

2. Витковский В.Л. Стадийное развитие почек древесных растений // Физиол. раст. 1963. Т. 10. № 2. С. 148–157.
3. Горышина Т.К. Регулирование ритма сезонного развития ранневесенних дубравных эфемероидов в экспериментальных условиях // Физиол. раст. 1965. Т. 12. № 3–4. С. 549–550.
4. Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высшая школа. 1979. 368 с.
5. Скрипчинский В.В., Скрипчинский Вл. В. Влияние пониженной температуры на рост и развитие весеннецветущих растений Северного Кавказа и вопрос об их происхождении // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 7. С. 949–958.
6. Скрипчинский В.В., Скрипчинский Вл. В., Шевченко Г.Г. Роль температуры в годичном цикле развития весенних геофитов Северного Кавказа // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 9. С. 1233–1245.
7. Яковлев А.Ю., Боровский Г.Б., Пензина Т.А., Петров А.Н., Войников В.К. Влияние отрицательных температур на рост мицелия и жизнеспособность плодовых тел некоторых высших ксилотрофных базидиомицетов // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34. № 6. С. 56–62.
8. Sagisaka S. A cold environment is prerequisite for formation of «plastid initials» in winter buds of poplar // Plant Physiol. 1992. №. 4. Vol. 99. P. 1657–1663.

### **INTENSIVITY PHOTOSYNTHESIS OF EARLY AND LATE LEAFAGE FORM OF OAK COMMON IN CONDITIONS UNSUFFICIENT MOISTENING**

*Molchanov A.G.*

Forest Science Institute RAS, Uspenskoe, Moscow obl. E-mail: root@ilan.ras.ru; a.georgievich@gmail.com

Abstract. The researches conducted in the Voronezh province in Tellerman Experimental Forest District RAS. The experimental sites were in 250-year's field-maple oak forest III- bonitet on a slope of a southern exposition with a level of ground waters about 8–9 m., where the late leafage form (LF) of trees of an oak predominated. The radicals of an oak of this form achieve capillary fringe ground. In one and too time in parallel researches also were conducted in solonchak oak forest, where the early leafage form (EF) of an oak predominated. Solonchak oak forest Vб of a class bonitet, the rooted systems master in a main superficial surface stratum of soil (10–40 см). Researches conducted in conditions insufficient water usage, when predawn water potential of pages was –1,5 МПа. Because of day time during of intensity of a photosynthesis and light curves of a photosynthesis obtained in cloudy and sunny days came to a conclusion, that the early form of an oak common (*Quercus robur*), on a comparison with the late form oak, transfers defect much better water usage and it explains that the oak of the early form is dated for dry and very dry conditions habitat area. In more favorable conditions, it is the form of an oak can not compete to the late form, since more frequently is subjected in vernal early forest and vernal leaf beetle of insects.

### **ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА РАНО- И ПОЗДНОРАСПУСКАЮЩИХСЯ ФОРМ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В УСЛОВИЯХ НЕДОСТАТОЧНОГО УВЛАЖНЕНИЯ**

*Молчанов А.Г.*

Институт лесоведения РАН, с. Успенское, Московская обл., Одинцовский р-н.  
E-mail: root@ilan.ras.ru; a.georgievich@gmail.com

Исследования проводили в Воронежской обл. в Теллермановском опытном лесничестве. Опытные площадки находились в 250-летней полево-кленовой дубраве III- бонитета на склоне южной экспозиции с уровнем грунтовых вод около 8–9 м, где преобладала поздняя форма (ПФ) деревьев дуба. Корни дуба этой формы достигают капиллярной каймы грунтовых вод. В одно и тоже время параллельные исследования проводили в солонцевой дубраве, где преобладала ранняя форма (РФ) дуба. Солонцевая дубрава Vб класса бонитета. Корневые системы дуба осваивают в основном неглубокий поверхностный слой почвы (10–40 см). Исследования проводили в условиях недостаточной водообеспеченности, когда предрассветный водный потенциал листьев был –1,5 МПа. На основе дневного хода интенсивности фотосинтеза и световых кривых фотосинтеза, полученных в пасмурные и малооблачные дни, пришли к выводу, что ранняя форма дуба черешчатого, по сравнению с поздней, значительно лучше переносит недостаток влагообеспечения, и этим объясняется

приуроченность дуба ранней формы к сухим и очень сухим условиям местообитания. В более благоприятных условиях эта форма дуба не может конкурировать с поздней формой, так как более часто подвергается весенним заморозкам и объеданию весенними листогрызущими насекомыми.

Исследования насаждений дуба в различных условиях произрастания показали значительное влияние фенологических форм на продуктивность древостоев. Дуб характеризуется широкой изменчивостью морфологических признаков и биоэкологических особенностей, обусловленных совместным действием среды и наследственности.

Период времени от начала раскрытия почек у наиболее ранораспускающихся форм дуба до наиболее поздних, в зависимости от метеорологических факторов, весной составляет от 15 до 32 дней [4]. Чем интенсивнее происходит повышение температуры, тем короче становится этот период, и наоборот. Для наступления распускания листьев у ранней формы дуба требуется сумма эффективных температур 200–250°C, а поздней – 500–600°C [5].

Рано- (РФ) и поздне- (ПФ) распускающиеся (ПФ) феноформы дуба различаются между собой не только по времени распускания листьев и цветения. ПФ дуба более устойчива к воздействиям отрицательных факторов окружающей среды, чем ранняя. Это связано с меньшей повреждаемостью распускающейся и молодой листовой ПФ весенними заморозками. Как правило, деревья ПФ меньше повреждаются насекомыми-филлофагами.

В преобладающем большинстве случаев склоны южных, восточных и юго-восточных экспозиций занимает дуб ранней формы, а на плато располагается дуб поздней формы [6]. По данным Ю.П. Ефимова [7], дуб ранней формы приурочен к сухой и очень сухой дубраве, а с улучшением условий произрастания повышается участие поздней формы. На солонцеватой почве прирост древесины поздне-распускающегося дуба сильно отстает от РФ. Так, прирост ПФ дуба на солонцеватой почве составляет только 53 % прироста РФ. Поздне-распускающийся дуб на солонцеватых почвах, вследствие более позднего начала вегетации, испытывает больший недостаток в воде, чем ранний [2].

По данным М.Г. Романовского и В.В. Мамаева [12], корневая система РФ дуба отличается мочковатой структурой, тогда как ПФ дуба – стержневой. В период времени, соответствующего концу вегетационного периода, в условиях юго-восточной лесостепи, как закономерность, наблюдается дефицит влаги. К этому периоду времени верхние слои почвы обычно иссушаются, вследствие чего запас доступной влаги в них значительно уменьшается. Поэтому РФ дуба, имеющая более развитую мочковатую корневую систему, испытывает некоторый дефицит влаги, тогда как ПФ дуба, благодаря стержневой корневой системе, которая достигает капиллярной каймы, где располагается около 10 % сосущих корней, имеет возможность потреблять воду из более глубоких слоев почвы, тем самым поддерживая необходимый водный баланс дерева.

Если с точки зрения лесохозяйственного значения дубы различных фенологических форм изучены достаточно хорошо [1, 2, 6 и др.], то с точки зрения физиологии растений, и в частности водного обмена, исследовательских работ очень мало. Известными автору работами, отображающими особенности водного обмена деревьев дуба различных феноформ, являются исследования А.А. Силиной [13], изучавшей транспирацию РФ и ПФ дуба в условиях лесостепи, и Н.Г. Жиренко [8], изучавшего ток пасоки дуба.

На основе изучения тока пасоки теплоэлектрическим методом постоянного нагрева интенсивность потока пасоки у дуба ранней феноформы во время роста листьев увеличивается, тогда как водопотребление дубом поздней феноформы значительно отстает. В период формирования листьев ПФ дуба его водопотребление увеличивается и становится близким по величине к водопотреблению деревьев РФ дуба, у которых листва находится уже в конечной стадии формирования. Таким образом, по данным Н.Г. Жиренко [8], в начале вегетационного периода большим водопотреблением отличаются деревья РФ. Это связано с более ранним началом транспирационных процессов данной феноформы. Однако при относительно невысоких температурах воздуха в начальных стадиях вегетационных периодов, интенсивность водопотребления дубом ранней феноформы составляла, приблизительно, только 7 % от величин интенсивностей водопотребления дубом в более поздние сроки вегетационных периодов [8]. Данные результаты подтверждаются исследованиями суточного расхода влаги на транспирацию в зависимости от температуры воздуха, проведенными А.А. Молчановым [9]. Так как водопотребление РФ дуба, в начале вегетационных периодов до раскрытия почек ПФ, незначительно, то в нашем случае можно констатировать, что возможность использования запасов осенне-зимней

влаги дубом ранней феноформы для его полноценного развития в нагорных дубравах решающего значения не имеет. По этой причине в нагорных дубравах РФ дуба практически не наблюдается, тогда как в сухой и очень сухой дубравах РФ имеет подавляющее большинство.

Для раскрытия причины, почему РФ дуба имеет подавляющее большинство в условиях недостаточного водообеспечения, рассмотрим зависимость фотосинтеза обеих форм дуба от солнечной радиации в условиях водного дефицита. В основу оценки фотосинтетической реакции деревьев дуба на недостаток водообеспечения положены: изменения суточной динамики газообмена ветвей, определения световых кривых дуба разных форм в малооблачный и пасмурный дни, т. е. как изменяются световые кривые в течение дня в разных условиях облачности.

Исследований динамики интенсивности фотосинтеза в условиях недостаточного водообеспечения различных фенологических форм дуба юго-восточной лесостепи до настоящего времени не проводилось.

В полево-кленовой дубраве III-IV бонитета, где преобладает ПФ деревьев дуба, корни дуба этой формы достигают капиллярной каймы грунтовых вод. Одновременно, параллельно исследования проводили в солонцевой дубраве, где преобладала РФ дуба, в которой корни ее осваивают в основном неглубокий поверхностный слой почвы (10–40 см), образуя мощные утолщения, и легко срastaются, что уменьшает ветровальность деревьев. Деревья дуба на солонце имеют значительно большую массу корневой системы, чем деревья дуба на темносерой почве [3].

Газообмен  $\text{CO}_2$  определяли на интактных облиственных побегах с площадью листьев 7–12  $\text{дм}^2$  и площадью проекции побега 3–6  $\text{дм}^2$ . В обоих насаждениях камеру для измерения фотосинтеза устанавливали в южной световой верхней части кроны. Побеги помещали в экспозиционную камеру (полиэтиленовые пакеты), в которые компрессором нагнетали воздух, а из камеры воздух насосом отбирали в газоанализаторы со скоростью 60  $\text{л ч}^{-1}$ . В дневное время в камеру нагнетали воздух со скоростью 1000–2000  $\text{л ч}^{-1}$ . Газообмен определяли по разности концентрации  $\text{CO}_2$  в воздухе, поступающем в экспозиционную камеру и выходящем из нее. Концентрацию  $\text{CO}_2$  измеряли инфракрасным газоанализатором типа ГИП-10МБ. При нагнетании воздуха в экспозиционную камеру в ней создавалось небольшое избыточное давление, и камера приобретала шарообразную форму. Из камеры воздух выходил благодаря неплотному креплению камеры у основания ветки. Перегрев воздуха в камерах не превышал 1–2 $^{\circ}\text{C}$  по сравнению с окружающим воздухом. Одновременно с определением газообмена измеряли падающую на горизонтальную поверхность солнечную радиацию, температуру и влажность воздуха и водообеспеченность деревьев дуба. Показателем водообеспеченности служил предрассветный водный потенциал листьев. По нашему мнению, в условиях частого пересыхания верхних горизонтов почвы, этот показатель является оптимальным для диагностики влагообеспеченности и гораздо лучше характеризует водный режим деревьев дуба, чем влажность или запас влаги в почве, даже если его определение производится в слое почвы до большой глубины (в нашем древостое до 5 м) [11]. Водный потенциал листьев определяли с помощью камеры давления [14, 15]. Солнечную радиацию регистрировали термоэлектрическими пиранометрами. Датчики устанавливали в непосредственной близости от экспозиционной камеры.

Световые кривые фотосинтеза, полученные в первой половине дня, значительно изменяются в зависимости от предрассветного потенциала листа. Так, у сеянцев дуба, выращенных в лизиметре, интенсивность фотосинтеза при световом насыщении и предрассветном водном потенциале листа (ПВПЛ) – 0,9 МПа составляла 12  $\text{мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$  (19  $\text{мгCO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ ), а при ПВПЛ – 2,2 МПа она падала до 4  $\text{мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ . Но если предрассветный потенциал листа становился 3,3 МПа, интенсивность фотосинтеза при световом насыщении снижалась до 2  $\text{мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ . Кроме того, депрессия фотосинтеза с увеличением дефицита почвенной влажности наступает в меньшем интервале времени и при более низкой солнечной радиации. Так, при ПВПЛ – 0,9 МПа депрессия начинает развиваться при 50 % от максимальной интенсивности света, при ПВПЛ – 2,2 МПа – при 40 % света, а при ПВПЛ – 3,3 МПа – при 20 % света [10].

Большое влияние на световые кривые фотосинтеза оказывает состояние облачности в день исследования, особенно при значительном дефиците влаги в почве. Световые кривые фотосинтеза, полученные в малооблачный день и в день с переменной облачностью, когда предрассветный водный потенциал был равен –1,5 МПа, значительно различаются (рис.1). В малооблачный день, когда прямые солнечные лучи попадают на листву, он очень быстро перегревается, и интенсивность фо-

тосинтеза резко падает. У ПФ дуба интенсивность фотосинтеза достигает лишь  $6 \text{ мгСО}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ , тогда как у РФ дуба она становится свыше  $14 \text{ мгСО}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ .

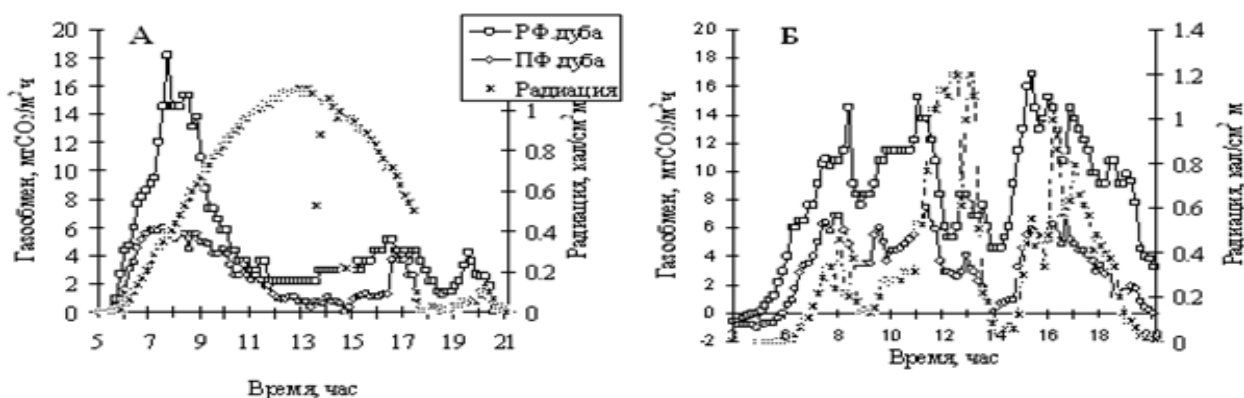


Рисунок 1. Дневной ход фотосинтеза РФ и ПФ дуба в малооблачный день (А) и в день с переменной облачностью (Б) при предрассветном водном потенциале листа  $-1,6 \text{ МПа}$ .

Однако, как у РФ, так и у ПФ дуба уже к 9 час утра интенсивность фотосинтеза резко падает. У РФ интенсивность фотосинтеза в полуденные часы была около  $3 \text{ мгСО}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ , тогда как у ПФ была даже ниже  $1 \text{ мгСО}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ . В послеполуденные часы, когда солнечная радиация несколько ослабла, интенсивность фотосинтеза несколько увеличилась и максимально у РФ достигла  $5 \text{ мгСО}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ , а у ПФ – только  $4 \text{ мгСО}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ , при этом очень низкие значения наблюдались у ПФ дуба большой период времени. В результате, в такие дни интенсивность фотосинтеза за сутки у ПФ дуба (табл.) была в 2,5–3 раза ниже, чем у РФ дуба. При переменной облачности интенсивность фотосинтеза за день при такой водообеспеченности значительно выше, чем в малооблачный день у обеих форм дуба, и при этом довольно четко следуют за изменениями в поступлении солнечной радиации, но при поступлении прямых солнечных лучей интенсивность фотосинтеза резко падает. Тем не менее, в течение всего дня как в малооблачный, так и в день с переменной облачностью, РФ дуба имела интенсивность фотосинтеза значительно выше, чем ПФ дуба (табл.).

Таблица. Суточные данные фотосинтеза, солнечной радиации и предрассветного водного потенциала у РФ и ПФ дуба

| Дата       | Радиация<br>кал/см <sup>2</sup> день | Предрассветный потенциал листа, МПа | Газообмен, мгСО <sub>2</sub> /дм <sup>2</sup> день |         |
|------------|--------------------------------------|-------------------------------------|--|---------|
|            |                                      |                                     | ПФ дуба  | РФ дуба |
| 24.07.1998 | 600,8                                | -1,52                               | 37,8   | 78,6    |
| 25.07.1998 | 515,2                                | -1,53                               | 33,7   | 73,1    |
| 26.07.1998 | 495,4                                | -1,55                               | 45,9   | 61,4    |
| 27.07.1998 | 337,4                                | -1,60                               | 52,7   | 138,3   |
| 28.07.1998 | 438,9                                | -1,60                               | 75,8   | 135,7   |
| 30.07.1998 | 534,3                                | -1,62                               | 42,0   | 40,3    |
| 03.08.1998 | 542,5                                | -1,62                               | 16,2   | 31,1    |
| 04.08.1998 | 513,4                                | -1,62                               | 15,4   | 34,0    |
| 05.08.1998 | 320,4                                | -1,45                               | 38,1   | 95,6    |
| 06.08.1998 | 421,6                                | -1,40                               | 41,4   | 132,2   |
| 07.08.1998 | 120,4                                | -1,54                               | 54,1   | 169,8   |
| 08.08.1998 | 285,9                                | -1,57                               | 60,8   | 161,2   |
| 09.08.1998 | 512,6                                | -1,59                               | 53,5   | 176,9   |

Световые кривые фотосинтеза в течение дня не остаются постоянными у обеих форм дуба (рис. 2). В утренние часы интенсивность на плато у РФ дуба составляет почти  $15 \text{ мгСО}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ , тогда как у ПФ дуба только около  $6 \text{ мгСО}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ . В послеполуденные часы световые кривые имеют параметры значительно меньше. У РФ интенсивность фотосинтеза на плато составляет всего около  $4 \text{ мгСО}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ , а у поздней формы только  $2 \text{ мгСО}_2/\text{дм}^2\text{ч}$ .

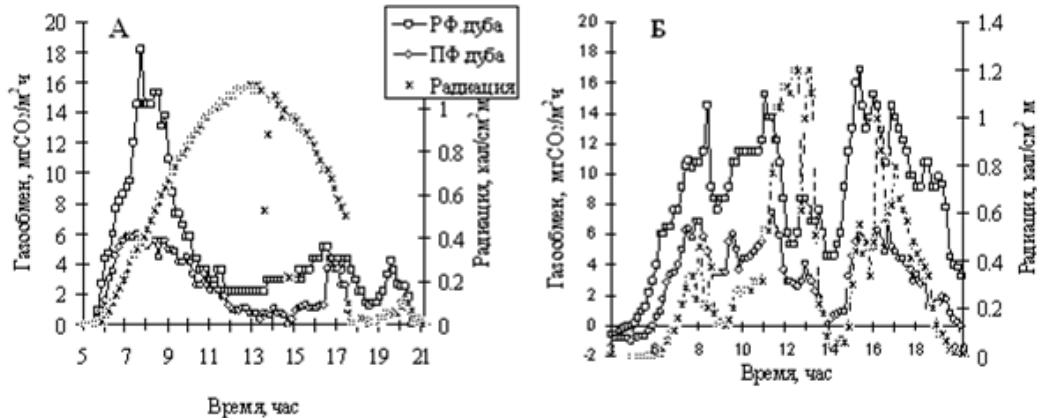


Рисунок 2. Световые кривые фотосинтеза РФ и ПФ дуба в малооблачный день при предрассветном водном потенциале листа  $-1,6$  МПа в период до 11 час (А) и после 16 час. (Б).

Эффективность использования поглощенной солнечной радиации на фотосинтез в условиях значительного недостатка влаги в дни с различной облачностью и, в результате этого, величиной прихода солнечной радиации за сутки у ранней формы значительно лучше, чем у поздней (рис. 3).

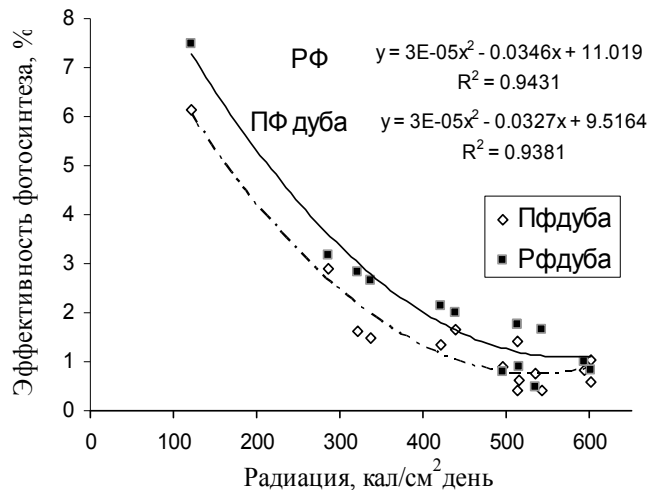


Рисунок 3. Эффективность использования поглощенной солнечной радиации на фотосинтез у ранней и поздней формы дуба в зависимости от поступления солнечной радиации за день.

Таким образом, ранняя форма дуба черешчатого, по сравнению с поздней формой, значительно лучше переносит недостаток влагообеспечения, и это объясняет приуроченность дуба ранней формы к сухим и очень сухим условиям местообитания. В более благоприятных условиях, эта форма дуба не может конкурировать с поздней формой, т.к. более часто подвергается весенним заморозкам и объеданию весенних листогрызущих насекомых. Кроме того, корневая система поздней формы дуба – стержневая, и в Теллермановском лесничестве, даже достигает капиллярной каймы грунтовых вод, используя влагу в большем объеме почвы.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Вихров В.Е. Строение и физико-механические свойства древесины дуба. М., 1954.
2. Вихров В.Е., Енькова Е.И. Динамика вегетационного прироста древесины рано- и позднораспускающихся форм дуба в связи с условиями произрастания // Тр. Ин-та леса АН СССР. Т. IX. М., 1953. С. 5–29.
3. Елагин И.Н., Мина В.Н. Строение корневых систем дуба на темносерых почвах и солонцах // Тр. Ин-та леса АН СССР. Т. XII. М., 1953. С. 150–170.

4. Енькова Е.И. Влияние температуры воздуха на набухание и раскрытие листовых почек черешчатого дуба // Науч. зап. ВЛТИ. Т. XXI. Воронеж, 1960. С.71–85.
5. Енькова Е.И. Теллермановский лес и его восстановление. Воронеж: Изд-во Воронежского Университета, 1976. С. 29–30.
6. Енькова Е.И., Ширнин В.К. Влияние условий произрастания на физико-механические свойства древесины дуба рано- и позднезапускающихся форм // Лесоведение. 1970. № 2. С.59–73.
7. Ефимов Ю.П. К вопросу о территориальном размещении фенологических форм дуба черешчатого // Генетика, селекция, и интродукция лесных пород. Воронеж, 1955. Вып.2. С. 37–45.
8. Жиренко Н.Г. Динамика потока пасоки дуба черешчатого в юго-восточной лесостепи в зависимости от факторов окружающей среды // Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 11.00.09 М.: МГУ, 2007. 18 с.
9. Молчанов А.А. Научные основы ведения хозяйства в дубравах лесостепи. М.: Наука, 1964. С. 71–72.
10. Молчанов А.Г. Изменчивость интенсивности фотосинтеза дуба черешчатого от факторов окружающей среды // Лесоведение. 2002. № 6. С. 13–22.
11. Молчанов А.Г. Молчанова Т.Г. Предрасветный водный потенциал листьев дуба как показатель влагообеспеченности растений. // Лесоведение, 2000. № 2. С.72–74.
12. Романовский М.Г., Мамаев В.В. Грунтовые воды нагорных дубрав Теллермановского леса // Лесоведение, 2002. № 5. С. 6–11.
13. Силина А.А. Транспирация рано- и позднезапускающихся рас дуба в условиях лесостепи // Тр. Ин-та леса АН СССР. М., 1958. Т.41. С. 104–110.
14. Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D., Hemmingsen E.A. Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants // Science. 1965. Vol. 148. P. 339–346.
15. Рахи М.О. Аппаратура для исследований компонентов водного потенциала листьев // Физиология растений. 1973. Т. 20. С. 215–221.

## MORPHOMETRY OF VEGETATIVE BUDS OF BIRCH: SHORT-SHOOTS

*Nikolaeva N.N.<sup>1</sup>, Leri M.M.<sup>2</sup>, Veselkova L.L.<sup>1</sup>*

<sup>1</sup> Forest Research Institute Karelian Research Center of RAS, Pushkinskaya St.11, Petrozavodsk, Karelia, Russia, E-mail: nnnikol@krc.karelia.ru

<sup>2</sup> IAMR Karelian Research Center of RAS, Pushkinskaya St.11, Petrozavodsk, Karelia, Russia,

Abstract. A woody plant vegetative bud carries in itself all the elements of a future shoot in a different maturation degree. The number of base units and their developmental character are determined by species features and by a set of environmental factors to some extent. We show that in contrast to silver birch a curly birch short-shoot buds have 1) a tendency to bud sizes growth in acropetal direction is indicated the most clear, 2) a significant increase in the size of spring buds in comparison to autumn ones, 3) higher capacity of spring buds, 4) more than 23 % of buds have 3 pairs of stipules, 5) embryonic leaves are more developed in length. Apparently, those buds characteristics of curly birch along with it's higher concentrations of sucrose and lipids in phloem, specifics of vascular tissue structure and also peculiarities of assimilation apparatus composition can be considered as factors providing conditions for the formation of bigger buds with more preformed structures in curly birch plants than in silver birch plants and significantly helping short-shoots to burst more (both in number and in area) assimilating leaves and do it faster.

## МОРФОМЕТРИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОЧЕК БЕРЕЗЫ: БРАХИБЛАСТЫ

*Николаева Н.Н.<sup>1</sup>, Лери М.М.<sup>2</sup>, Веселкова Л.Л.<sup>1</sup>*

<sup>1</sup> Учреждение Российской академии наук Институт леса Карельского научного центра РАН, E-mail: nnnikol@krc.karelia.ru

<sup>2</sup> Учреждение Российской академии наук ИПМИ Карельского научного центра РАН, E-mail: leri@krc.karelia.ru

**Введение.** Вегетативная почка древесного растения несет в себе все элементы будущего побега в различной степени развития. Количество структурных единиц и характер их развития определяются особенностями вида и, в определенной степени, набором факторов внешней среды.

Изучение характеристик почки очень важно для понимания развития архитектуры дерева с точки зрения взаимосвязи морфологии и экологии. Увеличение в высоту и формирование архитектур-