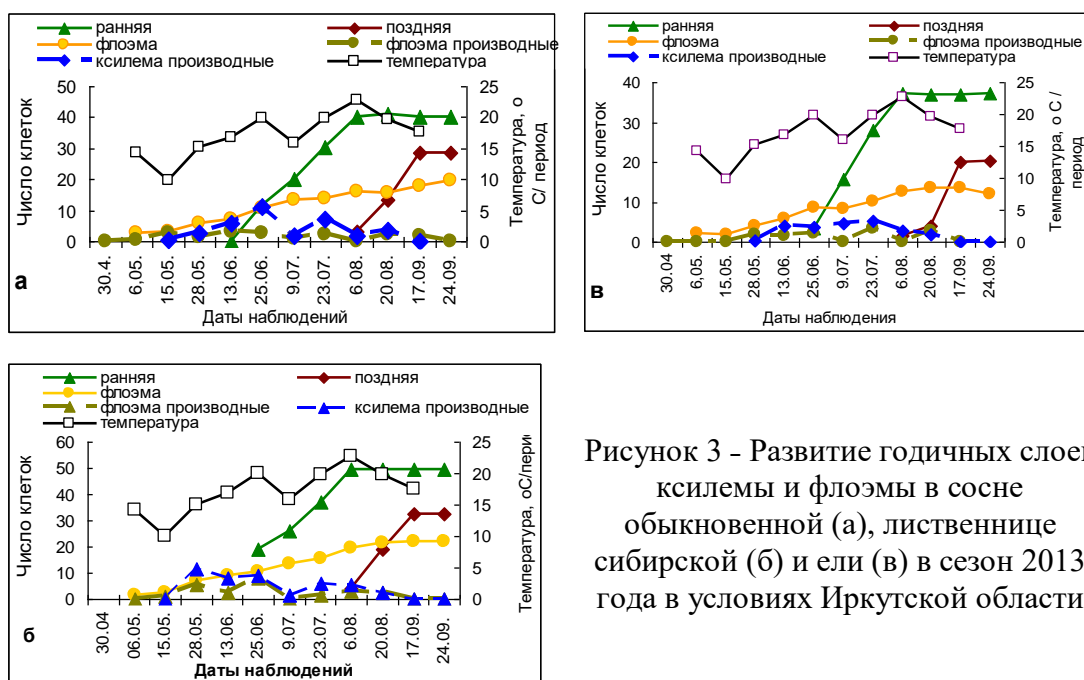


Рисунок 3 - Развитие годичных слоев ксилемы и флоэмы в сосне обыкновенной (а), лиственнице сибирской (б) и ели (в) в сезон 2013 года в условиях Иркутской области

В условиях Иркутской области в 2013 году первые деления камбиальных инициалей в сторону флоэмы наблюдали в сосне в начале мая, в лиственнице 15 мая, а в стволах ели в конце мая. Задержка в реактивации камбия этих видов обусловлена разными причинами. В еловом насаждении это может быть связано либо с генетическими особенностями вида, либо, что более вероятно, с более поздним прогревом почвы под пологом древостоя из-за чего физиологические и, следовательно, метаболические реакции в клетках задерживаются. Что касается лиственницы, реактивация камбия внизу ствола начинается с началом роста хвои и побегов, т.е. когда появляется возможность для движения воды. Это создает градиент водного потенциала в вертикальном и горизонтальном направлениях и вызывает приток воды к камбиальной зоне. При благоприятной температуре воздуха это способствует активности во вторичной меристеме, какой является камбий. Температурные пороги, при которых начинаются деления камбиальных инициалей, могут быть различны

для разных видов хвойных [11]. Для десяти хвойных видов (в том числе *P. sylverstris*, *Larix decidua* L. *Picea abies*) было установлено, что, несмотря на их разное географическое расположение, средне-суточная температура начала и окончания ксилогенеза составила 8-9 °С, минимальная дневная 4-5° С, максимальная – 13-14 °С. Близкие по значению температуры были отмечены нами ранее [4-6].

Именно температура в начале мая обеспечила необходимые условия для реактивации камбия в регионе исследования. Несмотря на понижение температуры к середине мая в сосне производство клеток флоэмы камбием резко возрастает, а в лиственнице появляются первые производные флоэмные элементы. В ели флоэмные производные камбия появились только в конце мая. Общая динамика производства клеток флоэмы камбием тоже различна у изученных видов и не всегда отражает изменения в температурном режиме. Наиболее активные деления в сторону флоэмы наблюдались в сосне и лиственнице в конце июня, тогда как максимальная активность камбия ели пришлось на конец июля. Последние флоэмные элементы наблюдались у лиственницы и ели в конце августа, у сосны – в начале сентября. Дифференциация произведенных камбием флоэмных элементов проходит очень быстро и по длительности занимает 5 - 7 дней, после чего клетки включаются в общую систему транспорта ассимилятов [32; 33]. Постепенное увеличение зрелых клеток флоэмы в ходе вегетации отражено на рисунке 3. Клетки флоэмы предыдущего сезона постепенно замещаются новыми зрелыми флоэмными элементами. Последние клетки флоэмы, произведенные камбием, остаются в недифференцированном состоянии, зимуют и продолжают свое развитие в следующий вегетационный период. Это явление описано ранее [34] и отмечалось другими исследователями [22; 32; 33].

Активность камбия по производству клеток ксилемы, что соответствует началу формирования нового годичного слоя древесины, имеет тоже разную динамику в стволах изучаемых видов деревьев. В сосне первые ксилемные производные камбия в нижней части ствола появляются в середине мая, тогда как в лиственнице и ели в конце мая. При этом в лиственнице камбий более активен, чем в ели. Если в формирующемся слое ксилемы в лиственнице появляются 7 - 8 клеток, то за тот же период в ели только 3-4. Далее по сезону динамика производства камбием клеток ксилемы в годичном приросте тоже различается между видами. В сосне максимальная активность отмечалась в конце июня. К этому времени образовалось более 66-67 % клеток ксилемы радиального ряда (дифференцирующихся и зрелых), в составе которых были все клетки формирующейся ранней ксилемы, а 8 % образовавшихся клеток развивались в дальнейшем по типу поздних трахеид, т.е. имели узкие радиальные диаметры. В конце июня повышение

температуры вызывает напряженность в снабжении тканей водой (водный дефицит тканей), вследствие чего в этот момент сезона и далее камбиальные инициалы продуцируют только клетки поздней ксилемы. До конца июля происходит вторичное утолщение ранних трахеид, которые как зрелые клетки выходят в зону ранней ксилемы в начале августа. Таким образом, формирование слоя ранних трахеид в стволе сосны продолжается с конца мая до начала августа (рисунок 3 а). В начале августа, несмотря на повышение температуры, наблюдался еще один, но меньший пик камбиальной активности. Такая активизация камбия стала возможна, вероятно, из-за увеличения доступности влаги к развивающимся тканям. Эти деления камбия пополнили ряд дифференцирующихся поздних трахеид, созревание которых продолжалось с начала августа до второй декады сентября (рисунок 3 а).

В лиственнице наивысший по сезону пик камбиальной активности пришелся на конец мая, когда образовалось 38 % ранних трахеид, завершивших развитие и вошедших в зону зрелых ранних клеток в конце июня (рисунок 3 б). В конце июня и июля наблюдались еще два пика активности камбия. Количество произведенных им клеток составило 30% и 19,6% ранних трахеид соответственно. Таким образом, дифференциация ранних трахеид продолжалась с середины мая до начала августа. В начале августа в зоне зрелых клеток присутствовали уже 4-5 поздних трахеид, произведенных камбием в конце июня. Это означает, что их рост растяжением и вторичное утолщение прошли в конце июня. Остальные клетки, произведенные камбием в конце июня и развивавшиеся по типу поздних трахеид, прошли стадию роста растяжением в июле-августе, затем шло нарастание биомассы вторичных стенок, и в зону зрелых клеток поздние трахеиды выходили по мере созревания в августе-сентябре.

В стволах ели первый пик активности камбия по производству клеток ксилемы наблюдали в начале июня, второй, и основной, в конце июля, чему благоприятствовала температура воздуха (рисунок 3 в). Последующее повышение температуры воздуха и снижение в связи с этим влажности почвы, привело к подавлению активности камбия внизу ствола ели. Последние деления камбиальных инициалей в сторону ксилемы наблюдали, как и для других видов, в конце августа. По сравнению с сосной и лиственницей активность камбия ели по производству клеток ксилемы, показала другую фенологическую динамику в сезоне, была более выровненной, следуя постепенному изменению эндогенного метаболизма. Самые первые ранние трахеиды ели появились в ряду зрелых клеток в конце мая, но основное их количество проходило дифференциацию с начала июля до начала августа. Так же как в других видах первые поздние трахеиды ели закончили развитие в начале августа. Созревание остальных поздних трахеид,

продуцированных камбием, завершилось к середине сентября. Снижение температуры воздуха с начала августа способствовало отложению веществ во вторичных стенках поздних трахеид. Ранее нами было показано, что для процесса вторичного утолщения 17-18 °С является оптимальной температурой [6].

Несмотря на разницу в уровне активности камбия в отдельные периоды сезона, начало образования клеток ксилемы всех видов и завершение работы камбия в них проходило в одно время сезона – с конца мая до конца августа. И хотя температура в это время не ограничивает фотосинтез, деления камбиальных инициалей прекращаются, и продукты фотосинтеза используются в полной мере на синтез структурных компонентов стенок поздних трахеид в период их созревания. Избыток ассимилятов откладывается в виде крахмальных гранул в паренхиме флоэмы и лучах.

Накопление биомассы структурных компонентов в стенках трахеид в ходе их дифференциации проходило в стволах сосны, лиственницы и ели с разной сезонной динамикой (рисунок 4).

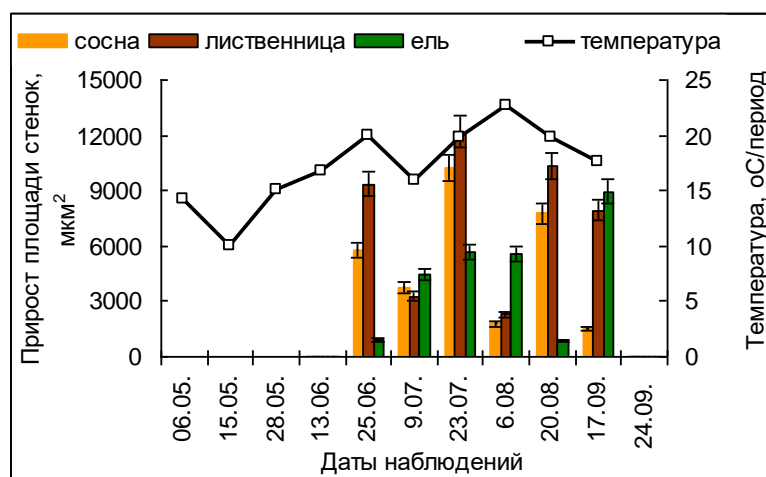


Рисунок 4 – Сезонная динамика накопления веществ в стенках трахеид в стволах сосны, лиственницы и ели, как прирост площади поперечного сечения стенок клеток ксилемы

Прирост площади стенок клеток ксилемы в сезоне проходил неравномерно и регулировался внешними факторами. В конце мая в формирующемся радиальном ряду появляются зрелые клетки, показывая завершение вторичного утолщения в первых клетках ранней ксилемы. Несмотря на практически одновременное начало формирования слоя зрелых клеток в изученных видах общая сумма отложенной биомассы уменьшалась в ряду лиственница-сосна-ель в соответствии с количеством зрелых клеток в ряду. Ранние клетки сосны и лиственницы по «весу» биомассы, заключенной в их стенках, были практически равны, тогда как первые ранние клетки ели содержали биомассы почти в два раза меньше. Далее по сезону у сосны и лиственницы прирост биомассы снижался в начале июля, достигал максимального значения в конце месяца и постепенно уменьшался

до середины сентября. При этом в каждом из периодов прирост биомассы в лиственнице всегда превышал таковой в сосне (рисунок 4). Однако, при расчете в среднем на клетку в конце июля биомассы откладывалось больше в сосне, тогда как в конце августа в лиственнице. В это время клетки лиственницы превышали по биомассе клетки сосны, закончившие развитие в тот же период, почти в два раза.

В отличие от сосны и лиственницы нарастание биомассы в ели шло постепенно по всему сезону, снижаясь к концу августа и резко увеличиваясь в середине сентября, когда завершили развитие поздние трахеиды.

Сравнение продуктивности видов в сезоне по количеству клеток и средней биомассе, заключенной в стенках трахеид, показало, что радиальный ряд клеток ксилемы сосны содержал в среднем 66-67, лиственницы 82,3 и ели 57,5 клеток. В составе радиального ряда клеток лиственницы было больше ранних (49,7) и поздних (32,6) трахеид, чем в сосне (40 и 26,8) и ели (37 и 20) соответственно. Отношение ранних к поздним клеткам в радиальном ряду составило в ряду сосна-лиственница-ель в среднем 1,42-1,52-1,8 соответственно. Повышенное число ранних трахеид в радиальных рядах ели можно объяснить повышенной влажностью тканей ели, что обеспечило рост клеток в радиальном направлении. Содержание биомассы в среднем на клетку у лиственницы было больше, чем у сосны и ели в 1-2 раза. Данные указывают как на большую активность камбия лиственницы по сравнению с сосной и особенно елью, так и на более активные метаболические процессы, обеспечивающие накопление биомассы в стенках трахеид лиственницы. Общее количество биомассы, отложенной в стенках клеток, было больше в лиственнице, затем в сосне и меньше всего в ели. Таким образом, продуктивность ели как по количеству клеток, так и по биомассе, заключенной в стенках трахеид уступала сосне и особенно лиственнице.

1.2 Физиолого-биохимический аспект реакции сосновых молодняков на проведение рубок ухода

Одной из задач лесной науки является разработка способов получения с определенной лесной территории максимального выхода древесины с заданными качествами. Самыми распространенными методами формирования продуктивных насаждений служат рубки ухода и выборочные рубки. На качество древесины, зависящее от размеров годовичных приростов, содержания поздней древесины, размеров клеток и толщины их стенок влияет целый ряд факторов. Так, ещё Мелехов И.С. показал зависимость свойств древесины от типов леса [35]. Также важную роль играет густота

древостоя, возраст, бонитет, класс роста по Крафту, климатические факторы, влажность почвы, внесение азотных удобрений, происхождение древостоя (искусственное или естественное), время проведения и интенсивность рубок ухода [36-41]. Наиболее изучены процессы, происходящие после проведения рубок ухода в сосновых древостоях 3-5 класса возраста, данные по проведению рубок ухода в молодняках не так многочисленны и не всегда однозначны [42-44].

Из-за рубок, пожаров, болезней, повреждения вредителями зрелых насаждений доля молодняков в общем лесном фонде растет [45], в некоторых регионах значительно [46, 47], поэтому актуальность изучения процессов, протекающих в молодняках в ответ на действие различных факторов, также увеличивается. При проведении рубок ухода (осветления) в молодняках сосны обычно ограничиваются изучением внешних параметров деревьев, приростов древесины и процентного содержания поздней ксилемы, оставляя метаболические реакции и физиологию ростовых процессов за рамками исследования.

Поэтому целью данного исследования было комплексное изучение реакции сосновых молодняков на проведение рубок ухода (осветления).

Эксперимент с разными вариантами прореживания подроста сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. проводили в чистых молодняках естественного происхождения, возникших на старопахотных землях в окружении сосняков зеленомошно-разнотравных на дерново-подзолистой почве в Емельяновском районе Красноярского края. Опытные площадки по 0,04 га были заложены в 2009 году сотрудниками лаборатории лесоведения в следующих вариантах: контроль (К, 40700 шт./га), среднее прореживание (Ср, 9500 шт./га), сильное прореживание (Сил, 2900 шт./га). Возраст деревьев на момент закладки опыта 7 - 8 лет.

В результате рубок осветления последовательно увеличивалась высота, диаметр ствола, приросты ксилемы. Сразу после проведения рубок у оставшихся деревьев исходное содержание поздней древесины было меньше, чем в контроле, но в первый же вегетационный период оно резко возросло. В дальнейшем пропорции поздней ксилемы снижались тем быстрее, чем интенсивнее были рубки ухода и стали опять ниже, чем в контроле в 2012 году в варианте с максимальным осветлением, в 2016 – со средним. Синхронность варьирования процента поздней ксилемы во всех вариантах на протяжении эксперимента подтверждала зависимость от влияния климатических факторов.

Радиальные размеры ранних трахеид в ходе эксперимента и увеличения возраста деревьев росли и максимальных размеров достигали в варианте с сильным прореживанием, размеры поздних трахеид имели тенденцию к снижению кроме варианта

с максимальным осветлением, где они увеличивались. Толщина тангентальных стенок трахеид увеличивалась от начала эксперимента, максимальные значения, как у ранних, так и у поздних трахеид отмечены при наибольшем прореживании, а минимальные – при среднем.

Толщина коры, толщина непроводящего луба и ширина проводящей флоэмы увеличивались от контроля к варианту с максимальным осветлением, что согласовалось с приростами ксилемы. Анализ содержания углеводов в лубе показал, что сумма моно-, олигосахаров и крахмала в лубе была наименьшей в варианте со средним прореживанием, и в целом максимальной в начале вегетации, где основную роль играл крахмал, а в конце вегетации перед переходом в состояние покоя основная масса углеводов приходилась на олигосахара. Была изучена динамика активности ряда ферментов в лубе и ксилеме, которая, в целом, согласовывалась с ростовой активностью и фазой вегетации.

В 2019 году продолжили изучение влияния рубок ухода в сосновых молодняках на рост деревьев в целом и развитие годичного кольца в частности.

Для уточнения нюансов, связанных с ростом ствола по диаметру и особенностей развития ранних и поздних трахеид исследовали развитие годичного кольца ксилемы в ходе вегетации, начиная от появления клеток в камбиальной зоне и заканчивая образованием зрелых трахеид. Под зоной понимали совокупность клеток, находящихся на одной стадии развития. Выделяли зону радиального роста трахеид tg, зону вторичного утолщения до лигнификации td1 (на этой стадии появляются окаймленные поры), зону лигнифицирующихся трахеид td2 (положительная реакция с флороглюцином, в трахеидах наблюдается протопласт или хотя бы его фрагменты) и зону зрелых трахеид tm (протопласт отсутствует). Трахеиды делили на ранние (te) и поздние (tl) в зависимости от радиальных размеров и толщины клеточной стенки в конце вегетации и ретроспективно полученные данные по числу клеток экстраполировали на другие сроки в вегетационном сезоне. Для анализа в каждом варианте опыта с нескольких средних деревьев брали высежки у комля, фиксировали смесью спирт-глицерин-вода (1/1/1), измерения проводили в 10 повторностях.

Было установлено, что опытные и контрольные деревья отличались не только по числу клеток в годичном слое, но и по прохождению клетками стадий развития в ходе вегетации (рисунок 5). То есть отличались как количественными, так и качественными характеристиками. Так в середине мая в варианте с максимальным осветлением уже зафиксировано появление отдельных клеток ксилемы на стадии вторичного утолщения клеточной стенки (рисунок 5 А). Ретроспективный анализ числа ранних и поздних трахеид показал, что в середине июня в контроле часть клеток, находящихся на стадии

роста растяжением, в дальнейшем стала поздними трахеидами (рисунок 5), тогда как в опытных вариантах переход к образованию поздних трахеид происходил гораздо позже. Вероятно, особые условия вегетации – ранняя и относительно сухая весна, вызвавшая ранний сход снежного покрова на фоне пониженного количества осадков, среднесуточные температуры воздуха в июне выше нормы на 3,7 °С и количество осадков ниже нормы на 30 % [48] на фоне высокой конкуренции за почвенную влагу стимулировали столь ранний переход у сильно загущенного контроля к продукции клеток поздней древесины. На недостаток почвенной влаги косвенно указывает раннее прекращение роста осевого побега в высоту [49] в данном году – во всех вариантах он закончился в середине июня. Предположение о большем водном дефиците в контроле подтверждает отмеченное ранее резкое снижение активности пероксидазы и существенное увеличение содержания перекиси в прикамбиальной зоне ксилемы по сравнению с вариантами прореживания. Сходную картину наблюдали у саженцев сосны в условиях искусственной засухи [50].

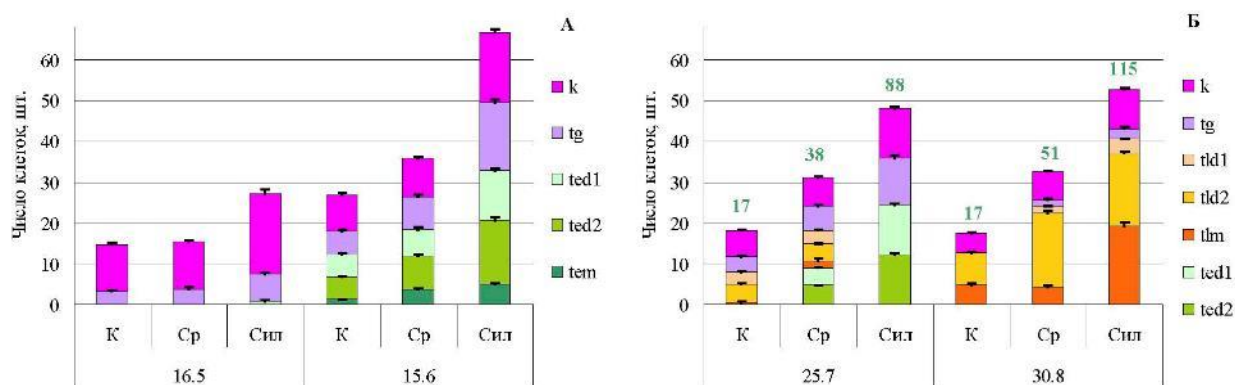


Рисунок 5 – Число клеток ксилемы текущего года, находящихся на определенной стадии развития в вариантах со средней (Ср), сильной (Сил) степенью освещения и в контроле без рубки (К):

а – май, июнь, б – июль, август. Обозначения: k – камбиальная зона, t – трахеиды (клетки ксилемы, древесины), te – ранние трахеиды, tl – поздние трахеиды, tg – трахеиды на стадии роста растяжением, tld1 – клетки ксилемы на стадии вторичного утолщения до лигнификации, tld2 – лигнифицирующиеся трахеиды, tlm – зрелые трахеиды текущего года
цифры над столбцами на рисунке 4 б – число ранних зрелых трахеид (tem), образованных к соответствующему сроку

По литературным данным рубки ухода в сосновых молодняках ведут к улучшению микроклимата и повышению влажности почвы, увеличению снегонакопления, освещенности, изменению температурного режима воздуха и почвы [42], поэтому неблагоприятные условия начала вегетации менее сказались на вариантах с освещением при продукции камбием ранних трахеид. К середине июня в нижней части ствола образовано 60 % трахеид от конечного числа клеток в годичном слое в контроле, в

варианте со средним прореживанием – 35 % и с сильным – 31 %. Одновременно ширина слоя ксилемы при сильном прореживании была почти в три раза выше, чем в контроле.

В конце июля в варианте со средней интенсивностью рубки у одной части деревьев развитие ранних трахеид ещё заканчивалось (дозревающие клетки можно было отнести к клеткам переходного типа с меньшим радиальным диаметром и утолщенными клеточными стенками). У другой части деревьев развитие слоя ранней ксилемы уже закончилось и появились первые зрелые поздние трахеиды, поэтому на графике со средними значениями присутствуют одновременно дифференцирующиеся ранние и зрелые поздние трахеиды (рисунок 5 Б). В варианте с сильным прореживанием в конце июля все трахеиды на стадии вторичного утолщения ранние, но трахеиды, находящиеся в зоне роста растяжением в будущем развивались как поздние трахеиды (рисунок 5 Б, рисунок 6).

В контроле образование камбием трахеид завершилось в июле, но дифференциация поздних трахеид наблюдалась вплоть до конца августа (рисунок 6, рисунок 5 Б).

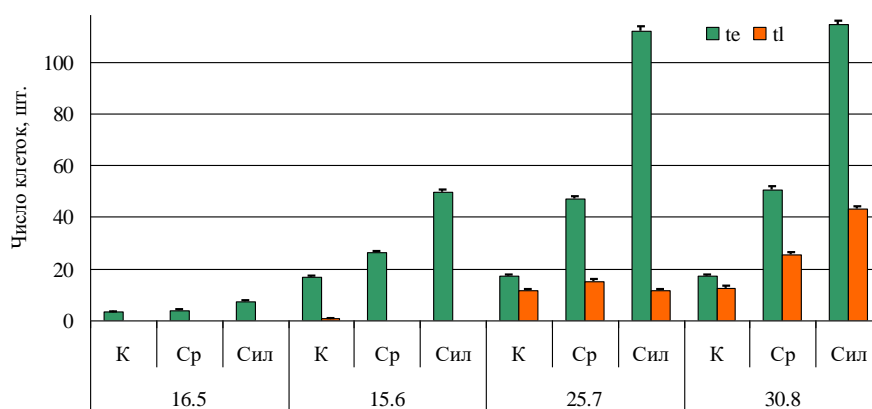


Рисунок 6 - Изменение числа ранних (te) и поздних (tl) трахеид в ходе вегетации: остальные обозначения как на рисунке 5

В августе удлинению срока созревания трахеид способствовали умеренно теплая погода и количество осадков почти втрое выше нормы [48]. В варианте со средним прореживанием в августе было образовано 18 % трахеид, в варианте с максимальным прореживанием – 22 % трахеид от общего числа в годичном кольце. В конце августа радиальные размеры клеток в камбиальной зоне у всех исследованных деревьев были близки к размерам клеток в покоящемся камбии, но их количество в вариантах с прореживанием указывало на возможность выхода от двух до пяти клеток в зону дифференциации ксилемы или флоэмы.

Так как развитие годичного кольца ксилемы невозможно без субстратного обеспечения, осуществляемого с током веществ по флоэме, анализировали развитие

проводящей флоэмы (ph f), включающей на разных этапах ситовидные клетки флоэмы предыдущего года, функционирующие в текущем году (ph пр г, отличаются узким радиальным диаметром и, в отличие от нефункционирующих ситовидных клеток, к ним прилегают живые клетки Страсбургера), клетки текущего года ранней (phe, имеют относительно большой радиальный диаметр) и поздней (phl, отделяются от ранней флоэмы клетками тяжелой паренхимы, в среднем имеют меньший радиальный диаметр) флоэмы (рисунок 7).

Установлено, что в начале вегетации доля функционирующих ситовидных клеток предыдущего года в проводящей флоэме во всех вариантах достаточно велика и в контроле эти клетки продолжали играть заметную роль вплоть до конца вегетации, компенсируя слабую камбиальную деятельность в условиях сильного загущения. В варианте с максимальным освещением в конце августа перестает функционировать часть клеток ранней флоэмы текущего года, в варианте со средним прореживанием ещё встречаются единичные функционирующие клетки флоэмы предыдущего года.

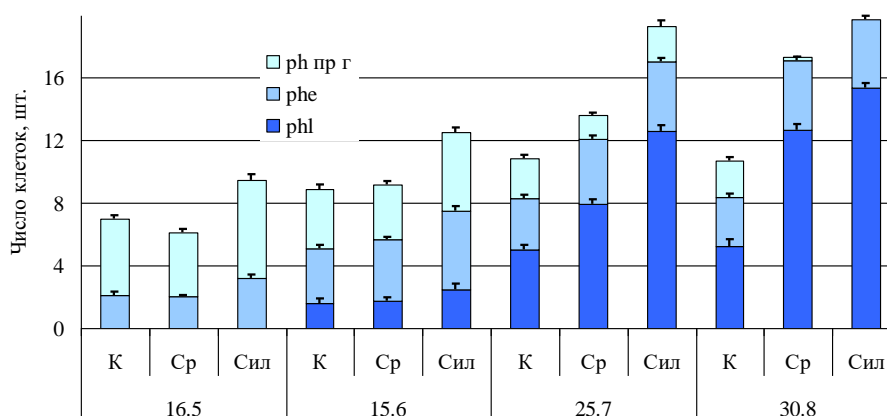


Рисунок 7 – Число клеток в проводящей флоэме:
 ph пр г – функционирующие ситовидные клетки флоэмы предыдущего года,
 phe – ситовидные клетки ранней флоэмы текущего года, phl – клетки поздней флоэмы;
 остальные обозначения как на рисунке 5

Большая ширина проводящей флоэмы в этот период в вариантах с освещением согласуется с одной стороны с незавершенностью процесса дифференциации трахеид, с другой стороны образование новых клеток поздней флоэмы указывало на увеличение оттока ассимилятов от кроны.

Наблюдаемое в середине июня несоответствие между шириной дифференцирующейся ксилемы и шириной проводящей флоэмы стимулировало в дальнейшем образование новых клеток поздней флоэмы, особенно заметное в опытных вариантах (рисунки 7, 8).

Обычно в июне, когда ширина слоя дифференцирующихся трахеид достигает или близка к максимуму, её различие с шириной проводящей флоэмы не столь велико [51, 52]. Вероятно, повышенная температура воздуха в этот период не способствовала делению камбиальных инициалей в сторону флоэмы, но была благоприятна для делений в сторону ксилемы [53].

Максимальное число клеток флоэмы текущего года зафиксировано в варианте с сильным прореживанием, минимальное в контроле, что согласуется с приростами ксилемы. Зависимость между числом образованных клеток ксилемы и флоэмы близка к линейной, однако после 15-ти клеток прирост флоэмы начинал замедляться. Вероятно, большее значение приобретали скорость транспорта и разгрузки ассимилятов. Рисунки 5-7 косвенно характеризуют затраты на образование клеток ксилемы и флоэмы, тогда как рисунок 8 проясняет затраты на их поддержание.

С целью изучения субстратного обеспечения процессов роста ксилемы после проведения рубок осветления, определяли содержание моно-, олигосахаров (рисунок 9) и крахмала. Содержание крахмала в ксилеме было низким на протяжении всей вегетации, незначительно увеличиваясь к концу августа, различия между вариантами опыта были недостоверны.

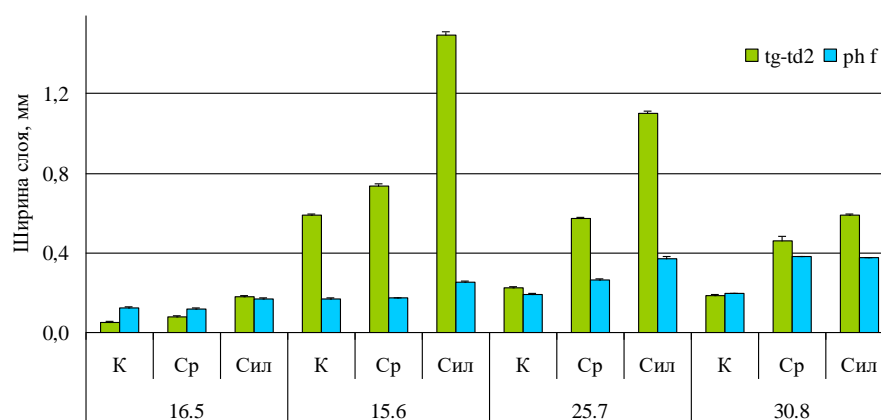


Рисунок 8 - Сопоставление ширины слоя дифференцирующихся трахеид (tg-td2) и проводящей флоэмы (ph f): остальные обозначения как на рисунке 5

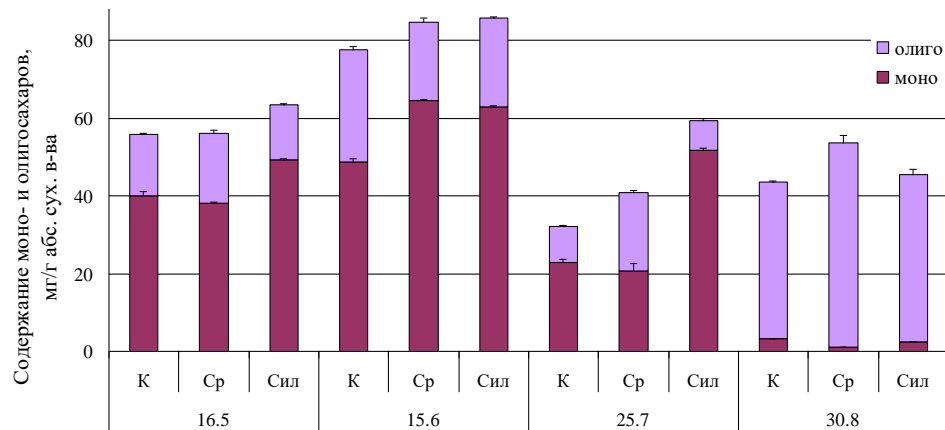


Рисунок 9 – Содержание моно- и олигосахаров в дифференцирующей ксилеме: остальные обозначения как на рисунке 5

Содержание суммы моно- и олигосахаров было близким между вариантами в начале вегетации, с превалированием моносахаров, в период созревания поздних трахеид преобладали олигосахара, что соотносилось с литературными данными [53]. Количество сахаров указывает, что даже при существенных отличиях в темпе роста ствола, прирост древесины не был лимитирован по углеводному субстрату, а регулировался другими способами. Различия появлялись только в середине вегетации, когда отмечается спад содержания углеводов и особенно крахмала в тканях ствола, в первую очередь в лубе [50, 53].

Загрузка ассимилятов во флоэму определяется фотосинтетической активностью кроны, которая зависит как от освещенности, так и от трофического положения дерева [54]. Поэтому исследовали параметры однолетней хвои в верхней и нижней части кроны и содержание фотосинтетических пигментов в разных вариантах рубки ухода. Хвою отбирали в ходе вегетации с верхней и нижней части кроны. Навески хвои растирали и экстрагировали этанолом. Содержание пигментов определяли спектрофотометрическим методом, для расчета использовали формулы Лихтенталера и Бушмана [55].

Установлено, что на участке с максимальным осветлением через месяц после рубки первичная реакция выразилась в существенном увеличении содержания хлорофилла b (до 160 %) и каротиноидов (до 140 %) в хвое верхней части кроны деревьев, а в остальных вариантах в умеренном (5-12 %) увеличении всех фотосинтетических пигментов. В хвое нижней части кроны появилась тенденция к снижению количества хлорофиллов, содержание каротиноидов было менее вариабельным.

Через 8 лет после проведения рубок ухода длина однолетней хвои и масса сухой хвоинки в верхней части кроны увеличивались от контроля к варианту с максимальным

прореживанием от 7,6 до 8,8 см и от 25 до 31 мг соответственно, в нижней части кроны от 4,5 до 5,2 см и от 9,7 до 11,4 мг соответственно.

Во всех вариантах минимальное суммарное количество фотосинтетических пигментов в хвое как верхней, так и нижней части кроны наблюдали в начале вегетации (рисунок 10). В середине вегетации сумма пигментов увеличивалась и достигла максимума в вариантах с осветлением. К осени сумма пигментов в контроле продолжала расти, у прореженных деревьев снижалась. На протяжении вегетации в нижней части кроны содержание пигментов всегда выше, чем в верхней, что согласуется с уменьшением освещенности под пологом [56].

В начале вегетации различия в содержании пигментов между опытными вариантами и с контролем были обусловлены увеличением содержания хлорофилла а, в середине вегетации – хлорофилла b и каротиноидов, в конце вегетации – снижением всех пигментов, особенно хлорофилла b.

В целом, можно сказать, что в молодняках сосны обыкновенной с уменьшением густоты древостоя в результате рубок ухода улучшались морфометрические показатели однолетней хвои верхней части кроны, показатели хвои в нижней части кроны росли, но различия были небольшие.

Варьирование компонентного состава фотосинтетических пигментов не позволяло выделить роль определенного хлорофилла или каротиноидов в реакции на рубки ухода, важнее оказалось общее содержание пигментов. Максимальное количество пигментов фиксировалось в середине вегетации у особей с пробных площадей со средним и сильным прореживанием в период основного роста ствола в высоту и по диаметру.

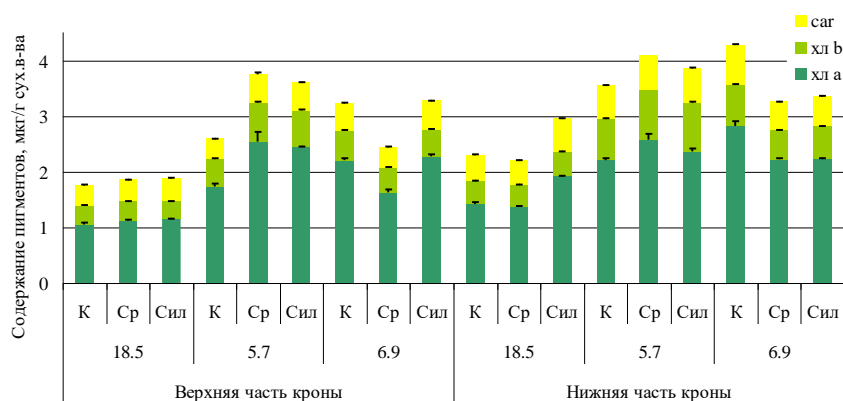


Рисунок 10 – Содержание фотосинтетических пигментов в хвое после проведения рубок осветления:

chl – хлорофилл, car – каротиноиды, остальные обозначения как на рисунке 5

Снижение суммы пигментов в конце вегетации в варианте со средним прореживанием, как в верхней, так и в нижней части кроны, негативно отразилось на толщине стенок поздних трахеид и сопровождалось снижением активности фенилаланин-аммиак-лиазы (ФАЛ) – ключевого фермента синтеза фенольных предшественников лигнина. В то же время уровень активности ФАЛ в контроле и, особенно в варианте с сильным прореживанием был достаточно высок. Сохранится ли далее эта тенденция предсказать сложно, однако упоминание о сходной реакции на рубки ухода в литературе имеются [36; 44].

Изучение момента перехода от формирования ранней древесины к поздней показало всю сложность и неоднозначность этого явления. Первой реакцией на проведение рубок ухода было увеличение доли поздней ксилемы (за счет торможения приростов ранней ксилемы), которое через несколько лет сменилось снижением, причем снижение шло за счет удлинения периода продукции ранних трахеид. Предположение о согласованности роста осевого побега и продукции ранних трахеид [57] (что говорило бы о прямой зависимости от транспорта ауксина) в нашем исследовании не подтвердилось – во всех вариантах побеги закончили рост в середине июня, в контроле образование ранних трахеид тоже закончилось, но в вариантах с рубками продолжалось и в июле. Однако в контроле в июне было отмечено резкое снижение активности пероксидазы и аккумуляция перекиси. По литературным данным пероксидаза может регулировать состав физиологически активных веществ в тканях растения, а её активность находится в обратной корреляции с ростовыми процессами [58], накопление перекиси, свидетельствующее о стрессовых условиях в нашем случае стало сигналом для перехода к образованию поздней ксилемы.

Субстратная обеспеченность роста ксилемы не была фактором, определяющим работу камбия и переход к образованию клеток поздней древесины, так как различия между вариантами в содержании углеводов в лубе и ксилеме ствола были не столь велики, как различия в приростах. Это подтверждается данными, что при неблагоприятных условиях функция запасаения веществ превалирует над ростовой [59]. Пониженное в контроле в первой половине вегетации содержание фотосинтетических пигментов в хвое верхней и нижней части кроны в сочетании с меньшими размерами хвоинок должно было привести к снижению общего количества ассимилятов. Последние, вероятно, тратились в первую очередь на развитие осевого побега и формирование хвои, на рост корней, а рост ствола по диаметру был лимитирован сигналами не углеводной природы (гормоны и т.д.). То есть в контроле в условиях сильного фитоценотического стресса торможение роста ствола по диаметру привело к относительно высокому содержанию углеводов в ксилеме и

луже, сопоставимому с вариантами с прореживанием. Другими словами, приросты были малыми не из-за того, что углеводов в тканях ствола не хватало, а наоборот, углеводов в тканях ствола было много из-за того, что они почти не тратились на рост ствола по диаметру.

Исходя из того, что прореживание сосновых молодняков привело к появлению различий в сроках прохождения клетками ксилемы стадий развития, активности ферментов, общего числа клеток ксилемы и флоэмы в годичном кольце, толщине клеточных стенок трахеид, морфометрических параметров хвои, содержании фотосинтетических пигментов и углеводов в тканях ствола можно сказать следующее. Регуляция соотношения количества ранних и поздних трахеид в годичном слое находится под контролем нескольких систем и определяется не только фотосинтетической активностью кроны, но и функционированием корневой системы, причем нелинейность действия факторов указывает на наличие в системе регуляции обратных связей. При улучшении условий роста изменяются не только общие сроки развития годичного кольца ксилемы, но и сдвигается переход к образованию поздней древесины, что с одной стороны объясняет часто наблюдаемое снижение процента поздней древесины при повышении приростов ксилемы после проведения рубок ухода. С другой стороны, сдвиг перехода затрудняет внешнее регулирование процента поздней ксилемы, так как для её увеличения необходимо либо увеличение срока созревания трахеид, либо требуется создание таких условий, чтобы этот сдвиг произошел раньше, а это чревато сокращением приростов.

Раздел 2 Роль микробных комплексов в продуктивности лесных экосистем

Микробиологическими методами [60] определяли общую численность (ОЧМ) и состав эколого-трофических групп микроорганизмов (ЭКТГМ) на различных средах (МПА, КАА, СА, Эшби, ПА). Микробную биомассу и дыхание определяли хроматографически (Agilent 6890 N) методом субстрат индуцированного дыхания (СИД) по методикам [27; 61; 62]. Традиционными методами определяли влажность почвы и значения рН в водной вытяжке в течение 1 часа (1:10), при помощи портативного потенциометра «Аквилон-410».

2.1 Восстановление микробоценозов почвы в искусственных лесных посадках после пожаров и географических культурах в аридных условиях (Ширинская степь)

В 1975-1978 гг в рамках многолетнего эксперимента работниками ИЛ СО РАН и сотрудниками Туимского лесничества республики Хакасия в прибрежной зоне оз. Шира на эрозионно-опасных землях были созданы экспериментальные лесные посадки по специальной технологии [63; 64]. В настоящее время эти искусственные лесные насаждения достигли 40–45-летнего возраста, приведя за этот короткий срок произрастания к сукцессиям напочвенного покрова, микробоценозов, изменению режима функционирования почв. Следует отметить, что посадки были проведены на одном типе почв, которые по новой классификации идентифицируются как агроземы аккумулятивно-карбонатные темные легко- и среднесуглинистые [65]. Такие почвы формируются преимущественно из черноземов с укороченным гумусовым горизонтом.

Напочвенный покров в окрестности оз. Шира представлен довольно разнообразным видовым составом травянистой растительности (ковыль, ромашка, гвоздика, мятлик, клевер, лапчатка, эспарцет, ирис, живокость полевая, чабрец, очиток (заячья капуста), спаржа и др.).

В апреле 2015 года на данной территории произошел пожар, в результате которого отдельные участки посадок были уничтожены. С целью мониторинга восстановления почвенного микробоценоза в 2017 г нами были заложены постоянные пробные площади («Гари») в насаждениях лиственницы сибирской *Larix sibirica* Ledeb, вяза приземистого *Ulmus humilis* L., сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. (таблица 1, рисунок 11). В качестве контроля используются участки целины (старой залежи), граничащие с этими посадками. Исследуемые участки расположены на склоне юго-восточной экспозиции крутизной 1,5 – 2°, примыкающем к озеру.

Таблица 1 – Пробные площади искусственных лесных посадок около оз. Шира, «Гари»

Код участка	Название участка	Вид насаждения	Описание
ПГЛМ	Полугарь лиственница междурядье	<i>Larix sibirica</i> Ledeb	Деревья, поврежденные огнем, продолжающие вегетировать
ПГЛР	Полугарь лиственница ризосфера		
ГЛМ	Гарь лиственница		Деревья погибли в

	междурядье		результате пожара
ГЛР	Гарь лиственница ризосфера		
ПГВМ	Полугарь вяз междурядье	<i>Ulmus humilis</i> L.	Деревья, поврежденные огнем, продолжающие вегетировать
ПГВР	Полугарь вяз ризосфера		
Контроль_ЛВ	Контроль для участков с лиственницей и вязом	–	Участок целины (старой залежи), границающий с посадками
ГСР	Гарь сосна ризосфера	<i>Pinus sylvestris</i> L.	Деревья погибли в результате пожара
Контроль_СГ	Контроль для участка с сосной	–	Участок целины (старой залежи), границающий с посадками

Анализ общего числа микроорганизмов на участках «Гари» показал, что в 2018 году среднее значение этого показателя на большинстве опытных участках находилось в пределах контроля и только в вариантах ПГЛМ, ГЛМ и ГСР выявлены достоверные отличия (рисунок 12).

В 2019 году наблюдали достоверное снижение общей численности в среднем на 18%. Следует отметить, что 2019 год характеризовался более низким значением относительной влажности почвы (таблица 2), что не могло не сказаться на развитии почвенных микробных сообществ.

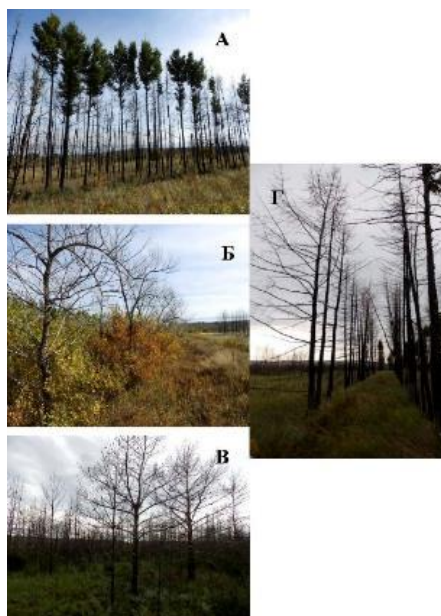


Рисунок 11 – А - полугарь лиственница; Б – полугарь вяз, В– гарь лиственница, Г – гарь сосна

В почве исследуемых участков, в том числе и в контроле, доминировали неспоровые бактерии (рисунок 11), максимальная доля которых отмечена в 2018 г в ПГЛМ – 40,8 % и в 2019 г в ПГВМ – 50,6 %.

Доля актинобактерий, типичных представителей степных ландшафтов, в разные годы составляла 11,9 – 29,8 % от общей численности. Другие представители споровых бактерий также регулярно обнаруживались в почвенных образцах (рисунок 11), максимальная их численность в 2018 г достигала 2,9 млн КОЕ/г (участок ПГЛР), а в 2019 г – 3,8 млн КОЕ/г (участок ГЛМ). В среднем в 2019 г доля спорообразующих бактерий увеличилась на 17 % по сравнению с предыдущим сезоном.

Самой малочисленной группой были микроскопические грибы (рисунок 12). Среди них наиболее часто встречались зигомицетовые (*Zygomycota* MOREAU), в частности род *Mortierella* Соем, предпочитающие некислые почвы, являющиеся классическими сапротрофами и активно участвующие в разложении органического вещества.

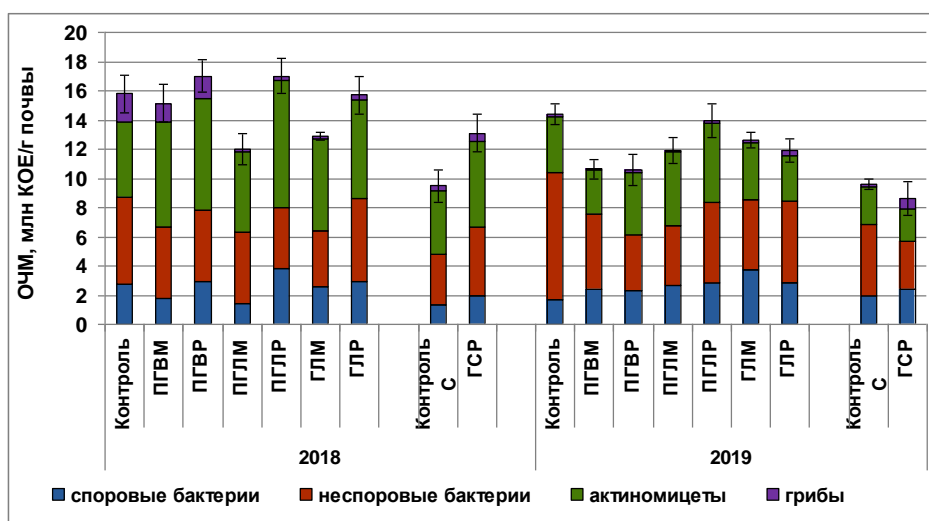


Рисунок 12 – Общая численность микроорганизмов (усредненные значения) за вегетационные периоды 2018 – 2019 гг

Таблица 2 – Значения относительной влажности и рН почвенных образцов на участках «Гари»

Код пробы	2018 г						2019 г					
	Относительная влажность почвы, %			рН			Относительная влажность почвы, %			рН		
	май	июль	сентябрь	май	июль	сентябрь	июнь	июль	сентябрь	июнь	июль	сентябрь
ПГЛМ	25	14	24	7,1	6,9	6,8	15,5	20	17,6	8,4	7,5	8,5

ПГЛР	24,2	13,8	23,2	7	7	7	15,7	26,2	17,8	8,1	7,6	7,9
ГЛМ	25,4	15,8	25,1	7,1	7,2	7,2	19,8	27	13,4	9,1	7,2	7,6
ГЛР	19,8	16,6	24,5	7,1	7,1	7,1	19,8	26	13	7,8	7,2	7,2
ПГВМ	22,6	13,4	23,1	7	6,9	7	17,7	23,4	22	9,4	7,6	8,2
ПГВР	23,4	14,8	24,3	7	7	7	19,1	23,2	20,6	9	7,4	8,4
Контроль_ ЛВ	21,6	12,4	22,4	7	7,1	7	14	20,2	16	7,6	7,2	8
ГСР	17,6	14,6	15,9	7,1	7,1	7,1	5,8	13,2	7	8,6	7,3	7,4
Контроль_ СГ	19,8	15,8	16	7,2	7,1	7,1	11,7	10,2	8,2	8,7	7,3	7,5

Их доля в некоторых случаях достигала 80 % от суммарной численности выявленных грибов. Также часто встречались грибы рода *Penicillium* Link. Помимо указанных микромицетов были идентифицированы представители родов *Mucor* Fresen, *Cladosporium* Link, *Acremonium* Link., *Trichoderma* Pers.

Содержание микробной биомассы (рисунок 13), как и ОМЧ, в целом было более высоким в 2018 г (в среднем в 1,5 раза), а интенсивность микробного дыхания – ниже в 1,6 раз (рисунок 13). Удельное микробное дыхание микроорганизмов в 2018 г находилось в пределах эколого-физиологической нормы (qCO_2 – 5,6 мкг С- CO_2 /мг С/ч), в то время как в 2019 г при более низких значениях МБ наблюдали повышенное базальное и удельное дыхание (qCO_2 – 14,7 мкг С- CO_2 /мг С/ч), что свидетельствовало о стрессе микробоценозов, вызванного низкой влажностью; коэффициенты корреляции в 2018 г между влажностью и МБ $r = 0,7$, в 2019 г между влажностью, МБ и БД – $r = 0,5$ подтверждают наше предположение. Влияние pH на МБ и БД было менее значимым: в 2018 г – $r = - 0,4$; в 2019 г – $r = - 0,1$ и $r = 0,5$, соответственно.

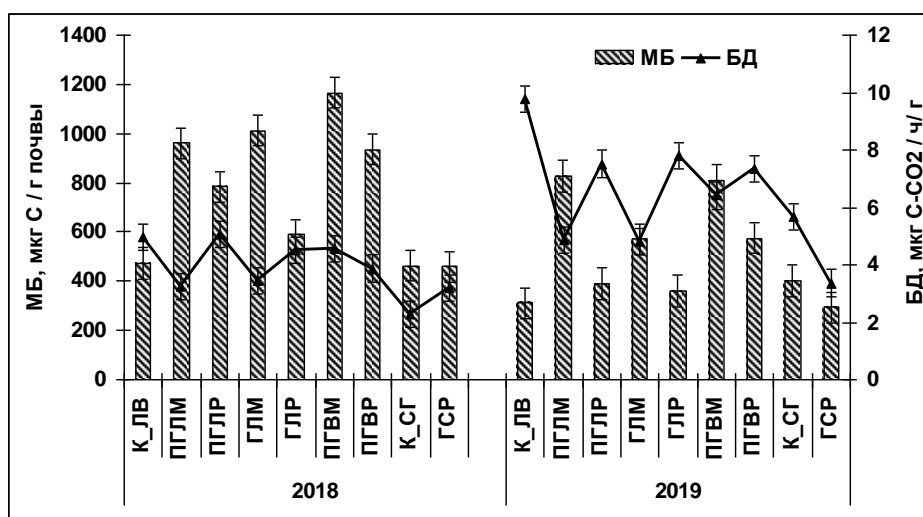


Рисунок 13 – Содержание микробной биомассы (МБ) и интенсивность базального дыхания (БД) микроорганизмов за период 2018 - 2019 гг. (усредненные данные за сезон)

Таким образом, численность основных групп почвенных микробных сообществ и содержание микробной биомассы на участках «Гари» изменялись в зависимости от влажности почвы. Наибольшие значения ОМЧ зарегистрированы на участках ПГВР и ПГЛР, а МБ – на ПГЛМ и ПГВМ.

2.1.1 Географические культуры

В мае 2017 г сотрудниками лабораторий генетики и лесной селекции (Н.А. Кузьмина и Г.В. Кузнецова) с участием лаборатории микробиологии и экологической биотехнологии (Сенашова В.А.) была заложена плантация географических культур *Pinus* sp. с различными климатипами сосны обыкновенной и сосны сибирской на ОЭП «Ширинский» ФИЦ КНЦ СО РАН. Посадки климатипов расположены в Ширинском районе Республики Хакасия и относятся к Ширинской сухой озерно-котловинной степи (рисунок 14).

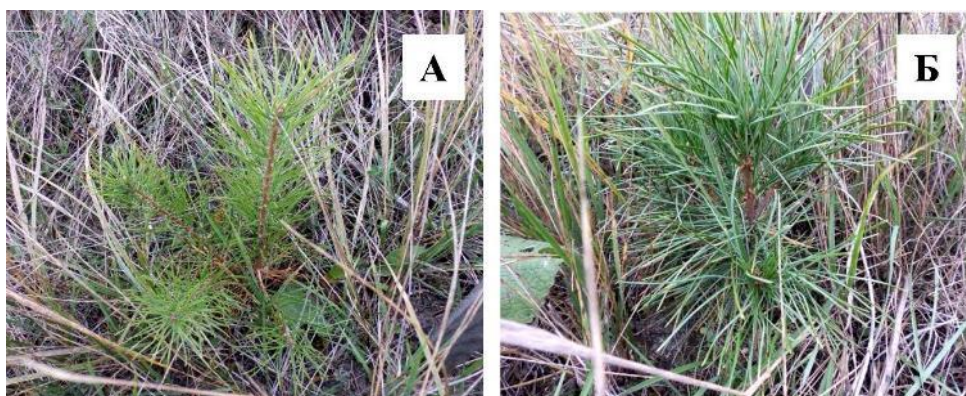


Рисунок 14 – Внешний вид саженцев (А) – сосны обыкновенной «Усть-Кут», (Б) – кедра сибирского «Байкал» (сентябрь 2019 г)

Известно, что растения в процессе развития (как филлосфера, так и ризоплана), выделяют в окружающую среду продукты вторичного метаболизма, многие из которых обладают фитонцидными свойствами. При этом наблюдается видоспецифичность этих выделений, что приводит к формированию микробного сообщества, характерного для конкретного вида растения при равных других гидротермических факторах [66]. Исходя из вышесказанного, с 2017 (момента посадки саженцев) по 2019 гг исследовали ризосферные микробные сообщества, формирующиеся под различными климатипами *Pi-*

Pinus sibirica (далее кедр, К) – «Монгольский» (КМ), «Байкальский» (КБ); *Pinus sylvestris* (далее сосна, С) "Усть-кут" (СУ), "Богучаны" (СБ), "Пудож" (СП) (таблица 3).

Таблица 3 – Климатипы *Pinus* sp. и их происхождение

Вид культуры	Климатип	Географическое происхождение
<i>Pinus sibirica.</i>	«Монгольский», КМ	Монголия, Восточная Азия
<i>Pinus sibirica</i>	«Байкальский», КБ	Оз. Байкал, Иркутская область
<i>Pinus sylvestris</i>	«Усть-кут», СУ	г. Усть-Кут, Иркутская область
<i>Pinus sylvestris</i>	«Богучаны», СБ	с. Богучаны, Богучанский район, Красноярский край
<i>Pinus sylvestris</i>	"Пудож" СП	г. Пудож, Республика Карелия

При сравнении общей численности ризосферных микроорганизмов за весь период исследования установлено, что этот показатель в 2018 г имеет более высокие значения по сравнению с другими годами (максимум выявлен в образцах с участка «Сосна Усть-Кут») (рисунок 15).

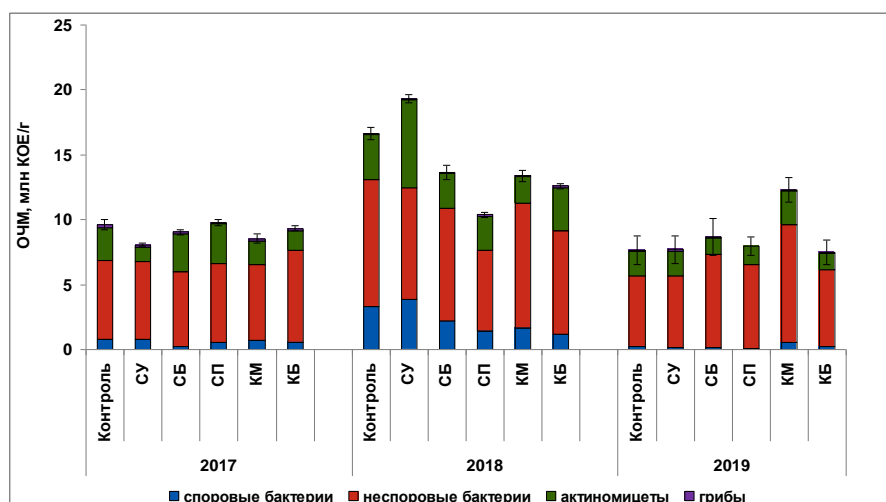


Рисунок 15 – Среднее значение общей численности микроорганизмов (ОЧМ) за вегетационные периоды 2017 – 2019 гг

Средние значения общей микробной численности за 2017 и 2019 гг под посадками климатипов находятся в пределах 7,71-12,31 млн КОЕ/г почвы, при этом достоверные различия отмечены в варианте «Кедр Монголия». Несмотря на то, что показатели ОЧМ в 2017 и 2019 гг. находятся практически на одном уровне, наблюдается изменение в соотношении эколого-трофических групп микроорганизмов. Так, в некоторых вариантах (СУ и СБ) доля копиотрофов к 2019 г по сравнению с началом эксперимента возросла в 1,5 и 1,7 раз (соответственно).

В 2019 г отмечено снижение средней доли гидролитиков на 16 % по сравнению с 2017 г (рисунок 16). Доля олиготрофов в крайних временных точках находилась на одном уровне. В ризосферной почве климатипов *Pinus* sp. в течение 3-х лет выявляли типичных представителей микробного сообщества, оказывающих влияние на рост саженцев. В основном это неспоровые бактерии (pp. *Pseudomonas*, *Xanthomonas*) и споровые формы (в том числе актиномицеты).

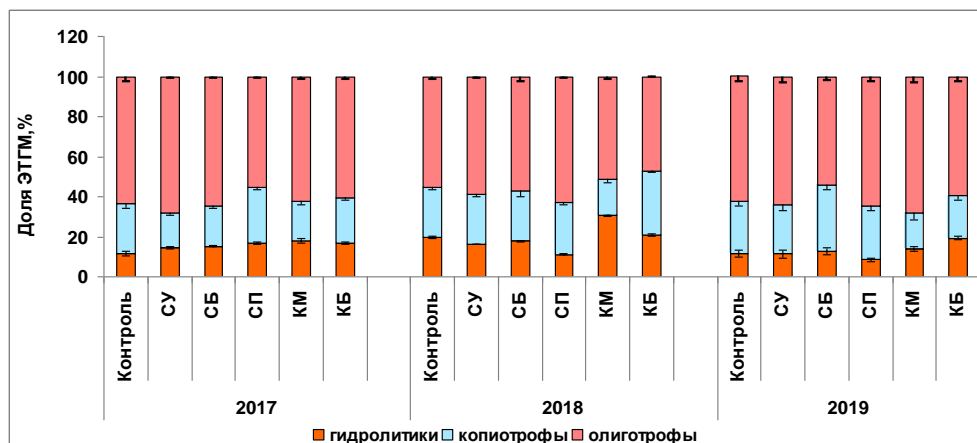


Рисунок 16 – Соотношение эколого-трофических групп микроорганизмов за периоды 2017 – 2019 гг (усредненные данные за сезон)

Самой малочисленной группой были грибы, преимущественно микромицеты, дрожжевые формы отмечены только в варианте «Сосна «Богучаны», среди которых наиболее часто встречались зигомикетовые (*Zygomycota* MOREAU), в частности род *Mortierella* Соет, довольно много (до 60 % от всех выявленных грибов) представителей р. *Penicillium* (рисунок 17). Также были идентифицированы представители родов *Mucor* Fresen, *Cladosporium* Link, *Fusarium* Link, *Trichoderma* Pers.

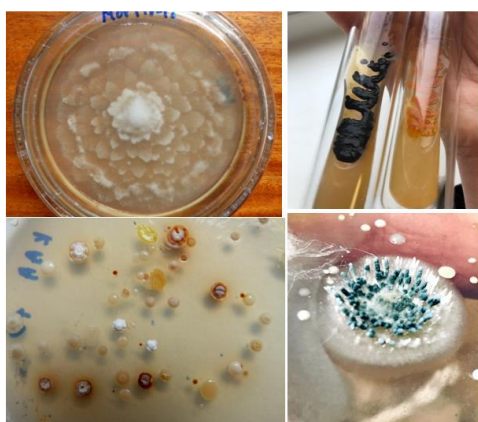


Рисунок 17 – Внешний вид микроорганизмов, выделенных из ризосферы саженцев климатипов *Pinus* sp.: а – колония зигомикетового гриба *Mortierella* sp.; б – неспоровые бактерии; в – неспоровые бактерии и актиномицеты; г – колония *Penicillium* sp. (коремиальная форма)

Динамика микробной биомассы (МБ) в первый вегетационный период во всех вариантах опыта и в контроле развивалась однотипно. На второй и третий годы посадки

под саженцами заметно влияние корневых выделений на микробную биомассу (рисунок 18).

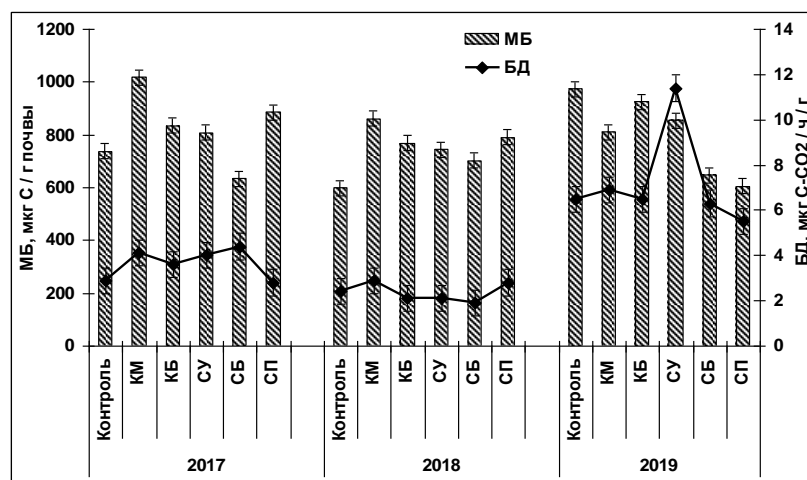


Рисунок 18 – Содержание микробной биомассы (МБ) и интенсивность базального дыхания (БД) микроорганизмов за период 2017 - 2019 гг (усредненные данные за сезон)

В 2018 г кедр и сосна формируют большие, по сравнению с контролем, значения МБ, причем значения МБ под кедром выше, чем под сосной (в 1,1 раза). В 2019 г в контроле заметно увеличилось количество травянистой растительности, по сравнению с опытными участками, что и повлияло на содержания МБ, однако под кедром, также, как и в 2018 г, МБ выше (в среднем в 1,3 раза), чем под соснами. Изменение значений удельного дыхания (qCO_2) связано с экофизиологическим состоянием микробных сообществ, так в 2018 г этот показатель был в пределах экологической нормы (3,2 мкг С- CO_2 /мг С/ч), а в 2019 г, вследствие сниженной почвенной влажности, значения qCO_2 увеличились в среднем в 3 раза (9,1 мкг С- CO_2 /мг С/ч).

Таким образом, под саженцами географических культур *Pinus* sp. формируются специфические ризосферные микробные сообщества, обусловленные влиянием не только абиотических факторов, но и корневых выделений, о чем свидетельствуют значения общей численности микроорганизмов, микробной биомассы и перегруппировка эколого-трофической структуры микробных сообществ под климатипами.

2.2 Исследования на опытном питомнике Погорельского ОЭХ

На питомнике экспериментального хозяйства Института леса «Погорельский Бор» продолжились работы по сравнению эффективности опилочно-почвенных удобрительных композиций (с микродозами азотных удобрений) (ОПС) и таких же ОПС с добавлением

микопродукта (ОПСМ), полученного в результате делигнификации сосновых опилок базидиомицетом *Trametes versicolor*. В прошлом году работы по повышению эффективности опилочно-почвенных композиций путем внесения микопродукта привели к увеличению приростов верхушечной почки главного побега саженцев сосны и ели. Исследования текущего года показали также увеличение приростов верхушечной почки (в ОПСМ большие, чем в ОПС) и прироста саженцев, как при внесении ОПС, так и ОПСМ. В ОПСМ под сосной были наиболее эффективны варианты с аммонийной селитрой (АС) и сульфатом аммония (СА), где прирост на 7-25 см выше, чем в тех же вариантах ОПС (рисунок 19).

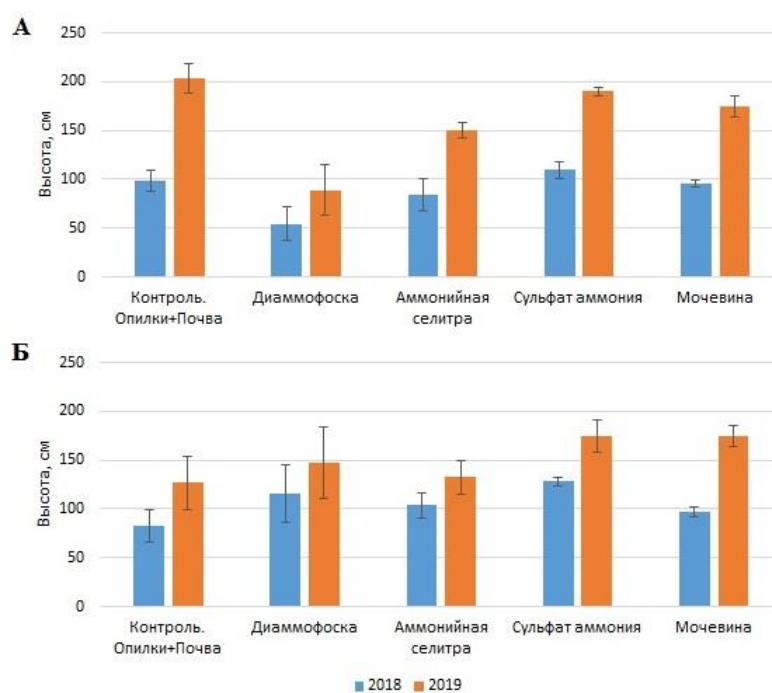


Рисунок 19 – Высота саженцев сосны:
А – на участках ОПС, Б – на участках ОПСМ

Под саженцами ели прирост увеличился более всего в контроле (на 21 см), а также на всех остальных участках ОПСМ (на 3-11 см) (рисунок 20).

В целом, высота саженцев заметно увеличилась по сравнению с прошлым годом как на участках с ОПС под сосной: на контроле с 98 до 203 см, и на участках с применением микродоз минеральных удобрений от 54-109 до 89-190 см; под елью с 29-38 до 61-79 см, так и ОПСМ: под сосной с 82-128 до 127-175 см и от 42-81 до 55-109 см под елью.

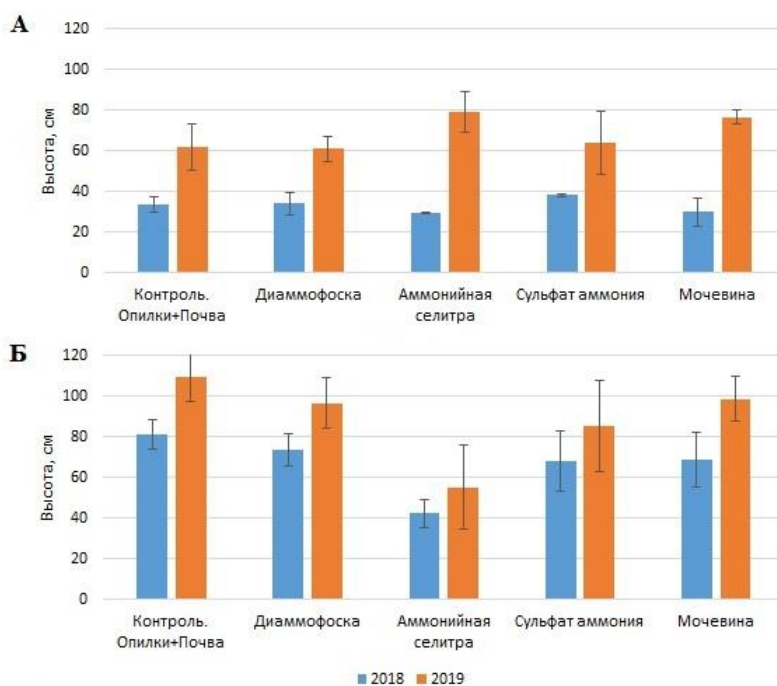


Рисунок 20 – Высота саженцев ели:
А – на участках ОПС, Б – на участках ОПСМ

Внесение микропродукта в опилочно-почвенные композиты сказалось на активности микробных сообществ. Так, значения микробной биомассы (МБ) в ризосфере саженцев хвойных (0-10 см) в вариантах ОПСМ в среднем за вегетационный сезон были выше, чем в вариантах ОПС: под сосной в 1,8, под елью – в 1,2 раза, в то время как интенсивность микробного дыхания (БД) наоборот была снижена (в 1,2 раза). На протяжении вегетации отмечали, что в вариантах ОПС в ризосфере ели формировалось больше микробной биомассы, чем под сосной (в 1,5 раза), в вариантах ОПСМ содержание МБ было высоким под обеими культурами и различалось незначительно (рисунок 21).

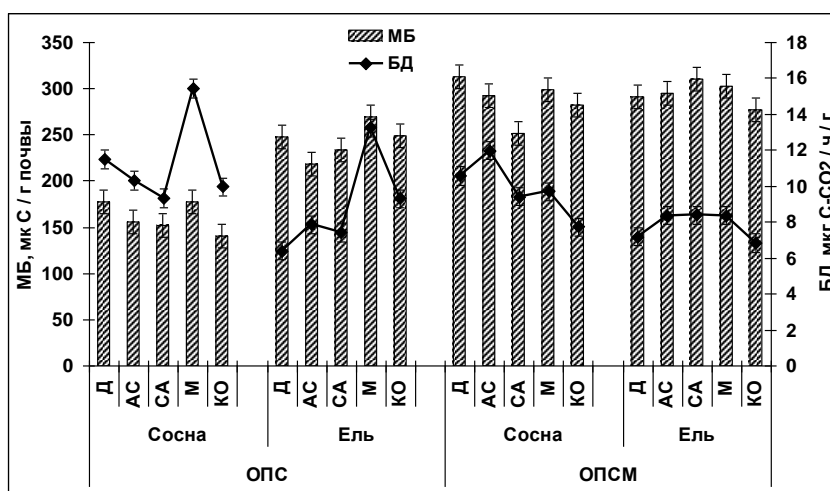


Рисунок 21 – Содержание микробной биомассы (МБ) и интенсивность базального дыхания (БД) под саженцами хвойных на ОПС и ОПСМ

Двухфакторный анализ показал, что добавление микопродукта к ОПС вызывало достоверное увеличение биомассы микроорганизмов в ризосфере саженцев в течение всего вегетационного сезона, рассчитанная сила влияния этого фактора (применение микопродукта) возросла с 49,8 % в мае до 94,2 % в сентябре.

Микродозы удобрительных композиций также влияли на накопление микробной биомассы под саженцами. Наибольшие значения МБ в ОПСМ под сосной регистрировали в вариантах с диаммофоской (Д) и мочевиной (М), а под елью – с аммонийной селитрой (АС), сульфатом аммония (СА) и мочевиной (М). В ОПС – под сосной в вариантах с диаммофоской (Д), аммонийной селитрой (АС) и мочевиной (М), а под елью – сульфатом аммония (СА), диаммофоской (Д) и мочевиной (М). На интенсивность базального дыхания (БД) в вариантах ОПС повлияли микродозы аммонийной селитры (АС) и мочевины (М) (рисунок 21). Корреляционно-регрессионным анализом выявлена зависимость биомассы микроорганизмов от температуры, как под саженцами сосны ($R=0,44$), так и ели ($R=0,67$).

Подобным же образом микопродукт повлиял на показатели удельного микробного дыхания (qCO_2). Значения qCO_2 изменялись в зависимости от времени вегетации и породы саженцев. В вариантах ОПС в среднем за сезон под сосной значение qCO_2 составило 74, а под елью – 32 мкг С- CO_2 /мг С/ч, в вариантах ОПСМ – под сосной 34, а под елью 27 мкг С- CO_2 /мг С/ч, что в 2,2 и 1,2 раза меньше. Уменьшение интенсивности удельного почвенного дыхания свидетельствует о более благоприятных экофизиологических условиях для почвенного микробоценоза при добавлении в почву микопродукта. Двухфакторный дисперсионный анализ также показал большее влияние сезона и времени отбора образцов на почвенное дыхание, как при применении ОПС, так и ОПСМ. Так, в вариантах ОПСМ под елью сила влияния микопродукта достигала к концу вегетации – 97 %. Под саженцами сосны наиболее сильное влияние на почвенное дыхание оказывали ранее выбранные микродозы удобрительных композиций. Корреляционно-регрессионный анализ показал зависимость удельного дыхания от температуры под саженцами сосны ($R=0,50$). Под саженцами ели таковая зависимость была незначимой.

О скорости разложения растительных остатков и древесины в почве можно судить и по показателю активности целлюлозоразрушения. В образцах почвы в вариантах ОПСМ под сосной скорость разложения целлюлозы превышала таковую в ОПС в 2-3 раза. Причем целлюлозоразлагающая способность почвы под сосной повышалась в середине сезона (от 26 % на контрольном участке, до 50 % на участке ОПСМ с СА), а под елью оставалась высокой до конца вегетационного периода (сентябрь) – 45-50 %.

Таким образом, показано, что применение микопродукта при компостировании опилочно-почвенного субстрата не только оптимизировало процессы разложения и минерализации опилочной массы, но и способствовало активизации биологических процессов в почве, что отразилось на биохимических и морфометрических характеристиках саженцев и на продуктивности почвы под посадками хвойных. Отмечено увеличение микробной биомассы под саженцами хвойных в 2-3 раза, повышение целлюлозоразлагающего потенциала почвы с 13 до 50 %. Влияние микопродукта положительно сказалось и на росте саженцев: у обеих пород увеличился прирост верхушечной почки центрального побега и высота саженцев.

2.3 Сосняки зеленого пояса Красноярска, как биоиндикаторы загрязнения среды

В 2019 г продолжен ежегодный мониторинг на 9 постоянных пробных площадях (ПП), заложенных в 2002 г, в красноярских высокополнотных пригородных сосняках различных возрастных групп (молодняки, средневозрастные, приспевающие, спелые, перестойные древостой). Молодняк на ПП 9 возник на заброшенном картофельном поле. Засевание поля семенами сосны произошло после низового пожара 1998 г. Сочетание пожара с семенным годом обеспечило успешное засевание площади. Густота молодняка сосны в 2007 г составила более 17 тыс. деревьев на га (около 2 деревьев на 1 м²). Высокая густота молодняка обеспечивает формирование высокополнотных сосняков с очищенными от сучьев стволами и высокой кроной. Исследование формирования молодняков и их мониторинг на ПП дает возможность проследить механизм формирования пригородных сосняков Красноярска. Нами было установлено, что сосняки естественно возникли на заброшенных с/х землях в периоды социальных потрясений: ПП 5 - в 1916 г, ПП 1 - 4, 6, 7 – с 1937 по 1946 гг, ПП 9 – в 2000 г.

В 2019 г в средневозрастных сосняках (ПП 1 - 4, 7) была продолжена оценка токсичности выбросов промышленных предприятий миллионного мегаполиса. Для изучения динамики адаптации средневозрастных сосняков зеленого пояса Красноярска к изменению экологической ситуации, нами были выделены 2 группы средневозрастных сосняков. Первая группа (А) – сосняки около пос. Березовка, представленная на ПП 1, 2, 7. Вторая группа (Б) – сосняки около пос. Овинный (ПП 3 - 4).

В 2002 году, в год закладки ПП, предполагалось, что Березовский бор, находящийся по розе ветров от г. Красноярска, будет служить примером сосняка, испытывающего интенсивное действие токсических выбросов промпредприятий. В

отличие от этого сосняки второй группы у пос. Овинный были выбраны максимально близкими по строению и происхождению с Березовским бором, но расположены с противоположной стороны от г. Красноярска. Предполагалось, что вторая группа сосняков будет эталоном условно-фоновых насаждений с минимальным воздействием на них промвыбросов.

В средневозрастных сосняках с 2002 по 2019 гг ежегодно наряду с таксационными характеристиками оценивается физиологическое состояние с помощью некротического тестирования ствола у выборочных деревьев (разработанного совместно с Н.В. Пашеновой). При этом измеряются параметры некроза флоэмы (живой коры), возникающего после инокуляции ствола экстрактивными веществами, выделенными из мицелия офиостомового гриба *Ceratocystis laricicola*. Эти грибы, как известно, специализированы к обитанию в проводящих тканях хвойных деревьев. Локальность воздействия обеспечивает полное заживление инокуляционной раны (диаметром 0,5 см) в течение нескольких лет. Чтобы снизить фактор повреждающего влияния некротического тестирования, ежегодно для тестирования мы отбираем новые деревья. В течение многолетнего мониторинга установлено, что повреждение хвои крон каким-либо физическим фактором влияет на расположение некротического пятна относительно инокуляционного отверстия. Так, в случае термического ожога хвои после низового пожара, случившегося в сосняке Б в 2004 г (с высотой нагара на стволах до 2 м) был отмечен «скачок» некроза вверх по стволу (рисунок 22). В 2007 г некроз «вернулся» в прежнее

положение.

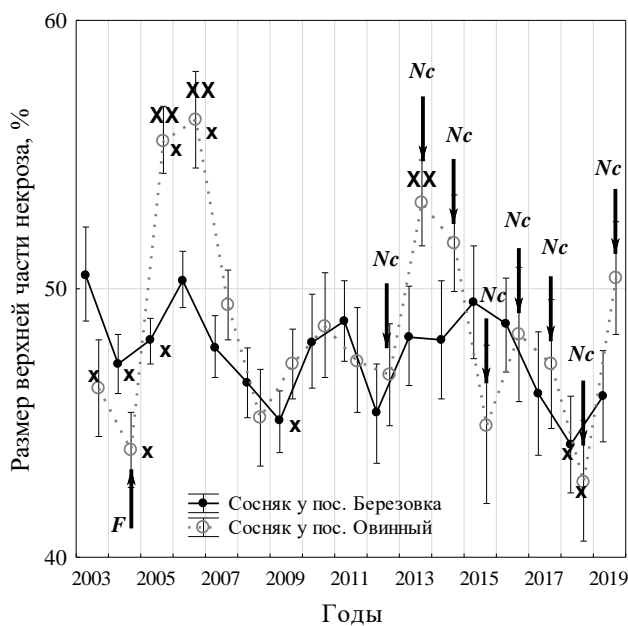


Рисунок 22 – Смещение некроза флоэмы относительно инокуляционного отверстия, в которое было внесено 0,5 мг экстрактивных веществ из мицелия гриба *S. laricicola*:

"F" - высота нагара на стволах около 2 м (отмечен стрелкой со значком), "Nc" – некроз хвои (в 2012 - 2019 гг). Знаком "х" отмечены достоверные различия между размерами верхней и нижней части некроза по *t*-критерию ($p < 0,05$), "XX" – между сосняками у пос. Овинный и Березовка ($p < 0,05$). Приведены средние для 30 - 40 деревьев, их ошибки

Для объяснения феномена «скачка» некроза при повреждении кроны термическим фактором нами была выдвинута гипотеза обратного транспорта ассимилятов по стволу в направлении кроны для обеспечения процессов регенерации поврежденной кроны. Гипотеза также основана на предположении, что грибные элиситоры, включающие некротизацию флоэмы, диффундируют в большей степени в направлении транспорта ассимилятов. Известно, что ассимиляты образуются при фотосинтезе, в виде сахарозы транспортируются по флоэме ствола от кроны к корням и резервируются в растительных тканях в виде крахмала. «Поворот» транспорта ассимилятов в направлении кроны «смещает» некроз вверх по стволу. Гипотеза перенаправления ассимилятов в направлении поврежденной хвои согласуется с концепцией бинаправленного транспорта ассимилятов [67].

Зарегистрированный нами возврат некроза в 2007 г в прежнее положение свидетельствует о завершении регенерации хвои после повреждения пожаром. О восстановлении деревьев после разового воздействия пожара свидетельствует скачок отпада деревьев в 2004 г. и возврат его в прежнее положение в 2005 г.

Наряду с термическим повреждением кроны низовым пожаром 2004 г, нами были зарегистрированы ежегодные (хронические) поражения крон, начиная с 2012 г и по настоящее время (2019 г). Совместными исследованиями с В.А Сенашевой в 2019 г, как и в предыдущие годы, были исключены инфекционные заболевания, как причина некрозов хвои. Показано, что ожоги вызываются токсическими соединениями неустановленной природы (предполагается, что химическими), переносимыми по воздуху. В отличие от разового повреждения пожаром 2004 г токсическое повреждение крон является многолетним, хроническим. В период 2012-2019 гг был отмечен «скачок» индикаторного некроза вверх по стволу, а затем возврат в прежнее состояние. Мы считаем, что возвращение его в нормальное положение вызвано, отнюдь, не завершением процесса регенерации кроны, а истощением ресурсов дерева. Деревья исчерпали иммунитет для восстановления кроны. Об ослаблении (истощении ресурсов) соснового древостоя у пос. Овинный свидетельствует длительный период усиления отпада по сравнению с сосняком

у пос. Березовка, а также устойчивая тенденция увеличения балла категории состояния (рисунок 23).

Таким образом, нами зарегистрировано ухудшение экологической ситуации в г. Красноярске с 2012 года. Индикатором этого служит ухудшение состояния (ожоги хвои, усиление отпада) сосновых древостоев в пос. Овинный. Кроме того, некроз флоэмы, вызванный экстрактом мицелия *C. laricicola* является индикатором физиологического состояния древостоев – при ухудшении их состояния возможен обратный транспорт ассимилятов вверх по стволу для обеспечения процессов регенерации поврежденной кроны.

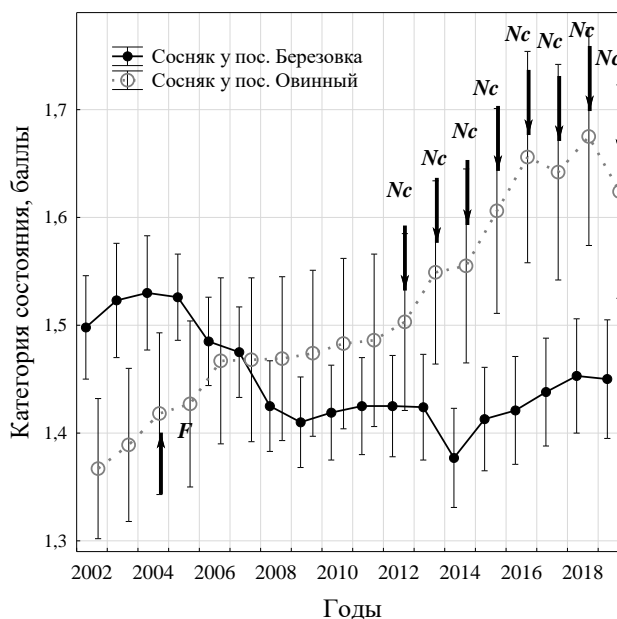


Рисунок 23 – Состояние пригородных сосняков по наблюдениям в 2002 - 2019 гг (увеличение балла категории состояния деревьев соответствует ухудшению их состояния):

"F" - высота нагара на стволах около 2 м (отмечен стрелкой со значком), "Nc" – некроз хвои (в 2012 - 2018 гг). Указаны средние, рассчитанные как средневзвешенные по объему стволов для 300 - 400 деревьев и их ошибки

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучена фенология ксилогенеза в стволах деревьев трех видов хвойных - сосне обыкновенной, лиственнице сибирской и ели сибирской, видах, отличающихся по физико-механическим свойствам. На основе наблюдений за сезонной продукцией камбием клеток ксилемы и флоэмы и накоплением веществ в стенках клеток ксилемы установлено, что как камбиальная активность, так и накопление биомассы регулируются в сезоне видоспецифическими особенностями их метаболизма. Как следствие каждый из видов при одинаковых экзогенных факторах показывает собственную сезонную динамику активности камбия и накопления биомассы в ходе ксилогенеза. Продукция флоэмных

клеток камбием начинается в стволах сосен в начале мая, лиственницы в середине мая и ели в конце мая и продолжается в сосне до начала сентября, а в лиственнице и ели до конца августа. Несмотря на разницу в уровне активности камбия в отдельные периоды сезона начало образования клеток ксилемы у всех видов и завершение работы камбия по их продукции отмечались в одно время сезона – с конца мая до конца августа. Накопление биомассы структурных компонентов в стенках трахеид в ходе их дифференциации проходило в стволах сосны, лиственницы и ели с разной сезонной динамикой и разным уровнем интенсивности. Накопление биомассы в стенках клеток ксилемы лиственницы в периоды максимальной активности всегда превышало эти показатели у сосны и особенно ели. Различия в ксилогенезе сосны обыкновенной, лиственницы сибирской и ели сибирской являются следствием индивидуальных особенностей реакции вида и пластичности перестройки метаболических систем в ответ на изменения внешних факторов.

За период 2017-2019 гг получены новые данные по естественному восстановлению микробоценозов почв после пожара 2015 г в искусственных посадках лиственницы, сосны и вяза около оз. Шира, а также в посадках географических культур *Pinus* sp. в Ширинской степи (в аридных условиях). Адекватными универсальными микробиологическими индикаторами для диагностики и мониторинга состояния почв вышеуказанных фитоценозов являлись: общая численность микроорганизмов (ОЧМ), соотношение эколого-трофических групп микроорганизмов (ЭТГМ), интегральные показатели почвенного дыхания – содержание $S_{\text{мик}}$ (микробная биомасса, МБ), интенсивность базального (микробного) дыхания (БД), коэффициент удельного микробного дыхания ($q\text{CO}_2$), ферментативная активность почвы. Специфическими индикаторами являются состав ризосферных микроорганизмов, характерный для разных видов хвойных. Для оценки антропогенного загрязнения/нарушения индикатором на устойчивость древостоев является инокуляция стволов хвойных экстрактивными веществами из мицелия офиостомового гриба *Ceratocystis laricicola*, с помощью зоны некроза которого можно определять физиологическое состояние деревьев на те или иные воздействия.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

- 1 Wilson B.F., Wodzicki T.J., Zahner R. Differentiation of cambial derivatives: proposed terminology // *Forest Science*. – 1966. – N 12. – P. 438–440.
- 2 Skene D.S. The Period of Time Taken by Cambial Derivatives to Grow and Differentiate into Tracheids in *Pinus radiata* // *Annals of Botany*. – 1969. – N 33. – P. 253–262.
- 3 Wodzicki T.J. Mechanism of xylem differentiation in *Pinus silvestris* L. // *Journal of Experimental Botany*. – 1971. – N 22. – P. 670–687.
- 4 Antonova G.F., Stasova V.V. Effects of Environmental Factors on Wood Formation in Scots Pine Stems // *Trees. Structure and Function*. – 1993. – № 7. – P. 214–219.
- 5 Antonova G.F., Stasova V.V. Effects of environmental factors on wood formation in Scots pine stems / G.F. Antonova. G.F. Effects of environmental factors on wood formation in larch (*Larix sibirica* Ldb.) stems // *Trees. Structure and Function*, – 1997. - № 11, - P. 462–468.
- 6 Antonova G., Stasova V. Seasonal distribution of processes responsible for radial diameters and wall thickness of scots pine tracheids // *Сибирский лесной журнал*, – 2015. – №2. – С. 33–40.
- 7 Oribe Y., Kubo T. Effect of heat on cambial reactivation during winter dormancy in evergreen and deciduous conifers // *Tree Physiol*. – 1997. – Vol.17, Issue 2. – P. 81–87. <https://doi.org/10.1093/treephys/17.2.81>
- 8 Oribe Y., Funada R., Shibagaki M., Kubo T. Cambial reactivation in locally heated stems of the evergreen conifer *Abies sachalinensis* (Schmidt) Masters // *Planta*. – 2001. – Vol. 212, Issue 5. – P. 684–691. <https://doi.org/10.1007/s004250000430>
- 9 Gričar J., Zupančič M., Čufar K., Oven P. Regular cambial activity and xylem and phloem formation in locally heated and cooled stem portions of Norway spruce // *Wood Sci Technol*. – 2007. – Vol. 41, Issue 6. – P. 463–475. <https://doi.org/10.1007/s00226-006-0109-2>.

- 10 Begum S., Nakaba S., Oribe Y., Kubo T., Funada R. Cambial sensitivity to rising temperatures by natural condition and artificial heating from late winter to early spring in the evergreen conifer *Cryptomeria japonica* // *Trees*. – 2010. – Vol.24. – P. 43–52.
- 11 Rossi S., Deslauriers A., Cričar J., Seo J.-W., Rathgeber C.B.K., Anfodillo T., Morin H., Levanic T., Oven P., Jalkanen R. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates // *Global Ecology and Biogeography (Global Ecol. Biogeogr.)*. – 2008. – N 17. – P. 696–707. doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00417.x
- 12 Kramer P. The role of water in wood formation // *In The Formation of Wood in Forest Trees - Academic Press, New York*. – ed. MH Zimmermann. – 1964. – P. 519–532.
- 13 Von Wilpert K. Intraannual variation of radial tracheid diameters as monitor of site specific water stress. // *Dendrochronologia*. – 1991. – N 9. – P. 95–113.
- 14 Cosgrove D.J. Relaxation in a high-stress environment: the molecular bases of extensible cell walls and cell enlargement // *Plant Cell*. – 1997. – N 9. – P. 1031–1041.
- 15 Nonami H., Boyer J.S. Primary events regulating stem growth at low water potentials // *Plant Physiol*. – 1990a. – N 93. – P. 1601–1609.
- 16 Nonami H., Boyer J.S. Wall extensibility and cell hydraulic conductivity decrease in enlarging stem tissues at low water potentials // *Plant Physiol*. – 1990b. – N 93. – P. 1610–1619.
- 17 Cabon A., Fernández-de-Uña L., Gea-Izquierdo G., Woodruff F.C., Meinzer D.R., Martínez-Vilalta J., De Cáceres M. Water potential control of turgor-driven tracheid enlargement in Scots pine at its xeric distribution edge / *New Phytologist* – 2019. – P. 16146. <https://doi.org/10.1111/nph.16146>
- 18 Abe H., Nakai T., Utsumi Y., Kagawa A. Temporal water deficit and wood formation in *Cryptomeria japonica* // *Tree Physiol*. – 2003. – Vol. 23. – P. 859–863.
- 19 Rossi S., Simard S., Rathgeber C.B.K., Deslauriers A., De Zan C. Effects of a 20-day-long dry period on cambial and apical meristem growth in *Abies balsamea* seedlings // *Trees. Structure and Function*. – 2009. – N 23. – P. 85–93.
- 20 Gruber A., Strobl S., Veit B., Oberhuber W. Impact of drought on the temporal dynamics of wood formation in *Pinus sylvestris* // *Tree Physiol*. – 2010. – N 30, – P. 490–501.
- 21 Lebourgeois F., Rathgeber C.B.K., Ulrich E. Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*) // *Journal of Vegetation Science*. – 2009. – N 21. – P. 364–376. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2009.01148.x

- 22 Swidrak I., Gruber A., Oberhuber W. Xylem and phloem phenology in co-occurring conifers exposed to drought // *Trees*. – 2014. – Vol. 28, Issue 4. – P. 1161–1171. DOI:10.1007/s00468-014-1026-x
- 23 Cuny H.E., Rathgeber C.B.K. Xylogenesis: Coniferous Trees of Temperate Forests Are Listening to the Climate Tale during the Growing Season But Only Remember the Last Word. // *Plant Physiology*. – 2016. – Vol. 171. – P. 306–317.
- 24 Антонова Г.Ф., Перевозникова В.Д., Стасова В.В. Влияние условий произрастания на структуру годичного слоя древесины и продуктивность сосны обыкновенной // *Лесоведение*. – 1999. – № 6. – С. 45–53.
- 25 Антонова Г.Ф., Стасова В.В. Формирование годичного слоя древесины стволов сосны обыкновенной и лиственницы сибирской // *Лесоведение*. – 1992 – №5. – С. 19–27.
- 26 Звягинцев Д.Г. Некоторые концепции строения и функционирования комплекса почвенных микроорганизмов // *Вестн. МГУ. Сер. Почвоведение*. – 1978. – № 4. – С. 48–56.
- 27 Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости / Н.Д. Ананьева. – М.: Наука, 2003. – 222 с.
- 28 Микробиологическая диагностика лесорастительного состояния почв Средней Сибири / Н.Д. Сорокин. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2009. – 219 с.
- 29 Mahmood A. Number of initial cell division as measure of activity in yearly cambial growth pattern in *Pinus* // *Pakistan J.Forest*. – 1971. – Vol. 21, Issue 1. – P. 27–42.
- 30 Suvorova G., Korzukhin M., Ivanova M. Influence of Environmental Factors on Photosynthesis of Three Coniferous Species // *Annual Research & Review in Biology*. – 2017. – Vol. 12, Issue 3. – P. 1–14.
- 31 Метаболизм хвойных и формирование древесины / Н.Е. Судачкова. – Новосибирск: Сиб. отделение «Наука», – 1977. – 230 с.
- 32 Антонова Г.Ф., Стасова В.В. Сезонное развитие флоэмы в стволах сосны обыкновенной // *Онтогенез*. – 2006. – № 5. – С. 1–16.
- 33 Антонова Г.Ф., Стасова В.В. Сезонное развитие флоэмы в стволах лиственницы сибирской // *Онтогенез*. – 2008. – № 39. – С. 3–14.
- 34 Murmanis L., Sachs I.B. Seasonal development of secondary xylem in *Pinus strobes* L. // *Wood Sci. Technol*. – 1969. – Vol. 3, Issue 3. – P. 177–193.
- 35 Мелехов И.С. Значение типов лесов и лесорастительных условий в изучении строения древесины и ее физико-механических свойств // *Труды института леса АН СССР*. – 1949. – Т. IV. – С. 11–20.

- 36 Технические свойства древесины в связи с типами леса / В.Е. Вихров, А.К. Лобасенок. – Минск: Изд-во мин-ва высш., ср.- спец. и проф. образ.-я БССР, 1963. – 72 с.
- 37 Качество древесины сосны в культурах / В.И. Мелехов, Н.А. Бабич, С.А. Корчагов. – Архангельск: Изд-во АГТУ, 2003. – 110 с. – URL: <https://docplayer.ru/71664227-Melehov-v-i-babich-n-a-korchagov-s-a-kachestvennyye-harakteristiki-drevesiny-sosny-v-kulturah.html>
- 38 Бузыкин А.И., Пшеничникова Л.С. Влияние густоты экспериментальных посадок на радиальный прирост сосны обыкновенной // Хвойные бореальной зоны. – 2011. – Т. 29. – № 3–4. – С. 188–192.
- 39 Развитие древостоев. Модели, законы, гипотезы / М.В. Рогозин, Г.С. Разин. – Raleigh, NC, USA: Lulu Press, 2015. – 196 p.
- 40 Залесова Е.С., Данчева А.В., Крюк В.И., Луганский Н.А., Нестерова Е.Н., Толкач О.В. Влияние рубок ухода на качество выращиваемой древесины // Деревообработка: технологии, оборудование, менеджмент XXI века: труды XII Международного евразийского симпозиума 19–22 сентября 2017 г. / ред. В. Г. Новоселова. – Минобрнауки России, УГЛТУ, Уральский лесной технопарк. – Екатеринбург, 2017. – С. 94–98. – URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/6851>
- 41 Кищенко И.Т., Вантенкова И.В. Сезонное формирование трахеид ствола ели европейской в разных типах леса северной Карелии // Лесоведение. – 2017. – № 1. – С. 53–59.
- 42 Луганский Н.А., Макаренко Г.П. Влияние рубок ухода в сосновых молодняках подзоны южной тайги Урала на изменение среды и рост древостоев // Леса Урала и хозяйство в них: сб. науч. тр. – Свердловск, 1977. – Вып. 10. – С. 46–77. – URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/4386>
- 43 Ильинцев А.С., Третьяков С.В., Ершов Р.А., Федотов И.В. Качество древесины сосны в насаждениях, пройденных рубками ухода (прореживание) в северо-таежном лесотаксационном районе // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. – 2015. – Вып. 213. – С. 40–48.
- 44 Демаков Ю.П., Демитрова И.П., Нуреева Т.В., Симатова Т.Ю. Влияние начальной густоты и интенсивности изреживания древостоя в культурах сосны на прирост и плотность древесины // Вестник ПГТУ. – 2019. – № 2 (42). – С. 26–40.
- 45 Лесной план Красноярского края на период 2019-2028 гг. [Электронный ресурс]. – URL: <http://www.mlx.krskstate.ru/lesplan>
- 46 Лесной план Республики Хакасия на период 2019-2028 гг. [Электронный ресурс]. – URL: <http://www.minprom19.ru/dokumenty/lesnoy-plan-respubliki-khakasiya>

- 47 Лесной план Иркутской области на период 2019-2028 гг. [Электронный ресурс]. – URL: <https://irkobl.ru/sites/alh/documents/lesplan>
- 48 Погода и климат Погода в Красноярске. Температура воздуха и осадки. [Электронный ресурс]. – URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=29570>
- 49 Забуга В.Ф., Забуга Г.А. Влияние факторов внешней среды на рост ствола сосны обыкновенной в лесостепном Предбайкалье // Хвойные бореальной зоны. – 2006. – Т. 23. – № 3. – С. 86–95.
- 50 Судачкова Н.Е., Романова Л.И., Милютин И.Л. Действие засухи на формирование древесины и антиоксидантную защиту камбиальной зоны сосны обыкновенной // Сибирский лесной журнал. – 2015. – № 5. – С. 54–63.
- 51 Астраханцева Н.В., Черкашин В.П., Стасова В.В., Антонова Г.Ф. Строение и развитие вторичной ксилемы и луба в стволах деревьев *Pinus sylvestris* (Pinaceae) разного темпа роста // Ботанический журнал. – 2010. – Т. 95. – № 2. – С. 190–202.
- 52 Астраханцева Н.В. Влияние дефолиации на развитие годичного слоя ксилемы и флоэмы у сосны обыкновенной // Строение, свойства и качества древесины – 2014. Тезисы докладов V Международного симпозиума РКСД. – М.: ФГБОУ ВПО МГУЛ, 2014. – С. 8–9.
- 53 Рост клеток хвойных / Г.Ф. Антонова. – Новосибирск: Наука РАН, 1999. – 232с.
- 54 Луганский Н.А. Морфолого-анатомическое строение хвои деревьев сосны в молодняках // Леса Урала и хозяйство в них / Урал. лесная опытная станция. – Свердловск, 1972. – Вып. 7. – С. 88–94. – URL: <http://elar.usfeu.ru/handle/123456789/4790>
- 55 Lichtenthaler H.K., Buschmann C. Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy / In: Current Protocols in Food Analytical Chemistry. – F4.3.1–F4.3.8. – N.Y.: John Wiley&Sons, 2001.
- 56 Körner Ch. Chapter 12. Plant–Environment Interactions / Bresinsky et al. Strasburger’s Plant Sciences. – Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2013. – P. 1065–1166. – DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-642-15518-5_12
- 57 Румянцев Д.Е., Епишков А.А. Биологические основы изменчивости годичных колец // Фундаментальные исследования. – 2015. – № 2. – С. 481–486.
- 58 Судачкова Н.Е., Милютин И.Л., Романова Л.И., Астраханцева Н.В. Действие дефолиации на рост и метаболизм сосны обыкновенной // Сибирский экологический журнал. – 2015. – Т. 22, № 1. – С. 28–35.

- 59 Галибина Н.А., Целищева Ю.Л., Андреев В.П., Софронова И.Н., Никерова М. Активность пероксидазы в органах и тканях деревьев березы повислой // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. – 2013. – № 4 (133). – С. 7–13.
- 60 Практикум по микробиологии / Под ред. А. И. Нетрусова. М.: Academia. – 2005. – 603 с.
- 61 Методы почвенной микробиологии и биохимии / под ред. Д.Г. Звягинцева. – М.: МГУ, 1991. – 303 с.
- 62 Anderson J.P.E., Domsch K.H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biol. Biochem. – 1978. – Vol. 10, N 3. – P. 314–322.
- 63 Сорокин Н.Д., Молоков В.А. Повышение приживаемости культур лиственницы в степных районах Хакасии // Лес. хоз-во. – 1985. – № 5. – С. 55–57.
- 64 Сорокин Н.Д., Молоков В.А., Москалев А.К. О повышении приживаемости культур лиственницы в степных районах Хакасии // Лес. хоз-во. – 1998. – № 6. – С. 38–40.
- 65 Классификация и диагностика почв России / Ред. Л.Л. Шишов, В.Д. Тонконогов, И.И. Лебедева, М.И. Герасимова. – Смоленск: Ойкумена. – 2004. – 342 с.
- 66 Рощина В.В., Рощина В.Д. Выделительная функция высших растений // LAP Lambert Academic Publishing. – 2012. – 476 с.
- 67 Eschrich W. Bidirectional Transport. Transport in Plants I (Encyclopedia of Plant Physiology) / Eds. Zimmermann M.H., Milburn J.A. Springer-Verlag. Berlin Heidelberg New York. – 2018. – Vol. 3. – P. 245–255

ПРИЛОЖЕНИЕ А.
ПЕРЕЧЕНЬ СТАТЕЙ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМАТИКЕ ПРОЕКТА В 2019 г

Книги

Лаборатория физико-химической биологии древесных растений / С.Р. Лоскутов, Н.Е. Судаchkова, Г.Н. Черняева. – В кн.: Форпост лесной науки. К 75-летию Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. Новосибирск, 2019. С. 137–146. Патенты

1 Патент на изобретение № 2678683. Способ извлечения биологических активных соединений из коры хвойных древесных пород / Регистрация в Государственном реестре изобретений 30 января 2019 г. Авторы: Лоскутов С.Р., Семенович А.В., Пермякова Г.В.

2 Патент на изобретение № 2681572. Опилочно-почвенный субстрат для оптимизации плодородия почв / Регистрация в Государственном реестре изобретений 11 марта 2019 г. Авторы: Антонов Г.И., Пашенова Н.В., Гродницкая И.Д.

Статьи в журналах

1 Tyutkova E.A., Loskutov S.R., N.P. Shestakov. FTIR spectroscopy of early and latewood of *Larix gmelinii* growing along the polar treeline: the correlation between absorption bands and climatic factors // Wood Material Science & Engineering, DOI: 10.1080/17480272.2018.1562495. ISSN: 1748-0272 (Print) 1748-0280 (Online). – URL: <http://www.tandfonline.com/loi/swoo20>.

2 Antonova G. F., Varaksina T. N., Zheleznichenko T. V., Bazhenov A. V. Changes in lignin structure during earlywood and latewood formation in *Scots pine* stems // Wood Science and Technology. – 2019. – 53. – P. 927–952. . (WOS, Scopus). – URL: <https://doi.org/10.1007/s00226-019-01108-w>

3 Маергойз Л.С. Способы аналитического продолжения многозначных функций одной переменной. Приложение к решению алгебраических уравнений // Труды Института математики и механики УрО РАН, 2019, № 1.Т 25. С 120-135. <https://elibrary.ru/item.asp?id=37051098> (РИНЦ, WoS)

4 Belokopytova LV, Babushkina EA, Zhirnova DF, Panyushkina IP, Vaganov EA. Pine and larch tracheids capture seasonal variations of climatic signal at moisture-limited sites. *Trees*, 2019, 33(1): 227-242. doi.org/10.1007/s00468-018-1772-2.

5 Tychkov II, Sviderskaya IV, Babushkina EA, Popkova MI, Vaganov EA, Shishov VV. How can the parameterization of a process-based model help us understand real tree-ring growth? *Trees*, 2019, 33(2): 345-357. doi.org/10.1007/s00468-018-1780-2.

6 Vladimir N. Sedykh, Vyacheslav V. Tarakanov and Mikhail Yu. Telyatnikov The influence of willow plantations and soil composition on the process of natural vegetation settlement at oil drilling sites in Western Siberia // *BIO Web of Conferences* 16, 00030 (2019) <https://doi.org/10.1051/bioconf/20191600030>

7 Proshkin B., Klimov A.V Using petiole anatomy to identify hybrids between and species of *Populus* sections *Aigeiros* and *Tacamahaca* // *Turczaninowia*. Том 22 № 3. 2019. С 80-90 <http://turczaninowia.asu.ru/issue/view/395>. 10.14258/turczaninowia.22.3.3

8 Тихонова Н.А. Внутри- и межпопуляционная изменчивость продолжительности жизни листьев у *Rhododendron Ledebourii* Pojark. и *Rh. dauricum* L. (*Ericaceae* Juss.) и ее экологическая обусловленность // *Экология*. 2019. № 4. С. 255–262. DOI: 10.1134/S0367059719040152 Intra- and Interpopulation Variation of Leaf Life Span in *Rhododendron ledebourii* Pojark. and *Rh. dauricum* L. (*Ericaceae* Juss.) and Its Environmental Determination. Tikhonova N.A. // *Russian journal of ecology*. 2019. 50: 4. P. 323-330. <https://elibrary.ru/item.asp?id=38255342>
http://apps.webofknowledge.com/full_record.do?product=WOS&search_mode=GeneralSearch&qid=3&SID=C3UEbgMFmWkTdyDfJVc&page=1&doc=1 (WoS).

9 Ivanova Yu. The Use of Satellite Information (MODIS/Aqua) for Phenological and Classification Analysis of Plant Communities / Yu. Ivanova, A Kovalev, V. Soukhovolsky, O. Yakubailik // *Forests*. 2019, v. 10 (7), p. 561 -578. DOI: 10.3390/f10070561

10 Ponomarev E.I., Ponomareva T.V., Masyagina O.V., Shvetsov E.G., Ponomarev O.I., Krasnoshchekov K.V., Dergunov A.V. Post-fire effect modeling for the permafrost zone in Central Siberia on the basis of remote sensing data // *Proceedings* (2019) 18(1): doi: 10.3390/ECRS-3-06202, <https://doi.org/10.3390/ECRS-3-06202> (Scopus)

11 Sorokin A., Podoprigora V, Ponomarev E. Forest dielectric characteristics for navigation satellites signals in L 1 range // *E3S Web of Conferences, Regional Problems of Earth Remote Sensing (RPERS 2018)* (2019) 75: Article Number 01011; doi: 10.1051/e3sconf/20197501011 (Scopus, WoS)

12 Пономарев Е.И., Литвинцев К.Ю., Швецов Е.Г. и др. Аппроксимация высокотемпературной зоны пожара на основе данных TERRA/MODIS в задаче субпиксельного анализа // *Геофизические процессы и биосфера* (2019) 18(2): 97-105 [E.I. Ponomarev, K.Yu. Litvintsev, E.G. Shvetsov et al. Approximation of a high-temperature fire

zone in the sub-pixel processing of TERRA/MODIS data // *Geofizicheskie protsessy i biosfera* (2019) 18(2): 97-105; doi: 10.21455/GPB2019.2-8 (Scopus)

13 Лоскутов С.Р., Анискина А.А., Шапченкова О.А., Тютюкова Е.А. Связанная вода в древесине лесообразующих пород Сибири: термический анализ и сорбция // *Сибирский лесной журнал*. – 2019. – № 3. – С. 26–32.

14 Сенашова В.А., Пермьякова Г.В., Гродницкая, И.Д., Пашенова Н.В., Лоскутов С.Р. Изучение антимикробных свойств экстрактивных веществ хвойных // *Сибирский лесной журнал*. – 2019. – № 3. – С. 71–77. DOI: 10.15372/SJFS20190309.

15 Козлов В.А., Шапченкова О.А., Лоскутов С.Р., Пляшечник М.А., Анискина А.А., Пермьякова Г. В., Неронова Я.А. Деструкция древесины сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. после длительной экспозиции в анаэробных условиях // *Сибирский лесной журнал*. – 2019. – № 5. – С. 99–108.

16 Сенашова В.А., Сафронова И.Е., Вилкова Т.Л. Фитопатогенные микромицеты сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на территории Нижнего Приангарья // *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*. – 2019. – Вып. 228. – С. 250–265. DOI: 10.21266/2079-4304.2019.228.250-265

17 Зиязов Д.С. Экономические механизмы борьбы с загрязнением атмосферного воздуха крупных российских городов / Д.С. Зиязов, А.И. Пыжев, Ю.И. Пыжева // *Региональная экономика: теория и практика*. – 2019. № 10. Т. 17, – С. 1991 – 2008. (РИНЦ) <https://www.fin-izdat.com/journal/region/detail.php?ID=75106>

18 Тимошкин В.Б. Заражение птенцов воробьинообразных птиц личинками *Trypocalliphora braueri* (Diptera, Calliphoridae) в приенисейской Сибири // *Паразитология*. 2019. – №2. Т.53. – С. 159-163. DOI: 10.1134/S0031184719020078 (РИНЦ) <https://elibrary.ru/item.asp?id=37528306>

Статьи в материалах конференций

1 Ryazanova T.V., Loskutov S.R., Aniskina A.A. Korotky V.P. Ryzhov V.A. Obtaining essentialoil and energy supplements from wood greens of fir // *International Conference “Scientific research of the SCO countries: synergy and integration”*. July 31, 2019. – Beijing, PRC. Part 2: Participants’ reports in English. P. 181–187.

2 Тютюкова Е.А., Лоскутов С.Р. Термический и спектральный анализ ранней и поздней древесины лиственницы Гмелина, произрастающей на полярной границе леса: корреляция с климатическими факторами // *Лесные экосистемы boreальной зоны: биоразнообразие, биоэкономика, экологические риски*. Материалы Всероссийской

конференции с международным участием Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. – Красноярск, 26–31 августа 2019 г. С.455–457.

3 Семенович А.В., Анискина А.А., Лоскутов С.Р. Ростостимулирующая активность модифицированной коры хвойных пород Сибири // Лесные экосистемы бореальной зоны: биоразнообразие, биоэкономика, экологические риски. Материалы Всероссийской конференции с международным участием Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, 2019 г. – С. 388–390.

4 Семенович А.В., Пермякова Г.В., Лоскутов С.Р. Способ переработки коры хвойных пород Сибири // XI Всероссийская научная конференция с международным участием «Химия и технология растительных веществ». – Сыктывкар, 2019 г. – С. 204.

5 Шапченкова О.А., Краснощеков Ю.Н., Лоскутов С.Р. Постпирогенная трансформация органического вещества в подстилках сосновых лесов Юго-Западного Прибайкалья / Лесные экосистемы бореальной зоны: биоразнообразие, биоэкономика, экологические риски. Материалы Всероссийской конференции с международным участием Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН – Красноярск, 2019 г. – С. 501–503.

6 Рязанова Т.В., Куриленко Н.И., Федорченко И.С., Лоскутов С.Р., Анискина А.А. Получение пихтового масла на малогабаритной установке // Лесной и химический комплексы – проблемы и решения: сборник материалов по итогам Всероссийской научно-практической конференции. – Красноярск, 2019 г. – С. 295–299.

7 Sharchenkova O.A., Loskutov S.R., Aniskina A.A., Srivar S., Pásztor Z. Impact of heat treatment on the thermal characteristics of rubber wood // Международный симпозиум «Лесной комплекс в цифровой экономике», посвященный 100-летию юбилею Мытищинского филиала МГТУ им. Н.Э.Баумана (МЛТИ-МГУЛ). – Москва-Мытищи, 2019 г. – С. 51-52.

8 Гродницкая И.Д., Трусова М.Ю. Особенности микробных сообществ гидроморфных почв тундровой и лесной зон Сибири // Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Лесные экосистемы бореальной зоны: биоразнообразие, биоэкономика, экологические риски. – Красноярск, 2019. – С. 105–107.

9 Кондакова О.Э., Гродницкая И.Д., Ломовский О.И. Микроорганизмы и фитопрепараты как агенты биоремедиации деградированных почв // Материалы Всероссийской конференции с международным участием «Лесные экосистемы бореальной зоны: биоразнообразие, биоэкономика, экологические риски. – Красноярск, 2019. – С. 187–189.

10 Гродницкая И.Д., Антонов Г.И., Кондакова О.Э., Кузнецова Г.В. Формирование микробных сообществ под географическими культурами кедровых сосен в

двух местах тестирования // Материалы VIII Всероссийской научной конференции с международным участием «Лесные почвы и функционирование лесных экосистем». – Москва, 2019. – С. 223–224.

11 Муштукова Н.А., Гродницкая И.Д. Изучение фитопатогенных свойств эндофитных бактерий, выделенных из пораженной бактериальной водянкой древесины *Pinus sibirica* в опытах *in vitro* // Материалы 16–ой конкурс-конференции ФИЦ КНЦ СО РАН для молодых ученых, аспирантов и студентов. – Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, 2019. – С. 21–22.

12 Чигринская А.А., Сенашова В.А., Гродницкая И.Д. Формирование почвенных микробных сообществ под географическими культурами *Pinus* spp. в аридных условиях // Мат-лы 16 –ой конкурс-конференции ФИЦ КНЦ СО РАН для молодых ученых, аспирантов и студентов. – Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН, 2019. – С. 36–37.

13 Кондакова О.Э., Гродницкая И.Д., Антонов Г.И., Ломовский О.И., Гайдашева И.И. Микроорганизмы и механохимические фитопрепараты для биоремедиации деградированных почв // Тезисы докладов III Всероссийской конференции с международным участием "Горячие точки химии твердого тела: от новых идей к новым материалам" (1-5 октября 2019 г.). – Новосибирск: ИПЦ НГУ, 2019. – С. 251.

14 Антонов Г.И., Пашенова Н.В., Кондакова О.Э., Барченков А.П. Использование технологии микокомпостирования древесных отходов лесопереработки для приготовления удобрительных субстратов // Сборник научных трудов по материалам Всероссийской конференции с международным участием: «Лесные экосистемы бореальной зоны: биоразнообразие, биоэкономика, экологические риски». – Красноярск: ИЛ СО РАН, 2019. – С. 17–19.

15 Сенашова В.А., Сафронова И.Е., Анискина А.А. Грибы рода *Lophodermium* Chevall. и их роль в патогенезе хвойных // Сборник научных трудов по материалам Всероссийской конференции с международным участием: «Лесные экосистемы бореальной зоны: биоразнообразие, биоэкономика, экологические риски» (26-31 августа 2019 г.). – Красноярск, 2019. – С. 394–397.

16 Полякова Г.Г., Пашенова Н.В., Сенашова В.А., Подоляк Н.М. Многолетний мониторинг пригородных сосняков Красноярска как индикаторов токсичности промвыбросов // Сборник научных трудов по материалам Всероссийской конференции с международным участием: «Лесные экосистемы бореальной зоны: биоразнообразие, биоэкономика, экологические риски» (26-31 августа 2019 г.). – Красноярск, 2019. – С. 339–341.

ПРИЛОЖЕНИЕ Б.
ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ В СООТВЕТСТВИИ С ПЛАНОМ РАБОТ
ПО ПРОГРАММЕ

ПРИЛОЖЕНИЕ В.
УТВЕРЖДЕННЫЙ ПЛАН РАБОТ В 2019 Г

<p>Номер проекта в ИСГЗ ФАНО VI.52.2.3. ГЗ № 0356-2019-0025</p> <p>Ксилогенез основных лесообразующих пород Сибири: инвариантность и изменчивость метаболизма, физико-химических показателей и анатомического строения древесины в изменяющихся условиях.</p> <p>Регистрационный номер НИОКТР АААА-А17-117101970008-9</p>	<p>Установлено, что камбиальная активность, хвойных регулируется в сезоне видо-специфическими особенностями их метаболизма: при одинаковых экзогенных факторах у исследованных видов наблюдается своя динамика производства клеток флоэмы и ксилемы, накопления биомассы в ходе онтогенеза. Аккумуляция биомассы в стенках клеток ксилемы лиственницы в периоды максимальной активности всегда превышала эти показатели сосны и ели.</p> <p>Установлено что прореживание сосновых молодняков приводит к изменению сроков стадий развития, активности ферментов, общего числа клеток ксилемы и флоэмы в годичном кольце, толщины клеточных стенок трахеид, морфометрических параметров хвои, содержания фотосинтетических пигментов и углеводов в тканях ствола. Регуляция соотношения количества ранних и поздних трахеид в годичном слое согласованно контролируется фотосинтетической активностью кроны и функционированием корневой системы.</p> <p>Получены новые данные по естественному восстановлению микробоценозов почв после пожара 2015 г в искусственных посадках лиственницы, сосны и вяза около оз. Шира, а также в посадках географических культур <i>Pinus</i> sp. в Ширинской степи. Определены «универсальные» и специфические микробиологические индикаторы для диагностики и мониторинга состояния почв исследованных фитоценозов.</p> <p>Для оценки антропогенного загрязнения/нарушения предложен метод определения физиологического состояния деревьев по параметрам некроза на стволе деревьев в результате инокуляции экстрактивных веществ из мицелия офиостомового гриба <i>Ceratocystis laricicola</i>.</p> <p>Лаборатории: физико-химической биологии древесных растений (зав. лаб., д-р хим. наук С.Р. Лоскутов); микробиологии и экологической биотехнологии (зав. лаб., д-р биол. наук И.Д. Гродницкая)</p> <p style="text-align: center;">55</p> <p>Руководитель темы: д-р хим. наук С.Р. Лоскутов</p>
---	---

<p>2019 г - Оценка возможности регуляции соотношения количества ранних и поздних трахеид в годичном слое древесины. Определение закономерности влияния различных стрессовых факторов на формирование хвои.</p> <p>Оценка биогеохимических функций устойчивости микробных комплексов лесных экосистем при антропогенных (техногенных) воздействиях и в стрессовых условиях (после пожаров и в аридных зонах).</p>	<p>2019 г – Будут исследованы возможности регуляции соотношения количества ранних и поздних трахеид в годичном слое древесины.</p> <p>Будут определены основные микробиологические индикаторы (универсальные и специфические) для диагностики и мониторинга состояния антропогенно-нарушенных и естественных фитоценозов.</p> <p>Будут получены новые данные по естественному восстановлению микробоценозов почвы после пожаров и в посадках географических культур в аридных условиях.</p> <p>Д-р хим. наук Лоскутов Сергей Реджинальдович.</p>
--	--