2. Крышень А.М. Механизмы развития и устойчивости лесных растительных сообществ // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Матер. Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Санкт-Петербург, 2011. Т. 2. С. 116-119.
3. Bässler C., Müller J., Dzlock F. and Brandl R. Effects of resource availability and climate on the diversity on wood-decaying fungi // Journal of Ecology. 2010. Vol. 98. P. 822–832.
4. Index Fungorum. CABI Database. URL: <http://www.indexfungorum.org>, 2014 (дата обращения: 24.01.2014).
5. Penttilä R., Lindgren M., Miettinen O., Rita H., Hanski I. Consequences of forest fragmentation for polyporous fungi at two spatial scales // Oikos. 2006. Vol. 114. P. 225–240.
6. Penttilä R., Siitonen J., Kuusinen M. Polypore diversity in managed and oldgrowth boreal *Picea abies* forests in southern Finland // Biological Conservation. 2004. Vol. 117. P. 271–283.
7. Sippola A.-L., Lehesvirta T., Renvall P. Effects of selective logging on coarse woody debris and diversity of wood-decaying polypores in eastern Finland // Ecological Bulletins. 2001. Vol. 49. P. 243–254.
8. Stokland J.N., Larsson K.-H. Legacies from natural forest dynamics: Different effects of forest management on wood-inhabiting fungi in pine and spruce forests // Forest Ecology and Management. 2011. Vol. 261. P. 1707–1721.
9. Junninen K., Similä M., Kouki J., Kotiranta H. Assemblages of woodinhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pinedominated forests in Fennoscandia // Ecography. 2006. Vol. 29. P. 75–83.

Сазонова Т.А., Софронова И.Н., Новичонок Е.В., Придача В.Б.

Институт леса Карельского НЦ РАН, г. Петрозаводск
alt86@rambler.ru

ВОДНЫЙ РЕЖИМ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ

В контексте проблемы глобального изменения климата одной из актуальных является проблема устойчивости гидрологического цикла в лесных экосистемах. Однако до сих пор остается открытым вопрос о возможных ответных реакциях видов, их сообществ и экосистем в разных регионах на прогнозируемые изменения климата. Для оценки устойчивости сообществ и слагающих их видов к колебаниям климата необходимо располагать количественными характеристиками основных показателей состояния растений, которые можно рассматривать как норму для данных условий произрастания. В свою очередь, для оценки участия каждого вида в водном обмене всего фитоценоза важна информация о закономерностях изменчивости переменных этих процессов у отдельных видов. Анализ известных данных (Plant stems..., 1995; Meinzer et al., 2001; Шереметьев, 2005; Молчанов, 2007; Сазонова и др., 2011; Сенькина, 2013) показывает как различия показателей водного обмена у разных видов в одинаковых экологических условиях, так и их сходство у растений одного вида, но из разных мест обитания. Это свидетельствует о видоспецифичном характере процесса водного обмена, и, казалось бы, позволяет привлекать для анализа данные, полученные разными авторами. Однако неадекватность методик и длительности исследований порой дают значительные различия в результатах. Целью нашей работы было сравнительное исследование закономерностей временной (суточный, вегетационный период) и пространственной (крона дерева) изменчивости переменных водного режима лиственного (*Betula pendula* Roth) и хвойного (*Pinus sylvestris* L.) растений в условиях достаточного почвенного обеспечения водой и минеральными элементами.

Исследования проводили в средней тайге на экспериментальном участке Института леса КарНЦ РАН в сосняке черничном свежем (южная Карелия, N 61°45', E 34°20'). Таксационное описание древостоя и характеристика почв представлены в работе (Разнообразие почв..., 2006). Объектами исследования служили 20-летние деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth). Полевые исследования проводили в дневное время суток в июле-августе 2013 года в дни с разными погодными условиями. Для сравнительного анализа также использовали данные непрерывной и дискретной сезонной (май-сентябрь) регистрации показателей водного режима, полученные нами ранее (Ефимова, Кайбияйнен, 2001; Сазонова и др., 2011). Водные потенциалы почвы определяли тензиометрически (Соловьев, 1971], водные потенциалы корней (Ψ_r) и

облиственных (охвоенных) побегов ($\Psi_{ноб.}$) – методом камеры давления (Сазонова, 1979). В исследованиях 2013 года для измерения $\Psi_{ноб.}$ использовали камеру давления Plant Moisture Vessel SKPM 1400 (Skye Instruments Ltd., Великобритания). Для измерения скорости водного потока применяли тепловые методы: для определения относительной скорости ($V_{отн.}$) – метод стационарного нагрева (Тихов, 1979), абсолютной ($V_{абс.}$) – импульсный (Кайбияйнен и др., 1981). Метеорологические параметры определяли стандартными метеоприборами и с помощью системы LI-COR 6400XT (LI-COR Inc., США). Для обработки экспериментальных данных использовали корреляционный, регрессионный и дисперсионный анализы. Проверку гипотез и оценку существенных различий между средними величинами осуществляли с помощью критерия Стьюдента и критерия Фишера при 5%-ном уровне значимости.

Результаты нашего исследования показали, что водные потенциалы почвы (Ψ_n) в сосняке черничном свежем в зоне наибольшего распространения корней имели высокие значения в течение вегетационных периодов (май-сентябрь). Во все годы наблюдений Ψ_n не опускался ниже -0.05 МПа. Водные потенциалы корней (Ψ_k) деревьев сосны и березы были близки по величине и размаху колебаний в течение суток. Средние за вегетацию предрассветные и дневные Ψ_k составили -0.22 ± 0.02 и -0.32 ± 0.03 МПа (сосна) и -0.21 ± 0.03 и -0.27 ± 0.04 (береза) МПа. Вследствие мозаичности во влажности почвы в пределах объема корневой системы дерева Ψ_k обладали определенной пространственной вариабельностью, которая у сосны была ниже, чем у березы. Так, например, при определении Ψ_k как среднего из 5-10 измерений, относительная ошибка для сосны и березы составила 13-15 и 15-25% соответственно.

Сравнительное исследование водных потенциалов охвоенных (облиственных) побегов ($\Psi_{ноб.}$) сосны и березы показало сходство их суточной динамики. Наряду с этим отмечались всегда более высокие предрассветные величины $\Psi_{ноб. max}$ березы по сравнению с сосной. Так, например, максимальные предрассветные $\Psi_{ноб. max}$ березы и сосны составили -0.1 и -0.3 МПа соответственно. Сравнение минимальных дневных водных потенциалов охвоенных (облиственных) побегов ($\Psi_{ноб. min}$) деревьев сосны и березы выявило три варианта: первый - $\Psi_{ноб. min}$ березы выше, чем у сосны и второй - $\Psi_{ноб. min}$ березы ниже, чем у сосны, третий - $\Psi_{ноб. min}$ обоих видов близки между собой. Первый вариант наблюдали в начале вегетации (июнь) в фазу распускания листьев у растений березы, второй – в середине вегетации (июль) в фазу появления и роста молодой хвои у растений сосны. Эти периоды были довольно короткими и большую часть вегетации наблюдали близость значений $\Psi_{ноб. min}$ обоих видов. Наименьшие дневные $\Psi_{ноб. min}$ составили для сосны и березы соответственно -1.5 и -1.6 МПа. Размах суточных колебаний $\Psi_{ноб.}$ у березы был несколько выше, чем у сосны. Изменения $\Psi_{ноб.}$ в течение суток были связаны, прежде всего, с колебаниями погодных условий, поскольку почвенная влагообеспеченность растений была достаточной. Диапазоны изменчивости $\Psi_{ноб. max}$ и $\Psi_{ноб. min}$ сохранялись в разные вегетационные периоды, что явилось основанием для расчета их средних за вегетацию величин. В разные годы наблюдений они варьировали в незначительных пределах и составляли $-0.44 \pm 0.07 \dots -0.43 \pm 0.05$ МПа и $-1.01 \pm 0.14 \dots -0.97 \pm 0.07$ МПа (сосна) и $0.24 \pm 0.02 \dots -0.22 \pm 0.02$ и $-1.14 \pm 0.08 \dots -1.0 \pm 0.02$ МПа (береза). При сравнении максимальных и минимальных значений $\Psi_{ноб.}$ в разные годы исследования значимых различий не обнаружено ($p < 0.05$), что свидетельствует о постоянстве показателей в межгодовой динамике.

Величины $\Psi_{ноб. min}$ и $\Psi_{ноб. max}$ являются показателями водного дефицита [Hinckley et al., 1978]. При этом дневные водные потенциалы свидетельствуют о величине водного дефицита, сформировавшегося в растении вследствие нарушения баланса между расходом воды на транспирацию и поступлением ее из почвы, предрассветные - о степени восполнения этого дефицита. Поэтому $\Psi_{ноб. min}$ и $\Psi_{ноб. max}$ должны быть определенным образом связаны друг с другом. Зависимость между дневным (предыдущего дня) и предрассветным Ψ мы аппроксимировали линейными уравнениями:

$$\Psi_{ноб. max} = 0.25 \Psi_{ноб. min} - 0.19 \quad R^2 = 0.41 (Pinus sylvestris L.)$$

$$\Psi_{ноб. max} = 0.20 \Psi_{ноб. min} - 0.06 \quad R^2 = 0.23 (Betula pendula Roth)$$

Невысокие значения R^2 , что особенно характерно для растений березы, объясняются тем, что взаимосвязь Ψ_{min} и Ψ_{max} опосредована как влиянием других внутренних параметров, в первую очередь оводненности, так и факторов внешней среды.

Сравнительный анализ внутрикрупной вариабельности $\Psi_{ноб.}$ выявил существенные различия показателя у исследуемых видов. Так, у деревьев сосны изменчивость $\Psi_{ноб.}$ в кроне сравнительно невелика. Например, наибольшая разница при сравнении $\Psi_{ноб.}$ освещенных и затененных побегов, а также одинаково освещенных, но расположенных на разной высоте, составляла соответственно 0.17

и 0.25 МПа. В пасмурные дни она была ниже и составила 0.10 МПа. У березы, напротив, значения $\Psi_{ноб}$ изменялись в больших пределах в зависимости от высоты и уровня освещенности. Наибольшие различия наблюдали в теплую солнечную погоду. Так, по нашим данным при измерении $\Psi_{ноб}$ на высоте 12, 10, 7 и 5 м от основания дерева, их величины составили соответственно -1.12, -0.67, -0.61 и -0.56 МПа. Меньшая разница в $\Psi_{ноб}$ березы отмечалась в пасмурную погоду. Полученные результаты по внутрикрановой вариабельности $\Psi_{ноб}$, вероятно, могут свидетельствовать об однородности хвои сосны по признаку ксероморфности и значительных различиях в анатомической структуре листьев березы.

Наши исследования скорости водного потока по ксилеме ствола деревьев сосны и березы показали сходство их суточной динамики и существенные различия в величинах. Более высокие величины скоростей были отмечены у растений березы по сравнению с сосной. Так, максимальные значения линейной и объемной скорости, регистрируемые в летние месяцы, составляли у березы и сосны, соответственно, 26.5 см ч⁻¹ и 13.81 г см² ч⁻¹, 15.5 см·час⁻¹ и 9.95 г·см²·час⁻¹ (Ефимова, Кайбияйнен, 2001; Сазонова, Колосова, 2005). Средние за вегетационный период (май-сентябрь) среднесуточные скорости водного потока у сосны были 4.6 см·час⁻¹ и 3.2 г·см²·час⁻¹, средние среднесуточные за июнь-август у березы – 8.68 см ч⁻¹ и 5.65 г см² ч⁻¹. Различия в скоростях связаны, прежде всего, с особенностями строения древесины сосны и березы. Известно, что основными элементами древесины хвойных являются трахеиды, которые представляют собой мертвые клетки длиной от 0.5 до 15 мм. Стенки соседних трахеид содержат многочисленные поры, способствующие движению воды и растворов между трахеидами. Характерной чертой древесины покрытосеменных является наличие сосудов, состоящих из серии вертикальных клеток, у которых нет поперечной стенки (Крамер, Козловский, 1983). Для березы, в частности, отмечают рассеянно-сосудистое строение древесины с сосудами до 10 см длиной и диаметром 20 мкм (Ванин, 1949; и др.). Вследствие этого, меньшие размеры трахеид у хвойных, по сравнению с размерами сосудов лиственных пород, являются причиной большего сопротивления движению воды у сосны по сравнению с березой.

Проведенный анализ взаимосвязи скорости водного потока и движущих водный поток сил – водных потенциалов косвенным образом свидетельствует о более высокой проводимости ксилемы березы по сравнению с сосной. Сопоставление относительной скорости водного потока ($V_{отн.}$) и $\Psi_{ноб}$ показало, что увеличение движущей водный поток силы (уменьшение $\Psi_{ноб}$) до -0.4 МПа (береза) и -0.6 МПа (сосна) приводит к увеличению $V_{отн.}$. Изменение значений $\Psi_{ноб}$ в диапазоне -0.4...-0.6 МПа (береза) и -0.6...-0.85 МПа (сосна) не влияет на $V_{отн.}$. При значениях $\Psi_{ноб}$ ниже -0.6 МПа (береза) и -0.85 (сосна) $V_{отн.}$ уменьшается. Уменьшение водного потенциала характеризует, с одной стороны, увеличение движущей водный поток силы, что приводит к увеличению скорости потока, с другой – уменьшение $\Psi_{ноб}$ свидетельствует о нарастании водного дефицита в проводящей системе дерева. Ранее нами показано, что водный потенциал, соответствующий максимуму $V_{отн.}$, является показателем начала изменения оводненности водопроводящей системы дерева (Сазонова, Колосова, 2005). Из наших данных следует, что начало уменьшения оводненности ствола у березы происходит при более высоком значении $\Psi_{ноб}$. Диапазон $\Psi_{ноб}$, которому соответствует максимальная скорость водного потока у березы (-0.4 ... -0.6 МПа), сдвинут в сторону более высоких значений по сравнению с сосной (-0.6 ... -0.85 МПа).

Особый интерес представляют водные потоки, регистрируемые в ночное время. Известно, что интенсивность транспирации уменьшается в вечерние часы и при нулевой интенсивности ФАР прекращается (Веселков, Тихов, 1984; и др.). Водные потоки, благодаря наличию градиента водного потенциала в звене «почва-растение», не прекращаются и в ночное время. В течение ночи скорость водного потока уменьшается, а водный потенциал увеличивается, достигая предельных за сутки величин к предрассветному часу. Взаимосвязь величин ($V_{отн. min}$ и Ψ_{max}) мы аппроксимировали линейными уравнениями:

$$V_{отн. min} = -4.97 \Psi_{max} - 0.45 \quad R^2 = 0.59 (Betula pendula Roth)$$

$$V_{отн. min} = -7.11 \Psi_{max} - 2.05 \quad R^2 = 0.60 (Pinus sylvestris L.)$$

Более низкий (по абсолютному значению) коэффициент, показывающий угол наклона прямой, в уравнении связи березы (-4.97) по сравнению с сосной (-7.11) является еще одним свидетельством более низкого сопротивления движению влаги у березы по сравнению с сосной.

Таким образом, проведенное нами исследование переменных водного режима деревьев сосны и березы показало, что выявленные отличия в их величинах в большей степени обусловлены различиями эколого-биологических характеристик и поведенческих стратегий исследуемых видов.

Однако, одинаковый характер динамики показателей водного обмена сосны и березы может быть обусловлен сходством эволюционно выработанных адаптаций к меняющимся условиям среды.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 13-04-00827-а).

Литература

1. *Ванин С.И.* Древесиноведение. М.: Гослесбумиздат, 1949. 432 с.
2. *Веселков Б.М., Тихов П.В.* Связь транспорта воды по ксилеме с интенсивностью транспирации у сосны обыкновенной // Физиол. раст., 1984. Т. 31. № 6. С. 1099-1107.
3. *Ефимова И.Н., Кайбияйнен Л.К.* Сезонная динамика потоков пасоки и водопотребления у березы повислой // Лесоведение, 2001. № 4. С. 52-57.
4. *Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А., Тихов П.В.* Транспирационные потоки в ксилеме сосны и динамика потребления влаги // Лесоведение. 1981. № 2. С. 27-34.
5. *Краммер П., Козловский Т.* Физиология древесных растений. М.: Лесная пром-ть, 1983. 462 с.
6. *Молчанов А.Г.* Баланс CO₂ в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. Москва, 2007. 284 с.
7. *Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги.* М.: Наука, 2006. 287 с.
8. *Сазонова Т.А.* Применение камеры давления в экологических исследованиях // Биофизические методы исследований в экофизиологии древесных растений. Л.: Наука, 1979. С.86-97.
9. *Сазонова Т.А., Болондинский В.К., Придача В.Б.* Эколого-физиологическая характеристика сосны обыкновенной. Петрозаводск, 2011. 207 с.
10. *Сазонова Т. А., Колосова С. В.* Влияние факторов внешней среды на показатели водного обмена *Pinus sylvestris*, *Picea abies* (Pinaceae) и *Betula pendula* (Betulaceae) // Бот. журн., 2005. Т. 90. № 8. С.1227-1235.
11. *Сенькина С.Н.* Водный режим сосны и ели в фитоценозах Севера. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2013. 104 с.
12. *Соловьев С.А.* Применение тензиометров в экологических исследованиях // Экология, 1971. № 6. С. 93-95.
13. *Тихов П.В.* Тепловой метод непрерывной регистрации относительной скорости движения пасоки в ксилеме древесных растений // Биофизические методы исследования в экофизиологии древесных растений. Л.: Наука, 1979. С. 68-86.
14. *Шереметьев С.Н.* Травы на градиенте влажности почвы (водный обмен и структурно-функциональная организация). М, 2005. 271 с.
15. *Hinckley T.M., Lassoie J.R., Running S.W.* Temporal and spatial variations in the water status of forest trees // Forest Science, 1978. Vol. 20. P. 186-194.
16. *Meinzer F.C., Clearwater M.J., Goldstein G.* Water transport in trees: current perspectives, new insights and some controversies // Envir. and Experim. Botany, 2001. Vol. 45. P. 239-262.
17. *Plant stems: physiology and functional morphology.* San Diego: Academic Press, 1995. 196 p.

Сорокин Н.Д., Гродницкая И.Д., Евграфова С.Ю., Сырцов С.Н., Александров Д.Е.

Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН, г. Красноярск

microlab@ksc.krasn.ru

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИКРОБНЫХ КОМПЛЕКСОВ НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ КРИОЛИТОЗОНЫ СИБИРИ

Значительная часть наземных экосистем Сибири и их неотъемлемая составляющая лесные биогеоценозы функционируют в экстремальных условиях криолитозоны. При этом их устойчивое развитие обусловлено, наряду с другими факторами, биогеоценозическими функциями микробного сообщества - одного из самых реактивных компонентов лесного биогеоценоза. С другой стороны, на водосборных бассейнах в зоне сплошного распространения многолетнемерзлых грунтов при таянии мерзлоты, вызванного нарушениями древесного яруса в результате лесохозяйственной деятельности и частых лесных пожаров, существенно меняется динамика соединений углерода и азота, в том числе в виде парниковых газов CO₂, CH₄, N₂O. Эмиссия этих газов имеет существенную связь с функциональной активностью микроорганизмов.