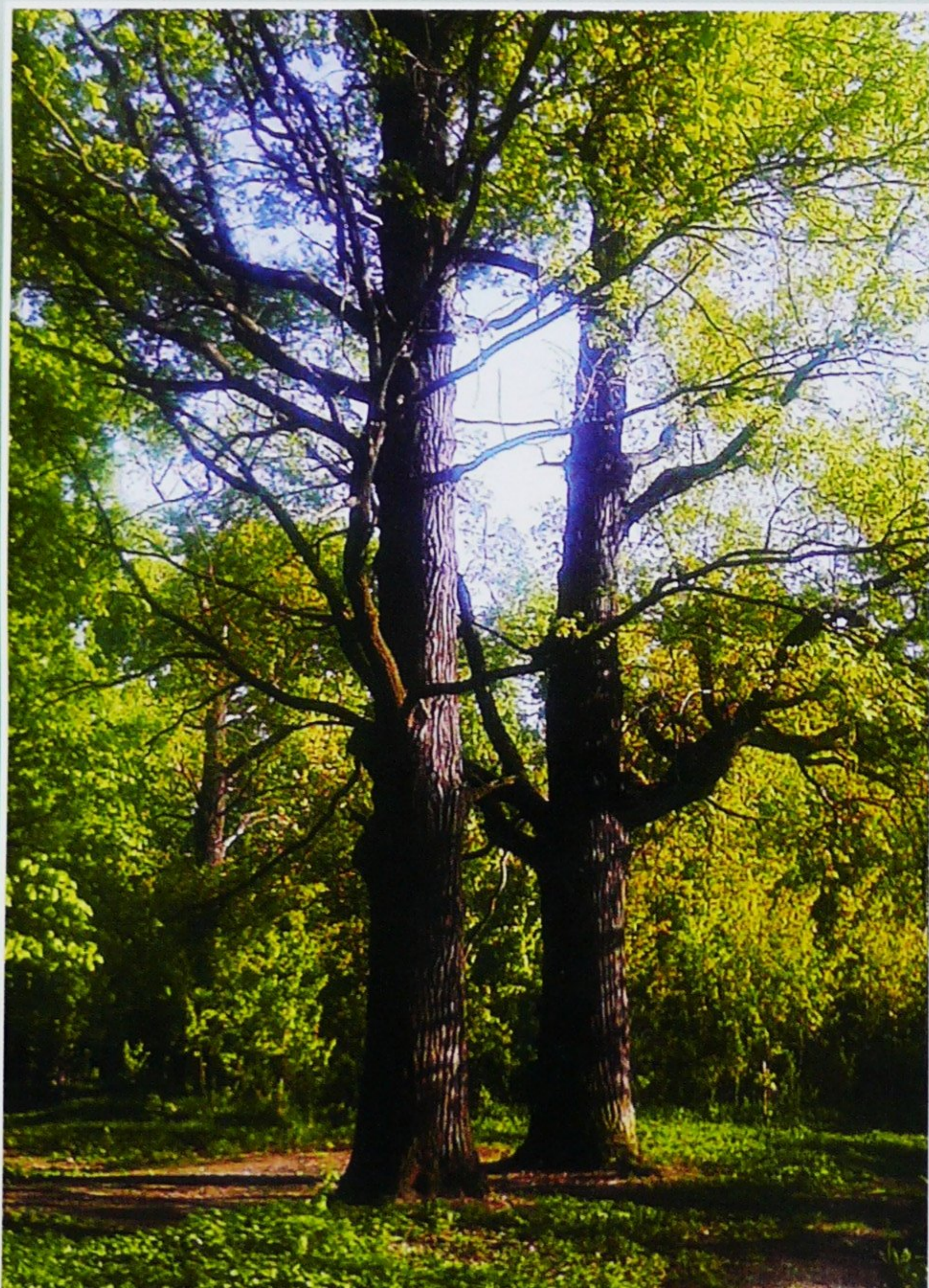




М.Г. Романовский, Ю.А. Гопиус, В.В. Мамаев, Р.В. Щекалев

АВТОТРОФНОЕ ДЫХАНИЕ ЛЕСОСТЕПНЫХ ДУБРАВ



УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
Институт лесоведения РАН
Отделение биологических наук

Романовский М.Г., Гопиус Ю.А., Мамаев В.В., Р.В. Щекалев

АВТОТРОФНОЕ ДЫХАНИЕ
ЛЕСОСТЕПНЫХ ДУБРАВ

Архангельск
2008

УДК 634.0.17+582.632.2
ББК 43.821.1-2

Ответственный редактор
доктор биологических наук В.В. Рубцов

Рецензенты:
доктор биологических наук В.В. Коровин
доктор биологических наук В.Г. Стороженко

А 22:
Ю.А. ГОПИУС, В.В. МАМАЕВ, М.Г. РОМАНОВСКИЙ, Р.В. ЩЕКАЛЕВ

Автотрофное дыхание лесостепных дубрав / Отв. ред. В.В. Рубцов; Ин-т лесоведения – Архангельск: ИПП Правда Севера, 2008. – 92 с. – ISBN 978-5-85879-497-4

В книге анализируется динамика эмиссии углекислого газа с поверхностей стволов, ветвей и скелетных корней дуба черешчатого. Используются литературные данные и оригинальные наблюдения методом камер. Показаны основные источники эмиссии CO_2 и факторы ее динамики. Развивается модель неоднозначной температурной зависимости дыхания. Интенсивность эмиссии описана в связи с диаметром осей древесного скелета. С учетом распределения по диаметру осей скелетных органов древостоя даны оценки их общей поверхности, суммарной эмиссии CO_2 в насаждении и роли автотрофного дыхания в общем CO_2 газообмене.

Для специалистов в области лесоведения, лесной физиологии, углеродного цикла лесных экосистем, аспирантов и студентов.

ISBN 978-5-85879-497-4

© ОАО «ИПП Правда Севера», 2008

Введение.

Работа, которую мы представляем в этой книге, была частью программы эколого-физиологических исследований, организованных А.Г. Молчановым на Строяновском кордоне Теллермановского опытного лесничества Института лесоведения РАН. Работа начиналась в атмосфере надежд и энтузиазма. Но по мере развития и усложнения исследований, по мере осознания отсутствия руководящих идей, после неудачных попыток анализа результатов первых лет, дружный коллектив, в составе которого мы начали описание дыхательного газообмена стволов, распался. Начальное направления работы было утрачено. Остался «ползучий эмпиризм».

Отмечу, что вымученный энтузиазм по поводу высокой значимости параметров углеродного цикла (они действительно чрезвычайно важны) соответствует не познавательной ценности решаемых прикладных задач, а возможностям «выбивания» приличных грантов из отечественных, а лучше - международных финансовых институтов. Обработка наших результатов, не поддержанная грантами, затянулась на многие годы.

И все-таки, закончив эту сложную и долгую работу, никем уже не финансируемую, хочется представить ее не как товар, а как дорогое нам детище. Мы надеемся, что и читатель найдет в этой книге что-то интересное и полезное для своих изысканий.

Авторы признательны А.Г. Молчанову, разрешившему работать с его приборным комплексом и консультировавшему Ю.А. Гопиуса по методике наблюдений и юстировке приборов. В.В. Осипов не только без каких либо условий и ограничений поставлял всем участникам эколого-физиологических исследований данные метеостанции Строяновского кордона, но и сам живо интересовался результатами работы и организационными проблемами. Мы благодарны Н.К. Кондрашовой, проведшей фенологические наблюдения за листораспусканием, осенним пожелтением листвы и началом листопада [35].

Авторы признательны проф. МГУЛеса В.В. Коровину за обсуждение материалов книги, касающихся анатомии древесины дуба, динамики прироста и образования анатомических элементов годичного кольца. Авторы благодарны А.Г.

Ковалеву, И.С. Малкиной, А.Г. Молчанову, Ю.Л. Цельникер за критическое обсуждение результатов и ценные замечания.

Наша работа входила в круг более широких исследований по тематике Лаборатории экологии широколиственных лесов Института лесоведения РАН (ИЛАН), как раздел Программы Отделения общей биологии РАН 1990-1996 гг.. В 1998-2001 гг. мы пользовались поддержкой Программы «Интеграция» (проект 228, направление 5.1), позволившей нам продолжать поездки в Теллермановское опытное лесничество ИЛАН, осмыслить накопленные материалы и завершить описание объектов исследования газообмена.

Глава 1. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.

В рамках программы эколого-физиологических исследований в Теллермановском опытном лесничестве ИЛАН (ТОЛ, Грибановский район Воронежской области) – типичном для южной лесостепи широколиственном лесном массиве [15, 78] мы три года регистрировали стволное дыхание деревьев дуба (газообмен стволов). Материал собран в основном в полево-кленовой дубраве III класса бонитета на Строяновском кордоне опытного лесничества (30 квартал ТОЛ, 51°21` сш 42°00` вд) в 1990-1992 гг. В этой же дубраве в 1991 г. во второй половине вегетации мы измеряли дыхательный газообмен скелетного корня. Выборочно и дополнительно определили интенсивность эмиссии CO₂ поверхностью ствола у дерева дуба из солонцовой дубравы V класса бонитета в 18 квартале ТОЛ (табл. 1.1).

Места наблюдения в полево-кленовой и солонцовой дубравах расположены у подножия и у верхней бровки склона юго-западной экспозиции в долину реки Хопер (рис.1.1). В полево-кленовой дубраве исследовали три дерева поздней формы *Quercus robur* L. var. *tardiflora* Czern. (табл. 1.1, деревья 1-3), растущих на 93-95 м над уровнем моря на 3-5 м выше уровня максимальных весенних разливов реки. В солонцовой дубраве дерево 4 относилось к господствующей там [91] ранораспускающейся форме *Q. robur* L. var. *praecox* Czern..

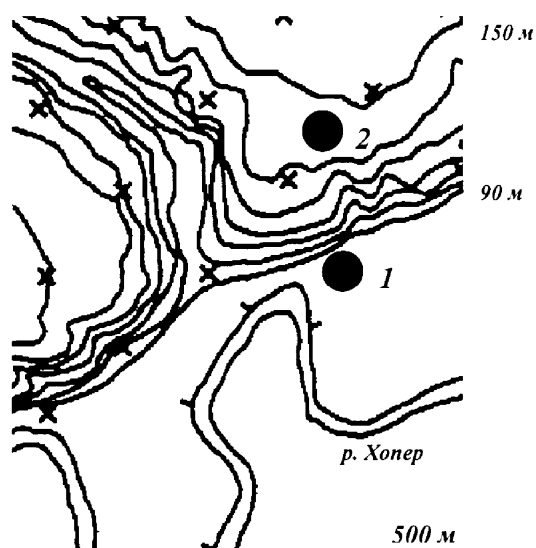


Рис. 1.1. Расположение объектов исследования в Теллермановском опытном лесничестве (ТОЛ). Сечения рельефа через 10 м. Отмечены «х» перекрестки квартальной сети ТОЛ.

● - места исследования:
1- Строяновский кордон ТОЛ, полево-кленовая дубрава, деревья 1-3 (табл. 1.1);
2- надсклоновая полоса долины р. Хопра, солонцовая дубрава, дерево 4 (табл. 1.1).

Благодаря расположению места наших исследований несколько западнее середины часового пояса астрономический полдень наступает в 12¹² солнечного

поясного времени (в ~12 час.). По «декретному» (зимнему) времени – полдень в 13¹², а по летнему времени – в 14¹². Далее все данные о времени суток мы будем приводить в пояском солнечном времени и чтобы перевести их в летнее время надо прибавить 2 часа..

Положение деревьев 1-3 (табл. 1.1) у подножия крутого склона долины р. Хопра определило некоторые особенности их суточного светового режима. Прямой свет в июне-июле попадает в кроны с 4:30 до 15:00 – 15:30 час. (рис.1.2). Восточная часть кроны дерева №3 (табл. 1.1), в которой мы работали, начинает испытывать затенение с 12:30, а к 13:30 полностью уходит в тень.

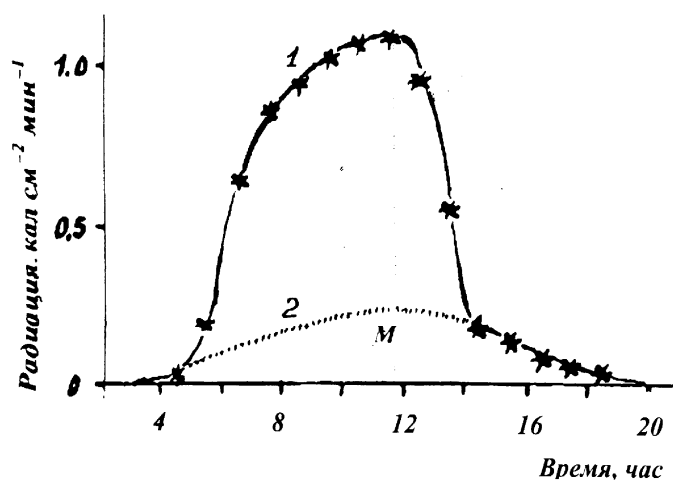


Рис. 1.2. Суточная динамика освещения восточной части кроны в верхней четверти модельного дерева 3 (табл.1.1) по В.В. Иванову [25, 26].

М - астрономический полдень ~12 час. *1* - прямое солнечное освещение; *2* - рассеянный свет.

После 12³⁰ западная половина кроны затеняет калориметр, а после 14³⁰ вся крона попадает в тень от лесов на склоне долины р. Хопра.

Почва гумусоаккумулятивного горизонта, в котором сосредоточена основная масса поглощающих микоризных корней дуба, периодически пересыхает до влажности ниже влажности завядания [19, 25, 26, 75, 81, 82]. В эти периоды для деревьев остаются доступными грунтовые воды (ГВ), которые залегают здесь на глубине ~10 м. При вскрытии водоносного песчаного горизонта ГВ поднимаются на 3 м. Деревья дуба, корни которых осваивают капиллярную кайму ГВ, в течение всего лета, даже в самые засушливые периоды, получают дополнительное водное питание [71, 91]. Объем потребления ГВ ограничен величиной их восходящей фильтрации через тяжелые суглинки днепровской морены. По А.Г. Гае-лю и Л.Ф. Смирновой [11] тяжелые суглинки увлажняются на 1÷10 см сут⁻¹. В наших условиях вода в скважинах, при ее исчерпании в водоносном горизонте, проседает со скоростью ~1 см сут⁻¹, что соответствует расходу ~1 мм сут⁻¹. Примерно этой величиной ограничены в полево-кленовой дубраве возможности потребления дубом ГВ.

Интенсивность дыхания стволов определяли с помощью камер открытого типа [86], укрепленных на коре (рис. 1.3). В полево-кленовой дубраве концентрации CO_2 в камерах измеряли круглосуточно инфракрасным газоанализатором сравнения. Воздух через камеры прокачивали непрерывно. В солонцовой дубраве газообмен оценили выборочно в августе 1992 г. по разовым отборам проб воздуха из камеры, установленной на стволе на высоте 1.3 м (табл.1.1, дерево 4).

Тарировку газоанализатора ГИП-10 производили по методике А.Г. Молчанова [60].

Содержание CO_2 в пробах воздуха измеряли 2-канальной газо-метрической установкой на основе инфракрасного газоанализатора ГИП-10 в области концентраций 0 - 0.05% CO_2 по объему. Более детальные описания методики регистрации суточной динамики концентраций CO_2 читатель найдет в [86]. Пробы газа отбирали из прямоугольных камер, закреплявшихся на корке ствола на слегка выровненной («подрумяненной») площадке. От внешнего воздуха полость камеры изолировала пластилиновая прокладка. Площадь основания камеры 0.5 дм², высота - 2.5 см (рис. 1.3).

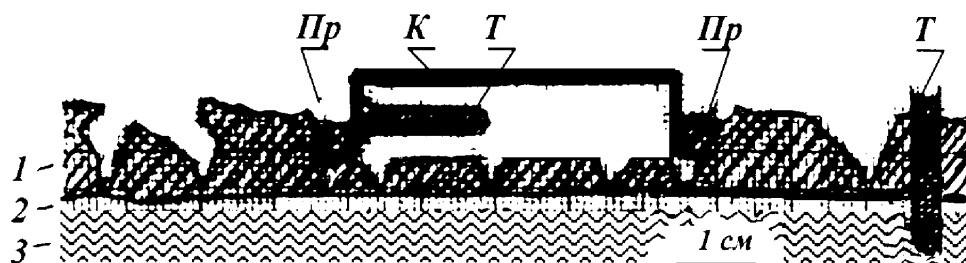


Рис. 1.3. Установка на стволе дуба камеры для отбора проб газа (поперечный горизонтальный разрез): *К* – камера; *Пр* – изолирующая прокладка; *Т* – термометры: *Т1* – для измерения температуры в камере; *Т2* – температуры ствола.

Элементы макроструктуры ствола: *1* – кора; *2* – луб; *3* – древесина.

В верхней и нижней стенках камеры были отверстия для подачи и отбора воздуха. Скорость прокачки воздуха поддерживалась $\sim 180\text{-}240$ л·час⁻¹. При этом скорость воздушных потоков внутри камеры соответствовала слабому ветру 10-20 см с⁻¹ [72]. Камеры устанавливали с северной стороны ствола на высоте 0.2; 1.3; 7.0 м (рис. 1.4).

Воздух в камеры поступал из ресивера емкостью ~20 л, защищенного от прямого солнечного освещения, покрашенного в белый цвет и закрепленного с теневой стороны ствола на высоте 7,5 м. Эмиссию CO_2 (дыхание) измеряли в течение суток непрерывно.

При регистрации эмиссии CO_2 в режиме сравнения важно, чтобы «контрольный» воздух точно соответствовал поступающему в камеру. В нашем случае кроме контрольного воздуха, подававшегося из ресивера, в камеру мог подсасываться внешний приземный воздух, определяя некоторый избыток CO_2 в газе, отбиравшемся из камеры. Мы исключали этот фактор, периодически контролируя герметичность изоляции газовой камеры от приземного воздуха. Систематическая погрешность, связанная с обогащением воздуха CO_2 , по нашим оценкам не могла превышать 1% полученных величин.

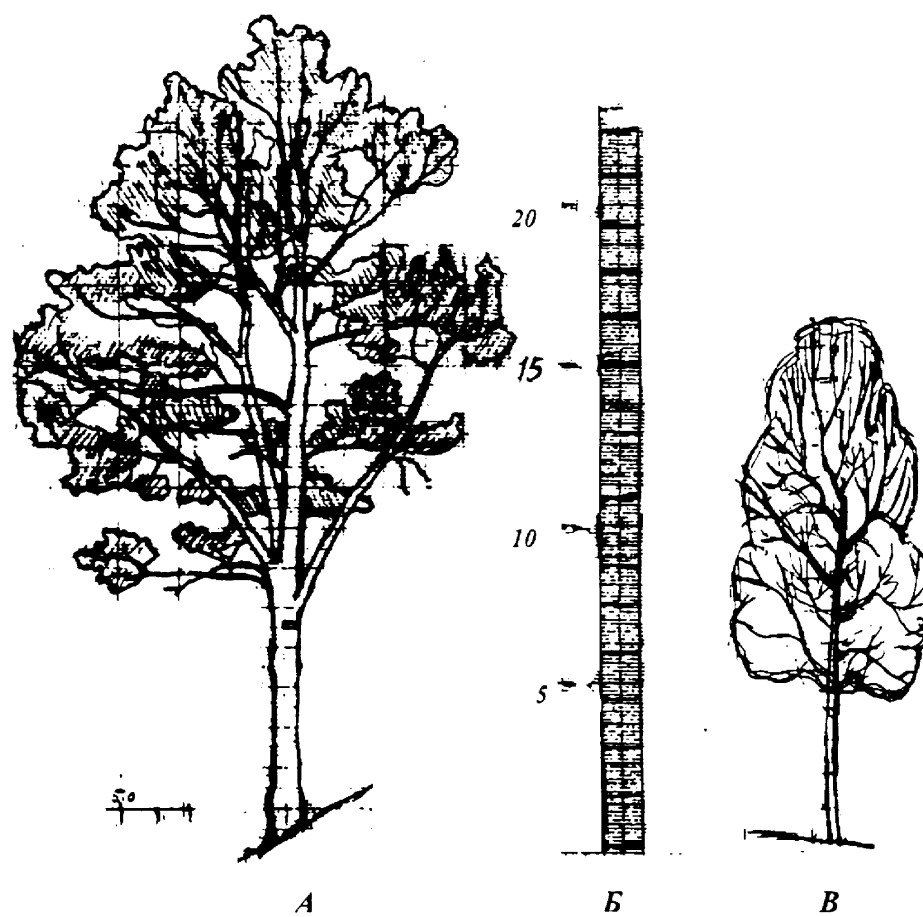


Рис. 1.4. Модельные деревья дуба черешчатого (табл.1, деревья 3(A) и 1(B)) и градиентная вышка (B), расположенная вершиной в кроне дерева 3. Профили С-Ю.

Отметим, что само расположение деревьев 1-3 на склоне с уклонами 30-40° определяет сток приземного воздуха, обогащенного CO₂, в долину р. Хопра, его обмен и проветривание. Модельные деревья растут на опушке леса и при большинстве направлений ветра приземные слои воздуха достаточно активно перемешиваются и замещаются воздушными массами, поступающими из поймы р. Хопра.

Наиболее полные сезонные измерения газообмена получены в 1992 г. на дереве 3 (табл.1.1; рис. 1.4).

В солонцовой дубраве пробы воздуха, контрольную и пропущенную через экспозиционную газовую камеру, для разовых замеров эмиссии CO₂ отбирали в полихлорвиниловые надувные ёмкости. Затем, в помещении стационарной лаборатории в сравниваемых пробах определяли концентрации CO₂ с помощью газоанализатора ГИП-10

Таблица 1.1. Характеристика модельных деревьев, на которых измеряли эмиссию CO₂ с поверхности ствола и скелетного корня в 1990-1992 гг..

Параметры	Модельные деревья			
	1	2	3	4
Возраст, лет в 1990 г.	50	250	250	75
Диаметр на 1.3 м, см	25	57	75	15
Диаметр без коры	23	51	69	12
Периметр на 1.3 м, см	78	179	235	47
Высота, м	15.8	22.2	25.5	15
Высота установки камер, м	1.3	1.3	7.0	1.3
		0.2	1.3	
		- 0.1*	0.1	

Примечание. Деревья 1-3 относятся к позднезрелой форме, дерево 4 - к ранозрелой форме дуба.

* Камера установлена на расстоянии 0.65-0.7 м от ствола дерева 2 на глубине 10-25 см на скелетном корне, сечением 10х13 см.

Для регистрации дыхания скелетного корня его участок эллиптического сечения высотой 13 см и шириной 10 см, продолжавший прикомлеву лапу, был раскопан в 50-65 см от ствола, очищен от земли и заключен в полиэтиленовую камеру. Камеру затенили. Увеличение концентрации CO₂ в воздухе, просасывавшемся через камеру со скоростью 60 л час⁻¹, определяли по абсолютной схеме с помощью инфракрасного газоанализатора ГИП-5 с середины августа по конец сентября. Одновременно в непосредственной близости от скелетного корня на глубинах 5 см и 20 см измеряли температуру почвы.

В окончательном виде динамику дыхания представляли как текущую или среднепериодическую интенсивность эмиссии $C(CO_2)$ единичной поверхностью осевого органа дерева: ствола, ветви, скелетного корня.

Одновременно с дыханием самописцы непрерывно регистрировали температуру наружного воздуха, температуру воздуха в экспозиционных камерах и температуру ствола в зоне луба. Температуру ствола измеряли у границы камбиальной зоны и заболони (рис. 1.3; датчик T_2). Датчиками температуры ствола служили медные сопротивления [60, 86]. Осенью рядом с каждой камерой в коре высверливали отверстие диаметром 2-2.5 мм доходившее до древесины. Термодатчик вставлялся в отверстие и на следующий год весной вращался в древесину последнего годичного слоя.

В непосредственной близости в 10-20 м от модельных деревьев 1-3 ежемесячно термовесовым методом определяли влажность почвы.

С помощью камеры давления, смонтированной А.Г. Молчановым, периодически определяли водный потенциал листьев дерева. Для этого в камеру с помещенной в неё листовой пластинкой подавался под возрастающим давлением азот до появления капли на срезе черешка листа, выведенного наружу и просматриваемого под бинокулярной лупой. Фиксировали показания манометра, соответствующие моменту появления влаги. Измерения выполняли в трех повторностях, на трех листьях.

Фенологические наблюдения за листвопадением, осенним пожелтением листвы и началом листопада вела Н.К. Кондрашова отдельно для ранней (рано распускающейся) и поздней (поздно распускающейся) форм дуба по методике ВАСХНИЛ [2].

Сезонную динамику формирования древесины в приросте годичного кольца наблюдали на ежедекадных высечках у трех ближайших деревьев дуба соответствующего состояния, категории роста, возраста и фенологической формы. Чтобы не перегружать высечками отдельные деревья их при взятии образцов последовательно чередовали.

В полевокленовой дубраве А.Г. Молчановым и В.В. Чумичевым для работы в кроне дерева №3 (табл. 1.1) ранее была установлена металлическая вышка высотой 23 м [91]. С ее помощью А.Г. Молчанов описал динамику интенсивности фотосинтеза у отдельных листьев и побегов, и оценил суточную *BPP* продук-

тивность дерева. На этой же вышке В.В. Иванов исследовал световой режим и суточную динамику водного потенциала листьев дуба [25]. Эти данные [72; 91] мы используем при анализе динамики стволового дыхания в связи с колебаниями *BPP*.

Особый раздел наших исследований составил поиск связей параметров дыхательного газообмена осей древесного скелета и макроанатомических структур. Показатели макроструктуры древесины были определены на поперечных спилах пней, стволов и ветвей на свежих вырубках в ТОЛ ИЛАН и Грибановском лесничестве Теллермановского лесхоза (Грибановский район Воронежской области) в нагорных осоково-снытевых, снытево-осоковых дубравах I₅-II классов бонитета в 1998-2004 гг.. Обследовано 15 выделов, пройденных сплошной или выборочной рубкой. Описаны срезы 150 стволов и 72 ветвей. Определяли средние из 2-х замеров (С-Ю и З-В) диаметра осей в коре (*D*) и без коры (*D_x*), диаметра ядра (*D_n*) и толщины луба (*F*, среднее из 4-х замеров). Демаркация границы живой заболонной древесины и древесины ядра облегчалась контрастной и равномерной окраской заболони на торцах спилов саженными грибами на зимних и весенних вырубках. Исходные данные позволили рассчитать толщину заболони (*Sw*), коры (*Bk*) и корки (*OBk*):

$$Sw = D_x - D_n; \quad Bk = D - D_x; \quad OBk = Bk - F.$$

Кроме того, по периметру спилов на зачищенных ножом торцах мы подсчитали число широких сердцевинных лучей (СЛ), выделяя СЛ шире $b \geq 0.30$ мм, и оценили плотность их размещения на единицу длины периметра ствола или ветви (N_r , дм⁻¹). Стандартом при отборе «широких» СЛ для учета на вырубках служил фиксированный раствор штангенциркуля с просмотром через лупу х2. Зависимости $N_r(D_x)$, полученные на основе этих замеров, представлены в [91, с. 274-275].

Дополнительно у 10 деревьев возрастом 120 лет и диаметром 40-80 см ширину СЛ измерили камерально под микроскопом МБС-3 с приближением 0.05 мм. Исследованы секторы поперечных выпилов на высоте 0.3-0.4 м, собранные в снытево-осоковой дубраве. Подсчет вели от сердцевины по дугам, начиная с радиуса 1 см с шагом 2 см, что соответствует ряду диаметров без коры $D_x = 2, 6,$

10, ..., n , $n+4$, ... см. Эти данные использованы нами для характеристики индивидуального и эндогенного [52] варьирования N_r в диапазоне $D_x = 2 \div 40$ см.

Долю участия СЛ в площади поверхности древесного цилиндра рассчитывали по отношению суммарной ширины СЛ заданного размера к длине просмотренной дуги.

Величина среднего радиального прироста древесины в возрастной динамике для модельной оценки дыхательные затрат на дыхание роста была определена нами для модальных нагорных дубрав ТОЛ, - I,5 класса бонитета, и скорректирована, в соответствии с таблицами хода роста для дубняков семенного происхождения [66, 67].

При обработке первичных материалов мы часто анализировали неоднородности распределений по двум параметрам (рис. 1.5). При этом плотность распределения отражали изолиниями. Для распознавания образов применяли фильтры, отбрасывая низкие частоты и оставляя густонаселенные классы распределений.

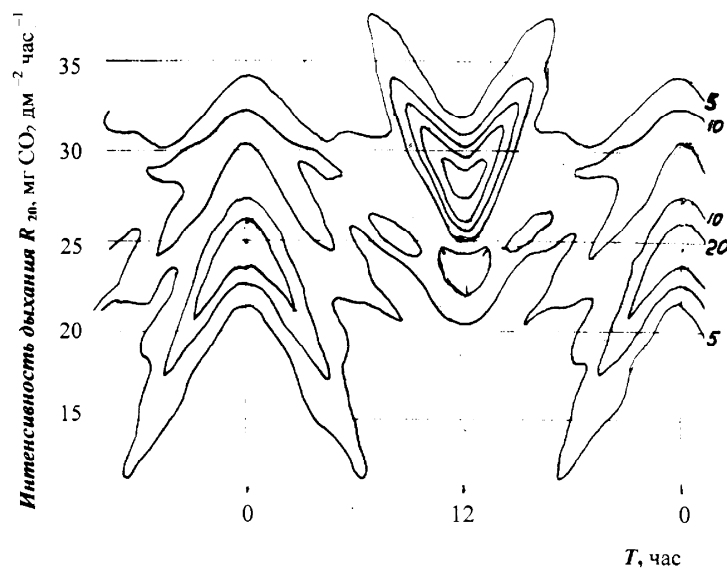


Рис.1.5. Суточный ход дыхания ствола на высоте 0.2 м, симметризованный относительно полудня. Отобраны случаи, когда ствол холоднее прилегающего воздуха. Интенсивность дыхания R линейными поправками «приведена» к 20°C (R_{20}). Накопленные частоты $R_{20}(T)$ заданы изолиниями (шаг 5). Поверхность распределения сглажена скользящим осреднением дыхания в трех смежных временных полукасовых интервалах T и трех градациях интенсивности дыхания (по $1 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$, R_{20})

При анализе суточной динамики процессов нередко использовали прием симметризации данных относительно астрономического полдня, как это показано на рис. 1.5. При повороте относительно полуденной оси симметрии достигается максимум сходства прямого и обратного рядов распределений и максимум «образности» графиков.

При анализе сложных многофакторных зависимостей использован прием последовательных поправок. Так, чтобы в чистом виде исследовать суточный ход дыхания, мы в первом приближении ввели линейные температурные поправки равные отклонениям температуры от $t = 20^{\circ}\text{C}$ (рис. 1.5): $R_{20} = R + (t - 20)$. Второе приближение потребовало введения поправок на градиент температуры на поверхности раздела ствол-воздух.

Анализируя дыхание мы выделяли его компоненты: ростовую, поддержания, и транспортную [45, 46, 73], основываясь на логическом и регрессионном анализе хода суточных, сезонных, возрастных изменений эмиссии CO_2 , объема транспортных тканей и их нагрузки листовой массой (кг листвы на кг периметра проводящего слоя) в процессе роста дерева [69, 91].

Как общий «методологический» подход мы использовали принцип композиции суточных и сезонных динамик из серий элементарных. При этом индивидуальность, неповторимость конкретной «динамики» определяется разным участием элементарных процессов в суммарной композиции. Наша задача состояла в поиске и описании таких элементарных зависимостей.

Глава 2. ДЫХАТЕЛЬНЫЙ ГАЗООБМЕН ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В СВЯЗИ С СЕЗОННЫМ РАЗВИТИЕМ И СТРУКТУРОЙ ДЕРЕВЬЕВ.

Эмиссия CO_2 с поверхности стволов и ветвей (дыхательный газообмен ствола, стволовое дыхание [73]) объединяет выделение углекислоты, образовавшийся собственно при дыхании живых клеток феллогена, феллемы, луба, камбиальной зоны и заболонной древесины в месте измерения эмиссии, а так же диффузию транзитного CO_2 , переносимого вверх током пасоки, а вниз флоэмным током. У побегов и молодых ветвей к измеряемой эмиссии CO_2 из тканей оси древесного скелета добавляется дыхание покоящихся почек. В хлоренхиме побегов в светлое время суток (а у C_4 растений и в темный период) происходит фотосинтетическое связывание CO_2 [18, 19, 28]. При заселении древесины древоразрушающими организмами, а луба - лубоедами и т.д., - в газообмен ствола включается и гетеротрофная составляющая. Однако у непораженных C_3 растений дыхание живых клеток луба, древесины и латеральных меристем абсолютно преобладает в комплексе дыхательного газообмена.

В соответствии с исследованиями, выполненными еще в 1930-е гг., газовая смесь, извлекаемая из древесины живых деревьев по сравнению с атмосферным воздухом многократно обогащена CO_2 и обеднена кислородом. На углекислый газ приходится от 1% до 26% объема; содержание кислорода - 4÷8% [77, 96]. По MacDougall и Working [100] у *Quercus agrifolia* ксилемные газы содержат 1.4÷26.3% CO_2 и 11.3÷18.5% O_2 . По Chase [96] у *Q. borealis* - 4.3÷5.4% CO_2 , а у *Q. macrocarpa* - 2.2÷2.7% CO_2 ; при O_2 - 4÷12% и 7÷13% соответственно.

В.А. Соловьев приводит оценки интенсивности поглощения O_2 флоэмой и годичными слоями древесины на поперечных сечениях ствола дуба черешчатого, мкл O_2 на 1 г сухой массы в час [77]. С флоэмой и камбиальной зоной связано ~90% дыхательного потребления кислорода. Остальные 10% O_2 потребляет древесина, причем выше всего дыхательные расходы периферического годичного слоя (табл. 2.1; рис. 2.1). К центру ствола интенсивность поглощения O_2 сокращается в десятки раз, но снова возрастает в 2-4 раза на границе ядра и заболони. Потребление кислорода, в общих чертах, соответствует выделению CO_2 при дыхании. Работа [77] указывает нам главные источники стволовой эмиссии CO_2 , обусловленной дыханием поддержания.

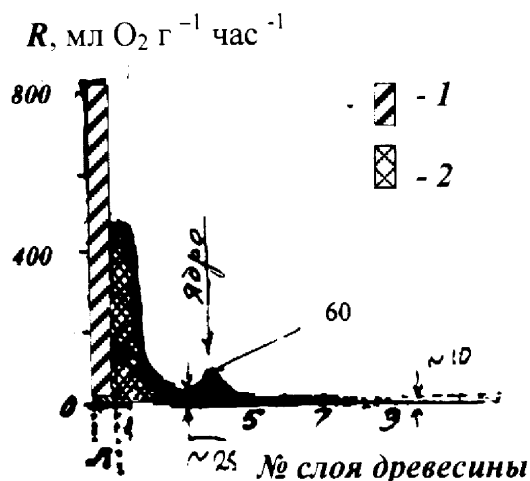


Рис. 2.1. Интенсивность окисления (R , мл O_2 г $^{-1}$ час $^{-1}$) тканей спиленного ствола дуба черешчатого (луб и годовые слои древесины) на высоте 2 м, мкл O_2 на 1 г сухой органической массы в час. Схема по данным В.А. Соловьева [77].

1 – луб; 2 – древесина.

№ слоя - № годового слоя древесины от периферии к центру спила.

Выносками указаны значения R в середине заболони; на границе заболони и ядра; в ядре.

Следует отметить, что измерения [73, 77, 104, 107 и др.] на отрезках ствола искажают параметры реального газообмена растущего дерева. В течение первых суток после валки дерева интенсивность индуцированного дыхания (поглощение O_2) возрастает примерно в 10 раз, затем начинает колебаться с периодом около суток и амплитудой около 60-80 мкл O_2 на 1 г сырой массы в час или примерно 120-160 мкл O_2 на 1 г сухой массы в час [77, с.70-71].

Использование отрезков ствола при измерении интенсивности дыхания исключает из регистрируемых величин затраты O_2 на транспорт пластических веществ, которые у древесных растений составляют изрядную долю дыхательного газообмена [9, 12]. У срубленных деревьев в значительной мере, а иногда полностью, исключаются также затраты O_2 на рост тканей. Лишь затраты на поддержание живых тканей, примерно пропорциональные их массе, сохраняются, по-видимому, в полном объеме, или даже возрастают. Поэтому результаты близкие к относительным оценкам поглощения O_2 недавно срубленным деревом можно, вероятно, получить, определяя объем или массу дышащих тканей.

Данные В.А. Соловьева [77] по дыханию отрезков ствола позволяют оценить в основном величину R_m . Транспортная составляющая дыхания в отрезках, отделенных от ствола $R_t = 0$. Ростовая сведена к минимуму $R_g \approx 0$. (Мы наблюдали образование валиков каллуса и раневой древесины на срезах пней и отрезков ствола вяза мелколистного и дуба в конце мая - начале июня. Однако в конце июля, как в опытах В.А. Соловьева, ростовая активность камбия в изолированных отрезках уже маловероятна).

В среднем 88-92% кислорода в стволе дуба черешчатого поглощают клетки луба, камбиальной зоны и первого слоя древесины [77]. На более глубокие слои заболони, включая ее границу с ядром, приходится остальные 8-12% потребления O_2 . Границу ядра и заболони следует выделить как особое место, где происходят окисление и трансформации органических соединений, в первую очередь содержащих азот [91, с. 165-166], при выводе их из ядра (рис 2.1).

В интактном стволе ток пасоки [17, 28, 91, 105] переносит вверх по периферическому слою заболонной древесины CO_2 , выработанную ниже места регистрации эмиссии. По флоэме нисходящий ток несет CO_2 сверху вниз. Т.о. в дыхательном газообмене ствола и живые дышащие клетки и газы диффундирующие из транспортных потоков привязаны к слою прикамбиальной древесины и луба толщиной ≤ 2 см, причем активнее всего дышат клетки одного сантиметра окрестности камбиального цилиндра.

Следуя обратным ходом рассуждений мы можем по поглощению кислорода примерно оценить участие живых клеток в составе ткани (табл. 2.1). Так, если флоэму верхнего отрезка ствола на высоте 6 м принять за ткань, состоящую из одних живых клеток, то ее более толстый и дифференцированный слой в нижней части ствола состоит из живых клеток лишь на 45%-55%. В периферической заболонной древесине живые клетки составляют ~ 20-34%.

Таблица 2.1. Участие живых клеток в составе тканей ствола, %. Оценки по интенсивности поглощения O_2 лубом и годичными слоями древесины *Quercus robur* L. в конце июля [77].

Высота, м	Луб	Годичные слои древесины возраста лет:								
		1	2	3	4	5	6	7	9	11
6	100	29	-	-	-	-	-	-	-	-
5	84	23	4*	2	-	-	-	-	-	-
4	61	24	4*	1	2*	3 Я	-	-	-	-
3	45	20	4	2	Я 4	1	1	1	-	-
2	42	34	4*	2	Я 4*	1	1*	1	1	-
1	55	27	4*	2	2*	Я 4	1*	1	1	1
0	53	29	4*	2	2*	3 Я	1*	1	1	1

Примечание. Дуб 15 лет. Высота отрезков ствола по [77]. Я – граница ядра. На отрезках 4-6 м потребление O_2 измерено на сутки позже, чем на 0-3 м.

* Вероятные значения отсутствующих дат (интерполяция).

Более глубокие слои древесины, близкие к ядровой (спелой) части ствола содержат живых клеток не более 1%÷2%. Потребление O_2 ядром ствола связано,

вероятно, не с дыханием, а с окислением веществ ядровой древесины. Это своего рода, систематическая ошибка оценок, приведенных в табл. 2.1.

Особо следует отметить повышенное потребление O_2 на границе заболони и ядра. Оно, как мы полагаем, связано с эвакуацией по сердцевинным лучам из клеток, переходящих в ядровую часть ствола, реутилизуемых веществ, в первую очередь, соединений, содержащих азот [55, 77, 91].

Разные авторы неоднократно оценивали [77, сводка на с.35-36] годовую эмиссию CO_2 , исходя из величины прироста сухой органической массы. Отметим, что такие оценки касаются, однако, только ростовой составляющей дыхания. Исходя из глюкозы как субстрата дыхания, масса CO_2 , выдыхаемая растением при росте должна составлять ~ 0.614 продуцируемой массы сухой органики [95 и др.]. Исходя из $\sim 50\%$ C в составе древесины [103 и др.] выделение CO_2 при дыхании роста должно соответствовать 0.546 продукции древесины. Исходя из содержания C в клетчатке, - 0.647 [34 и др.].

Дыхание древостоев R составляет $24\% \div 79\%$ NPP - продукции биомассы (чаще всего $\geq 50\%$) [98]. В первичной ВРР-продукции лесов доля R доходит до 80% [85, 91]. Особенно велики дыхательные затраты широколиственных, субтропических и тропических лесов. Листовой полог нагорного широколиственного леса имеет сложную многоярусную вертикальную структуру. Сочетание ксероморфных светлюбивых древесных видов (дуб черешчатый, ясень обыкновенный) с теневыносливыми мезоморфными видами (клен остролистный, липа мелколистная); кустарников, трав и незавершенных стадий онтогенеза деревьев в подлеске и напочвенном покрове; сочетание весенних эфемероидов с вечнозеленой осокой волосистой, - позволяет листве равномерно заполнять кроновое пространство и обеспечивать устойчивую мощность листового двигателя экосистемы (рис. 2.2). А сочетание растений с поверхностными (ясень) и глубокими (дуб) корневыми системами дает возможность с максимальной полнотой использовать поступающие осадки. Толщина фотосинтезирующего слоя в дубраве I₅ класса бонитета достигает 30-31 м. А глубина корнеобитаемого слоя - 10-12 м.

Основную часть CO_2 выделяют нефотосинтезирующие поверхности надземных опорно-скелетных органов и корневые системы деревьев [13]. Дыхание

недревесных видов в сомкнутых лесных фитоценозах определяет не более 5%, максимум 10% общего потока автотрофного дыхания [91]. Фотосинтезирующие органы древесных растений расходуют на дыхание в темное время суток не более 5-10% ассимилированного углерода, при этом вклад лесообразующих растений не превышает 5%.

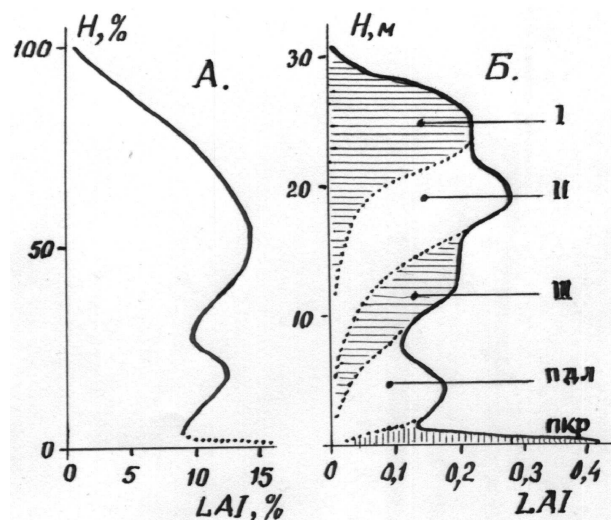


Рис. 2.2. Листовой полог процветающего широколиственного леса.

A - % от общего LAI древесно-кустарниковых ярусов по десятичным долям *H* [15; 91].

B - LAI по слоям листового полога толщиной 1 м в перестойном широколиственном лесу I-II класса бонитета. I-III - ярусы древостоя; «подл» - подлесок; «покр» - травяной покров [91].

Днем дыхание листового полога теряется в более мощном потоке фотосинтетической фиксации атмосферного углерода. Видимый фотосинтез (*BPP*), который мы измеряем, и оценки которого приводятся в подавляющем большинстве эколого-физиологических работ, - баланс истинного фотосинтеза и дневного дыхания листьев.

Основными факторами, модифицирующими интенсивность дыхания считаются температура внешней среды и внутренняя температура растения. Действие температуры (*T*) характеризуют обычно дыхательным коэффициентом Q_{10} , указывающим во сколько раз увеличивается интенсивность дыхания при подъеме *T* на 10°C.-

Большинство сосудистых растений в диапазоне температур 0-10°C имеет $Q_{10}=3$; при 10-20° $Q_{10}=2.5$; при 20-30°C $Q_{10}=2$; а при 30-40°C $Q_{10}=1.5$ [77]. Водобеспеченность весьма существенно модифицирует температурную зависимость дыхания [20, 21, 25, 63].

Только к 1-15 июня растущие молодые листья у поздно распускающихся форм дуба и ясеня превращаются из потребителей запасных веществ в их поставщиков. С июня по начало-середины сентября, т.е. три - три с половиной ме-

сяца, листовой полог нагорных дубрав функционирует в полную мощь и одновременно обновляется и дополняется новыми приростами листвы. Ранние формы дуба, изредка встречающиеся в центре нагорного на плато, но тяготеющие к его окраинам, вегетируют 3.5-4 месяца. Длительность вегетации нагорных популяций позднего дуба, если, следуя И.Н. Елагину [16], считать по времени $\geq 75\%$ готовности поверхности листовых пластинок 90-105 сут. Если же, следуя С.В. Мамихину [53], к этому периоду добавить половину времени разворачивания листвы и ее осеннего раскрашивания, - получим 105-120 дней.

Даты активации камбия и начала листораспускания расходятся в разные годы на $\pm 1-1.5$ недели [30, 31]. За первым этапом роста, после некоторой задержки следует второй (рис. 2.2). Прирост ранней древесины начинается через 5 дней после начала распускания листвы, а иногда одновременно. За 1-2 недели листва новых побегов достигает $\sim 75\%$ своего конечного размера и превращается из потребителя питательных веществ в их донора [57].

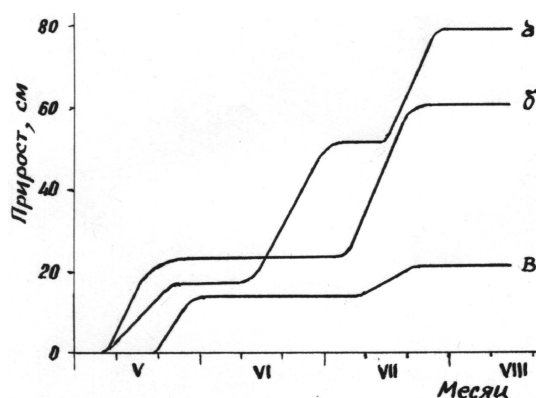


Рис.2.3. Цикличность сезонного линейного прироста сеянцев дуба 10-14 лет [27].

Для дуба характерен циклический прирост. В июле и до окончания первого прироста часть верхушечных почек пробуждается и начинается новое отрастание “Ивановых” побегов, а изредка в конце июля - начале августа почки пробуждаются еще раз для третьего цикла роста (рис. 2.2 а) [27]. Продолжительность роста удлиненных побегов дуба, в соответствии с числом циклов роста, колеблется от 28 до 97 дней [27]. В благоприятные годы молодые растения 10-15 лет могут давать четвертый и даже 5-й прирост [89, 91]. Для Теллермановского леса в период наших исследований был характерен низкий уровень годичных осадков и третий прирост не происходил. Спелые и перестойные деревья (табл. 1.1) вообще не склонны к образованию дополнительных приростов.

Сезонная динамика радиального прироста стволов и ветвей у всех основных древесных пород широколиственного леса двухэтапна [15, 91]. За периодом ускоренного весеннего утолщения стволов, заканчивающимся в июне, следует второй этап роста, продолжающийся обычно до конца июля и затухающий в августе (рис. 2.3).

При описании сезонной динамики прироста и «дыхания роста» R_g необходимо помнить, что прирост древесины складывается из двух не синхронизированных процессов: образование первичных клеточных оболочек и их утолщение [4, 23, 88, 90, 99 и др.]. Вторичное утолщение клеточных стенок происходит без видимого внешнего приращения их диаметра и увеличения ширины годичного кольца, хотя и требует у многих древесных пород не меньших затрат, чем образование первичных оболочек, еще не инкрустированных лигнином.

Основные функциональные составляющие суммарного дыхания R : поддержания, ростовая и транспортная. Дыхание поддержания R_m , можно с небольшими оговорками принять пропорциональным объему или массе живых тканей, клеток (табл. 2.1). Ростовая компонента дыхания R_g , очевидно, должна быть пропорциональна приросту биомассы, его текущей интенсивности, интенсивности делений в тканях оси. Транспортная R_t , – объему перераспределяемых ассимилятов [9, 73, 77, 91 и др.].

В 1990 г. было раннее листораспускание (листва поздней формы начала разворачиваться 26-28 апреля). Первые начинающие дифференцироваться клетки древесины на высоте 1.3 м мы зафиксировали в высечках у соседних с наблюдавшимися нами (табл. 1.1) деревьев сходного фенологического состояния 1 мая. В середине мая слой дифференцированных клеток сосудов ранней древесины стал сплошным, а к середине июня - достиг 0.64 мм. Это соответствует двум крупным последовательно отложенным сосудам ранней древесины (диаметр 0.25 мм) и одному сосуду переходного диаметра.

После этого с конца второй декады (~ с 20 июня) новые клетки в ксилеме не отмечались. Вероятно, шло образование новых клеток флоэмы. Только с 22-25 июля мы зафиксировали следующий цикл утолщения годичного слоя ксилемы, завершившийся 15-20 августа (рис. 2.4).

Хотя условия роста и фенологические ритмы 1990 г. оказались не типичными (раннее листораспускание), они дают ясное представление о цикличности прироста древесины.

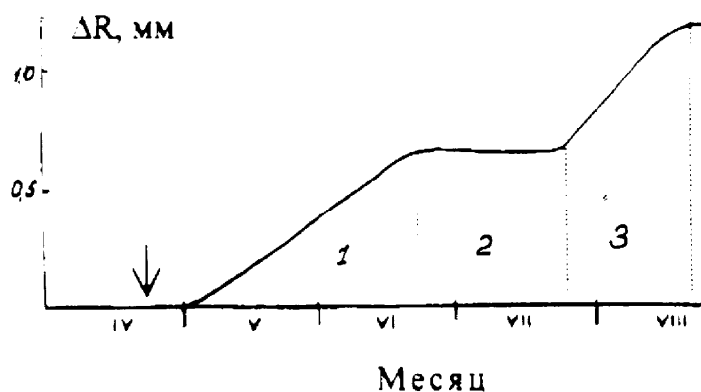


Рис. 2.4. Динамика формирования годичного кольца в 1990 г.

Ширина годичного кольца, средняя для трех деревьев ΔR , мм.

1- ранний прирост; 2- пауза; 3- поздний прирост древесины.

Стрелка – начало распускания листьев.

Прирост флоэмы вообще не поддается учету с помощью высечек. Условно можно считать рост флоэмы процессом текущим в течении вегетации постоянно. Клетки проводящей флоэмы неоднократно обновляются. Старые отслужившие подвергаются коллапсу и лизису [90].

Модель пассивного нисходящего перемещения олигосахаров по ситовидным клеткам проводящей флоэмы в последние годы все чаще заменяется энергозатратной хотя бы на некоторых отрезках транспортного пути. По расчетам П.Ю. Воронина [9] древесные растения теряют с транспортным дыханием в среднем 5% стекающего по стволу углерода на каждом метре пути. Дыхательные затраты C , вероятно, требуются не только для закачки олигосахаров в симпластные домены флоэмы проводящих пучков листовых жилок, что к настоящему времени установлено экспериментально, но и во всех сочленениях осей разного порядка, - таких как лист и побег, сочленения ветвей высшего и низшего порядка, переход от ствола к корню. Рост эмиссии CO_2 в этих зонах подтверждает возможность существования в них энергоемкого транспорта. Об их особом статусе говорит также высокий водный потенциал луба в перечисленных узлах [42].

Транспортная составляющая дыхания R_t пропорциональна объему синтезируемых и распределяемых по тканям растворимых соединений (в основном олигосахаридов). В первом приближении можно принять транспорт соответствующий

щим объему фотосинтетического производства, то есть листовой массе оси или всего дерева [42-44, 73].

И хотя мы не проводили специальных экспериментов, для оценки составляющих дыхания, можно примерно оценить их величины путем логико-статистической обработки данных.

Зависимость интенсивности дыхания от диаметра ствола или ветви (оси) ясна при расчете на единичную массу отрезка оси дерева: меняется участие живых и дышащих тканей в их общем объеме (массе). Однако изменения при росте диаметра эмиссии CO_2 с единичной поверхности оси не очень понятны: "...хотя в большинстве случаев интенсивность дыхания также уменьшается" при росте диаметра [77, с.35-36], не трудно найти примеры обратной зависимости [107]. Все это говорит о необходимости подробной характеристики внутренней организации осей древесного скелета и распределения в них дышащих тканей.

Наименее изучена фитомасса корней. У дуба, как и у других пород, приуроченных к тяжелым почвам, в особенности с глубокими корневыми системами, малочисленность исследований и большой разброс первичных данных обусловлены огромной трудоемкостью полного извлечения корней из почвы [10, 56, 83].

Наиболее отчетливо связь запасов фитомассы корней и запасов стволов просматривается в сосняках (рис. 2.5), растущих преимущественно на легких почвах, где полнота определения корневой массы максимальна [83]. Однако и по не таким многочисленным данным для дуба понятно, что и в этом случае зависимость имеет тот же тип [83]. Запасы фитомассы древостоев: стволовой (M_s) и корневой (M_r), - коррелированно и линейно нарастают до $M_s \approx 170 \text{ т га}^{-1}$.

$$M_r = 5 + 0.26 M_s, \text{ т га}^{-1}.$$

При $M_s \geq 170 \text{ т га}^{-1}$ корневая фитомасса дубрав перестает расти. Суммарная корневая фитомасса становится в среднем постоянной $M_r \approx 50 \text{ т га}^{-1}$, хотя варьирование данных по отдельным насаждениям нарастает с увеличением стволового запаса.

В лесостепи динамика новообразования активных корней не имеет строго определенного сезонного ритма. А.А. Молчанов [15] пишет, что весной наи-

большой рост корней отмечен в верхних горизонтах, летом - на глубине 1-1.2 м, глубокой осенью в октябре-ноябре - глубже 1 м. В феврале-марте - на 2-4 м.



Рис. 2.5. Соотношение масс стволов и корней на пробных площадях в чистых сосняках *Pinus sylvestris* L. по базе данных В.А. Усольцева [83]

Многолетние наблюдения В.В. Мамаева выявили синхронный импульсный характер прироста поглощающих корней в верхнем гумусоаккумулятивном горизонте почвы разных эдафотопов. В отличие от таежной зоны, где нарастание активных корней происходит непрерывно, в южной лесостепи поглощающие корни образуются в основном импульсами [49, 102]. Нарастание микоризной поглощающей массы происходит кроме того при необходимости срочной компенсации возникающих потерь поглощающих корней [51]. Во влажные, особенно экстремально влажные годы новообразование микоризированных корневых окончаний утрачивает импульсивность во всех экотопах. Прирост поглощающих корней проходит хаотично и неодновременно.

Так же как в поверхностной фитомассе древостоев интенсивнее всего дышат наиболее паренхиматизированные ткани: листья и луб (если учесть дыхание роста и дыхание листьев на свету, их вклад в общую эмиссию возрастет до $\geq 25\%$), - в корневой - луб и тонкие поглощающие корни. Не менее $\sim 50\%$ общей эмиссии CO_2 из почвы [97] в дубравах южной лесостепи выделяется при корневом дыхании. Дыхание тонких поглощающих корней - главная составляющая в сумме дыхательных затрат древостоя. Затраты эти, как мы теперь представляем, связаны в основном с необходимостью активной закачки воды из почвы в проводящие цилиндры тонких корней через водоизолирующий «поясок Каспари» [12, 40, 91]. Миллиарды помповых насосов в плазмодесмах сокращаются с частотой ~ 1 Гц, требуя внушительных затрат энергии. Поверхность тонких (диаметром ≤ 0.1 мм) корней составляет не менее 67% общей поверхности корневой

системы. Дальнейшее перемещение воды идет уже по классической схеме, без дополнительной работы, связанной с дыханием.

В 2001 г. в Nature были опубликованы результаты эксперимента шведских экологов, наглядно продемонстрировавшего, ведущую роль корневого дыхания в эмиссии почвенной углекислоты. В бореальном сосняке (Швеция) было окольцовано 120 сосен. В первые 5 дней после окольцовки эмиссия CO_2 из почвы сократилась на 37%. Затем на 1-2 месяца - на 54% [97].

Подводя итог этой главе можно сказать, что стволовая эмиссия $\text{C}(\text{CO}_2)$ складывается в разгар вегетации из транспортного дыхания флоэмы (80-90%); дыхания всех делящихся и дифференцирующихся тканей (камбий, клетки молодой древесины и лба - 10%); и постоянной составляющей, связанной с дыханием, обеспечивающим функционирование живых дифференцированных клеток (дыхания поддержания 5-10%).

Глава 3. МАКРОСТРУКТУРНЫЕ АНАТОМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ДРЕВЕСИНЫ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ДИАМЕТРА СТВОЛОВ И ВЕТВЕЙ ДЕРЕВЬЕВ ДУБА

Изменения интенсивности дыхания стволов и ветвей дуба с увеличением их диаметра $R(D)$ впервые со всей определенностью описали Ю.Л. Цельникер и И.С. Малкина [87]. При росте диаметра осей от 2 до 10 см интенсивность эмиссии CO_2 возрастает в три-четыре раза. Это побудило нас обратиться к анализу макроанатомии осей древесного скелета.

К признакам анатомической макроструктуры древесины мы относим те, которые можно измерять не прибегая к микротехнике. Это диаметр древесного цилиндра, толщина заболони, луба, корки и др. У отдельных древесных пород к макроанатомическим можно отнести дополнительные специфические признаки. Так у дуба это плотность широких, видимых глазом, сердцевинных лучей (СЛ) [8].

Дуб черешчатый один из традиционных объектов исследования макроанатомических признаков древесины. Рассматривая изменения макроанатомических показателей в зависимости от толщины осей надземного скелета деревьев дуба черешчатого, мы обсудим возможные причины изменений макроструктуры древесины при старении и росте, их влияние на интенсивность CO_2 газообмена.

В ходе изменений макроанатомических параметров при увеличении размеров стволов и ветвей, наступает перелом после достижения диаметра без коры $D_x \approx 17\div 19$ см наступает перелом (табл. 3.1; рис. 3.1). До этого предела изменения толщины луба F и заболони Sw можно описать как сумму экспоненты и параболы [69, 91]. Дальнейшее утолщение оси прекращает процесс, описываемый параболической компонентой уравнений (1) и (2).

$$F = \{0.63 - \exp(-0.462 - 0.031D_x)\} + \{0.2 - 0.002(D_x - 8)^2\}, \text{ см} \dots\dots\dots(1)$$

$$Sw = \{2.66 - \exp(0.978 - 0.031D_x)\} + \{0.9 - 0.011(D_x - 7)^2\}, \text{ см} \dots\dots\dots(2)$$

Утолщение луба при $D_x > 18$ см и заболони при $D_x > 17$ см описывается уравнениями (3) и (4).

$$F = 0.63 - \exp(-0.462 - 0.031D_x), \text{ см} \dots\dots\dots(3)$$

$$Sw = 2.66 - \exp(0.978 - 0.031D_x), \text{ см} \dots\dots\dots(4)$$

Несколько позже на рост D_x реагируют широкие сердцевинные лучи СЛ шириной $b \geq 0.30$ мм: линейное увеличение N_r прекращается выше порога $D_x = 19 \div 20$ см (рис. 3.1 В) [91].

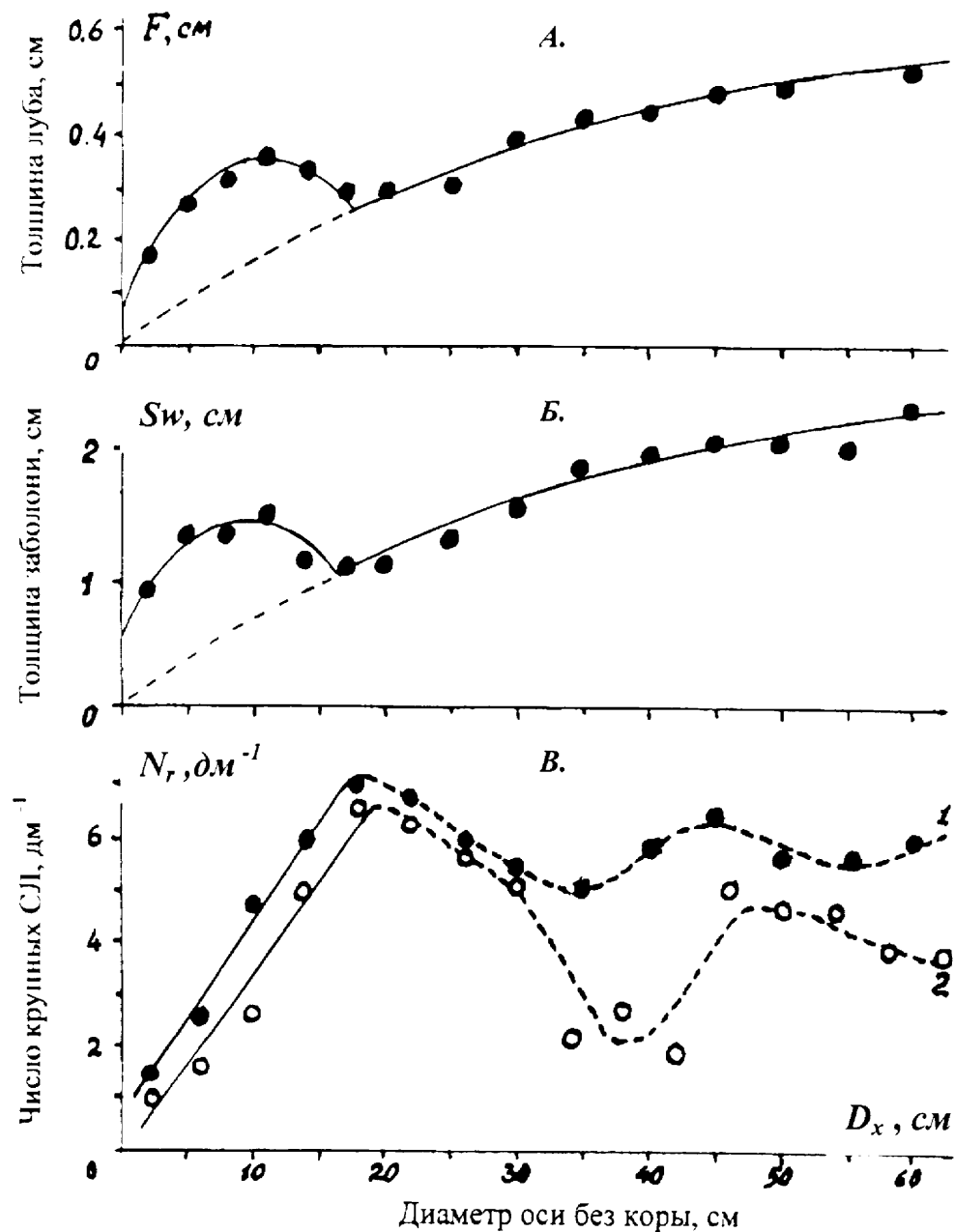


Рис. 3.1. Изменения толщины луба F (А), заболони Sw (Б) и числа крупных сердцевинных лучей на единицу длины периметра N_r (В) в зависимости от диаметра оси (без коры) D_x [69].

Из (1-4) зависимостей ($R = 0.9$) показателей макроструктуры древесины от диаметра оси вытекает, что достижение толщины $D_x \sim 17 \div 20$ см есть некоторое критическое событие в онтогенезе ствола или скелетной ветви дуба (рис. 3.1 А-

Б). Особенно четко пороговый характер диаметра $D_x \approx 20$ см прослеживается при анализе числа и процентного участия в древесине широких СЛ (рис. 3.1 В). Линейное нарастание N_r при $D_x > 20$ см сменяют флуктуации.

Таблица 3.1. Толщина луба (F) и заболони (S_w) в осях древесного скелета диаметром без коры D_x .

D_x , см	n	F , мм	S_w , см
2	11	1.7 ± 0.1	0.90 ± 0.04
5	19	2.7 ± 0.1	1.33 ± 0.05
8	12	3.1 ± 0.2	1.33 ± 0.07
11	12	3.5 ± 0.2	1.49 ± 0.08
14	16	3.3 ± 0.1	1.14 ± 0.04
17	8	2.8 ± 0.3	1.08 ± 0.06
20	19	2.9 ± 0.3	1.14 ± 0.06
25	15	3.1 ± 0.2	1.33 ± 0.10
30	14	3.9 ± 0.2	1.55 ± 0.10
35	10	4.3 ± 0.2	1.84 ± 0.07
40	16	4.4 ± 0.2	1.94 ± 0.07
45	12	4.8 ± 0.2	2.02 ± 0.07
50	8	4.9 ± 0.3	2.02 ± 0.09
60	25	5.3 ± 0.2	2.34 ± 0.09
70	15	5.8 ± 0.3	2.43 ± 0.10
80	3	6.2 ± 0.6	2.54 ± 0.12
100	3	6.3 ± 0.6	2.54 ± 0.15
120	4	6.2 ± 0.5	2.63 ± 0.12

Примечания. Приведены средние значения $M \pm m$; n - объем выборки, число рассмотренных поперечных срезов. Измерения на вырубках в нагорных снытево-осоковых дубравах ГОЛ и Теллермановского лесхоза.

Общая плотность размещения всех СЛ $b \geq 25$ мкм (подсчет и измерение под микроскопом) плавно меняется от ~ 40 на 1 дм периметра в низших ступенях толщины до $50-60$ дм⁻¹ в высших. Их процентное участие в поверхности древесного цилиндра у деревьев $D_x \geq 50$ см приближается к 10% (табл. 3.2). Однако широкие СЛ ($b \geq 300$ мкм) ведут себя по-особому: с утолщением ствола и наиболее крупных ветвей $D_x \geq 20$ см они переживают несколько периодов массового появления и деградации (табл. 3.2). Сперва, до $D_x = 18 \div 22$ см, процент площади боковой поверхности, занятой сердцевинными лучами шириной ≥ 300 мкм, почти линейно нарастает при утолщении осей, а затем, при $D_x \geq 22 \div 24$ см, - быстро сокращается. В области $D_x > 24$ см плотность (N_r , дм⁻¹) крупных СЛ испытывает периоды подъема и спада, выраженные у разных деревьев в разной степени. Их участие в поверхности древесных цилиндров отрезков ствола или ветвей дуба меняется сходным образом (табл. 3.2).

Таблица 3.2. Плотность СЛ разной ширины на единицу длины периметра древесного цилиндра (N_r , дм^{-1}) и их участие (%) в поверхности древесного цилиндра в зависимости от его диаметра (D_x , см).

D_x , см	Ширина СЛ b :				
	$b \geq 0.02$ мм	$b \geq 0.25$ мм	$b \geq 0.30$ мм	$b \geq 0.35$ мм	$b \geq 0.40$ мм
	$N_r, \text{дм}^{-1} \pm m^*$				
2	40.7 ± 4.0	3,3 ± 1,7	1.0 ± 0.4	0 + 0.4	0
6	41.6 ± 1.4	6,3 ± 1,0	1.6 ± 0.3	0.8 ± 0.2	0
10	41.1 ± 0.6	6,8 ± 0,7	2.6 ± 0.3	1.1 ± 0.2	0.5 ± 0.1
14	39.6 ± 0.6	8.8 ± 0.6	5.0 ± 0.3	1.6 ± 0.2	1.3 ± 0.2
18	41.3 ± 0.8	11.7 ± 0.6	6.6 ± 0.3	3.3 ± 0.3	2.3 ± 0.2
22	43.4 ± 1.2	11.3 ± 0.6	6.3 ± 0.3	3.4 ± 0.2	2.4 ± 0.2
26	45.9 ± 1.2	11.3 ± 0.6	5.7 ± 0.4	1.9 ± 0.2	1.3 ± 0.2
30	54.4 ± 1.2	11.1 ± 0.7	5.1 ± 0.5	1.8 ± 0.2	1.0 ± 0.2
34	54.9 ± 1.2	7.0 ± 0.7	2.1 ± 0.5	1.0 ± 0.2	0.6 ± 0.1
38	52.0 ± 1.2	6.7 ± 0.8	2.7 ± 0.5	1.1 ± 0.2	0.5 ± 0.1
42	58.9 ± 1.6	5.6 ± 0.8	1.8 ± 0.4	0.7 ± 0.1	0.6 ± 0.1
46	60.8 ± 2.0	11.7 ± 0.8	5.0 ± 0.5	1.6 ± 0.1	1.5 ± 0.1
50	55.8 ± 1.8	12.3 ± 0.8	4.7 ± 0.5	2.0 ± 0.1	1.7 ± 0.1
54	56.8 ± 1.8	11.8 ± 0.8	4.7 ± 0.5	1.5 ± 0.1	1.1 ± 0.1
58	54.1 ± 1.7	11.3 ± 0.8	3.9 ± 0.5	1.0 ± 0.1	0.5 ± 0.1
62	55.8 ± 2.0	6.8 ± 1.1	3.8 ± 0.6	1.6 ± 0.2	0.7 ± 0.2
	Участие СЛ в поверхности древесного цилиндра, % $\pm m^*$				
2	6.5 ± 0.5	1.0 ± 0.3	0.52 ± 0.20	0.	0.
6	6.9 ± 0.3	1.6 ± 0.1	0.64 ± 0.12	0.32 ± 0.10	0.
10	6.3 ± 0.2	1.8 ± 0.2	1.13 ± 0.22	0.44 ± 0.11	0.19 ± 0.09
14	6.4 ± 0.3	2.7 ± 0.3	1.69 ± 0.18	0.61 ± 0.14	0.47 ± 0.07
18	7.4 ± 0.8	3.6 ± 0.6	2.69 ± 0.36	1.11 ± 0.21	0.66 ± 0.19
22	7.7 ± 0.3	3.6 ± 0.3	2.20 ± 0.27	1.16 ± 0.14	1.00 ± 0.11
26	8.0 ± 0.4	3.6 ± 0.3	1.82 ± 0.19	0.92 ± 0.17	0.56 ± 0.11
30	8.6 ± 0.6	3.8 ± 0.6	2.04 ± 0.08	0.89 ± 0.07	0.54 ± 0.07
34	8.1 ± 0.2	1.9 ± 0.3	0.73 ± 0.21	0.31 ± 0.07	0.27 ± 0.07
38	7.5 ± 0.2	2.0 ± 0.2	1.07 ± 0.19	0.31 ± 0.09	0.43 ± 0.06
42	8.2 ± 0.3	1.6 ± 0,3	0.64 ± 0,06	0.22 ± 0,06	0.22 ± 0,06
46	9.3 ± 0.8	3.4 ± 0,8	1.42 ± 0,29	0.40 ± 0,26	0.33 ± 0,23
50	9.0 ± 0.5	3.5 ± 0,3	1.11 ± 0,19	0.72 ± 0,14	0.51 ± 0,14
54	9.1 ± 0.3	3.2 ± 0,4	1.27 ± 0,21	0.24 ± 0,07	0.16 ± 0,06
58	9.5 ± 0.3	3.0 ± 0,7	1.04 ± 0,18	0.20 ± 0,05	0.
62	9.1 ± 0.4	1.8 ± 0.3	1.21 ± 0.19	0.28 ± 0.11	0.15 ± 0.06

Средние по 6-ти деревьям 120 лет из снытево-осоковой нагорной дубравы.

* Приведены среднегеометрические значения $\pm m$ интервалов, без учета их асимметрии

Оценки F и Sw в зависимости от толщины (D_x) стволов и ветвей деревьев дуба, позволяют проанализировать загруженность работой тканей, контролирующей нисходящий ток (F) и хранение продукции (F и Sw) листового аппарата. Мы используем для этого накопленные в Теллермановском опытном лесни-

честве ИЛАН данные о листовой массе деревьев дуба разного диаметра в коре [5-7, 15, 53, 55, 68, 70] (табл. 3.3; рис. 3.2).

Таблица 3.3. Возрастные изменения параметров среднего дерева дуба черешчатого II класса роста: D - диаметр ствола и D_x - диаметр древесного цилиндра на высоте 1.3 м; ΔD_x - средний текущий прирост в условиях второго класса бонитета; M - масса листвы; а также показатели обеспеченности листовой массы площадью сечений проводящих и запасующих тканей: SF/M ($\text{см}^2 \text{кг}^{-1}$) и SSw/M ($\text{см}^2 \text{кг}^{-1}$).

D , см	D_x , см	ΔD_x , мм год ⁻¹	M , кг	SF/M , см ² кг ⁻¹	SSw/M , см ² кг ⁻¹
2	1.8	2.3	0.1	5.9	25
4	3.3	2.6	0.3	7.7	25
6	5.1	2.9	0.5	7.8	26
8	6.9	3.2	0.7	8.8	29
10	8.7	3.4	0.9	9.2	31
12	10.4	3.55	1.1	10.0	33
14	11.9	3.65	1.3	9.8	35
16	13.5	3.75	1.5	9.5	33
18	15.3	3.75	2.0	7.1	23
20	17.1	3.70	3.15	4.7	17
22	18.7	3.60	4.23	4.0	14
24	20.5	3.55	5.40	3.7	13
26	22.4	3.50	6.75	3.3	11
28	24.2	3.40	7.83	3.2	11
30	26.2	3.30	9.00	3.2	11
32	28.2	3.15	10.35	3.3	11
34	30.2	3.10	11.43	3.2	12
36	32.2	3.00	12.60	3.2	12
38	34.2	2.95	13.95	3.2	13
40	36.2	2.80	15.30	3.1	13
80	76.0	1.10	~ 40	3.6	14

Считая BPP - продуктивность дерева пропорциональной его листовой массе находим транспортную составляющую дыхания R_t (в годы малого и умеренного объедания крон филлофагами) также пропорциональной листовой массе, приходящейся на единицу длины периметра оси в месте измерения R . Площади сечения и объемы наиболее интенсивно дышащей ткани - флоэмы, - при заданной толщине древесного цилиндра D_x характеризуют величину дыхания поддержания R_m . Прирост по диаметру ΔD_x или радиусу (ШГК) дает нам величину пропорциональную ростовой составляющей дыхания R_g [73, 91]. При этом, правда, остаются не учтенными затраты на формирование флоэмы, но мы в первом приближении можем считать их постоянными в течение вегетации и пропорциональными ширине годичного кольца.

Отношение площади сечения флоэмы на высоте груди к листовой массе дерева (SF/M) характеризует обеспеченность фотосинтезирующего аппарата путями нисходящего тока к корням. Отношение SSw/M говорит об обеспеченности листы запасными тканями заболонной древесины.

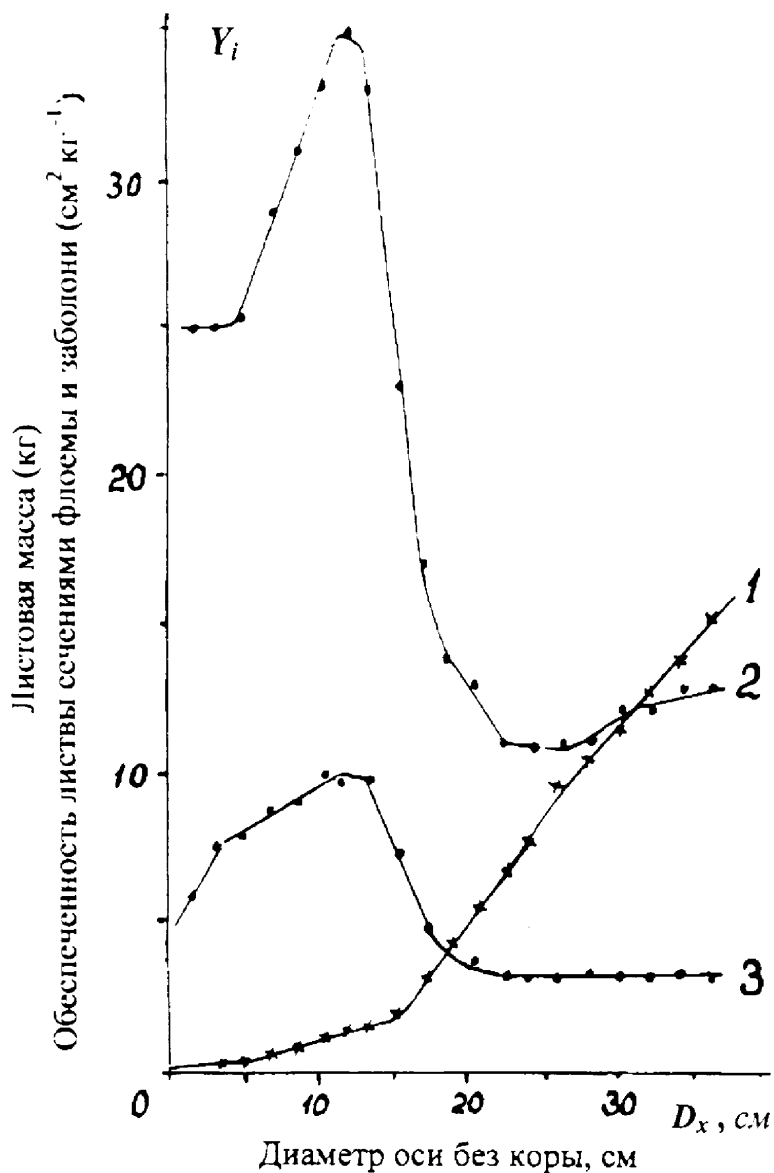


Рис. 3.2. Обеспеченность листы ($Y_1 - M$, кг), находящейся на на осях древесного скелета толщиной D_x (см), площадями сечения заболони ($Y_2 - SSw/M$, $\text{см}^2 \text{кг}^{-1}$) и флоэмы ($Y_3 - SF/M$, $\text{см}^2 \text{кг}^{-1}$) [69].

Одновременно, данные табл. 3.3 могут служить моделью изменений, происходящих в фиксированном возрасте при перемещении по высоте ствола. По мере того, как мы переходим от молодых и тонких ветвей, к более толстым листовая масса, которую они несут, увеличивается, и макроанатомические параметры

их сечений меняются примерно также как параметры ствола при росте диаметра и старении.

На начальных стадия роста осей древесного скелета ($D_x \leq 17-18$ см) 1 килограмм листовой массы обслуживают $\sim 7-10$ см² поперечного сечения флоэмы. После утолщения оси до 22 см на 1 кг листвы приходится только $\sim 3-4$ см² сечения флоэмы. Диаметр $D_x \sim 20$ см служит рубежом (рис. 3.2, 2). При выходе за пределы кроны активный транспорт с закачкой олигосахаров в симпластные домены сменяется пассивным – по градиенту концентраций и транспортные затраты резко сокращаются.

При утолщении скелетно-проводящих осей меняется также обеспеченность листвы запасными тканями заболонной древесины. В осях < 18 см 1 кг листовой массы обслуживают 23-35 см² заболони. В осях толще 22 см - $\sim 11-14$ см² кг⁻¹ (рис. 3.2, 3).

Таким образом, в толстых осях, удаленных от фотосинтезирующих органов, удельные (на единицу листовой массы) площади сечений и объемы проводящих и запасных тканей сокращаются примерно вдвое. В онтогенезе переломным моментом служит смена скорости приращения деревом листовой массы на единицу прироста диаметра ствола: от $(\Delta M / \Delta D_x) \approx 55$ г см⁻¹ на виргинильной и им-матурной стадиях развития [76] на ≥ 500 г см⁻¹ в зрелом возрасте.

В статике в структуре кроны одного дерева также существует перелом в приращении массы листвы на единицу изменения толщины осей: от десятков листьев на 1 см (при диаметрах 1-15 см) до сотен (при диаметрах > 20 см).

Вероятно, утолщение луба и заболони в начальный период роста оси (до $D_x \approx 14 \pm 2$ см) связано с накоплением запасов пластических веществ и объемов вмещающих их тканей. Последующее временное истоньшение луба (на 0.7 мм) и заболони (на 4 мм) при росте диаметра оси от $D_x = 14$ до 20 см обусловлено началом ускоренного воспроизводства побегов кроны (оси) и листьев и расходом запасенных веществ. Перешагнув порог $D_x \sim 20$ см ось древесного скелета вступает в новый режим “нулевого” баланса, который более или менее стабильно поддерживается до начала отмирания ветви или дерева.

Особый интерес представляют данные о плотности размещения СЛ. Не смотря на небольшие различия абсолютных оценок N_r , полученных нами при

учетах в полевых условиях и камеральных (рис. 3.1; N_r - 1 и 2), общий характер изменений $N_r(D_x)$ одинаков - плотность размещения широких СЛ достигает максимума при $D_x \approx 19-20$ см, затем сокращается и далее колеблется около постоянного уровня.

У многих древесных пород (например, *Acer pseudoplatanus* L.) крупные и мелкие СЛ статистически группируются в два кластера, а распределения СЛ по ширине и высоте образуют 2 моды [24]. У отдельных видов крупные СЛ специализированы анатомически и функционально [37, 44, 88, 90, 94]. У дуба черешчатого В.К. Ширнин [88] отмечает разное «поведение» в онтогенезе мелких однорядных («настоящих») и крупных СЛ. Широкими СЛ можно назвать, те ширина которых больше средней или больше ~ 160 мкм [8]. Мы, однако, исходя из возможной функционально-морфологической специализации широких СЛ, выделяли лучи с $b > 300-350$ мкм, как группу, не укладывающуюся в общую закономерность распределения СЛ по b (рис. 3.3). Статистическая обособленность крупных СЛ косвенно свидетельствуют об их функциональной специализации.

Приведенные зависимости $N_r(D_x)$ (табл. 3.2) характеризуют некое условное среднее дерево. Индивидуальные зависимости гораздо разнообразнее. Для всех особей дуба черешчатого нельзя установить единый критерий того, какие СЛ принимать за крупные (широкие), какие за мелкие (узкие). Верхний предел ширины СЛ у отдельных деревьев различается вдвое (табл. 3.4). Изменения плотности размещения крупных СЛ после достижения максимума N_r при $D_x \approx 20$ см при дальнейшем увеличении диаметра оси чрезвычайно разнообразны: у одних деревьев значения N_r колеблются между максимумом и минимумом, у других устойчиво держится на определенном уровне. Способность широких СЛ к массовому появлению в древесине, а затем «исчезновению» в онтогенезе скелетных осей дерева отмечена у многих древесных пород [24, 37, 44, 94]. Особенно склонны к сложной динамике агрегатные СЛ.

Небольшой дышащий слой живых клеток древесного цилиндра изолирован от атмосферы корой и коркой. В непроводящем лубе взрослых деревьев крупные СЛ образуют рыхлые дилатационные зоны с межклетниками, заполненными газовой фазой. Вероятно, именно они играют решающую роль в газообмене тканей, лежащих к центру от феллогена стволов и ветвей. В.Е. Вихров, наблю-

дая сезонную динамику соотношения водной и газовой фаз в ядре деревьев дуба, полагал, что СЛ непременно участвуют в газообмене ствола [8]. В.К. Ширнин отмечает сходство рисунка размещения крупных СЛ с рисунком трещин на корке деревьев [88]. Это еще один аргумент в пользу их особой роли в газообмене стволов деревьев. В области трещин грубой корки клетки луба приходят в наиболее тесный контакт с атмосферой через тонкий слой феллогена.

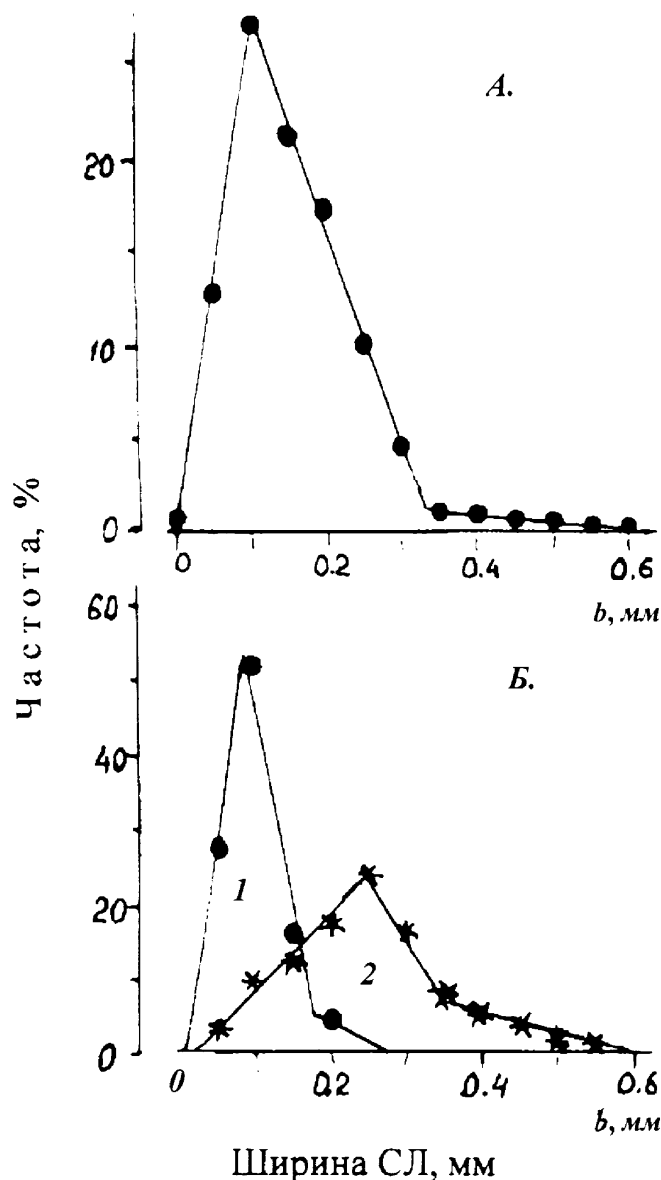


Рис. 3.3. Распределение сердцевинных лучей (СЛ) по ширине b , мм: А - общее распределение СЛ у 10 деревьев; Б - у двух деревьев: 1 - с наиболее узкими СЛ; 2 - с наиболее широкими СЛ

Подсчет числа СЛ (N_r) в области контакта луба и дна трещины корки (окрестность оси трещины ± 0.5 см) показал, что растрескивание коры и образование

корки сопровождается концентрацией крупных СЛ вблизи трещин. Когда глубина трещин становится ≥ 1 см, в местах растрескивания корки СЛ встречаются в 1.5-2 раза чаще, чем под толстой сплошной коркой (табл. 3.5). В диапазоне диаметров от 15 до 30 см концентрация СЛ, особенно крупных, вблизи трещин корки несомненна. Однако у перестойных деревьев при диаметрах ствола 80-90 см расположение СЛ уже не связано с трещиноватостью, можно даже отметить слабую обратную зависимость (табл. 3.5): при трещинах корки величина N_r значительно понижается.

Таблица 3.4. Распределение СЛ (%) по ширине (b , мкм) у 10 деревьев из снытево-осокового древостоя 120-ти лет.

b , мкм	№ дерева										Сред нее
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
< 25	0	3.0	1.2	0.5	1.6	3.7	1.3	0	0.1	0	0.8
50	27.5	22.7	19.7	15.1	8.4	13.6	9.7	13.6	13.2	3.4	14.8
100	51.4	29.5	29.0	30.8	17.4	23.5	13.4	25.4	27.2	9.6	27.3
150	15.6	18.2	22.3	24.0	26.7	15.9	28.3	23.7	26.7	10.9	21.6
200	4.6	19.7	17.0	17.9	23.8	21.0	24.9	20.3	18.4	17.1	17.6
250	0.9	6.1	8.4	8.0	13.8	11.9	13.3	11.7	6.7	23.7	9.9
300		0.8	1.4	3.1	6.6	5.9	6.0	2.8	4.9	16.2	4.6
350			0.5	0.3	0.9	1.2	1.3	1.1	0.8	7.7	1.3
400			0.5	0.3	0.8	1.4	1.0	0.9	1.4	5.8	1.2
450						0.8	0.3	0	0.4	2.7	0.4
500						1.1	0.5	0.3	0	1.8	0.3
550								0	0	0.9	0.1
600								0.2	0.2	0.2	0.1

Примечание. 4780 замеров b на поперечных спилах от $D_x = 4$ до 40 см, шаг 4 см.

Особенности распределения широких СЛ на поверхности древесного цилиндра объяснимы с точки зрения их участия в радиальном проведении газов. Пока корка изолирует от атмосферы живые ткани осей древесного скелета и препятствует их газообмену, СЛ концентрируются в местах наиболее легкой диффузии газов. У деревьев дуба на отрезках стволов диаметром более 40 см появляются тангентальные отслаивания корки от ее внутренних слоев и создаются полости, обеспечивающие беспрепятственную миграцию газов. Необходимость размещения крупных СЛ вблизи трещин корки пропадает. В возрасте 200-250 лет тангентальные полости под коркой соединяются и внешние ее слои нередко легко отделяется от стволов и опадают. На пробных площадях при измерении наружного диаметра ствола перестойные деревья дуба демонстрируют отрицательный прирост. А.В. Тихомиров (устное сообщение) предлагал исполь-

зовать сбрасывание коры в лесостепных дубравах при визуальной оценке возраста деревьев, как признак достижения ими ~200 лет.

Параллельно увеличению плотности СЛ на поверхности древесного цилиндра с утолщением оси до $D = 22-25$ см (в коре) растёт интенсивность эмиссии CO_2 единичной площадью ствола дуба черешчатого [69, 87, 91]. Этот эффект, по-видимому, наблюдается только у живых деревьев. У изолированных отрезков ствола интенсивность эмиссии CO_2 с поверхности ($\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$) не зависит от их диаметра [77, 107]. Возрастание эмиссии CO_2 с толщиной ствола отмечено и у сухостоя. В этом случае различия, вероятно, обусловлены объемами разрушаемых грибами тканей [65, 79].

Таблица 3.5. Плотность размещения СЛ под пластинами корки и между ними в зонах трещин ($N_r, \text{см}^{-1}$)

$D_x,$ см	Общее число СЛ		В т.ч. СЛ шире 0.3 мм	
	Толстая корка	Трещина	Толстая корка	Трещина
14	3.2 ± 0.5	3.8 ± 0.3	$0.1 \pm 0.1^*$	$2.0 \pm 0.3^*$
24	$3.6 \pm 0.2^*$	$4.6 \pm 0.1^*$	$0.1 \pm 0.1^*$	$2.2 \pm 0.2^*$
85	7.0 ± 0.3	6.0 ± 0.1	0.4 ± 0.2	0.3 ± 0.1

Примечание. В каждой ступени толщины описано 2 спила.

* - различия плотности СЛ под участками с толстой коркой и под трещинами достоверны: $P > 0.99$

Сравнивая наши результаты с исследованиями СЛ, проведенными на тех же объектах ТОЛ В.Е. Вихровым [8], отметим, прежде всего, отличие в определениях «широких» СЛ. У В.Е. Вихрова для измерения и подсчета были отобраны лучи, ширина b которых выше средней ~160 мкм, или минимальной средней ~100 мкм. Мы же выделили в качестве «широких» СЛ, образующие группу, оторванную от основного массива, которая не укладывается в статистически корректное описание распределения СЛ по b . Кроме того, исследования В.Е. Вихрова охватывали не только нагорные дубравы, заселенные поздней формой дуба, но и пойменные, - в которых господствует ранораспускающаяся форма [91].

В процессе роста и развития оси древесного скелета в её макроанатомическом строении происходят не только количественные, но и качественные перемены (см. рис. 3.1). Исследования соотношений толщины, площади сечения, объема флоэмы и заболони позволяют говорить, что возрастная динамика макроанатомического строения осей древесного скелета, определяется правилами распределения и расхода запасных веществ и тканей в осях разной толщины и в

зависимости от их удаления от кроны (рис. 3.2). Распределение в древесине дуба широких $b \geq 300$ мкм сердцевинных лучей определенно указывает на их участие в газообмене ствола.

По мере старения и утолщения ствола между кроной и комлем образуется зона в которой для перемещения олигосахаров от кроны к корням не нужно, или почти не нужно затрачивать энергию. Сахара в соответствии с классической моделью [38, 39, 43, 98] перемещаются по градиенту концентраций без специальных дыхательных затрат. Эмиссия CO_2 в прямоствольной подкроновой зоне сокращается на величину основной транспортной составляющей R_t .

Старение ствола сопровождается накоплением не активных, не дышащих тканей. В центре ствола расширяется ядро. По периметру ствола расширяется комплекс «мертвых» тканей во вне от флоэмы и феллогена (рис. 3.4). На «живые» дышащие ткани коры в приспевающих и спелых древостоях остается 25%-30% массы коры.

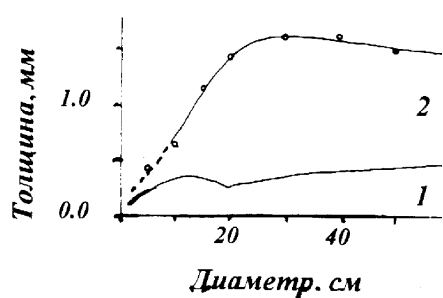


Рис. 3.4. Толщина коры на осях разного диаметра и соотношение в её структуре: 1 – «живых» тканей (в основном флоэмы) и 2 – пробки с коркой. На осях тоньше 8-10 см корки еще нет.

Особо отметим, что приведенные (рис. 3.4) зависимости не отражают полиморфизм объекта. Они характеризуют условное «среднее» дерево дуба. Так например, рассматривая изменчивость фитомассы ствола в коре и ствольной коре, мы видим, что совокупность величин из базы данных В.А. Усольцева [83] распадается на 2 последовательности (рис. 3.5). Одну из них (а на вставке к рис. 3.6 справа) можно связать с поздней формой дуба (*Quercus robur* L. var. *tardiflora* Czern.), другую (б) с ранней (*Q. robur* L. var. *praecox* Czern.).

Анатомическая структура скелетного корня изменяется по-другому: она упрощается по мере удаления от ствола. Кольцепоровое строение древесины постепенно утрачивается. В вертикальных «якорных» корнях годовичные кольца теряются на глубине ~ 1 м [8]. Древесина корня превращается в слабо упорядоченное кружево не затиллованных сосудов разного размера.

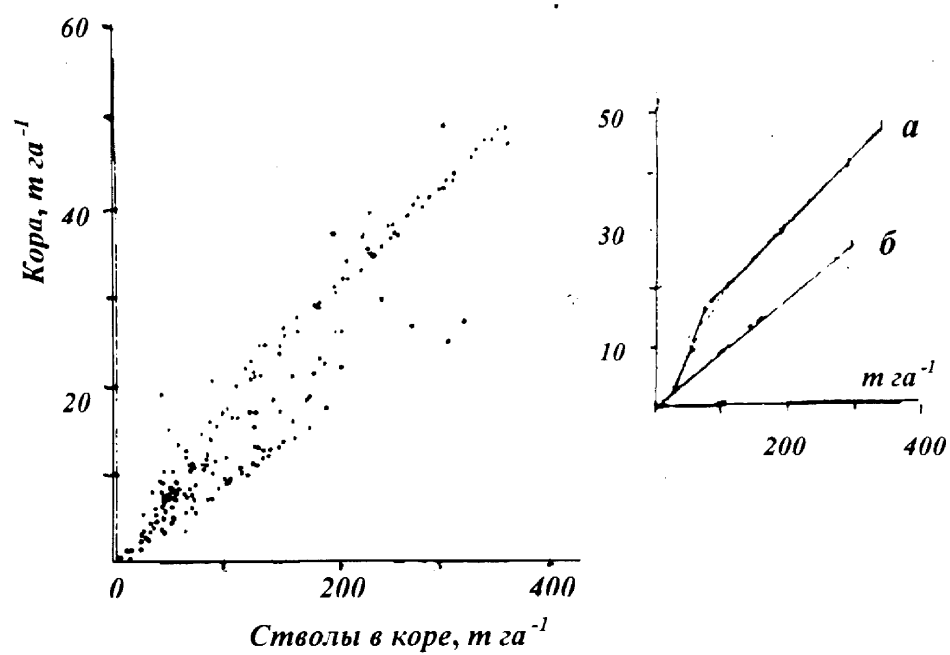


Рис. 3.5. Фитомасса стволов деревьев дуба черешчатого в коре и фитомасса стволовой коры (т га⁻¹). На схеме-выноске справа выделены 2 последовательности *а* и *б*, на которые распадается выборка. По данным [83].

Глава 4. ЭМИССИЯ CO₂ ПОВЕРХНОСТЯМИ ОСЕЙ ДРЕВЕСНОГО СКЕЛЕТА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ ТОЛЩИНЫ.

Средняя за сутки интенсивность дыхания, если ее измерять выделением C(CO₂) на единицу массы ствола (ветви), уменьшается с увеличением толщины (диаметра D) оси древесного скелета, так как в общей массе нарастает доля инертных тканей (корка, ядро; рис. 3.5; 4.1), не участвующих дыхания [91, с.133]. Причем диаметр ядра растет не только в абсолютном, но и в процентном отношении (рис. 4.1). Рост ядра происходит в 2 этапа. Первый завершается когда ядро занимает ~ 40% площади сечения ствола. Начало второго этапа ядрообразования соответствует диаметру ствола 24 см в коре (21 см без коры), что примерно соответствует времени завершения перестройки макроструктуры древесины (см. рис. 3.1).

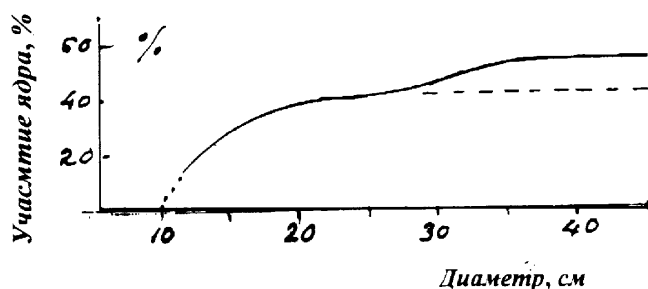


Рис. 4.1. Участие в объеме ствола дуба черешчатого (в коре) ядровой древесины (% объема) в зависимости от толщины ствола на высоте 1.3 м.

У тонких 2-3-х летних побегов интенсивность дыхания выше, благодаря подключению дыхания почек. Но почему интенсивность дыхания, приведенная к единичной поверхности скелетных органов (а ниже мы будем говорить об интенсивности дыхания R только в этом смысле), также зависит от их толщины, — менее понятно. В 1960-1980-е гг. предполагали, что величина $R(D)$ примерно постоянна [92, 107]. Позднее на дубе черешчатом было показано, что $R(D)$ у молодых деревьев возрастает с увеличением D почти линейно [87]. Однако в отдельных исследованиях была отмечена обратная тенденция (сводки [77, 107]). Априори зависимость $R(D)$ должна быть достаточно сложной.

По мере роста и увеличения диаметра скелетных образований дерева, условия газообмена существенно изменяются. Побег (ветвь) быстро утрачивает хлорофилл и способность к фотосинтезу. Сокращается запас почек. Сокращается число сочленений ветвей и ствола с осями высшего порядка, т.е. тех мест, где возможна энергоемкая перекачка олигосахаридов из одних симпластных доме-

нов в другие. Утолщается пробка, с началом перезакладок феллогена образуется корка, изменяется радиальная теплопроводность и газопроницаемость оси. Толщина наиболее интенсивно дышащей ткани – флоэмы F нарастает, затем сокращается и вновь нарастает в осях толще ~20 см (см. рис.3.1). Параллельно меняется интенсивность дыхания поддержания R_m .

Среди древесных растений дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) – один из видов наиболее полно изученных в отношении дыхания ствола и ветвей [13, 62-64, 87, 91, 92 и др.]. Имеются данные и по другим представителям рода *Quercus* [105-107]. Причем, основная масса наблюдений выполнена на интактных стволах с помощью накладных камер [62, 63, 87, 105, 106 и др.]. Это важно, потому что газообмен отрезков ствола имеет свои особенности: «травматическое» дыхание с иной интенсивностью и суточной динамикой [77, 92].

Мы попытались систематизировать накопленные данные по $R(D)$ у дуба черешчатого, построить эмпирическую зависимости $R(D)$ и интерпретировать её в связи с изменениями анатомической макроструктуры скелетных органов по мере их старения и роста [13, 69, 91]. Литературные данные о дыхании скелетных органов дуба [45-47, 87, 92] в основном покрывали диапазон D от 2 до 20 см. Наши замеры R расширили область изменения D до 75 см. Сумма всех данных позволила построить достаточно полную модель $R(D)$.

Зависимость $R(D)$ описывали двумя способами: 1) огибающими ломанными линиями, ограничивающими максимальные $\max R(D)$ и минимальные $\min R(D)$ значения, а также 2) расчетом средних величин R по классам D для совокупности литературных данных и оригинальных измерений (рис. 4.2).

Предварительная обработка данных показала, что зависимость $R(D)$ не линейна и, вероятно, имеет достаточно сложный вид, а число оценок $R(D)$ невелико, особенно в области $D > 25$ см. Поэтому мы привлекли дополнительно макроструктурные анатомические параметры, коррелирующие с изменениями $R(D)$, интерпретируя $R(D)$ как их функцию [13, 69, 91]. Были рассмотрены: толщина луба $F(D)$, толщина заболони (Sw), коры (Bk), корки (Obk) и плотность (Nr) широких сердцевинных лучей (СЛ шириной ≥ 0.30 мм) на единицу длины периметра годичного кольца ствола, ветви (дм^{-1}).

Оценки среднесуточной интенсивности дыхания $R(D)$ при заданном диаметре ствола (D) сильно варьируют ($CV \approx 40\%$). Это обусловлено колебаниями среднесуточной температуры; разным статусом деревьев в древостое (при одинаковых D угнетенные деревья имеют меньшие величины $R(D)$ в сравнении с господствующими [29]), изменениями $R(D)$ в стрессовых ситуациях (засухи и др. [20, 21, 23, 39, 50, 91 и др.]). Соответственно, собранные нами оценки $R(D)$, выполненные в разные годы, на разных деревьях и разными авторами имеют большой разброс. В тоже время, они дают ясное представление об общем характере зависимости $R(D)$ (рис. 4.2).

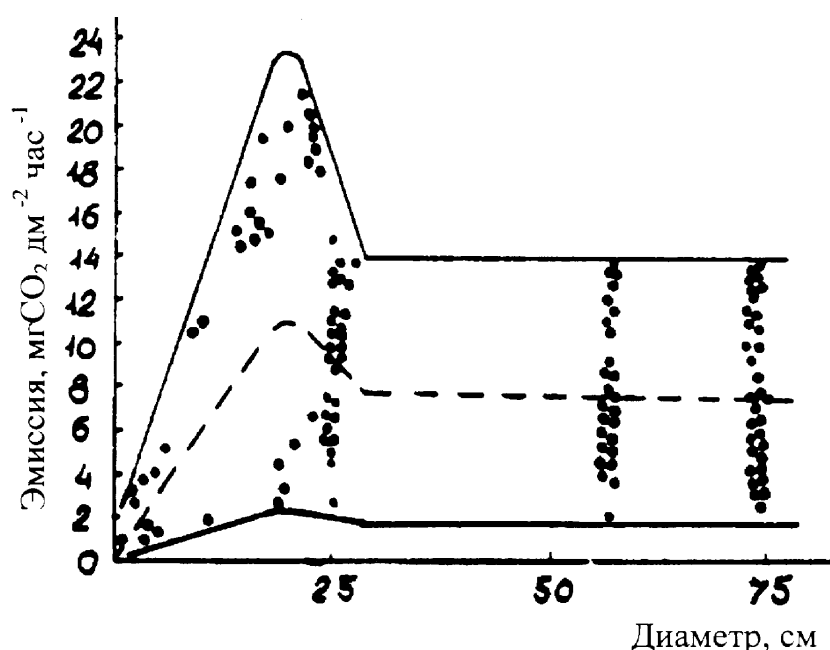


Рис.4.2. Среднесуточная интенсивность июльской эмиссии CO_2 с поверхности ствола *Quercus robur* L., расположенной выше 0.25 м, или ветви R , в зависимости от его (ее) толщины D в месте измерения - $R(D)$, $\text{мгCO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$. Данные «приведены» к температуре воздуха 15°C («дыхательная способность» [45, 46]). Сплошные линии огибают максимальные (R_M) и минимальные (R_m) значения R ; штрих-линия - $[R_M+R_m]:2$.

Общая черта зависимостей $R(D)$: линейное, или почти линейное нарастание до $D = 18 \div 22$ см и затем «сброс» R при $D > 20-22$ см. В области диаметров более 25 см дыхание $R(D)$, по-видимому, остается более или менее постоянным и колебания его величины уже мало зависят (или не зависят) от диаметра. Средние классовые величины $R(D)$, рассчитанные по совокупностям экспериментальных оценок, тесно коррелируют со средними между линейными (ломанными) ап-

проксимациями максимальных и минимальных значений $[R_{max}+R_{min}]:2$ (табл. 4.1). Коэффициент корреляции 0.95;

$$R(D) \approx 1.0 [R_{max}+R_{min}]:2.$$

Такое описание позволило заполнить пробелы экспериментальных наблюдений и по средним между огибающими максимальных и минимальных значений воссоздать непрерывный ряд $R(D)$. Модельная реконструкция полной зависимости $R(D)$ на всем диапазоне диаметров представлена в табл. 4.1.

Таблица 4.1. Средняя интенсивность эмиссии CO_2 поверхностями стволов (ветвей) дуба черешчатого R , в зависимости от их диаметра в коре ($\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$) по данным авторов и литературным данным [38, 87, 91 и др.].

Диаметр, см	июль		август		сентябрь		октябрь	
	$\frac{R_{max}+R_{min}}{2}$	$R(D)$	$\frac{R_{max}+R_{min}}{2}$	$R(D)$	$\frac{R_{max}+R_{min}}{2}$	$R(D)$	$\frac{R_{max}+R_{min}}{2}$	$R(D)$
3	4.3	3.5	5.3	5.7	1.3	1.2	0.8	0.6
6	6.2	5.7	7.1	7.0	2.1	1.6	1.2	1.2
11	9.5	8.7	10.2	8.7	3.5	4.1	1.9	2.1
18	12.5	11.8	13.3	12.7	4.9	5.1	2.5	2.7
25	8.4	9.0*	8.5	-	3.9	4.1*	1.5	1.3*
57	8.4	8.6*	8.5	9.3*	3.9	2.0*	1.5	1.5*
75	8.4	7.8*	8.5	7.3*	3.9	4.2*	1.5	1.6*

Примечание. $(R_{max}+R_{min}):2$ - средние между максимальными R_{max} и минимальными R_{min} значениями, R - средняя интенсивность дыхания по прямым определениям, * - в т.ч. по данным авторов.

В области низких диаметров результаты наших измерений R полностью согласуются с данными других авторов. Так, июльская эмиссия CO_2 деревом 4 (см. табл. 1.1), имевшим диаметр ствола 15 см, равнялась в среднем $11 \text{ мгCO}_2 \text{ дм}^2 \text{ час}^{-1}$, что прекрасно вписывается в общую последовательность $R(D)$ (рис. 4.2).

Величина эмиссии CO_2 меняется в течение сезона, достигая своего максимума в конце июля – первой половине августа, и снижаясь к осени (рис. 4.3) [45, 46, 87, 105, 106]. Наиболее интенсивная эмиссия CO_2 идет из отрезков ствола и ветвей $D \approx 20$ см. Максимум $R(D)$ в районе $D \approx 20$ см не выражен только при осенних наблюдениях (сентябрь, октябрь).

Из полученной зависимости $R(D)$ вытекает, что достижение древесным цилиндром диаметра ~ 20 см есть некоторое критическое событие в онтогенезе ствола или скелетной ветви. Пороговый характер диаметра ~ 20 см подтверждает анализ макроструктуры осей дерева.

Заболонь и луб к $D \approx 20$ -22 см завершают свое утолщение по параболическому типу и переходит к развитию по экспоненциальной зависимости [13, 69, 91]. Но особенно четко пороговый характер диаметра ~ 20 см прослеживается при анализе числа и процентного участия в древесине крупных сердцевинных лучей (СЛ).

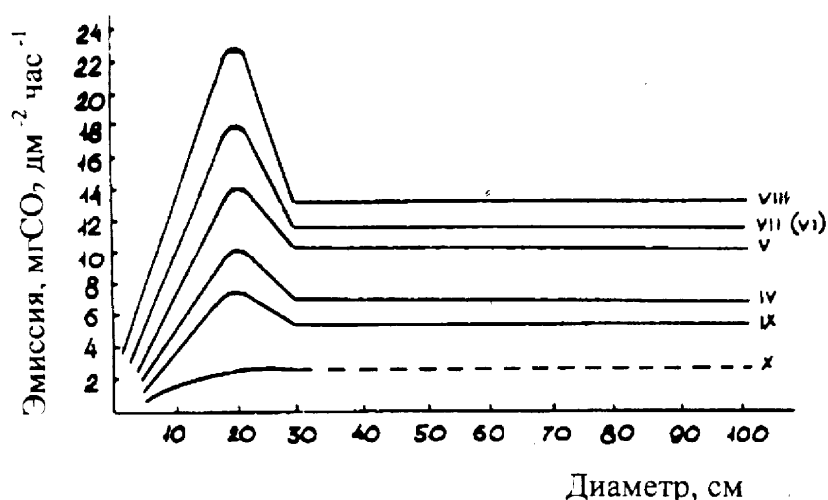


Рис.4.3. Среднедневная интенсивность эмиссии CO₂ в зависимости от толщины осей древесного скелета, мгСО₂ дм⁻² час⁻¹, в течении вегетации: IV-X месяцы.

Линейная плотность $Nr(D_x)$ СЛ шириной ≥ 0.3 мм (табл. 4.1) достаточно тесно коррелирует с оценками интенсивности дыхания ствола $R(D_x)$. Коэффициент корреляции Nr vs R в летние месяцы - $0.74 \div 0.89$ (табл. 4.2). Коэффициенты корреляции дыхания R с толщиной луба $F(D_x)$, заболони $Sw(D_x)$ и прочими анатомическими показателями, рассмотренными нами, - низки и недостоверны $0.0 \div 0.4$. Отмечается, однако, тенденция их увеличения к осени. Сентябрьские оценки коэффициентов корреляции $F(D_x)$ vs $R(D_x)$ и $Sw(D_x)$ vs $R(D_x)$ возрастают до $r = 0.41$ и $r = 0.30$ соответственно.

Густота наиболее многочисленных мелких СЛ (шириной ≤ 0.2 мм) почти не коррелирует с интенсивностью газообмена скелетно-проводящих органов дерева. Соответственно и общая численность СЛ (шириной ≥ 0.03 мм), в которой мелкие СЛ преобладают, тоже мало связана с интенсивностью эмиссии CO₂. Однако к осени коэффициенты корреляции общей плотности сердцевинных лучей и их участия в поверхности древесного цилиндра возрастают до значимых

величин (в сентябре 0.29 и 0.41 соответственно). Вероятно, это обусловлено участием СЛ всех классов крупности в накоплении зимних запасов органических веществ.

Только широкие (крупные) СЛ: их наличие, плотность, участие в поверхности, - несмотря на свою не многочисленность, играют значительную, а возможно, и ведущую роль в CO_2 -газообмене надземных осевых скелетных органов деревьев дуба во все время вегетации.

Таблица 4.2. Коэффициенты корреляции $r \pm m(r)$ интенсивности дыхания $R(D_x)$ скелетных осей разной толщины D_x (диаметр без коры) с линейной плотностью сердцевинных лучей (дм^{-1}) и долей их участия в поверхности древесного цилиндра (%).

Месяц определения $R(D_x)$	Ширина сердцевинных лучей				
	≥ 0.03 мм	≥ 0.25 мм	≥ 0.30 мм	≥ 0.35 мм	≥ 0.40 мм
линейная плотность СЛ по периметру, дм^{-1}					
июль	0.07±0.33	0.64±0.12	0.82±0.07	0.89±0.04	0.85±0.06
август	0.14±0.20	0.55±0.15	0.74±0.09	0.81±0.07	0.77±0.08
сентябрь	0.29±0.18	0.68±0.11	0.75±0.09	0.75±0.09	0.74±0.09
октябрь	0.27±0.19	0.49±0.16	0.70±0.11	0.79±0.08	0.75±0.09
% СЛ в поверхности древесного цилиндра					
июль	0.12±0.21	0.67±0.11	0.82±0.07	0.79±0.08	0.80±0.07
август	0.18±0.19	0.57±0.13	0.79±0.08	0.69±0.11	0.67±0.11
сентябрь	0.41±0.17	0.68±0.11	0.69±0.11	0.60±0.13	0.65±0.12
октябрь	0.12±0.22	0.52±0.15	0.78±0.08	0.69±0.11	0.64±0.12

Примечание. Приведены средние геометрические значения $\pm m$, без учета асимметрии доверительных интервалов.

Тема зависимости дыхания от диаметра ствола и ветвей активно разрабатывалась в 1960-1980 гг. [92, 107 и др.]. Исследования отрезков стволов и ветвей показали приблизительное постоянство дыхания единичной площадки. Во многих случаях наблюдался слабый тренд к уменьшению R с ростом D_x [92, 107]. В.А. Соловьев, занимавшийся исследованием газообмена на срубленных стволах, отмечает неоднозначность литературных данных по $R(D)$ [77].

Первые наблюдения на интактных стволах, выполненные с помощью накладных камер, также не выявили определенной зависимости $R(D)$. К. Негисси (К. Negissi) отметил отсутствие общей закономерности [104, 105 и др.]. А.М. Якшина, работавшая в основном с молодыми растениями *Quercus robur* толщиной 2-7 см, говорит о некотором уменьшении R с ростом диаметра [43, 92]. Отметим при этом, что она регистрировала, по-видимому, совокупное дыхание

ствола (ветви) и покоящихся почек, достаточно обильных у дуба на осях моложе 10 лет. Особенно интенсивно дышат почки на 1-2 летних побегах. Кроме того интенсивность дыхания в работах того периода чаще всего оценивали на единицу массы. А это неизбежно определяло сокращение оценок интенсивности дыхания с возрастом и размером оси.

Опыты Якшиной убедительно показали необходимость дифференцированного подхода к скелетным осям разной толщины при оценке общих дыхательных затрат дерева. Последующие, более точные и обширные исследования, выполненные в Институте лесоведения РАН [87], обнаружили практически линейное нарастание среднесуточной поверхностной эмиссии CO_2 ($\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$) деревьями дуба (при стандартной температуре $+15^\circ\text{C}$ и $Q_{10}=2.2$) при увеличении толщины скелетных органов. Оказалось безразличным ствол это или ветвь: вся совокупность точек $\{R; D\}$ описывалась единой регрессией $R(D)$ [87].

На рис. 4.2 мы собрали данные о дыхании стволов дуба черешчатого в зависимости от их диаметра D в месте измерения R , приведенные к температуре 15°C исходя из $Q_{10} = 2.2$ [46, 77, 91, 104]. Построив огибающие экспериментальных точек, мы видим, что экстремальные значения $R(D)$ у осей разной толщины различаются в 2-4 раза. Изменения $R(D)$ обусловлены зависимостью от диаметра оси ростовой (R_g) и транспортной (R_t) составляющих дыхания. Дыхание поддержания R_m благодаря связанным с толщиной оси возрастным изменениям объема и структуры основной дышащей ткани – флоэмы, вероятно, также зависит от D .

От D зависит интенсивность роста, а следовательно и величина R_g . В однотипных условиях при фиксированном возрасте толстые деревья образуют большие приросты ΔD вплоть до окончания периода «большого роста» [29]. В ходе роста каждого дерева меняются средние значения прироста по диаметру ΔD , ширина годовых колец. При описании интенсивности роста в зависимости от диаметра мы пользовались таблицами хода роста деревьев дуба по Моисеенко [67] для II класса бонитета, преобладающего в нагорных дубравах ТОЛ (см. табл. 3.3). Это не вполне корректно, т.к. при таком подходе средние приросты отражают не только индивидуальные онтогенетические изменения, но и изме-

нения, связанные с переменами в структуре древостоя при отпаде. В тоже время они дают достаточно полное представление о средней интенсивности прироста

Интенсивность транспортной составляющей дыхания должна быть пропорциональна величине нисходящего потока через поперечное сечение проводящего луба. Хотя общая ширина луба существенно изменяется (формулы 1, 3), толщина его проводящей части остается, как мы полагаем, примерно постоянной в течение всей жизни дерева. Работает тонкий слой из 2-3-х ситовидных элементов. Поэтому, пренебрегая общей толщиной слоя флоэмы, транспортную нагрузку приближенно можно охарактеризовать отношением листовой массы дерева Mf к периметру ствола πD_x (листовая масса, приходящаяся на единицу периметра). Данные, полученные на модельных деревьях позднего дуба в нагорных дубравах Теллермановского леса, приведены в табл. 4.3.

Таблица 4.3. Листовая масса Mf , приходящаяся на единицу периметра ствола πD_x на высоте 1.3 м (кг дм^{-1}), в зависимости от диаметра дерева дуба D_x и его положения в пологе древостоя (класс роста) [6, 15, 55, 91].

Класс роста	D_x , см											
	4	8	12	16	20	24	28	32	36	40	60	80
I-II	0.3	0.3	0.4	0.7	1.0	1.1	1.3	1.3	1.4	1.5	1.0	0.7
II-III	0.2	0.2	0.2	0.2	0.5	0.7	0.9	1.0	1.1	1.2	0.8	0.6
IV	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3	0.5	0.7	0.8	0.9	0.6	0.5

По-видимому, достигнув максимума ($\sim 1.55 \text{ кг дм}^{-1}$ для ширококронных деревьев I класса роста; $\sim 1.33 \text{ кг дм}^{-1}$ для деревьев II класса со средней шириной кроны и 1.12 кг дм^{-1} для узкокронных III класса роста), транспортная нагрузка луба начинает медленно снижаться. Некоторое сокращение транспортной нагрузки луба у деревьев 200 лет и старше (табл. 4.3, диаметры 60 - 80 см) не отражает, однако, её реальную величину. При старении на стволе появляются сухобочины, часто скрытые, и, несмотря на увеличения диаметра и сокращение величины ($Mf : \pi D$), транспортная нагрузка функционирующих участков луба может не меняться. В то же время, суммарная величина R_t уменьшится в соответствии с сокращением общей рабочей поверхности проводящей флоэмы.

Соотношение ростовой и транспортной компонент стволового дыхания изменяется в течение сезона. Поэтому мы рассчитали регрессии дыхания на параметры деревьев разной толщины по месяцам для двух летних (июль, август) и двух осенних (сентябрь, октябрь) месяцев. Полученные коэффициенты регрес-

сий (табл. 4.4) вполне логичны и согласуются с нашими представлениями о сезонной динамике флоэмного транспорта и прироста древесины. Ростовая составляющая дыхания максимальна в августе, это второй максимум, наступающий после июльской паузы, в период прироста поздней древесины дуба (см. рис. 2.3) и затем утолщения вторичных оболочек у новообразованных анатомических элементов [4, 20, 23, 45, 46, 90, 93]. В осенние месяцы после завершения прироста R_g близка нулю. Транспортная составляющая, R_t постепенно снижаясь, остается заметной вплоть до октября. Наконец, аддитивная постоянная уравнений, которую можно интерпретировать как «дыхание поддержания» R_m , описывает в том числе расходы на формирование и хранение запасных веществ, и максимальна в июле, но сохраняется на высоком уровне до сентября и октября.

Таблица 4.4. Регрессии среднесуточного дыхания (R_i) ствола по месяцам (i) на «транспортную» нагрузку луба (f) и прирост стволовой древесины ($\sim \Delta D$): $R_i = a \cdot f + b \Delta D + c$, где f - листовая масса, приходящаяся на единицу длины поперечного сечения луба в месте измерения R_i , кг дм⁻¹; ΔD - прирост по диаметру, мм.

Месяц	Дыхание *, мг CO ₂ ·дм ⁻² ·час ⁻¹	Составляющие R_i , мгCO ₂ ·дм ⁻² ·час ⁻¹			Коэфф. корреляции
		транспортная	ростовая	поддержания	
июль	$R_8 = 8.6$	+ 1.1· f	+ 0.5· ΔD	+ 6.5	0.6
август	$R_7 = 9.1$	+ 1.4· f	+ 2.0· ΔD	+ 3.7	0.4
сентябрь	$R_9 = 3.8$	+ 0.6· f	+ 0.0· ΔD	+ 3.2	0.6
октябрь	$R_{10} = 2.1$	+ 0.1· f	+ 0.0· ΔD	+ 2.0	0.8

* численные значения R_{7-10} приведены для транспортной (листовой) нагрузки луба $f = 1$ кг·дм⁻¹ и среднего прироста $\Delta D = 2$ мм год⁻¹

При больших диаметрах интенсивность R у дуба черешчатого снижается, ~ на ~50% по сравнению с $R(20$ см). Снижение величины $R(D)$ у наиболее толстых стволов недавно было обнаружено и у ели [65]. Отечественные работы по измерению интенсивности дыхания сосны обыкновенной [22, 23, 93] позволяют предполагать и у сосны сходное возрастание интенсивности дыхания при увеличении диаметра осей только до 17-18 см [23], а затем, при больших диаметрах, следует сокращение R (рис. 4.4).

Мы объясняем зависимость интенсивности эмиссии CO₂ поверхностями скелетных органов от их диаметра на основе представлений общей модели, предложенной Ю.В. Гамалея [12]. Апопластный энергозатратный нисходящий флоэмный транспорт приходит на смену симпластному, не требующему затрат, в сочленениях осей более высокого порядка, с осями низших порядков. Энерго-

ёмкий транспорт сменяется менее затратным симпластным при переходе, в частности, из кроновой в подкроновую «деловую» части ствола, что определяет резкое сокращение интенсивности дыхания (косвенно это подтверждает скачек водного потенциала луба [42]). Действительно, число контактов, с осями высших порядков и транспортная нагрузка осей высшего порядка энергоёмким транспортом, сокращаются на переходе из кроны к безсучковой зоне ствола. Соответственно, уже не требуется и активная накачка пластических веществ в симпластные домены и под кроной вниз по стволу раствор олигосахаров течет в полном соответствии с классической моделью просто по градиенту концентраций [38, 39, 43, 99].

Дать число развилок по моделям.

Полученные данные позволяют нам точнее оценить дыхательные затраты дубняков: с учетом не только общей поверхности скелетных органов, но и ее распределения по ступеням толщины осей древесного скелета и неравнозначности их участия в эмиссии CO_2 из ствола. Уточнение размера дыхательных затрат древесных растений приобретает особое значение в связи с моделированием роста и развития деревьев и определением роли лесов в глобальном углеродном цикле [39, 63, 91, 108].

Кроме того мы на пядь приближаемся к пониманию одного из фундаментальных вопросов теории продукционного процесса. Что ограничивает прирост и габитуальные параметры одних деревьев в сравнении с другими? Почему при равной потенциальной продуктивности фотосинтеза, при равных величинах BPP , единичной массы или площади поверхности листьев, - одни деревья накапливают NPP массу в 2-4 раза интенсивнее, чем такие же здоровые и нормальные их соседи. В популяции сожительствуют скупые и расточительные особи, а различия между ними, вероятно, определяет организация флоэмного транспорта.

Перефразируя данные табл. 4.3 и рассматривая обратную величину, – обеспеченность единицы листовой массы путями оттока ассимилятов к корням мы видим (табл. 4.5), что после утолщения оси больше $D_x = 15 - 20$ см протяженность флоэмы, приходящаяся на единицу листовой массы, в несколько раз сокращается. Это означает, что основные запасы пластических веществ у взрос-

лых деревьев хранятся и потребляются в кроне, в относительно тонких осях древесного скелета.

Мощность симпластного транспорта под корну и по стволу к корням, определяет развитие разных типов крон по ширине. Те, кто эгоистически не развивает пути оттока ассимилятов, - больше вкладывают и в построение кроны и в построение древесины. И селекционеры, и комфортные условия отбирают транжиров, которые что ни произведут, тут же вкладывают в рост, не выходя за пределы кроны. Скупцы копят и питают корневую массу, запасующие ткани.

Таблица 4.5. Обеспеченность листовой массы дерева Mf путями оттока продуктов фотосинтеза (протяженность проводящей флоэмы, приходящейся на высоте 1.3 м на единицу листовой массы ($\pi D : Mf$), дм кг^{-1}), в зависимости от диаметра дерева дуба D и его положения в пологе древостоя (класс роста) [5-7, 15, 55, 91].

Класс роста	D , см											
	4	8	12	16	20	24	28	32	36	40	60	80
I-II	3.4	3.4	2.8	1.4	1.0	0.9	0.8	0.7	0.7	0.7	1.0	1.3
II-III	5.9	5.9	5.9	5.6	2.0	1.4	1.1	1.0	0.9	0.8	1.2	1.6
IV	10	10	10	10	10	3.1	2.0	1.5	1.2	1.1	1.6	2.1

В скелетных корнях зависимость интенсивности дыхания от их диаметра противоположна наблюдаемой у надземных осей. Толстые корни дышат менее интенсивно, чем тонкие [48]. У сосны интенсивность дыхания корней диаметром 0.8 см ~ в 1.5 раза выше, чему корней диаметром 2.0 см при тихой погоде. (При грозе и дожде различия сглаживаются.) У березы корни диаметром ~ 1.5 см дышат в 2 раза интенсивнее корней диаметром ~ 3 см. И связано это с тем, что тонки корни совершают особенную работу, осуществляя поглощение почвенных растворов [40].

Подводя итог материалам этой главы, отметим, что узкий слой дышащих клеток у деревьев изолирован от внешнего мира корой и коркой. Широкие СЛ образуют в непроводящем лубе рыхлые дилатационные зоны [37, 90] с межклетниками, заполненными газовой фазой [69]. Они играют, по-видимому, особую роль в радиальном газообмене стволов и ветвей [8]. Статистическая и морфологическая обособленность крупных СЛ у дуба [88], как и у многих других древесных пород, свидетельствует об их функциональной специализации.

Глава 5. ТЕМПЕРАТУРА И ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ: СТВОЛ, КОМЕЛЬ, КОРЕНЬ.

Интенсивность дыхания, как и любого физико-химического процесса, описывается показательной функцией температуры окружающей среды (уравнение Михаэлиса):

$$R = Q^{T-T_0} \quad (1),$$

где R интенсивность выделения CO_2 или поглощения O_2 единицей массы или площади поверхности органа (организма, ткани);

Q – постоянное основание, температурный коэффициент;

T , °C – температура окружающего воздуха или температура дышащих клеток, тканей;

T_0 , °C – нижняя температурная граница, за которой, данный физико-химический процесс прекращается: $R \approx 0$.

Особенность живых биохимических систем в регулируемости, подстройке набора реакций осуществляемых за счет дыхания к условиям среды и фазам состояния организма. Поэтому при исследовании биологических объектов формулу (1) чаще записывают в усеченном виде, применительно к данному температурному интервалу:

$$R = R_0 \cdot Q_{10}^{\Delta T : 10} \quad (2),$$

В диапазоне температур, выбранном для эксперимента, росту температуры на $\Delta T = 10^\circ\text{C}$ соответствует увеличение интенсивности дыхания в Q_{10} раз (R_0 – интенсивность дыхания в начале исследуемого температурного интервала).

По обзору В.А. Соловьева [77] большинство растений в интервале температур $0-10^\circ\text{C}$ имеют $Q_{10} = 3$; при температурах $10-20^\circ\text{C}$ $Q_{10} = 2.5$; при $20-30^\circ\text{C}$ $Q_{10} = 2$; а при $30-40^\circ\text{C}$ $Q_{10} = 1.5$. Johansson (1933) для интактных участков стволов древесных растений в диапазоне $5-20^\circ\text{C}$ дает $Q_{10} = 2$.

Lohr (1957) для кряжа *Fagus silvatica* при $5-15^\circ\text{C}$ дает $Q_{10} = 2.3$; а при $10-20^\circ\text{C}$ $Q_{10} = 2.6$. Малые образцы – отрезки ствола *Acer platanoides* при $18-28^\circ\text{C}$ демонстрировали $Q_{10} = 1.7-1.9$ (обзор [77]).

Температурная зависимость дыхания (1) у древесных растений практически никогда не выполняется точно. Значения Q_{10} , определенные для одного и того же объекта не совпадают на разных температурных интервалах. Так, по К. Не-

gissy [105. 106] у растущих деревьев *Quercus mirsinaefolia* в интервале 0-10°C $Q_{10} = 3.6$; а при $T = 25-30^\circ\text{C}$, - $Q_{10} = 2$. Не совпадают значения Q_{10} и на разных временных интервалах, например в разные сезоны, в годы с разной влагообеспеченностью [20-22, 73]. Основная причина – изменения соотношений функциональных составляющих дыхания. Например, в конце августа в центральной полосе России ростовая составляющая дыхания обычно сокращается до минимума $R_g \approx 0$.

Если рассмотреть массив наших данных $R(T)$, накопленных за год, наблюдается полное отсутствие какой-либо определенной зависимости эмиссии CO_2 от температуры воздуха ли, ствола ли дерева, – безразлично (рис. 5.1). Средние значения $R(T)$ даже снижаются при росте температуры ствола.

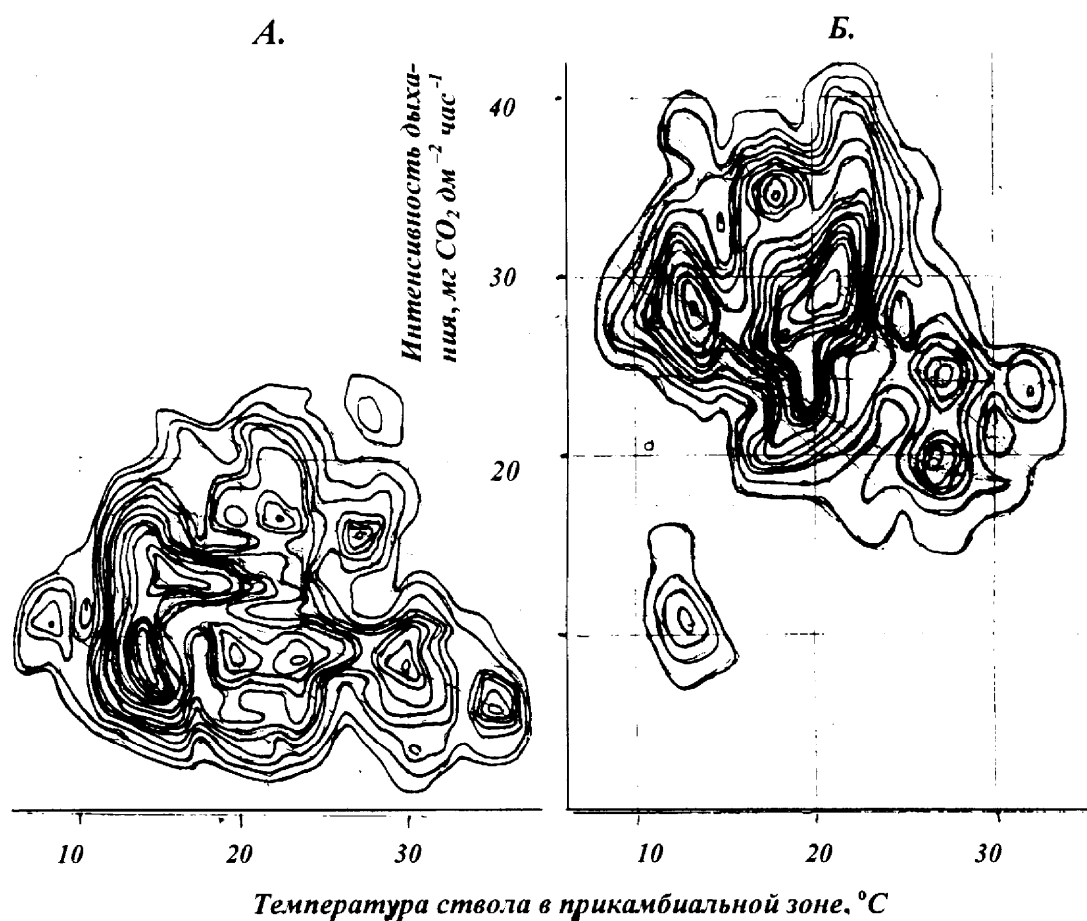


Рис. 5.1. Интенсивность дыхания и температура ствола в прикамбиальной зоне на высоте 1.3 м (А.) и у комля на 0.2 м (Б.).

Сечения рельефа распределения накопленных частот - 5 случаев на скользящий класс, усредняющий частоты в 18-и исходных классах. Каждый из двух массивов включает более 500 среднечасовых наблюдений.

Даже на коротком интервале длиной в 10 дней (рис. 5.2) зависимость $R(T)$ не удастся обнаружить. В то же время, если выделить определенное более узкое время суток, 1 часовой интервал (рис. 5.3), она видна достаточно отчетливо.

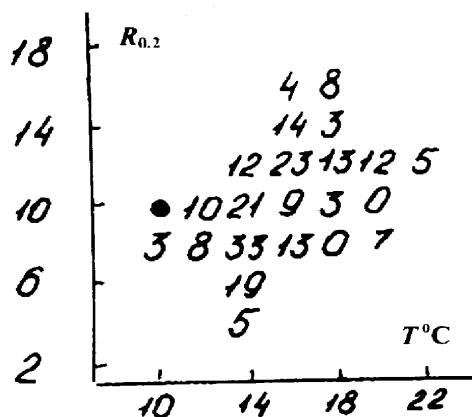


Рис. 5.2. Распределение сочетаний температуры ствола $T^{\circ}\text{C}$ и интенсивности дыхания в начале дня $R_{0.2}$ (с 4 до 9 часов), 219 среднечасовых дат.

Точка (•) соответствует началу светового дня (4 час); интенсивности дыхания $10 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$ и температуре 10°C

В природных условиях суточный ход дыхания чаще всего обратен ходу температуры [28, 106].

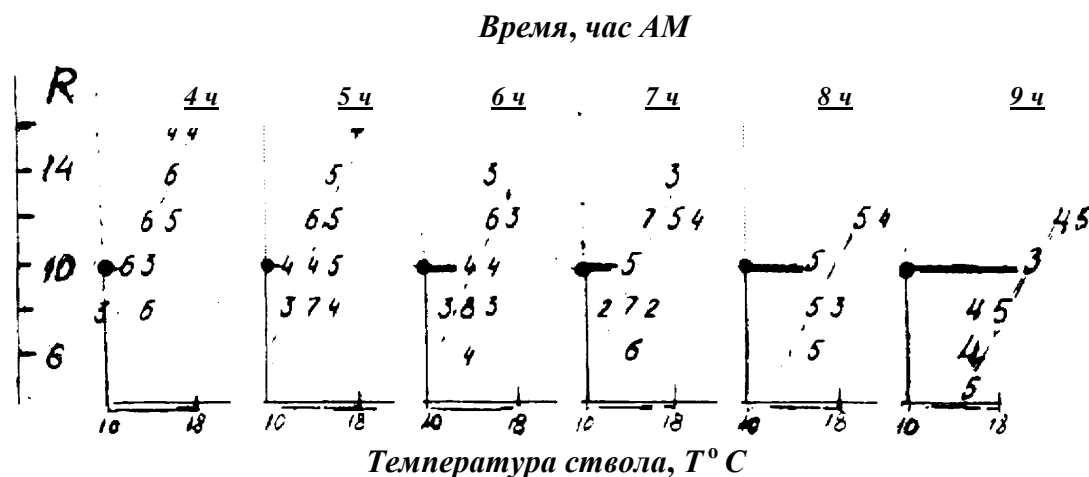


Рис. 5.3. Интерференция воздействий на интенсивность дыхания ствола на высоте 0.2 м (R , $\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$) температуры ($T^{\circ}\text{C}$) и суточных изменений состояния дерева (время, час до полудня). Ход модальных сочетаний ($T^{\circ}; R$).

Казалось бы все просто, - основная дышащая ткань – флоэма выделяет углекислый газ в соответствии с законом (1). При этом, дыхание поддержания R_m работает днем и ночью. Возможно, день и ночь работает ростовая составляющая дыхания R_g , когда она работает. Только транспортная компонента R_t обязана иметь явную суточную динамику, интенсифицируясь во второй половине дня и прекращаясь к полуночи или утром. Можно ожидать максимума транспортных затрат с задержкой на время переноса ассимилятов от кроны к стволу, а

затем по стволу к комлю, - на 6-8 часов, то есть со второй половины дня до ночи.

В динамику эмиссии CO_2 вносит коррективы суточная пульсация восходящего тока пасоки. В течение светового дня скорость тока пасоки у дуба отличается высоким постоянством. Достигнув в утренние часы некоторого стабильного уровня, она в дальнейшем практически не реагирует на колебания внешних условий [17]. С заходом солнца ток пасоки резко обрывается и в темное время суток поддерживается на минимальном уровне. Н.Г. Жиренко пишет о трапециидальном сигнале, фиксируемом в светлое время суток датчиками интенсивности тока пасоки при установившейся летней листовой массе деревьев [17, 18]. Такой же трапециидальный сигнал следует ожидать и в эмиссии CO_2 в связи с изменениями скорости потоков пасоки. Совместную работу систем дыхания и водопотребления у дерева дуба можно, упростив ситуацию, считать проходящей в двух режимах: интенсивного дневного и минимального ночного потоков воды вверх по стволу. Соответственно, уровень дневной латеральной эмиссии CO_2 , понижен в сравнении с тем, чего можно бы ожидать, исходя из температурной зависимости $R(T)$. Ток пасоки забирает в восходящий путь к кроне значительную часть углекислоты выделяемой флорой [28, 106]. Именно поэтому в период максимальных температур и максимальных дневных загрузок нисходящего флоэмного транспорта на его стартовых позициях, ниже по стволу мы не наблюдаем соответствующего максимума эмиссии CO_2 .

В суточную динамику температуры тканей вносят вклад и внутренние энергоёмкие процессы. Очевидно, - дерево способно в некоторой мере регулировать свою температуру. Наряду с пассивной линией поведения, когда градиенты температуры воздух-ствол пропорциональны скорости изменений температуры воздуха, существуют режимы активного подогрева и охлаждения ствола (рис. 5.5). Так, при скорости нагрева воздуха $3\text{ }^\circ\text{C час}^{-1}$, ствол при пассивном режиме за час успеет прогреться только на $0.9\text{ }^\circ\text{C}$, - и в результате окажется на $\sim 2\text{ }^\circ\text{C}$ холоднее воздуха (точка 0 на рис. 5.5). Но наряду с этим, существует и активный температурный режим, когда при той же скорости подъема внешней температуры ствол будет нагреваться еще быстрее и станет на $\sim 1\text{ }^\circ\text{C}$ теплее окружающего воздуха (точка 1 на рис. 5.5).

При остывании воздуха со скоростью $\Delta T \sim -4 \text{ }^\circ\text{C час}^{-1}$ (точки 2-4 на рис. 5.5.) температура ствола может остаться на $4 \text{ }^\circ\text{C}$ выше температуры воздуха (точка 2), но при том же режиме охлаждения ствол может оказаться только на $2 \text{ }^\circ\text{C}$ теплее (точка 3), или даже холоднее остывающего воздуха на $0-1 \text{ }^\circ\text{C}$ (точка 4). В.Н. Карасев [32, 33] связывал такие различия температур дерева и окружающего воздуха с охлаждающим, или наоборот, согревающим действием воды, выбираемой корнями из почвы. Мы же склонны видеть в этом проявления слабо выраженной терморегуляции, которая лишь в отдельных редких случаях становится у растений очевидной [14].

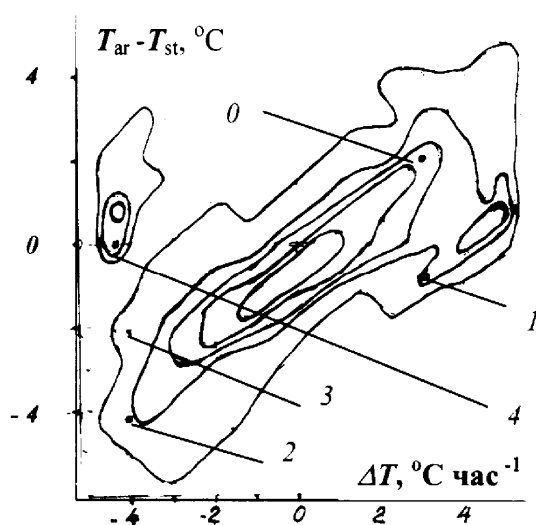


Рис. 5.4. Разность температуры воздуха, проходящего через экспозиционную камеру (T_{ar}), и ствола (T_{st}) в зависимости от скорости изменения температуры воздуха.

ΔT , град. час⁻¹ – изменение температуры в течении предыдущего часа.

Точки: 0 – ствол на 2° холоднее воздуха; 1 – ствол на 1° градус теплее воздуха; 2 – ствол на 4° теплее; 3 – ствол на 2° теплее; 4 – T° ствола равна T° воздуха.

В конце 1960-х гг. под руководством А.А. Молчанова был выполнен мониторинг суточной динамики градиентов температуры ствол – воздух у дерева дуба от «0» до 11 м высоты. Раньше и резче всего дерево переходит к режиму теплоотдачи (ствол теплее воздуха) в области кроны. С 18 часов до 21 часа декретного времени (16 ÷ 19 часов по солнцу) температура ствола в кроне возрастает и в течении 1-2-х часов (на разных высотах в разное время) превышает температуру воздуха на 4°C [52, рис. 13, с. 71]. В прикорневой зоне ствола суточная динамика разности температур ствола и воздуха не выражена. Развитие отрицательного градиента температур в системе воздух – крона, скорее всего, обусловлено тепловыделением при дыхании, обеспечивающем загрузку продукции фотосинтеза в пути нисходящего флоэмного транспорта.

Существование у дерева режимов активной терморегуляции подтверждает анализ точечной диаграммы: температура воздуха – температура ствола. Точки

экспериментальных наблюдений образуют трезубец (рис. 5.5). Его «зубцы» *a-c* (выноска схема на рис. 5.5 *A*) соответствуют режимам: пассивному (средний – *b*), режиму охлаждения (*c*) и режиму нагрева (*a*). Аналогичная картина наблюдается и у другого дерева в другом году (рис. 5.5 *B*). В этом случае, линия «*c*» - охлаждение, - представлена только в области температур воздуха 10 - 15 °С, очевидно, однако, что реализуется та же схема трех возможных соотношений температур ствола и воздуха.

В целом режимы активной регуляции температуры ствола (охлаждение или нагрев) занимают ~50% времени вегетации. Остальные ~50% времени приходятся на пассивный температурный режим. В роли «кондиционера», вероятно, выступает флоэма.

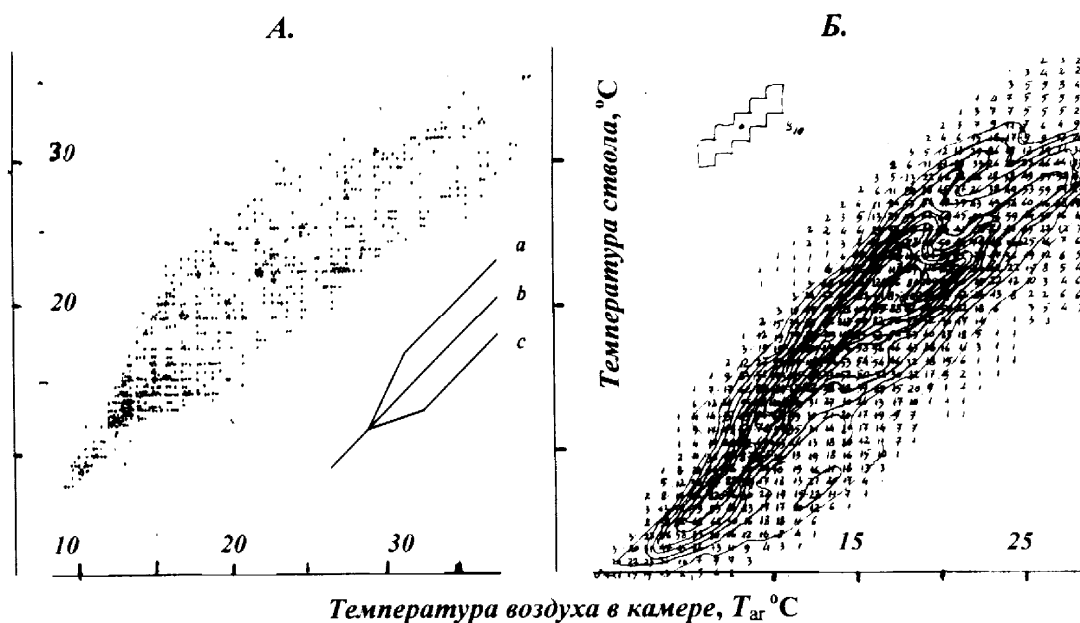


Рис. 5.5. Соотношение температуры воздуха (T_{ar}°), поступающего в эмиссионную камеру, расположенную на стволе на высоте 1.3 м, и температуры ствола (T_{st}° , см. рис. 1.3).

A. – Точечная диаграмма. Дерево 3. 1992 г. На выноске – схеме выделены 3 последовательности $\{T_{ar}; T_{st}\}$: *a*, *b* и *c*, соответствующие нагреву, нейтральному режиму и охлаждению ствола.

B. – Диагональное сглаживание поверхности распределения. Дерево 2. 1991 г. Слева показана область скользящего диагонального сглаживания по 10 датам. Среднее значение присваивалось центру области сглаживания, отмеченному на выноске точкой. Режим «охлаждения» *c* представлен в области температур $T_{ar} = 10 - 15^{\circ}\text{C}$.

Поскольку интенсивность дыхания зависит от градиента температуры ствол – воздух (рис. 5.4), представлялось логичным при исследовании температурной зависимости дыхания ввести поправки на разность температур воздуха $T_{\text{ар}}$ и ствола $T_{\text{ст}}$. Вычитая по $1 \text{ мгСО}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ час}^{-1} \text{ град}^{-1}$ на 1 градус разности ($T_{\text{ст}} - T_{\text{ар}}$), мы получим оценки R , приведение к ~ 0 – градиенту ствол-воздух.

Интенсивность R резко меняется в течение сезона, суток, а иногда и нескольких часов [63, 64, 104]. Так, выше, рассматривая на рис. 5.2 и 5.3 температурную зависимость дыхания в утренние часы с 6 до 11, мы видели, что $R(T)$, оставаясь примерно линейной функцией T ($r = 0.4 \div 0.6$), со временем все более сдвигается в область высоких температур и малых интенсивностей дыхания (рис. 5.3). За 5 часов (от 6 утра до 11 часов) модальная температурная прямая (R ; T) смещается на $+6^\circ\text{C}$ и на -4 мг СО_2 . Объединив данные за 6-11 часов в одном двухмерном массиве (рис. 5.2) мы вообще потеряли возможность видеть зависимость дыхания от температуры ($r = 0.1 \div 0.2$).

Такое описание исключило воздействие на интенсивность дыхания изменений связанных с суточным режимом существования дерева и позволило выделить наиболее часто встречаемые значения интенсивности дыхания по градиентам температуры (максимумы плотности распределения R ; T°), можно обнаружить и построить серию температурных зависимостей, соответствующих разным режимам и формам дыхания.

Помимо температуры суточным ходом дыхания управляет множество иных факторов. И поскольку все метеорологические элементы, определители суточного хода R , связаны с температурой, их движение мешает выделить и исследовать зависимость $R(T)$ в чистом виде.

Интенсивность водного транспорта, вероятно, второй, по силе воздействия на R , - фактор. Уводя от приборной регистрации до 60% углекислоты эмитируемой флоэмой и заболонью [28, 91, 104], дневное водопотребление исключает непосредственный анализ зависимости $R(T)$ в условиях полевого эксперимента. Это вынудило нас отойти от прямых исходных наблюдений и обратиться к искусственной величине: дыханию, «приведенному» к 4 часам утра.

«Нормальный» суточный ход дыхания R состоит из четырех этапов. Ночное плато R с 22 до 6 часов утра; его середина $R(2)$ – 2 часа. Линейное падение ин-

тенсивности дыхания с 6 до 12 часов. Короткое дневное плато с 12 до 14 часов. Линейный подъем R до уровня ночного плато с 14 до 22 часов. Чтобы «привести» замеры R выполненные в период от 6 часов до 12 и от 14 до 22 к уровню ночного дыхания $R(2)$, к ним добавляли по $1 \text{ мгСО}_2\text{.дм}^{-2}$ на каждый час отклонения от 6 и 22 часов в сторону 13 часов. В 12, 13, 14 часов дыхание остается на постоянном уровне, и чтобы привести его к ночному (2-х часовому) значению, к замеренным величинам прибавляли по $7 \text{ мгСО}_2\text{.дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$. В следующей 6-й главе мы рассмотрим модель суточной динамики R подробнее.

С помощью поправок интенсивность дыхания на рис 5.6 «приведена» к уровню 2-х часов утра (плато 22÷6 часов) и к случаю отсутствия температурного градиента луб-воздух на затененных северных участках ствола R' . Вертикальными барами на рис. 5.6 отмечены наиболее часто встречаемые значения $R'(T)$. Выделяется серия (1-6) модальных последовательностей $R'(T)$.

Наблюдаемую картину можно интерпретировать, как включение-выключение разных $a-f$ «форм» дыхания: $R_a = 0.05 \cdot 4.9^{0.1T}$; $R_b = 0.2 \cdot 3.9^{0.1T}$; $R_c = 1.0 \cdot 2.8^{0.1T}$; $R_d = 4.2 \cdot 1.5^{0.1T}$; $R_e = 5.0 \cdot 1.4^{0.1T}$; $R_f = 1.0 \cdot 4.5^{0.1T}$. Кривая 1 соответствует R_a ; кривая 2 - ($R_a + R_b$); ...; 6 - ($R_a + R_b + R_c + R_d + R_e + R_f$).

В годы наблюдения в мае доминировал 4-й вариант температурной зависимости дыхания; в июне – 2-4; в июле 2-й; в августе – 4 и 5.

Температурная зависимость интенсивности дыхания (1) характеризует физико-химическую кинетику процесса. Реальная динамика дыхания организма или его органов, его отдельных тканей, помимо чисто физических закономерностей подчиняется дополнительному активному эндогенному управлению. Процессы, связанные с определенными формами дыхания ($a-f$), могут включаться и выключаться (рис. 5.6). Эти регуляторные решения организма отражаются в переходах от одной из зависимостей 1-6 к другой.

Приведенное нами описание, вероятно, далеко не полностью отражает разнообразие типов температурных зависимостей дыхания. Помимо последовательного включения в сумму (выключения из суммы) R форм дыхания от a до f существуют и иные варианты композиции форм дыхания, осуществляемые реже.

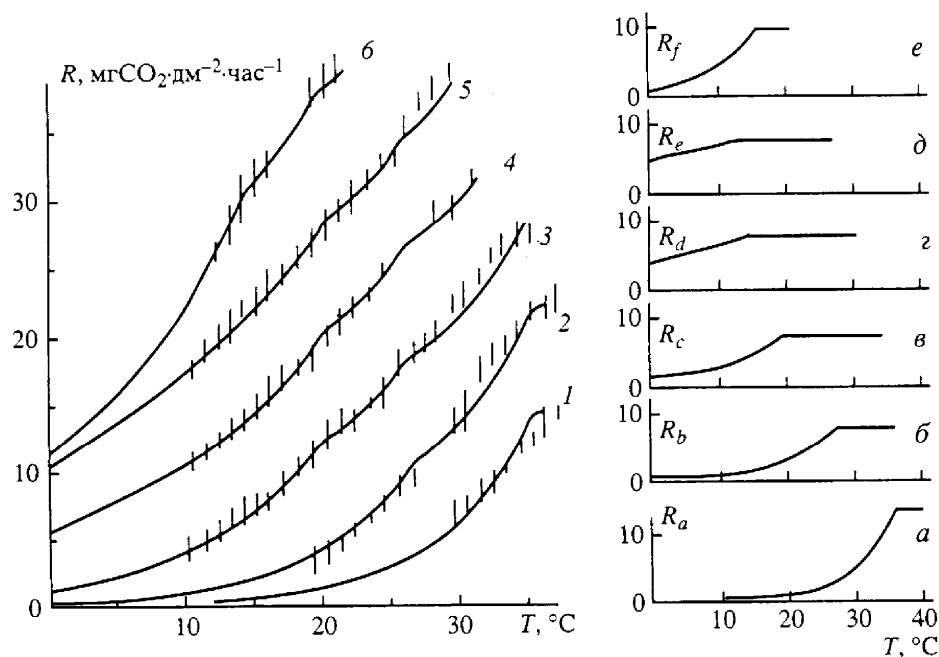


Рис.5.6. Температурная зависимость дыхания ствола дуба черешчатого $R(T)$ на высоте 1,3 м [].

Интенсивность дыхания «приведена» к 2 часам (22 ± 6 ч) и к случаю отсутствия температурного градиента луб-воздух на затененных северных участках ствола. Вертикальными барами отмечены наиболее часто встречаемые значения $R(T)$. Выделяется серия (1-6) модальных последовательностей $R(T)$.

Наблюдаемую картину можно интерпретировать, как последовательное включение-выключение разных $a-f$ «форм» дыхания: $R_a = 0.05 \cdot 4.9^{0.1T}$; $R_b = 0.2 \cdot 3.9^{0.1T}$; $R_c = 1.0 \cdot 2.8^{0.1T}$; $R_d = 4.2 \cdot 1.5^{0.1T}$; $R_e = 5.0 \cdot 1.4^{0.1T}$; $R_f = 1.0 \cdot 4.5^{0.1T}$. Кривая 1 соответствует R_a ; 2 - ($R_a + R_b$); ...; 6 - ($R_a + R_b + R_c + R_d + R_e + R_f$).

В годы наблюдения в мае доминировал 4-й вариант температурной зависимости дыхания; в июне – 2-4; в июле 2-й; в августе – 4 и 5.

В рамках развиваемой нами модели сезонную смену форм дыхания можно описать следующим образом. В мае - первой половине июня преобладает ствольное дыхание третьего типа ($R_a + R_b + R_c$), и только после 21 часа и до конца суток чаще включается четвертый тип дыхания ($R_a + R_b + R_c + R_d$). Во второй половине июня – начале июля в ночные часы ствол обычно дышит «на пятой скорости» ($R_a + R_b + R_c + R_d + R_e$), с рассветом он переходит на четвертый тип дыхания ($R_a + R_b + R_c + R_d$), в конце дня с 18 по 20 часов он дышит по третьему типу ($R_a + R_b + R_c$), а к полуночи - вновь возвращается к 5-ому типу. В конце июля – начале августа интенсивность дыхания достигает максимума и ствол дышит по 5 типу ($R_a + R_b + R_c + R_d + R_e$) большую часть суток. Кратковременное снижение дыхательных затрат с переходом к четвертому типу температурной зависимости R

происходит после восхода солнца с 6 до 8-9 часов и не надолго в самом конце светового дня в 19 часов (рис. 1.2). В последней декаде августа – сентябре преобладают третий ($R_a + R_b + R_c$) и второй ($R_a + R_b$) типы дыхания.

Чтобы проанализировать распределение режимов дыхания по времени вегетации мы разбили вегетационный период на 4 части в соответствии с динамикой радиального годичного прироста старовозрастных деревьев в полевокленовой дубраве, (рис. 2.3; табл. 5.2).

I) Начало вегетации, до III декады июня. С первых чисел мая формируется прирост ранней древесины. Откладывается 2-3 слоя крупных клеток весенних сосудов. Проходит цветение, разворачивание и рост листвы и побегов.

II) С 21 июня по 21 июля дерево временно приостанавливает рост в толщину и готовится к позднему приросту. Аналогичный этап задержки роста перед приростом поздней древесины отмечен и у других видов дуба [106].

III) С 22 июля по 20 августа формируется прирост поздней древесины.

IV) Наконец с 21 августа по конец сентября, когда прирост вновь прекращается.

Таблица 5.2. Частота % типов (1-6 по рис. 5.6) дыхания, выделенных по характеру температурной зависимости $R(T)$ в период вегетации дуба черешчатого.

Период	Тип дыхания (рис. 5.6)						Число $R(T)$ определений
	1	2	3	4	5	6	
I - до 20.06	0	14.2	56.3	26.3	3.2	0	190
II - 21.06-21.07	0	0	27.7	42.1	28.8	1.4	368
III - 22.07-20.08	0	0	4.1	32.0	49.1	14.8	465
IV – после 20.08	8.4	34.5	42.3	13.2	1.6	0	478
Вся вегетация	2.7	12.8	28.6	27.8	23.2	4.9	1501

Многообразие типов дыхания ствола 1-6 не исчерпывается перечисленными вариантами. Формы, описанные нами, отражают лишь наиболее частые сочетания R_i в суммарном дыхании.

У скелетного корня температурная зависимость дыхания проще, чем у ствола (рис 5.7). В конце вегетации (август-сентябрь) мы выявили у него всего только три типа температурных кривых: модальные последовательности 3, 4 и 5 по рис. 5.6 и табл.5.2. При этом 5-й наиболее интенсивный тип дыхания отмечен только в одни сутки 6 сентября после выпадения осадков. Различия интенсивностей дыхания между вариантами 3 и 4 составляют $\sim 5 \text{ мгСО}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$.

Вероятно, простота построения температурной зависимости дыхания для скелетного коря связана с постоянством температурного режима среды в которой он существует [51]. Если на глубине 5 см у верхней поверхности скелетного коря суточные колебания температуры почвы доходят до 5°C, то у нижней поверхности коря на глубине ~20 см они не превышают 1.5°C.

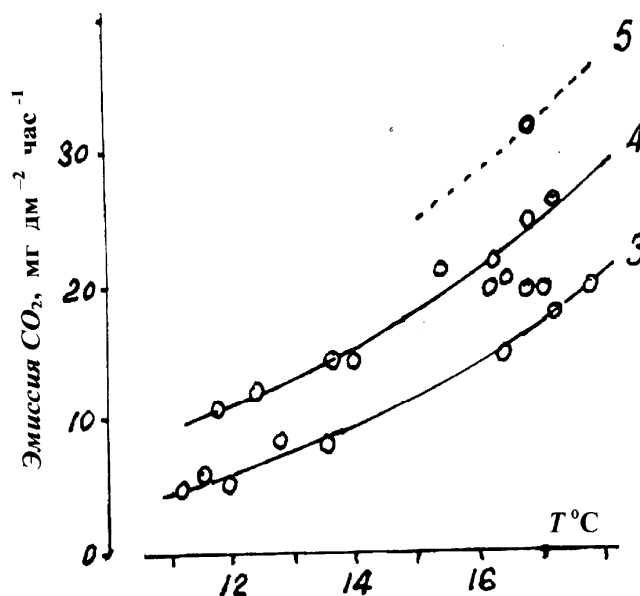


Рис. 5.7. Среднесуточные величины интенсивности дыхания прикомлевого скелетного коря дуба в зависимости от температуры почвы на глубине 5 см. Август – сентябрь. Уровни дыхания 3-5 соответствуют 3-5 типам зависимостей на рис. 5.6.

Дыхание скелетных корней включает меньшее число составляющих, чем стволовое дыхание. В основном, - это транспорт олигосахаров по флоэме корней и поддержание жизнеспособности клеток. Радиальный прирост скелетного коня имеет второстепенное значение. Высокие дыхательные затраты, связанные с закачкой воды из почвы в проводящий цилиндр, производят не скелетные, а тонкие, поглощающие корни. С этим связана обратная зависимость R от толщины осей в подземной сфере: чем тоньше корень, тем интенсивнее он дышит.

В заключение главы отметим, что представления о многообразии реакций дерева на однотипные раздражения открывают новые, еще не реализованные возможности обобщения температурных зависимостей дыхания, равно как и других физиологических процессов.

Глава 6. СЕЗОННАЯ И СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ЭМИССИИ CO₂

Газообмен стволов взрослых деревьев дуба протекает под совместным влиянием множества внешних и внутренних факторов. Их сплетение иногда приводит к неожиданным эффектам. Так, в самое жаркое время суток, когда следует ждать увеличения R , чаще наблюдается полуденная депрессия дыхания [20, 21, 46, 47, 92, 104-106]. Попытаемся разобраться в сложном переплетении факторов и реакций дыхания и представить идеализированную картину сезонной и суточной динамики CO₂ газообмена стволов и ветвей.

Эмиссия CO₂ осями надземного скелета деревьев дуба увеличивается с началом вегетации и достигает высоких и постоянных значений в июне – июле. В августе величина суммарной эмиссии из не фотосинтезирующих органов надземного скелета древостоя возрастает еще в на ~20-25%. Деревья готовятся к зиме и закачивают олигосахара (субстрат дыхания) из ствола в корни (рис. 6.1).

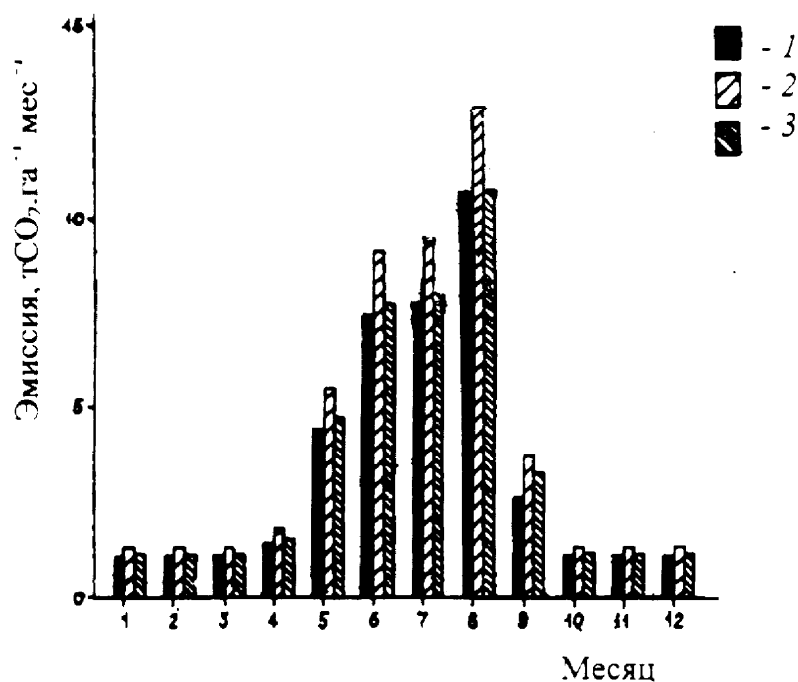


Рис.6.1. Динамика эмиссии CO₂, тCO₂ га⁻¹ мес⁻¹, поверхностями стволов и ветвей дубняка: 1 – 30, 2 – 50 и 3 – 70 лет. По [13] с уточнениями.

Годичный прирост дуба черешчатого складывается как бы из двух достаточно независимых этапов: весеннего-раннелетнего и позднелетнего приростов. На поперечном срезе граница между ранним и поздним приростами, между ранней и поздней древесиной резко выражена у взрослых деревьев ($A > 15-20$

лет). У молодых, имматурных особей [76] переход от ранней древесины к поздней более постепенен.

В древесине корней дуба структура годичных колец утрачивается с удалением от ствола, переходя от кольцепоровой к рассеяннопоровой [8]. В вертикальных «якорных» корнях годичные кольца вообще не читаются. На поперечном срезе корня диаметром ~1 см на глубине 50-100 см видно кружево трахеальных элементов, не дифференцируемое на годичные слои.

Ранний прирост ствольной древесины дуба начинается одновременно с образованием новой листвы и обеспечен в основном запасами пластических веществ прошедшего года. С.Н. Карандина [30, 31] отмечает, что появление в древесине первых сосудов иногда опережает разворачивание листвы, иногда отстает от него. Но, расхождения (1-5 суток) невелики, и в целом очевидно, что ко времени завершения разворачивания молодой листвы она еще не в состоянии сама обеспечить построение прироста ранней древесины ствола, поскольку все продукты текущего фотосинтеза идут на ее собственный рост и на рост побегов [27, 51, 59]. Прирост ранней древесины формируется за счет запасных веществ прошлого года [30, 31] и заканчивается примерно в то же время, что и удлинение побегов первого прироста. Во время формирования слоя ранней древесины дыхательные затраты увеличиваются, достигая очередного максимума к его окончанию [105].

Затем, с третьей декады июня, радиальный прирост ксилемы делает более или менее длительную, примерно месячную, паузу (см. рис. 2.3). Она особенно хорошо выражена у деревьев старше 50 лет. Молодые деревья и во время «паузы» в образовании элементов древесины продолжают утолщение ствола, правда, немного замедленное. Это хорошо видно на дендрограмах, полученных А.А. Молчановым у растущих деревьев дуба 40-50 лет [91, рис. 3.2, с. 106]. Аналогичное замедление роста диаметра ствола между временем раннего и позднего прироста древесины зафиксировано К. Негизи у дерева *Quercus mirsinaefolia* примерно такого же возраста [105, 106]. Прирост диаметра ствола, наблюдаемый во время «паузы» при измерении его дендрометром, скорее всего связан с утолщением флоэмы. При исследовании древесины в высечках, старовозрастных деревьев мы его не зафиксировали (см. рис. 2.3). Отсутствие полного сов-

падения сезонных динамик прироста диаметра ствола при измерении его разными методами прекрасно иллюстрирует работа ученых финского Института лесных исследований [101].

Ранняя древесина богата крупно-просветными сосудами. Однако по толщине клеточных стенок трахеальные элементы ранней и поздней древесины дуба черешчатого практически не различаются. Плотность ранней древесины (630 г см^{-3}) дуба черешчатого значительно ниже, чем у поздней (825 г см^{-3}), за счет сокращения в общем объеме древесины доли просветов у мелких клеток, слагающих позднюю древесину [74]. В период «паузы», наступающей после завершения прироста ранней древесины интенсивность дыхания, в том числе дыхания роста R_g , сохраняется на высоком уровне (табл. 4.4.), благодаря затратам на утолщение клеточных стенок и рост (обновление) флоэмы. Интенсивность суммарного стволового дыхания у дуба увеличивается во время паузы в приращении клеток ксилемы, и только в конце паузы вновь падает (рис. 6.2).

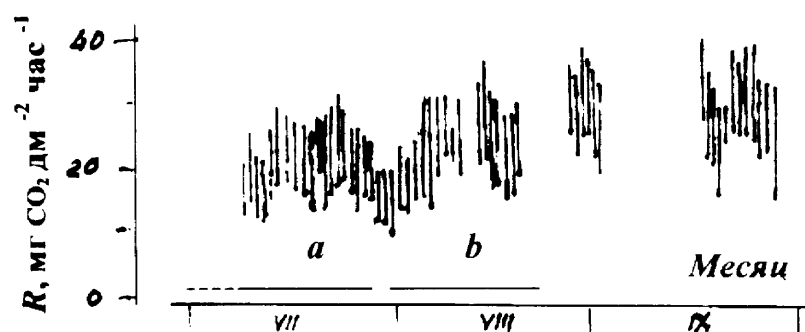


Рис.6.2. Колебания интенсивности эмиссии CO₂ ($\text{мгСО}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$) прикомлевой поверхностью (на 0.2 м) ствола дуба. Начало осеннего расцветивания листьев 20.08.92, начало листопада 28.09.92, окончание 28.10.92 г..

a - пауза в образовании элементов ксилемы; *b* - прирост поздней древесины

Прирост поздней древесины начинается в конце июня - начале июля и продолжается до августа - сентября, нередко в несколько приемов. Его величина полностью определяется продукцией текущего года. У старо-возрастных деревьев, наблюдавшихся нами, он начинается в 1990 г. в третьей декаде июля и продолжался до третьей декады августа. Периоду образования поздней древесины соответствует пик интенсивности дыхания. На этом этапе сезонного цикла подъем интенсивности дыхания в 1.5-2 раза отмечен К. Негизи у *Quercus mirsi-naefolia* [105, 106]. По И.С. Малкиной и Ю.Л. Цельникер [45] время близкое к

началу позднего прироста (15.VII) соответствует максимуму «дыхательной способности» ствола *Q. robur* - $7.0 \text{ мгСО}_2 \text{ мм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$, $19 \text{ г С дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ ($468 \text{ г С дм}^{-2} \text{ сут}^{-1}$).

В конце августа – сентябре интенсивность дыхания ствола уменьшается, хотя сохраняется на достаточно высоком уровне вплоть до ноября. В это же время, уже после начала пожелтения листвы, в прикорлевой области эмиссия CO_2 достигает максимума. Период интенсивного дыхания прикорлевой зоны ствола продолжается до листопада (рис. 6.2).

В целом динамики эмиссии CO_2 стволовыми поверхностями на разных высотах коррелируют (рис. 6.3). Только в конце августа - сентябре по завершении вегетации заметны существенные расхождения суточных динамик дыхания в прикорлевой и «деловой» зонах ствола. Во время вегетации коэффициент корреляции синхронных оценок интенсивности эмиссии CO_2 у комля и на высоте груди $r(R_{0,2} \text{ vs } R_{1,3}) = 0.85$; на высоте груди и под кроной $r(R_{1,3} \text{ vs } R_{7,5}) = 0.80$. Коэффициент регрессии в обоих случаях ≈ 1 . Рассматривая $R_{1,3}$ - как базовую величину (для этой высоты накоплен максимальный объем данных) можно записать:

$$R_{7,5} \approx R_{1,3} \quad (1) \quad \dots \dots \text{ и}$$

$$R_{0,2} \approx R_{1,3} + 12,5 \quad (2),$$

где R_i - величина эмиссии, $\text{мг СО}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$, регистрируемая камерой, установленной на высоте i м.

Сезонный ход дыхания ствола дуба связан с изменениями температуры воздуха, интенсивности фотосинтетического продуцирования, транспирации и тока пасоки, и сопровождается включением-выключением разных форм дыхания (см. табл. 5.2). У дуба, так же как и у других древесных пород, сезонная динамика стволовой эмиссии CO_2 складывается из серии волн: подъемов и спадов R . При этом максимальные и минимальные значения R разнятся в 1.5 – 2 раза. Нам ни одного года не удалось провести полностью непрерывные с мая по ноябрь наблюдения за газообменом CO_2 ствола дуба, – но приближенно число волн подъема и спада R за вегетацию – 4-5. Причем сезонные волны эмиссии CO_2 с поверхности ствола связаны с динамикой прироста древесины (рис. 6.2).

У сосны с мая по август также проходит 4-5 волн стволового дыхания [20]. А в самом конце августа – в сентябре отмечаются еще 2 подъема интенсивности эмиссии CO_2 , не столь ярко выраженных.

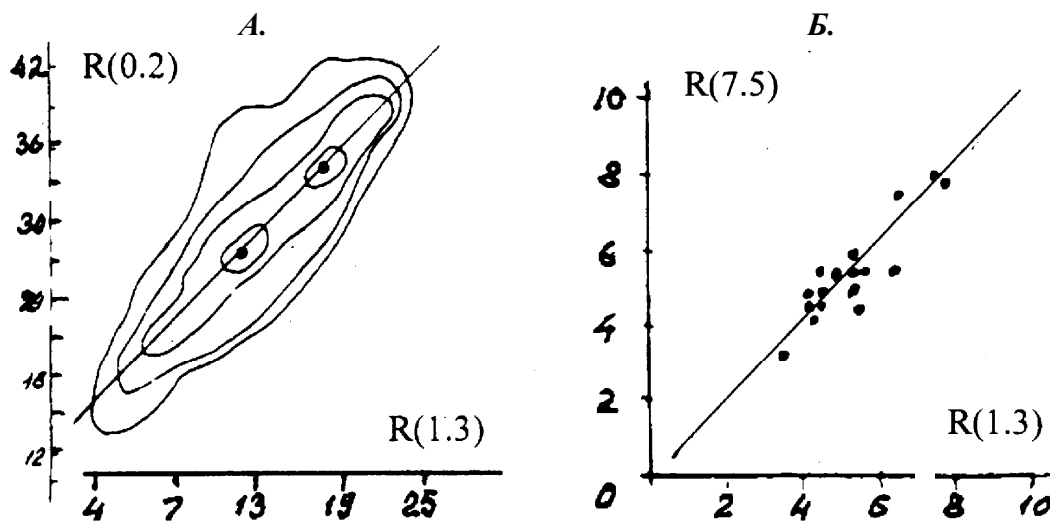


Рис.6.3. Корреляции одновременных замеров среднечасовой интенсивности дыхания $R(H)$ на разных высотах ствола (H): *A* – на высоте груди 1.3 м и у комля 0.2 м, изолинии 0, 10, 20 и 25 наблюдений на класс $3 \times 3 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$, 297 замеров; *B* – на 1.3 м и под кроной на 7.5 м, 17 замеров.

Дополнительную эмиссию CO_2 могут создавать древоразрушающие грибы биотрофного комплекса [79, 91]. По нашим расчетам в стволе, имеющем зону ядерной гнили, развитой до 3 стадии [65, 79], микогенная эмиссия CO_2 должна достигать $10\text{-}20 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$. Эта величина соответствует эксцессу дыхания наблюдавшемуся нами у корневой шейки дерева 3. Но никаких признаков заселения ствола древоразрушающими грибами не было обнаружено. Наблюдавшийся избыток эмиссии CO_2 в прикомлевой зоне мы связываем с энергоемким транспортом олигосахаров в корневую систему.

Осенью отмечены наибольшие расхождения интенсивностей дыхания в комле и выше по стволу. В конце сентября интенсивность дыхания в комлевой части достигает наивысшего уровня, увеличиваясь по сравнению с летними месяцами в ~ 1.5 раза (рис. 6.2). В это же время на высоте 1.3 м интенсивность дыхания падает. Осеннее повышение прикомлевой эмиссии CO_2 обязано дополнительным дыхательным затратам на перекачку олигосахаридов в корневые хранилища на зиму.

Суточная динамика стволового дыхания многофакторна. Ведущие ее определители: суточные изменения интенсивности флоэмного транспорта; температуры воздуха, ствола и ветвей [20, 21, 28, 32, 33, 105, 106]; градиента давления в системе воздух-ствол (ветвь) [104]; интенсивности переноса углекислоты с ксилемным током пасоки [33, 104-106]. В настоящее время сформулированы две главные гипотезы, объясняющие суточную динамику дыхания скелетных органов древостоя.

1). Основную часть дыхания в разгар вегетации составляют транспортные затраты, пропорциональные объему нисходящей перекачки к корням продуктов фотосинтеза [9; 47; 73, с. 144, рис. 47], которые на несколько часов отстают от динамики самого фотосинтетического производства. Ночная пауза фотосинтеза при этом отразится у взрослых деревьев в сокращении интенсивности стволового дыхания с задержкой на несколько часов уже в дневное время.

2). Второе объяснение наиболее аргументировано и экспериментально подтверждено К. Негисси (K. Negissy) [104]. Он показал, что эмиссия CO_2 из отрезка ствола сосны (*Pinus densiflora*) сокращается при принудительном прокачивании воды через отрезок. С увеличением скорости тока пасоки от 0 до 60 см час⁻¹ радиальное (через кору) выделение CO_2 падает почти линейно от 100% до 20-30%. Суточные колебания скорости тока пасоки могут быть основной причиной изменений интенсивности дыхания. Восходящий поток пасоки уносит часть «выдыхаемого» CO_2 выше – в крону.

Первая и вторая гипотезы не исключают, а скорее дополняют друг друга. В нашем распоряжении оказались только двое суток (табл. 6.1) непрерывных наблюдений за эмиссией CO_2 , сопровождавшихся одновременными измерениями светового потока над кроной дерева 3 (см. табл. 1.1). Наилучшее соответствие наблюдаемых интенсивностей дыхания световому режиму дерева отмечено при допущении 6 часовой задержки транспорта ассимилятов из кроны в корневую систему. При этом, если утренняя задержка начала интенсивного транспортного дыхания не превышает 6 часов как на высоте груди так и у комля, то вечерняя доходит до 6-7 час на высоте груди и 8 час у комля (табл. 6.1). Хотя наши двухсуточные наблюдения нельзя рассматривать как доказательство транспортной обусловленности суточной динамики стволового дыхания во время вегетации,

но они полностью согласуются с данными [73] и заслуживают внимания как метод дальнейших исследований.

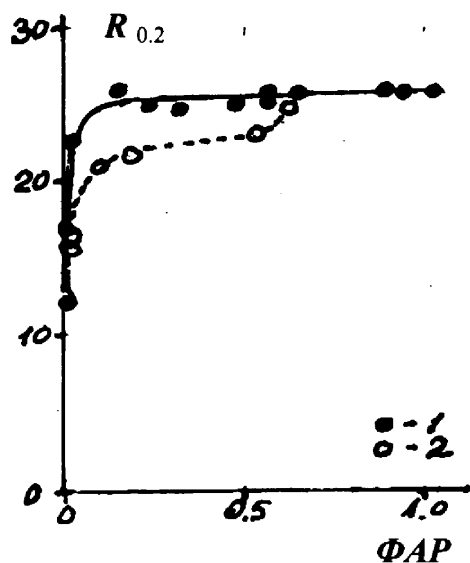


Рис. 6.4. Прикомлевое дыхание ствола $R_{0.2}$, $\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$ в зависимости от интенсивности освещения кроны Φ_{AP} ($\text{кал см}^{-2} \text{ мин}^{-1}$) 6 часов назад. Снижение $R_{0.2}$ (не залитые кружки) отвечает затенению кроны от прямого освещения с 17:00 солнечного поясного времени с запаздыванием на 6 час.

1 – Φ_{AP} - 3÷15 ч; $R_{0.2}$ - 9÷21 час.

2 - Φ_{AP} - 16÷21 ч; $R_{0.2}$ - 22÷3 час.

Таблица 6.1. Суточная динамика дыхания ствола R ($\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$) на высоте 0.2 и 1.3 м в зависимости от светового режима Int (интегральная радиация, $\text{кал см}^{-2} \text{ мин}^{-1}$) 23.07.1992 г.. τ -время сдвига рядов R относительно Int , часы.

Время* t , час	Int $\text{кал см}^{-2} \text{ мин}^{-1}$	R , $\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ час}^{-1}$	
		1.3 м, $\tau = 6$ ч	0.2 м, $\tau = 6$ ч
4	0.01	3	16
5	0.01	3	16
6	0.23	11	23
7	0.34	16	25
8	0.56	16	26
9	0.47	16	26
10	0.90	14	25
11	0.14	15	26
12	0.66	16	26
13	1.03	17	26
14	0.94	17	26
15	0.57	19	26
16	0.63	19	26
17	0.54	19	25
18	0.19	18	23
19	0.09	18	22
20	0.01	18	21
21	0	13	17
22	0	14	16
23	0	11	12
24	0	11	13

Время поясное солнечное. Астрономический полдень ~ 12⁰⁰

На обобщающих точечных диаграммах - интенсивность дыхания - время суток (R ; hr); видна четко очерченная область изменения R и внутри этой области многочисленные сгущения точек, образующие синусоидальные полосы - повторы суточных траекторий R (рис. 6.5 и 6.6). Для сокращения температурно-обусловленного варьирования мы использовали показатели интенсивности дыхания, «приведенные» к температуре воздуха 20°C .

Данные 1992 г. (рис. 6.6.), по существу, повторяют картину 1991 г. (рис.6.5).

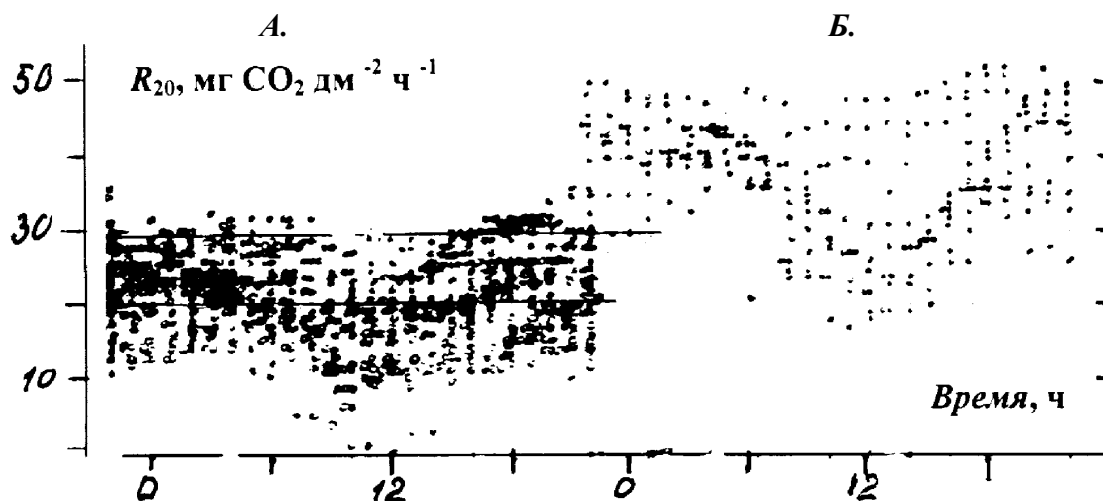


Рис. 6.5. Интенсивность эмиссии CO_2 поверхностью ствола дерева 2 на высоте 0.2 м, среднечасовые данные, $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ час}^{-1}$; в 1991 г.; R_{20} – эмиссия, приведенная к температуре воздуха, поступающего в камеру, 20°C .

А. – с 08.07 по 10.08; Б. – с 17.09 по 29.09.

Аналогичные результаты получаются при рассмотрении точечных диаграмм суточной динамики дыхания на разных высотах ствола (рис.6.6).

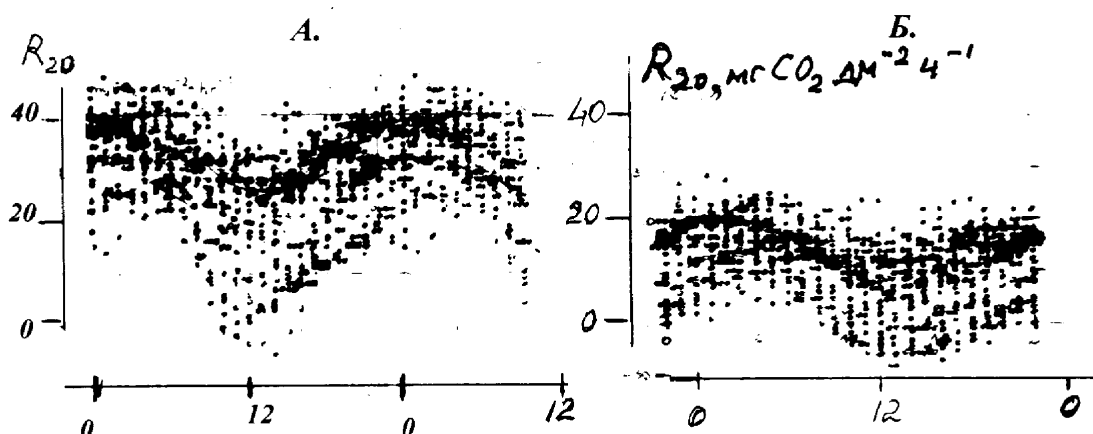


Рис. 6.6. Интенсивность эмиссии CO_2 с поверхности ствола дерева 3, приведенная к температуре 20°C , $\text{mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ час}^{-1}$;

А. – высота 0.2 м, 1992 г.; Б. – высота 1.3 м, 1992 г.

Суточные изменения интенсивности эмиссии CO_2 стволами деревьев дуба идут в противофазе с динамикой тока пасоки и водного потенциала листвы. На «несущий» трапецеидальный сигнал [17, 18] длинной в световой день накладываются возмущения, создаваемые реакциями на изменения температуры и регулицией интенсивности дыхания в связи с общим состоянием организма.

Отметим, что введение поправок на температуру воздуха приводит в отдельных случаях к артефактным отрицательным значениям интенсивности дыхания (см. рис. 6.6). Однако, только введя поправки на температуру воздуха и температурный градиент воздух-ствол, мы смогли построить идеализированную картину суточного хода дыхания (рис. 6.7) в период вегетации. Отфильтровав частоты (более 5 наблюдений на один класс распределения откорректированных величин R по часам суток) мы получим в остатке простую кривую суточного хода дыхания (ломанную линию) с повторами модальных последовательностей ± 4 и ± 8 $\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$, особенно многочисленными во второй половине светового дня. С 22 ч до 4 ч утра отмечен только один повтор с уровнем дыхания на 8 $\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ ниже основной последовательности ($R; \text{hr}$): 21 и 29 $\text{мг CO}_2 \text{ дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ соответственно.

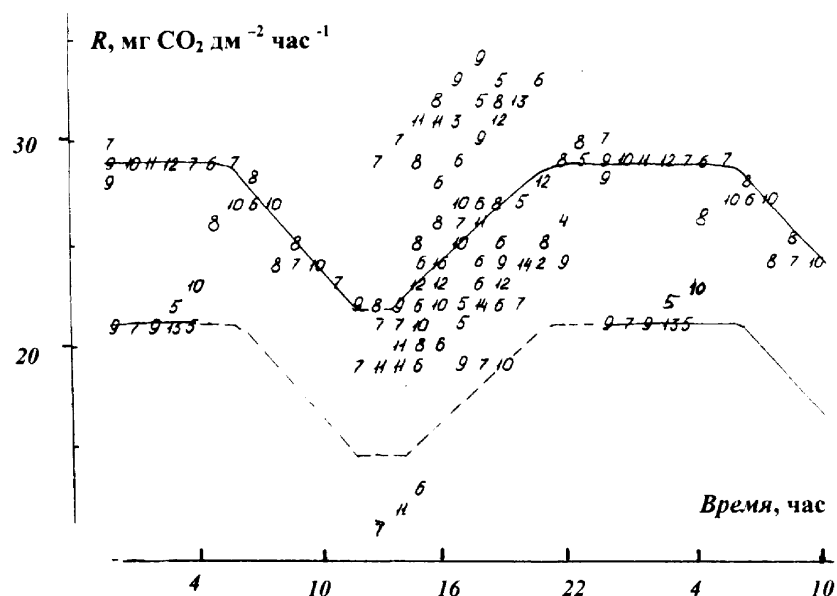


Рис. 6.7. Суточная динамика эмиссии CO_2 (R , $\text{мг CO}_2 \text{ м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$) поверхностью ствола дуба на высоте 0.2 м во время вегетации. Цифры указывают число наблюдений, попадающих в классовой интервал 1 час по времени и 5 $\text{мг CO}_2 \text{ м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ по величине эмиссии CO_2 . Показаны классы, включившие не менее 5 определений R . Обобщение по наблюдениям летних месяцев.

Выше, при анализе температурной зависимости дыхания, в 5 главе мы рассмотрели отклонения интенсивности дыхания именно от этого представления о суточных изменениях R . На рис. 5.6 отклонения R от данного «нормализованного» суточного хода исследованы в зависимости от температуры воздуха.

Отдельно следует анализировать суточную динамику осеннего дыхания ствола в комлевой части и скелетного корня, как отражение процессов, происходящих в период транспорта резерва сахаров в корни на зиму (рис. 6.8).

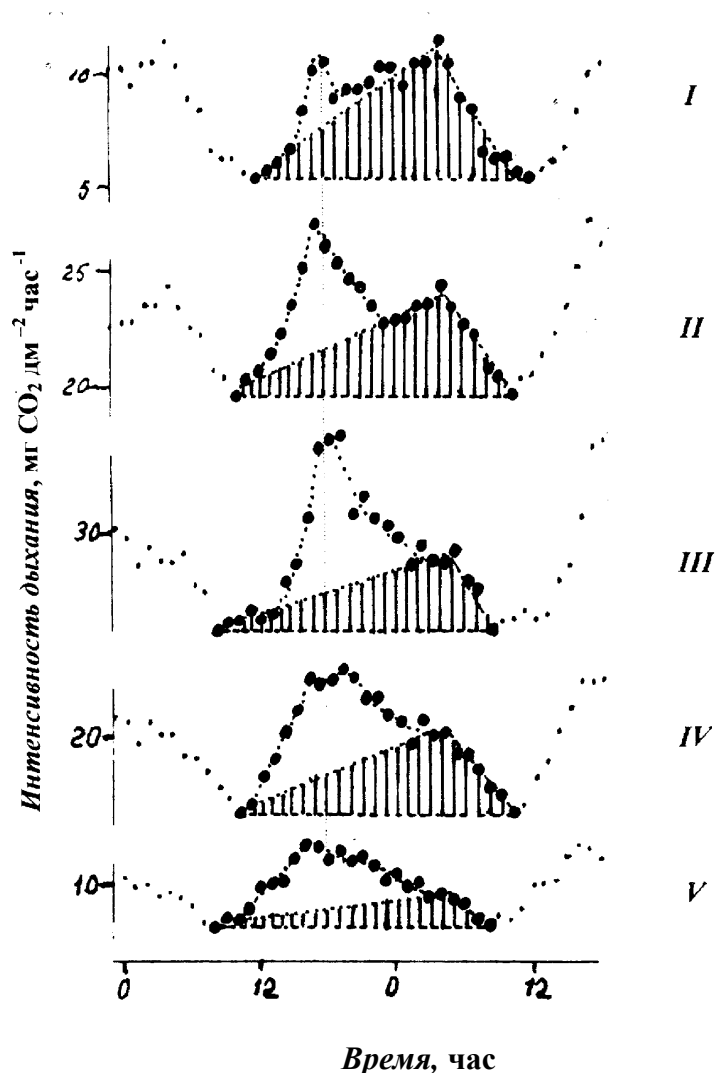


Рис. 6.8. Суточная динамика дыхания в период завершения фотосинтетического производства. Усреднены только непрерывные 24-часовые ходы R .

I. – ствол, 1.3 м; 21 ход с 03 августа по 03 сентября 1992 г.

II. – ствол, 0.2 м; 22 хода с 01 по 28 августа в 1991 и 1992 гг..

III. – ствол, 0.2 м; 10 ходов с 15 по 29 сентября 1991 г.

IV. – скелетный корень; 10 ходов с 14 по 23 августа 1991 г.

V. – скелетный корень; 8 ходов с 04 по 25 сентября 1991 г.

В августе – сентябре после завершения фотосинтетической работы листы и завершения прироста ежегодно воспроизводимых фракций фитомассы (хотя в отдельные годы он продолжается до конца сентября) без каких-либо преобразований исходных данных в суточной динамике дыхания ствола дуба можно выделить 2 основные составляющие:

(1). Пильчатый сигнал, заштрихованная область на рис.6.8, – включает этап линейного подъема интенсивности дыхания с ~10-11 ч до 4 ч следующих суток, и затем, этап сравнительно быстрого сокращения R с 4 ч до 10-11 ч. Знак к началу усиления R распространяется по стволу, вероятно, акропетально: от скелетных корней вверх. На высоте 1.3 м начало подъема R запаздывает на 1-1.5 ч.

(2). Второй сигнал имеет вид треугольного или трапециидального импульса и накладывается на первый пильчатый, начинаясь на разных высотах с 13 (12) ч или с 16 (17) ч и завершаясь в 22 ч или даже в 5 ч утра следующего дня. Максимальная интенсивность дыхания в импульсе второго сигнала приходится на 19-20 ч. Положение максимума дыхания примерно (до 1 часа) совпадает на всех высотах, а вот длительность сигнала варьирует от 5 ч до 18 ч (наибольшая в скелетном корне).

Более раннее начало в скелетном корне и 20-и часового «пильчатого» и относительно более короткого импульсного сигнала с максимумом в 19-20 ч свидетельствуют в пользу руководящей роли корневой системы в определении динамики поствегетационного дыхания. Скелетный корень «руководит» осенней загрузкой олигосахаров в подземные склады.

Глава 7. ПОВЕРХНОСТИ НАДЗЕМНОГО СКЕЛЕТА ДУБНЯКОВ

«Живая» часть взрослых древесных растений, как пленка покрывает систему их скелетно-проводящих надземных органов: стволы и ветви. Центральные области древесного «скелета», - зона ядровой (спелой) древесины не содержат живых клеток. Эти «мертвые» ткани следует скорее относить к мортмассе, чем к фитомассе. Прижизненное разложение дроворазрушающими грибами спелой (ядровой) древесины, столь обычное у растущих деревьев после определенного возраста [79], подтверждает правомерность причисления к мортмассе центральных областей ствола.

На долю древесины в лесных фитоценозах приходится до 90% органического вещества, что делает их несопоставимыми с травяными сообществами [1, 68, 91]. Причем, ~50% запаса углерода в фитомассе припевающихся и более старых древостоев составляет ксилема центральных «мертвых» зон древесного скелета (см. рис. 4.1).

Для эколого-физиологических исследований задача определения объема и массы «живых» частей древостоев имеет особое значение. Интенсивность многих физиологических процессов (рост, нисходящий транспорт, дыхание и т.п.) определяется живыми нефотосинтезирующими тканями и клетками, которые у древесных растений составляют лишь 15-20% массы дифференцированной заболонной древесины [91], 30-50% массы коры и 20-30% надземной фитомассы дерева (см. табл. 2.1; рис. 3.4).

Надежными оценками массы живых клеток у деревьев лесобразующих пород (кроме массы листвы) мы до сих пор не располагали. В то же время, площадь поверхности живых тканей древостоя определялась неоднократно (камбиальная поверхность, поверхность листьев, общая поверхность древостоя, ...) [7, 54, 83, 84 и др.]. Площади поверхностей деревьев тесно связаны с массой их «живых» тканей и клеток.

Мы попытались определить надземную «живую» фитомассу лесостепных дубняков, опираясь на оценки поверхностей их скелетных органов [7, 59, 91] и на описания толщины заболони и луба в зависимости от диаметра стволов и ветвей (см. главу 3). Чтобы использовать зависимости параметров макроанатомической структуры от диаметра осей необходимо располагать описаниями распределений общей протяженности и поверхности ствола и ветвей по диаметру их отрезков.

Основой для распределения по толщине осей древесного скелета деревьев дуба их поверхностей и протяженностей послужили данные о фитомассе надземных - органов, накопленные при исследованиях дубрав Теллермановского опытного лесничества (ТОЛ) [5-7, 15, 55, 58, 70, 91 и др.]. Как вспомогательный материал для проверки общих закономерностей были использованы наблюдения, выполненные на других древесных породах [10].

Было принято, что структура крон и параметры ствола в значительной мере независимы. Распределение общей длины ветвей по их толщине определяется подкроновым диаметром [5], а основные параметры ствола (высота - H , диаметр на высоте 1.3 м - DBH) - бонитетом и статусом дерева в древостое (классом Крафта).

Основой для расчетов поверхностей растения послужили регрессии их площадей на показатели, обеспеченные наибольшим числом экспериментальных данных [5, 7, 15, 68, 78 и др.]: на одностороннюю листовую поверхность (SF) и на диаметр (DBH) ствола на высоте 1.3 м. При отсутствии прямых оценок SF , чтобы расширить выборку, SF рассчитали по листовой массе, исходя из средней поверхностной плотности листы дуба черешчатого $90 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ ($120 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ для световых листьев и $60 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ для теневых).

Остальные показатели выразили через SF . Поверхность побегов последней вегетации $SSp \approx 0.04 \cdot SF$. При этом поверхность ветвей кроны старше 1 года $SBr \approx 0.3 \cdot SF - 0.5$. Поверхность тонких (fine) корней диаметром менее 0.1 мм $SfR \approx 2.6 \cdot SF$; остальных (ruff) корней - $SrR \approx 1.4 \cdot SF$; общая поверхность корней $SR \approx 4 \cdot SF$ [5].

Информация о ширине заболони и фолэмы (луба), в зависимости от диаметра оси древесного скелета, была собрана нами на вырубках в лесничествах Теллермановском опытном ИЛАН и Грибановском Теллермановского лесхоза (см. главу 3) [91]. Зависимость высоты ствола от DBH определена по таблицам хода роста дуба черешчатого [66, 67] и данным А.А. Молчанова [15, 91], О.С. Ватковского [5-7], А.Ф. Ильюшенко, Н.К. Кондрашевой, собранным непосредственно в нагорных дубравах Теллермановского леса.

Отрезки ствола и ветвей аппроксимировали коническими поверхностями. Подкроновый диаметр ствола приняли равным $0.85 \cdot DBH$ [5]. Поверхность ствола - $SSt \approx 2.07 \cdot DBH \cdot H$ (табл. 7.1).

В таблицах 7.1-7.4 все оценки поверхностей деревьев (стволы и кроны) даны в зависимости от *DBH*. Площади поверхности стволов (табл. 7.1) дифференцированы по классам бонитета насаждения. До *DBH* = 8-10 см различия между стволами из насаждений разной продуктивности практически отсутствуют. Затем они начинают нарастать, и при *DBH* = 40 см стволы дуба в насаждениях I класса бонитета имеют поверхность в 2.5 раза большую (~25 м²), чем в низко производительных дубняках Va класса бонитета ~10 м² (табл. 7.1).

Таблица 7.1. Поверхность ствола деревьев дуба черешчатого (*SSt*, м²) в зависимости от их диаметра на высоте 1.3 м (*DBH*, см).

<i>DBH</i> см	Класс бонитета					
	I	II	III	IV	V	Va
2	0.14	0.14	0.14	0.14	0.14	0.14
4	0.41	0.41	0.41	0.41	0.41	0.41
6	0.87	0.87	0.87	0.87	0.87	0.87
8	1.32	1.32	1.32	1.32	1.32	1.16
10	2.17	2.17	2.17	2.17	1.86	1.66
12	3.10	3.10	3.10	2.86	2.48	2.24
14	4.06	4.06	4.06	3.62	3.19	2.90
16	5.30	5.30	4.95	4.64	3.48	3.31
18	6.89	6.33	5.96	5.59	4.47	3.72
20	8.28	7.66	7.04	6.21	4.97	4.14
22	9.65	9.11	8.42	7.06	5.69	4.78
24	11.18	10.43	9.44	7.95	6.21	5.22
26	12.92	12.11	10.23	8.61	7.00	5.92
28	14.49	13.62	11.30	9.27	7.53	6.38
30	16.46	14.90	12.42	9.94	8.38	6.83
32	18.55	15.90	13.25	10.93	8.94	7.62
34	20.41	17.24	14.08	11.61	9.85	8.09
36	22.36	18.63	15.28	12.67	10.43	8.94
38	23.60	20.06	16.52	13.37	11.01	9.44
40	25.25	21.11	17.39	14.08	11.59	9.94

Сведения о численности и распределении ветвей кроны по диаметру у основания взяты из первичных обмеров модельных деревьев дуба и статей О.С. Ватковского [6]. Оценки общей поверхности листвы *SF*, побегов текущего года и остальных ветвей кроны; корневых систем, с выделением тонких корней (диаметром ≤ 0.1 мм), приводятся нами отдельно для деревьев разных классов роста (табл. 7.2-7.4). В зависимости от положения дерева в пологе древостоя стволы одинакового диаметра могут нести кроны, почти в два раза различающиеся по площади листвы, побегов и ветвей.

Сложнее определять общую площадь поверхностей стволов и ветвей в древостоях. Необходимо учитывать полноту насаждений, задавать распределение деревьев по диаметру, соотношение деревьев разных классов роста, учитывать изменения,

вносимые лесохозяйственной деятельностью и др. Варьирование этих параметров определяет неоднозначность оценок. Мы провели такие расчеты для модальных сомкнутых дубрав контрастной продуктивности в возрасте 40 лет. Индексы поверхностей древостоя (поверхность, приходящихся на единицу площади насаждения, га га⁻¹) оценены для наиболее и наименее продуктивных типов дубрав (табл. 7.5).

Таблица 7.2. Поверхность, м² на 1 дерево: листовы (*SF* - односторонняя), побегов (*SSp*) и ветвей старше 1 года (*SBr*), корней (*SR*), в том числе диаметром менее 0.1 мм (*SfR*) и более крупных (*SrR*) при разном диаметре ствола (*DBH*, см) у господствующих и согосподствующих деревьев.

<i>DBH</i> , см	Листва 2 <i>SF</i>	Наземные скелетные оси			Корни		
		<i>SSp</i>	<i>SBr</i>	<i>SSp</i> + <i>SBr</i>	<i>SfR</i>	<i>SrR</i>	<i>SR</i>
2	2.0	0.08	0.1	0.18	2.6	1.4	4
4	4.0	0.16	0.7	0.86	5.2	2.8	8
6	6	0.24	1.3	1.54	7.8	4.2	12
8	8	0.32	1.9	2.22	10.4	5.6	16
10	10	0.4	2.5	2.9	13.0	7.0	20
12	15	0.6	4.0	4.6	19.5	10.5	30
14	27	1.08	7.6	8.68	35.1	18.9	54
16	40	1.6	11.5	13.1	52.0	28.0	80
18	52	2.08	15.1	17.18	67.6	36.4	104
20	67	2.68	19.6	22.28	87.1	46.9	134
22	80	3.2	23.5	26.7	104.0	56.0	160
24	95	3.8	28.0	31.8	123.5	66.5	190
26	110	4.4	32.5	36.9	143.0	77.0	220
28	125	5.0	37.0	42.0	162.5	87.5	250
30	137	5.48	40.6	46.08	178.1	95.9	274
32	150	6.0	44.5	50.5	195.0	105.0	300
34	165	6.6	49.0	55.6	214.5	115.5	330
36	177	7.08	52.6	59.68	230.1	123.9	354
38	190	7.6	56.5	64.1	247.0	133.0	380
40	205	8.2	61.0	69.2	266.5	143.5	410

В нагорных автоморфных широколиственных лесах южной лесостепи наиболее продуктивны сомкнутые дубравы снытево-осокового типа растут по сценарию I₅ класса бонитета [91]. Их надземные скелетно-проводящие органы, без учета трещиноватости корки имеют индекс поверхности равный ~1.3. В низкопродуктивных солонцовых дубравах Va класса бонитета индекс поверхностей древесного скелета почти в 2 раза меньше, в основном за счет уменьшения поверхностей стволов и наиболее толстых ветвей. Индексы листовой поверхности снытево-осоковой и солонцовой дубрав также различаются примерно вдвое в соответствии с их продуктивностью (табл. 7.5).

Так как интенсивность дыхания существенно зависит от диаметра осей древесного скелета [Ц-М], для корректного расчета суммарного дыхания нефотосинтезирующих осей кроны нам нужно иметь представление не только об общей поверхно-

сти стволов и ветвей, но и об её распределении по ступеням толщины осей. Учитывая относительную малочисленность исходных данных, важно было определить границы области распределения ветвей по D . Мы использовали для этого огибающие максимальных диаметров ветвей ($MaxD$) в зависимости от диаметра ствола DBH (табл. 7.6). Максимальные диаметры ветвей описаны нами у 300 деревьев дуба в диапазоне DBH от 1 до 70 см. Величины, приведенные в табл. 7.6, соответствуют ломанной линии, огибающей $MaxD(DBH)$.

Таблица 7.3. Поверхность, м² на 1 дерево: листвы (SF - односторонняя), побегов (SSp) и ветвей (SBr), корней (SR), в том числе тонких (SfR) и скелетных (SrR) у согосподствующих и подчиненных деревьев при разном диаметре ствола (DBH , см).

DBH , см	Листва $2 SF$	Наземные скелетные оси			Корни		
		SSp	SBr	$SSp + SBr$	SfR	SrR	SR
2	1.0	0.04	0.04	0.08	1.30	0.70	2
4	2.2	0.09	0.16	0.25	2.86	1.54	4.4
6	3.5	0.14	0.55	0.69	4.55	2.45	7
8	4.7	0.19	0.91	1.10	6.11	3.29	9.4
10	6.0	0.24	1.30	1.54	7.80	4.20	12
12	7.0	0.28	1.60	1.88	9.1	4.90	14
14	8.2	0.33	1.96	2.29	10.66	5.74	16.4
16	10.0	0.40	2.50	2.90	13.0	7.00	20
18	22	0.88	6.10	6.98	28.6	15.4	44
20	35	1.40	10.0	11.40	45.5	24.5	70
22	47	1.88	13.6	15.48	61.1	32.9	94
24	60	2.40	17.5	19.9	78.0	42.0	120
26	75	3.00	22.0	25.0	97.5	52.5	150
28	87	3.48	25.6	29.08	113.1	60.9	174
30	100	4.00	29.5	33.5	130.0	70.0	200
32	115	4.60	34.0	38.6	149.5	80.5	230
34	127	5.08	37.6	42.68	165.1	88.9	254
36	140	5.60	41.5	47.1	182.0	98.0	280
38	155	6.20	46.0	52.2	201.5	108.5	310
40	170	6.80	50.5	57.3	221.0	119.0	340

Распределение общей поверхности ветвей в кроновом пространстве дерева по ступеням толщины осей в пермилях ($\%_{00}$) приведено в табл. 7.7, а табл. 7.8 задает распределение поверхности ствола по ступеням толщины его отрезков.

Данные табл. 7.7 пригодны для описания распределения осей кроны по толщине у среднего абстрактного дерева, независимо от его класса роста. Мы исходим при этом из того, что несмотря на все различия абсолютных площадей поверхности кроны у деревьев, имеющих разный социальный статус в древостое, характер распределений осей древесного скелета по диаметру примерно одинаков. В зависимости от класса роста больше всего меняется соотношение площади поверхности ствола и кроны.

Установление поверхности растений и периметра стволов и ветвей [5, 7, 15, 54, 58, 84] в эколого-физиологических моделях дерева как целостной системы [39] обретают особый смысл. Эмиссия CO₂ обусловлена лишь узким слоем живых тканей, чехлом одевающих древесный скелет. В табл. 7.6 мы приводим результаты расчетов для насаждений второго класса возраста. В старших возрастных категориях участие ствола в составе общей поверхности надземного скелета и индексы стволовой поверхности сокращаются в пользу крон (ветви и побеги).

Таблица 7.4. Поверхность, м² на 1 дерево: листов (SF- односторонняя), побегов (SSp) и ветвей (SBr), корней (SR), в том числе тонких (SfR) и скелетных (SrR) у угнетенных деревьев.

DBH, см	Листва 2 SF	Надземные скелетные оси			Корни		
		SSp	SBr	SSp+ SBr	SfR	SrR	SR
2	0.7	0.003	0.003	0.006	0.91	0.49	1.4
4	1.5	0.06	0.06	0.12	1.95	1.05	3
6	2.0	0.08	0.10	0.18	2.60	1.40	4
8	2.7	0.11	0.31	0.42	3.51	1.89	5.4
10	3.5	0.14	0.55	0.69	4.55	2.45	7
12	4.0	0.16	0.70	0.86	5.20	2.80	8
14	4.7	0.19	0.91	1.10	6.11	3.29	9.4
16	5.5	0.22	1.15	1.37	7.15	3.85	11.0
18	6.0	0.24	1.30	1.54	7.80	4.20	12
20	6.7	0.27	1.51	1.78	8.71	4.69	13.4
22	15.	0.60	4.0	4.6	19.5	10.5	30
24	27	1.08	7.6	8.68	35.1	18.9	54
26	40	1.60	11.5	13.1	52.0	28.0	80
28	50	2.00	14.5	16.5	65.0	35.0	100
30	62	2.48	18.1	20.58	80.6	43.4	124
32	75	3.0	22.0	25.0	97.5	52.5	150
34	90	3.6	26.5	30.1	117.0	63.0	180
36	102	4.08	30.1	34.18	132.6	71.4	204
38	115	4.6	34.0	38.6	149.5	80.5	230
40	130	5.2	38.5	43.7	169.0	91.0	260

Таблица 7.5. Поверхность (га га⁻¹) 40-летних сомкнутых древостоев снытево-осоковой I₅ и солонцовой Va классов бонитета дубрав [7, 15, 58].

Тип дубра- вы	Ство- лы*	Живые ветви	Побе- ги	Всего надзем- ный скелет	Листья** 2·SF	Корни	Итого, ***
Снытево- осоковая	0.9	0.3	0.15	1.35	7.3	15	17-24
Солонцовая	0.4	0.2	0.09	0.7	4.4	10	11-15

* Если учесть трещиноватость осей толще 10 см поверхность увеличится в ~1.2-1.5 раза. ** Общая двухсторонняя поверхность листьев, к ней следовало бы добавить поверхность черешков. *** Общая поверхность древостоя зимой и летом

В сумме данные таблиц 7.7 и 7.8 позволяют описать распределение по ступеням толщины общей поверхности надземных скелетно-проводящих осей дерева в зависимости диаметра ствола в коре на высоте груди (DBH).

Таблица 7.6. Максимальный диаметр ветвей первого порядка ($MaxD$, см) в зависимости от диаметра ствола (DBH , см).

DBH , см	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20
$MaxDBr$	1.2	2	3	4	5	6	7	8	9	10
DBH , см	22	24	26	28	30	32	34	36	38	40
$MaxDBr$	11.2	12.2	13.5	14.5	15.5	16.5	17.7	18.7	20.0	21.0
DBH , см	42	44	46	48	50	52	54	56	58	60
$MaxDBr$	22	23	23.7	24.5	25.2	26	26.7	27.5	28.2	29

В сомкнутых древостоях распределения поверхностей древесного скелета по ступеням толщины осей дерева имеют два максимума. Один в области модальной толщины годовичных побегов, второй в области максимальных диаметров деловой и комлевой частей ствола (рис.7.1).

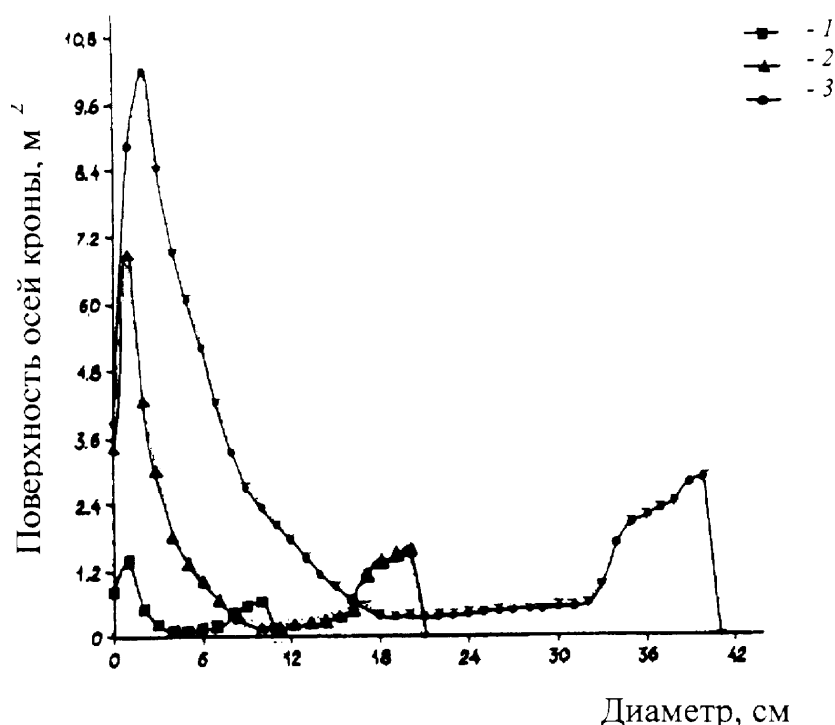


Рис 7.1. Распределение поверхности ствола и ветвей кроны по ступеням толщины осей древесного скелета (m^2) у деревьев дуба I-II класса роста, выросших в сомкнутых насаждениях, в зависимости от диаметра ствола на 1.3 м: 1 – 10 см; 2 – 20 см; 3 – 40 см.

Задав распределение стволов насаждения по DBH [66, 67] а также абсолютные величины площадей поверхности стволов и кроны деревьев [91], мы с помощью таблиц 7.7 и 7.8 можем представить, как поверхности кронового и стволового пространств древостоя распределятся по диаметрам D осей древесного скелета. Распределения имеют 2 чётких максимума плотности (побеги и стволы), разделенные ми-

нимумом, приходящемся на промежуточные диаметры (рис. 7.2) и приуроченным к подкроновым частям ствола и основания наиболее крупных ветвей кроны.

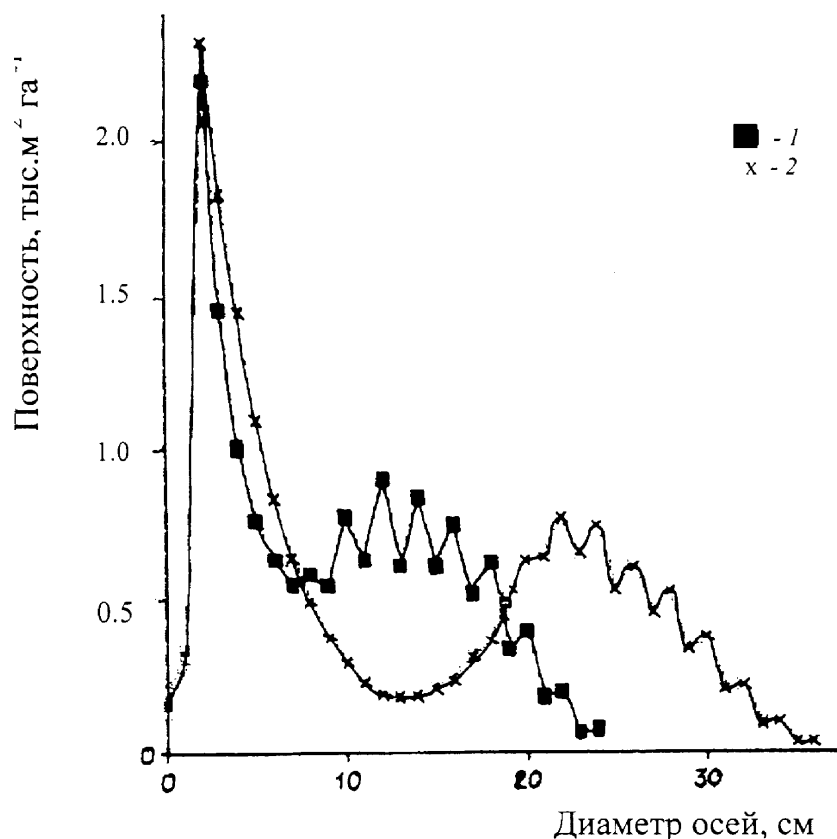


Рис 7.2. Распределение общей поверхности стволов и ветвей кронового пространства дубостоя (тыс. м² га⁻¹) в сомкнутых дубняках по толщине осей: 1 – 30 и 2 – 60 лет.

Хотя выполненные нами расчеты приближены, но они, как мы полагаем, дают результат весьма близкий к истине. Экспериментальная проверка потребует не только времени, но и энтузиазма. Надежды на более точные приближения мы связываем также с исследованиями последних лет с применением электронно-цифровой фотографии и программ обработки изображений [36]. Результаты этих работ в общих чертах соответствуют нашим расчетам: основной максимум длины и, соответственно, поверхности осей надземного скелета приходится на самые тонкие ветви; а второй, слабо выраженный у деревьев из однорядных аллеиных посадок, - лежит в области самых толстых диаметров [36].

Камбий (камбиальная зона), проводящий луб, последние 1-2 годичных слоя древесины у кольцепорных пород; не говоря уже о листовом аппарате, - контролируют у древесных видов основные дыхательные процессы текущие в надземной сфере: ассимиляцию, нисходящий транспорт ассимилятов и их потребление. Ис-

пользуя данные о толщине заболони и луба у дуба черешчатого (см. Главу 3), мы попытались оценить долю «живых» тканей и клеток в общей биомассе дубравного фитоценоза (табл. 7.9).

Таблица 7.7. Распределение поверхности ($\%$) побегов и ветвей кроны по ступеням толщины D , см, в зависимости от диаметра ствола (DBH , см).

DBH см	D , см										
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2	498	502									
4	427	542	31								
6	390	542	56	12							
8	342	497	140	19	2						
10	288	479	158	61	13	1					
12	247	444	159	90	43	13	4				
14	218	400	182	98	59	31	10	2			
16	192	372	195	96	67	45	23	8	2		
18	169	339	190	117	75	52	34	17	6	1	
20	153	309	188	132	79	57	41	25	12	4	0
22	136	279	184	137	92	63	45	32	19	9	4
24	120	253	178	141	102	68	51	37	25	15	7
26	107	230	172	137	106	76	56	41	31	21	13
28	97	210	169	133	108	81	58	45	35	26	18
30	88	192	163	129	108	86	65	48	37	30	22
32	79	176	162	123	108	89	68	50	40	32	26
34	72	162	157	123	105	90	71	54	43	34	28
36	66	149	154	123	103	89	73	56	44	35	30
38	60	138	149	122	101	88	74	59	46	37	31
40	55	127	147	121	99	87	74	60	47	38	32
	D , см										
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
24	3	0									
26	6	3	1								
28	11	5	3	1							
30	15	9	5	2	1						
32	19	13	8	4	2	1					
34	22	17	11	6	3	1	1				
36	25	19	14	9	6	3	1	1			
38	26	22	17	12	8	5	3	1	1		
40	28	24	19	15	11	7	5	2	1	1	

В условиях I_5 класса бонитета летняя масса «живых» тканей «выработанного» фитоценоза перестойной дубравы составляет лишь 100-120 т га⁻¹, то есть вполне сопоставима с биомассой травяных фитоценозов. И, хотя, в настоящее время мы с достаточной достоверностью можем просчитать величину «живой» фитомассы только для одновозрастных и условно одновозрастных дубняков, однако, та же картина, по-видимому, будет наблюдаться и в полидоминантных разновозрастных сообществах при исключении из состава их фитомассы «мертвой», - спелой и ядровой древесины, и далее при исключении массы мертвых одревесневших клеток [91].

Таблица 7.8. Распределение поверхности ствола (‰) по ступеням толщины отрезков (D , см) в зависимости от диаметра ствола на высоте 1.3 м (DBH , см).

DBH см	D , см													
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
2	67	333	60											
4	25	70	103	306	496									
6	11	28	56	84	125	292	404							
8	6	15	29	44	59	84	125	282	356					
10	3	9	18	28	37	46	65	85	169	247	293			
12	2	6	12	19	25	31	38	46	60	75	187	231	268	
14	2	4	8	13	17	21	25	30	34	46	58	85	191	217
16	1	3	6	9	13	16	19	23	27	30	37	46	61	92
18	1	2	5	7	10	12	15	17	20	23	27	30	36	43
20	1	2	4	6	9	11	12	13	15	18	21	24	27	30
22	1	1	3	5	7	9	10	11	12	14	17	20	22	25
24	0	1	2	4	5	7	8	9	10	11	13	15	17	20
26	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	14	16
28	0	1	2	3	4	5	6	6	7	8	8	9	11	13
30	0	1	1	2	3	4	5	5	6	6	7	8	9	11
32	0	0	1	2	2	3	4	5	5	6	6	7	8	9
34	0	0	1	1	2	3	3	4	4	5	5	6	6	7
36	0	0	1	1	2	2	3	3	4	4	5	5	6	6
38	0	0	1	1	1	2	2	3	3	3	4	4	4	5
40	0	0	1	1	1	2	2	2	3	3	4	4	4	5
	D , см													
	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
14	249													
16	180	207	230											
18	56	129	169	189	209									
20	34	44	54	140	162	181	192							
22	28	30	33	47	68	140	153	167	177					
24	22	25	27	29	32	66	102	129	140	150	156			
26	18	21	23	25	27	30	33	78	111	122	131	139	145	
28	15	17	19	21	23	25	27	29	34	85	109	117	125	133
30	12	14	16	18	19	21	23	25	26	27	35	84	105	115
32	10	12	14	15	17	18	20	22	24	24	25	25	36	84
34	9	10	12	13	15	16	18	20	21	22	23	23	24	24
36	7	9	10	12	13	15	16	18	19	20	21	22	22	23
38	6	7	8	10	11	13	14	16	17	18	19	19	20	21
40	5	6	7	9	10	11	13	14	15	16	17	18	19	20
	D , см													
	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
28	133	138												
30	115	125	132	135										
32	84	103	112	121	127	132								
34	24	36	89	100	108	116	124	130						
36	23	23	24	36	88	97	106	113	119	125				
38	21	22	23	24	26	58	85	92	99	106	113	120		
40	20	21	21	22	22	23	36	65	81	86	91	96	110	114

Характеристики распределений осей древесного скелета по толщине позволяют нам уточнить оценки автотрофного дыхания дубняков. Все прежние оценки величины автотрофного дыхания надземных органов были получены без учета зависимости интенсивности дыхания от диаметра осей древесного скелета [38, 63, 103, 108

и др.]. В рамках предлагаемой модели (табл. 7.1-7.5; рис. 7.1 и 7.2) мы сможем рассмотреть в следующей главе, каковы общие дыхательные затраты древесного скелета насаждений в южной лесостепи в сезонной и возрастной динамике (рис. 6.1).

Определения автотрофного дыхания с учетом зависимости величины эмиссии $C(CO_2)$ от диаметра осей дают оценки R_{Σ} в 1.5 раза выше [13, 91].

Таблица 7.9. Оценки фитомассы живых тканей в перестойных 250-летних дубравах, т га⁻¹ (% общей фитомассы фитоценоза).

Фракция фитомассы	Тип дубравы					
	Снытево-осоковая	Осоково-снытевая	Липово-осоковая	Полево-кленовая	Бересклетовая	Солонцовая
Вся фитомасса*	583 (100)	497(100)	424 (100)	301(100)	216(100)	107(100)
Без ядра и корки	264 (45)	233 (47)	197 (47)	142 (47)	123 (57)	74 (69)
Без либриформа и сосудов **	120 (21)	109 (22)	92 (22)	69 (23)	60 (28)	42 (39)

* По [91]. ** Использованы дифференцированные оценки плотности анатомических структур древесины [74] и данные об их % соотношении [88] дуба.

Глава 8. «ДЫХАНИЕ» СТВОЛОВ И ВЕТВЕЙ В ОБЩЕМ CO₂-ГАЗООБМЕНЕ ЛЕСОСТЕПНОЙ ДУБРАВЫ.

Как мы уже отметили все оценки автотрофного дыхания (R) насаждений [60, 63, 103 и др], использованные прежде при расчетах баланса углерода в лесных экосистемах, исходили из независимости R от D . Интенсивность дыхания единичной поверхности, определенную в малой повторности и обычно на одной высоте, умножали на индекс поверхности (га га^{-1}) или массу дышащих надземных органов. Но поскольку с утолщением дерева транспортная нагрузка на единицу периметра ствола или ветви (кг листвы на 1 см) возрастет (см. табл. 3.3; рис. 3.2), то и интенсивность дыхания R меняется с диаметром оси. Вне кроны, в деловой части ствола R снова падает, так как происходит качественное изменение структуры движущих сил нисходящего транспорта. Он перестает быть энергозатратным и идет по классической «градиентной» схеме. «Транспортная» компонента составляет основную долю R [9, 22, 23, 47, 73, 87, 105 и др.].

От толщины ствола или ветви зависит и ростовая компонента дыхания: средний прирост по диаметру тесно связан с толщиной осей [15, 29, 87 и др.] (см. табл. 3.3). С диаметром осей древесного скелета изменяется и толщина слоя основных дышащих тканей (см. рис. 3.1), соответственно, и величина дыхания поддержания R_m .

Первичную продукцию фотосинтеза BPP чаще всего реконструируют по измеренной величине годичного прироста NPP древостоя, принимая средние дыхательные затраты насаждений равными 50-60% BPP [41, 60, 63, 93, 95, 103 и мн. другие]. Предполагается, что независимо от зонального положения лесов можно считать возврат углерода в атмосферу с автотрофным дыханием равным ~50% брутто-продукции листового полога (BPP) [108]. При использовании метода «эддикоррелейшн» [41 и др.] из реально замеренных суммарных потоков $C(CO_2)$, характеризующих совокупный баланс фотосинтеза, автотрофного и гетеротрофного дыхания, искусственно, с помощью принятых *a priori* данных о соотношении $NPP:BPP$, вычленяется R нефотосинтезирующих органов растений.

Мы, при определении дыхательных затрат R надземного скелета лесостепных дубрав, использовали только независимые измерения автотрофного дыхания и учли влияние диаметра скелетных органов древостоя на интенсивность эмиссии $C(CO_2)$. Это существенно изменило оценки общей величины дыхательных затрат (табл. 8.1).

К багажу литературных данных о дыхании стволов и ветвей дуба черешчатого *Quercus robur* L. [38, 87, 95, 99] мы добавили результаты собственных сезонных измерений R у старовозрастных деревьев дуба с диаметром ствола больше 55 см (табл. 1.1).

Чтобы составить представление о балансе CO_2 -газообмена в дубняке из южной лесостепи, прежде всего необходимо оценить величину BPP продукции древостоя. Наши расчеты выполнены исходя из известных оценок интенсивности фотосинтеза единичной поверхности листовой пластинки Ph и индексов поверхностей (га га^{-1}) [91] дышащих тканей. При этом оценки Ph дифференцировали по типам световой специализации листьев [57; 60; 63; 70; 72; 91, с. 114-117].

Отметим, что входными величинами для расчетов BPP служили оценки видимого Ph , включающего дыхание листы в светлое время суток (величина истинного Ph занижена на 10-20%). Кроме того, мы использовали только оценки Ph листовых пластинок, в отличие от последних работ А.Г. Молчанова, выполненных для компактных групп побегов [63]. Выбор побега или группы побегов в качестве объекта измерения газообмена заранее объединяют Ph листы с дыханием побегов, несущих листья, и дыханием почек, в результате чего BPP занижается еще на ~10-20%.

Совершенно неприемлемы для нас были расчетные методы оценки BPP , которые сводят на нет все усилия по точной регистрации Ph .

Фотосинтетическую продуктивность BPP насаждений определяли по видимому Ph , исходя из трех групповой структуры листового полога древостоя. Выделяли «суперсветовые», световые и теневые листья, - имеющие разную суточную динамику фотосинтеза и разную продуктивность единичной листовой поверхности [91].

Таблица 8.1. Модальная интенсивность фотосинтеза ($\text{мгCO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$ с округлением до 1). Суточная динамика и суммарная ассимиляция для «суперсветового», светового и теневого листьев [91].

Время суток, часы летнего времени																	Σ	
5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21		22
0	2	22	40	53	63	24	16	15	14	13	13	13	11	5	2	1	0	307
0	1	9	18	28	29	24	16	15	14	13	13	13	11	5	2	1	0	212
0	2	14	18	13	7	7	7	6	6	5	4	2	2	2	0	0	0	95

Распространяя результаты на другие типы леса мы исходили из экспериментально установленной независимости интенсивности фотосинтеза и BPP дуба черешчатого, сосны (вероятно, и других древесных растений) от условий произрастания леса и его бонитета в широкой области субоптимальных погодных и эдафиче-

ских условий [9, 57, 61, 91 и др.]. Только выход растений в область действия стрессоров вызывает депрессию фотосинтеза. В низкопродуктивных условиях такие «выходы» происходят чаще [91], что и определяет снижение общей *BPP*- продуктивности, листового индекса и, в следствии этого, индексов всех прочих поверхностей низкобонитетных насаждений (га га^{-1}). Расчеты *BPP* выполнены нами для субоптимальных погодных условий и бонитеты древостоев учитывают только через индексы поверхностей [5, 91]. К субоптимальным погодным условиям в южной лесостепи можно отнести ~20% календарных лет. В остальные годы продуктивность лесов может существенно падать.

BPP продуктивность фотосинтеза дубрав Теллермановской роши мы рассчитали по первичным данным А.Г. Молчанова [78, 63, 91] (табл. 8.1). Суточные динамики, приведенные в разных строках табл. 8.1, характеризуют листовые пластинки дуба разной световой специализации: «суперсветовые» (СС), световые (С) и теневые (Т) листья.

Соотношение площадей СС, С и Т листьев в листовом пологе насаждения определено по распределению индексов поверхности листовых пластинок (га га^{-1}) в кронах деревьев первого яруса сомкнутых древостоев по странам света и плотности (г м^{-2}) [91]. Были приняты доли участия СС, С и Т листьев: 34%; 45%; 21%, соответственно. При таком распределении листовой поверхности по световым типам средневзвешенная *BPP* продукция на единицу листовой поверхности за световой день составит $21.9 \text{ г CO}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, или, переходя к ассимиляции $\text{C}(\text{CO}_2)$, $\sim 6 \text{ г C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Для поздней формы дуба, населяющей нагорные дубравы Теллермановского лесного массива, длительность вегетации лежит в пределах 110-120 суток. В оптимальные для вегетации годы интенсивность фотосинтеза деревьев поздней формы линейно нарастает с 15 мая по 15 июня от 0 до стационарного режима, описываемого табл.1, и линейно убывает до 0 начиная с 15 сентября до 15 октября (средние даты разворачивания листьев и массового пожелтения и начала листопада для нагорных дубрав [3, 35, 91]), - средняя продолжительность вегетации равна ~120 суткам. Отсюда находим, что годовая продукция среднего 1 м^2 односторонней листовой поверхности в год длительной вегетации $\sim 0.72 \text{ кг C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ или при короткой вегетации $0.66 \text{ кг C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$.

Остальные расчеты *BPP*- продукции фотосинтеза определяются величиной листовых индексов фитоценоза (площадью листы, приходящейся на единицу площади насаждения). В сомкнутых дубравах I-II класса бонитета III класса возраста листовой индекс колеблется около 3.3 для пород первого яруса, 2 - для второго яруса и - 1 для травяного покрова (55-летняя дубрава, подлесок не развит) [91, 70]. Первый ярус древостоя такой дубравы в комфортных погодных условиях ассимилирует ~ 22.7 т С га⁻¹ год⁻¹. Породы второго яруса, работая по правилам теневой листы, фиксируют еще ~ 6.0 т С га⁻¹ год⁻¹. *BPP* всего древостоя составит 28.7 т С га⁻¹ год⁻¹.

Представление о верхнем пределе мощности *BPP* широколиственного леса в южной лесостепи дает сомкнутая дубрава I₅ класса бонитета (листовой индекс первого яруса ~ 3.5). В период кульминации *LAI* первого яруса и при благоприятной погодно-климатической обстановке ее древостой такой дубравы связывает 27 т С га⁻¹ год⁻¹, подчиненные ярусы - 7 т С га⁻¹ год⁻¹, а весь фитоценоз - 34 т С га⁻¹ год⁻¹.

Древостой играет ведущую роль в первичном *BPP* продуцировании во всех типах леса (табл. 8.2). В высокопродуктивных типах дубрав вклад древесных ярусов в *BPP*- продукцию фитоценоза - 88-92%. Даже в самих «светлых» дубравах с развитым травяным покровом и подлеском (см. солонцовая дубрава в табл. 8.2) большая половина общей ассимиляции углерода приходится на древесный ярус.

Таблица 8.2. Вклад ярусов лесных фитоценозов в формирование годичной *BPP*- продукции, тС га⁻¹ год⁻¹, 220 летних дубрав Теллермановского массива [91].

Тип дубрав, класс бонитета	Древостой (все ярусы)	Подлесок и подрост	Травы	Всего
Снытево-осоковые, I ₅	24	1	1	26
Осоково-снытевые, II	22	2	1	25
Полево-кленовые, III ₅	14	4	1	20
Бересклетовые, IV	12	3	1	16
Солонцовая, V ₅	6	4	1	11
Ландышево-ежевичная, II	12	3	2	15

Примечание. В плотных куртинах пойменных ландышево-ежевичных дубрав *BPP* почти вдвое выше приведенной средней оценки.

Дыхание листы в темное время суток (его средняя продолжительность 6 час·сут⁻¹) при интенсивности 2 мг СО₂·дм⁻²·час⁻¹ при продолжительной вегетации за 120 дней унесет 0.031 кг С м⁻² год⁻¹. В итоге за год 1 м² листовой поверхности в оптимальные годы ассимилирует 0.689 кг С·м⁻²·год⁻¹.

Дыхание надземных скелетных органов сомкнутого древостоя составляет 61-65% (табл.8.3) в общем объеме автотрофного дыхания биогеоценоза. Дыхание

стволов и ветвей - основная составляющая автотрофного дыхания всего дубравного фитоценоза: от 40 до 60% - в зависимости от участия древесного яруса в общей фитомассе сообщества (табл. 8.4).

Таблица 8.3. Структура дыхательных затрат древостоя в сомкнутых снытево-осоковых ясене-дубравах, $\text{тС}\cdot\text{га}^{-1}\cdot\text{год}^{-1}$ [13, 91 и др.].

Возраст, Лет	Ростовое листвы	Ночное листвы	Наземных скелетных органов	Корней	Суммарное дыхание
20	0.5	1.1	11.2	4.4	17.2
50	0.8	1.4	13.6	5.5	21.3
100	0.5	1.1	11.2	5.5	18.3

Наиболее интенсивное дыхание надземных скелетных органов отмечается в конце вегетации (табл. 8.4) во время завершения прироста поздней древесины и пополнения корневых запасов олигосахаров на следующий год.

Таблица 8.4. Дыхание стволов и ветвей ($\text{т С}\cdot\text{га}^{-1}\cdot\text{мес}^{-1}$) в модальных дубравах I₅ класса бонитета, образованных *Quercus robur* L. var. *tardiflora* Czern. В годы с оптимальными для вегетации условиями.

А, лет	Месяц												Σ
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
20	0.30	0.30	0.30	0.38	1.20	2.02	2.02	2.89	0.71	0.33	0.30	0.30	11.05
50	0.35	0.35	0.35	0.49	1.50	2.48	2.51	3.49	1.04	0.38	0.35	0.35	13.66
70	0.33	0.33	0.33	0.41	1.25	2.10	2.10	2.92	0.87	0.33	0.33	0.33	11.62
100	0.33	0.33	0.33	0.38	1.23	2.05	2.07	2.73	0.76	0.33	0.33	0.33	11.21
200	0.27	0.27	0.27	0.30	1.04	1.75	1.77	2.32	0.68	0.30	0.27	0.27	9.49

Из разности первичной фиксации атмосферного углерода *BPP* и автотрофного дыхания *R* складывается годичный прирост *NPP* фитомассы (табл. 8.5).

Таблица 8.5. Фиксации углерода в годичном приросте биомассы фитоценоза снытево-осоковой нагорной дубравы I₅ класса бонитета, *NPP*, $\text{т С га}^{-1}\text{ год}^{-1}$ [15, 53, 55, 91] в субоптимальных условиях.

Возраст древостоя, лет	Листва	«Скелет»	Корни	Плоды	Всего
20		2.0	2.2	0.8	5.2
50		2.7	4.4	0.8	8.9
100		2.4	2.2	0.5	6.3

Примечание. «Скелет» - надземные скелетно-транспортные органы: ствол, ветви кроны, побеги без листьев. В категорию «Плоды» включен опад плодов, соцветий и почек.

Подводя итог и немного закругляя результаты исследования округлением до 5%, мы видим (табл. 8.6), что в южной лесостепи сомкнутые насаждения превращают в продукцию фитомассы только 25% первично связанного углерода.

Анализируя данные, полученные в разных лесорастительных зонах, отметим, что долю дыхательных затрат в лесных фитоценозах нельзя признать постоянной. Составляя 50-55% *BPP* в зональных типах леса северной и средней тайги, в южной

тайге она приближается к 60%. В зоне широколиственных лесов дыхание автотрофов возвращает в атмосферу 65-75% углерода, связанного при фотосинтезе *BPP*. На границе южной лесостепи и степи, где проводились наши исследования, дыхательные затраты близки к 75-80% *BPP*, то есть примерно те же, что и во влажных тропических лесах [63, 85].

Таблица 8.6. Связывание в приросте *NPP* и возврат ΣR_a углерода $C(CO_2)$ древостоем нагорной снытево-осоковой дубравы I₅ класса бонитета на темно-серых лесных суглинках, т $C \cdot га^{-1} \cdot год^{-1}$ и % *BPP* (округлено до 5%).

Возраст древостоя, лет	Продукция, дыхание, т $C \cdot га^{-1} \cdot год^{-1}$			% <i>BPP</i> продукции	
	<i>BPP</i>	ΣR_a	<i>NPP</i>	ΣR_a	<i>NPP</i>
20	21	16	5	75	25
50	27	20	7	75	25
100	24	18	6	75	25

Примечания. *BPP* - первичная продукция видимого фотосинтеза. ΣR_a - суммарное (надземное и корневое) автотрофное дыхание. *NPP* - годичная продукция древостоя.

Наши оценки дыхательных затрат скелетно-проводящих органов [13, 91] значительно выше известных ранее благодаря вовлечению в расчет данных о разной интенсивности дыхания стволов, ветвей и побегов в зависимости от их диаметра [87]. Физиологическим механизмом, определяющим такую зависимость, предполагается энергоёмкий апопластный транспорт продуктов фотосинтеза при их переносе из осей высшего порядка в симпластные системы осей низших порядков.

Мы имеем реально существующую модель такого переноса. В клетках мезофилла листовой пластинки, цитоплазмы которых объединены плазмодесмами, моносахара переходят от одной клетки к другой симпластно по градиенту концентраций. Но между мезофиллом и флоэмой проводящих пучков листа плазмодесменные контакты обрываются. Апопластный, «сквозьмембранный» транспорт моносахаров требует энергоёмкого проталкивания молекул через специфические молекулярные каналы. На преодоление одной молекулой мембранного барьера тратится 1 молекула АТФ [12]. Дальнейший транспорт сахаров к органам и клеткам - потребителям идет по симпластным доменам ситовидных клеток флоэмы по градиенту концентраций [12]. «Сжигание» сахаров, их использование для образования запасов и «строительства» новых тканей, создает дефицит углеводов в конце пути, а накачка сахаров из листового мезофилла во флоэму - их избыток в начале.

Барьер - листовой мезофилл - флоэма проводящих пучков листа у древесных растений с их протяженными транспортными магистралями, вероятно, не единст-

венное место активной закачки сахаров в ситовидные трубки. Представляется, что симпластные домены флоэмы время от времени обрываются, и тогда снова требуется энергоемкий апопластный перенос сахаров от одного домена к другому. Как возможные пункты активной перекачки сахаров мы предполагаем сочленения ствола и ветвей, а также корневую шейку, - то есть те места, в которых многими исследователями отмечена повышенная интенсивность дыхания.

Хочется подчеркнуть, что при оценке BPP и R , мы полностью отказались от заключений на основании установленных ранее «литературных» пропорций R/BPP , NPP/BPP [60, 87, 93, 103, 108 и мн. другие]. Все наши определения BPP основаны на независимых натуральных наблюдениях за основными элементами газообмена: дыханием и ассимиляцией. Мы использовали только первоначальные оценки интенсивности фотосинтеза, выполненные А.Г. Молчановым на единичных листовых пластинках, и отказались от измерений газообмена компактных групп побегов, так как последние включают дыхание побегов и почек.

Исследования соотношений дыхания и продуктивности фотосинтеза древостоев позволяют моделировать природу различий между высоко- и низко бонитетными насаждениями. При 6-кратных различиях конечной, массовой NPP -продуктивности насаждений I и V классов бонитета, мы отмечаем у них только 2-кратные различия в листовом и хлорофильном индексах, а также в потенциальной первичной BPP -продуктивности (табл. 8.7). Разница в фактической BPP -продуктивности увеличивается до ~3-кратной благодаря более частым в низко бонитетных насаждениях депрессиям фотосинтеза [61, 63, 91]. Кроме того, древостои V класса бонитета в лесостепи, по-видимому, тратят на дыхание даже не 75-80%, а 85-90% BPP . В низко продуктивных насаждениях, где по существующим оценкам, R_m заметно больше, чем в высокопродуктивных [80 и др], возрастает удельный вес запасов, предназначенных для аварийной регенерации, а в случаях их не востребования увеличиваются расходы на обслуживание этих запасов.

Учет зависимости интенсивности дыхания от толщины осей скелетно-проводящих надземных органов древостоя существенно повлиял на оценку величины автотрофной эмиссии. Система надземных скелетно-проводящих органов древостоя создает основной поток автотрофной эмиссии CO_2 (в сомкнутых насаждениях >50% общей эмиссии древостоя) (табл. 8.3 и 8.4). Существование зависимости $R(D)$,

связанно, по-видимому, с энергоемким переносом транспортируемых веществ из симпластных доменов более тонких осей в домены толстых осей. После окончания контактов с облиственными осями ствол, или ветвь переходят к пассивному транспорту путем градиентной диффузии. Учет этой, в целом нелинейной, зависимости дыхания от толщины оси (нарастание а затем сброс дыхательных затрат) приводит к новым оценкам суммарной эмиссии $C(CO_2)$ и к пересмотру общего углеродного баланса лесных экосистем, в которых древесные растения доминируют.

Таблица 8.7. Расход на прирост фитомассы и дыхание углерода, связанного в *BPP* продукции видимого фотосинтеза, широколиственными лесами (все ярусы) I и V классов бонитета, т $C \cdot га^{-1} \cdot год^{-1}$, (%).

Показатель	I бонитет	V бонитет
Потенциальная первичная продукция	29 (112)	14 (156)
Фактическая <i>BPP</i> - продукция	26 (100)	9 (100)
Автотрофное дыхание фитоценозов R_a	20 (77)	8 (89)
Углерод, связанный в биомассе <i>NPP</i>	6 (23)	1 (11)

Таким образом, оценки эмиссии C автотрофами лесных биоценозов в нашей интерпретации возросли в ~ 1.5 раза.

Причина расхождений – рост наших оценок эмиссии CO_2 надземным скелетом древостоя и, соответствующий рост оценок фотосинтетической *BPP* фиксации $C(CO_2)$. Основной источник эмиссии $C(CO_2)$ дубравами - дыхание надземных скелетных органов древостоя (стволов, ветвей), которое по нашим расчетам определяет $\sim 60\%$ возвратного потока углерода, выделяемого автотрофами в атмосферу. Поток $C(CO_2)$, создаваемый корневой эмиссией, примерно в два раза меньше ($\sim 30\%$). Общий поток автотрофной эмиссии $C(CO_2)$ в «нормальные» годы уносит из лесостепных широколиственных лесов $\sim 75\%$ ассимилированного углерода.

Глава 9. CO₂-ГАЗООБМЕН ДУБРАВЫ В СТРЕССОВЫХ СИТУАЦИЯХ.

Стрессовый фактор, наиболее распространенный в южной лесостепи, – засуха (табл. 9.1). В периоды засух деревья минимализируют свои дыхательные расходы, выключая отдельные особо затратные функции. Активными остаются типы дыхания, требующие сравнительно небольших затрат (см. рис. 5.6; табл. 5.2). Удельный вес дыхания надземных скелетных органов в балансе CO₂ древостоев не растет с увеличением температуры воздуха и ростом дефицита почвенной влаги [63]. Непосредственная связь интенсивности дыхания деревьев и температуры воздуха в особо жаркие и сухие годы утрачивается не только в лесостепи, но и в более влажных южно-таежных лесах [20, 21].

Необходимость совершения определенной работы, например завершения дифференциации тканей, не взирая на неблагоприятные условия может быть настолько острой, что деревьям приходится идти на дыхательные «сверхзатраты», включая аварийные системы и процессы (избыточное дыхание, ускоренное потребление ГВ и тому подобное) [71, 91 и др.].

Обычно во время засухи древостой сокращает дыхание до минимального уровня. Выпадение осадков после засухи вызывает всплеск стволового и корневого дыхания у деревьев всех возрастов. Так, на рис. 5.7 точка, относящаяся к пятому уровню (см. рис. 5.6) дыхания, связана с дождливым днем, случившимся на фоне сухой погоды. Дерево как бы спешит реализовать процессы, требующие высоких дыхательных затрат и долго сдерживавшиеся в засуху. Эта последовательность событий (сокращение R до минимума а затем, сразу после восстановления влажности почвы всплеск эмиссии CO₂) прекрасно воспроизводится в эксперименте с созданием искусственной засухи в лизиметрах или вегетационных сосудах [64]. Выращивание сеянцев дуба в условиях искусственной засухи привело к сокращению R в ~5 раз. На полив сеянцы ответили почти 10-кратным подъемом R .

Еще один стрессовый фактор, обычный в лесостепных дубравах, – интенсивная дефолиация деревьев насекомыми филлофагами [91]. После ранней весенней дефолиации происходит переадресация мобильного запаса олигосахаров, подготовленного для роста листвы, к корням, и в течении декады у здоровых деревьев проходит «вспышка» новообразования микоризных поглощающих

корней [51]. Соответственно можно ожидать интенсификации транспортной составляющей дыхания ствола и скелетных корней.

Однократную дефолиацию, вплоть до 50%-75% листовой поверхности, дерево способно компенсировать адекватным увеличением интенсивности фотосинтеза у сохранившихся листьев [91, с. 296-299]. В этом случае также можно ожидать роста интенсивности дыхания побегов кроны. Дерево «включает» процессы рефолиации и восстанавливает листовую массу. Дальнейшая повторная и особенно многократная дефолиация $\geq 50\%$ ведет уже к усыханию дерева или частей его кроны [51, 91].

Рассматривая предрассветный водный потенциал листьев Ψ_{PD} , как некий универсальный показатель состояния дерева, вроде температуры тела у человека, можно констатировать, что в лесостепи даже в наиболее продуктивных эдафотопях только $\sim 20\%$ лет можно считать комфортными по погодно-климатическим условиям (табл.9.1). Низкобонитетные насаждения гораздо чаще попадают в стрессовые состояния и дольше пребывают в них. Случаи снижения $\Psi_{PD} < -2$ МПа в солонцовых дубравах V-Va класса бонитета наблюдаются ежегодно. Кроме того, солонцовые дубравы лишены возможности восстановить свое влажностное состояние до нормы за счет ночного потребления грунтовых вод. Низко-продуктивные древостои вынуждены вкладывать первичную продукцию фотосинтеза в «аварийные» запасы и их обслуживание.

Общие потери продуктивности можно измерить частотой лет, когда условия не позволяют древостоям «нормально» продуцировать. Таблица 9.1 описывает распределение лет вегетации по комфортности для BPP фотосинтеза и создания NPP продукции в наиболее производительных снытево-осоковых типах лесостепных дубрав. В солонцовых дубравах, лишенных общения с грунтовыми водами, деревья чаще попадают в область $\Psi_{PD} < -1.4$ МПа. Однако солонцовые дубравы порослевого происхождения, образованные ранней формой дуба *Quercus robur* L. var. *praecox* Czern., сохраняют в условиях водного стресса BPP - продуктивность единицы листовой поверхности в два раза более высокой, чем нагорные дубравы, образованные var. *tardiflora* Czern.

В среднем площади под нагорными лесами Теллермановского массива возвращают в атмосферу с потоками автотрофного дыхания ~ 13 тС га⁻¹ год⁻¹. Та-

ким образом, хотя экосистемы широколиственного леса способны за 1 год полностью оборачивать $26 \text{ тС га}^{-1} \text{ год}^{-1}$, [91], фактически они ассимилируют половину этой величины.

Таблица 9.1. Длительность периодов (% времени вегетации) с разным предрассветным водным потенциалом листьев дуба Ψ_{PD} и разной BPP продуктивностью фотосинтеза (% потенциальной $\text{Max } BPP$) в типичные, влажные и сухие годы в нагорных снытево-осоковых дубравах ТОЛ.

Ψ_{PD} , МПа	BPP , % $\text{Max } BPP$	R_a , % BPP	Условия вегетации, % времени		
			влажные	типичные	сухие
-0,2 ÷ -0,8	100	75	50	30	10
-0,8 ÷ -1,4	65	70	50	45	35
-1,4 ÷ -2,0	25	75	0	25	35
-2,0 ÷ -3,3	7	80	0	0	20
Средняя за вегетацию BPP , % $\text{Max } BPP$			82	62	39
Частота лет данного типа, %			20	55	25

Заключение.

Осталась еще бездна не затронутых исследованием вопросов, связанных с дыхательным газообменом древесных растений. Одна из внешне простых тем для дальнейшего исследования – описание распространения пика транспортного дыхания ассимилятов по стволам разной длины. Не трудно проверить существует ли разница, раньше или позже начинается пик под кроной и у комля. Нужно только провести три летних месяца на лесном стационаре, установить серию камер на стволах деревьев разной высоты и диаметра, проанализировать записи регистрирующих устройств.

Внимая критикам, мы отмечаем избыточный вес в нашем труде умозрительных построений. Без них, однако, невозможно осмыслить экспериментальные материалы. Отказываясь обсуждать логический строй исследований, мы просто прячем, как страус голову в песок. Мне кажется, что глубокий анализ данных с построением моделей-гипотез необходим. Не высказанные и не сформулированные явно гипотезы превращаются в предубеждения и мешают дальнейшему развитию мысли. Сформулированная явно гипотеза, спекуляция сразу позволяет оценить слабые и спорные стороны знаний автора.

Голые «научные» факты доступны и интересны только специалистам и уж вовсе не пригодны для преподавания. Принятый нами уровень изложения можно рассматривать как начальную ступень адаптации результатов академического исследования к учебному процессу.

Литература

1. *Абатуров Б.Д., Лопатин В.Н.* Углеродный баланс, жизнеспособность и зональное распределение деревьев трав и кустарников в различных условиях увлажнения // *Успехи современной биологии*. 2002. Т.122. №6. С.527-536.
2. *Анциферов Г.И., Чемарина О.В.* Методические рекомендации по выделению и изучению фенологических форм дуба черешчатого. М.:ВАСХНИЛ, 1982. 24 с.
3. *Бирюков В.И., Степин В.В.* Методика и опыт количественной оценки фенологических явлений у растений в Хоперском заповеднике за период с 1941 по 1972 г. // *Дубравы Хоперского заповедника*. Ч.1. Условия произрастания насаждений. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1976. С.90-110.
4. *Ваганов Е.А., Шашкин А.В.* Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 2000. 234 с.
5. *Ватковский О.С.* Методы определения фитомассы ствола и крон дуба // *Лесоведение*. 1968. №6. С.58-64.
6. *Ватковский О.С.* Фитомасса солонцовых дубрав // *Лесоведение*. 1969. №1. С.90-94.
7. *Ватковский О.С.* Изменение поверхности растений в процессе развития солонцовых дубрав Теллермановского лесничества // *Лесоведение*. 1978. №5. С.77-80.
8. *Вихров В.Е.* Строение и физико-механические свойства древесины дуба в связи с условиями произрастания. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1950. 112 с.
9. *Воронин П.Ю.* Фотосинтетический континентальный сток углерода: физиологический аспект: Автореф. дисс. д.б.н. 03.00.12. М.: ИФР им. К.А. Тимирязева, 2006. 50 с.
10. *Габделхаков А.К.* Фитомасса липняков лесостепи Башкирского Предуралья: Автореф. дисс. к. с.-х. н.: 06.03.02. Йошкар-Ола: МГТУ, 1997. 24 с.
11. *Гаель А.Г., Смирнова Л.Ф.* Пески и песчаные почвы. М.: ГЕОС, 1999. 252 с.
12. *Гамалей Ю.В., Пахомова М.В.* Динамика транспорта и запасания углеводов в листьях растений с симпластной и апопластной загрузкой флоэмы в норме и при экспериментальных воздействиях // *Физиология растений*. 2000. Т.47. №1. С.120-141.
13. *Гопиус Ю.А., Романовский М.Г.* Дыхание нефотосинтезирующих органов в газообмене дубрав // *Дуб - порода третьего тысячелетия*. Сборник научных трудов Института Леса НАН Беларуси. 1998. В.48. С.106-108.
14. Горячие цветы джунглей. Пер. с англ. из Manchester Guardian / Занимательные новости // *За рубежом*. 1985. №17 (1295). С.21.
15. Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении / Под ред. Молчанова А.А. М.: Наука, 1975. 374 с.
16. *Елагин И.Н.* Фенологические наблюдения 1952-1953 гг. в Теллермановском опытном лесничестве // *Труды Института Леса*. 1957. Т.33. С.59-96.
17. *Жиренко Н.Г.* // *Лесоведение*. 1994. №6.
18. *Жиренко Н.Г.* // *Физиология растений*. 1995. Т. 42. № 5.
19. *Жосу В.П.* Влагообеспеченность снытево-осоковых дубрав лесостепи // *Лесоведение*. 1988. №4. С.17-26.

20. Забуга Г.А. Дыхательный газообмен CO₂ растущего ствола сосны обыкновенной: Автореф. дис. к.б.н. 03.00.12: Иркутск: Сиб.ИФиБР СО АН СССР, 1985. 18 с.
21. Забуга Г.А. : Автореф. дис. д.б.н. 03.00.16: Иркутск: Сиб.ИФиБР СО АН СССР, 2006. 18 с.
22. Загирова С.В. Структура ассимиляционного аппарата и CO₂-газообмен у хвойных. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 108 с.
23. Загирова С.В., Кузин С.Н. Камбиальная активность и углекислотный газообмен ствола *Pinus sylvestris* // Физиология растений. 1998. Т.45. №5. С.778-783.
24. Зухина С.П. Изучение изменчивости и разработка методов отбора клена белого (*Acer pseudoplatanus* L.) с декоративной древесиной: Автореф. дисс. к.б.н. 06.03.01. М.: МЛТИ, 1980. 20 с
25. Иванов В.В. Сравнительный анализ водного режима пойменной и нагорной дубрав Теллермановского леса: Автореф. дис. ... к.с-х.н.: 03.00.16. М.: Лаборатория лесоведения АН СССР, 1991. 22 с.
26. Иванов В.В. Водный режим пойменной и нагорной дубрав южной лесостепи // Лесоведение. 1991. №5. С.33-41.
27. Иванова Н.Е. Рост дубовых молодняков на темно-серых лесных суглинистых почвах нагорных дубрав лесостепи. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 168 с.
28. Кайбияйнен Л.К., Ялынская Е.Е. CO₂-газообмен скелетных частей сосны различного возраста // Проблемы физиологии растений Севера: Тезисы докладов Международной конференции. Петрозаводск: ИБ КарНИЦ, 2004. С.81.
29. Кайрюкитис Л.А. Рациональное использование солнечной энергии как фактор повышение продуктивности лиственно-еловых насаждений // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука, 1967. С.151-166.
30. Карандина С.Н. Особенности роста дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в Прикаспийской низменности. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 92 с.
31. Карандина С.Н. Рост и развитие дуба в падинах Западного Казахстана. М.: Наука, 1966. 84 с.
32. Карасев В.Н. Оценка состояния деревьев сосны обыкновенной, пораженных корневой губкой по тепловым параметрам стволов // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. Тезисы докл. М.: ВНИИЦЛесРесурс, 1994. С.28-30.
33. Карасев В.Н. Автореф. 2000.
34. Князева И.Ф. и др. Определение баланса органического вещества у саженцев клена остролистного в условиях разного затемнения // Лесоведение. 1971. №2. С.15-22.
35. Кондрашева Н.К., Романовский М.Г. Фенологические формы дуба черешчатого // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Тула: Гриф и К^о, 2001. С.472-744.
36. Кончиц А.П. Определение количественных характеристик кроны и ветвей дерева на основе методов анализа изображений // Селекция, генетические ресурсы и сохранение генофонда лесных древесных растений (Вавиловские чтения). Сборник научных трудов ИЛ НАН Беларуси. 2003. В.59. С.210-213.

37. *Коровин В.В.* Морфолого-анатомические изменения стебля растений при аномальном росте: Автореферат д.б.н. 03.00.05. М.: МГУ, 1987. 47 с.
38. *Крамер П.Д., Козловский Т.Т.* Физиология древесных растений / Пер. с англ. М.: Лесная пром-сть, 1983. 464 с.
39. *Куль К., Куль О.* Динамическое моделирование роста деревьев. Таллинн: Валгус, 1989. 232 с.
40. *Курбатова Ю.А.* Вертикальные потоки тепла, влаги и углекислого газа на верховом болоте юга Валдайской возвышенности: Автореф. дис. ... к.б.н.: 03.00.16. М.: ИПЭЭ им. Северцова РАН, 2002. 27 с.
41. *Курганова И.Н., Ларионова А.А., Лонес де Греню В.О.* Мониторинг эмиссии CO₂ из лесных почв южного Подмоскovie // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Материалы совещания. Тула: Гриф и К^о, 2001. С.362-365.
42. *Линдеман Г.В.* Взаимоотношения насекомых филлофагов и лиственных деревьев в засушливых условиях. М.: Наука, 1993. 207 с.
43. *Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.-И.* Физиология древесных растений: Пер. с немецкого. М.: Лесная пром-сть, 1974. 421 с.
44. *Любавская А.Я.* Карельская береза. М.: Лесная пром-сть, 1978. 158 с.
45. *Малкина И.С., Цельникер Ю.Л.* Сезонная динамика суммарного дыхания и дыхания поддержания у стволов лесных деревьев // Бот. журнал. 1990. Т.75. №8. С.1138-1144.
46. *Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Якишина А.М.* Фотосинтез и дыхание подраста (методические подходы к изучению баланса органического вещества). М.: Наука, 1970. 184 с.
47. *Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Якишина А.М.* Связь выделения CO₂ ствола с газообменом листьев дуба // Физиология растений. 1985. Т. 32. Вып. 4. С. 769-776.
48. *Мамаев В.В.* Автореф. 1987.
49. *Мамаев В.В.* // Лесоведение. 2000. №4. С. 44-50.
50. *Мамаев В.В., Молчанов А.Г.* Зависимость выделения CO₂ от факторов окружающей среды в дубравах южной лесостепи // Лесоведение. 2004. №1. С.56-63.
51. *Мамаев В.В., Рубцов В.В., Уткина И.А.* // Лесоведение. 2001. №5. С. 43-49.
52. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., Наука, 1973. 284 с.
53. *Мамихин С.В.* Математическое моделирование сезонной и многолетней динамики углерода органического вещества в системе атмосфера - почва - растение. Автореф. дисс. к.б.н. 04.00.03 - биогеохимия. М.: МГУ, 1987. 20 с.
54. *Марченко И.С.* Биополе лесных экосистем. Брянск: Придесенье, 1995. 188 с.
55. *Мина В.Н.* Круговорот азота и зольных элементов в дубравах лесостепи // Почвоведение. 1955. №6. С.32-44.
56. *Модестов А.П.* Правда о корнях. М.-Л.: Гос. Изд-во Сельскохозяйственной и колхозно-кооперативной литературы, 1932. 80 с.
57. *Мокроносков А.Т.* Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. (42-е Тимирязевское чтение). М.: Наука, 1983. 64 с

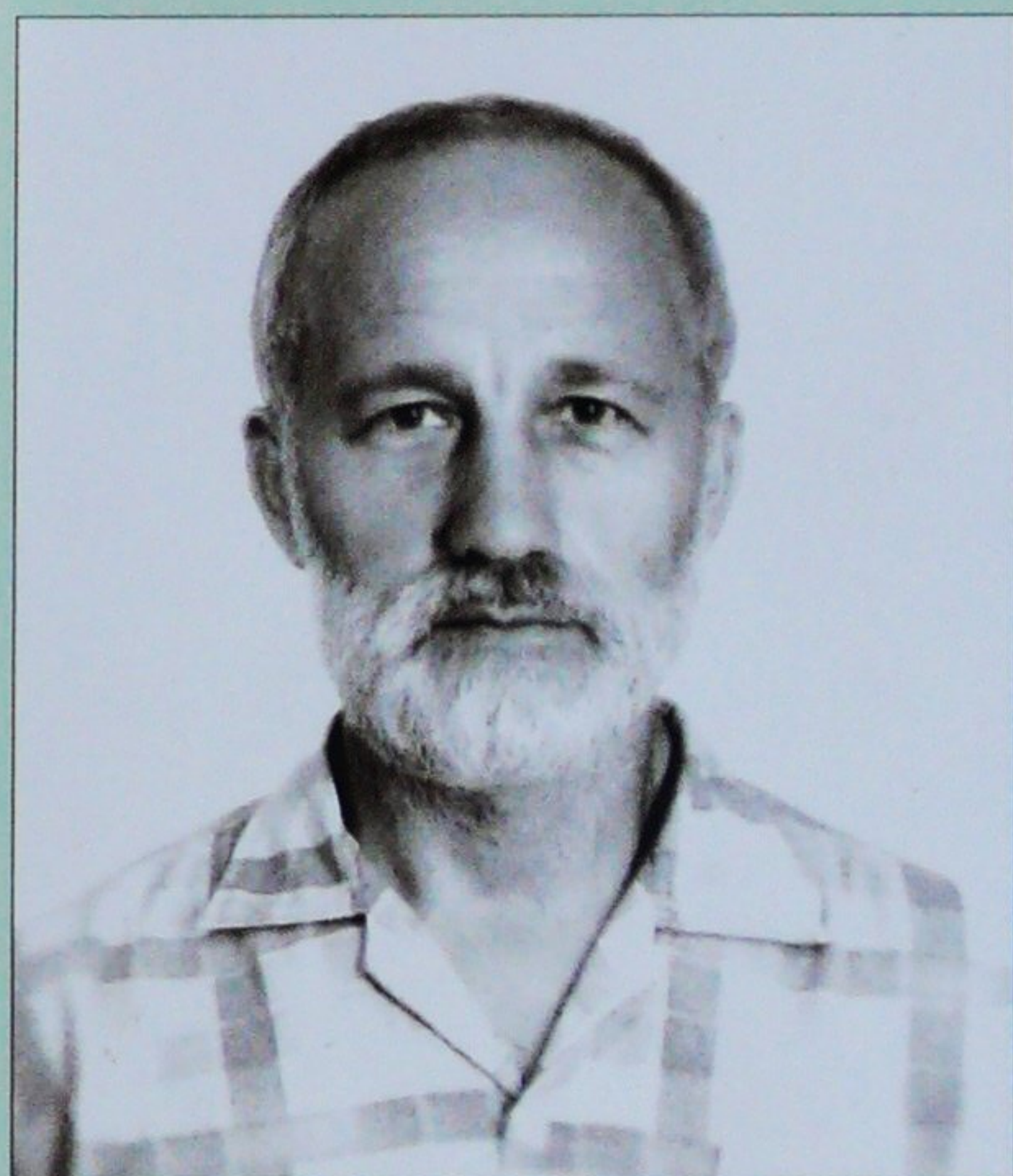
58. Молчанов А.А. Комплексные исследования в дубравах лесостепи // Взаимоотношения компонентов биогеоценоза в лиственных молодняках. М.: Наука, 1970. С.32-77.
59. Молчанов А.А. Лесоведение за годы Советской власти и перспективы его развития // Взаимоотношения компонентов биогеоценоза в лиственных молодняках. М.: Наука, 1970. С.10-31.
60. Молчанов А.Г. Экологофизиологическое изучение продуктивности древостоев. М.: Наука, 1983. 136 с.
61. Молчанов А.Г. Сравнение интенсивности фотосинтеза сосны в разных эдафических условиях // Лесоведение. 1993. №5. С.76-80.
62. Молчанов А.Г. Соотношение эмиссии CO_2 с поверхности почвы и с нефотосинтезирующих частей растения // Проблемы физиологии растений Севера: Тезисы докладов Международной конференции. Петрозаводск: ИБ КарНЦ, 2004. С.130.
63. Молчанов А.Г. Углекислотный баланс лесных биогеоценозов в зависимости от погодных факторов // Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении. М.: Наука, 2006. С.230-251.
64. Молчанов А.Г., Молчанова Т.А., Мамаев В.В. Физиологические процессы у семян дуба черешчатого при недостатке влаги // Лесоведение. 1996. №1. С.54-64.
65. Молчанов А.Г., Татаринов Ф.А. Интенсивность дыхания стволов живых и сухостойных деревьев ели разного класса роста в южной тайге // Проблемы физиологии растений Севера: Тезисы докладов Международной конференции. Петрозаводск: ИБ КарНЦ, 2004. С.131.
66. Новосельцев В.Д., Бугаев В.А. Дубравы. М.: Агропромиздат, 1985. 214 с.
67. Орлов М.М. Лесная вспомогательная книжка / Изд. 8-ое. М.-Л.: Сельхозгиз, 1931. 729 с.
68. Основы лесной биогеоценологии / Под ред. В.Н. Сукачева и Н.В. Дылиса. М.: Наука, 1964. 574 с.
69. Романовский М.Г., Гопиус Ю.А. Макроанатомические признаки древесины в зависимости от диаметра ствола и ветвей дуба черешчатого // Лесоведение. 2006. №4. С.21-27.
70. Романовский М.Г., Ильюшенко А.Ф. Распределение листовой массы и ориентация листьев в пологе снытево-осоковой дубравы // Научные основы ведения лесного хозяйства в дубравах: Тез. Всесоюз. конф. Секции 1-2. Воронеж: ВЛТИ, 1991. С.38-40.
71. Романовский М.Г., Мамаев В.В. Грунтовые воды нагорных дубрав Теллермановского леса // Лесоведение 2002. №5. С.4-9.
72. Романовский М.Г., Молчанов Г.А. Шаговые изменения интенсивности фотосинтеза листа дуба черешчатого // Вестник МГУЛ. Лесной вестник. 2002. №5. С.27-36.
73. Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. 256 с.
74. Санаев В.Г. Физико-механические свойства элементов макроструктуры древесины // Строение, свойства и качество древесины. Симпозиум координационного совета по современным проблемам древесиноведения. М.-Мытищи: МЛТИ, 1990. С.171-176.
75. Слейчер Р. Водный режим растений. М.: Мир, 1970. 365 с.

76. Смирнова О.В., Чистякова А.А., Заугольнова Л.Б., Евстигнеев О.И., Попадюк Р.В., Романовский А.М. Онтогенез дерева // Ботанический журнал. 1999. Т.84. №12. С.8-20.
77. Соловьев В.А. Дыхательный газообмен древесины. Л.: Изд-во Ленинградского Университета, 1983. 300 с.
78. Состояние дубрав лесостепи / Под ред. Орлова А.Я., Осипова В.В. М.: Наука, 1989. 230 с.
79. Стороженко В.Г. Структура грибных древоразрушающих биотрофных сообществ лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем. М.- Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. С.224-251.
80. Судацкова Н.Е., Романова Л.И., Милютин И.Л. и др. Влияние природных стрессов на уровень и распределение углеводов в тканях сосны обыкновенной в Сибири // Лесоведение. 1994. №6. С.3-9.
81. Судницын И.И. Новые методы оценки водно-физических свойств почв и влагообеспеченности леса. М.: Наука, 1966. 94 с.
82. Судницын И.И. Движение почвенной влаги и водопотребление растений М: Изд-во МГУ, 1979. 254 с
83. Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. 708 с.
84. Уткин А.А. Биологическая продуктивность лесов: Методы изучения и результаты // Итоги науки и техники. Лесоведение и лесоводство. М.: ВИНТИ, 1975. Т.1. С.9-189.
85. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: МГУ, 1980. 464 с.
86. Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения. Пер. с англ. / Под ред. Мокроносова А.Т. и Ковалева С.Г. М.: ВО Агропромиздат, 1989. 460 с.
87. Цельникер Ю.Л., Малкина И.С. Дыхание стволов и ветвей // Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. С.129-161.
88. Ширнин В.К. Селекция на качество древесины (на примере дуба черешчатого и других пород в ЦЧО): Автореф. дисс. д.с-х.н. 06.03.01. С.-Пб.: С.-Пб ЛТА, 1999. 48 с.
89. Шутяев А.М. Влияние экотипов и среды на рост географических культур дуба черешчатого // Лесоведение. 2002. №3. С.23-33.
90. Эссау К. Анатомия растений / Пер.с англ. М.: Мир, 1969. 585 с.
91. Экосистемы Теллермановского леса / Под ред. Осипова В.В. М.: Наука, 2004. 340 с.
92. Якишина А.М. Структура кроны дуба в связи с расходом органического вещества на дыхание // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса / Под ред. Ю.Л. Цельникер. М.: Наука, 1967. С.200-219.
93. Ялынская Е.Е. Экофизиология дыхания сосны и CO_2 -газообмен в сосновом ценозе: Автореф. дисс... к.б.н.: 03.00.16 - экология. Сыктывкар: ИБ КНЦ УрО РАН, 1999. 28 с.
94. Bannan M.W. Origin and cellular character of xylem rays in Gymnosperms // Botanical Gazette. 1934. N.96. P.260-281.
95. Boysen-Jensen P., Müller D. Ueberaögelser over Stofproduktionen i yngre Bevokaninger af Ask og Bog // Det föratl. försögav. i Danmark. 1927. N.9. S.221-268.
96. Chase W.W. The composition, quantity and physiological significance of the gases in tree stems // Min. Agric. Expt. St. Tech. Bull.. 1934. N.99. 51 p.

97. Högberg P., Nordgren., Buchmann N., Tailor F.F.S., Ekblad A., Högberg M.N., Nyberg G., Ottosson-Löfvenius M., Read D.J. Large scale forest girdline shows that current photosynthesis drives soil respiration // *Nature*. 2001. V.411. N.6839. P.789-792.
98. Kira T. Primary productivity of tropical rain forest // *The Malayan Forester*. 1969. V.32. N4. P.375-384.
99. Kramer P.J., Kozlovski T.T. *Physiology of woody plants*. N-Y e.a.: Acad. Press, 1979. p.
100. MacDouglal D.T., Working E.B. *The pneumatic systems of plants, especially trees*. Washingtoun: Carnegie Inst., 1933. Publ. N.441. 87 p.
101. Mäkinen H., Nójd P., Sea L-W., Smidtt U., Jalkanen R., Mielikainen K., Eckstein D. Wood formation in Scots pine and Norway spruce during growing season in Finland // *Climat changes and their impact on boreal and temperate forests*. Adstracts of International conference. Ekaterinburg: Ural SFIU, 2006. Пoчpeп.
102. Mamaev V.V. // *Acta Phytogeographica Suecica*. 1996. 81. P. 29-34.
103. Moller M.D., Nielsen J. Graphic representation of dry matter production of beech // *Det forstlige Forsogvasen i Danmark*. 1954. No21. P.321-335.
104. Negisi K. Bark respiration rate in stem detached from young *Pinus densiflora* trees in relation to velocity of artificial sap flow // *Journal of the Jupanese Forestry Society*. 1979 (March). V.61 N.3. P.88-93.
105. Negisi K. Diurnal and seasonal fluctuations in the stem bark respiration of standing *Quercus mirsinaefolia* tree // *Journal of the Jupanese Forestry Society*. 1981 (July). V.63 N.7. P.235-241.
106. Negisi K. Diurnal fluctuations of the stem bark respiration in relationship to the wood temperature in standing young *Pinus desiflora*, *Chamaccyparis obtusa* and *Quercus mirsinaefolia* trees // *Journal of the Jupanese Forestry Society*. 1982 (August). V.64. N.8. P.315-319.
107. Sassa T., Oohata Sh., Wakabayasi Y., Negisi K. Bark respiration rates of desiduos Broad leaved trees in Tokyo University forest at Chichibu // *Miscellaneous Information Tokyo Univ. Forests*. 1984. N23. P.117-129.
108. Waring R.H., Landsberg J.J., Williams M. Net primary production of forests: a constant fraction of gross primary production // *Tree Physiology*. 1998. N18. P.129-134.

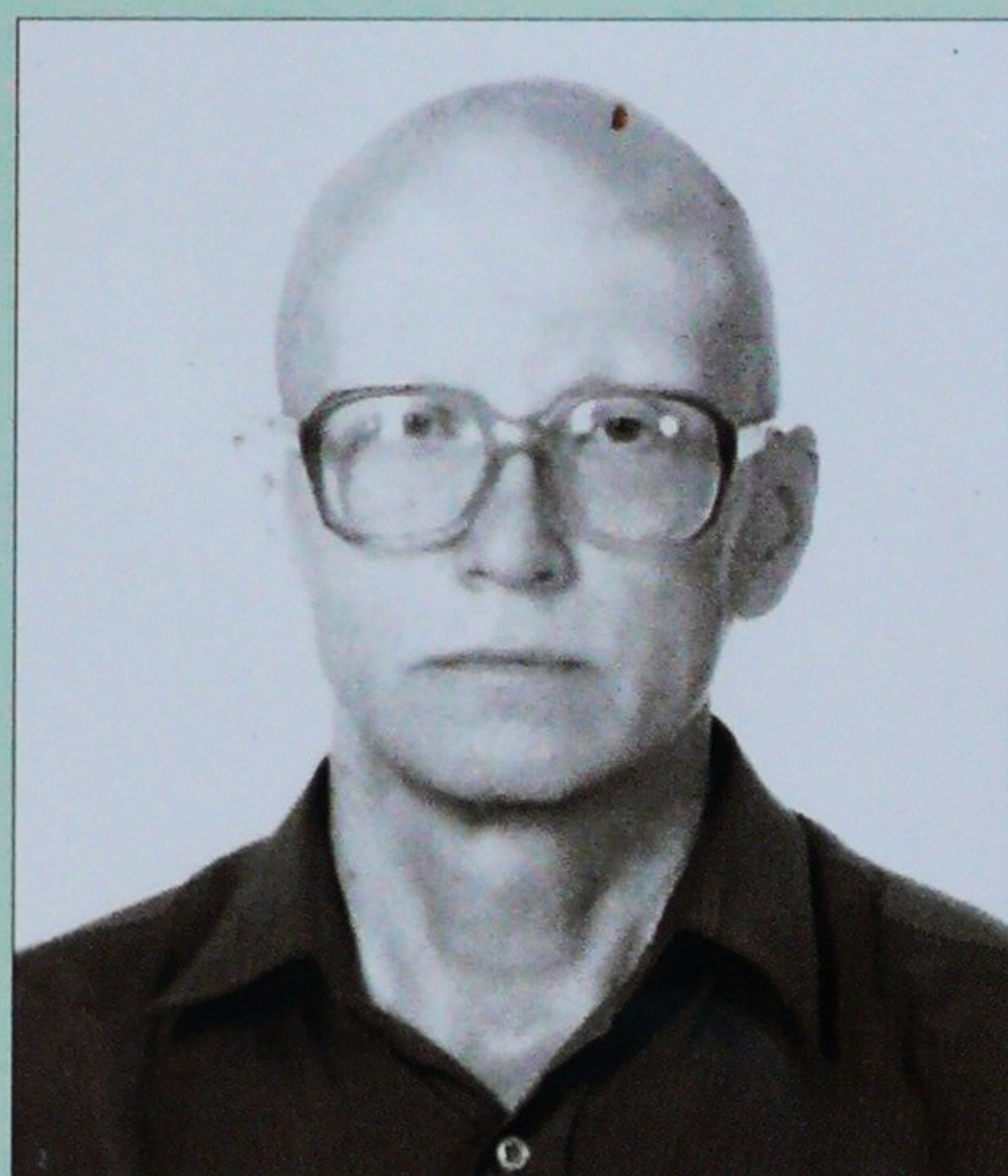
ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.	3-4 с.
Глава 1. Объекты и методы исследования.	5-13 с.
Глава 2. Дыхательный газообмен дуба черешчатого в связи с сезонным развитием и структурой деревьев.	14-24 с.
Глава 3. Макроструктурные анатомические признаки древесины в зависимости от диаметра стволов и ветвей деревьев дуба.	25-37 с.
Глава 4. Эмиссия CO ₂ поверхностями осей древесного скелета в зависимости от их толщины.	38-48 с.
Глава 5. Температура и интенсивность дыхания: ствол, комель, корень.	49-59 с.
Глава 6. Суточная и сезонная динамика эмиссии CO ₂ стволом и скелетным корнем дуба.	60-69 с.
Глава 7. Поверхности надземного скелета дубняков.	70-81 с.
Глава 8. Дыхание стволов и ветвей древостоев в общем CO ₂ газообмене лесостепной дубравы.	82-89 с.
Глава 9. Газообмен в стрессовых ситуациях.	90-92 с.
Заключение.	93-93 с.
Список литературы.	94-99 с.



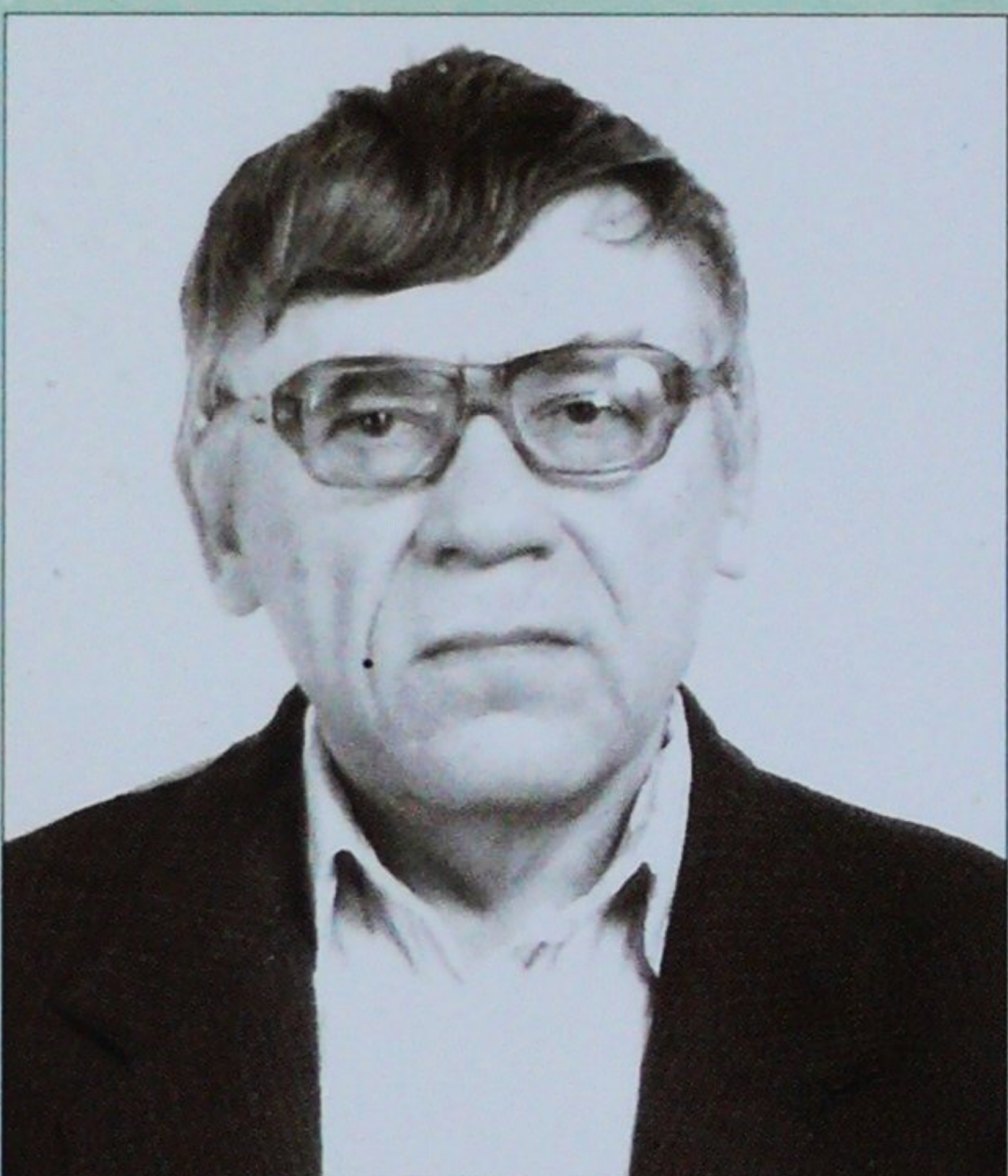
РОМАНОВСКИЙ Михаил Георгиевич

Родился 29.11.1944 в г. Москве. Окончил Московский государственный университет леса в 1982 г. В настоящее время является заместителем директора института по научной работе (Институт лесоведения РАН). В 1995 г. защитил диссертацию д. б. н. Основные публикации в области популяционной генетики и групповой фенотипической изменчивости, включая изменчивость морфологических и физиологических признаков древесных растений. Автор моделей-описаний систем изменчивости количественных признаков растений и их трансформации в онтогенезе и ценогенезе. Работал в таежных, смешанных, широколиственных лесах и искусственных полевых насаждениях. В последние годы занимается моделированием динамики прироста древесных растений. Автор 100 научных публикаций.



ГОПИУС Юрий Александрович

Родился 23.05.1957 в г. Москве. Окончил Московский государственный университет леса в 1987 г. Работает в Институте лесоведения РАН (ИЛАН) с 1989 г., инженер. Область научных интересов – лесоведение, лесная фитопатология и физиология. Участвовал в обследованиях лесных массивов Сибири и европейской России, в том числе Подмосковья. В Теллермановском лесу в течение 5 лет вел мониторинг газообмена и других эколого-физиологических параметров стволов дуба черешчатого. В последние годы разрабатывает дендрохронологические подходы к описанию динамики состояния, продуктивности и состава еловых лесов Западного Подмосковья. Автор 20 научных публикаций.



МАМАЕВ Владимир Викторович

Родился 24.08.1942 в селе Куженер (Марийская АССР). В 1965 г. окончил Поволжский лесотехнический институт им. М. Горького. С 1967 г. работает в ИЛАН, с. н. с. В 1987 г. защитил диссертацию к. б. н. Область научных интересов – лесоведение, ризология, морфология, физиология древесных пород. Работал в таежных, смешанных и широколиственных лесах. Занимается исследованиями корневых систем древесных растений. Руководил шурфовыми раскопками корневых систем. Участвовал в эколого-физиологических исследованиях реакций корневых систем на засуху и дефолиацию. Автор 40 научных публикаций.



ЩЕКАЛЕВ Роман Викторович

Родился 24.06.1976 в поселке Яшкуль (Калмыцкая АССР). В 1998 г. окончил Архангельский государственный технический университет. В настоящее время работает заместителем директора департамента ТПиОИ ЗАО «Синтезморнефтегаз». В 2004 г. защитил диссертацию к. б. н. Область научных интересов – экология лесных сообществ, дендрохронология и древесиноведение. Работал в таежных лесах Северо-Запада России. Занимается изучением индикаций техногенного воздействия на лесные сообщества, а также географической изменчивости структурных характеристик древесины и ее объемных и технических свойств. Автор 70 научных публикаций.