

14. *Литвак П.В.* Карельська береза в Українському Поліссі //Український ботанічний журнал. К. 1968. С. 103–111.
15. *Литвак П.В.* Досвід вирощування сіянців берези карельської в умовах Українського Полісся //Вісник сільськогосподарської науки. 1963. № 8. С.71–73.
16. *Литвак П.В., Тарасевич О.В.* До анатомічної характеристики деревини деяких представників роду *Betula L* // Вісник ДАУ. 2003. № 1. С. 151–156.
17. *Литвак П.В., Тарасевич О.В.* Внутривидові мінливості берези повислої в умовах Центрального Полісся України.// Вісник ДАУ, № 2(13) 2004. – С. 187–197.
18. *Литвак П.В., Тарасевич О.В.* Пасокопродуктивність та виділення пасоки деякими представниками роду *Betula L* // Вісник ДАУ. 2004. № 1. С. 69–78.
19. *Любавская А.Я.* Карельская береза. М.: Лесная промышленность, 1978. 158 с.
20. *Любавская А.Я.* Селекция и разведение карельской березы. М.: «Лесная промышленность», 1966. 224 с.
21. *Маринич О.М.* Геоморфология южного Полесья. К.: Изд - во КТУ. 1963. 250 с
22. *Миронов А.Д.* Всемерно умножать запасы березы карельской. // Лесное хозяйство.1970. № 8. С. 66–69.
23. *Новицкая Л.Л.* Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск.:«Verso». 2008. 143 с.
24. *Пачоский Й.К.* Херсонская флора. Херсон, 1914. 548 с.
25. *Попов М.Г.* Основы флорогенетики. Филогенез, флористика, флорография, систематика. Избр. труды. Ч. 1. К.: Наукова думка, 1983. С. 132–196.
26. *Соколов Н.О.* Карельская береза. Петрозаводск: Госиздат, 1950. 32 с.
27. *Тарасевич О.В., Мислива Т.М., Белявський Ю.А.* Особливості репродуктивного розвитку поліморфних форм берези карельської та української в екологічних умовах Словечансько-Овруцького кряжа.// Вісник ДАУ. 2006. № 1. С. 48–55.
28. *Тарасевич О.В.* Лісові ресурси Житомирщини і перспективи їх розвитку. Лісове та мисливське господарство:сучасний стан та перспективи розвитку. Збірник статей учасників Міжнародної науково – практичної конференції. Житомир. «Рута». 2007. Т. II. С. 116–120.
29. *Тарасевич О.В.* Оцінка та можливості використання березової фітомаси з радіоактивно забруднених територій // Проблеми сільськогосподарської радіації: 17 років після аварії на Чорнобильській АЕС (доповіді учасників четвертої міжнародної науково – практичної конференції) 2003. С. 143–146.
30. *Ткачук В.І.* Лісівничі особливості та перспективи вирощування берези карельської і української в Поліссі України // Автореф. дис... канд. с/г наук. К. 1999. 16 с.
31. *Шевченко С., Бутенко О.* Карельська береза // Рідна природа. 1988. № 3. С.18
32. *Яценко – Хмелевский А.А.* Основы и методы анатомического исследования древесины. М.: Изд – во АН СССР,1954. С. 3–27.

THE INFLUENCE OF WEATHER AND SOIL CONDITIONS ON STEM RESPIRATION IN SPRUCE FOREST AT SOUTH-WEST OF VALDAI HILL

Tatarinov F.A.¹, Molchanov A.G.², Kurbatova J.A.¹

¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution

² Forest Science Institute RAS, Uspenskoe, Moscow obl. E-mail: root@ilan.ras.ru; a.georgievich@gmail.com

Abstract. The study summarizes field data about tree stem respiration in two spruce stands differing by water supply conditions in Central-Russian southern taiga. Mean daily respiration in mid summer was for dominant and subdominant trees was 3 to 7 and about 1–2 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectively. No expressed difference was observed between the respiration per unit stem surface of trees of similar position in the canopy in different experimental stands. However, the stem respiration per unit stem volume was generally lower in the stand with more favorable conditions (the dryer one). Under drought of 2010 year in the dry stand respiration considerably decreased compared to favorable weather conditions. This decrease was higher for smaller trees. In the boggy stand no decrease of respiration in 2010 observed. Q10 values in both stands reached about 2,1–2,5 under favorable weather and 1,3–1,6 under drought.

РОЛЬ ПОГОДНЫХ И ЭДАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ В ФОРМИРОВАНИИ ДЫХАНИЯ СТВОЛОВ ДЕРЕВЬЕВ В ЕЛОВЫХ ЛЕСАХ НА ЮГО-ЗАПАДЕ ВАЛДАЙСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Татаринов Ф.А.¹, Молчанов А.Г.², Курбатова Ю.А.¹

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия.

E-mail: pedro2005@rambler.ru, kurbatova.j@gmail.com

² Институт Лесоведения РАН, Успенское, МО, Россия. E-mail: a.georgievich@gmail.com

Введение. Роль факторов внешней среды в формировании газообмена CO₂ между растительным покровом и атмосферой в настоящее время является по-прежнему актуальным вопросом современных экологических исследований. Изменения климата и газового состава атмосферы сопровождаются не только ростом средней глобальной температуры воздуха и концентрации CO₂, но также увеличением повторяемости экстремальных погодных явлений и климатических аномалий, в том числе длительных засух, возвратных заморозков и пр. Вопросы чувствительности базовых функций, газообмена H₂O и CO₂ к факторам внешней среды в настоящее время рассматриваются в рамках фундаментального вопроса устойчивости экосистем. В наземных экосистемах основным источником естественного поступления углерода в атмосферу принято считать общее дыхание почвы, определяемое активностью микроорганизмов и дыханием корней. Однако дыхание надземной нефотосинтезирующей части биомассы играет также существенную роль в углеродном балансе природных экосистем. По разным оценкам вклад эмиссии CO₂ с поверхности стволов (дыхание стволов) в общую эмиссию надземной фитомассы лесов составляет от 5 до 22 % [1]. Цель настоящего исследования состояла в оценке зависимости дыхания столов ели (*Picea abies* (L.) Karst), березы (*Betula pubescens*) и клена (*Acer platanoides*) от факторов внешней среды и эдафических условий.

Объекты и методы. Измерения дыхания стволов деревьев проводили на территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГПБЗ, <http://www.clgz.ru/geo.htm>, Тверская обл., 56°30'N, 33°00'E) в течение вегетационных сезонов 2002–2003 гг. и 2007–2010 гг. сериями по 3–7 дней. В качестве объектов исследования были выбраны два типа ельников, различающихся видовым составом и условиями увлажнения [3, 2]. Древоостой первого участка состоит на 86 % из ели, на 14 % – из березы, с небольшой примесью сосны и характеризуется очень высоким уровнем грунтовых вод. Почвы на участке торфянисто-подзолистые глееватые с большим запасом органического вещества в разных стадиях разложения. В данной работе этот экспериментальный участок мы классифицировали как сфагново-черничный ельник (ЕСЧ). Второй участок расположен на хорошо дренированном пологом склоне с относительно глубоким уровнем залегания грунтовых вод и относится к еловым лесам неморальной структуры. Древоостой состоит на 53 % из ели, на 18 % из клена, с примесью березы, осины, вяза и липы. Почвы на участке слабодерново-палево-подзолистые, гумусовый горизонт не превышает 5–10 см. Мы классифицировали этот ельник как сложный или разнотравный (СЕ).

Измерение дыхания проводили по открытой схеме. На коре выбранных модельных деревьев, на высоте 1,3 м, закрепляли камеры из полиэтилена. В каждую камеру через входное отверстие поступал воздух, который далее откачивали из камеры насосом. Воздух из камеры попеременно с контрольным воздухом вблизи камеры пропусклся через расходомер и газоанализатор и выбрасывался в атмосферу. Газообмен CO₂ рассчитывали по формуле:

$$R_w = \frac{(C_b - C_{control})F}{S\alpha},$$

где R_w – газообмен CO₂ (в мкмоль·м⁻²·с⁻¹), C_b и $C_{control}$ – концентрации CO₂ в камере и окружающем воздухе вблизи камеры, соответственно (в ppm), F – поток воздуха через камеру (в м³·с⁻¹), S – площадь поверхности ствола в камере (в м²) и $\alpha = 1,98/44 \cdot 1000$ – пересчетный коэффициент. В 2002–2008 гг. использовали газоанализатор «Кедр» (Москва), с 2009 г. – газоанализатор Li-820 (Li-Cor, Inc., США). Измерения проводили в общей сложности на 6 модельных деревьях в сложном ельнике (4 ели, 1 береза и 1 клен, последний только в 2002 г.) и на 7 деревьях в чернично-сфагновом ельнике (6 елей и 1 береза). Наряду с дыханием, измеряли также температуру и влажность воздуха. Кроме того, измеряли радиальный рост некоторых модельных деревьев при помощи ленточных дендрометров.

Результаты и обсуждение. Климатические условия в период измерений отличались большой изменчивостью. Вегетационные сезоны 2002 и 2010 гг. были экстремально жаркие и сухие. Напротив, лето 2003 г. было очень влажным. Погодные условия сезонов 2007 и 2008 гг. были близки среднемуголетним. Сезонный ход дыхания стволов (R) характеризовался интенсивным ростом в середине мая в связи с повышением температуры. Высокие значения R сохранялись с июня по сентябрь и резко падали в октябре. В худших условиях и у субдоминантных деревьев период интенсивного дыхания может быть короче. Средние за серию измерений значения R в середине лета составляли от 3 до 7 $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ для доминантных и около 1–2 $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ для субдоминантных деревьев. В августе 2002 г. в условиях засухи R в сложном ельнике у доминантной ели было вдвое меньше, чем во влажном августе 2003 г.

Различия между сухим летом 2010 г. и средним по увлажнению летом 2008 г. были не столь значительными у доминантных деревьев, но существенно возрастали у субдоминантных: отношение R в августе 2010 г. к R в конце июля 2008 г. составило 0,89; 0,57 и 0,26 у деревьев I, III и V класса роста, соответственно. В ЕСЧ дыхание деревьев I и II класса роста в августе 2008 и 2010 гг. практически не различалось, а дерево IV класса роста, напротив, в 2010 г. дышало в 1,6 раза интенсивнее, чем в 2008 г. В целом в середине лета влажного 2003 г. дыхание у доминантных деревьев было в обоих насаждениях больше, чем в умеренном 2008 г. У субдоминантных деревьев в СЕ R было в 2003 г. несколько меньше, чем в 2008 г., в ЕСЧ же закономерности не наблюдалось: у одних деревьев дыхание было выше в 2003 г., у других – в 2008 г. В целом межгодовые колебания дыхания в ЕСЧ были существенно выше, чем в СЕ.

В обоих насаждениях наблюдалась слабая немонотонная зависимость R от уровня грунтовых вод (УГВ). Максимум дыхания наблюдался при УГВ 40–50 и 15–20 см, соответственно, в сложном и чернично-сфагновом ельниках, при большем УГВ R снова снижалось.

Дыхание на единицу поверхности ствола (R) у деревьев одного класса роста в обоих насаждениях существенно не отличалось. Однако дыхание, рассчитанное на единицу объема ствола (R_V), в сложном ельнике было обычно ниже, чем в сфагновом, поскольку деревья одного класса в высокобонитетном СЕ были большего диаметра, чем в низкобонитетном ЕСЧ.

В сложном ельнике во всех сериях измерений наблюдалась четкая линейная зависимость R (на единицу поверхности) от диаметра дерева (DBH) (рис. 1). Причем в начале и в конце сезона (май и октябрь) зависимость была более пологой (дыхание деревьев разного размера меньше различалось), чем летом. В засушливый период (август 2010 г.) наклон регрессионной прямой R (DBH) был тем же, что и летом 2003 и 2008 гг., но лежала прямая ниже. В сфагновом ельнике эта зависимость носила нелинейный характер: дыхание наименьшего дерева было выше, чем дыхание деревьев среднего размера, кроме того, в 2003 г. дыхание дерева I класса роста было в несколько раз выше дыхания всех остальных деревьев. Вид зависимости в 2010 и 2008 гг. существенно не различался. Дыхание, рассчитанное на единицу объема (R_V), в обоих ельниках от DBH не зависело или в некоторых сериях зависело отрицательно (т. е., R_V было выше у меньших деревьев).

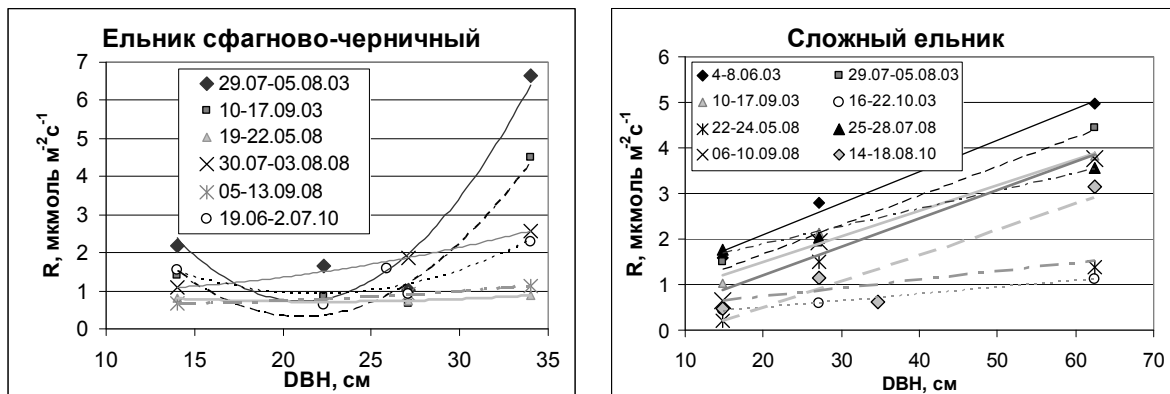


Рисунок 1. Зависимость среднего за серию дыхания ствола от DBH.

В обоих насаждениях наблюдалась возрастающая зависимость, близкая к линейной, дыхания ствола на единицу поверхности от скорости роста поперечного сечения ствола (ds/dt) (рис. 2). При

этом при благоприятных погодных условиях (2003–2008 гг.) в чернично-сфагновом ельнике дыхание на единицу прироста было существенно выше, чем в сложном. В засушливом 2010 г. в ЕСЧ эта зависимость вообще была отрицательной. Это объясняется тем, что в период засухи прирост деревьев отсутствовал или был очень малым, при этом измеряемый диаметр ствола уменьшался за счет ссыхания. Дыхание же оставалось относительно высоким из-за высокой температуры. Когда же засуха закончилась, и наблюдаемый прирост стал высоким – и из-за биологического прироста, и из-за набухания ствола – дыхание снизилось из-за снижения температуры.

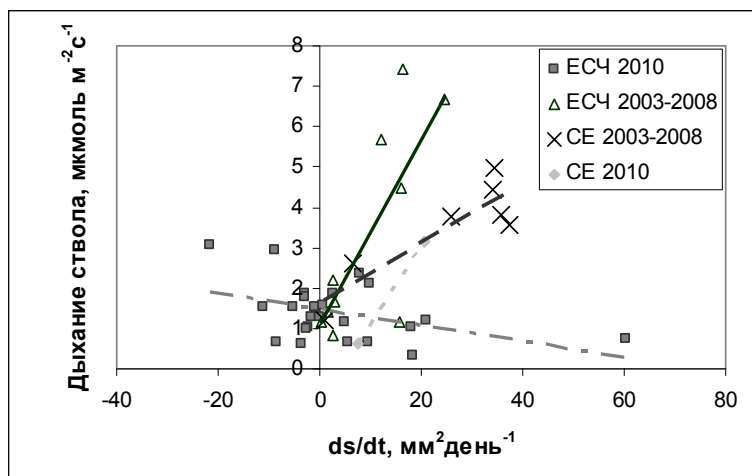


Рисунок 2. Зависимость дыхания ствола на единицу поверхности от скорости роста поперечного сечения ствола (ds/dt).

Таблица. Средние (за серию и модельное дерево) значения дыхания стволов деревьев.

Сложный ельник

Порода		Модельные деревья					
ДВН*, см	Средняя темп. возд. °C**	Ель	Ель	Ель	Ель	Береза	Клен
Класс роста		I	II	III	V	II	IV
Период	Среднее дыхание ствола, мкмоль·м ⁻² ·с ⁻¹ (±стандартная ошибка)						
06–09.08.02	15,0	1,57 (±0,02)				0,98 (±0,01)	0,79 (±0,02)
04–08.06.03	14,0	4,97 (±0,5)		2,79 (±0,14)	1,59 (±0,14)		
29.07–05.08.03	20,6	4,44 (±0,41)		1,92 (±0,16)	1,49 (±0,17)	0,81 (±0,15)	
10–17.09.03	13,7	3,83 (±0,21)		2,14 (±0,0)	1,04 (±0,07)	3,10 (±0,31)	
16–22.10.03	3,2	1,13 (±0,19)		0,58 (±0,11)	0,43 (±0,11)		
27–28.06.07	13,3		7,00 (±0,50)				
27–29.09.07	12,1	1,18 (±0,19)	2,60 (±0,24)				
22–24.05.08	7,7	1,38 (±0,02)		1,50 (±0,03)	0,20 (±0,01)		
25–28.07.08	16,7	3,56 (±0,18)		2,03 (±0,08)	1,75 (±0,29)		
06–10.09.08	18,1	3,77 (±0,09)		1,95 (±0,05)	0,66 (±0,04)		
12–16.05.09	10,6			0,51 (±0,02)	0,07 (±0,01)		
14–18.08.10	23,7	3,16 (±0,04)	0,62 (±0,02)	1,16 (±0,02)	0,46 (±0,03)		
19–21.08.10	14,7			0,67 (±0,03)	0,58 (±0,06)		

Сфагново-черничный ельник

Порода		Модельные деревья						Береза
DBH*, см	Средняя темп. возд. °C**	Ель	Ель	Ель	Ель	Ель	Ель	Береза
Класс роста		I	II	III	III	IV	I	
Период		Среднее дыхание ствола, мкмоль·м ⁻² ·с ⁻¹ (±стандартная ошибка)						
03–09.08.02	17,9				0,15 (±0,01)			
4–8.06.03	16,5	7,41 (±0,68)			1,54 (±0,24)			4,65 (±0,35)
29.07–05.08.03	20,5	6,66 (±0,44)	1,03 (±0,07)		1,67 (±0,58)		2,19 (±0,24)	
10–17.09.03	13,5	4,49 (±0,57)	0,67 (±0,05)		0,83 (±0,16)		1,41 (±0,17)	
16–22.10.03	–1,3	0,86 (±0,23)	0,17 (±0,04)					
29.06–02.07.07	13,0	5,66 (±0,60)	1,56 (±0,13)					
23–29.09.07	7,1		0,86 (±0,09)				1,15 (±0,13)	
19–22.05.08	10,5	0,88 (±0,02)	0,74 (±0,1)				0,80 (±0,03)	
30.07–03.08.08	13,3	2,58 (±0,05)	1,87 (±0,02)				1,09 (±0,04)	
05–13.09.08	11,0	1,14 (±0,10)	0,91 (±0,08)				0,67 (±0,04)	
16–19.05.09	7,1	0,17 (±0,01)					0,54 (±0,02)	
14.06.10	18,5	1,78 (±0,04)	0,70 (±0,05)	1,04 (±0,13)	0,68 (±0,10)		1,17 (±0,05)	
19–26.06.10	22,2	2,47 (±0,03)	1,41 (±0,09)	2,07 (±0,05)	0,73 (±0,01)		1,68 (±0,02)	
27.06–2.07.10	19,8	2,07 (±0,02)	0,52 (±0,03)	1,11 (±0,02)	0,51 (±0,01)		1,40 (±0,02)	
05–10.08.10	34,0	2,57 (±0,22)	1,71 (±0,12)	1,38 (±0,15)	1,00 (±0,08)		1,71 (±0,15)	
22–23.08.10	16,5	1,03 (±0,09)	0,61 (±0,02)	1,22 (±0,07)		0,32 (±0,06)	0,66 (±0,04)	
03.09.10	10,8	0,26 (±0,01)		0,56 (±0,04)		0,99 (±0,06)	0,40 (±0,04)	

*Значения DBH соответствуют году начала измерений

**Температура воздуха усреднена в пределах времени проведения измерений дыхания

Для всех серий измерений и для большинства модельных деревьев ели наблюдалась четкая возрастающая зависимость R от температуры воздуха, коэффициент детерминации обычно не превышал 0,5. У некоторых субдоминантных деревьев выраженная зависимость отсутствовала. В отличие от ели, у модельных берез в обоих насаждениях температурная зависимость эмиссии CO₂ стволами была немонотонной с максимумом примерно при 12–14°C. При этом величина Q₁₀ существенно различалась между деревьями и в благоприятные, и в засушливые периоды, будучи обычно выше у больших деревьев и в более влажные сезоны. Так, в течение 2003 г. (более влажного) Q₁₀ изменялось от 2,0 до 2,5, в близких к климатическим средним условиям (2008 г.) – от 1,4 до 4,1 (в среднем 2,4), а в условиях засухи Q₁₀ достигало 1,9 в 2002 г. и варьировало от 1,3 до 1,6 в 2010 г.

Суточный ход R в мае практически не был выражен. С июня по август минимум дыхания наблюдался около 5–8 ч, а максимум – около 18 ч. В сентябре минимум R сместился к полудню.

Выводы. Проведенные исследования подтвердили зависимость дыхания стволов живых деревьев от температуры воздуха. В условиях, приближенных к климатической норме, зависимость между температурой воздуха и дыханием ствола была сильнее (т. е. выше Q₁₀), чем в засуху. Несмотря на то, что изучаемые типы леса различаются по условиям увлажнения, продолжительная за-

суха, наблюдаемая в 2010 г., привела к подавлению дыхания стволов живых деревьев как в сложном ельнике, так и в определенной мере и сфагново-черничном.

Исследования проведены при поддержке программы РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» и программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

ЛИТЕРАТУРА

1. Goulden M.L., Munger J.W., Fan S.-M., Daube B.C., Wofsy S.C. Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: methods and a critical evaluation of accuracy // *Global Change Biol.* 1996. Vol. 2. P. 169–182.
2. Kurbatova J., C. Li, A. Varlagin, X. Xiao and N. Vygodskaya. Modeling Carbon Dynamics in Two Adjacent Spruce Forests with Different Soil Conditions in Russia. // *Biogeosciences.* 2008. № 5. P. 969–980.
3. Vygodskaya, N. N., Schultze, E.-D., Tchebakova, N. M., Karpachevskii L.O., Kozlov, D. N., Sidorov, K. N. Parfenov, M. I., Abrazko, M. I., Shaposhnikov E.S., Solnzeva, O. N., Minaeva, T. Y., Jeltuchin, A. S., Wirth, C., Pugachevskii, A. V. Climatic control of stand thinning in unmanaged forests of the southern taiga in European Russia // *Tellus - Series B,* 2002. Vol. 54. № 5. P. 443–461.

SCOTS PINE'S DEVELOPMENTAL STABILITY ESTIMATION: CORRELATION OF MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL INDICATORS UNDER SULFUR AND HEAVY METALS POLLUTION

Terebova E.N., Evdokimova E.V.

Petrozavodsk State University, Chair of botany and physiology of plants, Petrozavodsk, Russia. E-mail: eterebova@snw.ru

Abstract. We approved a technique of plant developmental stability estimation through the analysis of fluctuating asymmetry levels of Scots pine needles, which are growing in contaminated areas of the sulfur and heavy metals plant. There is observed the variability of FA levels of morphological trait that can be influenced by various reasons among which the most probable represents the influence of pollution on tree's photosynthetic functions.

СТАБИЛЬНОСТЬ РАЗВИТИЯ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ: СВЯЗЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ

Теребова Е.Н., Евдокимова Е.В.

Петрозаводский Государственный университет, кафедра ботаники и физиологии растений, г. Петрозаводск, Россия, E-mail: eterebova@snw.ru

На Европейском Севере России лесные экосистемы – важнейшие ресурсные сообщества, которые интенсивно подвергаются воздействию промышленного загрязнения. Основным источником загрязнения на северо-западе Карелии с 1982 г. является Костомукшский горно-обогатительный комбинат (ГОК), уровень загрязнения (полиметаллическая пыль, сернистый ангидрид) которого оценивается как слабый [1]. Техногенное влияние на популяции лесообразующих видов может быть оценено на уровне онтогенеза – по состоянию особей, характеризующему стабильностью развития. Под стабильностью или гомеостазом развития понимают способность генотипа создавать определенный фенотип в широком диапазоне условий. Высокий гомеостаз наблюдается при оптимальных условиях среды. Снижение гомеостаза происходит при отклонении от этих условий [5]. Оценка стабильности развития организмов возможна с различных позиций. В последнее время, наряду с физиолого-биохимическим подходом, активно применяется морфологический подход. При этом величина **флуктуирующей асимметрии (ФА)** различных признаков дает характеристику стабильности развития. ФА отражает результат неспособности организма развиваться в направлении его генетической траектории. Под ФА также понимают мелкие ненаправленные отклонения от симметричного состояния. Флуктуирующая асимметрия признаков позволяет выявить изменения состояния организма до появления явных признаков угнетения растения [3]. Это особенно актуально в условиях слабого промышленного загрязне-