



М.Г. Романовский, Р.В. Щекалев

ЛЕС И КЛИМАТ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ПОЛОСЫ РОССИИ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Инс т и т у т л е с о в е д е н и я Р А Н

Романовский М.Г., Щекалев Р.В.

**ЛЕС И КЛИМАТ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ПОЛОСЫ
РОССИИ**

Архангельск: ОАО «ИПП «Правда Севера»»

2009.

УДК 574; 630*182
ББК

Ответственный редактор
доктор биологических наук В.В. Рубцов

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

Авторы:
М.Г. РОМАНОВСКИЙ, Р.В. ЩЕКАЛЕВ

Лес и климат центральной полосы России/ Отв. ред. В.В. Рубцов; Ин-т лесоведения
– Архангельск: ОАО «ИПП «Правда Севера», 2009. 110 с. – ISBN 5-02-32649-6

Помимо обычных дендроклиматических задач (влияние климата на ширину годовичных колец древесины, реконструкция погодных или иных прежних воздействий на древостой) мы ставили обратную задачу - оценить влияние растительного покрова на климат. При этом лес, лесные древесные растения и древостои рассматриваются как элементы растительного наземного покрова, наиболее мощно воздействующие на погоду. Охарактеризованы локальные трансформации метеорологических параметров воздушной среды в кроновом пространстве древостоя и масштабные региональные воздействия лесной растительности на климат. Параллельно развивается теория влияния растительного покрова суши на климат планеты и газовый состав атмосферы. Авторы излагают свою концепцию солнечно-земных связей. Колебания годичной продукции древостоев отражает, по их представлениям, в основном внутренние законы функционирования фитоценозов. Лишь в редких случаях, при выходе условий за пределы широкой видовой нормы, снижение продуктивности обусловлено внешними причинами. В основном же, ширина годичного кольца определяется правилами распределения годичной продукции фотосинтеза на производство различных форм фитомассы дерева, среди которых - прирост древесины. Периодически происходят шаговые изменения уровня продуцирования. Ширина годичного кольца скачкообразно переходит на новый уровень. Мы развиваем комплексную, многозначную модель динамики прироста. Но ведущим среди факторов, определяющих прирост, мы признаем соматический мутагенез и репарационные процессы в клетках меристем.

Книга адресована специалистам в области лесоведения, климатологии, углеродного цикла лесных экосистем, лесной экологической генетики, аспирантам и студентам.

ТП 2005-I-142
ISBN 5-02-032649-6

© Российская академия наук, 2009
© ОАО «ИПП «Правда Севера»
(художественное оформление), 2009

Введение.

Почти повторив название книги А.А. Молчанова: «Лес и климат» (М.: Изд-во АН СССР, 1961 [57]) мы хотели подчеркнуть преемственность её основной идеи: лес формирует свой микроклимат, оказывает определяющее влияние на мезоклимат, а при сплошности лесного покрова воздействует и на макроклимат. Основная тема нашей книги, с одной стороны несколько шире, с другой, уже, обозначенной А.А. Молчановым. Мы рассматриваем влияние не только леса, но и вообще растительного покрова континентальных областей России на климат (лес при этом выступает в качестве основного типа растительного покрова средней полосы, оказывающего наиболее мощное влияние на погоду). С другой стороны, разбирая более подробно воздействие растительного покрова на макроклимат, мы ограничились сравнительно узкой зоной устойчивого переноса воздушных масс к востоку и транспорта ими осадков между 45° и 65° северной широты.

Некоторые темы нашей книги рождены изысканиями последних лет, в 1960-е гг., в период издания монографии А.А. Молчанова [57], они вообще еще не звучали. Такие темы как мутагенез и прирост до сих пор остаются экзотическими и не всеми воспринимаются как серьезные научные гипотезы. Основная причина – разный характер воздействия на живые объекты мутагенов в разных диапазонах мутагенных факторов. Например, эффекты, подробно описанные и изученные радиобиологами [3] в диапазоне 5-100 Гр, в области от 0.01 до 1 (5) Гр, существенно искажаются работой систем репарации (исправления) повреждений генетического материала, хромосом и молекул ДНК. Определенное значение имеет число градаций мутагенного фактора и их равномерность, либо, традиционное для радиобиологии, представление данных в логарифмической шкале.

Специфический оттенок нашей публикации придает широкое использование идеи формовой неоднородности популяций древесных растений не только по морфологии, но и по поведению, включая реакции на метеороло-

гические факторы и пороговые условия для включения процессов репарации.

Обсуждая эколого-физиологические проблемы продукционного процесса мы приняли обозначения: *BPP GPP NPP NEP*:

BPP (brute-primary production) – первичная брутто продукция фитоценоза или его элемента (яруса, растения, единицы площади листовой поверхности), продукция видимого фотосинтеза, представляющая собой разность чистого фотосинтеза *GPP* (gross-primary production) и светового дыхания фотосинтезирующих тканей. *BPP* соответствует первичному связыванию атмосферного углерода $C(CO_2)$ фотосинтезирующими растениями. Основная единица измерения, принятая нами, - $t\ C\ га^{-1}\ год^{-1}$.

NPP (net- primary production) – первичная нетто-продукция фитоценоза или его элемента, равная фиксации углерода в виде фитомассы. *NPP* равна *BPP*, за вычетом затрат на автотрофное («темновое») дыхание растений, $t\ C\ га^{-1}\ год^{-1}$.

NEP (net-ecosystem production) – экосистемная нетто-продукция равна разности между *NPP*-фиксацией и деструкцией веществ, содержащих углерод, связанный в экосистемных запасах (*NPP* минус гетеротрофное дыхание). Гетеротрофное дыхание может быть оценено по суммарной величине отчуждений фитомассы и деструкции мортмассы. Единица измерения $t\ C\ га^{-1}\ год^{-1}$.

Мы надеемся, что книга содержит достаточно интересных идей, методик, фактов и послужит дальнейшему развитию дендрохронологии.

Глава 1. Вступительная, утверждающая влияние растительного покрова на климат.

Дендроклиматология обычно рассматривает влияние погодноклиматических условий на растения. Древесное растение воспринимается при этом как пишущее устройство, оставляющее нам запись своих реакций на изменения погоды в виде серии годовичных колец разной ширины. Обсуждение обратной задачи: как растения могут влиять на климат, не считается заслуживающим внимания. Действительно, на что способны растения, *NPP*-продуктивность которых ничтожна, в сравнении с громадной мощностью климатической машины земных полушарий, с мощностью нашей звезды, кочегарящей топку Земного климата. Но если мы представим себе миллиарды особей растительного покрова синхронно делающих ежедневные и ежесезонные вдохи и выдохи, то их неспособность повлиять на погоду покажется не столь бесспорной.

Когда растительность северного полушария “вдыхает” воздух летом и выбирает из атмосферы несколько десятков % атмосферного запаса $C(CO_2)$ снижение концентрации углекислоты регистрируется сразу в обоих полушариях [40, 110 и др.]. Правда, эффект летнего поглощения растительным покровом атмосферного углерода в значительной мере скомпенсирован автотрофным дыханием, тотчас же возвращающим в атмосферу не меньше половины первично связанного углерода. Гетеротрофы разлагают органическое вещество, произведенное не только в текущем году, но и в предыдущие годы и исторические эпохи, и формируют поток $C(CO_2)$, направленный из биогеоценозов в атмосферу. Возвратная эмиссия C в атмосферу и в океан на со-

временном этапе значительно превышает его связывание наземным растительным покровом и водорослями.

И все-таки, сезонные колебания концентрации атмосферного $C(CO_2)$ составляют 6 % (± 3 % среднегодовой концентрации) в северной циркумполярной области $60^\circ-90^\circ$ с.ш. [40] и достигают 10 %, а возможно и 20 % (± 10 %), в экваториальной полосе [110].

Зимний эксцесс концентрации $C(CO_2)$ в высоких и средних широтах северного полушария образуется благодаря частично отложенной на зиму эмиссии C из почв. По данным [49] около 20 % общей эмиссии C почвой происходит во время вегетационного покоя. Некоторая часть эмиссии $C(CO_2)$ стволами и безлистной кроной древесных растений также отложена на холодный период года (~ 5 %). Таким образом, около четверти углерода, поступающего в атмосферу из почвы и с поверхностей растений, возвращается во время холодного полугодия, когда связывания атмосферного $C(CO_2)$ в бореальной зоне не происходит. Учитывая примерное равенство гетеротрофной компоненты эмиссии C почвой и подземными поверхностями растительности, возвратная автотрофная компонента в зимнем потоке почвенной эмиссии $C(CO_2)$ составляет около 10 % углерода, ассимилированного растительным покровом за вегетационный период.

Масса растительного покрова южного полушария, с учетом океанического фитопланктона, по нашей приближенной оценке, меньше чем северного в $\sim 3-4$ раза. Если мы регистрируем в тропиках летнее падение концентрации CO_2 на $\sim 10\%$ (0.9 зимней концентрации) [110], это означает, что реальный эксцесс участия фотосинтетиков северного полушария в контроле содержания углекислоты в атмосфере, составляет не менее $\sim 20\%$ совокупного баланса CO_2 наземных и океанических экосистем. Если принять глобальную ассимиляцию $C(CO_2)$ во

время лета в северном и зимы в южном полушариях за 100%, то вклады в неё внетропических поясов, северного и южного, и приэкваториальных тропических областей распределятся, приблизительно, следующим образом: $\sim 40(\text{север}) + 58(\text{экватор}) + 2(\text{юг}) = 100$. Когда холодное полугодие приходит на север и ассимилирует преимущественно растительность южного полушария: $\sim 4(\text{север}) + 56(\text{экватор}) + 20(\text{юг}) = 80$. Таким образом, синхронное поведение растительности крупных территорий и акваторий планеты оказывает мощное воздействие на газовый состав атмосферы.

Концентрация $C(\text{CO}_2)$ в земной атмосфере находится под довлеющим контролем растительного покрова. Годовой оборот C экосистемами центра европейской России сопоставим с его полным запасом в атмосфере над площадью региона [102]. За вегетацию растительность Земли (суша и фитопланктон) оборачивает атмосферный $C(\text{CO}_2)$ в размере, примерно равном его запасу, при этом от трети до половины углерода, первично связанного при *BPP*-фотосинтезе, фиксируется затем в виде фитомассы. Если бы не деструкторы, то растительность смогла бы снизить запас атмосферного C до величины, исключающей продуктивный фотосинтез всего лишь за 2-3 года.

Листовой покров бореальных и суббореальных лесов поглощает около половины энергии потока солнечных лучей падающих на земную поверхность. И хотя лишь ничтожная доля ($\sim 5\%$) этой энергии тратится на фотосинтез, превращаясь в энергию химических связей синтезируемых органических веществ, в отсутствие растительного покрова, эта энергия, просто, переизлучалась бы и возвращалась космосу, как это и происходит в пустынях.

Однако, основное влияние наземного растительного покрова на состояние приземной атмосферы связано не с углеродным, а с водным

балансом континентов. Растительный покров в средних широтах Восточной Европы, по оценкам В.В. Докучаева, Г.Н. Высоцкого, А.Д. Дубаха [23; 29], обеспечивает повторный подъем в атмосферу осадков, выпавших на континенте, и их дальнейший транспорт на восток. Поглощая ~50% интегральной энергии солнечного излучения, поступающего к поверхности земли, растения превращают ее в энергию фазового перехода воды из жидкого в газообразное состояние [34, 41, 46, 50, 71, 102, 112 и многие др.]. Сложность оценки роли растительного покрова в водном цикле планеты состоит в том, что даже голая, минерализованная поверхность земли испаряет и возвращает атмосфере влагу. Однако, в этом случае интенсивное испарение с поверхностей очень быстро прерывается. Образуется иссушенный поверхностный слой, способный лишь к мизерному испарению [2]. Преобладает, как в пустынях, радиационный обмен Земля-Атмосфера [38 и др.].

Поступление влаги на континенты обеспечивается испарением с поверхности океана. Растения океанического планктона, составляя основу питания всех прочих жителей океана, контролируют прозрачность и интенсивность прогрева поверхностных вод, вертикальные градиенты температуры и, соответственно, интенсивность испарения. Насыщенность «фотического слоя» океана живым, поглощающим свет веществом [4, 11] определяет поступление воды на входе в транспортный путь от мирового океана на континенты.

Таким образом, основные климатические процессы определяются особенностями существования (энергообмена) пограничных фаз и зон земной (водной) поверхности. Как климат, как погоду мы воспринимаем и оцениваем условия в приземном слое атмосферы, где очень многие события связаны с турбулентными взаимодействиями в пограничном слое Земля – Атмосфера. Собственно, если отбросить осадки,

большинство погодных явлений на равнинах происходит в приземной атмосфере и фиксируется в метеорологических будках на высоте 2 м. Наблюдения за ветром тоже проводятся, по большей части, на дне воздушного океана. Циклонические движения захватывают на континентальных равнинах всего лишь 500-2000 метров высоты (глубины) атмосферы. Выше господствуют более устойчивые и однозначно направленные воздушные течения.

На метеорологические параметры приземной атмосферы транспирация растительного покрова оказывает мощное воздействие. В безветренную летнюю погоду транспирация стабилизирует воздушную среду внутри фитоценоза. В светлое время рост температуры воздуха под пологом леса останавливается. Увеличивается дневной приход лучистой энергии, поглощаемой листовым пологом, растут интенсивности фотосинтеза и транспирации, а температура воздуха внутри насаждения, с ростом интенсивности суточного фотосинтеза до ~ 50 мг CO_2 дм^{-2} сут^{-1} опускается, а при интенсивном фотосинтезе (≥ 50 – 60 мг CO_2 дм^{-2} сут^{-1}) застывает на уровне ~ 23 °C (рис. 1.1).

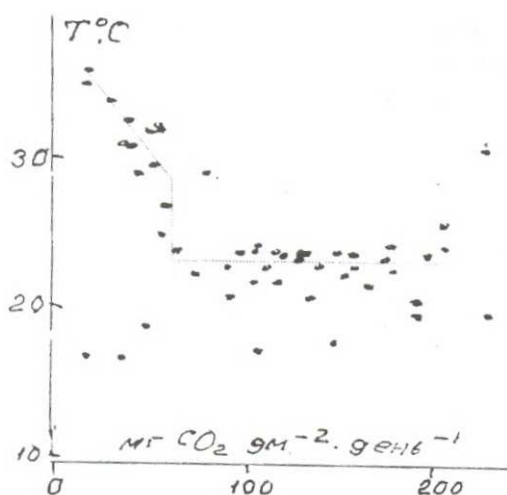


Рис. 1.1. Среднедневная температура воздуха, T °C в кроновом пространстве дубравы (высота ~ 20 м, июль – август) в зависимости от интенсивности фотосинтеза, мг CO_2 дм^{-2} день^{-1} ; построено по данным [60, 61].

Работа дерева по поддержанию постоянной температуры воздуха внутри кроны отражается в изменениях предрассветного водного потенциала листьев (рис. 1.2). Снижая предрассветный водный потенци-

ал от -0.2 до -1.5 МПа (от -2 до -15 бар), листья сохраняют температуру воздуха в кронах на уровне 22-23 °С (рис. 1.2, на отрезке *ab* – фотосинтез идет изотермически, см. также рис.1.1).

В результате температура лесной внутрикрановой среды не отвечает адекватным ростом на увеличение потока приходящей и поглощаемой листовым пологом энергии (рис. 1.3). Достигнув ~23 °С, она, при нормальном функционировании листы (рис. 1.3, линия 1), больше не изменяется, и только в условиях температурного стресса T° , продолжает увеличиваться (рис. 1.3, линия 2).

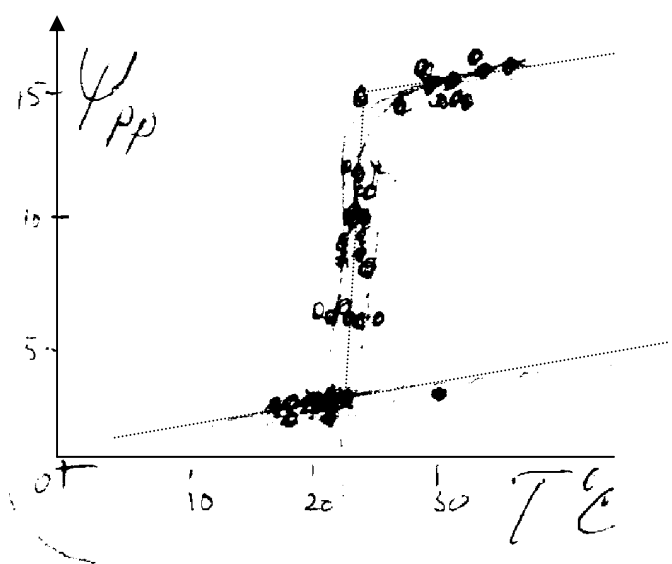


Рис. 1.2. Температура воздуха в кроне дерева и величина предрассветного водного потенциала листьев дуба, Ψ_{PD} , бар. На отрезке *ab* величина Ψ_{PD} остается постоянной. По данным [60, 61].

Действие растительного покрова на климат пропорционально его работе: то есть, очень тесно взаимосвязанным процессам транспирации и фотосинтеза [41, 50 и многие др.]. Чем интенсивнее продуцирует растительность, чем равномернее и гуще растительный покров, чем больше в нем участвуют лесные фитоценозы, являющиеся наиболее мощными испарителями, тем сильнее метеорологические параметры приземной атмосферы отклоняются от ожидаемых в соответствии с поступлением солнечной энергии [26, 44, 77].

Современные средства автоматической регистрации метеорологических параметров позволяют в ближайшем будущем расширить и уточнить параметры внутрикрановой лесной среды [57] и определить условия ее гомеостаза на фоне меняющихся внешних условий.

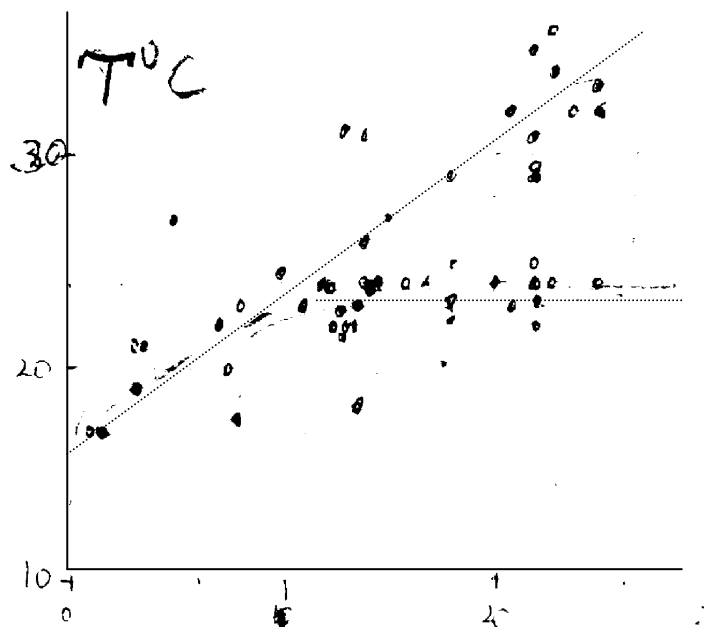


Рис. 1.3. Средне-дневная температура воздуха в крановом пространстве $T^{\circ}\text{C}$ в зависимости от прихода солнечной радиации Q , $\text{МДж м}^2 \text{дн}^{-1}$. [60, 61]. Можно выделить две основные линии поведения воздушной среды в кронах (1 и 2).

Деревья бореальных лесов дают нам уникальную возможность разобратся в динамике воздействия растительного покрова на климат, если не всего земного шара, то хотя бы центральных широт Евразии. Часть углерода, ассимилированного деревьями, превращаясь в прирост древесины, оставляет в виде годичных колец запись динамики продукционного процесса для больших территорий и за десятки лет.

Глава 2. Эндогенные колебания *NPP* и ширины годичных колец.

Изучая многолетнюю динамику ширины годичных колец, мы желали увидеть в ней отражение внешних, прежде всего, погодноклиматических воздействий. Или же, более широко, условий роста дерева, включая в «условия» историю развития фитоценоза, пожары, случаи затопления корневых систем, массового размножения филлофагов, подмерзаний камбия и др. [1, 14-18, 67, 93, 107 и др.]. При этом считается, что колебания ширины годичных колец, отражают динамику основной продукции биомассы - прироста стволовой древесины, а следовательно, и динамику общей продуктивности древостоев.

Мы привыкли описывать динамику продуктивности как функцию погодноклиматических условий. На самом деле, продуктивность фитоценозов, групп растений, видов, форм или отдельных особей - большей частью времени зависит не от метеорологических условий, но определяется внутренними условиями жизни растений и фитоценозов. Лишь в экстремальных зонально-климатических точках ареалов, в неудобных для жизни экотопах или малопригодных темпоральных условиях (периоды погод с частыми выходами за пределы требований вида) отмечены тесные и относительно устойчивые зависимости ширины годичных колец от метеорологических факторов [51 и др.].

В оптимальных и субоптимальных зонах среды обитания прирост фитомассы растения, отдельной особи испытывает колебания преимущественно в связи с перераспределением первичной продукции фотосинтеза на ее разные воплощения в фитомассе. Так, в годы обильного плодоношения деревьев прирост древесины снижается на 30-60 % [50, 76 и др.], Создание и обслуживание генеративных структур, урожаяв плодов и семян) забирают на себя пластические материалы, уменьшая

вклад продукции фотосинтеза в другие формы фитомассы, например, в прирост ксилемы и в формирование годичного кольца, как отражение прироста ксилемы.

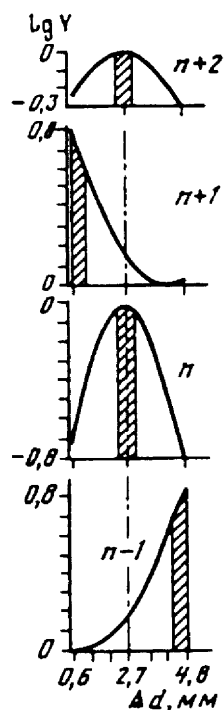


Рис. 2.1. Изменения величины прироста по диаметру ствола (ΔD , мм) у сосны 120-140 лет при формировании урожая ($\lg Y$, где Y - число шишек на средний побег первого порядка) в сосняке V класса бонитета [76].

Для максимального урожая необходимы (заштрихованные полосы) максимальный прирост в год $n-1$ предзакладки урожая: $\Delta D \approx 4.8$ мм. Во время закладки урожая зачатками стробил в почках (год n) - средний: $\Delta D \approx 2.7$ мм. В год опыления (год $n+1$): минимальный $\Delta D \approx 0.6$ мм. Высокий урожай забирает до 75% GPP , направляемой при низком урожае на прирост древесины. Данные относятся к наиболее представленной в популяциях южной тайги группе деревьев с выраженной 4-летней периодичностью семенения.

Некоторые формы продуцируемой фитомассы обычно вообще не учитываются. Например, у сосны обыкновенной, классического объекта дендрохронологических исследований, мы не учитываем годичное прибавление массы живицы. Не совсем понятно даже, как его учитывать. Объем живицы может меняться не только за счет образования и заполнения новых смоляных каналов, но и за счет перераспределения уже готовой живицы. Мы предполагаем, что во время раннего прироста происходит расход живицы и сокращение системы смоляных каналов одновременно с расширением ядра (зоны спелой древесины). Во время позднего прироста закладываются и наполняются новые смоляные каналы.

Если считать прирост объема живицы пропорциональным плотности размещения вновь образованных смоляных каналов, то у деревьев с

преобладанием 4-летнего цикла прироста ($\approx 50\%$ популяции сосны обыкновенной) динамика новообразования смоляных ходов в среднем цикле выглядит следующим образом: 123; 115; 108; 100 [76].

Не учтенной остается также годовая продукция пыльцы, которая может не только образовывать значительную фитомассу, но и обладать повышенной энергетической ценностью.

В субоптимальных условиях растение функционирует как электрический конденсатор, накапливая энергию, а затем выдавая «искру» и периодически разряжаясь на производство того или иного «редкого» продукта. Только если рассмотреть всю совокупность приростов фитомассы, можно понять, что растения продуцируют на примерно постоянном уровне, не взирая на колебания внешних условий [76; 92, 102].

Усреднение ширины годового кольца, за времена близкое к периоду колебаний в контуре распределения фитомассы по формам (фракциям), существенно стабилизирует оценки прироста, приближая их к постоянной величине. Даже в условиях жестко лимитированного увлажнения в южной лесостепи, ширину годового кольца можно считать (рис. 2.2, Δr) постоянной величиной. Только 20% - 50% лет приносят условия, вызывающие значительное ($\geq 30\%$) падение прироста.

Усреднение данных по 3-летним интервалам, соответствующих периоду колебаний листовой массы и годичной продукции дуба в лесостепи, приводит к существенному сглаживанию кривых «доза-эффект».

Конечно, речь о примерном постоянстве прироста может идти только на определенном отрезке онтогенеза и ценогенеза. Развитие растений, в особенности древесных долгожителей, сопровождаются скачками, переломами, знаменующие переход от одного этапа онтогенеза к другому [33]. Но если отбросить эти «досадные» мелочи, можно сказать, что фитомасса каждый год прирастает с постоянной скоростью. При сколь-

заящем осреднении по годам данных по одному из видов годичной продукции растения мы можем убрать автоколебания, вызванные перераспределением первичной продукции и получить гладкую, выровненную динамику, свидетельствующую о достаточно высоком постоянстве среднего прироста $CV=10\%-15\%$ [59].

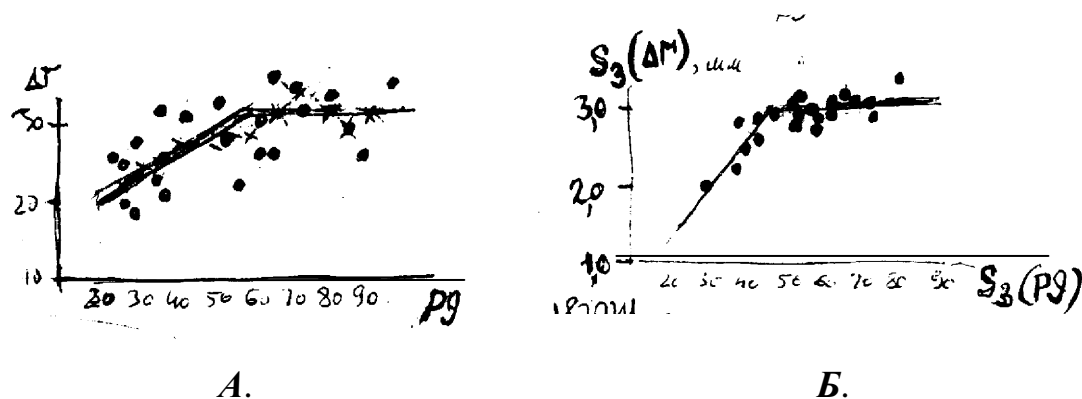


Рис. 2.2. Зависимость ширины годичного кольца (А, Δr , мм) дуба черешчатого в автоморфных лесах южной лесостепи от коэффициента увлажнения $PI = P_{V-IX} / E(T^0)_{V-IX}$ в период вегетации, где P_{V-IX} – количество осадков с мая по сентябрь включительно, а $E(T^0)_{V-IX}$ испарение за тот же период, рассчитанное по суммам температур выше 10°C . Использование скользящих трехлетних сумм S_3 ширины годичных колец и S_3 коэффициентов увлажнения (Б) снижает дисперсию прироста как функции увлажнения (корреляционное отношение 0.85) в 3-2.5 раза.

Можно говорить о конкуренции разных форм фитомассы, продуцируемой растением, за получение первичных продуктов фотосинтеза. При распределении строительных материалов существует строгая система приоритетов и соблюдается очередность. Затраты на рост побегов и развертывание фотосинтетического аппарата – стоят на первом месте.

Яркий пример перераспределения запасенных продуктов фотосинтеза весной следующей вегетации был получен В.В. Мамаевым, В.В. Рубцовым и И.А. Уткиной [53, 79] при наблюдении за деревьями дуба черешчатого, подвергшимися однократной дефолиации ранневесенним комплексом листогрызущих насекомых, или же, после искусственной дефолиации. Первичные запасы материалов, предназначенных деревом

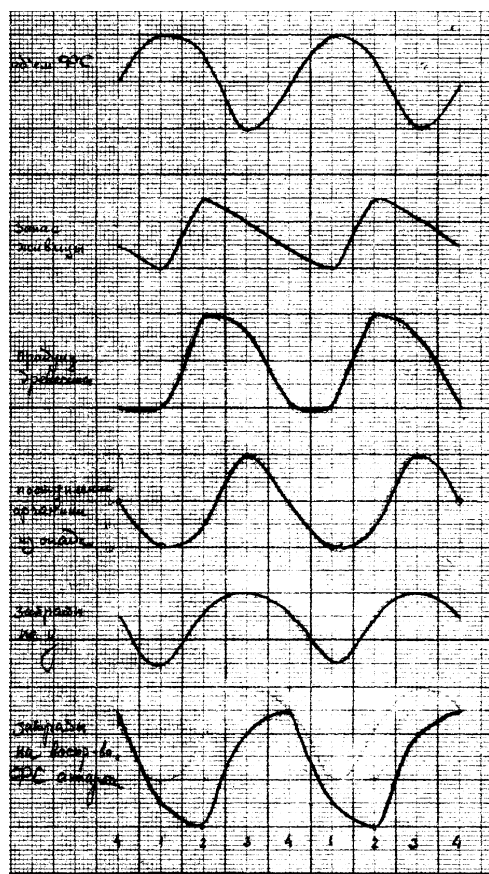
для строительства листов, после ее уничтожения гусеницами были направлены на прирост корней. В течении декады наблюдалась вспышка прироста тонких поглощающих корней, а затем восстановился прежний адрес транспорта ассимилятов – на построение побегов и листьев.

Примером атоколебательного контура может служить динамика перераспределения продуктов ассимиляции у сосны обыкновенной в 4-х летнем несущем цикле, чаще всего встречающаяся у деревьев этого вида [76]. Разные фракции фитомассы продуцируются деревом преимущественно в разные годы 4-летнего цикла.

Рис. 2.3 а представляет колебания величины линейного прироста побегов по результатам сплошного обмера кроны дерева [75, 76]. Объем фотосинтетической *BPP*-продукции сосны следует принять пропорциональным общей массе фотосинтезирующей хвои, приближенно ее можно считать равной сумме длин побегов кроны за три года $i, i+1, i-2$ (средний возраст сосновой хвои в южной тайге ~ 3 года).

Рис 2.3 б позволяет представить колебания продукции живицы. При этом мы исходим из того, что число смоляных каналов, закладываемых в приросте поздней древесины, пропорционально объему живицы подлежащей складированию. Наибольшее производство живицы отмечается спустя 1 год после максимального фотосинтетического производства, а спустя 1-2 года максимальной величины достигает ширина годичного кольца (рис 2.3 в).

Закладка максимального урожая семян примерно совпадает по времени с максимальным объемом возврата органических веществ в побеги кроны из отмирающих и опадающих органов (хвои, ветвей, макростробилов и др.) и происходит спустя 3 года после наибольшего фотосинтетического *BPP*-производства (рис 2.3 г, д).



Год 4-летнего цикла

На 4-й год закладывается новый прирост побегов кроны (рис 2.3 е), обеспечивающий повторение максимального суммарного (за три года) объема хвой, а в следующем году - максимум продукции фотосинтеза.

Примером могут служить также колебания прироста ранней и поздней древесины у дуба [104]. При этом суммарный прирост остается гораздо более постоянным, чем ранний или поздний, взятые по отдельности. Постоянством отличается прирост, усредненный за период равный периоду автоколебаний или за период кратный ему.

Вероятно, главная причина постоянства среднего суммарного прироста в субоптимальной области внешних условий - его ограничение сверху самим растением. Мы, как и ряд других исследователей [56, 75, 102 и др.], предполагаем в качестве основного механизма ограничения верхней первичной ВРР- продуктивности растения, наличие обратной

Рис.2.3. ВРР продукция фотосинтеза и ее распределение :

- а) Сумма длин побегов 3-х лет: $i, i-1, i-2$, - характеризует объем продуцирующей хвой и ВРР;
- б) Скользящая сумма за 3 года числа смоляных каналов на единицу периметра годичного слоя, - запас живицы;
- в) ширина годичного кольца - продукция древесины;
- г) Сумма длин побегов $i-3, i-4, i-5$ года, - пропорциональна поступлению в побеги кроны органики из опада хвой;
- д) Затраты углерода на формирование урожая;
- е) Затраты углерода на формирование следующих приростов хвой и побегов

угнетающей связи: например, торможения интенсивности фотосинтеза его конечными продуктами. С формальной стороны, механизмы ограничения продуктивности растений не существенны. При исследовании динамики ширины годовых колец важно лишь то, что прирост ограничен сверху в очень широкой «субоптимальной» зоне внешних условий, и в этой зоне внешние, «метеорологические» факторы безразличны для роста. Общая модель зависимости прироста (в частности ширины годовых колец) от внешних факторов удачно представлена в работах Е.А. Ваганова и С.И. Чумаченко [16, 98].

Внутреннее лимитирование прироста, возможно, главный механизм, предохраняющий экосистемы от саморазрушения. Консументы фитомассы стремятся убрать эту преграду и заставить растения продуцировать интенсивнее. И это у них получается, поскольку, чем интенсивнее идет кража энергии, тем усерднее автотрофы восполняют потери, снимая обычные ограничения продуктивности. Это простейший прием отчуждения фитомассы. Отнимай, ничего не вкладывая - производитель сам интенсифицирует производство и вырастит, выстроит новое. Стоит снять давление отчуждений - ограничивающая планка вновь скакивает на прежний «нормальный» уровень [102].

В агросистемах человек старается снять запрет на рост продуктивности и переустановить ограничивающую верхнюю планку на новый постоянный уровень так, чтобы она там и оставалась, чтобы растения постоянно продуцировали по максимуму своих возможностей.

Способность к скачкообразным снижениям и повышениям продуктивности с включением-выключением новых генетических программ контроля продукционного процесса [70, 78] - это еще один фактор нестабильности прироста, в том числе нестабильности ширины годовых колец древесных растений. Его, однако, сложно исследовать. Если для

внутреннего колебательного контура существует множество готовых моделей, нужно лишь выбрать подходящую, то для «сальтаций» прироста таких моделей нет. В роли переключателей продукционного процесса для растения (дерева как целого) выступают неизвестные (только подозреваемые нами) факторы онтогенеза и внешние абиотические и биотические агенты.

Рассмотрим результат, полученный Д.Е. Румянцевым и Д.К. Николаевым [80] при сопоставлении годовых колец на разной высоте ствола сосны (рис. 2.4). В среднем, при подъеме в крону по стволу от части, очистившейся от сучьев (0 - 0,35(0,4) общей высоты дерева), до верхней части корны (0,8 - 0,9 общей высоты) - средняя за 5 лет ширина годовых колец возрастает у 30-40-летних елей почти вдвое от 1,35 до 2,6 мм; в этом видится ответ на изменения гормонального баланса камбия. Однако, реально увеличение ширины годовых колец при подъеме в крону проходит неоднозначно - тремя, а, возможно, и четырьмя путями: от 0,9 до 2,1 мм; от 1,25 до 2,6 мм; или от 1,6 до 3,1 мм (рис 2.4 Б). Монотонные изменения, сопряженные с изменениями баланса ростовых веществ, сопровождаются шаговыми переходами камбиальной зоны из одного состояния (на рис 2.4 Б кривые 1, 2, 3) в другое, с резкими изменения делительной активности меристемы.

На этом примере прекрасно видно, как монотонные и шаговые переходы сочетаются в едином процессе. Шаговые (дискретные) проявления присутствуют не только в динамике прироста древесины и формирования годовых колец, но и на всех этапах продукционного процесса, начиная с первичной фиксации углерода при фотосинтезе [80].

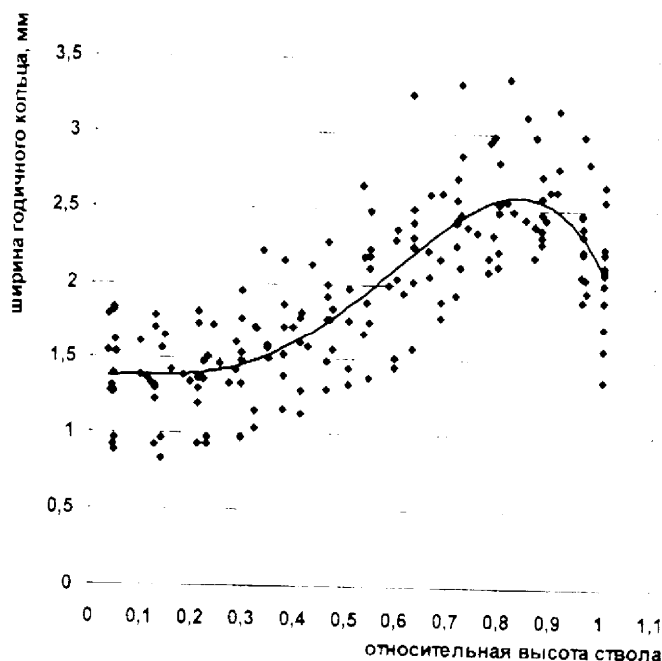


Рис. 2.4. Изменения ширины годичных колец в зависимости от относительной высоты образца (спилов) [80].

Итак, начиная исследование динамики ширины годичных колец, мы отмечаем, что в основе динамики продуктивности, которую радиальный прирост древесины ствола отражает, лежат, в основном, три фундаментальных явления: 1) ограничение свободы колебаний прироста определенным максимальным уровнем; 2) возможность выбора в процессе онтогенеза или под давлением внешних факторов нового уровня продуктивности из того набора состояний, которым наделен данный организм; 3) автоколебания, вызванные переадресацией первичной продукции на производство разных итоговых форм фитомассы. Только в годы экстремальных погод ширина годичных колец становится зависимой от климата, от погодных условий.

Фундаментальное значение имеет относительная синхронность событий регуляции прироста у разных метамеров, у соседствующих особей: синхронность внутренних колебаний прироста, синхронность изменений уровня роста. События в «истории» прироста у многих особей

(30-50% [51]) одного вида происходят одновременно и имеют одинаковое направление, по крайней мере, в сходных экотопах. Это заставляет нас искать внешние факторы, синхронизирующие автоколебания и инициирующие переходы продукционного процесса с одного уровня на другой. В тоже время, синхронизация эта не абсолютна, но допускает широкие индивидуальные (индивидуально-групповые) вариации [99].

Глава 3. Мутационно-репарационные процессы и продуктивность

В динамике продуктивности древесных растений отражены и переплетены совершенно независимые мотивы. Один из них – внутреннее ограничение первичной продуктивности организма, обеспечивает стабильность работы продуцентов (продукционный гомеостаз). Второй - (автоколебания) связан с решением задач распределения первичных продуктов фотосинтетического производства на прирост разных форм фитомассы. Третий - с изменениями статуса организма, органа или тканей при включениях-выключениях новых программ продуцирования, наподобие переключений позиций в «коробке скоростей», в ответ на новые «внутренние» задачи, решаемые в ходе онтогенеза или ценогенеза, или на внешние «метеорологические» (в широком понимании) раздражители.

Автоколебания мы умеем сравнительно легко исключать [51, 107]. Эта процедура в дендрохронологии получила название низкочастотного фильтра рядов измерений ширины годичных колец. Однако, хотя мы и называем автоколебания внутренними, а дендрохронологи рассматривают их как мало существенные, и не имеющие значения шумы, но в то же время их синхронность - явно результат внешних воздействий. Относительная синхронность колебаний величины прироста необходимое условие применения методов дендрохронологии. Японские дендрохронологи, например, считают, что прежде чем включать в круг дендрохронологических исследований новые объекты, следует проверить синхронность их прироста у разных особей в насаждении. Объектом дендрохронологии могут быть только те виды, у которых синхронную динамику прироста демонстрируют 70% особей и более [51].

Шаговые переходы (выбор уровня продуцирования) - еще одна составляющая динамики радиального прироста (ширины годичных колец), они могут диктоваться как внутренними (онтогенез, огагогенез), так и внешними стимулами [5, 22, 33, 48, 78]. Причем, внешние сигналы могут быть вызваны как изменениями ценотической обстановки (фитоценогенез [1, 93]), так и, действительно, чисто внешними «метеорологическими» факторами или же последствиями катастрофических преобразований экотопа [44, 67, 102].

Когда определенный уровень продуцирования выбран деревом, все определяют только внешние «метеорологические» обстоятельства.

В предложенной модели, как может отметить читатель, почти не осталось места плавным (деформационным) изменениям прироста, ширины годичных колец. Обозначенные нами процессы имеют дискретную основу и выражаются шаговыми переходами из одного состояния в другое.

Плавные изменения продуктивности индуцируют по преимуществу не погодные факторы, к которым, как мы уже отмечали, деревья в широкой «субоптимальной» области условий безразличны, а трофический, гормональный баланс камбиальной площадки, откладывающей слой ксилемы (см. рис. 2.4), и напряженность мутационно-репарационного процесса. Мутационно-репарационный процесс, вероятно, и является основным ритмообразующим фактором в динамике ширины годичных колец дерева. Ведь задача индивидуума или популяции отнюдь не продуцирование во имя прокорма консументов, а самосохранение и самовоспроизведение. Основная проблема, которую популяции и особи решают на фоне переменной интенсивности мутационного процесса - защита генома, генофонда от повреждений.

Лишь в последние два-три десятилетия мы узнаем о роли, разнообразии и сложности механизмов исправления (репарации) повреждений, получаемых геномом [35 и др.]. По-видимому, почти все известные нам витальные мутации - продукт ошибок в репарации первичных повреждений.

На рис. 3.1 мы приводим нашу интерпретацию событий, происходящих в монослое фибробластов китайского хомячка на стеклянной подложке при его гамма облучении в диапазоне $\sim 0.4-4.0$ Гр [36]. Мерилом интенсивности мутационно-репарационных процессов, идущих в клеточном «ковре», служит частота появления клеток с микроядрами.

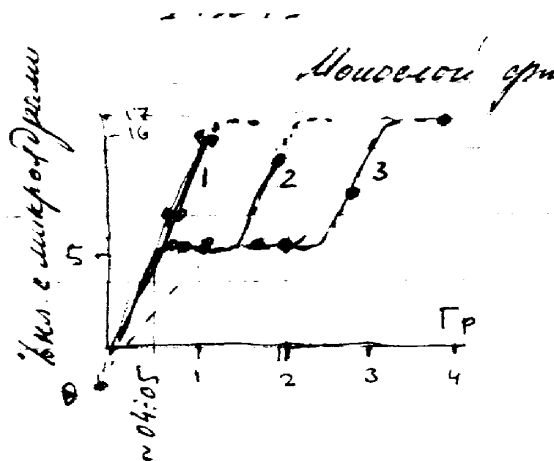


Рис. 3.1. Частота % клеток с микроядрами после облучения монослоя фибробластов на стекле [36].

Путь 1 – репарация ингибирована кофеином, по нашей интерпретации, потолок частоты клеток с микроядрами (17%) достигается при 130 Р (1.3 Гр).

Путь 2 – репарационный ответ включается с 0.4-0.5 Гр и работает до 1.3-1.4 Гр, после чего репарация выключается. Потолок частоты клеток с микроядрами достигается при ~ 2.1 Гр.

Путь 3 – использование протектора – меркаптоэтиленамина растягивает плато встречаемости клеток с микроядрами до ~ 2.50 Гр.

При подавлении репарационных процессов путем введения в питательную среду кофеина, частота клеток с микроядрами нарастает линейно (рис. 3.1, путь 1) пропорционально полученной дозе до ~ 1.3 Гр гамма

облучения и до предельной частоты ~17% клеток с микроядрами. В контрольном варианте (рис. 3.1, путь 2) репарационные процессы включаются при дозе 0.4-0.5 Гр, и останавливают накопление клеток с микроядрами на уровне ~5%, вплоть до дозы облучения 1.3-1.4 Гр; после этого частота клеток с микроядрами начинает снова расти. При добавлении в среду мутационного протектора меркаптоэтиленамина область сохранения 5% уровня клеток с микроядрами растягивается примерно вдвое: до ~2.5 Гр (рис. 3.1, путь 3).

Этот пример дает простую и наглядную модель действия мутационно-репарационных процессов в клетках животных или растительных объектов, - безразлично.

Чтобы исправить повреждения генома, клеткам (ядрам) необходимо делиться, а организму, ткани - расти. Увеличение скорости мутирования требует ускорения репарации и, соответственно, возрастания интенсивности делений и увеличения годичной продукции фитоценозов. При очень сильном давлении мутационного процесса, митотическая репарация становится мало эффективной, не справляется с новообразованием мутаций и прекращается [35, 76, 77]. Продуктивность особей и ценозов резко падает (рис. 3.2). Клетки, ткани, организмы переходят к минимальной интенсивности делений и общего метаболизма [77].

Разные виды, особи и группы особей имеют разные пороги перехода от режима активной и обязательной репарации митотических мутаций к «покою». Соответственно, снижение продуктивности популяций, и тем более многовидовых фитоценозов, происходит не столь резко, как у отдельных особей.

При делительной активности тканей, инициируемой потребностями митотической репарации, обычные ограничения продуктивности, вероятно, не работают: скорость роста должна точно соответствовать скоро-

сти поступления новых мутаций за время клеточного цикла. Митотическая репарация поддерживает на определенном уровне степень загрязнения соматических тканей разнородными мутациями.

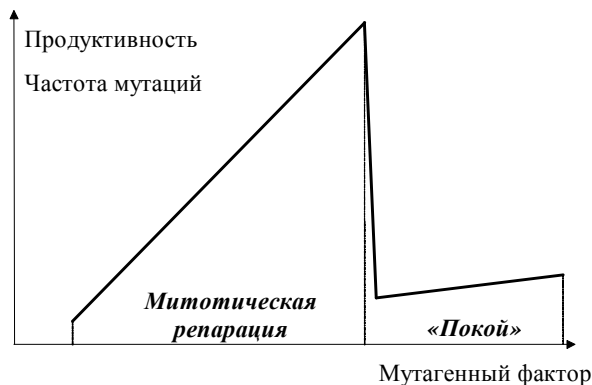


Рис. 3.2. Схема зависимости делительной активности тканей, продуктивности и интенсивности митотической репарации повреждений от давления мутагенного фактора. Частота вторичных мутаций пропорциональна интенсивности репарации [77].

Так же как в случае гормональной эндогенной регуляции прироста (см. рис.2.4), мутационно-репарационные воздействия на свободно сочетаются с шаговыми переходами, связанными с выбором одного из возможных вариантов. На рис. 3.3, построенном по данным В.Г. Зайнуллина [37], мы видим, что экспериментальные точки не укладываются в единую общую зависимость и их следует интерпретировать как зоны дисперсии двух, а возможно, даже трех кривых. Уровень мутабельности клеток периферической крови определяется, по-видимому, индивидуальными особенностями геномов ликвидаторов аварии на ЧАЭС. При этом мы не нашли статистически значимых различий в кривых, представляющих последствия интенсивного единовременного и поделенного на порции («фракционированного») облучения. Это позволило нам рассмотреть весь объем данных совместно. В то же время, наблюдения [37] естественным образом распадаются на две-три совокупности (рис. 3.3).

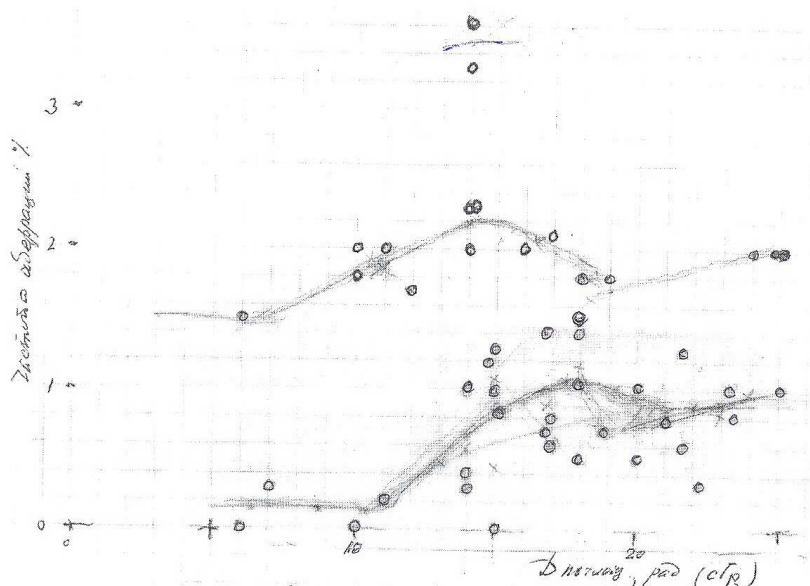


Рис. 3.3. Частота хромосомных аберраций в клетках периферической крови ликвидаторов аварии на ЧАЭС. Объединены данные об эффектах единовременного и «фракционированного» облучения [37, см. рис. 3, 4]. D, поглощенная доза, рад (сГр).

Отражение процессов репарации мы наблюдаем в изменениях смертности макрогаметофитов сосны обыкновенной и частоты электрофоретических мутаций в ответ на рост мутагенных воздействий (рис. 3.4). Даже на этом простейшем объекте (простота организации макрогаметофитов, их гаплоидный геном и относительная защищенность от внешних условий) четко проявляется индивидуальная изменчивость гаметофитов, неоднородность популяций макрогаметофитов и родительских особей [76].

По характеру накопления мутаций, выраженных частотой изменений электрофоретической подвижности изоферментов, в зависимости от выживаемости макрогаметофитов, семяпочки и несущие их деревья делятся на высокочереззерные (ВЧ) и низкочереззерные (НЧ). Семяпочки у ВЧ-особей отмирают в ответ на увеличение частоты мутаций, вдвое быстрее, чем у НЧ-сосен. Среди деревьев выделяются устойчивые (Т) особи, репарирующие первичные повреждения генома до определенного

предела, соответствующего $\sim 12,5$ Рад; и чувствительные (S), теряющие выживаемость семян пропорционально интенсивности мутагенного фактора. Изменения выживаемости семян у не исправляющих повреждения S-деревьев можно использовать как шкалу для тарирования мутационных нагрузок (рис. 3.4).

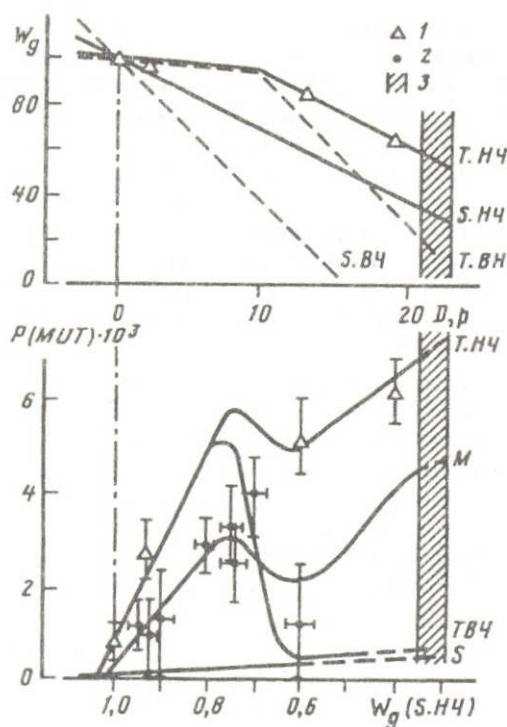


Рис.3.4. Частота вторичных «пострепарационных» мутаций в зависимости от сохранности макрогаметофитов (W_g) у низкочереззерных (НЧ) и высокочереззерных (ВЧ) особей сосны обыкновенной. Скорость потери выживаемости W_g на единицу приращения дозы D повреждающего фактора у ВЧ особей примерно вдвое выше, чем у НЧ. Толерантные Т-осби способны репарировать мутационные повреждения макрогамет; S-особи не репарируют повреждения генома и теряют выживаемость пропорционально D [76].

1- выживаемость (треугольники отмечают наблюдения в зоне аварии на ЧАЭС [43]); 2 - частота мутаций электрофоретической подвижности ферментов (отмечены доверительные интервалы наблюдений в зоне МКАД [76]); 3 – область прекращения семеношения сосны обыкновенной

На защите от мутационных повреждений генофонда следующего поколения стоит второй барьер – мейотический отбор и мейотическая ре-

паразия. «Зародышевая плазма» [30] находится под двойной защитой от повреждений генома: первое сито отбора и репарации во время митозов проходят диплоидные соматические клетки, среди которых суждено в дальнейшем явиться генеративным зачаткам; второе - гаплоидные структуры (гаметы, гаметофиты), образовавшиеся во время мейоза.

Если по реакции на интенсивность мутагенного фактора (по выживаемости) макрогаметофиты сосны обыкновенной и вмещающие их семечки делятся на 2 основные группы, соответствующие типам материнских деревьев Т и S, то зрелые семена реагируют как 4 типа зародышей – зигот (рис.3.5) [72, 73, 76].

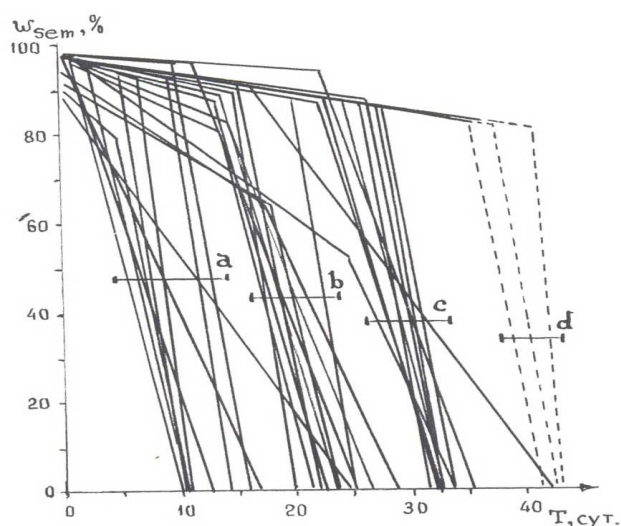


Рис. 3.5. Потери жизнеспособности (всхожести) семян в зависимости от времени их экспозиции в высокотемпературной влажной среде [72, 73]. Семьи зародышей по динамике $\omega, \%$ группируются в 4 кластера (a-d).

Термическая экспозиция семян сосны во влажной высокотемпературной среде приводит к падению выживаемости зародышей. До определенного предела выживаемость зародышей почти не меняется. Репарационные процессы полностью справляются с мутациями. Затем начинается быстрое линейное падение выживаемости (рис. 3.5). Выделяются семьи, группы семей, имеющие разные пороговые значения переходов

от режима репарации к режиму накопления мутаций, и к полному прекращению репарационного процесса [72, 73]. Аналогичным образом меняется частота хромосомных aberrаций (мосты, фрагменты и др., рис.3.6) у зародышей сосны обыкновенной [73]. Первичное нарастание частоты aberrаций включает репарационные процессы и завершается периодом стабилизации частот, когда все вновь появляющиеся мутации исправляются. В конце концов, когда скорость новообразования aberrантных хромосом и митозов превосходит возможности их исправления, начинается рост частоты нарушений.

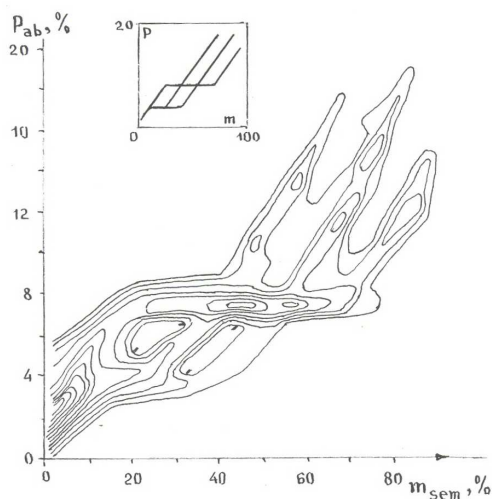


Рис. 3.6. Изменение частоты хромосомных aberrаций в кончиках корней проростков в зависимости от времени пребывания семян во влажной среде при высокой температуре (относительная влажность 95% и температура 45°C) [73].

На основе этой же логической схемы можно описать отпад и продуктивность листовой массы у взрослых особей древесных пород в радиоактивно загрязненном районе [62, 76]. У диплоидов выделяется 4 типа реакций смертности на рост мутационного фона. У деревьев сосны и березы в районе восточно-уральского радиоактивного следа (ВУРС, зона Кыштымской аварии) сохранность кроны прогрессивно падает при увеличении степени загрязнения почвы радиоактивным изотопом стронция.

Сначала, пока репарационные процессы еще справляются с «починкой» повреждений, в клетках побегов, формирующихся в почках, идет медленное снижение облиствения. Затем скорость падения листовой массы многократно возрастает (по крайней мере в 3 раза) и деревья быстро утрачивают крону. По пороговой дозе, соответствующей началу быстрой потери массы листвы (хвои) деревья делятся на 4 группы. Дозы, способные стимулировать прирост стволовой древесины (пропорциональный листовой массе) ограничены сверху уровнем радиоактивного загрязнения ~ 20 Ки на 1 км^2 по ^{90}Sr (рис. 3.7) [76].

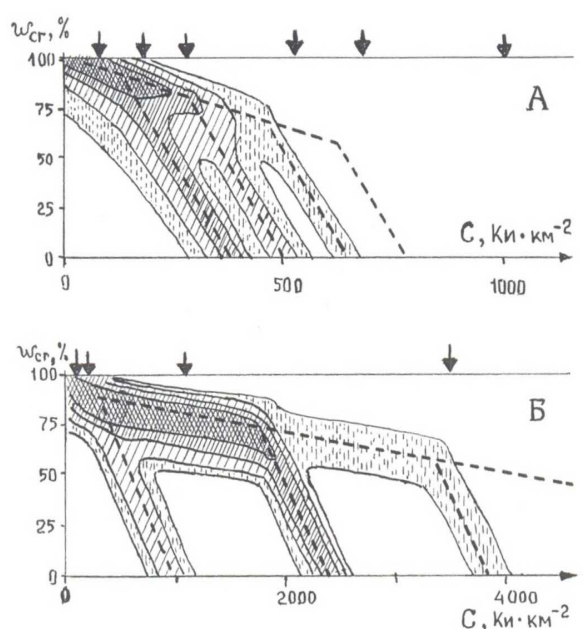


Рис.3.7. Облиствение крон % в районе восточно-уральского радиоактивного следа (Кыштымская авария) при разном загрязнении лесной почвы. Картина реконструирована на основе экспериментальных сечений, положение которых показано стрелками [62, 76]. А – сосна обыкновенная; Б – береза повислая.

Прямые измерения длины апикального побега сосны [45], в зависимости от радиационного фона, дают уже знакомую картину: с ростом поглощенной дозы излучения вертикальный прирост возрастает на 5-10 см в зависимости от времени и дозы облучения. Максимальные эффекты наблюдаются при облучении в период формирования морфогенетиче-

ского кольца верхушечной меристемы в год предшествующий закладке и дифференциации латеральных структур побега внутри почки. При дозах, превышающих на высоте 1 м 4 Гр, происходит срыв: эффект соматического гетерозиса («гормезиса» [36, 37]) исчезает, а вертикальный прирост резко сокращается (рис. 3.8). [62, 63, 76, 88].

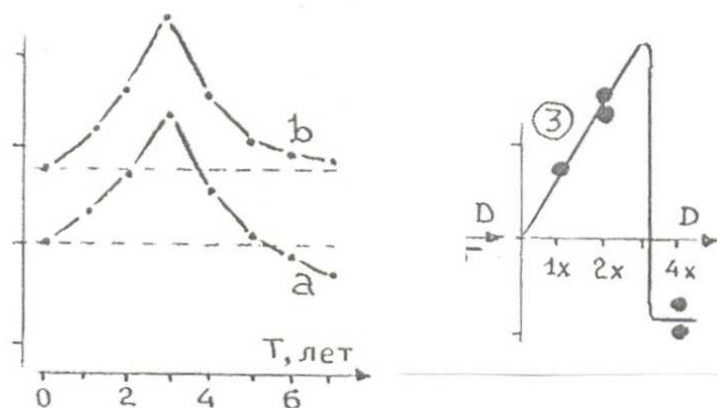


Рис. 3.8. Изменение прироста в длину ($\Delta(\Delta H)$, см) апикального побега сосны в зависимости от времени, прошедшего после периода острого облучения при аварии на ЧАЭС [76, с. 90-91] по данным Г.М. Козубова и А.И. Таскаева [45].

Продуцирование (побегообразование) осуществляется на уровнях «a» или «b».

Нарисованная картина касается в основном индуцибельной репарации одонитевых разрывов. Репарация двунитевых разрывов проходит сложнее, но в целом - качественная картина схожа, частота отрепарированных клеток, геномов растет лишь до определенного предела, после которого процесс репарации прекращается.

Мутации в клетках макрогаметофитов могут индуцироваться не только внешними мутагенными факторами, но и таким внутренним фактором, как гетерозиготность матери (рис. 3.9.) [32]. Увеличение средней гетерозиготности материнского организма вызывает рост частоты мутационных событий у продуцируемых им гамет. В ответ на увеличение средней гетерозиготности материнского дерева сосны до определенного

предела растет число заложенных семяпочек (рис. 3.9, Y_0). и число образовавшихся на второй год семян (рис. 3.9, Y_1). При превышении возможностей мейотической репарации повреждений генома у потомков генеративная продукция резко сокращается.

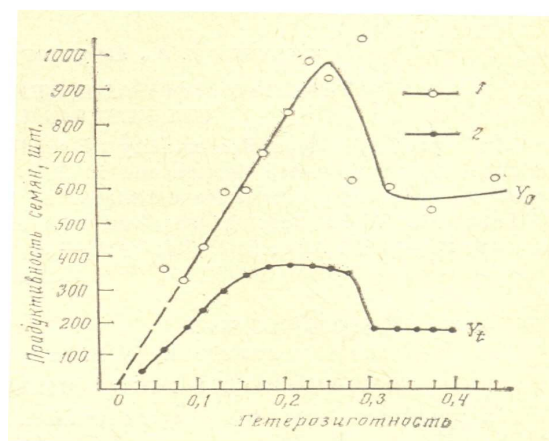


Рис. 3.9. Число семян на дерево сосны обыкновенной Va класса бонитета: заложенных ($1 - Y_0$) и реализованных ($2 - Y_1$), - в зависимости от средней гетерозиготности материнского дерева [32].

Таким образом, колебания естественного мутационного фона выступают мощным регулятором делительной активности меристематических тканей и, в итоге, продуктивности растений. При этом, если естественный мутационный фон меняется синхронно на обширных территориях, изменения продуктивности захватывают не отдельные особи, а в целом фитоценозы, многовидовые сообщества, вызывая синхронные изменения их продуктивности (в том числе, изменения ширины годичных колец у древесных растений) в 1.2 - 1.5 раза.

Глава 4. Космические лучи как источник колебаний естественного мутационного фона

Какова же амплитуда колебаний естественного мутационного фона? И могут ли внешние факторы вызывать одновременные и существенные изменения частоты мутаций, а в ответ изменения интенсивности репарационного процесса, и, соответственно, частоты клеточных делений и продуктивности растительного покрова?

Основные источники мутационных повреждений: потоки высокоэнергичных частиц космических лучей (солнечных и галактических); потоки частиц, возникающих при распаде радиоактивных элементов, содержащиеся в земной коре и атмосфере; коротковолновое излучение (космическое и радиоактивное), в том числе энергичные кванты света в ультрафиолетовой области. Мутагенами могут быть волны электромагнитного излучения, попадающие в резонанс с собственными колебаниями молекул ДНК. Мутагенны многие химические вещества, из разных классов органических и неорганических соединений.

Обычно мы считаем факторы мутагенеза, кроме локальных антропогенных загрязнений, действующими постоянно, плавно и медленно меняющими свою интенсивность или вообще не изменяющими ее. Но среди них есть и подверженные значительным колебаниям в течение сравнительно коротких периодов. Среди возможных источников периодических (квазипериодических) изменений интенсивности мутагенеза наше внимание, в первую очередь, привлекает солнечная активность. Циклы пятнообразования 11.3 года, циклы изменений полярности и напряженности солнечного магнитного поля 22.6 года отражены во многих биологических ритмах, и, возможно, они то и диктуют колебания мутационного фона и интенсивности репарационных процессов.

Очевидно, что частота мутаций испытывает значительные колебания во времени. Длительные наблюдения за экспериментальными «ящичными» популяциями, культурами бактерий, вспышками появления новых штаммов вирусов - говорят о том, что вероятность мутаций изменяется многократно, захватывая популяции и группы популяций, часто вне связи с видимыми или экспериментально контролируруемыми источниками мутагенеза. В природных популяциях вспышки мутационной активности наблюдаются одновременно на больших площадях, охватывая нередко целиком ареалы видов [10, 30].

Последователи школы А.Л. Чижевского связывают изменения мутационного фона с колебаниями солнечной активности W [97]. Приведено множество примеров сопряжения циклов пятнообразования W с поведением биологических объектов (плотность популяции, продуктивность, годичный прирост, частота мутаций и др. [21, 31, 55, 86, 87 и др.]). Но, хотя можно было бы ждать обнаружения жестких полу-функциональных связей между фактором-причиной и следствиями, их до сих пор так и не получено. Точнее сказать, взаимосвязи, обнаруженные на сегодняшний день, локальны и темпоральны. Чаще всего они прослеживаются на ограниченных отрезках времени, а затем нарушаются.

Не смотря на локальность и недостаточную четкость, полученные к настоящему времени результаты скорее подтверждают зависимость мутагенного фона от солнечной активности, чем опровергают ее. Удивительно, но анализируя косвенные факторы, «тени» истинных событий, мы все же обнаруживаем какие-то корреляции. Ведь прямой связи между солнечной активностью и величиной потока космических лучей, достигающих земной поверхности или их вторичными эффектами (например, интенсивностью мутаций) - нет. Репарационно-делительная активность меристематических тканей связана с интенсивностью мутационно-

го фона сложными, нелинейными взаимоотношениями (см. Главу 3), а продукционный процесс лишь косвенно отражает интенсивность репарации [35, 102].

Из событий земной жизни от солнечной активности на прямую зависят частоты радио свистов, частоты северных сияний [13] - в общем, события, напрямую контролируемые солнечным «ветром» (поток частиц, поступающих от Солнца в высокие слои земной атмосферы) и его взаимодействием с земным магнитным полем.

Галактические космические лучи смешиваются с потоком солнечных. Их интенсивность модифицируется напряженностью магнитного поля Солнца, отклоняющего заряженные частицы от центра солнечной системы. Магнитное поле Солнца, имеет сложную топографию (квадруполь), и его напряженность, в свою очередь, меняется в соответствии с циклами пятнообразования. В периоды снижения напряженности солнечного магнитного поля «внешние» космические лучи успешнее проникают к земной поверхности, усиливая мутационный фон [21, 47, 86, 87].

Таим образом, интенсивность потока космических лучей в зависимости от солнечной активности, выраженная числами Вольфа W , приобретает нелинейный характер с двумя максимумами: меньшим - в области минимальных W и максимальной галактической составляющей C и основным - в области максимальных абсолютных значений W и минимальных C (рис. 4.1). Частоту мутаций определяет суммарный поток $f(W) + f(C) \rightarrow P(Mut)$ космических лучей.

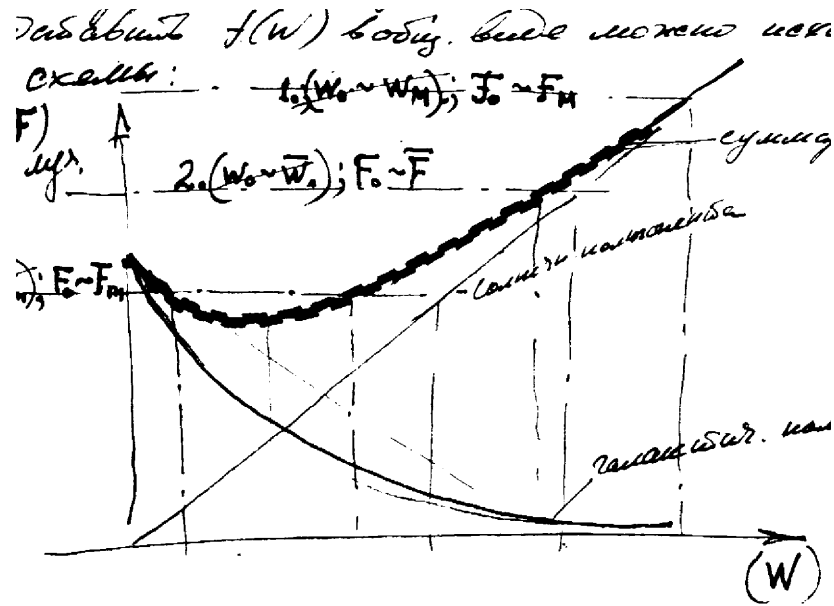


Рис.4.1. Зависимость интенсивности космического излучения от солнечной активности. Интенсивность солнечной составляющей космических лучей примерно пропорциональна интенсивности пятнообразования W . Галактическая составляющая C , наоборот максимальна при отсутствии солнечного магнитного поля и вихрей (пятен) в солнечной плазме, т.е. при $W \sim 0$ [21].

Космические лучи индуцируют нарушения в геноме. Продуктивность тканей, клеточных ансамблей растет. Однако после превышения определенного порога W клетки и особи начинают терять способность к репарации. Продуктивность $f(W)$ сокращается. В целом ответ продуктивности организма или популяции, вероятно, должен выглядеть так, как показано на рис. 4.2.

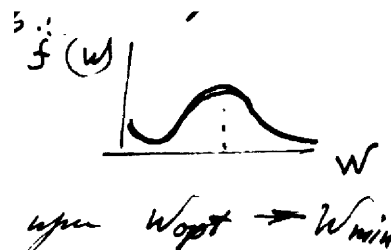


Рис. 4.2. Продуктивность соматических тканей $f(W)$ в зависимости от солнечной активности W .

Репарационная активность и производительность меристематических тканей после достижения максимума при $W=W_0$ подавляются у разных особей и разных видов не одновременно. Начинается спад продуктивности $f(W)$ до минимума.

Каким образом солнечный ветер (в основном поток протонов) и вызываемые им магнитные бури могут влиять на частоту мутаций? Ведь заряженные частицы отклоняются земным магнитным полем к необитаемым областям земли, к полюсам, где изменения мутагенного фона остаются втуне. Космическому излучению доступен только высотный стратосферный пул вирусных частиц, непосредственно контактирующих с потоками солнечной плазмы [97]. Ниже энергия космического излучения поглощается и рассеивается.

В то же время малая доля энергичных заряженных частиц достигает земной поверхности и непосредственно действует на живые организмы. В основном же первичные частицы, сталкиваясь с атомами и молекулами газов воздуха, рожают каскады (ливни) вторичных частиц, покрывающие территории в десятки и сотни км² [13, 47 и др.].

Магнитные бури и высокочастотные магнитные поля, сопутствующие вспышкам солнечной активности, вызывают магнитострикцию кристаллических горных пород и выброс «растворенных» в них газов. После магнитной бури содержание Rn в приземном воздухе возрастает нередко в 10 и 100 раз, в зависимости от близости кристаллического фундамента к земной поверхности [100]. Выбросы радиоактивного Rn в десятки раз изменяют уровень ионизации приземного воздуха и частоту первичных мутаций.

Высокочастотные магнитные поля способны, вероятно, вызвать и прямые нарушения точности (правильности) воспроизведения молекул, хранящих биологическую информацию. Думается, что список прямых и косвенных эффектов пятнообразовательной активности Солнца, по мере развития дальнейших исследований, будет расширяться.

В контексте нашей работы важно лишь то, что веских оснований для исследования зависимости интенсивности репарации генетических повреждений и непосредственно измеряемой нами величины – ширины годичного кольца Δr или Δd от W существует более чем достаточно.

Однако правильнее будет рассматривать зависимость не ширины годичного кольца, а общей продукции дерева от W . Именно поэтому, нашим излюбленным объектом исследования в этой главе были низкорослые, низкобонитетные деревья сосны, на которых сравнительно легко можно было оценить многие формы биологической продукции и стороны продукционного процесса. Пример подхода к анализу общей продукции фитомассы у сосны обыкновенной дает рисунок 2.3.

На рис. 4.3. зависимость суммарной продукции шишек и семян, а также прироста стволовой древесины, выраженного шириной годичного кольца, в сосняке багульниково-сфагновом V класса бонитета от интенсивности пятнообразования W проанализирована нами без учета полярности солнечного магнитного поля.

Для оценки суммарной продукции биомассы использованы оценки трех последовательных урожаев шишек (закладывающийся y_{ni} ; «завязывающийся» $y_{(n+1)i}$; вызревающий $y_{(n+2)i}$) и прироста стволовой древесины (ранний d_{1i} и поздний d_{2i} текущего года, а также поздний предыдущего года $d_{2(i-1)}$). Коэффициенты в сумме m_i определены способом наименьших квадратов при «подгонке» к функции второго порядка от чисел Вольфа (см. уравнение 4.1.):

$$m_i = 62.5d_{1i} - 17.2d_{2i} + 0.97y_{ni} + 0.82y_{(n+1)i} + 0.15y_{(n+2)i} - 42.4d_{2(i-1)} \dots \quad (4.1),$$

где d_1 - прирост ранней древесины, мм; d_2 - прирост поздней древесины, мм; y – урожай, число стробил на 100 побегов первого порядка; ky - затраты на формирование урожая шишек (семян): закладываемого y_n , формирующегося y_{n+1} и созревающего y_{n+2} .

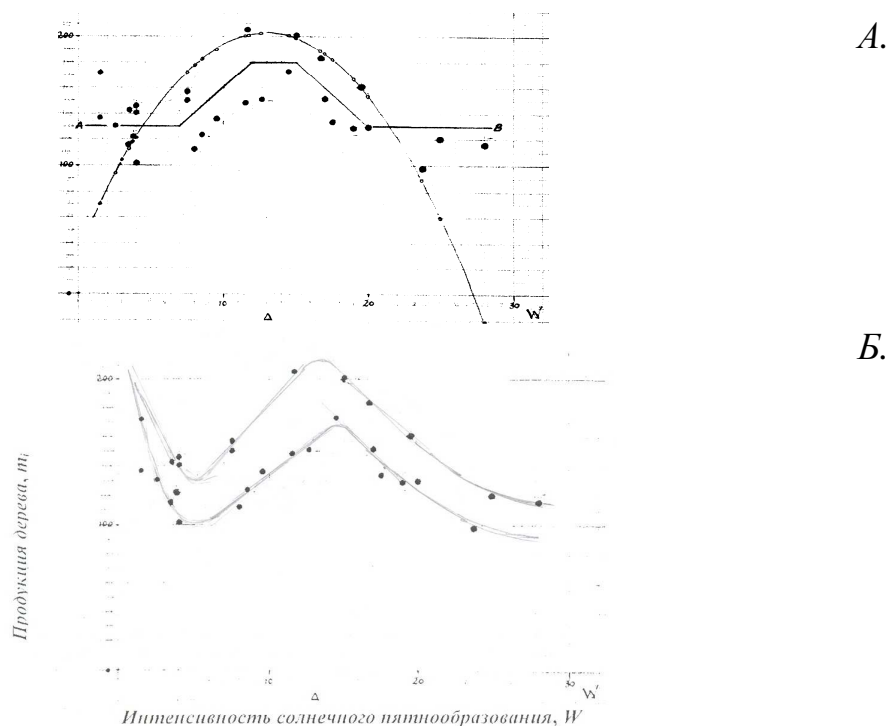


Рис. 4.3. Зависимость суммарной продукции дерева (древостоя) сосны m_i от W_i в год закладки урожая семян.

A – аппроксимации параболой и ломаной линией; *B* – графическая аппроксимация, исходящая из существования «+» и «-» ветвей, при разной полярности солнечного магнитного поля.

Анализируя структуру m_i (4.1) можно отметить, что она определяется в основном величиной урожая. Сумма составляющих, зависящих от ширины годичных колец близка к нулю: $62.5 d_{1i} - 17.2 d_{2i} - 42.4 d_{2(i-1)}$. Считая ранний и поздний приросты примерно постоянными величинами, получим $m_i \sim 62 d_1 - 59 d_2$

На рис. 4.3 *A* даны аппроксимации «продукции дерева» m_i двумя функциями W : параболой и ломанной линией с экстремумами при $W \approx 0$ и $W \approx 130$. (По оси абсцисс на рис. 4.3 приведены значения $0.1 W$). Аппроксимация ломаной линией резко повышает точность описания эмпирических точек: с $R = 0.4$ до $R = 0.6$.

В периоды с различной полярностью солнечного магнитного поля точки ложатся относительно аппроксимирующей ломаной линии по-

разному: чуть выше нее или чуть ниже. Соответственно, кривую можно представить как две линии, две ветви (рис. 4.3 Б), корреспондирующие с годами разной магнитной полярности солнца: «+» и «-». В области низких значений W отмечается подъем суммарной продукции, + и – ветви сближаются.

В целом картина, полученная на рис. 4.3 Б очень напоминает ожидавшуюся нами *a priori* для зависимости продуктивности от W (см. рис. 4.2).

Как мы отмечали, общая полярность солнечного магнитного поля меняется с периодом равным примерно 12 годам. «Четные» 12-летние циклы в следующие 12 лет сменяют «нечетные» при противоположной полярности магнитного поля Солнца. Соответственно, солнечная активность, выраженная числом Вольфа W , в четных циклах по своему воздействию на биосферу и не вполне эквивалентна W активности нечетных циклов. Нередко приросты колеблются с периодом равным удвоенному циклу пятнообразования ~ 24 годам.

Еще более прямой результат получается при исследовании связи ширины годовых колец и W . Динамику с периодом ~23 года мы можем наблюдать на рис. 4.4. Ей подчинен рост одной из болотных сосен V класса бонитета.

Действие солнечных и галактических космических лучей модифицируется земным магнитным полем. В эпохи снижения напряженности магнитного поля Земли [31, 47 и др.] прямое действие космических лучей на биосферу неизбежно многократно возрастает, в особенности в низких широтах. В такие эпохи интенсивность репарации и продуктивность фитоценозов могут быть связаны с W гораздо теснее, чем в нынешнюю.

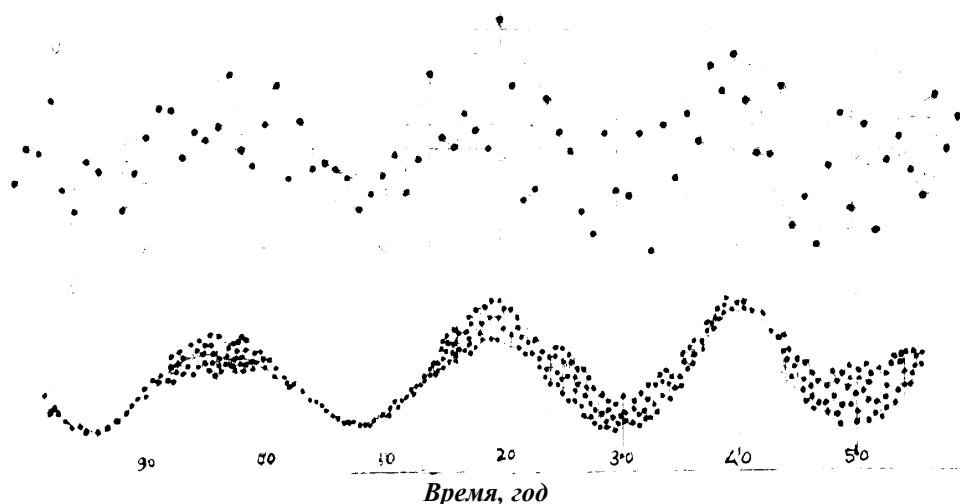
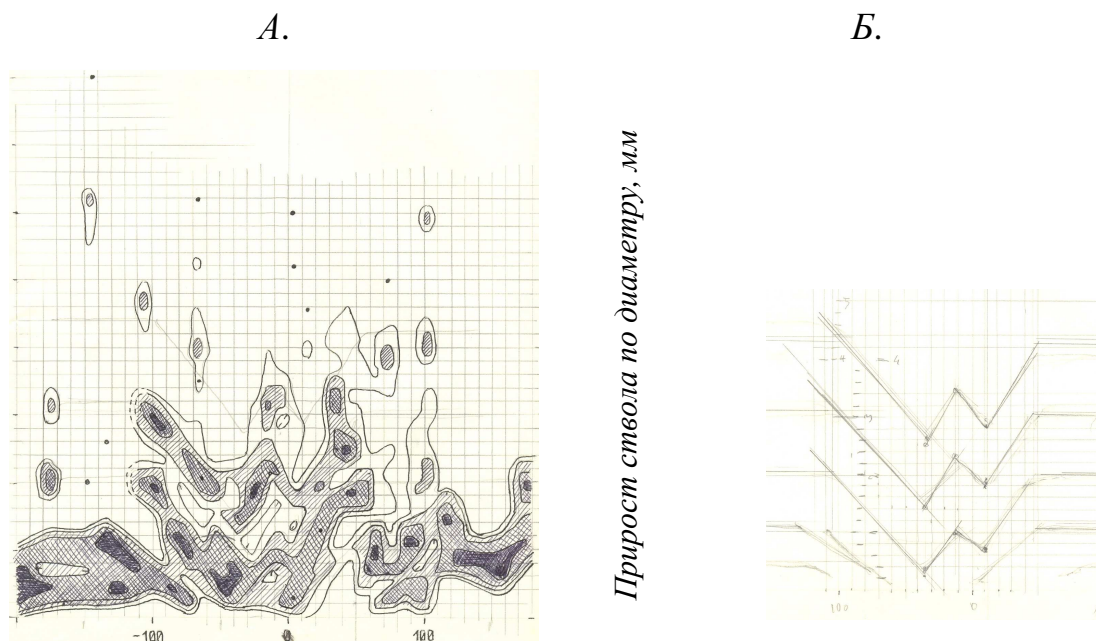


Рис.4.4. Графическое сглаживание динамики радиального прироста модельного дерева сосны обыкновенной. Московская область, Загорский лесхоз, Тютчевское лесничество.

Наконец можно представить наиболее общую интерпретацию зависимости ширины годовых колец от W (рис.4.5). В этом случае мы не задаемся изначально никакой определенной функцией, ожидая, что такая форма зависимости определится сама при обработке исходных данных, если их объем достаточно велик.

На рис. 4.5 измерения ширины годовых колец у сосны в зависимости от W , представлены уже с учетом полярности магнитного поля Солнца в виде распределения по классам солнечной активности. Слева на рисунке 4.5 *А* картина выглядит достаточно хаотично. Но, присмотревшись и выделив области наибольшей плотности распределения, можно обнаружить, что точки укладываются в некие разумные траектории, серии, соответствующие нашим ожиданиям. Справа на рисунке 4.5 *Б* эти траектории представлены в виде трех ломанных W -образных линий. Верхняя линия, характеризующая наивысшую производительность, слабо представлена экспериментальными точками и построена по подобию нижних ломанных.



Солнечная активность с учетом полярности магнитного поля W

Рис. 4.5. Полифункциональная (многоуровневая) зависимость величины сглаженного прироста от значений W , усредненных за период вегетации и сглаженных. Четыре деления (пять клеток) по оси ординат соответствуют 1 мм. В соответствии с изменениями полярности солнечного магнитного поля значениям W через 1 цикл пятнообразования приданы знаками «+» или «-». Модельному дереву 140 лет, сосна из сосняка багульниково-сфагнового V класса бонитета.

А – плотность распределения; *Б* – модальные последовательности

Подводя итог материалам этой главы, мы можем сказать, что прирост древесной биомассы и ширина годичных колец, как его проявление, испытывают заметное влияние интенсивности потока космического излучения даже в средней полосе России. Космическое излучение на земной поверхности - постоянно присутствующий мутагенный фактор редко выходящий за пределы репарационных возможностей биологических видов.

Глава 5. Погодно-климатические факторы продуктивности и автоколебания.

Параллельно с действием мутационно-репарационного процесса на растительность воздействуют все, обсуждаемые обычно, климатические факторы [14, 19, 22, 25, 26, 50, 51 и многие др.]. При описании воздействия какого-либо отдельно взятого фактора чаще всего принимается линейная модель, реже модель с оптимумом, например, параболическая зависимость продукции дерева или фитоценоза от избранного фактора. К сожалению, в природных условиях мы не можем выделить в чистом виде один фактор, управляющий изменениями продуктивности. Факторы связаны между собой и выступают тесными группами. Однако, в идеализированной схематической картинке, мы представляем себе существование точечного оптимума в не слишком многомерном пространстве внешних метеорологических характеристик. Для каждого вида растений - оптимум свой, в каждом типе эдафических (почвенных) условий он по своему модифицирован. Например, в одном и том же районе России боровой суходольный, пойменный и болотный сосняки будут иметь несколько различные оптимумы для реализации максимального прироста по ширине годовых колец и (или) для максимализации урожая семян.

Зависимость текущей (моментальной или суточной) продуктивности фотосинтеза от отдельных факторов можно описать куполообразными кривыми, например, кривыми второго порядка. Так, у А.Г. Молчанова [60, 61] дневная ассимиляция побегов (разность между ФС и дыханием побега) 250-летнего дерева в полево-кленовой дубраве Теллермановского опытного лесничества аппроксимируется выражением (преобразовано нами):

$217 - 0,001(336 - R)^2 - 0,27(28,5 - T)^2 - 113,6(0,45 - |\Psi_{PD}|)^2$ мгСО₂ дм⁻² день⁻¹,
 где R - интегральная радиация, {~25÷600} кал см⁻² день⁻¹; T - средняя температура воздуха в дневное время, {12°÷36°} °С; $|\Psi_{PD}|$ - абсолютная величина предрассветного водного потенциала листа, {0,2÷1,6} МПа. Оптимум продуцирования побега характеризуется поступлением солнечной радиации 336 кал см⁻² день⁻¹ (14 МДж м⁻² день⁻¹); дневной температурой 28,5°С и предрассветным водным потенциалом листьев -0,45 МПа. Любые отклонения от этих параметров связаны с падением суточной фотосинтетической продуктивности.

Однако «точечный» оптимум обычно не выражен: как правило, вершина параболы срезана. В области плоского «плато» процесс безразличен к изменениям управляющего фактора и продуктивность остается примерно постоянной. Эту более или менее широкую область изменения фактора, соответствующую плато, можно назвать оптимальной для продуцирования зоной (рис.5.1). Продукционный процесс в этой зоне контролируется в основном внутренними факторами и почти не зависит от внешних. Суммарная годовая продукция будут определяться частотой и длительностью выхода процесса за границы оптимальной зоны, в зоны пониженной, нулевой или отрицательной продуктивности.

В зоне оптимума продукция растений (их годичный прирост) статистически устойчива, постоянна и безразлична к изменениям внешних климатических параметров. Подобно тому, как кубическая парабола, описывающая температуру-давление системы жидкость-газ, «срезана» в области фазового перехода, так и кривая (продуктивность - фактор, контролирующей ее) достигнув определенного уровня, долго (рис. 5.1) остается статистически постоянной.

Картину зависимости продуктивности древесных растений от «главного» лимитирующего фактора можно достаточно убедительно описать

в районах, в которых такой фактор явно выражен. Как, например, температура на севере Евразии или осадки на южных водно-лимитированных пределах распространения лесов (см. рисунки предыдущих глав). Ширина годовых колец (прирост) в этих районах возрастает с ростом величины лимитирующего фактора, но, достигнув предельного уровня, становится статистически постоянной.

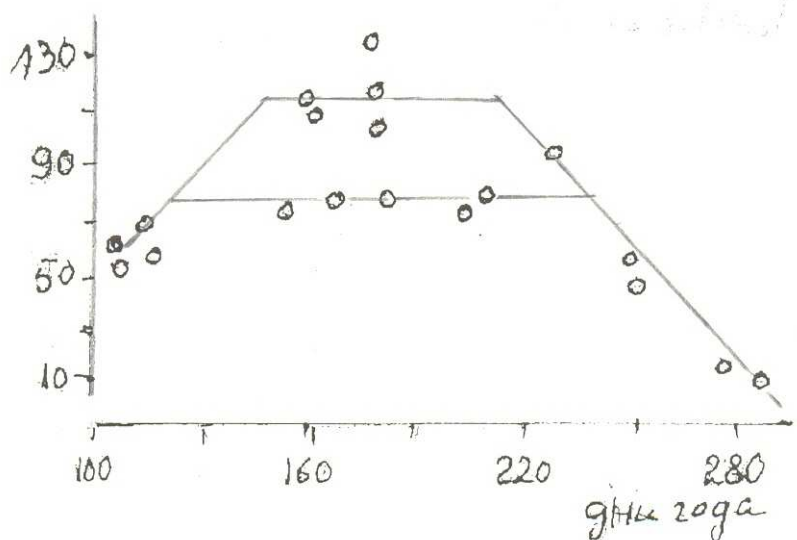


Рис. 5.1. Суточная продукция фотосинтеза сосны обыкновенной в течении вегетации примерно постоянна $75 \text{ ммоль м}^{-2} \text{ день}^{-1}$ со 120 по 240 сутки вегетационного периода. Лишь в середине лета ($\sim 150 \div 210$ -е сутки) отмечены случаи перехода хвои на более высокий уровень продуцирования ($\sim 115 \text{ ммоль м}^{-2} \text{ день}^{-1}$). Построено по данным [60, 61].

Когда мы рассматривали ширину годовых колец дуба черешчатого в лесостепных популяциях, как функцию ($T^\circ; P$), где T° - температура воздуха, $^\circ\text{C}$; а P количество осадков, выпавших за определенный отрезок времени, мм, - автолимитированный характер прироста был виден совершенно явственно (см. рис. 2.2). Достигнув максимума при коэффициенте увлажнения $PI \sim 50\%$ - радиальный прирост перестает увеличиваться. Только в начале области определения $PI(T^\circ; P)$ при $PI \leq 40\%$ радиальный прирост дуба линейно снижается с удалением от некоего оптимума ($T_0^\circ; P_0$), подозреваемого нами в центре «зоны безразличия». При

росте комплексного показателя PI за пределы экспериментальных данных $PI \geq 100\%$, можно ждать нового снижения прироста.

Некоторая неопределенность связана с тем, что мы рассматриваем, как правило, лишь немногие стороны продукционного процесса, обычно только одну из форм продуцируемой деревом фитомассы, да и ту в «усеченном» виде: ширина годовых колец, безусловно, не отражает весь продукционный процесс, всю продукцию фитомассы и даже полный прирост древесины. Гораздо точнее полную NPP продукцию описывает сумма «взвешенных» характеристик основных форм биомассы, продуцируемой деревом или фитоценозом. Веса слагаемым следует придать пропорциональными их энергетическому участию в суммарной продукции.

Деревья вкладывают наработанные пластические вещества то в одну, то в другую форму годового прироста биомассы. Огромная часть годового прироста (половина и более) расходуется растениями на дыхание. Именно дыхание и определяет «стоимость» разных форм фитомассы. Производство одних форм - связано с малыми энергетическими затратами, других - с большими. Так, можно предполагать, что производство продукции, относящейся к генеративной сфере, обходится гораздо «дороже» (примерно вдвое), чем вегетативной. Производство листовой массы затратнее, чем древесной, и т.д. С этой точки зрения суммы затрат, оценки которых приведены в таблице 5.1 по фазам 4-летнего цикла, требуют значительной корректировки.

Перераспределение продуктов фотосинтеза на разные формы биомассы происходит в режиме автоколебаний. Высокая величина прироста ранней древесины у дуба вызывает снижение величины позднего прироста [104]. Конкуренция генеративной и вегетативной сферы за про-

дукцию фотосинтеза у сосны приводит к возникновению незатухающих колебаний общей продуктивности [76].

У сосны обыкновенной наиболее распространен 4-летний цикл прироста, который хорошо выражен почти у 50 % деревьев в популяциях средней и южной тайги. У семеносящих деревьев сосны колебания прироста связаны в наибольшей мере с переменными затратами на генеративную продукцию. Так, у исследованного нами [76] 140-летнего дерева сосны из багульниково-сфагнового сосняка формированию высокого урожая соответствовала последовательность приростов: 4.8 мм → 2.7 мм → 1.2 мм → 2.7 мм.

Таблица 5.1. Продукция надземной фитомассы по фазам 4-летнего цикла у сосны обыкновенной в 140-летнем сосняке багульниково-сфагновом IV класса бонитета, % минимального прироста [76].

Показатель	Фаза 4-летнего цикла			
	I	II	III	IV
Дыхание кроны (хвоя и побеги трех лет)	112	109	100	106
Текущий прирост побегов кроны	105	100	120	124
Прирост ксилемы и запасов живицы	100	122	116	104
Закладка урожая и семеношение	100	130	117	110
	417	461	463	444

Примечание. Средние данные по 8 циклам. Отобраны деревья с выраженной 4-летней цикличностью продукционного процесса.

Чтобы исследовать процесс зарождения и поддержания автоколебаний, необходимо оперировать с индивидуальными данными, поскольку мы не знаем, в какой мере внешние условия синхронизируют автоколебания продуктивности у разных деревьев.

Создание (зарядка) и использование (разрядка) запасов-ёмкостей, таких как хвоя прежних лет или живица, накопленная в смоляных каналах последних приростов древесины, древесная паренхима, самосъедаемая непроводящая флоэма - обуславливают зависимость текущего прироста сосны от структур и условий лет предшествующих. Широко известен

факт преформирования линейного прироста побегов у сосновых [50, 107 и многие др.]. В бореальной зоне мы обнаруживаем к осени в почке сосны сформированными зачатки всех брахибластов (укороченных побегов, несущих хвоинки) и генеративных органов, а на вершине побега, который вылезет из почки в следующей вегетации, уже заложена следующая почка. Типичная величина запаздывания эффектов, связанная с использованием прежних запасующих структур и их воздействием на текущий процесс, - 1-5 лет. Запасующие структуры - конденсаторы обеспечивают автоколебания с периодом $T = 2 \div 5$ лет (на 1 год больше времени жизни самих «конденсаторов»).

Благодаря тому, что урожайные годы случаются одновременно у множества особей из состава популяции, ритмика потерь ширины годичного кольца синхронизирована у больших групп деревьев. Индивидуальные изменения ширины годичного кольца у разных деревьев одного насаждения в основном положительно коррелируют (рис. 5.2).

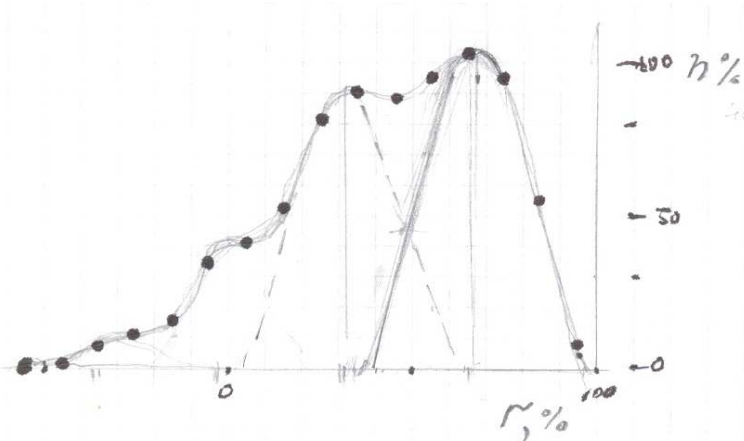


Рис. 5.2. Распределение (n) коэффициентов парной корреляции приростов последних 50 лет ($r, \%$) в сосняке VIII класса возраста.

Тютчевское лесничество Загорского лесхоза. Сплошная вырубка после низового пожара.

Наиболее представлена (42 %) группа деревьев, имеющих близкую ритмику прироста. У 37 % деревьев ритмика приростов согласована слабо. У 17 % приросты не согласованы вовсе, а 6 % сравниваемых пар обнаруживают противофазные колебания ширины годичных колец.

В популяциях сосны обыкновенной в южной тайге чаще всего прослеживается цикличность прироста и семеношения с периодом 3-4 года, у сосны сибирской – 3, а у дуба черешчатого - 4-5 лет. Непостоянство вклада продукции в генеративную сферу приводит к соответствующим колебаниям величины прироста древесной массы: в годы обильных урожаев прирост древесины у дерева может сократиться в 3-4 раза [50, 76 и др.]. Высокие урожаи плодов и семян определяются, по-видимому, в годы максимальной ширины годичных колец (см. рис. 2.1) [76].

Автоколебания легко устраняются из динамики ширины годичных колец при помощи низкочастотного «фильтра» (по существу, - скользящего сглаживания). Даже простое сглаживание с периодом 6 лет, без всякого подбора весовых коэффициентов к слагаемым, превосходно выравнивает ряды ширины годичных колец.

Предполагая, что использование внутренних запасов пластических веществ имеет период кратный 1 году, получим, что у дерева может быть набор осцилляторов с периодами 2, ..., 5 и, возможно, 6 лет. (Последний период соответствует $\sim 1/2$ солнечного цикла пятнообразования и, вероятно, является прямым его производным). Чтобы погасить все составляющие автоколебаний, имеющие периоды от $T = 2$ до $T = 4$ лет, достаточно рассмотреть сумму:

$$\begin{aligned} (\Delta_1 + \Delta_2 + \Delta_3 + \Delta_4) + (\Delta_2 + \Delta_3 + \Delta_4 + \Delta_5) + (\Delta_3 + \Delta_4 + \Delta_5 + \Delta_6) = \\ = \Delta_1 + 2 \cdot \Delta_2 + 3 \cdot \Delta_3 + 3 \cdot \Delta_4 + 2 \cdot \Delta_5 + \Delta_6 \end{aligned}$$

или среднее значение скользящей суммы прироста:

$$(\Delta_1 + 2 \cdot \Delta_2 + 3 \cdot \Delta_3 + 3 \cdot \Delta_4 + 2 \cdot \Delta_5 + \Delta_6) : 12 \dots\dots\dots (5.1).$$

При этом суммирование четырех последовательных приростов усредняет, сглаживает периодические составляющие $T = 2$ и 4 года; суммирование трех таких сумм, усредняет колебания с периодом 3 года. Не вполне

сглаженным останутся только короткопериодические колебания с периодами $T = 5$ и 6 лет.

Сумма (5.1) содержит четное число членов. Ее середина лежит между двумя вегетациями. Для удобства анализа отклонений конкретных приростов Δ_i от сглаживающей кривой мы будем ниже оперировать средними из двух последовательных значений среднего прироста, рассчитанного по уравнению (5.1):

$$(\Delta_1 + 3 \cdot \Delta_2 + 5 \cdot \Delta_3 + 6 \cdot \Delta_4 + 5 \cdot \Delta_5 + 3 \cdot \Delta_6 + \Delta_7) : 24;$$

и, переходя к маркировке приростов относительно срединного i года осредняемого интервала, получим:

$$\Delta_i = (\Delta_{i-3} + 3 \cdot \Delta_{i-2} + 5 \cdot \Delta_{i-1} + 6 \cdot \Delta_i + 5 \cdot \Delta_{i+1} + 3 \cdot \Delta_{i+2} + \Delta_{i+3}) : 24 \dots\dots\dots(5.2)$$

Теперь мы можем рассмотреть отклонения конкретных приростов Δ_i от усредняющей кривой: $\delta_i = (\Delta_i - \Delta_i) \dots\dots\dots(5.3)$.

В динамике прироста южно-таежных популяций сосны обыкновенной доминируют немногочисленные короткопериодические циклы: в основном - 4 и несколько реже - 3 года. Еще реже встречаются сосны с двухлетней составляющей в колебаниях ширины годичных колец и семеношения.

У дуба черешчатого в Среднерусской лесостепи чаще всего (~70% популяции) встречаются деревья с преобладанием 3-летней составляющей динамики радиального прироста. Реже – четырехлетней (20%) и двухлетней (10%).

Автокорреляции [20] отклонений радиального годичного прироста Δr стволовой древесины от скользящей средней указывают на преобладание у сосны обыкновенной особей с выраженным 4-летним циклом роста по Δr (в южной тайге и зоне смешанных лесов ~45-50% популяции). Устойчивость во времени периодической составляющей прироста сосны, связанную в основном с периодичностью затрат на генеративную

сферу, демонстрирует табл. 5.2. У отобранных в подмосковном разновозрастном насаждении 18 деревьев сосны обыкновенной, с преобладанием 4-летней цикличности в динамике ширины годичных колец и семеношения, мы видим типичную автокорреляционную функцию для ряда δ_i . Колебания величины $\rho(\tau)$ не обнаруживают затухания.

Отказ от нормированных (поделенных на скользящую среднюю оценку прироста) величин позволил избежать быстрого угасания автоколебаний при увеличении времени смещения сравниваемых периодов τ . Амплитуда колебаний автокорреляционной функции $\rho(\tau)$ сохраняется неизменной на протяжении 24 лет и далее. Кроме того, для устойчивости колебаний большое значение имеет привязка анализируемых интервалов к одному отрезку онтогенеза, на котором принципы распределения первичной *BPP*-продукции фотосинтеза сохраняются неизменными.

Таблица 5.2. Автокорреляции $\rho(\tau)$, %, отклонений радиального годовичного прироста $\delta_i = (\Delta_i - \bar{\Delta}_i)$ стволовой древесины от скользящей средней $\bar{\Delta}_i = (\Delta_{i-3} + 3\Delta_{i-2} + 5\Delta_{i-1} + 6\Delta_i + 5\Delta_{i+1} + 3\Delta_{i+2} + \Delta_{i+3}):24$, где Δ_i - скользящий средний прирост, а Δ_{i+k} - измеренные величины приростов, у деревьев (*Pinus sylvestris* L.) с выраженным 4-летним циклом роста (~46% популяции) в 140-летнем сосняке IV класса бонитета [76].

Величина $\rho(\tau)$	Сдвиг, τ , лет.												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Минимум	- 17	- 75	- 52	+17	- 36	- 57	- 24	+25	- 34	- 67	- 51	- 1	- 36
Средняя	- 3	- 53	- 13	+37	- 2	- 29	- 4	+35	+ 2	- 31	- 9	+39	+13
Максимум	+13	- 31	+16	+44	+21	- 1	+39	+79	+25	+ 4	+33	+70	+45

Однако, даже при использовании нормированных отклонений (отклонения прироста, поделенные на средний за 12 лет прирост) можно увидеть автоколебания в данных обобщенных по группам деревьев сосны, обнаруживших резонанс $\rho(\tau)$ при $\tau = T$ и через кратные T периоды (рис.5.3). Деревья сгруппированы нами по наличию первого максимума автокорреляционной функции при $T = 2, 3, 4, \dots$ года. На рис. 5.3 представлены усредненные графики затухающих автоколебаний ширины го-

дичных колец по группам деревьев с $T = 2, 3, 4 \dots$ года. Вероятно, именно этими периодами у сосны обыкновенной и ограничены «краткосрочные» автоколебания прироста. Деревья с $T = 5$ в популяциях сосны практически отсутствуют.

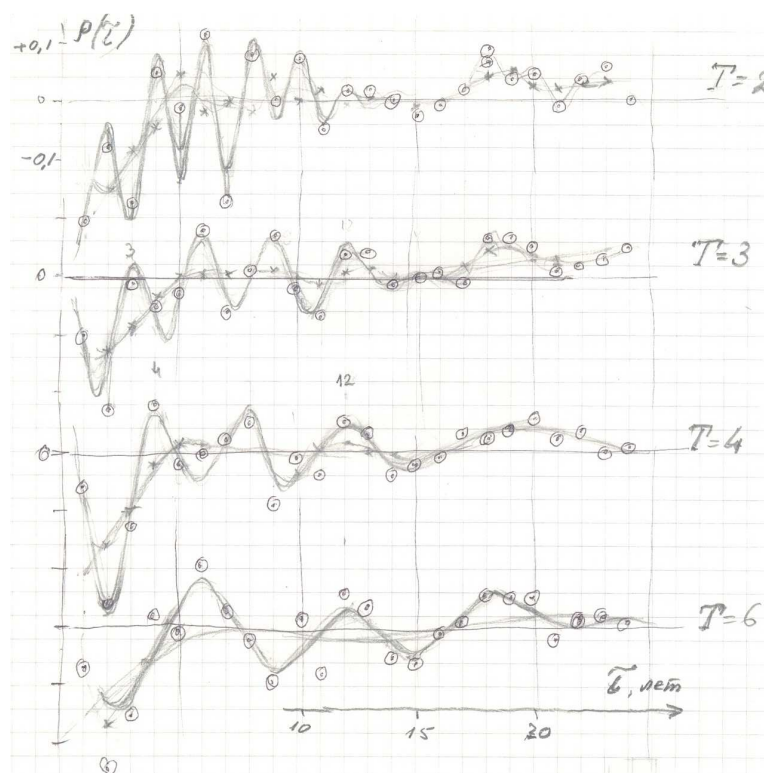


Рис. 5.3. Угасающие колебания автокорреляционной функции $\rho(\tau)$, %, нормированных приростов толщины ствола (выраженных в долях среднего за 12 лет) деревьев сосны обыкновенной на сплошной вырубке. Костромская область, Макарьевский район. Данные Ю.И. Неволлина.

О – исходные средние значения $\rho(\tau)$; X – сглаженные.

Для «длиннопериодических» ($T > 5$ лет) составляющих прироста видятся совсем иные причины и совершенно иная картина связей средних значений радиального прироста с представлениями об оптимуме для продуцирования. На основе простой синусоидальной зависимости, предполагающей обусловленность продукции величиной W , мы можем получить огромное разнообразие динамик продуктивности, допуская наличие разноуровневых оптимумов продуцирования и соответственно - их разновременных реализаций.

Глава 6. Черты индивидуальности и универсальности в поведении растений.

Исследуя «мелкие», высокочастотные колебания с периодами $T < 6$ лет, мы использовали только индивидуальные ряды, избегая на первых порах какого-либо осреднения измерений у множества деревьев. Более того, поскольку при анализе ширины годичных колец по приростам одного керна мы имеем дело, по существу, с динамикой продуцирования древесины элементарной площадкой камбия, площадью около 0.5 см^2 , то и в этом случае при сопоставлении разных радиусов, разных кернов в динамику прироста вмешивается эндогенная изменчивость. Ширина годичных колец изменяется не только на разной высоте ствола (см. рис. 2.4), но в разных секторах одного спила и одного годичного слоя (рис. 6.1). Нередко можно на глаз обнаружить в пределах одного годичного кольца древесины резкие изменения его толщины.

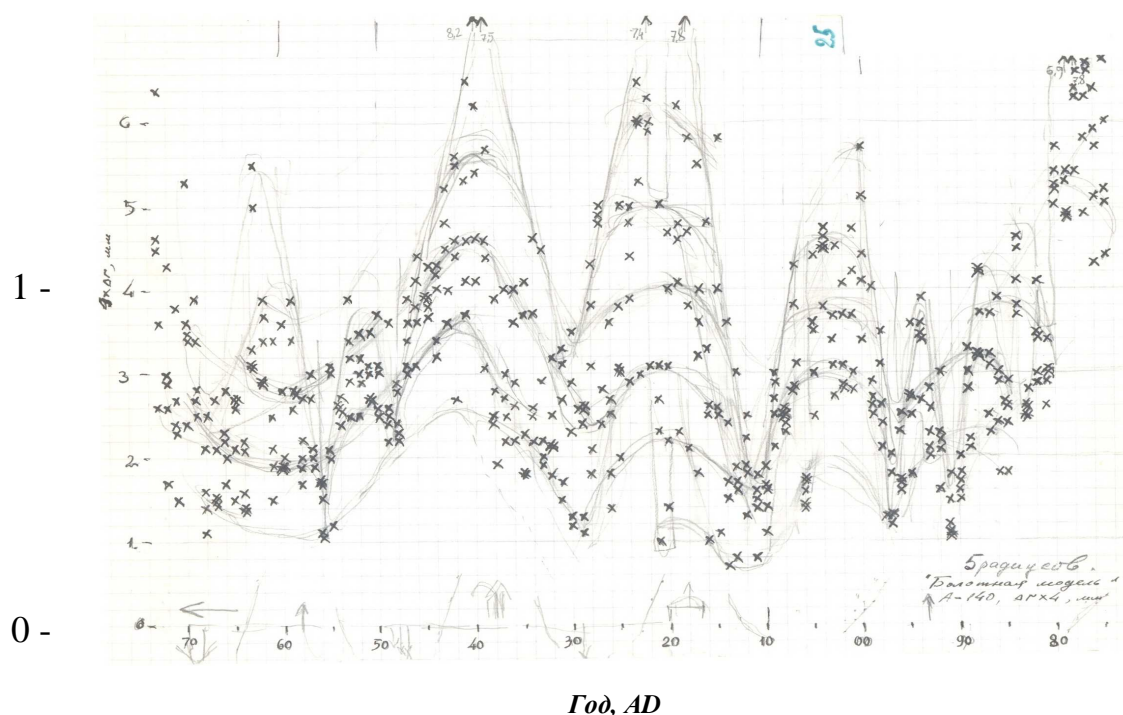


Рис. 6.1. Динамика ширины годичных колец у модельного дерева сосны обыкновенной, за 1879-1972 гг. приросты по 5-и радиусам. Загорский лесхоз. 4 деления по оси ординат – 1 мм.

Рис 6.1 представляет динамику годовых колец по 5 радиусам одного спила. Видно, что площадки камбиальной зоны ведут себя несколько по-разному. В условиях оптимальных для прироста существуют, по крайней мере 6 вариантов скорости радиального роста (см. на рис. 6.1 окрестность 1920-го года). В песимальных для образования прироста условиях реализуется лишь 1-2 варианта из возможного набора ответов (см. на рис. 6.1 приросты периода 1911-1914 гг.).

Сходную изменчивость динамики прироста мы наблюдаем в популяции *Picea obovata* Ldb. на серии поперечных кернов стволовой древесины за период 1960-1990 гг. (измерения А.Г. Ковалева). Так же, как разные радиусы в случае эндогенной изменчивости, керны древесины разных деревьев при максимальном среднем приросте реализует максимальное число вариантов ширины годовых колец из набора значений возможных в данных условиях и в данной популяции (выборке). При снижении допускаемой величины прироста число возможных вариантов сокращается до 1-2, например, в 1975 г. (рис. 6.2).

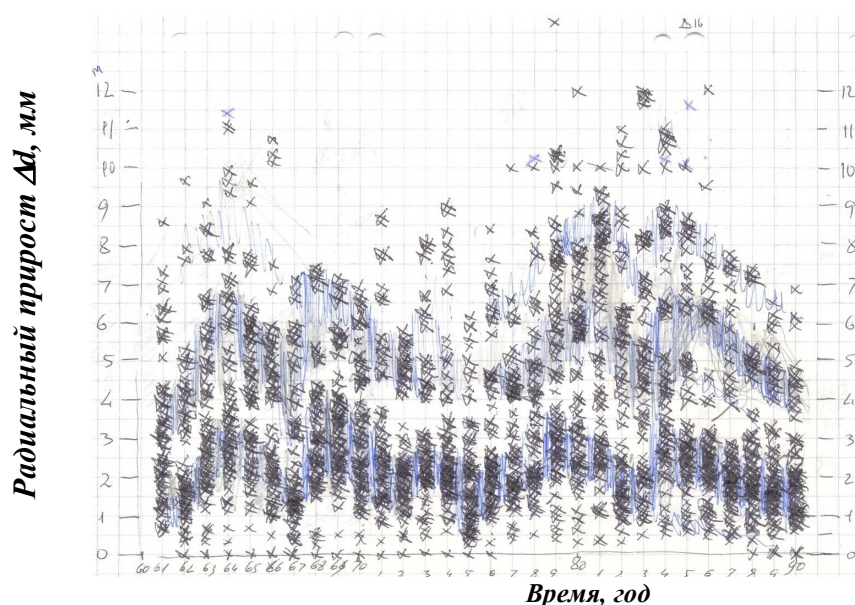


Рис. 6.2. Динамика прироста диаметра ствола *Picea obovata* Ldb. в Архангельской обл., бассейн р. Печоры, Плисецкое. 50 кернов. Измерения А.Г. Ковалева.

Переходы от одного уровня продуцирования к другому у разных особей происходят более или менее синхронно. Иногда практически все деревья древостоя почти одновременно меняют уровень продуцирования и начинают стабильно образовывать годичные кольца новой ширины (рис. 6.3). Пример такого поведения мы находим в сосняках Егорьевского района Московской области [69]. После 1951-1955 гг. ширина годичных колец всех 55 модельных деревьев испытывает спад от 1-3 (4) мм до 0.3-2 мм. Верхний предел величины радиального прироста снижается от 4 до 2 мм. Такое дружное падение прироста, вероятно, связано с реакцией одновозрастного послепожарного древостоя на снижение уровня грунтовых вод на фоне параллельных возрастных изменений.

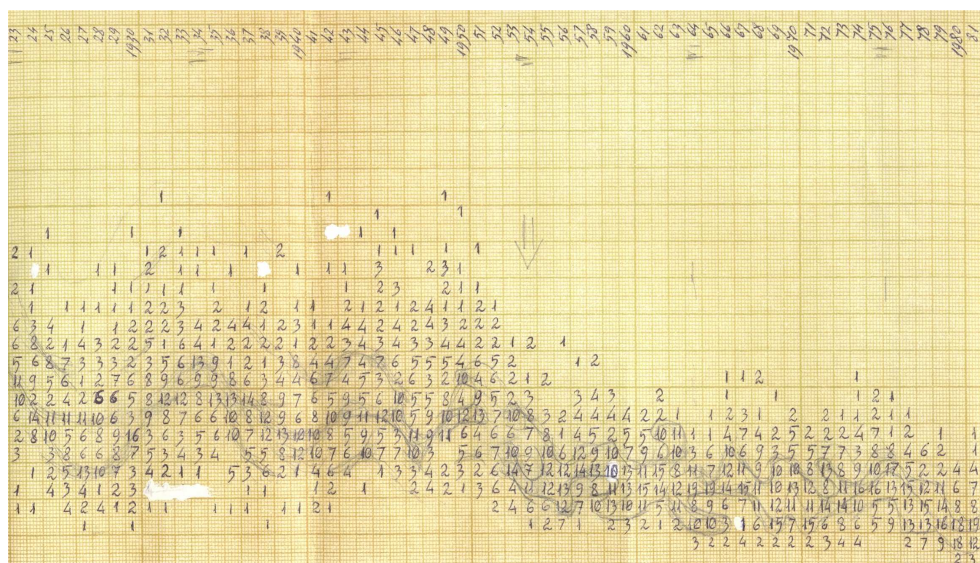


Рис. 6.3. Динамика ширины годичного кольца у 55 модельных деревьев сосны из Егорьевского района Московской области [69].

После 1951 г прирост толщины ствола сократился почти в 2 раза. Одновозрастный древостой VI класса возраста на песках.

Аналогичные правила ответа на комфортность (дискомфортность) для роста условий среды существуют при определении величины линейного прироста побегов (рис. 6.4). В комфортных условиях разворачивается максимально полный набор возможностей данной особи (данного

деревя). В пессимальных условиях реализуется, лишь небольшая часть допустимых значений прироста, обеспеченная условиями питания [75]. В высокобонитетных условиях возможности деревьев шире и определяются только генотипом индивидуумов [72, 73, 75, 102].

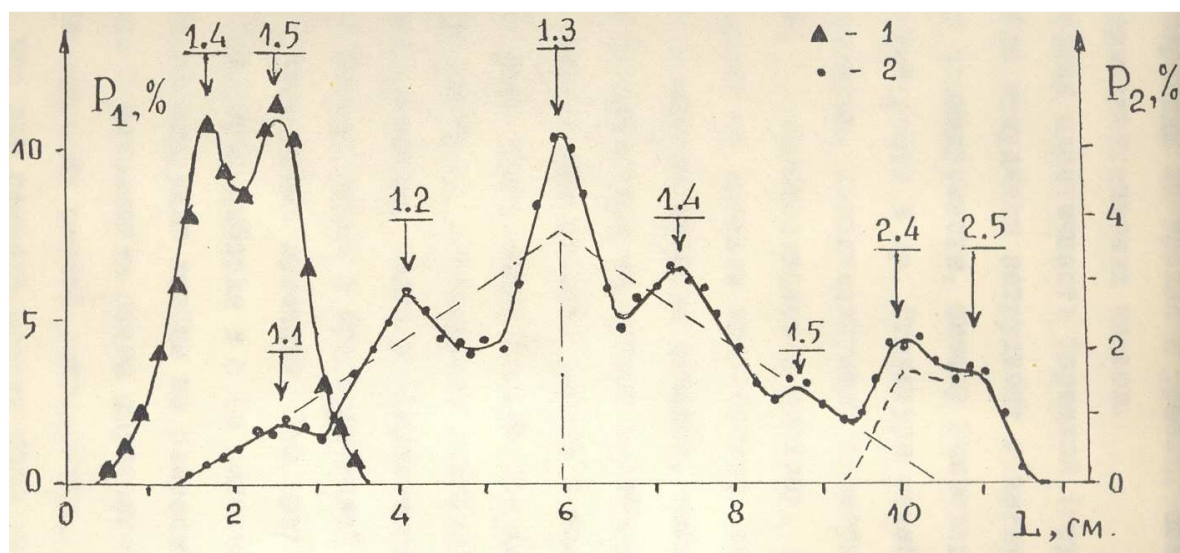


Рис. 6.4. Размерные группы побегов, образуемых деревом сосны в древесном классе V бонитета при разных метеорологических условиях.

В наименее благоприятные для прироста годы (периода 1920-1972 гг.) дерево (140 лет) образует 2 группы побегов (1.4 и 1.5). При благоприятности условий роста развиваются побеги 5-й группы из первой серии (1.1÷1.5). Кроме того, образуются побеги двух групп следующей серии: 2.4 и 2.5 [75].

Не смотря на зависимость радиального прироста (ширины годичного кольца) от множества факторов, его средние статистические показатели удивительно устойчивы. Распределение частот индексов ширины годичного кольца подчиняется закону треугольного распределения Симпсона [20] (рис. 6.5 А). Такое распределение удачно объясняется закономерностями внутренней изменчивости генома [75], но плохо согласуется с определением прироста «случайной» погодной изменчивостью. Мы интерпретируем рис. 6.5 А как ряд из трех перекрывающихся треугольных распределений, порождаемых эндогенной изменчивостью специализированных тандемно-сцепленных генов («генератор изменчивости») [75].

Распределения измеренных величин ширины годичного кольца за многолетний период также вполне закономерны (рис. 6.5 Б, В). Наблюдается, как правило, несколько серий треугольных Симпсоновских распределений. Каждая серия состоит из 5-7 групп. Области определения соседних групп перекрываются.

Чтобы авторов не заподозрили в шизофреническом пристрастии к треугольным конструкциям, сошлемся на аналогичный пример появления треугольного распределения, приведенный в книге Е.А. Ваганова и А.В. Шашкина [18, см. рис. 1.2].

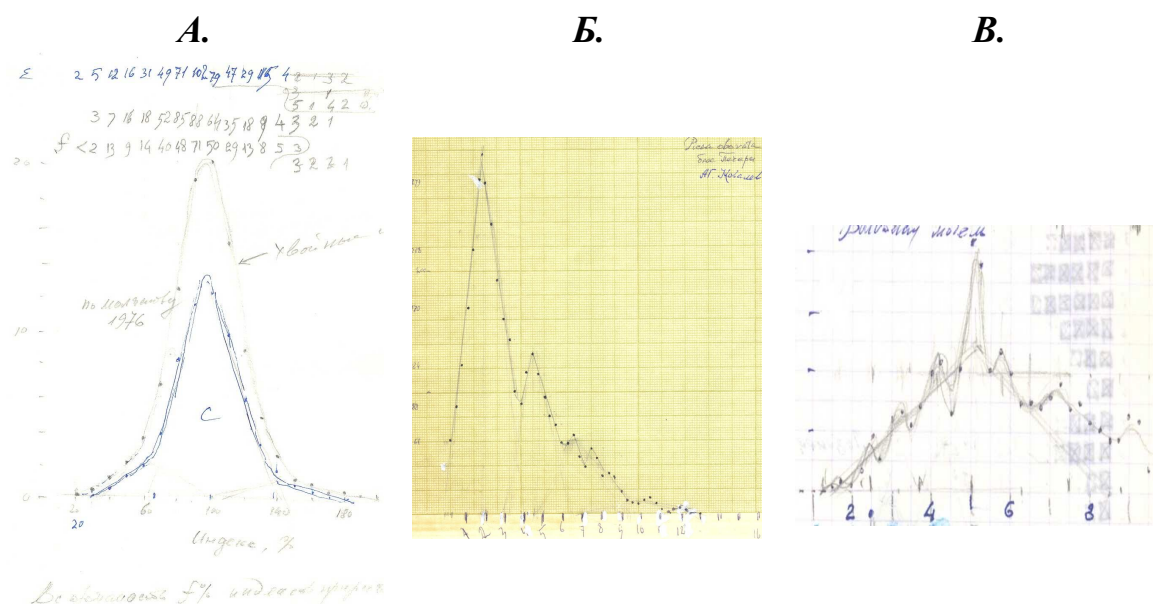


Рис. 6.5. Распределения ширины годичных колец по величине в рядах многолетних наблюдений подчиняются строгим закономерностям.

А. Композиция трех Симпсоновских распределений индексов при роста сосны обыкновенной (1) и всех хвойных пород России (2) [59].

Б. Распределение приростов ели *Picea obovat* Ldb. в Архангельской области в районе Плисецкого (по данным А.Г. Ковалева).

В. Распределение приростов 140-летней сосны из сосняка багульниково-сфагнового, Московская область .

Для выделения короткопериодических составляющих прироста, связанных с автоколебательными процессами, мы использовали скользящее усреднение (“низкочастотный фильтр” [107]):

$$\Delta_i = (\Delta_{i-3} + 3\Delta_{i-2} + 5\Delta_{i-1} + 6\Delta_i + 5\Delta_{i+1} + 3\Delta_{i+2} + \Delta_{i+3}) : 24 \dots (5.2),$$

где Δ_i - скользящий средний прирост; $\Delta_{i-3} \div \Delta_{i+3}$ - измеренные величины приростов [76]. Ряды отклонений приростов от скользящей средней ($\Delta_i - \Delta_i$) ... (5.3) исследовали затем на автокорреляцию $\rho(\tau)$. Коэффициенты автокорреляции $\rho(\tau)$ рассчитывали между величинами приростов удаленных друг от друга на τ лет. При совпадении τ с периодом собственных колебаний продуктивности дерева отмечается резонансный максимум $\rho(\tau)$ [20].

Исследование $\rho(\tau)$ продуктивности сосны обыкновенной в подзоне южной тайги обнаруживает преобладание деревьев с 4-летним циклом колебаний прироста (46%), реже встречаются сосны с 3-летним циклом (32%), еще реже (14%) с 2-х летним. Еще около 8% деревьев имеют периодичность прироста в 6 лет (табл. 6.1).

В географических культурах индивидуальная изменчивость внутри климатипов по всем показателям динамики и структуры годичных колец древесины значительно превосходит географическую [80, 82, 83].

Таблица 6.1. Распределение особей ($P(\tau)$, %) сосны обыкновенной по преобладающему периоду автоколебаний τ .

Сосняки V-III класса возраста, (Архангельская области, бассейн р. Северная Двина ; Костромская область, Макарьевский район; Московская область, Егорьевский и Загорский районы) по данным авторов, Ю.И. Неволина и Е.Ю. Потаповой [69, 76, 101].

Область РФ	τ , лет				
	2	3	4	5	6
Архангельская	0	5	40	0	55
Костромская	3	20	41	0	36
Московская	14	32	46	0	8

Видовые особенности использования запасов предыдущих лет и вытекающие из них особенности динамики прироста, можно проиллюстрировать сравнением динамики ширины годичных колец дуба черешча-

того и сосны обыкновенной. У сосны прирост в значительной мере преформирован. Коррекция величины годичной продукции происходит у сосны обыкновенной в основном за счет недоразвития и гибели структур следующих лет. У дуба рост при благоприятности условий допускает как преждевременное использование запаса, заготовленного для прироста. Автокорреляционные функции у сосны обыкновенной и у дуба имеет разную форму. Синусоидальная форма $\rho(\tau)$ у сосны сменяется на пильчатую у дуба.

Ярко выраженной спецификой эколого-географических вариантов динамики продуцирования обладают популяции древесных видов по величине периода колебаний продуктивности. У сосны кедровой сибирской, например, в смешанных лесах доминируют особи с 3-летним циклом автоколебаний; тогда как у сосны обыкновенной с 4-летним. В северной тайге у сосны обыкновенной нарастает частота особей периодичностью продуцирования древесины близкой к шестилетней (рис.6.6).

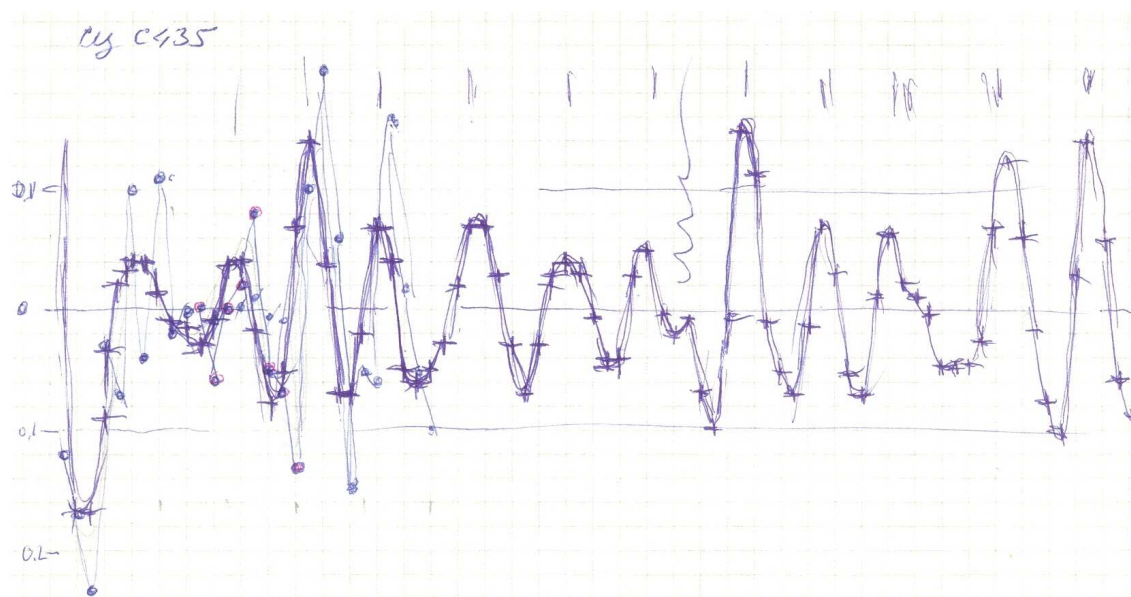


Рис. 6.6. Автокорреляционная функция $\rho(\tau)$ радиальных приростов ствольной древесины сосны в Архангельской области (модель С435, высота керна 1.3 м) [101].

Ряд сглажен, доминируют резонансы $\rho(\tau)$ при сдвигах на период близкий 6 годам.

Длиннопериодические колебания с периодом 6 и более лет мы можем рассматривать как производные от 24-летнего солнечного цикла, или, - без учета полярности солнечного магнитного поля, производное ~12-летнего солнечного цикла. При этом особь имеет две области W , соответствующие максимальной продуктивности («оптимуму»). В течении 23-летнего цикла интенсивность образования пятен повторяется в двух 12-летних полу-циклах, однако направление магнитного поля Солнца изменяется при этом на противоположное. Поэтому та ситуация, которая сложилась в данном 12-летнем цикле, не вполне идентична той, которая будет при тех же значениях W в следующем цикле. Соответственно и оптимумы продуктивности в «четных» и «нечетных» циклах не вполне совпадают (см. рис. 4.3).

Популяция состоит из особей, имеющих некоторое множество различных «оптимумов» W , соответствующих областям их максимальной продуктивности. Получить однозначное описание зависимости годового прироста от W можно только при условии идентичности «оптимумов» W_0 у особей, отобранных для описания этой зависимости. Чем разнообразнее будет набор W_0 в выборке, тем более размытыми окажутся общие зависимости годичной продукции от W .

Глава 7. Колебания продуктивности популяций, биоценозов.

В сложных многовидовых сообществах разные виды древесных растений испытывают взаимоподобные колебания продуктивности. В качестве примера рассмотрим колебания листовой массы у древесно-кустарниковых видов широколиственного леса (рис. 7.1). Этот показатель может характеризовать первичную *BPP*-продуктивность фитоценоза [81, 102]. При дистанционных аэрокосмических исследованиях его аналогом служит вегетационный индекс NDVI [6, 38 и др.]

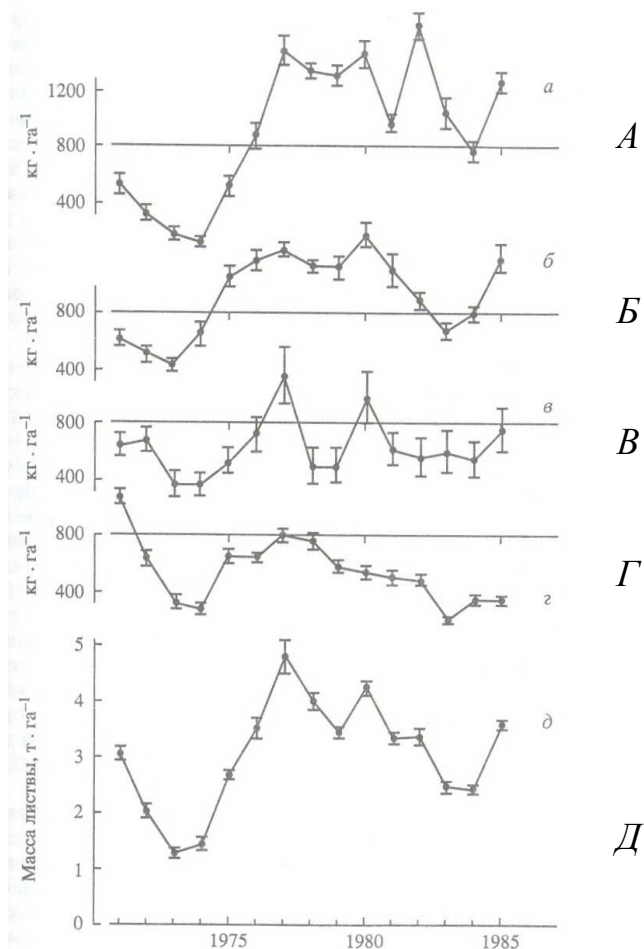


Рис. 7.1. Изменчивость листовой массы (кг га^{-1}) доминант широколиственного нагорного древостоя в Теллермановском лесном массиве в 1970-1985 гг. [102].

А – ясень; *Б* – клен остролистный; *В* – дуб черешчатый; *Г* – липа, клен полевой, ильм и лещина; *Д* – суммарная листовая масса древесно-кустарниковых пород.

Измерения листовой массы широколиственного древостоя в 1970-1985 гг. проходили на фоне депрессии прироста и усыхания деревьев поздно распускающейся формы дуба в нагорных дубравах. Однако в наблюдавшемся насаждении (17 квартал Теллермановского опытного лесничества ИЛАН) усыхания не было [102]. Не было в нем, в отличие от соседнего квартала, и заметного отчуждения листвы филлофагами. При этом древесные породы, и те которые испытали депрессию продуктивности, и те, которые получили в результате ослабления соседей преимущество в росте, продемонстрировали сходную динамику прироста.

К 1973 г. все древесные породы первого яруса древостоя (рис. 7.1 *А-В*) снизили листовую массу. Точно такое же снижение облиствения и потенциальной продуктивности мы отмечаем у древесно-кустарниковых пород подчиненного яруса (рис. 7.1 *Г*). В 1978-1979 гг. древесные породы доминанты первого яруса испытали еще одну, хотя и не столь значительную, депрессию (рис. 7.1 *А-В*). Отражение этих событий мы видим в плотности суммарной листовой массы древостоя (рис. 7.1 *Д*).

Варьирование ширины годичных колец на высоте 1.3 м у деревьев ясеня обыкновенного дает нам представление о размахе изменчивости прироста в однородной по возрасту, составу и условиям роста нагорной популяции ясеня (рис. 7.2). Средняя ширина годичного кольца с 1970 г. по 1985 г. изменяются в пределах от 1.6 до 5.0 мм. За те же годы листовая масса ясеневоего элемента первого яруса сложной дубравы колебалась от 0,2 до 1,7 т сухой массы на га. Поскольку ясень обыкновенный во время депрессии прироста и усыхания дубрав не подвергался повреждениям, мы остановимся на анализе его приростов несколько подробнее. Прирост древесной массы и ширина годичного кольца у ясеня достаточно тесно ($r = 0.5 \div 0.7$) коррелирует с величиной листовой массы

ясеневого элемента древостоя. У дуба черешчатого в максимальной мере загруженного консортивными связями [102], соответствующее значение коэффициента корреляции $r = 0.1 \div 0.3$. Таким образом, динамика прироста древесных пород преломляется их видовыми особенностями и их взаимодействиями с другими видами в составе биоценоза.

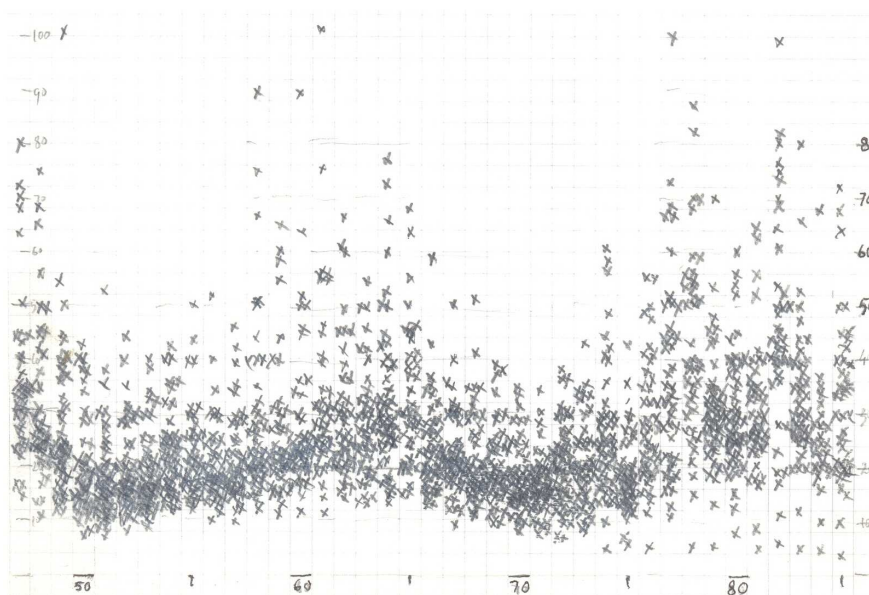


Рис. 7.2. Изменчивость индивидуальных приростов Δr , мм ясеня обыкновенного в Теллермановском лесном массиве в период массового усыхания дуба черешчатого.

Полоса водораздальных древостоев 3-7 кварталов. Керны стволовой древесины ~ 30 деревьев на высоте 1.3 м. По оси абсцисс годы, по оси ординат ширина годичных колец, 0.025 мм.

С некоторым запозданием колебания продуктивности растительных видов отражаются на производительности видов-деструкторов.

Среди разнообразных биологических видов, составляющих живой покров Планеты, динамика численности микроорганизмов, можно ожидать, наиболее непосредственно отразит изменения напряженности естественного мутационного фона. И, действительно, обращают на себя внимание периодические колебания численности микроорганизмов (рис. 7.3), связанные будто бы с внутренними периодами самоугнетения [95]. В то же время, они близко соответствуют 7-дневным циклам солнечного

магнитного поля, регистрируемым в околоземном пространстве. Вращение электромагнитного квадруполь [47, 87], в связи с собственным вращением Солнца с периодом $T \approx 28$ суток, вызывает на Земле изменения напряженности магнитного поля с периодом, равным $1/4 \cdot T \approx 7$ суток. В многовидовых сообществах почвенных бактерий подъемы и падения численности (плотности) населения имеют период близкий к 1 неделе.

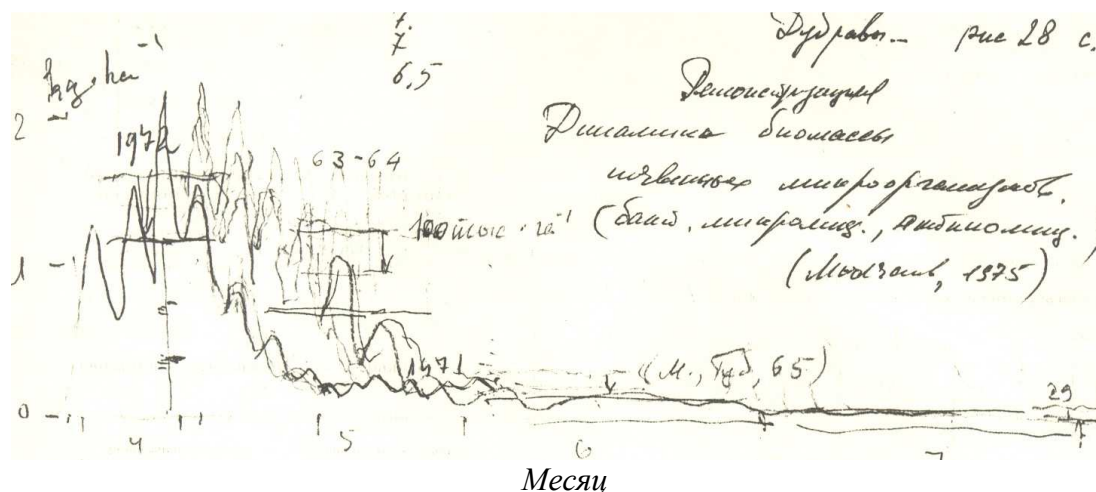


Рис. 7.3. Колебания плотности населения почвенных микроорганизмов (бактерии, микромицеты, актиномицеты; в биомассе преобладают бактерии), по наблюдениям в 1965, 1971 и 1972 гг. [58].

Колебания плотности населения почвенных микроорганизмов, их продуктивности и объема выполняемой ими работы по разложению органических остатков отражаются в изменениях температуры поверхностного слоя почвы. Температура почвы в комфортных условиях также колеблется с периодом близким к неделе [66]. Измерения температуры поверхностных горизонтов почвы 0-15 см, гуще всего населенных бактериями, водорослями и грибами, можно использовать как косвенный путь определения совокупной плотности и продуктивности почвенных микроорганизмов. Температура этих горизонтов поднимается и падает с периодом $T \approx 7$ дней (рис. 7.4).

Ту же периодичность имеют лунный цикл и цикл приливов и отливов. Так же как воды океана вздымаются и опускаются по велению луны, внутренние воды, содержащиеся в живых клетках, как часть океана, вынесенная на сушу и хранящая пропорции океанических рассолов, меняют свою энергию, и вероятно мутационную активность с периодом близким 1 неделе.

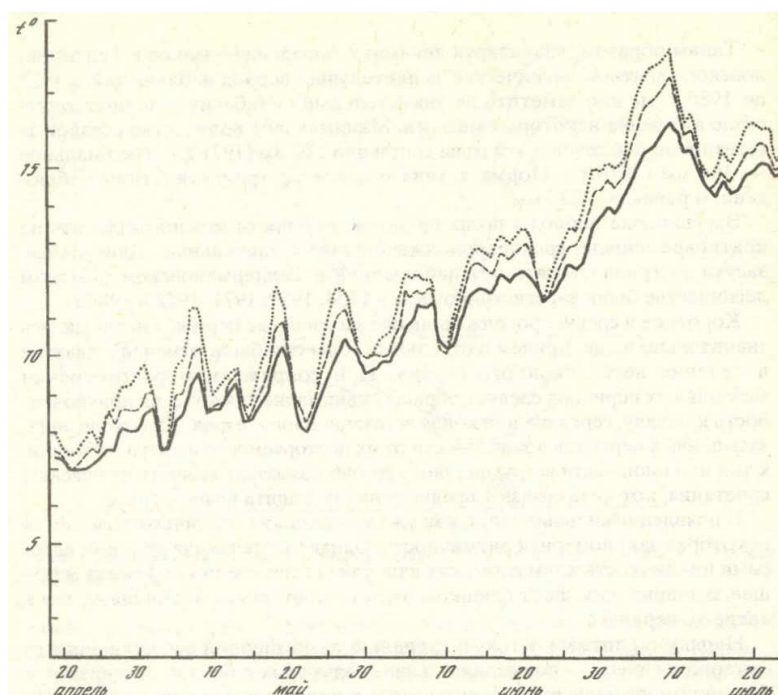


Рис. 7.4. Температура почвы на глубине 5, 10, 15 см в 1989 г. в снытево-осоковой лесостепной дубраве [66].

Представляется, что сине-зеленые водоросли и бактерии, как наиболее древние группы прокариотов, сохраняют наиболее прямые связи динамики своих популяций и протекающих в них генетических процессов с колебаниями естественного мутационного фона. В солнечном цикле $T \approx 11.3$ г. амплитуда колебаний плотности и средняя плотность популяций микроорганизмов многократно возрастают при уровнях солнечной активности, стимулирующих репарацию и скорость деления клеток, и сокращаются, когда частота мутаций превышает порог «репарируемо-

сти». Мы подозреваем, что тем же закономерностям подчиняется плотность и продуктивность океанического планктона [4, 11].

Многokратные колебания, охватывающие крупные регионы, испытывают урожаи сельскохозяйственных культур. Урожайный год прослеживается в посевах отдельных культур и групп культур одновременно в целых природно-климатических зонах [26, 30, 44 и др.]. В этом случае погодно-климатические и мутационно-репарационные стимулы продуктивности посевов должны быть тесно взаимосвязаны.

Пестрота реакций усугубляется сложной сортовой структурой возделываемых культур, где каждый сорт имеет свою область действия репарационного процесса и свою зону максимальной продуктивности. В естественных лесных популяциях на мутагенное загрязнение реагируют неоднозначно разные породы и формы растений (см. рис. 3.7).

Космические (галактические и солнечные) факторы накладываются на поверхностно-неоднородный радиационный фон. Неоднородность наземного радиационного фона создает дополнительную пестроту реакций продуктивности.

Несмотря на все эти «отягчающие» обстоятельства, во многих случаях отлично прослеживается зависимость урожая культурных растений от активности Солнца [31, 86, 87 и др.]. Неоднократно отмечалась связь колебаний продуктивности и плотности популяций с W в естественных популяциях травяных и древесных растений [24, 47, 51, 59, 68, 84, 92-94 и многие др.]. Отмечается она и нами.

Очень давно отголоски солнечной активности обнаружены в динамике плотности популяций животных («динамике численности») [52]. Использование классических моделей, связывающих колебания плотности популяций с трофическими взаимоотношениями популяций хищни-

ка и жертвы [4, 65] (рис. 7.4) не исключает, а скорее даже требует дополнения в виде синхронизирующего давления внешних факторов.

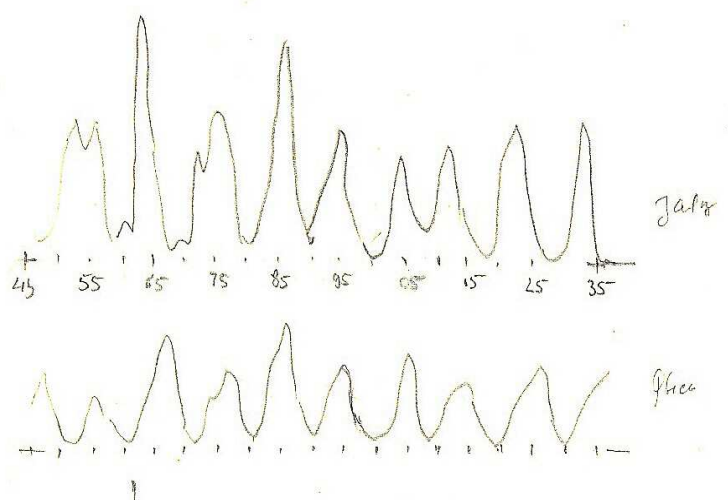


Рис. 7.4. Классическая модель динамики численности зайца и рыси, объясняет колебания плотности населения в системе хищник – жертва с периодом близким к 10 годам их трофическим взаимодействием [65].

«Вспышки численности» (размножения) вредителей сельскохозяйственных растений охватывают огромные территории, соответствующие площадям государств и географических регионов. При этом миграция насекомых во многих случаях для развития «вспышки» не имеет никакого значения. Одновременно и на больших площадях создаются условия, благоприятные для развития данного консумента или множества консументов растительного вида.

Это касается и вредителей леса. Инвазии таких филофагов как *Osceneria dispar* или *Dendrolimus pini* охватывают громадные площади, явно превышающие текущие возможности расселения этих видов [52, 67]. Достаточно удачны модели, описывающие зарождение «вспышек» размножения филофагов, их развитие и угасание, как функции солнечной активности W [28, 67].

Зависимость мутационного фона от W допускает многочисленные варианты реакций годичного прироста. В условиях климатического оптимума колебания интенсивности мутационно-репарационного процесса, индуцированные W , становятся основным источником нестационарной динамики прироста. Только выйдя за рамки оптимума, климатические условия начинают влиять на продуцирование, на прирост общей массы, в том числе и на прирост древесной массы, и на ширину годичных колец.

Хотя отдельные формы фитомассы и биологические виды в составе популяций и биоценозов имеют свою особую динамику прироста, однако в целом мы наблюдаем подобие и согласованность продуцирования у всех составляющих видов. Динамика прироста консументов отстает от продуцентов на время необходимое для передачи продукции и энергии в ней связанной от производителей к видам потребителей и «трансформаторам». В результате динамика суммарной продуктивности сложного многовидового сообщества на фоне изменений солнечной активности соответствует функциям W , приведенным нами ранее на рисунках 3.2 и 4.2, где первичные зависимости сильно сглажены.

Глава 8. Продукция растительного покрова и интенсивность разрушения биомассы в связи с W .

Абстрагируясь от внутренних, популяционных и биоценотических элементов динамики продуктивности, мы рассмотрим внешние воздействия, вызванные изменениями естественного мутационного фона. Его колебания во времени, по нашим представлениям, в первую очередь связаны с колебаниями солнечной активности W . Обзор работ, утверждающих солнечно-земные связи, необъятен, но нам кажется, что наши исследования помогут сделать еще один шаг в анализе этих связей.

Во-первых - необходимо отступить от буквализма в трактовке зависимости между числами Вольфа W и биологическими или метеорологическими эффектами. На биологические объекты действует не обилие пятен на солнце, не числа Вольфа W , а потоки космического излучения как солнечного, так и галактического происхождения, и порождаемые ими вторичные ливни высокоэнергичных частиц, пробивающиеся к поверхности Земли. Эти потоки не пропорциональны W , они представляют собой результат суммарного действия солнечного и галактического космического излучения (см. рисунки 4.1-4.3).

Во-вторых - реакция растений и животных не пропорциональна не только величине W , но и величине суммарного потока космических лучей. Продуктивность растительности связана с необходимостью починки (репарации) повреждений и нарастает только до определенного предела интенсивности космического излучения, до тех пор, пока возможна репарация повреждений генома. При превышении пороговой интенсивности мутагенного фактора (в нашем случае – космического излучения), виды один за другим останавливают репарацию и теряют продуктивность, индуцированную мутагенными процессами.

В-третьих, все зависимости опосредованы, размыты из-за индивидуальной и видовой изменчивости. И виды и особи имеют разные пороги мутационно-репарационной активности (см. рис 3.7). В результате, на популяционном и ценоотическом уровне мы получаем плавные, сглаженные кривые.

Каждая особь в популяции растительного вида имеет 2 уровня W_0 , при достижении которых продукция фитомассы существенно возрастает. Мы, не вдаваясь в детализацию, рассмотрим 12-летний цикл W . Если же рассматривать значения W с учетом магнитной полярности солнца (~24 года) - число «оптимальных» для продуцирования и репарационной активности уровней W увеличится вдвое. Значения W_0 на «+» и «-» ветвях солнечной активности будут различаться (см. рис. 4.3).

Еще большее число оптимальных для продуцирования уровней W может наблюдаться у гетерозигот при существовании вариантов «жизненной программы» и возможностей переключения от одного варианта к другому. Теоретически любая особь может иметь два или большее число уровней W_0 , оптимальных для продуцирования биомассы. Два уровня обязательны: один в зоне минимальных значений W (при максимальной галактической составляющей космического излучения), другой в зоне максимальных величин солнечной компоненты (выше средних W). Отметим, однако, что подъем продуктивности в зоне минимума W наблюдается далеко не всегда.

Для популяций всех древесных растений характерны серии уровней W_{oi} ($i \approx 1 \div 5$) оптимальных для обеспечения максимальной годовой продукции. События, связанные с достижением этих «оптимальных» значений W происходят на фоне внешних приближенно синусоидальных («квазипериодических») колебаний W .

Во всех популяциях присутствуют деревья по разному, - но «конванриантно» реагирующие на изменения солнечной активности. Ряды приростов у деревьев сосны из Подмосковного низкобонитетного сосняка имеют одну общую особенность: минимум между 1956 г. и 1957 г. Минимум радиального прироста лежит в промежутке между 1954 г. – годом минимальной солнечной активности и максимумом активности солнца в 1957-1958 гг.

После падения прироста в районе 1957 г., большинство деревьев переходят на новый более низкий уровень продуцирования – ширина годичных колец падает. На рис. 8.1 мы приводим пример такого скачкообразного снижения, когда модельное дерево № 29 (Тютчевское лесничество Загорского лесхоза) утратило энергию роста более чем наполовину. Эту, как бы внутреннюю, перестройку можно не рассматривать симметризовав ряд приростов: усреднив левую и правую половины графика (до и после 1957 г.).

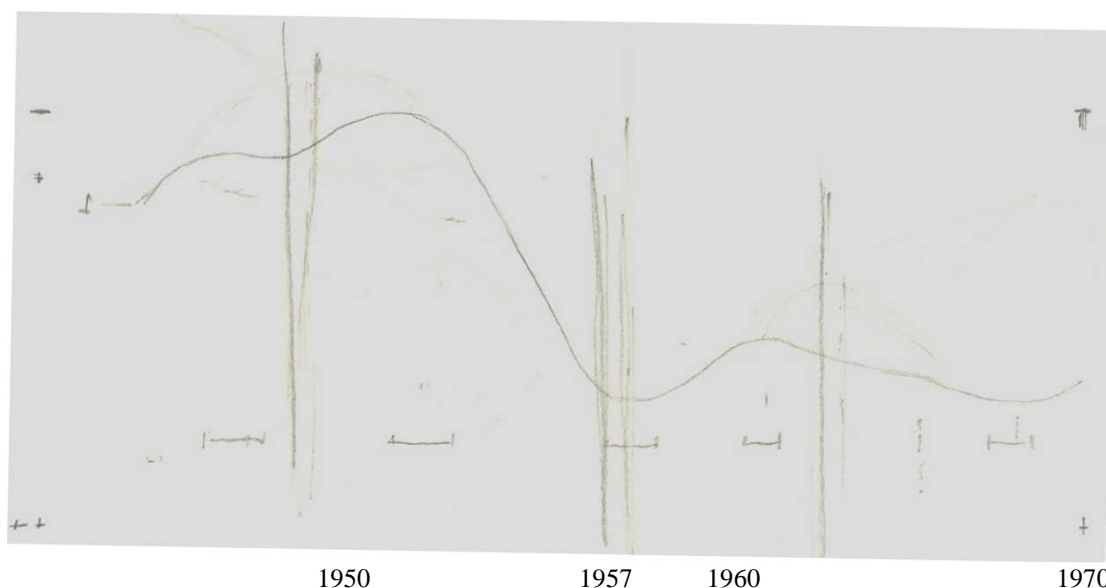


Табл. 8.1. Скачкообразное снижение ширины годичных колец у сосны обыкновенной после прохождения года минимального прироста (1957 г., Загорский лесхоз).

На рис. 8.2 приведена серия динамик длиннопериодических составляющих прироста стволовой древесины, полученных путем сглаживания рядов ширины годичных колец по уравнению (2.1). Симметризовав эти графики (рис. 8.2 А) усреднением данных, полученных до и после 1957года, мы образуем следующую серию сглаженных кривых (рис. 8.2 Б), напоминающих синусоиды с минимумом в 1957 г. Максимумы кривых на рис. 8.2 мы ставим в соответствие точкам пересечения в процессе изменения солнечной активности оптимальных уровней W_0 .

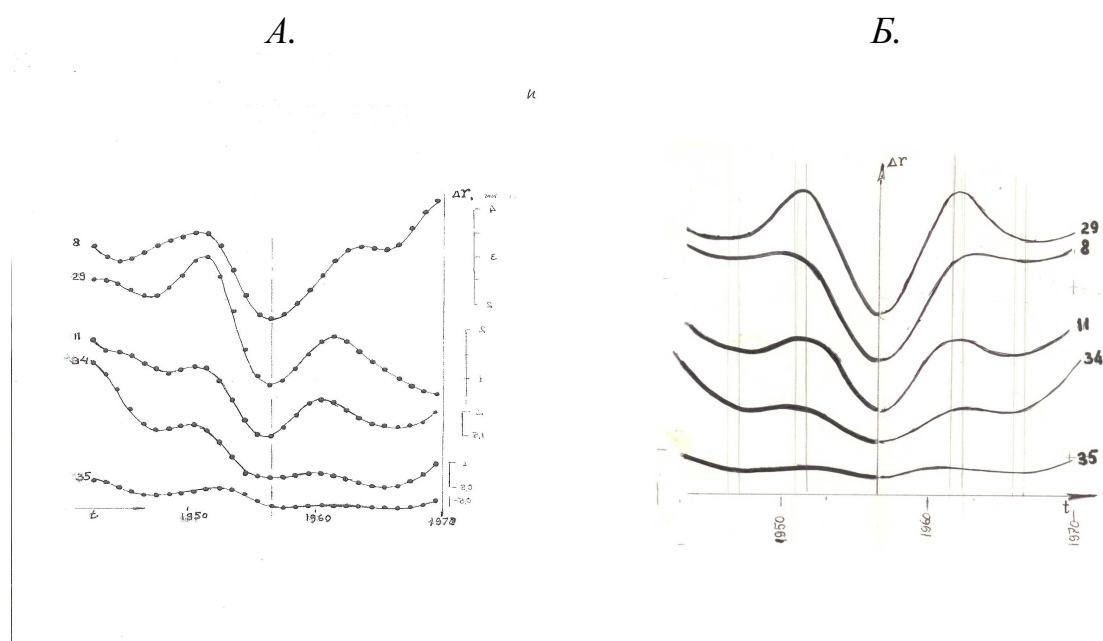


Рис. 8.2. Динамика прироста Δ по радиусу ствола модельных деревьев сосны обыкновенной.

А - ряды приростов Δ после «фильтрации» - устранения короткопериодических составляющих (см. главу 5) с помощью скользящего сглаживания (5.1).

Б - симметризованные ряды: $\{\Delta(1957-i) + \Delta(1957+i)\}:2$

Движение во времени по синусоидальной кривой W с пересечением серии «оптимумов» рождает подъемы продуктивности в момент, в год их прохождения и спады при удалении от них. На рис. 8.3 «оптимальные» уровни W_0 , встречающиеся в популяциях сосны обыкновенной, обозначены серией параллельных прямых 1÷5. Такой набор W_0 доста-

точен для представления основной внутривидовой изменчивости интенсивности продуцирования сосны в средней и южной тайге.

У дерева №6 с оптимумом W на втором уровне в зоне высоких значений W и на пятом уровне в зоне минимальных значений; подъемы продуктивности происходят три раза за один период изменения W (рис. 8.3 А1 и Б1). У дерева №31 подъемы связаны с пересечениями кривой солнечной активности W (рис. 8.3 А4 и пунктир на Б2, Б3) первого и пятого уровней W_0 (рис. 8.3 А2 и Б3). У дерева №14 производительность поднимается на четвертом уровне W (рис. 8.3 А3).

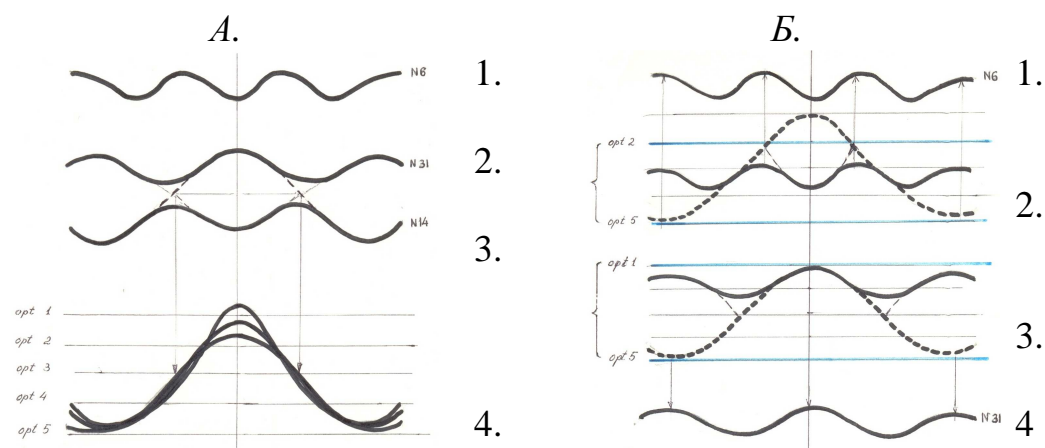


Рис. 8.3. Особь может иметь два оптимума из пяти, встречающихся в наборе популяционных возможностей (*opt 1-5*).

А - синусоидальный ход солнечной активности W (4, в разных циклах варьирует) порождает серию всплесков годовой NPP у модельных деревьев (1-3) №№ 8, 14, 31.

Б - изменения W (пунктир) порождают подъемы и спады продуктивности. У дерева №8 (1 и 2) подъемы NPP происходят в окрестностях выделенных цветом W_0 . У дерева №14 (3) подъемы NPP происходят в окрестности выделенных цветом W_0 .

Этим же правилам должна подчиняться и интенсивность деструкции фитомассы.

Отметим, что зависимости производства и деструкции органического вещества, по-видимому, не имеют временного лага, по крайней мере, в функционирующих меристемах. Воздействия космического излу-

ния на меристемы растений и животных изменяет активность делящихся клеток с задержкой не более чем на сутки [39]. Значительные задержки отложенной репарации мыслимы только в покоящихся тканях. В то же время, возможны эффекты «эхо» в режиме затухающих колебаний, связанные с поступлением в почву доступных растениям форм азота из листового и иного опада и разлагающегося древесного опада [12, 67 и др.].

Глава 9. Продуктивность растительности, испарение и восточный транспорт осадков

Изменения интенсивности продукционного процесса сами по себе не столь значимы для энергообмена земной поверхности (на фотосинтез в период вегетации растительный покров расходует 3-5% проходящего потока солнечной радиации). Однако они влекут за собой пропорциональные многократно усиленные изменения интенсивности транспирации растительного покрова. А транспирация забирает немного – немало, но ~50-75% проходящей к поверхности земли солнечной энергии [26, 28, 34, 57, 71, 112].

На границах природных зон, выделяемых при космическом наблюдении по перепадам вегетационного индекса NDVI (индекса «зелености»), отмечаются резкие изменения радиационного режима земной поверхности и в пространстве и во времени, связанные с изменениями сплошности и свойств растительного покрова [38, 67 и др.].

Колебания делительной активности почвенных микроорганизмов вызывают нагрев поверхностного слоя почвы, способный повлиять на погоду. Аналогичные колебания плотности населения океанического планктона определяют температуру поверхностных вод океана. За счет изменений прозрачности воды прогрев поверхностного слоя пропорционален плотности планктона [4, 11 и др.].

Погодные условия, созданные растительным покровом, и мутационно-репарационная активность видов совместно и одновременно воздействуют на продуктивность биоценозов. Усиливается и ассимиляция, и деструкция органических веществ, и транспирация растительного покрова [41, 42, 44, 74, 75].

Лесная растительность, начиная с зоны смешанных лесов до степей в зональных водораздельных экотопах вовлекает в оборот запасы почвенно-грунтовой влаги в слое 0-10(12) м. Корни растений извлекают воду из глубины. Минерализованная почва быстро испаряет воду из поверхностного слоя, в тяжелых почвах из ~30 см. Высохнув сверху до влажности, соответствующей разрыву капилляров, почва в дальнейшем почти перестает испарять [2, 46].

Транспирируя растительный покров вновь поднимает в воздух выпавшие осадки, которые в минеральной пустыне стекли бы большей частью в океан. Транспирация через решето открытых устьиц примерно равна испарению свободной водной поверхности. Интенсивность транспирации участка суши, покрытого растительностью, пропорциональна листовому индексу LAI . Чем больше площадь листвы, размещенной над единицей земной поверхности, LAI фитоценоза, тем интенсивнее фитоценоз поглощает солнечную радиацию и преобразует ее в энергию изменения фазового состояния воды. Лесные растительные сообщества, благодаря системе скелетных органов деревьев, их стволам и ветвям, приподнимают над землей листовую полог на десятки метров и обладают максимальными величинами LAI и максимальной способностью транспирировать влагу [102].

На фоне господства западных ветров, осадки, повторно поднятые растительным покровом, мигрируют в Восточной Европе преимущественно на восток. Летом в центральных областях европейской России осадков выпадает примерно вдвое больше, чем поступает с поверхности Атлантики [29]. Они намного дальше переносятся ветрами к востоку, чем зимой (рис.9.1).

С прекращением интенсивной транспирации растительного покрова в конце вегетации при подготовке к зимнему покою, можно связать наступление периода «бабьего лета» (устное сообщение Д.Е. Румянцева).

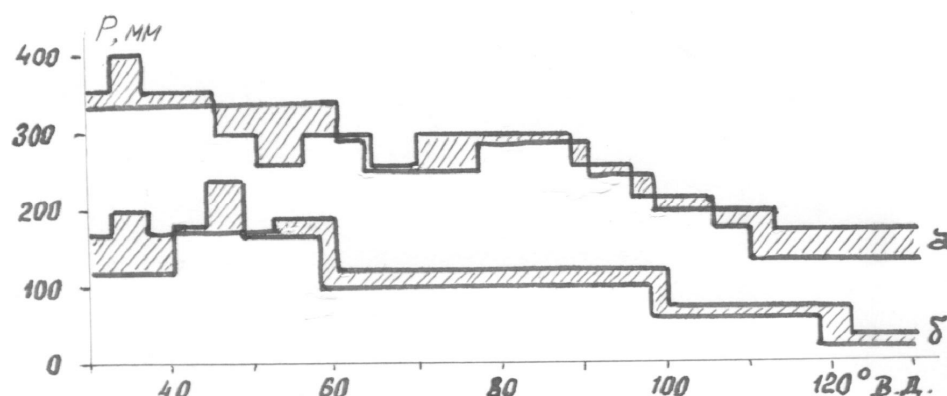


Рис. 9.1. Количество осадков (P , мм), выпадающих на широте 60-58° с.ш., при движении от Балтики к Восточной Сибири [77]:

а) в период вегетационной активности с 15 марта по 15 сентября; б) во время продукционного покоя растительности с 15 сентября по 15 марта.

Ведущую роль лесов европейской России в транспорте влаги на восток отмечали Г.Н. Высоцкий [23] и А.Д. Дубах [29]. А.Д. Дубах показал, что количество осадков, выпадающих на водосборах рек Русской равнины, примерно вдвое больше речного стока. Даже учитывая то, что скрытый грунтовый сток составляет, вероятно, не 5%, а 30-40% речного [106], роль растительности в обороте осадков огромна (табл. 9.1).

Таблица 9.1. Примерная структура водного баланса в центре Русской равнины (%) [77].

Период	Приход влаги	Осадки	Речной сток	Грунтовый сток*
Вегетация	40	80	24	16
Покой	60	65	34	26
Год	100	145	58	42

Примечание. Приведенные оценки характеризуют динамику поступления воды в сток. Сезонная динамика разгрузки грунтовых вод и поверхностного стока в моря и океаны отстает. *Максимальные оценки возможной величины почвенно-грунтового стока.

Комментируя данные табл. 9.1 отметим: если за период вегетационной активности растительного покрова средней полосы России с 15 марта по 15 сентября со стороны океана поступит 200 мм осадков, то растительный покров за это же время испарит еще 200 мм, соответственно с осадками выпадает 400 мм. Из них: 200 мм вошли в состав влаги, повторно испарённой растительным покровом и 200 мм уйдут в речной и грунтовый сток. Из 200 мм осадков, формирующих сток, грунтово-почвенный сток унесет 40% – то есть 80 мм. Остальные 120 мм вернутся в океан с поверхностным «речным» стоком. В результате – 200 мм осадков поступило и 200 мм стекло с поверхности Русской равнины. В процессе оборота влаги постоянно обновляются ее запасы в атмосфере и в почвенно-грунтовых водах, куда и идут повторно испаряемые (транспирируемые) осадки.

Высокая роль почвенно-грунтового стока (~40 % от величины речного стока) подтверждается не только наблюдениями на Атлантическом побережье США [106], но и у нас, на Окско-Донской низменности, где осадки, поступая провалью в подземные реки мелового карста, питают скрытый сток в Каспийское море. Благодаря этому отмечается сходство в колебаниях уровня грунтовых вод в Каменной степи, уровня Каспийского моря у г. Баку и уровня грунтовых вод у г. Меликессы [8, 9].

Поступление паров воды с поверхности Атлантического океана имеет совершенно иную динамику, чем осадки в центре континента. Испарение океана максимально в зимнее время, а во время вегетации минимально [46]. Это хорошо прослеживается в сезонной динамике осадков на западном побережье Атлантики. В центральных областях Среднерусской равнины динамика осадков контролируется двумя процессами: их поступлением со стороны океана и повторным испарением (рис. 9.2). В повторном испарении выпавших осадков львиную долю составляет их

транспирация растениями, а в транспирации растительного покрова по своей интенсивности ведущее значение имеет транспирация лесной растительности [22, 41, 42, 108 и многие др.]. В связи с этим изменения лесистости центральных регионов России, стран Балтии и Беларуси заслуживают самого пристального внимания с точки зрения влияния на климат Восточноевропейской (Русской) равнины.

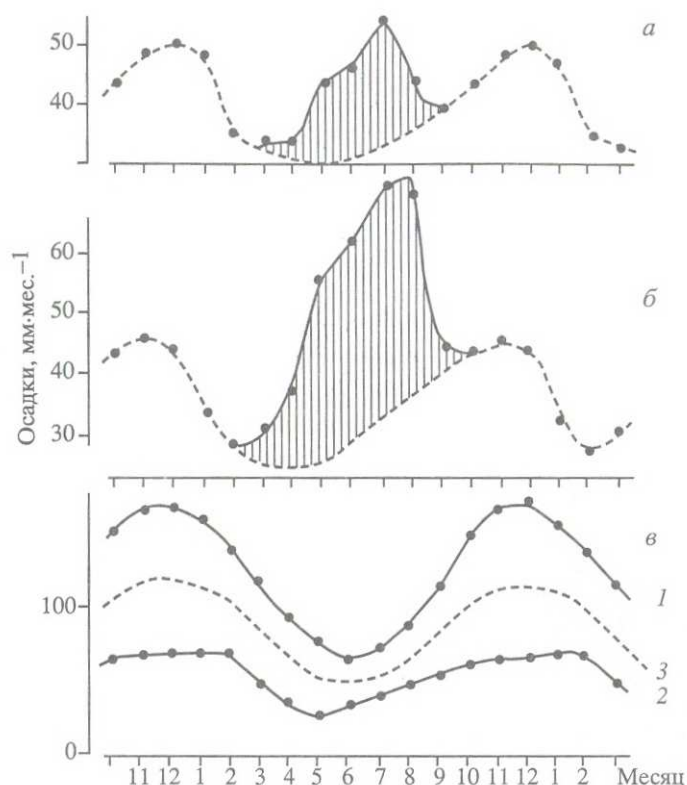


Рис.9.2. Динамика осадков в Центрально-черноземных областях европейской России (а, б) и на западном побережье Атлантики (в) [77, 102].

Летний эксцесс осадков в ЦЧО (заштрихованные области) обусловлен транспирацией растительного покрова. Окско-донская равнина: Воронежская обл., (а); Курская обл. (б). Пунктиром (а, б) показан предполагаемый ход поступления «первичных» осадков. Максимум поступления осадков в прибрежные районы Атлантического океана (в): Ферёвские о-ва (1) и побережье Норвегии (2) - приходится на «зимние» месяцы (октябрь-февраль).

Растительный покров контролирует не только количество осадков, но и температуру приземного воздуха на высоте 0-3 м, а в лесах - 0-20

(30) м (см рис. 1.1). Около 75% проходящей радиации растительный покров тратит на испарение (транспирацию) [71]. Соответственно нагрев приземного воздуха приостанавливается. В первой главе мы приводили данные о динамике прогрева воздуха в кроновом пространстве широколиственного леса (рис.1.1.). Достигнув 23 °С, температура внутри-кронового пространства перестает расти, несмотря на двукратное увеличение радиации поступившей и поглощенной листовым пологом.

На диаграмме, построенной Л.Л. Голубятниковым и Е.А. Денисенко [26, 102], видно, что суммы эффективных температур ($T^0 > 10^{\circ}\text{C}$ в период вегетации) отстают от величины, пропорциональной поглощению солнечной энергии R и определяющей нагрев приземного воздуха. Отставание соответствует уровню продуктивности растительного покрова (рис. 9.3) и связано с отбором поступающей энергии на транспирацию.

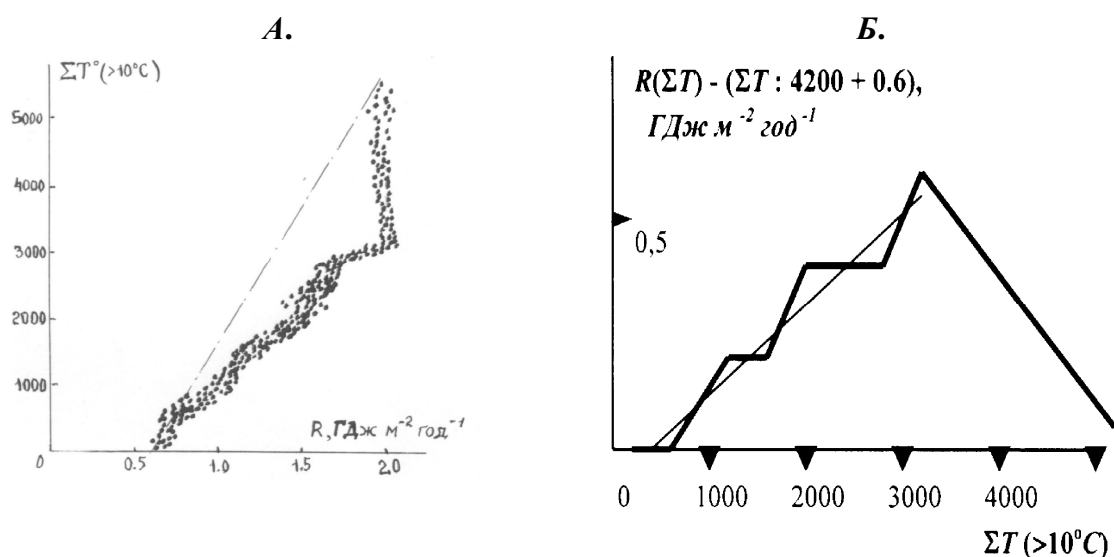


Рис.9.3. Зависимость суммы среднесуточных температур приземного воздуха ($\Sigma T^{\circ}(>10^{\circ}\text{C})$) от радиационного баланса (R , $\text{ГДж м}^{-2} \text{ год}^{-1}$) на территории Европейской России [26,102]. Суммы температур $\Sigma T^{\circ}(>10^{\circ}\text{C})$ примерно соответствуют растительным зонам ЕТР. В зоне развития растительного покрова нагрев приземного воздуха не пропорционален поглощенной энергии солнечной радиации. Разность $R(\Sigma T) - (\Sigma T : 4200 + 0.6)$ коррелирует с продуктивностью растительного покрова и характеризует затраты поглощенной солнечной энергии на транспирацию.

Растительный покров европейской России не только обуславливает средние и сезонные особенности климата, но, вместе с обитателями «фотического слоя» Атлантического океана [4], контролирует всю погодную динамику Русской равнины. Продуктивность растительного покрова и его транспирация варьируют по годам, по крайней мере, двукратно и достаточно синхронно на больших территориях [22, 41, 42, 44, 51 и др.]. Как неоднократно отмечалось [41, 42, 50 и многие др.] у СЗ растений продуцирование синоним испарения. Именно поэтому колебания продуктивности фитоценозов центральной полосы России (по широте от 55° до 65° с.ш.) определяют динамику погоды, потребляя ~75% падающей радиации [71] на фазовый переход («перевод») воды из жидкого в паробразное состояние.

Однако сами колебания продуктивности лишь отражают напряженность мутационно-репарационного процесса. Ведь задача биома не продуцирование для прокорма консументов, а выживание. Защита генома, генофонда - вот основная проблема, которую популяции и особи решают на фоне переменной интенсивности мутационного процесса. Только в последние десятилетия мы узнаем о разнообразии и невероятной сложности механизмов исправления (репарации) повреждений, получаемых геномом [35]. Вероятно, почти все известные нам витальные мутации - продукт ошибок репарации первичных повреждений. При небольших изменениях частоты мутаций, интенсивность репарации соответствует интенсивности делений и росту годичной продукции фитоценозов. Чтобы исправить повреждение генома, клеткам (ядрам) нужно делиться (см. Главу 3). При очень сильном давлении мутационного процесса, митотическая репарация становится мало эффективной и прекращается. Продуктивность особей и ценозов «драматически» падает (см. рис. 3.2).

Клетки, ткани, организмы переходят к минимальной интенсивности делений и метаболизма [21, 39, 102]. Разные виды, особи и группы особей имеют разные пороги перехода от режима репарации мутаций к «покою» (см. рис. 3.7). Соответственно, снижение продуктивности популяций, и тем более многовидовых фитоценозов, происходит не столь резко, как у отдельных особей.

Основной источник периодических изменений естественного мутационного фона, вероятно - колебания солнечной активности [77, 102]. Таким образом, выстраивается цепочка: солнечный цикл пятнообразования - колебания естественного мутационного фона - делительная и репарационная активность меристем - продуктивность фитоценозов - транспирация - погода.

Мы не можем достаточно полно проследить и количественно описать все звенья этой цепочки. Но, можно утверждать: генетика репарирования - продуцирования и погода; генетика популяций и погода - понятия взаимосвязанные. Интенсивность репарационного процесса в фитоценозах - кухня погоды в центральной полосе восточной Евразии.

Разрушение накопленных тысячелетиями запасов органических веществ – еще один аспект деятельности биогеоценозов. Идеальная картина равновесного состояния биогеоценозов, когда автотрофы создают ровно столько же органического вещества, сколько разрушается гетеротрофами, практически никогда не соблюдается. В текущем периоде и, вероятно, в течении всего голоцена, эмиссия С в атмосферу значительно превышает его фиксацию, в основном за счет разрушения углеродных пулов, накопленных в прежние эпохи [48, 64, 74, 77, 102]. В результате преобладает эмиссия С и *NEP* принимает отрицательные значения [40, 60, 61, 74, 103, 110].

Деструкторы, осуществляющие в основном разложение фитомассы синтезированной продуцентами, имеют особенную динамику функционирования. Максимум их работы на 1-2 года отстает от растительных сообществ, но это в случае «мягких» и быстро разрушаемых органических остатков. Распад устойчивых органических соединений может затягиваться на сотни тысяч лет, даже в агрессивной среде. Накопление подобных веществ до некоторой «критической массы» может вызывать резкое ускорение их распада. Вероятно, с таким углеродно-азотным «взрывом» мы столкнулись сегодня [40, 103].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

Нашу публикацию следует, вероятно, рассматривать как развернутую программу работ на многие последующие годы. Некоторые её темы раскрыты подробно, некоторые только намечены и нуждаются в дальнейшем изучении. Нам, однако, хотелось представить общую схему возможных исследований этого направления и показать, как может выглядеть все здание, если удастся его достроить.

Основная трудность – нехватка подробной погодичной информации о разнообразии форм и динамик продукции древесных растений, деревьев и древостоев. На данный момент мы располагаем отрывочными материалами, которые не позволяют уверенно анализировать данные по насаждениям разных древесных пород и природных зон [57, 59 и др.]. Массовый материал (хотя также недостаточный) накоплен только по динамике ширины годичных колец на высоте 1.3. м и годовой продукции листвы (хвои) [57, 59, 61, 81 и др.]. Генеративная сфера исследована явно неполно и часто вне взаимосвязи с динамикой вегетативной продукции [94 и др.]. До построения многочисленных надежных и комплексных моделей продуцирования фитоценозов еще достаточно далеко.

Данные о динамике годичного прироста деструкторов биомассы, созданной автотрофами - производителями *NPP*, практически отсутствуют. Динамики численности и биомассы филлофагов (в основном насекомых) недостаточно привязаны к динамикам продуцентов. А без таких комплексных описаний трудно моделировать *NEP* продукцию экосистем [61, 102 и др.]. Остается без ответа вопрос о причинах периодичности накопления и разрушения мортмассы в глобальных масштабах. Именно эти процессы лежат в основе изменений газового состава атмосферы Земли [40, 103, 105, 111], и если считать их причиной деятельность биосферы, то исследования накопления и деструкции мортмассы, а также производных органических веществ необходимы безотлагательно. Это потребует пересмотра временных масштабов исто-

рического анализа динамики перемен в водообмене континентов; накоплении и расходовании бактериальных ферментов в почвах; гумусообразовании; генезисе почв, торфов и т.д. [7, 27, 40, 44, 54, 96, 103, 105, 109-111 и др.].

Пусть нас простят исследователи вопросов взаимодействия с атмосферой продукционного процесса лесной и иной растительности за некоторое легкомыслие литературного обзора. Подробный, тщательный аналитический литературный обзор проблем, связанных с динамикой прироста потребовал бы увеличения объема публикации в несколько раз. Многие темы, имеющие прямое отношение к динамике прироста, разрабатывались в течении десятилетий и насчитывают многие десятки публикаций, но не смотря на это вообще не были отражены нами. Например, периодичность семеношения древесных пород, занимавшая российских лесоводов в 1950-1970-е гг. [76, 94 и др.]; или рост клеток и накопление массы клеточными стенками в ксилеме [5, 85, 89 и др.]; или экспериментальное изучение и эколого-физиологическое моделирование распределения и использования деревьями запасов «пластических веществ» [48, 90, 91 и др.].

Одна из причин такого игнорирования нами многих уже имеющихся данных – невозможность увязать их с динамикой общей продукции биомассы, по крайней мере, на данном этапе исследования.

Нам кажется, что наша книга, не отвечая до конца на все поставленные вопросы, дает в то же время почувствовать всю сложность поставленных задач и систематизировать возможные подходы к их решению.

Список литературы

1. *Абатуров А.В., Меланхолин П.Н.* Естественная динамика леса на постоянных пробных площадях в Подмосковье. Тула.: Гриф и К, 2004. 336 с.
2. *Абрамова М.М.* Опыты по изучению испарения влаги из почвы // Труды Ин-та леса. 1958. Т.38. С.126-139.
3. *Алексахин Р.М.* Проблемы радиоэкологии. Эволюция идей. Итоги. М.: Россельхозакадемия – ГНУ ВНИСХРАЭ, 2006. 880 с.
4. *Алексеев В.В., Рустамов Н.А., Нефедова Е.И.* Модель сезонной динамики биомассы планктонного сообщества в океане // Журнал общей биологии. 1998. Т.59, №5. С.498-511.
5. *Антонова Г.Ф.* Методические подходы к изучению влияния внешних факторов на образование ксилемы хвойных // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Материалы совещания. Тула: Гриф и К°, 2001. С.123-125.
6. *Антоновский М.Я., Бухштабер В.М., Векслер Л.С.* Применение многомерного статистического анализа для обнаружения структурных изменений во временных рядах данных экологических наблюдений // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т.15. С-Пб.: Гидрометеиздат, 1993. С.193-213.
7. *Бабкин А.В.* Водный баланс земного шара в позднем плейстоцене // Известия АН. Сер. географическая. 2003. №6. С.26-29.
8. *Басов Г.Ф.* Режим подземных вод Каменной степи // Труды межвузовского совещания по геологии и полезным ископаемым центрально-черноземных областей. Воронеж: ВГУ, 1957. С.369-375.
9. *Басов Г.Ф.* Итоги многолетнего изучения гидрологической роли лесных полос и режима грунтовых вод в Каменной степи // Лесное хозяйство. 1958. №2. С. 79-80.
10. *Берг Л.С.* Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Петербург: Госиздат, 1922. 306 с.
11. *Богоров В.Г.* // Зоол. Ж. 1939. Т.18. №5. С.735-747.
12. *Бузыкин А.И., Дашковская И.С., Пшеничникова Л.С., Суховольский В.Г.* Реакция сосновых древостоев на дополнительное азотное питание // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Материалы совещания. Тула: Гриф и К°, 2001. С.398-400.
13. *Вавилов С.И.* Глаз и солнце. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 97 с.
14. *Ваганов Е.А.* Механизмы и имитационная модель формирования структуры годичных колец у хвойных // Лесоведение. 1996. №1. С.3-15.

15. Ваганов Е.А., Кирдяков А.В., Силкини П.П. Значение раннелетней температуры и сроков схода снежного покрова для роста деревьев в субарктической зоне Сибири // Лесоведение. 1999. № 6. С. 3-13.
16. Ваганов Е.А., Высоцкая Л.Т., Шашкин А.В. Сезонный рост и структура годовичных колец лиственницы на северном пределе леса // Лесоведение. 1994. №5. С.3-15.
17. Ваганов Е.А., Наурзбаев М.М., Егерь И.В. Предельный возраст деревьев лиственницы в Сибири // Лесоведение. 1999. №6. С.65-75.
18. Ваганов Е.А., Шашкин А.В. Рост и структура годовичных колец хвойных. Новосибирск: Наука, 2000. 122 с.
19. Ведюшкин М.А., Колосов П.А., Минин А.А., Хлебопрос Р.Г. Климат и растительность суши: взгляд с позиций явления гистерезиса // Лесоведение. 1995. №1. С.3-13.
20. Вентцель Е.С. Теория вероятности. М: Наука, 1969. 576 с.
21. Вернов С., Марков М. Бурная жизнь вселенной // Правда. 1976. 3 февраля.
22. Воронин П.Ю. Фотосинтетический континентальный сток углерода: физиологический аспект. Автореф. Дисс. Д.б.н. : 03.00.12. М., ИФР им. К.А. Тимирязева, 50 с.
23. Высоцкий Г.Н. О гидрологическом и метеорологическом влиянии лесов. М.: Гослестехиздат, 1938. 67 с.
24. Выонг Ван Кунь. Особенности радиального прироста и дифференциации деревьев в сосновых насаждениях зеленой зоны г. Воронежа: Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук: 06.03.01 и 06.03.03. Воронеж: ВГЛТА, 1990. 21 с.
25. Галенко Э.П. Особенности энерго- и водообмена в сосняках Европейского Севера // Лесоведение. 2004. №5. С.36-44.
26. Голубятников Л.Л., Денисенко Е.А. Отклик первичной биологической продукции растительности европейской России на изменения климата // Известия АН. Сер. географическая. 2002. №6. С.42-50.
27. Гричук В.П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука, 1989. 183 с.
28. Демаков Ю.П. Диагностика устойчивости лесных экосистем (методологические и методические аспекты). Йошкар-Ола: МГТУ, 2000. 416 с.
29. Дубах А.Д. Лес как гидрологический фактор. М.: Гослесбумиздат, 1951. 160 с.
30. Дубинин Н.П., Глембоцкий Я.Л. Генетика популяций и селекция. М.: Наука, 1967. 592 с.
31. Дубов А. Современная гелиобиология // Наука и жизнь. 1970. № 9. С.97-103.

32. *Духарев В.А., Романовский М.Г., Рябоконь С.М.* Гетерозиготность и семенная продуктивность особей сосны обыкновенной // Лесоведение. 1987. № 2. С.87-90.
33. *Жирмунский А.В., Кузин В.И.* Критические уровни в развитии природных систем. Л.: Наука, 1990. 223 с.
34. *Заварзин Г.А.* Роль биоты в глобальных изменениях климата // Физиология растений. 2001. Т.48. С.306-313.
35. *Заварыкина Т.М.* Структурные изменения ДНК при действии низкоинтенсивной ионизирующей радиации в малых дозах: Автореф. дисс. канд. биол. наук: 03.00.01 – радиобиология: М., 2008. 26 с.
36. *Заичкина С.И., Аптикаева Г.Ф., Ахмадиева А.Х., Розанова О.М., Смирнова Е.Н., Ганасси Е.Э.* Индукция цитологических повреждений в клетках китайского хомячка при комбинированных воздействиях малых доз гамма-радиации и различных химических и физических агентов // Генетика. 1996. Т.32. №12. С.1721-1724.
37. *Зайнуллин В.Г.* Генетические эффекты хронического облучения в малых дозах ионизирующего излучения. СПб, Наука, 1998. 121 с.
38. *Золотокрылин А.Н., Титкова Т.Б.* Природная переходная зона на Прикаспийской низменности // Известия АН. Сер. географическая. 2004. №2. С.92-99.
39. *Иванов В.Б.* Клеточные основы роста растений. М.; Наука, 1974. 222 с.
40. *Израэль Ю.А., Егоров В.И., Парамонов С.Г.* Фоновое содержание диоксида углерода и метана в атмосфере северных районов северного полушария и тенденции его изменения // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. XXI. С.Пб.: Гидрометео издат, 2007. С.9-22.
41. *Кайбияйнен Л.К.* Экофизиология водного режима сосны и сосновых древостоев: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. М., 1990. 45 с.
42. *Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А.* Динамика водного обмена сосны // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Труды Всесоюзного совещания. Иркутск: СИФИБР СО АН СССР, 1983. С.110-124.
43. *Кальченко В.А., Спирин Д.А.* Генетические эффекты в популяциях сосны обыкновенной, произрастающих в условиях хронического облучения малыми дозами // Генетика. 1989. Т. 25. № 6. С. 1059-1064.
44. *Клименко В.В., Клименко А.В., Андрейченко Т.Н., Довгалюк В.В., Микушина О.В., Терешин А.Г., Федоров М.В.* Энергия природа и климат. М.: Изд. МЭИ, 1997. -215 с.

45. *Козубов Г.М., Таскаев А.И.* Радиоэкологические и радиобиологические исследования древесных растений. СПб.: Наука, 1994. 256 с.
46. *Константинов А.Р.* Испарение в природе. Л.: Гидрометеорологическое изд., 1968. 532 с.
47. *Корлисс Р.* Пятна на солнце и солнечные циклы (Перевод с английского) // Наука и жизнь. 1970. №9. С.107-112.
48. *Куль К., Куль О.* Динамическое моделирование роста деревьев. Таллинн: Валгус, 1989. 232 с.
49. *Курганова И.Н., Лопес де Греню В.О., Розанова Л.Н., Мяхшина Т.Н., Сапронов Д.В., Кудеяров В.Н.* Многолетний мониторинг эмиссии CO₂ из дерново-подзолистой почвы: анализ влияния гидротермических условий и землепользования // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. ИГКЭ. Т.21.. С.Пб: Гидрометеоздат, 2007. С.23-43.
50. *Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.-И.* Физиология древесных растений: пер. с нем. М.: Лесная пром-сть. 1974. 421 с.
51. *Ловелиус Н.В.* Дендроиндикация. С-Пб: Петровская ак. наук и искусств, 2000. 313 с.
52. *Лямцев Н.И., Исаев А.С., Зукерт Н.В.* Влияние климата и погоды на динамику численности непарного шелкопряда в европейской России // Лесоведение. 2000. №1. С.62-67.
53. *Мамаев В.В., Рубцов В.В., Уткина И.А.* Влияние дефолиация крон дуба на ростовую активность поглощающих корней // Лесоведение. 2001. № 5. С.43-49.
54. *Маркова А.К.* Реконструкция палеоландшафтов Лихвинского межледниковья по материалам фаун мелких млекопитающих Восточной Европы // Известия Российской академии наук. Сер. географическая. 2004. №2. С.39-51.
55. *Мирошниченко Л.И.* Солнечная активность и Земля. М.: Наука, 1981. 145 с.
56. *Мокроносков А.Т.* Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. М.: Наука, 1983. 64 с. (42 Тимирязевские чтения).
57. *Молчанов А.А.* Лес и климат. М.: Наука, 1961. 280 с.
58. *Молчанов А.А.* Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении / Под ред. Молчанова А.А. М.: Наука, 1975. 574 с.
59. *Молчанов А.А.* Дендроклиматические основы прогнозов погоды. М.: Наука, 1976. 168 с.
60. *Молчанов А.Г.* Зависимость интенсивности фотосинтеза дуба черешчатого от факторов окружающей среды // Лесоведение. 2002. №6. С. 13-22.

61. *Молчанов А.Г.* Баланс CO₂ газообмена в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. Тула: Гриф и К, 2007. 284 с.
62. *Меланхолин П.Н.* Влияние радиационных факторов на травяно-кустарничковый ярус сосновых и сосново-березовых лесов: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: 1996. 23 с.
63. *Мусаев Е.К.* Сезонный рост и строение годичных колец сосны обыкновенной в зоне Чернобыльской катастрофы // Лесоведение. 1996. №1. С.16-29.
64. *Наурзбаев М.М., Ваганов Е.А.* Изменчивость температуры воздуха на востоке Таймыра и на Путоране за последние 2000 лет по данным радиального прироста лиственницы // Лесоведение. 1999. №5. С.24-34.
65. *Одум Ю.П.* Экология. Т. 2. М.: Мир, 1986. (300 с.)
66. *Осипов В.В.* Климат // Структура и функционирование почвенного населения дубрав Среднерусской лесостепи. М.: Наука, 1995. С. 12-22.
67. *Павлов И.Н.* Техногенные и биотические механизмы деструкции коренных лесов юга Сибири и их восстановление: Автореферат дисс. док. биол. наук: 03.00.16 – экология. М.: 2007. 48 с.
68. *Пак Канада.* Экологические особенности плодоношения и роста сосны обыкновенной в пригородных лесах г. Воронежа: Автореферат диссертации к.с.-х.н. 03.00.16 - Экология. Воронеж: ВГЛТА, 1997. 16 с.
69. *Потапова Е.Ю.* Индивидуальная и групповая изменчивость сосны обыкновенной в связи с селекцией на урожайность семян: Автореферат дисс. к.с.-х.наук. М., 1993. 23 с.
70. *Прохоров Е.В., Романовский М.Г.* Шаговые перестройки фотосинтетической активности побегов ели // Генетика. 1990. Т.28. №1. С.65-71.
71. *Раунер Ю.Л.* О гидрометеорологической роли леса // Изв. АН СССР. Сер. географическая. 1965. №4. С. 40-53.
72. *Родин А.Р., Романовский М.Г., Андриевская Т.М.* Межсемейные различия скорости старения семян сосны обыкновенной // Лесное хоз-во. 1989. №2. С.36-40.
73. *Родин А.Р., Романовский М.Г., Андриевская Т.М.* Качество посадочного материала в зависимости от срока искусственного старения семян // Лесное хоз-во. 1991. №4. С.32-34.
74. *Романовская А.А., Карabanь Р.Т.* Баланс почвенного углерода в водораздельных землях России // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. ИГКЭ. Т.21. С.Пб: Гидрометеоиздат, 2007. С.58-74.

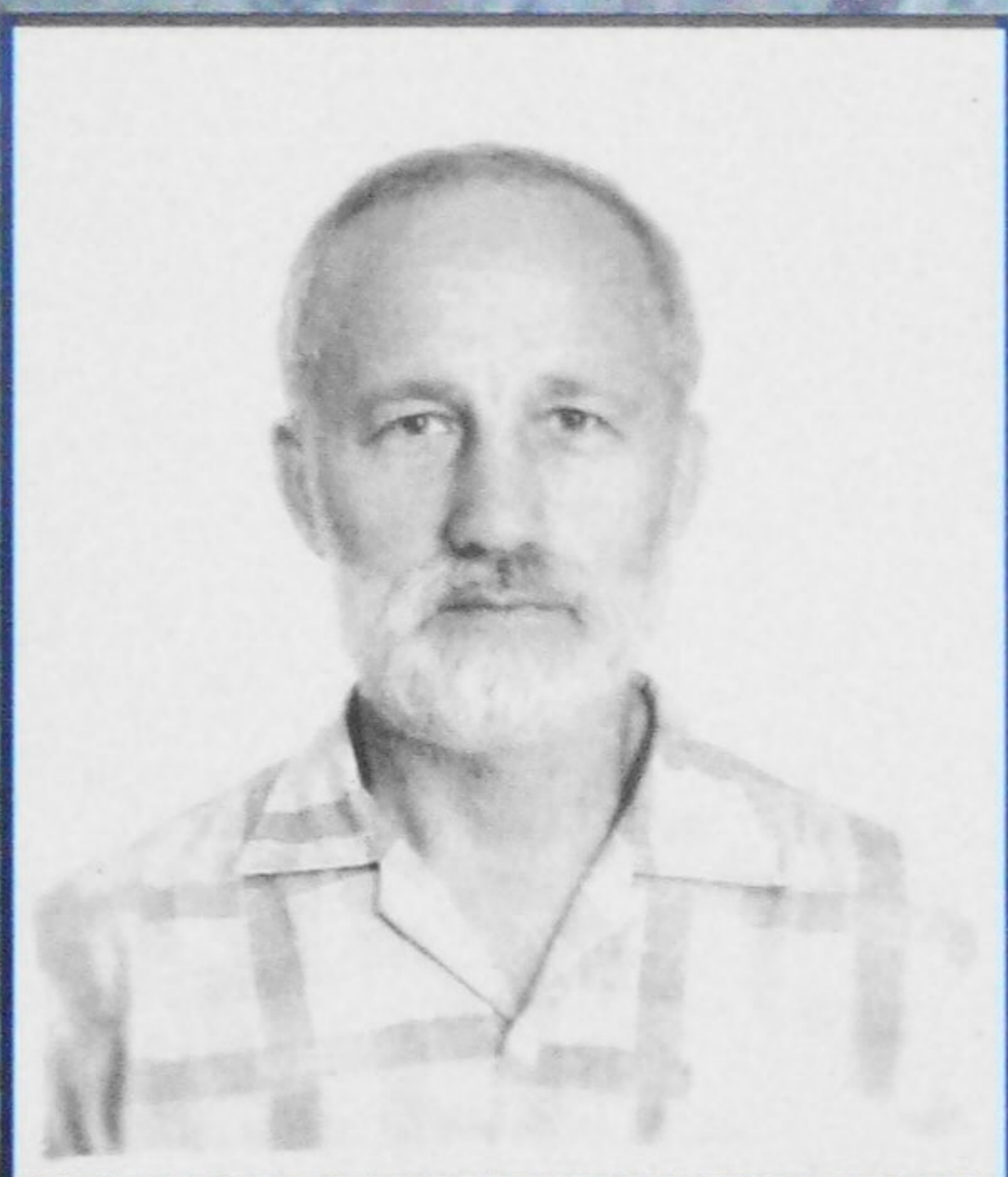
75. *Романовский М.Г.* Полиморфизм древесных растений по количественным признакам. М.: Наука, 1994. 96 с.
76. *Романовский М.Г.* Формирование урожая семян сосны обыкновенной в норме и при мутагенном загрязнении. М.: Наука, 1997. 112 с.
77. *Романовский М.Г.* Лес и климат центральной России // Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении. М.: Наука, 2006. С.252-256.
78. *Романовский М.Г., Молчанов А.Г.* Шаговые изменения интенсивности фотосинтеза листа дуба черешчатого // Лесной вестник. Вестник МГУЛ. 2002. №5. С.27-36.
79. *Рубцов В.В., Уткина И.А.* Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. Тула: Гриф и К, 2008. 302 с.
80. *Румянцев Д.Е., Николаев Д.К.* Изменчивость радиального прироста в связи с изменчивостью линейного и объемного прироста // Дендрохронологическая информация в лесоводственных исследованиях. М.: МГУЛ, 2007. С. 82-101.
81. *Рыжкова Г.А., Рыжков О.В.* Динамика листового опада в дубравах Центрально-Черноземного заповедника // Лесоведение. 2004. №5. С.20-27.
82. *Савва Ю.В., Милютин Л.И., Ваганов Е.А.* Изменчивость структуры годовых колец в географических культурах сосны в южной тайге // Лесоведение. 2001. №2. С.53-61.
83. *Савва Ю.В.* Рост и структура годовых колец сосны обыкновенной в географических культурах Средней Сибири в зависимости от климатических факторов: Автореф. дисс. к.б.н. 03.00.16 - экология. Красноярск, ИЛ СО РАН им. В.Н. Сукачева, 2001. 24 с.
84. *Сидоров Г.С.* Дендроклиматология насаждений дуба скального и дуба Гартвиса северо-западного Кавказа: Автореф. дисс. к.с.-х.н.: 03.00.16: Воронеж, ВГЛТА, 2004. 24 с.
85. *Силкин П.П., Кирдяков А.В.* Масса клеточных стенок трахеид ранней и поздней древесины в годовых кольцах лиственницы // Лесоведение. 1999. №6. С.54-58.
86. Солнечная активность и жизнь. Рига: Зинатне, 1967. 90 с.
87. Солнце и мы / Подборка редакции журнала // Наука и жизнь. 1970. №9. С.104-106.
88. *Спирин Д.А., Мишенков Н.Н., Карабань Р.Т., Алексахин Р.М., Пристер Б.С., Романов Г.Н.* Влияние острого гамма-облучения на ассимиляционный аппарат сосново-березового древостоя // Лесоведение. 1981. №4. С.75-82.
89. *Стасова В.В.* Особенности развития стенок трахеид при образовании древесины сосны обыкновенной. Автореф. дисс. к.б.н.:

- 03.00.16 - Экология +03.00.12 - Физиология растений. Красноярск: ИЛИД им. В.Н. Сукачева СО АН СССР, 1991. 26 с.
90. *Судаchkova Н.Е., Романова Л.И., Милютина И.Л., Кожевникова Н.Н., Семенова Г.П.* Влияние природных стрессов на уровень и распределение углеводов в тканях сосны обыкновенной в Сибири // *Лесоведение*, 1994, №6. С.3-9.
91. *Судаchkova Н.Е., Милютина И.Л., Семенова Г.П.* Резервы пластических веществ луба как ресурс роста и ксилогенеза хвойных в разных лесорастительных зонах Центральной Сибири // *Лесоводство Севера на рубеже столетий. II Мелеховские чтения* (под ред. В.Ф. Цветкова). Труды XI съезда русского географического общества. 2000. Т.8. С.111-113.
92. *Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.* Экология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 464 с.
93. *Фильрозе Е.М., Рябчинский А.Е., Глидушко Г.М., Конашев А.В.* Экология лесов Западной Башкирии. Свердловск: УрО АН СССР, 1990. 180 с.
94. *Хохрин А.В., Кирсанов В.А., Смолоногов Е.П.* Анализ плодоношения кедра на Урале в связи с генетической неоднородностью и солнечной активностью // *Труды ИЭРиЖ УрНЦ АН СССР* (Свердловск). 1977. В.105. С.102-115.
95. *Худяков Я.П.* Периодичность микробиологических процессов в почве и ее причины // *Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов*. Л.: Наука, 1972. С.20-37.
96. *Худяков О.И.* Влияние климата генетических горизонтов мерзлотных и холодных почв на эмиссию CO₂ и парниковый эффект // *Эмиссия и сток парниковых газов на территории северной Евразии. Тезисы докладов II Международной конференции*. Пущино: Мин. Пром. Науки и технологий РФ, 2003. С.121-123.
97. *Чижевский А.Л.* Гелиобиология. 1915.
98. *Чумаченко С.И.* Базовая модель динамики многовидового разновозрастного лесного ценоза // *Сб. научн. тр. МЛТИ. Вып. 248*. М.: МЛТИ, 1993. С.147-180.
99. *Шашкин А.В., Ваганов Е.А.* Динамика прироста площадей сечения стволов в разных районах Сибири в связи с глобальными изменениями температуры // *Лесоведение*. 2000. №3. С.3-11.
100. *Шемьи-заде А.Э.* Родон и солнечная активность // *Природа*. 1992. №7. С.31-35.
101. *Щекалев Р.В.* Изменчивость структурных и физических показателей древесины сосны обыкновенной в дельте р. Северная Двина // *Экологическая ботаника: наука, образование, прикладные*

- аспекты: Тез. докл. междунар. конф. Сыктывкар: СГУ, 2002. С. 128-129.
102. Экосистемы Теллермановского леса / Под ред. Осипова В.В. М.: Наука, 2004. 340 с.
 103. *Battle M., Bender M., Sowers T., Tans P.P., Butler J.H., Elkins J.W., Ellis J.T., Conway T., Zhang N., Lang P., Clarke A.D.* Atmospheric gas concentration over the past century measured in air from firn at the South Pole // *Nature*. 1996. No383. P.231-235.
 104. *Breda N., Granier A.* Intra- and interannual variations of transpiration, leaf area index and radial growth of sessile oak stand (*Quercus petraea*) // *Annales des Sciences Forestieres*. 1996. No53 (Spec. Iss.). P. 521-536.
 105. *Chang P., Ji L., Li H.* A decadal climate variation in the tropical Atlantic Ocean from thermodynamic air-sea interactions // *Nature*, 1997, v.385. P.516-518.
 106. *Church Th.M.* An underground route for the water cycle // *Monthly Nature*. 1996. No 4(40) // *Nature*. 1996. No380. P.579-580.
 107. *Fritts H.C.* The rings and climate. London, New York, San Francisco: Fcfademic Press, 1976. 567 p.
 108. *Garnier A., Breda N.* Modeling canopy conductance and stand transpiration of an oak forest from sap flow measurements // *Annales des Sciences Forestieres*. 1996. No53 (Spec. Iss.). P.537-546.
 109. *Hughen K.A., Overpeck J.T., Peterson L.C., Trumbore S.* Rapid climate changes in the tropical Atlantic region during the last deglaciation // *Monthly Nature*. 1996. V.4. No3(39) // *Nature*. 1996. No380. P. 51-54.
 110. *Keeling C.D., Chin J.F.S., Whorf T.P.* Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements // *Monthly Nature*. 1996. V.4. No7(43). P.80-83. // *Nature*. 1996. No382. P. 146-149.
 111. *Tsonis A.A.* Widespread increases in low-frequency variability of precipitation over the past century // *Nature*. 1996. No382. P.700-702.
 112. *Vygodskaya N., Panfyorov M., Milyukova I., Panfyorov O., Zuckert N.* Spectral composition of solar radiation in spruce crown // *Monitoring of energy-mass exchange between atmosphere and forests ecosystems*. Gottingen: Forschungszentrum Waldökosysteme, 2002. P.134-151.

СОДЕРЖАНИЕ.

Введение.		Стр. 3-4.
Глава 1.	Вступительная, утверждающая влияние растительного покрова на климат.	5-11.
Глава 2.	Эндогенные колебания <i>NPP</i> и ширины годичных колец.	12-21.
Глава 3.	Мутационно-репарационные процессы и продуктивность.	22-33.
Глава 4.	Космические лучи - основной источник колебаний естественного мутационного фона.	34-43.
Глава 5.	Погодно-климатические факторы продуктивности и автоколебания.	44-53.
Глава 6.	Черты индивидуальности и универсальности в поведении растений.	54-61.
Глава 7.	Колебания продуктивности популяций, биоценозов.	62-69.
Глава 8.	Продукция растительного покрова и объем разрушения биомассы в зависимости от <i>W</i>.	70-75.
Глава 9.	Продуктивность растительности, испарение и восточный транспорт осадков в средней полосе России.	76-84.
Заключение.		85-86.
Список литературы.		87-94



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. Автор моделей-описаний систем изменчивости количественных признаков растений и их трансформации в онтогенезе и ценогенезе. В последние годы занимается моделированием динамики прироста древесных растений. Автор более 100 научных публикаций



Щекалев Роман Викторович

Родился 24.06.1976 в поселке Яшкуль (Калмыцкая АССР). В 1998 году окончил Архангельский государственный технический университет. 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 индикации техногенного воздействия на лесные сообщества, а так же географической изменчивости структурных характеристик древесины и её объемных и технических свойств. Автор 75 научных публикаций.