

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ  
ЖИВОТНЫХ ИМ. А. Н. СЕВЕРЦЕВА

---

Во правах рукописи

КАЯБИЯНЕН Лев Константинович

УДК 574.24 : 581.112 + 581.116

**ЭКОФИЗИОЛОГИЯ ВОДНОГО РЕЖИМА  
СОСНЫ И СОСНОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ**

(ОЗ. 00.16 – экология)

А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Москва 1990

140195к

Диссертационная работа выполнена в Институте леса  
Карельского филиала АН СССР

Официальные оппоненты: доктор географических наук  
Ю. Г. ПУЗАЧЕНКО  
доктор биологических наук  
И. И. СУДНИЦИН  
доктор биологических наук  
Ю. Л. ПЕЛЬНИКЕР

Ведущая организация - Ботанический институт  
им. В. Л. Комарова АН СССР

Защита состоится " " .....1990 г. в ч. на  
заседании специализированного совета Д 002.48.02 по защите  
диссертаций на соискание ученой степени доктора биологиче-  
ских наук при Институте эволюционной морфологии и экологии  
животных им. А. Н. Северцева АН СССР  
(117071, Москва, Ленинский проспект. 33).

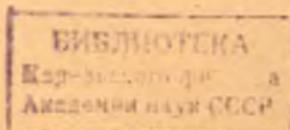
С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке  
Института эволюционной морфологии и экологии животных  
им. А. Н. Северцева АН СССР.

Автореферат разослан " " 1990 г.

Ученый секретарь  
специализированного совета  
канд. биол. наук

Л. Т. Капралова

140195к



## ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Сплошная вырубка лесов, массовое осушение болот, ирригация земель, создание искусственных морей привело в настоящее время как к изменению гидрологического режима отдельных территорий, так и к нарушению постоянного гидрологического цикла Земли. Ускорение стока поверхностных вод в результате неправильного землепользования, загрязнение естественных водоемов промышленными отходами способствуют все более ускоряющемуся сокращению запасов пригодной для жизни воды.

Наиболее эффективными природными регуляторами гидрологического цикла являются леса. Поступающая под лесной полог влага в виде сильных нерегулярных дождей аккумулируется в лесной подстилке, просачивается в почву и достигает глубоких водоносных горизонтов. Существенная часть запасенной лесами влаги постепенно в течение вегетационного периода возвращается в атмосферу путем транспирации. Причем это не простой возврат влаги в виде физического испарения. Процесс транспирации связан с воспроизводством одного из важнейших ресурсов Земли — биологических ресурсов растительности.

Потребление и транспирационный расход влаги древесным ярусом лесных сообществ — сложная фаза гидрологического цикла. Это физиологический процесс, регулируемый как механизмами внутренней регуляции, так и экологическими факторами среды. В настоящее время довольно хорошо известны некоторые общие закономерности водного обмена древесных, разработаны позитивные подходы к их исследованию. Однако, учитывая большое разнообразие видов и широкие ареалы их распространения, для познания динамики потребления влаги отдельными видами в каждой конкретной экологической ситуации имеющейся научной информации явно недостаточно. Практически слабо изучены закономерности водного обмена лесных ценозов. Поэтому исследование динамики водного обмена конкретного вида, параметров и

переменных, регулирующих этот процесс, познание закономерностей потребления влаги древостоями, разработка методов исследования количественных величин потребления влаги должно служить не только восполнению пробелов в теоретических знаниях об экофизиологии одного из важнейших проявлений жизнедеятельности растений, но и иметь практическое значение для измерений одной из наиболее трудно определяемых статей водного баланса лесных ценозов - транспирационного расхода влаги древесным ярусом.

Цель и задачи. Целью исследования являлось - на основе совершенных технических средств с использованием термодинамического подхода и методов математического моделирования изучить динамику водного обмена сосны (*Pinus silvestris* L.) в системе "почва-растение-атмосфера" (ПРА), выявить количественные показатели потребления и транспирационного расхода влаги отдельными соснами и сосновыми древостоями, растущими в разных экологических условиях.

В задачи работы входило:

1. Разработать комплекс оборудования для автоматической регистрации динамики потребления (скорости потоков в ксилеме) и транспирационного расхода влаги древесными растениями в полевых условиях.

2. Выявить специфичные для вида особенности структуры разных звеньев транспортной системы сосны, влияющие на динамику водного обмена.

3. Исследовать суточную и сезонную динамику потребления и транспирационного расхода влаги сосной, влияние внешних и внутренних параметров и переменных на интенсивность данных процессов, изучить механизмы формирования водного дефицита.

4. Разработать математическую модель динамики водного обмена сосны, учитывающую регулируемую роль как внутренних механизмов, так и экологических факторов среды.

5. Исследовать закономерности водного обмена лесных ценозов и разработать простой метод исследования наиболее трудно определяемой статьи водного баланса древостоев - количества расхода влаги древесным ярусом, измерить эту величину у сосновых древостоев, растущих в разных экологических условиях.

6. Исследовать пути приспособления водного режима сос-

новых древостоев к разным гидрологическим условиям и выявить зависимости между водным режимом и продуктивностью.

Научная новизна. Осуществлено экофизиологическое исследование динамики водного обмена сосны и сосновых древостоев, в ходе которого:

1. Показано наличие строгих линейных связей между площадями поперечных сечений ксилемы разных органов сосны, а также между площадью поперечного сечения заболони ствола и биомассой хвои и тонких всасывающих корней. Полученные зависимости могут быть использованы при исследовании таксационной характеристики сосновых древостоев и распределения биомассы в пространстве древостоя.

2. Разработан и обоснован тепловой импульсный метод, позволяющий измерять абсолютные скорости потоков в ксилеме в  $г/см^2$  час. Метод может быть использован в полевых условиях и может быть рекомендован для внедрения в практику исследований динамики водного режима древесных растений и воднобалансовых характеристик фитоценозов.

3. Измерены пространственные и временные вариации скоростей потоков и транспирационного расхода влаги и показано, что в динамике водного обмена и формировании водного дефицита в ассимилирующих органах существенную регулирующую роль (кроме устьиц) играют изменяющиеся во времени сопротивление ксилемы.

4. Показано, что водный обмен сосны происходит при постоянном наличии некоторого водного дефицита в ксилеме, что вызывает непрерывное потребление влаги из почвы и почти постоянное наличие водных потоков в ксилеме даже в ночные часы.

5. Разработана математическая модель суточной динамики водного обмена сосны, отличающаяся существенной полнотой и тем, что влияющие на водный режим переменные и параметры в разных звеньях континуума ПРА рассматриваются в единой целостной системе. Модель позволяет рассчитывать суточную динамику расхода и потребления влаги, градиентов водного потенциала и сопротивлений движению влаги в транспортной системе растения.

6. При длительных исследованиях в разных типах леса путем регистрации скоростей потоков влаги в стволах деревьев

измерены количественные величины транспирационного расхода влаги и показано, что в любом сосновом древостое за вегетационный период единица площади поперечного сечения заболони проводит и единица массы хвой транспирирует постоянное количество влаги. Постоянство характеристик водных потоков обосновывается выявленной константностью среднегодовых величин других показателей водного обмена.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Ксилема сосны обладает высоким сопротивлением движению влаги, что является причиной малых скоростей потоков в ее транспортной системе, и вследствие этого весь транспирационный расход влаги (в течение суток и более) происходит из запасов влаги в стволе. Величина сопротивления существенно образом изменяется во времени из-за процесса дегидратации-регидратации ствола, сопровождающегося замещением влаги в элементах транспортной системы газом или наоборот. Обнаруженное явление противоречит когезионной теории движения влаги в древесных растениях, основанной на неразрывности водных нитей.

2. Высокое, изменяющееся во времени сопротивление приводит к ограничениям в проводимости ствола. Причиной формирования водного дефицита в ассимилирующих органах может служить не только недостаток в почвенной влаге, но и дефицит влаги в ксилеме, возникающий из-за преобладания транспирации влаги над ее притоком. Отсюда при описании динамики водных потоков и при моделировании процесса водного обмена необходимо учитывать характерные особенности поведения переменных во всех звеньях системы "почва-растение-атмосфера".

3. Предельные проводимости ксилемы достигаются при довольно низких значениях величин регулирующих экологических факторов среды. Средние за вегетационный период среднесуточные значения скоростей потоков в ксилеме постоянны. Единица площади поперечного сечения проводящей ксилемы за вегетационный период в любом типе леса проводит одинаковое количество воды.

4. Сосна обладает сбалансированной системой водного транспорта. У деревьев в разных типах леса между площадью поперечных сечений ( $S$ ) ксилемы разных органов,  $S$  заболони, массой хвой и массой тонких всасывающих корней существуют

строгие линейные регрессионные связи.

5. Так же как единица  $S$  заболони проводит, единица массы (поверхности) хвои в пологе любого типа сосняков за вегетационный период транспирирует постоянное количество воды. Для синтеза единицы массы органического вещества в древостое расходуется постоянное количество влаги. Следовательно, для осуществления процесса роста и развития древостоя в течение любого вегетационного периода в разных экологических условиях единица массы его ассимиляционного аппарата должна израсходовать постоянное количество воды.

6. Константность коэффициентов транспирационной способности хвои и проводящей способности ксилемы подтверждается постоянством среднегодовых значений других показателей водного обмена (градиентов водного потенциала, сопротивлений и влажности ксилемы) и является результатом приспособления процесса водного обмена к постоянным для данного региона среднегодовым значениям метеорологических параметров.

7. Приспособление к изменяющимся условиям гидрологического режима происходит не за счет изменения транспирационной способности хвои и проводящей способности ксилемы, а путем сохранения оптимальных отношений между элементами транспотной системы при помощи структурных адаптаций. Ухудшающийся водный режим оказывает воздействие на продуктивность сосновых древостоев не только в результате уменьшения интенсивности процесса ассимиляции  $CO_2$  вследствие водного стресса, но и в результате наблюдающегося явления адаптивной регуляции структуры - отмирания всасывающих корней, проводящих слоев ксилемы и опада хвои.

Практическая значимость работы. Разработанная аппаратура, используемый комплекс методик исследования и обработки данных позволяют исследовать динамику водного обмена и взаимные связи между переменными в разных звеньях системы ПРА у древесных пород в лесных сообществах, растущих в любых экологических условиях. Усовершенствованная методика теплового импульса дает возможность измерить абсолютные величины потребления влаги разными деревьями и древостоями, а также исследовать вариабельность запасов влаги в ксилеме. Установ-

ленные строгие закономерности в структурной организации сосны (линейные регрессионные связи), значительно сокращая объем работ, могут быть использованы при исследовании фитомассы древостоев, распределения массы хвои в пространстве древостоя и кроны дерева, что необходимо при экофизиологических исследованиях биопродукционного процесса и продуктивности лесов.

Выявленные в работе коэффициенты транспирационной активности хвои, проводящей способности ксилемы и величины транспирационных коэффициентов могут быть использованы для расчета при нетрудоемких исследованиях количественных величин одной из статей водного баланса - потребления влаги древесным ярусом сосновых лесов, а также для исследования их продуктивности.

Разработанные методы исследования структуры древостоев и их водного обмена могут служить простым способом полигонных исследований для разработки методики дистанционного зондирования фитомассы и энерго-массообмена лесных сообществ.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены на: всесоюзном совещании "Влияние света, тепла и влаги на сезонное развитие древесных растений" (Москва, 1974), I, II, III всесоюзных конференциях "Проблемы физиологии и биохимии древесных растений" (Красноярск, 1974; Красноярск, 1982; Петрозаводск, 1989), XII Ботаническом Конгрессе (Ленинград, 1975), VII, VIII, IX, X всесоюзных совещаниях "Биологические проблемы Севера" (Петрозаводск, 1975; Кировск, 1979; Сыктывкар, 1981; Магадан, 1983), всесоюзном симпозиуме "Биофизические и системные исследования в лесной биогеоценологии" (Петрозаводск, 1976), всесоюзном совещании "Вопросы адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды" (Петрозаводск, 1981), всесоюзном совещании "Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях" (Иркутск, 1982), международной конференции IUFRO "Crop physiology of forest trees" (Helsinki, 1984), VIII всесоюзном симпозиуме по водному режиму растений (Ташкент, 1984), всесоюзном совещании "Теория, методология и практика системных исследований" (Москва, 1984), всесоюзной школе "Математическое

моделирование в биогеоценологии" (Петрозаводск, 1985), всесоюзном совещании "Стабильность и продуктивность лесных экосистем" (Тарту, 1985), международном совещании "Coupling of Carbon, Water and Nutrient Interactions in Woody Plant-Soil systems" (Knoxville, Tennessee, USA, 1985), всесоюзном совещании "Использование аэрокосмической информации при изучении энергии и массообмена экосистем" (Суздаль, 1987), международных симпозиумах IUFRO "Проблемы экофизиологии лесных хвойных пород" (Таллинн, 1988), "Forest modelling" (Helsinki, 1989), XXIII всесоюзной школе по автоматизации научных исследований (Кишинев, 1989), всесоюзном совещании "Экология лесов севера" (Сыктывкар, 1989) и на ряде международных, всесоюзных и республиканских рабочих совещаний.

По материалам диссертации опубликовано 48 работ.

Структура и объем работы. Диссертации состоит из введения, шести глав и заключения с основными результатами. Работа изложена на 252 страницах машинописного текста, содержит 30 рисунков (26 с.), 14 таблиц (9 с.) и список литературы (22 с.), включающий 243 работы, в том числе 149 иностранных авторов.

## Глава 1. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО РЕЖИМА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Влияние особенностей среды и способность растений к саморегуляции накладывает у разных видов в каждой конкретной экологической ситуации свой неповторимый отпечаток на динамику водного обмена. К настоящему времени исследованиями того процесса у разных растений получено большое количество разнородной информации о его динамике и о параметрах и переменных, регулирующих данный процесс. Эта информация позволяет выявить некоторые общие закономерности, характерные для водного режима древесных, и поэтому ее анализ для данной работы представляет самостоятельный интерес.

В настоящее время наиболее плодотворные результаты при изучении водного режима растений можно получить, исследуя термодинамические свойства воды в разных звеньях системы ПРА. Интерес к этой энергетической характеристике воды воз-

ник еще в начале века (Dixon, 1914), и наиболее строгие представления пытался ввести Вальтер (Walter, 1931). Среди отечественных физиологов существенная роль в разработке термодинамического подхода принадлежит Алексею (1948). Успешно использован данный подход в работах Судницина, Цельникер (1960), Вэнзудаева (1969), Судницина (1964, 1966, 1971, 1979), Орлова, Кошелькова (1971), Орлова (1974), Андреева (1978), Богатырева (1982), Залялова (1969, 1984). Наиболее глубокое развитие проблема использования законов термодинамики в физиологии растений получила в трудах Слейчера и Тейлора (Слейчер, 1970; Slatyer, Taylor, 1960; Taylor, Slatyer, 1961, 1962). Их заслугой по мнению Ритчи и Хинкли (Ritchie, Hickley, 1979), является то, что они разработали систему представлений для количественного определения водного статуса растений и снабдили физиологов последовательной теоретически обоснованной терминологией.

Согласно принципам термодинамики критерием изменения состояния влаги в любой части системы ПРА служит водный потенциал ( $\Psi$ ). Градиенты  $\Psi$  создают движущую силу для перемещения влаги во всей системе. Суммарный водный потенциал – величина интегральная, его изменение происходит под влиянием различных сил: гидростатических, осмотических, матричных, гравитационных. Для ксилемного сока древесных величины матричного и осмотического потенциала малы (Boyer, 1967), и ошибка из-за их неучета не превышает обычно  $-0,01$  МПа (Рахи, 1973). Величина  $\Psi$  ткани зависит от содержания влаги в ней и описывается классической диаграммой Хефлера (Höfler, 1920). Поэтому колебания  $\Psi$  представляют собой прямую реакцию ткани на недостаточное снабжение водой (Лархер, 1978). В зарубежной литературе величину  $\Psi$  часто называют "водным стрессом" и используют для оценки дефицита влаги в растении или почве (Waring, Cleary, 1967; Sucoff, 1972).

Временные изменения  $\Psi$  у растений имеют ярко выраженный суточный ритм (Судницин и др., 1971; Turner, Waggoner, 1968; Sucoff, 1972; Hellkvist, Parsby, 1976; Whitehead, Jarvis, 1981 и др.). Известно, что параметры ритмов  $\Psi$  имеют определенный физиологический смысл и по-разному зависят от динамики факторов среды (Hickley, Ritchie, 1975). Максимальное за сутки значение  $\Psi_{\max}$  регистрируется перед рассветом. Его величина за-

висит, в основном, от влажности и водного потенциала почвы. Величина минимального за сутки значения водного потенциала -  $\Psi_{\min}$  коррелирует с дефицитом влажности воздуха и связана с интенсивностью транспирации. Большой интерес представляют "пороговые" значения  $\Psi$ . Величины  $\Psi$  побегов, при котором происходит частичное или полное закрытие устьиц днем, для хвойных, в зависимости от вида, могут колебаться от -1,2 до -2,5 МПа (Lopushinsky, 1969; Rock et al., 1977; Running et al., 1975; Sucoff, 1972; Jarvis, 1980). Сосна на песчаных почвах начинает испытывать дефицит в почвенной влаге при  $\Psi$  почвы меньше -0,2 МПа (Орлов, Кошельков, 1971).

Деревья обладают протяженными водными путями, и для транспорта влаги по ним необходимы существенные градиенты  $\Psi$ . Путем взятия образцов с разных высот были измерены градиенты  $\Psi$  в пространстве крон разных видов (см. Whitehead, Jarvis, 1981). Измеренные в ночные часы минимальные градиенты у разных видов колебались от 0,008 до 0,04 МПа/м. В дневные часы градиенты возрастают, и даже у рода *Pinus* обнаружены изменения совершенно различной величины: от 0,01 до 0,08 МПа/м, (Waggoner, Turner, 1971) до отсутствия изменений (Whitehead, Jarvis, 1981).

Сопротивления движению влаги в транспортной системе играют большую роль в водном обмене древесных. Для расчета величин сопротивлений ( $R$ ) обычно применяется аналог закона Ома (Huber, 1924; Van den Honert, 1948). Сопротивление движению влаги во всей системе ПРА складывается из  $R$  отдельных ее звеньев. Определение  $R$  в этих звеньях - не легкая задача, и трудности возникают из-за сложности измерений скоростей потоков. Поэтому не приходится удивляться большим различиям в измеренных величинах  $R$ . Например, сопротивление звена "почва-корень" у хвойных по одним результатам превышает сопротивление ксилемы дерева (Roberts, 1977, 1978), по другим несколько меньше (Hellkvist et al., 1980), или меньше в 2-3 раза (Hellkvist et al., 1974). Однако, несмотря на противоречивость имеющейся в литературе информации, из ее анализа можно сделать некоторые общие выводы.  $R$  ксилемы ствола возрастает от основания к вершине, увеличивается в ветвях и еще более в ответвлениях высших порядков (Hellkvist et al., 1974). Сопротивление ксилемы изменяется во вре-

мени, хотя пределы этих изменений неизвестны. Возможной причиной временной изменчивости  $R$  является процесс регидратации - дегидратации ксилемы, сопровождающийся обратимым явлением замещения воды газом (Gregory, 1972; Waring, Running, 1978; Whitehead, Jarvis, 1981; Zimmerman, 1983; Крамер, Козловский, 1983). Удельное сопротивление ксилемы у хвойных в 5 раз превышает Руд у рассеяннососудистых и в 10 раз - у кольцесосудистых листовенных пород. Наибольшей изменчивостью и влиянием на динамику водного обмена отличается  $R$  в звене "хвоя-атмосфера", т.е. проводимость устьиц.

Поглощение воды, а отсюда и вся динамика водного обмена дерева в значительной мере зависит от количества доступной влаги в звеньях системы ПРА. Полевыми исследованиями показано, что уменьшение  $\Psi$  почвы до  $-0,2$  МПа не влияет на величины  $\Psi$  корней и хвои (Орлов, Взмуждаев, 1969; Орлов, Кошельков, 1971). До 80% воды (от полного насыщения) в корневой зоне может быть исчерпано на транспирацию прежде, чем проявится влияние  $\Psi$  почвы на  $\Psi_{\max}$  сосны (Sucoff, 1972; Hincley, Ritchie, 1973; Reed, Waring, 1974). Роль ксилемы, как резервуара влаги, давно известна (см. Whitehead, Jarvis, 1981; Крамер, Козловский, 1983). В сосновых насаждениях этот резервуар может обеспечить 66-96 часов транспирации (Jarvis, 1975; Waring et al., 1979). Согласно результатам других исследований роль запасов в заболони незначительна (Roberts, 1976; Running, 1980). В результате использования этих запасов на транспирацию, влажность ксилемы изменяется как в течение суток на 10-20% (Крамер, Козловский, 1983; Swanson, 1970; Waring, Running, 1978), так и в течение вегетационного периода (Gibbs, 1935, 1958), достигая значений 60-70% от насыщения (Waring et al., 1979). Игруют роль как источники влаги для транспирации и мягкие ткани хвои, камбия и флоэмы, которые могут отдавать от 20 до 30% запасенной в них воды. Изменение влажности тканей приводит к изменению их  $R$  и  $\Psi$ , что в свою очередь оказывает существенное влияние на динамику потоков.

Физический механизм движения воды в системе ПРА является предметом многочисленных работ (Слейчер, 1970; Нобел, 1973; Cowan, 1965; Dainty, 1969; Elfing et al., 1972 и др.). Согласно современным представлениям, вода движется по градиенту водного

потенциала, и для поддержания потока необходимо, чтобы соблюдалось соотношение  $\Psi$  почвы  $>$   $\Psi$  корней  $>$   $\Psi$  хвои  $>$   $\Psi$  атмосферы. Контроль над общим потоком осуществляется на границе "лист-воздух", т.е. регулирующая роль устьиц наиболее существенна в динамике водного обмена. Любой фактор, внутренний или внешний, вызывающий изменение величины  $\Psi$  или  $R$  любого из звеньев системы ПРА, вызывает изменение скорости потока (Слейчер, 1970)

Из результатов исследований динамики водного обмена у разных древесных пород, растущих в разных экологических условиях, составлена хотя и общая, но достаточно логичная картина данного процесса (Huber, Schmidt, 1936; Kramer, 1937; Swanson, 1972; Jarvis, 1976; Whitehead, Jarvis, 1981; Крамер, Козловский, 1983 и др.). На основании этой картины можно составить представление и о феномене возникновения водного дефицита, связанном с преобладанием транспирационного расхода влаги над ее поступлением из почвы. Однако, следует отметить, что процесс водного обмена очень динамичен, и количественные величины его показателей зависят от вида, внешних условий и механизмов внутренней регуляции. Имеющиеся в литературе результаты исследований часто несопоставимы, а иногда и противоречивы. В работе Хинкли и др. (Hinckley et al., 1978, tabl. 5, p. 48) приведено большое количество данных о скоростях потоков у древесных растений. Поражает большая вариабельность величин и отсутствие закономерностей в их изменчивости. Даже для рода *Pinus* полученные величины линейной скорости потока влаги в ксилеме изменяются от 0 до 30 см/час для *Pinus halepensis* (тепловой метод) и от 2 до 200 см/час для *Pinus contorta* (метка <sup>32</sup>P). Таким образом, для описания динамики водного обмена отдельного вида в конкретных экологических условиях имеющейся в литературе информации совершенно недостаточно.

Проблема исследования потребления влаги целыми насаждениями не менее сложна, и трудности возникают прежде всего из-за методики исследования. Обычно используются или способы исследования транспирации (метод "быстрого взвешивания" Л. А. Иванова (1918) или расчет по эмпирическим данным о проводимости устьиц и дефиците насыщения водных паров в воздухе), или метод исследования составляющих энергетического баланса. Измерение интенсивности транспирации осуществляется на уров-

не побега, и интегрирование полученных в отдельных точках результатов по пространству кроны или древостоя — сложная процедура. Необходимы трудоемкие исследования variability процесса транспирации и распределений разного рода листы в пологе древостоя. Измерения составляющих энергетического баланса протяженных и неоднородных по структуре лесных ценозов также могут привести к существенным ошибкам. Отсюда имеющиеся оценки потребления влаги древостоями весьма приблизительны. Однако имеется большое количество информации о потреблении влаги лесными насаждениями, особенно сосновыми древостоями (Иванов и др., 1951; Ахромейко, 1950; Молчанов, 1952; Костюкевич, 1954; Кошечев, 1955; Судаков, 1961; Воронков, 1973; Лир и др., 1974; Steward, Thom, 1973; McNeil, Shuttleworth, 1975; Waring et al., 1979; Tajehman et al., 1979).

Из анализа имеющихся результатов, несмотря на использование при их получении довольно грубых аппроксимаций, можно получить весьма полезные выводы. Расход влаги насаждением является функцией листовой массы. Возраст насаждения влияет на потребление преимущественно через увеличение или уменьшение массы листы, поэтому транспирационный расход на тонну листы приблизительно одинаков для древостоев разных возрастов. При наличии больших различий в интенсивности транспирации у лиственных и хвойных пород показатели общего расхода влаги насаждениями довольно близки. Причина здесь в большей массе листы у хвойных, хотя и испаряют они слабее (см. Лир и др., 1974).

Наиболее плодотворным способом исследования сложных систем следует считать метод построения математических моделей. В настоящее время нет строгой в физическом смысле теории водного обмена растений, и моделирование этого процесса тормозится не отсутствием математических средств, а наличием существенных пробелов в экспериментальных исследованиях. Попытки поиска зависимости показателей водного обмена от факторов внешней среды не дали хорошего результата. В динамике устьичной проводимости, а следовательно, и транспирации только до 3/4 краткосрочных вариаций удалось объяснить изменениями в потоке солнечной радиации и величинах дефицита влажности воздуха (см. Jarvis, 1980), корреляционные зависимости между

$\Psi$  листа и рядом внешних факторов описывают только от 70 до 86% вариаций  $\Psi$  (Hellkvist, 1973; Pereira, Kozlovski, 1976; Kaufmann, 1975). Термодинамический подход дал лишь единый способ описания движения влаги в системе ПРА, и модели, построенные на основе соотношений типа закона Ома, удачны для предсказания градиентов  $\Psi$  только в короткие временные интервалы (Thompson, Hinckley, 1977).

Более совершенны модели, в которых использованы эмпирически найденные зависимости между отдельными показателями водного обмена. Имеется целый ряд подобных попыток. Разработаны модели, где для описания изменений  $\Psi$  и скоростей потоков включены дневные и сезонные изменения проводимостей (Hellkvist, Parsby, 1976; Roberts, 1977; Waring, Running, 1978) или изменения водных запасов и емкости (Landsberg et al., 1976; Running et al., 1975; Waring, Running, 1976). Используются некоторые эмпирические функции и в модели транспирации четырех видов древесных субальпийских лесов (Kaufmann, 1984). Из-за отсутствия экспериментальных данных для количественного описания поведения переменных часто используются функции и уравнения, построенные на основе логических соображений. На этом пути имеются успехи в разработке теоретической модели динамики водного обмена древесного растения как такового (Landsberg, 1986). Однако, несмотря на имеющиеся успехи в разработке общих концепций, практическая их ценность пока мала (Jarvis et al., 1981). Постановка задачи строгого количественного описания динамики водного обмена определенного вида в конкретных экологических условиях неизбежно приводит к необходимости осуществления широких и длительных экспериментальных исследований.

## Глава II. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования динамики водного обмена сосны и сосновых древостоев проводились в полевой лаборатории, расположенной в 50 км севернее г.Петрозаводска (южная Карелия, 62°13' с.ш., 34°10' в.д.). Объектами исследования служили средневозрастные древостои, произрастающие на песчаных почвах с разным уровнем грунтовых вод (от 6 м до 0,6 м). Характеристика насаждений,

их продуктивность, почвы, рельеф исследованы сотрудниками Института леса и опубликованы (Казимиров и др., 1977). Наши исследования проводились в насаждениях с характеристиками, представленными в табл. 1.

Табл. 1.

Таксационная характеристика исследуемых насаждений

Типы леса	Воз- раст (лет)	Сос- тав пород	Высо- та (м)	Диаметр (см)	Число ство- лов на га	Плот- ность (м <sup>3</sup> )	За- пас (м <sup>3</sup> )	Теку- щий при- рост	Класс бони- тета
С. лишай- никовый	30	10С	3,0	4,3	7000	0,75	35,6	2,2	V
С. брус- ничный	55	9С1В	13,0	13,4	1482	0,82	144	5,2	III,3
С. черничн. свежий	60	9С1В	15,9	18	1068	0,85	194	7,3	II,7
С. кустарн. долгомошн.	65	8С2В	11,5	11,4	2216	0,8	118	4,3	IV,4

Закономерности формирования структуры сосны исследовались нами и в других географических регионах: на северной границе ареала распространения сосны в Лаппландии (Финляндия, Муддусярви) и на юге - в Воронежской обл. (Воронежский заповедник). В Лаппландии объектами служили сосны из сосняка лишайникового 40-летнего возраста с числом стволов на га - 7050, средней высотой - 3,1 м и диаметром - 4,2 см (на 0,1 высоты), в Воронежской области - культуры сосны 21-летнего возраста (6300 экз./га, ср. высота - 7,5 м, диаметр - 7,6 см).

Поскольку нашей промышленностью стандартная аппаратура для исследований водного обмена не выпускается, нами для осуществления поставленной задачи были сконструированы и смонтированы системы регистрации всех основных показателей этого сложного явления. Для регистрации интенсивности транспирации использовался метод дифференциального психрометра. Смонтиро-

ванная автоматическая система путем прокачки воздуха из листовых полиэтиленовых камер полуоткрытого типа позволяла непрерывно и длительное время регистрировать интенсивность процесса в 12 точках (Веселков, 1979). Для регистрации относительной скорости потока влаги в ксилеме использовался тепловой метод непрерывного нагрева (Vieveg, Ziegler, 1960; Карманов, Савин, 1964; Карманов, Рябова, 1968; Ittner, 1968; Saddler, Pitman, 1970; Тихов, 1979). Для измерения абсолютных величин скоростей потоков влаги (в см/час, г/см<sup>2</sup> сек) использовался тепловой импульсный метод (Huber, 1932; Marschall, 1958). Применяемая нами установка позволяла регистрировать кривую распространения теплового импульса на диаграммную ленту. Из данной кривой определяется время наступления теплового равновесия между датчиками температуры, по которому легко рассчитывается линейная скорость потока (V). Для определения объемной скорости в г/см<sup>2</sup> час (U) необходимо знание величины влажности древесины (Wa). Нами разработан способ определения Wa непосредственно из кривой распространения теплового импульса. Показано, что между временем достижения максимальной разности температур и температуропроводностью среды (a) существует простая функциональная связь. Учитывая, что зависимость между a и Wa известна (Ванин, 1949), легко рассчитать величины Wa и U (Кайбияйнен и др., 1981). Усовершенствованный нами тепловой импульсный метод прост (время одного измерения - от 2 до 10 минут) и использован нами для исследования динамики потребления влаги древесостоями и запасов влаги в активной ксилеме насаждений.

Для измерения водных потенциалов побегов (хвои) и корней был использован метод камеры давления (Scholander et al., 1964; Waring, Cleary, 1967; Сазонова, 1979). Величины  $\Psi$  в разных точках ствола и ветвей исследовали методом заключения ветвей или ответвлений второго порядка в полиэтиленовые мешки (Héllkvist et al., 1974). Изолированные ветви играют роль тензиометра, и  $\Psi$  побегов уравнивается с  $\Psi$  ксилемы в месте прикрепления ветви. Водный потенциал почвы измерялся тензиометрическим методом (Соловьев, 1971) на глубине 10-20 см, т.е. в зоне наибольшего распространения корней. Параллельно с измерениями  $\Psi$  побегов производились исследования влажности по-

бегов и почвы. Данные величины определяли термовесовым методом с повторностью, позволяющей получить статистически достоверные результаты.

Сопротивления движению влаги в звеньях транспортной системы ( $R$ ) рассчитывались по аналогу закона Ома с использованием полученных величин  $U$  и градиентов  $\Psi$ . Учитывая нестационарность потока и свойство ксилемы служить емкостью для влаги, использование данного способа расчета не всегда корректно (Richter, 1973; Jarvis, 1975; Hinckley et al., 1978). Однако, использование для расчета  $R$  средних за длительный период значений  $U$  и градиентов  $\Psi$ , когда вся влага, поглощенная корнями, транспирируется в атмосферу, применение аналога закона Ома можно считать обоснованным.

Существенную информацию о динамике водного обмена может дать регистрация колебаний геометрических размеров ствола. В данной работе для длительной регистрации был использован сконструированный в лаборатории электрический дендрограф, состоящий из датчиков, преобразующих механические перемещения в электрический сигнал, и системы автоматической регистрации (Бальков, 1979). Точность регистрации - 2-4 мкм. Температуру и влажность воздуха, интенсивность солнечной радиации в кроне сосны и над пологом леса записывали стандартными метеорологическими приборами. В период непрерывной регистрации интенсивности транспирации, относительной скорости потока влаги в ксилеме и колебаний диаметра ствола в течение вегетационных периодов 1977-1979 гг. было также измерено более 2800 значений  $\Psi$  побегов и корней и около 3500 значений  $U$ . Объектами служили отдельные сосны разного возраста в исследуемых типах леса.

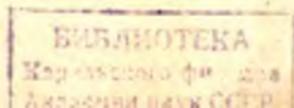
Интенсивность и динамика водного обмена у разных видов древесных растений существенным образом зависит от структуры и характерных особенностей транспортной системы. Для изучения геометрических особенностей движения влаги в ксилеме, площадей активной ксилемы и количества годичных слоев, проводящих воду в корнях, стволах и ветвях, был использован метод красок (фуксин кислый). Объектами для исследования связи между площадями поперечных сечений проводящей ксилемы корней, ствола и ветвей служили сосны разного возраста в исследуемых

сосняках Карелии, Лапландии и Воронежской области. В каждом древостое у 20 сосен измеряли диаметры (без коры) всех проводящих корней, ствола (на уровне 1,3 м, под кроной и между мутовками) и всех ветвей. У 20 ветвей разного возраста в каждом древостое измеряли диаметры ветвей, диаметры всех ответвлений второго порядка и сухую массу хвои. Путем фитометрических измерений хвоинок определяли площадь хвои. В Карелии в сосняке лишайниковом было раскопано 16 корней. У каждого корня измерили диаметр и сухую массу тонких корней ( $\ll 1$  мм).

### Глава III. СБАЛАНСИРОВАННОСТЬ СИСТЕМЫ ВОДНОГО ТРАНСПОРТА У СОСНЫ

Эксперименты с введением краски в поток влаги в ксилеме показали, что в корне все годовичные слои проводят воду (Stone, Stone, 1975) и вода движется прямо вдоль оси корня. В стволе наблюдается спиральное движение (Vite, Rudinsky, 1959; Zimmermann, Brown, 1971) с закручиванием спирали слева направо. Шаг спирали связан с распределением ветвей в кроне, и на расстоянии шага располагается постоянное (8-9) число мутовок. Количество годовичных слоев, проводящих воду, равно количеству живых мутовок. От основания кроны и выше все поперечное сечение ствола проводит воду. Таким образом, место, где в стволе (ветвях) исчезает ядровая древесина, легко определяется по внешним признакам, т.е. оно расположено под кроной или, при наличии частично усохших мутовок, между ними.

Пути транспорта влаги у дерева от тонких корней до хвои можно рассматривать как единую сбалансированную систему, где все элементы обладают способностью проводить одинаковое количество воды. Несмотря на то, что все органы в силу анатомических особенностей могут обладать разной проводимостью, связь между их проводящими воду площадями биологически обусловлена. Выдвинутое предположение следует из уравнения непрерывности потока в ксилеме (см. формулу 1) и является логическим обобщением физиологических теорий формирования древесных стволов: теории водной проводимости, предложенной Лаккардом еще в 1912-1919 гг. (цит. по Кофман, 1986) и трубочной модели (Schinozaki et al., 1964).



Действительно, как показал регрессионный анализ результатов исследований, между площадями поперечных сечений ксилемы разных органов существуют строгие линейные связи. Для Карелии обнаружены следующие зависимости: между площадью поперечного сечения заболони ствола под кроной ( $S_c$ ) и суммой площадей поперечных сечений всех проводящих влагу корней ( $\Sigma S_k$ ) -  $S_c(\text{см}^2) = 4,55\Sigma S_k(\text{см}^2)$ ; между  $S_c$  и суммой площадей активной ксилемы всех ветвей ( $\Sigma S_b$ ) -  $S_c = 0,81\Sigma S_b$ ; между  $S_b$  и суммой площадей поперечных сечений всех ответвлений второго порядка ( $\Sigma S_{отв}$ ) -  $S_b = 0,87\Sigma S_{отв}$ . Коэффициенты детерминации очень высоки - 0,98-0,99. Еще более строгие связи существуют внутри дерева или ветви. Между  $S_c$  ( $S_b$ ) в кроне между мутовками (от вершины к основанию) и  $\Sigma S_b$  ( $\Sigma S_{отв}$ ), расположенных выше, зависимости следующие:  $S_c = 0,797\Sigma S_b$ ,  $S_b = 0,89 S_{отв}$ . Коэффициенты детерминации  $r^2 = 0,998$  и  $0,996$ .

Способность проводить воду тканью ксилемы зависит не только от площади сечения, но и от сопротивления движению влаги, т.е. от ее структурных характеристик. Известно, что диаметры и длина проводящих воду трахеид уменьшаются от корней к ветвям (Чавчавадзе, 1979; Крамер, Козловский, 1983; Меняйло, 1987), и наименьшей проводимостью обладает ксилема ветвей. Из анализа полученных результатов следует, что уменьшение проводимости ксилемных путей от корней к ответвлениям второго порядка компенсируется закономерным увеличением площадей их поперечных сечений.

Принятое нами предположение предусматривает наличие закономерных связей не только между размерами ксилемных транспортных путей, но и между площадью проводящей ксилемы и поверхностью (массой) хвои и тонких всасывающих корней. Исследование связи между  $S_c$  и  $M_{хв}$  имеет длительную историю. Еще в 20-е годы Бургером (см. Ахромейко, 1965) было установлено, что из всех таксационных показателей наиболее хорошо скоррелированы масса листвы и диаметр ствола на уровне груди. Однако, большое количество исследований подобной зависимости (Ахромейко, 1965; Молчанов, 1955; Китредж, 1951; Смирнов, 1961; Смоляк, Петров, 1978 и др.) не дали обнадеживающего результата. Полученные зависимости не обладают универсальностью. В 70-е годы появились работы, в которых исследовалась связь  $M_{хв}$  и

площади активной ксилемы на уровне груди (Dixon, 1971; Grier, Waring, 1974; Waring et al., 1977; Whitehead, 1978; Waring, 1980; Kaufmann, Troendle, 1981). В одном древостое и у деревьев одного класса роста при таком подходе обычно обнаруживаются достаточно хорошие линейные зависимости с высоким коэффициентом детерминации. Однако и здесь, внутри одного типа леса, и в разных типах отношение  $M_{xv}/S_c$  у вида не постоянно и может изменяться до 100%.

Принятый нами подход согласуется с трубочной моделью формы древесного ствола (Schinozaki et al., 1964), где показано, что связь  $M_{xv}$  и  $S_c$  под кроной более универсальна. Согласно полученным результатам, связь  $M_{xv}$  с площадью активной ксилемы в фиксированном месте ствола ( $S_c$  осн) аппроксимируется линейной функцией  $M_{xv} = 39,8 S_c$  осн,  $r^2 = 0,88$ . Когда же  $S_c$  измеряется под кроной или между частично усохшими нижними мутовками, искомая зависимость строго прямолинейна,  $M_{xv}(r) = 51,66 S_c(\text{см}^2)$  и  $r^2 = 0,98$ . Аналогичные результаты получены и для ветвей. При измерении  $S_v$  у основания ветви ( $S_v$  осн)  $M_{xv} = 33,8 S_v$  осн,  $r^2 = 0,89$ , при определении же величины  $S_v$  в месте, где все поперечное сечение ксилемы проводит воду,  $M_{xv} = 44,83 S_v$ , и  $r^2 = 0,987$ .

Известно, что между  $M_{xv}$  и поверхностью хвои ( $S_{xv}$ ) существует линейная зависимость (Kaufmann, Troendle, 1981), и у исследуемых нами объектов каждый кг сухой массы хвои обладает поверхностью в  $13,2 \text{ м}^2$ , т.е.  $S_{xv} = 13,2 M_{xv}$ ,  $r^2 = 0,99$ . Следовательно, между  $S_{xv}$  и  $S_c$  ( $S_v$ ) существуют такие же строгие зависимости, как и между  $M_{xv}$  и  $S_c$  ( $S_v$ ).

Таким образом, у исследуемых нами объектов  $1 \text{ см}^2$  активной ксилемы ветви соответствует  $44,83 \text{ г}$  сухой массы хвои, а  $1 \text{ см}^2$  заболони ствола (под кроной) -  $51,66 \text{ г}$  хвои. Следует отметить, что для анализа зависимости  $M_{xv} = f(S_c)$  были привлечены и результаты исследований А. Волкова (юж. Карелия) и Э. Мялконена (юж. Финляндия). Использованы фитометрические данные 122 деревьев разного возраста (от 11 до 120 лет), произрастающих в пяти типах леса от сосняка лишайникового до сосняка багульниково-сфагнового в Карелии (Казимиров и др., 1977) и двух сосняках брусничного типа в Финляндии (Mälikönen, 1974). Следовательно, полученные закономерности в структурной

организации сосны характерны для данной климатической зоны ( $62^{\circ}\text{с.ш.}$ ) и не зависят ни от возраста древостоя, ни от типа леса. Универсальность исследуемых закономерностей доказана исследованиями в двух других географических зонах. Аналогичные зависимости в Лапландии ( $69^{\circ}\text{с.ш.}$ ) и Воронежской области ( $51,5^{\circ}\text{с.ш.}$ ) также строго линейны, и полученные регрессионные уравнения обладают столь же высокими значениями  $r^2$ . Однако, коэффициенты и в этих уравнениях несколько различаются. Так, в Лапландии  $S_c = 0,98\Sigma S_b$ , а в Воронежской обл.  $S_c = 0,61\Sigma S_b$ , т.е. по мере продвижения на юг определенной площади  $S_c$  соответствует все большая величина  $\Sigma S_b$ . Объяснением подобного явления может служить увеличение количества ветвей в каждой мутовке дерева. У исследуемых нами деревьев на севере среднее количество ветвей в мутовках равнялось 3,2, в Карелии - 4,1, в южном регионе - 5,7. На единицу поверхности сечения ксилемы ветви (а следовательно, и ствола) на севере приходится несколько меньшее, чем в Карелии количество хвои ( $M_{хв} = 43,2 S_b$ ), на юге данная величина значительно выше ( $M_{хв} = 72,6 S_b$ ). Очевидной причиной обнаруженных различий является разница в интенсивности роста. У исследуемых нами сосен средний годичный прирост ствола в толщину в Лапландии равен 2,2, в Карелии - 3,1, в Воронежской обл. - 5,4 мм, т.е. на юге древесина, обладая большим диаметром трахеид, а следовательно, и большей проводимостью, может обеспечить нормальное функционирование водного режима значительно большего количества хвои.

При наличии столь строгих закономерностей в структурной организации надземной части, следует ожидать не менее позитивных результатов и при изучении подземной части. Действительно, как показал регрессионный анализ, между массой тонких корней ( $M_k$ ) и  $S_k$  существует линейная связь  $M_k = 18,1 S_k$  ( $r^2 = 0,88$ ), т.е. на  $1 \text{ см}^2 S_k$  приходится 18,1 г сухой массы тонких корней, а на  $1 \text{ см}^2 S_c \approx 4 \text{ г}$ . Довольно низкое значение  $r^2$  объясняется трудностями при раскопке корней и неизбежной потерей части биомассы при данной процедуре.

Таким образом, сосна обладает хорошо сбалансированной системой водного транспорта, и строгий линейный характер связей между геометрическими размерами звеньев этой системы

от тонких корней до хвои характерен для вида.

Глава IV. ПАРАМЕТРЫ И ПЕРЕМЕННЫЕ СИСТЕМЫ  
"ПОЧВА - РАСТЕНИЕ - АТМОСФЕРА", БЛЯЖУЩИЕ  
НА ДИНАМИКУ ВОДНОГО ОБМЕНА СОСНЫ

Основные эксперименты по исследованию динамики водного обмена проведены у сосны 50-55-летнего возраста, высотой 14 м, с диаметром 16 см, протяженностью кроны 10 м, растущей в сосняке черничном свежем. Исследования вариабельности  $\Psi$  осуществляли как у аналогичных сосен, растущих рядом, так и у деревьев разного возраста в других исследуемых типах леса.

В течение всего периода исследования  $\Psi_n$  имел высокие значения, минимальная величина, полученная в наиболее сухие периоды, достигала  $-0,05$  МПа. Из известного факта, что древесные растения, растущие на песчаных почвах, начинают испытывать дефицит в почвенной влаге при  $\Psi_n < -0,2$  МПа (Орлов, Кошельков, 1971 и др.) можно заключить, что исследуемые нами сосны росли в условиях хорошей влагообеспеченности. Минимальные дневные значения  $\Psi$  корней изменялись от  $-0,22$  до  $-0,45$  МПа, максимальные ночные - от  $-0,2$  до  $-0,26$  МПа. Временная изменчивость  $\Psi_k$  не очень велика, и следует отметить, что между почвой и корнем всегда существует градиент  $\Psi$ ,  $\Psi_n$  все время больше  $\Psi_k$ .

Пространственная изменчивость  $\Psi_{хв}$  у сосны не велика. В наиболее сухие и жаркие периоды в дневные часы разница  $\Psi_{хв}$  у освещенных и затененных побегов на одной высоте достигала  $0,17$  МПа, у верхних и нижних ветвей  $-0,25$  МПа. Градиенты  $\Psi_{хв}$  по поверхности кроны во влажные дни и ночные часы близки гравитационным ( $0,01$  МПа/м) и только при напряженных внешних условиях могут достигать  $0,035$  МПа/м. Малая вариабельность  $\Psi_{хв}$  в пространстве кроны специфична для сосны, и гипотезу о равенстве  $\Psi_{хв}$  в кроне, предложенную Рихтером (Richter, 1972), для сосны следует считать правильной. Временная изменчивость  $\Psi_{хв}$  значительно больше и закономерна, и всегда реализуется в виде устойчивых суточных ритмов. Наибольшее значение  $\Psi_{хв}$  max, полученное нами, равнялось  $-0,3$  МПа. Данная величина регистрировалась только при отсутствии потока в ксилеме в холодные

и влажные периоды и крайне редко. Наименьшее значение  $\Psi_{\text{хв max}}$  достигали  $-0,67$  МПа, средние величины за годы исследований были равны  $-0,44 \pm 0,07$  (1977),  $-0,43 \pm 0,05$  (1978) и  $-0,44 \pm 0,06$  МПа (1979). Дневные значения  $\Psi_{\text{хв min}}$  в значительной степени зависят от условий транспирации. Минимальное значение, полученное нами, равнялось  $-1,5$  МПа, средние за вегетационные периоды величины  $\Psi_{\text{хв min}}$ , также как и  $\Psi_{\text{хв max}}$ , изменялись незначительно и равнялись в 1977 г.  $-1,01 \pm 0,01$ , в 1978 г.  $-0,97 \pm 0,07$ , в 1979 г.  $-1,01 \pm 0,14$  МПа. Различия между средними статистически недостоверны. Аналогичные пределы временной изменчивости  $\Psi_{\text{хв}}$  в благоприятных условиях почвенного увлажнения получены и другими исследователями (см. Hellkvist, Parsby, 1976). При наличии водного стресса в почве величины  $\Psi$  могут быть значительно ниже (Судницин и др., 1971).

Из полученных величин изменчивости  $\Psi_{\text{к}}$  и  $\Psi_{\text{хв}}$  следует, что вдоль ксилемных путей могут возникать значительные градиенты  $\Psi$ . Из прямых исследований следует, что градиент  $\Psi$  в стволе достигает не очень больших величин ( $0,03$  МПа/м), возрастает в ветвях ( $0,1$  МПа/м) и существенно увеличивается в ответвлениях второго порядка (до  $0,8$  МПа/м). Аналогичное распределение градиентов было обнаружено Хельквистом у сосны (Hellkvist et al., 1980) и у ели (Hellkvist et al., 1974). Представленные величины получены для определенных внешних условий, они могут быть несколько больше или значительно меньше, но всегда при наличии потоков в ксилеме и транспирации градиент вдоль ксилемных путей от корней к хвое возрастает. Наибольший градиент  $\Psi$  существует на границе "лист-воздух", т.к.  $\Psi$  водяных паров в воздухе может достигать десятков МПа. Большую роль в динамике водного обмена играют запасы влаги в звеньях системы ПРА. Вывод о достаточно высоком почвенном увлажнении подтверждается прямыми исследованиями влажности и запасов влаги в почве. Наибольшая влажность наблюдается в мае, минимум (4-5%) регистрируется в зоне наибольшего распространения корней (10-30 см) обычно в июле-августе. Абсолютная влажность ксилемы ( $W_{\text{к кс}}$ ) значительно изменяется как в течение суток, так и вегетационного периода. Максимальные суточные колебания  $W_{\text{к кс}}$  составили 15%, что соответствует изменению запасов влаги в заболони иссле-

дуемого нами дерева на 7,3 л. В течение вегетационного периода  $W_a$  кс изменяется от 140% до 85 %, т.е. из ствола нашего объекта в этот длительный промежуток времени может быть использовано на транспирацию 26,8 л воды. Минимальные значения  $W_a$  кс наблюдаются обычно в июле-августе. Наличие подобного сезонного ритма изменения  $W_a$  кс наблюдается и у других древесных пород (Gibbs, 1935; Ito, 1955). При исследовании динамики потребления влаги древостоями получена информация о временной изменчивости  $W_a$  кс и у деревьев разного возраста в разных типах леса (гл.6). Как показал анализ, средние за вегетационный период величины  $W_a$  от года к году и в разных древостоях изменяются незначительно. Различия между средними статистически недостоверны. Средняя величина за период исследований для всех древостоев равна  $113,6 \pm 6,5\%$ .

Источником влаги для транспирации является и хвоя. В течение суток  $W_a$  хв может изменяться на 30%, в течение лета - до 45%. Данные изменения  $W_a$  соответствуют изменению запасов влаги в хвое исследуемой нами сосны на 1 л и на 1,6 л соответственно.

Временные изменения влажности тканей растения и величин  $\Psi$  взаимосвязаны (Waring, Cleary, 1967; Siccoff, 1972). Регрессионный анализ зависимости  $\Psi$  побега от содержания влаги ( $D_{поб}$  - % от насыщения) показал, что искомая зависимость аппроксимируется линейной функцией (см. формулу 12, гл.5) с коэффициентом детерминации  $r^2 = 0,89$ . Некоторое нарушение линейности можно объяснить влиянием осмотического потенциала живых тканей побега при их обезвоживании.

Континуум ПРА - целостная система, и термодинамические характеристики влаги в любых звеньях системы взаимозависимы. Растение может служить индикатором состояния почвенной влаги, и обычно считается, что величина предрасчетного значения  $\Psi_{хв}$  является прямым показателем ее дефицита в почве (см. Ritchie, Hinckley, 1974). Необходимо отметить, что подобная зависимость характерна для травянистых и саженцев древесных растений. Как следует из результатов исследований, изложенных выше, вариации  $\Psi_{хв}$  от -0,3 до -0,67 МПа происходят и при высоких влажностях почвы. Очевидной причиной обнаруженного явления в данной ситуации является изменчивость в уровне де-

фицита влаги в хвое и стволе. Однако изменение влажности почвы ниже определенного уровня может вызвать значительное уменьшение величины  $\Psi_{хв}$ . В результате целенаправленного эксперимента в сосняке лишайниковом показано, что в исследуемых нами почвах падение величины  $\Psi_{хв}$  начинается при уменьшении влажности почвы ниже 3% и может достигать значительных величин - 1,4 МПа. Выявленный характер связи  $\Psi_{хв}$  с запасами влаги в почве необходимо учитывать при исследованиях водного режима взрослых древесных растений.

Имея информацию об абсолютных величинах скоростей потоков в ксилеме  $U$  и градиентах  $\Psi$ , используя аналог закона Ома, легко рассчитать величины сопротивлений ( $R$ ) в разных звеньях системы ПРА. Среднее  $R$  в звене "почва-корень" у исследуемого нами дерева равно  $2,2 \cdot 10^6$  МПа·сек·м<sup>-3</sup>,  $R$  ксилемы от корней до хвои -  $5,5 \cdot 10^6$  МПа·сек·м<sup>-3</sup>. Так как  $U$  и градиенты  $\Psi$  изменяются во времени,  $R$  также непостоянно (Hellkvist et al., 1974; Hinckley et al., 1978; Whitehead, Jarvis, 1981). Результаты подобного анализа представлены на рис. 1.

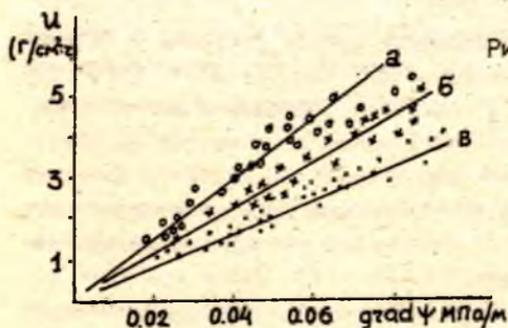


Рис. 1. Зависимости  $U$  в ксилеме ствола от градиента  $\Psi$ .  
 а.  $W_a$  кс - 125-115%  
 б.  $W_a$  кс - 115-105%  
 в.  $W_a$  кс - 105-95%

Из расчета следует, что  $R_{кс}$  в течение вегетационного периода может изменяться от  $3,4 \cdot 10^6$  (а) до  $6,9 \cdot 10^6$  МПа·сек·м<sup>-3</sup> (в). Связано это изменение  $R$  с процессом дегидратации-регидратации ксилемы, и т.к.  $W_a$  кс изменяется в течение суток и вегетационного периода,  $R$  обладает такой же временной вариативностью.

Более информативными являются величины удельных  $R$ , и в соответствии с результатами, представленными на рис. 1,  $R_{уд}$  кс дерева при изменении  $W_a$  кс от 120 до 100% изменяется от  $0,48 \cdot 10^4$  до  $0,84 \cdot 10^4$  МПа·сек·м<sup>-2</sup>.

Минимальное Руд кс =  $0,39 \cdot 10^4$  МПа.сек.м<sup>-2</sup>

Проводимость разных органов сосны из-за различий в структуре ксилемы не одинакова. Из уравнения непрерывности потока

$$U_k \cdot \Sigma S_k = U_c \cdot S_c = U_b \cdot \Sigma S_b = U_{отв} \cdot \Sigma S_{отв} \quad (1),$$

зная среднюю скорость потока в стволе  $U_c$  и взаимные связи между площадями сечений ксилемы  $S$  (гл. 3), легко рассчитать скорости в корнях -  $U_k$ , ветвях -  $U_b$  и ответвлениях -  $U_{отв}$ . Имея информацию о распределении градиентов  $\Psi$ , можно найти и величины Руд этих органов. Для одной из ситуаций водного обмена проведенный расчет показал, что Руд кс =  $0,026 \cdot 10^4$ , Руд с =  $0,36 \cdot 10^4$ , Руд в =  $1,5 \cdot 10^4$ , Руд отв =  $13,8 \cdot 10^4$  МПа сек м<sup>-2</sup>, т.е. Руд к: Руд с: Руд в: Руд отв  $\approx$  1: 15: 50: 500. Подобный же характер пространственной изменчивости  $R$ , т.е. возрастание  $R$  от корней к побегам было обнаружено также для ели (Hellkvist et al., 1974). Существенное возрастание  $R$  объясняется не столько различиями в строении ксилемы, сколько особенностями динамики формирования водного дефицита в разных органах при интенсивной транспирации. Возможной причиной зависимости  $R_{кс}$  от  $W_a$  кс можно считать, как указано в гл. 1, явление замещения воды газом. Полученный нами результат сравнительного анализа изменчивости запасов влаги (до 26% от объема ксилемы ствола) и реальных изменений объема ствола (до 3%) также подтверждает эту гипотезу. Данный феномен противоречит когезионной теории, в которой постулируется непрерывность водяных нитей в ксилеме, и трудности, которые в настоящее время возникли в теории движения влаги в растениях, активно обсуждаются в научной литературе (Whitehead, Jarvis, 1981; Zimmermann, 1983)

## Глава V. ДИНАМИКА ВОДНОГО ОБМЕНА СОСНЫ

Процесс транспирации обладает существенной пространственной и временной вариабельностью. Интенсивность транспирационного расхода влаги ( $U_{тр}$ ) освещенной хвоей превышает транспирацию затененной в среднем за вегетационный период на

13%, Утр хвои 3-4 лет в среднем на 10% ниже, чем более молодой хвои (1-2 лет), хотя в некоторые периоды эта разница может достигать 25-30%. В течение суток Утр может изменяться от 0 до  $8,0 \cdot 10^{-6}$  кг/м<sup>2</sup>сек (380 мг/г сух.в. час), среднесуточные значения в течение вегетационного периода изменяются от 0 до  $4,8 \cdot 10^{-6}$  кг/м<sup>2</sup>сек (Веселков, Тихов, 1984). Полученные величины Утр близки результатам других исследователей (см. табл.5, Hinckley et al., 1978).

Линейные - V и объемные - U скорости потока влаги в ксилеме также изменяются во времени (V до 15,6 см/час, U - до 9,1 г/см<sup>2</sup>час), средние за год среднесуточные значения V=4,6 см/час, U=3,2 г/см<sup>2</sup>час. Пространственные вариации U представлены на рис. 2. Полученные данные значительно ниже, чем величины скоростей, измеренные у рода Pinus в других регионах мира (см. табл.5, Hinckley et al., 1978). Однако, расчет по полученным значениям V и U величин расхода влаги деревом или древостоем (см. гл.6) может служить хорошим критерием достоверности полученных нами результатов и нереальности некоторых имеющихся в литературе данных (например, V = 100 см/час, Owston et al., 1969, 1972).

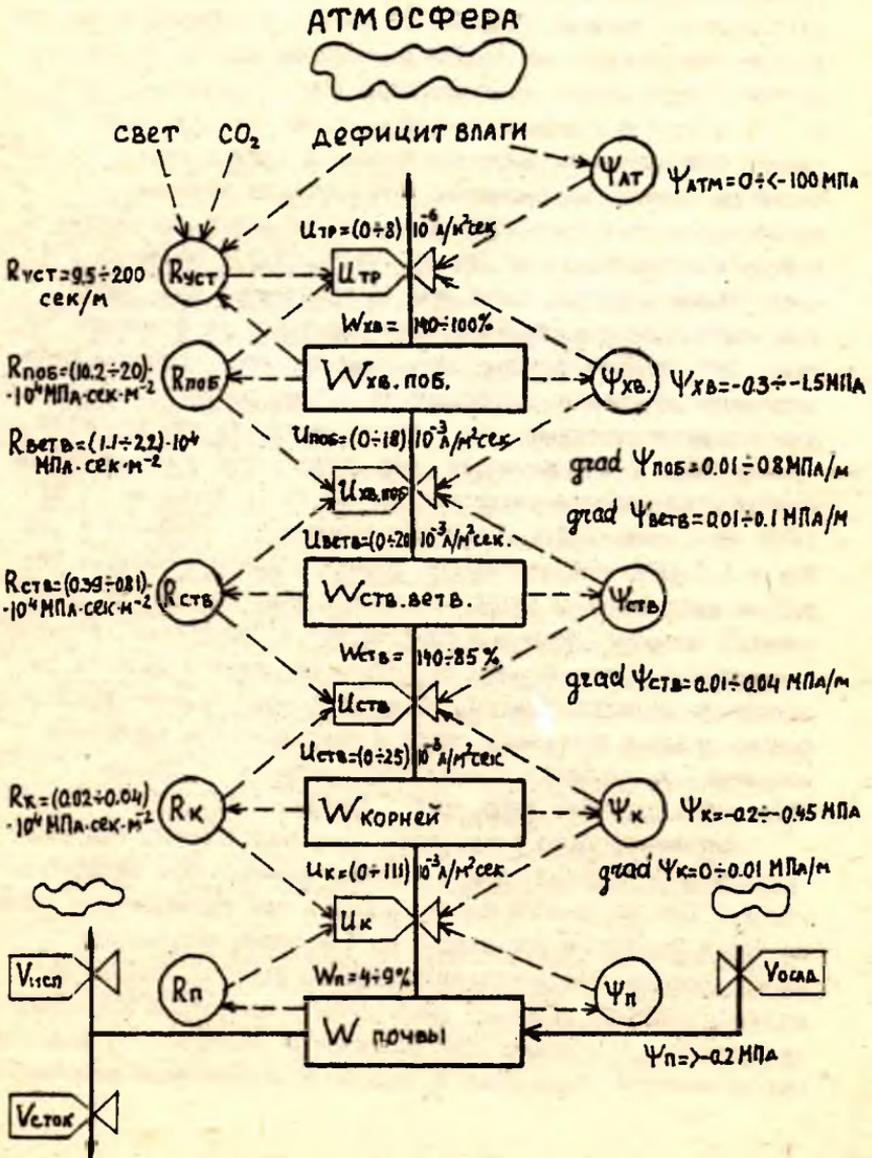
Нулевые скорости потока в ксилеме наблюдались нами крайне редко, и в течение подавляющего времени вегетационного периода регистрировались потоки в ночные часы. При V = 0  $\Psi_{хв}$  max достигал своего максимального значения (-0,3 МПа),  $\Psi_{к}$  max равнялся -0,2 МПа, и градиент  $\Psi_{в}$  стволе был близок гравитационному.

Из анализа величин скоростей потоков следует вывод: у взрослого дерева влага, поглощенная корнями, не успевает достигнуть хвои в течение суток, т.е. весь суточный транспирационный расход происходит из запасов влаги в ксилеме и хвое.

Из полученных величин Утр и дефицита влаги в воздухе - Da, рассчитаны величины сопротивлений (проводимостей - $\rho$ ) устьиц - R<sub>ус</sub> (по закону диффузии Фика). В течение суток и вегетационного периода R<sub>ус</sub> изменяется от 9,5 до 150 см/сек, что согласуется с другими данными, известными для рода Pinus (Hinckley et al., 1978). Для совместного анализа поведения всех исследуемых нами переменных их величины целесообразно представить на единой схеме (Рис.2).

Рис. 2.

Схема основных связей и переменные состояния водного обмена в системе ПРА



Как следует из анализа полученных временных рядов и регистрограмм все физиологические показатели обладают ярко выраженным суточным ритмом. Автокорреляционные функции процессов с изменяющимся от 0,4 до 0,9 в разные временные интервалы коэффициентом автокорреляции представляют собой затухающие синусоиды, т.е. ритмы устойчивы (Бокс, Дженкинс, 1974 и др.). Значимой для данной работы информативностью обладает анализ взаимных связей параметров ритмов разных процессов. Из-за разной инерционности (связи, например, между  $\Psi$  и  $U$ ,  $\Psi$  и  $U_{тр}$ ,  $\Psi$  и диаметром ствола имеют вид гистерезиса) сдвиги фаз начала и максимума суточных ритмов разных показателей достаточно закономерны. Транспирация начинается с рассветом и достигает максимума в 10-14 часов, максимумы  $U$  всегда наступают раньше (на 1-2 часа),  $\Psi_{хв}$  - позже на 1-4 часа. Обнаруживается сдвиг фаз (в среднем  $\approx 1$  час) между транспирационным расходом влаги и притоком ее в элемент системы. Это явление использовано нами при моделировании динамики водного обмена. Проводимость устьиц достигает максимума уже в ранние утренние часы и может наступить уже при  $\approx 10\%$  от полной дневной освещенности, что согласуется с результатами других исследований (Waggoner, Turner, 1971; Hinckley et al., 1978; Kaufmann, 1976). Устьичные ограничения начинаются при  $\Psi_{хв} \approx -1,0$  МПа, при достижении дефицита влаги в ксилеме определенной величины ( $\approx 16\%$ ,  $\Psi_{хв} \approx -0,7$  МПа) начинается увеличение  $R$  ксилемы. Величины сдвигов фаз и "пороговых" значений показателей получены нами не только из прямого расчета фаз ритмов по регистрограммам, но и при помощи взаимно-корреляционного анализа временных рядов и исследованием характера взаимных связей между показателями методом огибающей (Tranquillini, 1954; Webb, 1972; Jarvis, 1976).

Изложенные выше результаты позволяют описать как динамику водного обмена, так и картину формирования водного дефицита ( $D$ ). С началом транспирации и при запаздывании притока влаги расход ее происходит из ближайших источников - хвои, побегов, затем ксилемы ветвей и ствола. Увеличение водного дефицита вызывает увеличение градиента  $\Psi$  и скорости притока -  $U$ . Однако, при достижении определенной величины  $D_{кс}$  начинается увеличение  $R$  ксилемы и ограничение скорости

притока. Дефицит возрастает и может приобрести величину, вызывающую устьичное ограничение транспирации. Компенсация потерь начинается с момента, когда расход влаги становится меньше притока, т.е. в вечерние часы, и продолжается ночью при отсутствии транспирации. Постоянное наличие потоков ночью говорит о том, что дневное преобладание расхода над приходом и суточные ритмы формирования дефицита влаги в ксилеме и хвое реализуются почти в течение всего вегетационного периода. Наличие ограничения в возрастании  $V$  в дневные часы подтверждается результатами спектрального анализа временных рядов  $V$ . Частота  $1/12$ , связанная с дневным ограничением  $V$ , присутствует в ритмике процесса в течение всего вегетационного периода, и в летний период она может обладать амплитудой, составляющей до 50% от полной дисперсии анализируемых рядов. Уровень возникающего  $D$  различен в разных органах, наибольшие колебания наблюдаются в хвое и побегах, наименьшие — в ксилеме основания ствола, что подтверждается распределением градиентов  $\Psi$  в транспортной системе дерева.

Наибольшие величины  $U_{тр}$  и  $V$  в ночные часы регистрируются в теплые дни летних месяцев. Из сравнения сезонной динамики потребления ( $q$ ) и транспирационного расхода ( $q_{тр}$ ) влаги деревом следует, что в данный период существует наибольшая разница между расходом влаги и ее приходом из почвы (Рис. 3). Следовательно, процесс формирования  $D$  в растении имеет закономерный сезонный ритм, наличие которого подтверждается и результатами прямых измерений  $W_a$  кс. Таким образом, водный обмен исследуемой нами сосны происходит при постоянном наличии дефицита влаги в ксилеме. Изменяющееся во времени  $R$  ксилемы оказывает существенное влияние на динамику потребления влаги, а следовательно, и на интенсивность транспирации. Причиной угнетения транспирации может являться не только водный стресс в почве, но и достаточно высокий уровень  $D_{кс}$ , который возникает и при достаточном почвенном увлажнении.

Водный обмен растения происходит в поле непрерывных внешних воздействий. Степень согласованности и синхронизации ритмов  $U$  и  $U_{тр}$  с ритмами среды (интенсивностью солнечной радиации -  $I$ , температурой -  $T$  и влажностью воздуха -  $H$ ) высо-

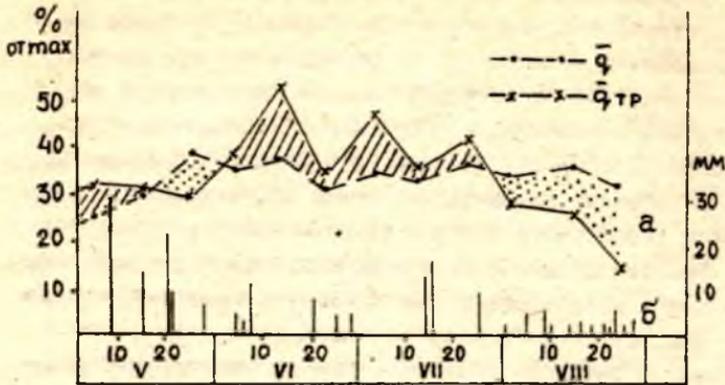


Рис. 3. Сезонная динамика: а) потребления -  $\bar{q}$  и транспирационного расхода -  $\bar{q}_{тр}$  влаги деревом в относительных единицах, б) осадков в мм.

ка. Коэффициенты взаимной корреляции, оцененные взаимно-корреляционным анализом временных рядов, довольно велики (0,4-0,8). Максимальные амплитуды  $U_{тр}$  и  $U$  регистрируются при достаточно низких величинах внешних факторов:  $U_{тр}$  при  $I$  - 500-600  $вт/м^2$ ,  $T$  - 18-20  $^{\circ}C$ ,  $H$  - 40-60%,  $U$  при  $I$  - 500-700  $вт/м^2$ ,  $T$  - 16-18  $^{\circ}C$ ,  $H$  - 40-60%. Однако, описать динамику водных потоков, учитывая только регулирующее влияние внешних факторов, не удастся. При многофакторном анализе зависимостей  $U_{тр}$ ,  $U$ ,  $\Psi$  от  $I$ ,  $T$ ,  $H$  для разных временных интервалов наилучшая аппроксимация экспериментальных кривых получена в виде квадратичных многочленов ( $r = 0,83-0,94$ ). Использование же полученных уравнений для расчета данных показателей в другие временные интервалы может дать ошибку до 50%. Очевидной причиной ошибок является неучет внутренних механизмов регуляции потоков.

В разработанной нами модели использованы эмпирически установленные связи между всеми основными показателями водного обмена. Известно, что транспирация, как и явление испарения, подчиняется физическим законам и пропорциональна дефициту влаги в атмосфере ( $D_a$ ) и проводимости устьиц ( $\rho$ ), т.е.

$$U_{тр}(t) = D_a(t) \cdot \rho(t) \quad (2)$$

Шаг модели 1 час.

Проводимость устьиц зависит от внешних параметров  $I$  и  $Da$ , и существенное влияние на величину  $\rho$  оказывают гидроактивные ответные реакции замыкающих клеток устьиц на дефицит влаги в растении ( $D_{кс}(t-1)$ )

$$\rho(t) = \rho_1(I(t)) \cdot \rho_2(Da(t)) \cdot \rho_3(D_{кс}(t-1)) \quad (3)$$

Функции  $\rho_1$ ,  $\rho_2$ ,  $\rho_3$  получены из эмпирических данных:

$$\rho_1(I(t)) = \frac{I(t)}{105,5 + 0,7425 \cdot I(t)} \quad (4)$$

$$\rho_1 = 0 \text{ при } I(t) \leq 10 \text{ Вт/м}^2$$

$$\rho_2 = \begin{cases} \rho_2(Da(t)) = 1 & \text{при } Da(t) \geq 3 \text{ г/м}^3 \\ \rho_2(Da(t)) = 0,45 Da(t) - 0,35 & \text{при } Da(t) < 3 \text{ г/м}^3 \\ \rho_2 = 0 & \text{при } Da < 0,78 \text{ г/м}^3 \end{cases} \quad (5)$$

$$\rho_3 = \begin{cases} \rho_3(D_{кс}(t-1)) = 0,105 & \text{при } D_{кс}(t-1) \leq 16\% \\ \rho_3(D_{кс}(t-1)) = 0,0039D_{кс}(t-1) + 0,158 & \text{при } D_{кс}(t-1) > 16\% \end{cases} \quad (6)$$

$D_{кс}(t)$  рассчитывается из балансового соотношения:

$$D_{кс}(t) = [q_{тп}(t) + \Delta p(t-1) - q(t-1)] \cdot 100 / P_{кс \text{ нас.}} \quad (7)$$

Здесь  $q_{тп}(t)$  - расход влаги кроной дерева за время  $t$ , ( $t-1$  час)

$$q_{тп}(t) = U_{тп}(t) \cdot S_{хв} \quad (8)$$

$\Delta p(t-1)$  - дефицит влаги в ксилеме в момент ( $t-1$ ) в абсолютных единицах (г, кг),  $P_{кс \text{ нас.}}$  - количество влаги в ксилеме ствола при насыщении,  $q(t-1)$  потребление влаги деревом из почвы за час ( $t-1$ )

$$q(t-1) = U(t-1) \cdot S_c \quad (9)$$

Для расчета величины  $U$  используется аналог закона Ома

$$V(t) = \frac{\Psi_k(t) - \Psi_{\text{поб}}(D_{\text{поб}}(t))}{h \cdot \text{Руд кс}(D_{\text{кс}}(t))} \quad (10)$$

Здесь  $\Psi_k = -0,2$  МПа при  $\Psi_{\text{поб}} > -0,5$  МПа и  $\Psi_k = -0,3$  МПа при  $\Psi_{\text{поб}} < -0,5$  МПа,  $h$  – расстояние вдоль транспортных путей от уровня земли до середины кроны. Руд кс( $D_{\text{кс}}(t)$ ) и  $\Psi_{\text{поб}}(D_{\text{поб}}(t))$  определены из эмпирических данных:

$$\text{Руд кс}(D_{\text{кс}}(t)) = 0,39 \cdot 10^4 \quad \text{при } D_{\text{кс}} \leq 16\% \quad (11)$$

$$\text{Руд кс}(D_{\text{кс}}(t)) = [0,02 D_{\text{кс}}(t) + 0,06] \cdot 10^4 \quad \text{при } D_{\text{кс}} > 16\%$$

$$\Psi_{\text{поб}}(D_{\text{поб}}(t)) = -0,035 D_{\text{поб}}(t) - 0,02 - H/10 \quad (12)$$

$H$  – высота дерева до середины кроны. Величина  $D_{\text{поб}}$  определяется из балансового соотношения:

$$D_{\text{поб}}(t) = [\text{qтп}(t) + \Delta p(t_0)] 100/P_{\text{поб нас}} \quad (13)$$

Здесь  $P_{\text{поб нас}}$  – количество влаги в побегах (хвое) дерева при насыщении.

Уравнение 12 используется при  $U_{\text{тр}} > 0$ , при отсутствии транспирации в ночные часы.

$$\Psi_{\text{поб}}(D_{\text{поб}}(t)) = -0,0154 \cdot D_{\text{кс}}(t-1) - 0,177 \quad (14)$$

Уравнения 2-14 довольно полно описывают поведение всех основных переменных и динамику водного обмена дерева в течение суток. Для их практического использования необходимы начальные условия: при  $t = 0$ ,  $\Psi_k \text{ max} = -0,2$  МПа,  $\Psi_{\text{поб}} \text{ max} = -0,3$  МПа,  $D_{\text{поб}} = 8\%$ ,  $D_{\text{кс}} = 8\%$ , знание нескольких параметров исследуемого дерева:  $S_{\text{хв}}$ ,  $S_c$ ,  $F_{\text{кс нас}}$ ,  $P_{\text{поб нас}}$ ,  $h$ ,  $H$  и динамики внешних факторов  $I$  и  $D_a$ . С помощью модели были рассчитаны суточные ритмы показателей водного режима в сутки с разными внешними условиями. Некоторые из них представлены на рис. 4.

Наблюдается достаточно хорошее соответствие рассчитанных и экспериментально измеренных кривых. Количественные ве-

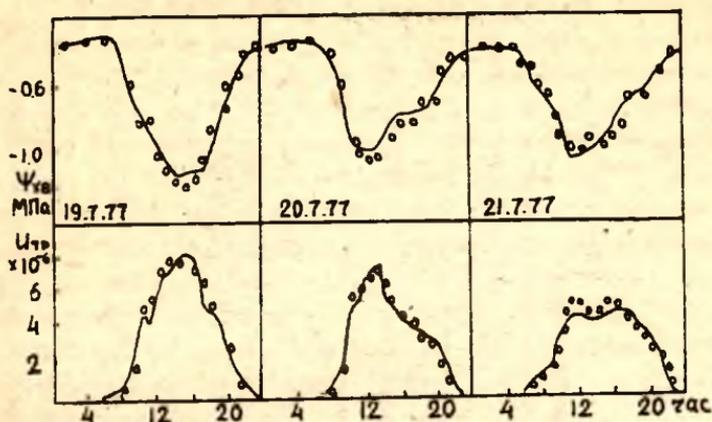


Рис. 4. Измеренные (—) и рассчитанные по модели (---) суточные ритмы  $U_{хв}$  и  $\Psi_{хв}$

личины суточного расхода и прихода влаги, средние величины  $\Psi_{хв}$  различаются в разные сутки от 5 до 14%. Для учета влияния водного стресса в почве необходима информация о характере связи между  $\Psi_{п}$  и  $\Psi$  корней и хвои. Универсализация модели в данном случае не потребует существенной ее перестройки и не приведет к большому ее усложнению.

#### Глава VI. ДИНАМИКА ПОТРЕБЛЕНИЯ ВЛАГИ СРЕДНЕВОЗРАСТНЫМИ СОСНОВЫМИ НАСАЖДЕНИЯМИ

Измеряемые нами на уровне древостоев величины  $\Psi_{хв}$  и  $U$  обладают идентичной временной изменчивостью. Фазы начала и максимумов суточных ритмов данных показателей у разных деревьев обычно совпадают. Пространственная изменчивость  $\Psi_{хв}$  от дерева к дереву соизмерима с вариабельностью в кроне, не зависит от возраста дерева и типа леса, а связана с особенностями радиационной обстановки в месте роста дерева. Разработанная нами методика позволила измерить количественные величины потребления влаги и запасов ее в ксилеме не только для отдельного дерева, но и для разных древостоев. Средние

Таблица 2.

Показатели водного обмена древостоев в разные вегетационные периоды

Год	Сосняк брусничный					Сосняк черничный свежий					Сосняк кустарн. долгомошн.				
	U г/см <sup>2</sup> ч	Wa кс %	P т/га	Q мм	% от осад	U г/см <sup>2</sup> ч	Wa кс %	P т/га	Q мм	% от осад	U г/см <sup>2</sup> ч	Wa кс %	P т/га	Q мм	% от осад
1977	3,3	112,8	68,8	163,3	42	3,1	115,6	87,8	184,3	47	3,3	114,6	44,3	137,4	35
1978	3,2	119,6	70,2	139,5	40	2,9	114,8	87,3	151,3	43	2,9	120,6	45,1	109,0	31
1979	3,4	109,8	67,6	165,9	62	3,2	106,6	86,5	193,6	43	3,3	108,6	44,2	134,6	51
Среднее	3,3	114	68,9	156,2	48	3,1	112,3	87,2	176,4	44	3,2	114,6	44,5	127,0	39

Средние за вегетационные периоды величины скоростей потоков - U, влажности ксилемы - Wa кс запасов влаги в ксилеме древостоев - P. Q - суммарные величины потребления влаги древостоями.

за разные вегетационные периоды величины показателей водного обмена представлены в табл. 2.

В течение вегетационного периода динамика потребления влаги у отдельных деревьев и древостоев совпадает, наибольшая интенсивность использования почвенной влаги и наименьшие влажности ксилемы и величины запасов в ней регистрируются обычно в июле-августе. Суммарные величины потребления влаги за сезон ( $Q$ ) и количества запасов ее в ксилеме ( $P$ ) в разных насаждениях зависят от площадей поперечных сечений ( $S_c$ ) и объемов заболони в данных насаждениях. Величины потребления влаги довольно значительны и за вегетационный период (май-сентябрь) составляют от 31 до 73% от выпавших за этот же временной интервал осадков. Доля использования значительным образом зависит от характеристик древостоя и количества выпавших осадков.

Из анализа полученных результатов следует один важный и ранее не известный факт: средние за год величины удельных скоростей потока влаги в разных типах леса постоянны и не изменяются от года к году ( $\bar{U} \approx 3,2 \text{ г/см}^2\text{час}$ ). Различия между средними статистически недостоверны. Отсюда следует, что единица площади поперечного сечения заболони в исследуемых нами типах леса проводит за год одинаковое количество воды ( $\approx 101 \text{ т/м}^2$ ) и различия в транспирационном расходе влаги в один и тот же год у разных древостоев обусловлены только разной суммарной площадью сечения заболони ( $S_c$ ). Полученную постоянную величину можно назвать коэффициентом проводящей способности ксилемы. В то же время нами установлено, что между  $S_c$  и  $M_{хв}$  существует строгая линейная связь (см. гл. 3). Следовательно, если единица  $S_c$  проводит, то и единица  $M_{хв}$  транспирирует постоянное количество воды. Используя известные данные о величинах  $M_{хв}$  (Казимиров и др., 1977), эти коэффициенты были рассчитаны. Тонна сырого веса хвои во всех исследуемых типах леса испаряет за год в среднем 190 т влаги (в пересчете на тонну сухого веса - 39,1 т).

Постоянство объема влаги, транспирируемого единицей веса листвы на основе анализа результатов, полученных Ивановым и Молчановым (1952), было показано еще в 50-е годы Хильми (1957). Он назвал эту величину коэффициентом транспирацион-

ной активности листвы (хвои). С привлечением большого количества данных, строгость линейной связи между  $M_{хв}$  и  $Q$  была доказана также Рудаковым (1977, 1979). Оба автора отмечают, что полученный ими коэффициент остается постоянным как при изменении возраста древостоя, так и при разных экологических условиях их произрастания. Можно предположить, что полученный результат нашел широкое применение в практике исследований гидробалансовых показателей лесных ценозов. Однако, вызывает недоумение полное игнорирование установленного факта, что можно объяснить несколькими причинами. Известное явление большой вариабельности транспирации психологически с трудом позволяет допустить наличие подобных постоянных коэффициентов. Также можно указать на недостаточно строгое доказательство прямолинейности связи  $Q - M_{хв}$  из-за малого количества привлекаемых для анализа результатов. Но самой существенной причиной следует считать отсутствие научного объяснения данной закономерности на основе анализа динамики других физиологических переменных. Все это может рассматриваться как отсутствие гарантии, что полученная форма зависимости имеет общее значение, а не является результатом формального анализа эмпирических чисел, описывающих частный случай (Гортинский, 1976).

Для доказательства постоянства коэффициента транспирационной активности хвои нами привлечены результаты большого количества исследований  $Q$  и  $M_{хв}$  (Иванов и др., 1951; Ахромейко, 1950; Молчанов, 1952; Костюкевич, 1954; Кошечев, 1955; Судаков, 1961; Воронков, 1973). Рассматривается вместе с полученными нами всего 60 пар значений. Зависимость между этими величинами представлена на рис. 5.

Зависимость хорошо аппроксимируется линейной функцией  $Q(\text{мм}) = 20,26 M_{хв} (\tau)$ ,  $r^2 = 0,98$ . Следовательно, на тонну сырого веса хвоя за вегетационный период расходует на транспирацию 202,6 т воды, на 1т сухого веса - 417т. Постоянство полученного коэффициента подтверждается и результатами исследований других показателей водного обмена. Постоянен коэффициент проводящей способности ксилемы, что и должно следовать из уравнения непрерывности потока в системе ПРА. В то же время, неизменность среднегодовых значений градиентов  $\Psi$  в системе "корень-хвоя", и величин сопротивлений ксилемы (что следует

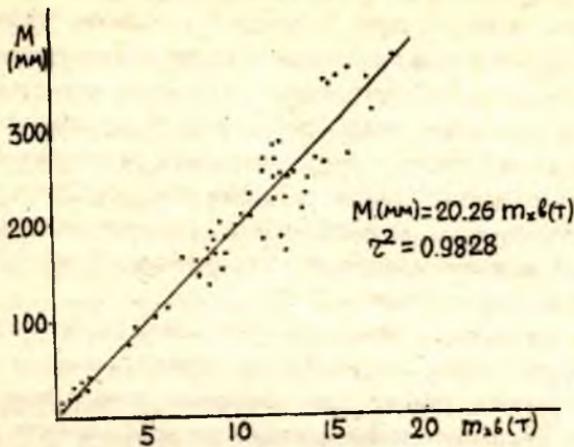


Рис.5. Регрессия между количеством транспирированной сосновыми насаждениями за вегетационный период влаги и сырой массой хвои.

из постоянства ее влажности) является хорошим подтверждением постоянства коэффициента, характеризующего проводимость ксилемы.

Все рассматриваемые здесь величины  $Q$  и  $M_{хв}$  получены в обширной области ареала распространения сосны – от Карелии до степных районов Российской Федерации, от Белоруссии до Казахстана, и в сосняках разного возраста – от 6 до 150 лет. К тому же все данные по расходу влаги были получены разными методами – тепловым, балансовым и методом быстрого взвешивания, что особенно важно, т.к. не позволяет считать результат следствием специфики определенного метода исследования.

Приспособление сосновых древостоев к изменяющимся гидрологическим условиям происходит не через изменение коэффициентов транспирационной активности хвои и проводящей способности ксилемы, а путем структурных адаптаций. Длительный водный стресс вызывает опад хвои и изменение площади сечения заболони. Влияя на особенности структуры древостоев, водный режим, таким образом, оказывает существенное воздей-

твие на их продуктивность. К анализу связи водного режима и продуктивности можно подойти и следующим образом. Известно, что процесс  $\text{CO}_2$ -газообмена и транспирация взаимосвязаны единым механизмом устьичной регуляции, и поэтому естественно предположить, что между количеством транспирированной за вегетационный период влаги и синтезированных ассимилятов существует тесная связь. Данная гипотеза послужила основой для введения коэффициента, характеризующего отношение между израсходованной водой и продукцией (транспирационный коэффициент) (Лир и др., 1974; Лархер, 1978).

По известным величинам годового прироста биомассы  $\Delta M$  (Казимиров и др., 1977) нами были рассчитаны величины отношения  $Q/\Delta M$ . Средняя для исследуемых древостоев и всех лет исследования величина транспирационного коэффициента составила в случае учета прироста всей биомассы древесного яруса -  $230 \text{ г/г} \pm 8,7\%$ , и в случае учета  $\Delta M$  только надземной части -  $300 \text{ г/г} \pm 7,8\%$ . Вероятно можно получить более точные значения данных коэффициентов, если была бы возможность принять во внимание общее количество ассимилированного углерода, а не его части, закрепленной в структурной биомассе. Доля, потраченная на дыхание, зависит от экологических условий, что приводит к некоторой вариабельности коэффициента, рассчитываемого принятым способом.

Описанные выше факты постоянства коэффициентов транспирационной активности хвои, проводящей способности ксилемы и транспирационного коэффициента имеют большое значение и могут служить основой для вывода общей биологической закономерности, которую можно сформулировать следующим образом: для осуществления роста и развития древостоя любого возраста, в любых экологических условиях в течение вегетационного периода единица массы ее ассимиляционного аппарата должна израсходовать на транспирацию постоянное количество воды. Данное положение является свидетельством большой роли воды в процессах роста и развития растений, и не только той небольшой части, которая необходима для поддержки определенной оводненности тканей, их тургора и в качестве реагента для фотосинтеза, но и той массы воды, которая в процессе транспирации испаряется в атмосферу.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ. ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследуемые нами объекты – сосновые древостои – сложные многоуровневые системы. Для того, чтобы изучить экологические и физиологические закономерности водного обмена на уровне древостоя, необходимы исследования на уровне дерева. В то же время для познания водного обмена в сложной целостной системе ПРА необходимо знание особенностей динамики данного процесса на уровне ткани. Современные методы исследования, а также методики, используемые в данной работе, позволяют регистрировать поведение показателей и переменных процесса на уровне ткани, то есть по сравнению с древостоем и даже деревом практически на уровне точки. Интегрирование полученных результатов по пространству дерева и тем более ценоза сложная процедура и требует длительных и трудоемких исследований временной и пространственной вариабельности данных показателей. Использование автоматических методов регистрации и термодинамического подхода, т.е. измерение единых характеристик состояния и движения влаги в любом звене системы ПРА, в некоторой степени облегчает эксперимент и осуществленная нами разработка методик и технических средств регистрации представляют самостоятельный интерес.

Полученная нами обширная информация является определенным восполнением существующих пробелов в знании физиологии водного режима конкретного вида и позволила рассчитать количественные величины потребления влаги как деревом, так и древостоем в разные временные интервалы. В то же время необходимо учесть, что в функционировании разных уровней организации сложных биологических систем (в данном случае – древостоя, дерева, органа) существуют свои закономерности, присущие только этому уровню. Выявление этих закономерностей имеет общетеоретическое и методологическое значение, и поэтому при анализе информации и оценке результатов целесообразно обратить внимание на оба этих взаимосвязанных аспекта поставленной задачи.

Водный обмен древесного растения – целый ряд взаимосвязанных процессов в единой системе ПРА. Нами исследованы ко-

личественные величины и временные вариации всех основных переменных в звеньях системы и на уровне дерева (см. рис. 2). Это дало возможность построить математическую модель суточной динамики водного обмена дерева, отличающуюся большей, по сравнению с существующими моделями, полнотой (см. гл. 5). Использовать ее для расчета потребления влаги за длительные временные интервалы (годы) нецелесообразно, а для древостоя и невозможно. Необходимы модели с большим временным шагом (сутки, год). Следует ожидать, что величины исследуемых переменных, усредненные для древостоя, и за год, который представляет целостный этап в развитии древесного растения, будут обладать совершенно другой временной изменчивостью. Здесь уместна аналогия с ритмами среды. Внешние факторы, обладая значительной суточной и сезонной изменчивостью, в то же время имеют в каждой определенной местности постоянные среднегодовые величины.

Высказанное предположение вполне оправдалось. Как показали структурные исследования, массе корней, сформировавшейся в процессе развития лесного ценоза, соответствует строго определенное количество ассимилирующей массы хвои. Линейно связаны с массами (поверхностями) этих подземных и надземных органов и между собой параметры транспортной системы: площади поперечных сечений проводящей ксилемы корней, ствола, ветвей, ответвлений. Статистический анализ большого количества информации о скоростях потоков показал: единица площади поперечного сечения заболони проводит ( $101 \text{ т/м}^2$ ), а единица массы хвои транспирирует ( $417 \text{ т/т с.в.}$ ) в течение вегетационного периода постоянное количество воды. Постоянство коэффициентов проводящей способности ксилемы и транспирационной активности хвои подтверждается результатами исследований и других, влияющих на динамику потоков показателей водного обмена и факторов внешней среды.

Обнаруженные строгие закономерности в структурной организации сосны и постоянство коэффициентов, характеризующих водный обмен, сохраняется в сосновых насаждениях разного типа, возраста и в разных климатических зонах. Следовательно, они характерны для *Pinus silvestris* как для вида. Таким образом, древостой — статистические совокупности объектов,

функционирование и структура которых может быть описана макроскопическими параметрами и закономерностями, присущими только уровню древостоя. Изложенные выводы являются хорошей иллюстрацией связи структуры и функции или целесообразного в результате длительной эволюции построения структуры для оптимального осуществления функции, в данном случае – водного обмена. Можно считать, что растения в процессе эволюции приспособились не только к периодическим сменам дня и ночи и сезонов года, но и к постоянным среднегодовым значениям параметров среды. Результатом этой адаптации является как наличие гармоничной согласованности во временной организации физиологических процессов и факторов среды в виде суточных и сезонных ритмов, так и факт константности среднегодовых величин некоторых показателей физиологических процессов.

Между водным режимом и продуктивностью древостоя существуют глубинные связи. Для синтеза единицы массы органического вещества необходим расход определенного количества влаги (транспирационный коэффициент равен 230 г/г) При нарушении гидрологического режима древостоя приспособление к изменяющимся условиям происходит не путем изменения величин коэффициентов, характеризующих потребление влаги, а посредством структурных адаптаций. Влияя на особенности структуры древостоя, водный режим оказывает существенное воздействие на его продуктивность.

Описанные здесь результаты исследований структуры и функции и стратегии их приспособления к изменяющимся условиям получены для водного режима сосновых насаждений. Следует ожидать, что выявленные закономерности имеют более универсальное значение и могут быть обнаружены у других физиологических процессов и в насаждениях других древесных пород.

Полученные результаты имеют большое практическое значение. Закономерности в структурной организации сосны позволяют путем простых измерений  $S$  рассчитать массу хвои в древостое, ее распределения в пространстве полога и кроны дерева. По величинам  $S_{отв}$  и  $M_{хв}$  можно рассчитать одну из наиболее трудно определяемых статей водного баланса – годичный расход влаги древостоями. То есть полученные закономерности могут быть использованы при исследованиях таксационной характерис-

тики сосновых древостоев, их гидрологической роли в общем водном режиме территорий, исследованиях энерго-, массообмена и структуры модельных объектов, необходимых для разработки методики дистанционного зондирования состояния и продуктивности лесов.

В работе получены следующие основные результаты:

1. Установлено, что ксилема сосны обладает высоким и изменяющимся во времени сопротивлением движению влаги. Изменение  $R$  имеет суточный и сезонный ритмы, что связано с процессом дегидратации-регидратации ксилемы и вместе с сопротивлением устьиц оказывает существенное влияние на динамику потоков в системе ПРА.

2. Показано, что из-за высоких  $R$  скорости потоков в ксилеме малы, весь суточный и более расход влаги происходит из резервуара ствола. Компенсация потерь происходит в вечерние и ночные часы, однако полная компенсация наблюдается редко. Потоки в ксилеме в ночные часы регистрируются в течение почти всего вегетационного периода, и водный обмен сосны происходит при наличии некоторого водного дефицита в ксилеме.

3. Дневное преобладание транспирационного расхода влаги над ее притоком из почвы, особенно существенное в летние месяцы, приводит к наличию суточных и сезонных ритмов в формировании водного дефицита в тканях дерева. Эти вариации дефицита, сопровождающиеся изменениями  $\Psi_{xв}$ , могут достигать величин, вызывающих устьичное ограничение интенсивности транспирации (при  $\Psi_{xв} \ll -1,0$  МПа). Угнетение транспирационного расхода влаги у сосны, следовательно, может происходить не только из-за недостатка влаги в почве, но и из-за дефицита влаги в ксилеме.

4. Разработана математическая модель суточной динамики водного обмена сосны, сводящая в единую взаимосвязанную систему условия среды и основные термодинамические показатели водного обмена в системе ПРА. Она позволяет рассчитывать суточные ритмы интенсивности транспирации, потребления влаги из почвы, водного потенциала хвои, сопротивления и дефицита влаги в ксилеме.

5. Сосны в древостое обладают сбалансированной системой водного транспорта. Между поперечным сечением проводящей ксилемы разных органов, а также между этими характеристиками ксилемы и массой (поверхностью) хвои и тонких всасывающих корней существуют строгие линейные связи. Полученные закономерности характерны для *Pinus silvestris* как для вида.

6. Впервые тепловым импульсным методом исследована сезонная динамика и получены количественные величины потребления влаги на транспирацию разными сосновыми древостоями. Показано, что единица площади поперечного сечения активной ксилемы в древостое проводит, а единица массы хвои транспирирует за вегетационный период постоянное количество воды. Постоянство коэффициентов транспирационной активности хвои и проводящей способности ксилемы подтверждается неизменностью среднегодовых величин других, влияющих на потоки показателей: градиентов  $\Psi$ , величин сопротивлений и дефицитов влаги в транспортной системе. Выявленные коэффициенты характерны для уровня древостоя и специфичны для вида *Pinus silvestris*.

7. Водный режим и продуктивность древостоев взаимосвязаны. Для синтеза единицы массы органического вещества необходимо определенное количество влаги. Ответной реакцией на нарушение сложившегося гидрологического режима является не изменение величин выявленных коэффициентов, а структурные адаптации — изменения в площадях поперечных сечений активной ксилемы и в массе хвои и корней.

8. Усовершенствованную методику и разработанную аппаратуру для регистрации скоростей потоков в ксилеме, позволяющих измерять одну из наиболее трудно исследуемых статей водного баланса лесных ценозов — транспирационный расход влаги древесным ярусом, выявленные закономерности в структурной и функциональной организации древостоев можно рекомендовать для внедрения в практику эколого-физиологических, лесоводческих и гидрологических исследований.

Список работ, опубликованных по теме диссертации.

Кайбияйнен Л. К., Тихов П. В., Веселков Б. М., Смирнов А. В. Циркадные ритмы потока пасоки в ксилеме древесных растений и влияние внешних условий. — Материалы XII Междуна-

родного ботанического конгресса. Ленинград, 1975.

Кайбияйнен Л.К. Адаптационное значение циркадной организации потока пасоки в ксилеме древесных растений. - В кн.: Вопросы адаптации растений к экстремальным условиям Севера. Петрозаводск, 1975, с. 154-163.

Кайбияйнен Л.К. Методы структурно-диахронического исследования в экофизиологии древесных растений. - В кн.: Биофизические методы исследований в экофизиологии древесных растений. Под редакцией Л.К.Кайбияйнена. Л-д, "Наука", Л.О., 1979, с. 3-17.

Кайбияйнен Л.К. Экспериментальные методы исследования в экофизиологии и лесной биогеоценологии. - Изв. АН СССР, сер. геогр., N 5, 1980, с. 106-114.

Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А., Тихов П.В. Транспирационные потоки в ксилеме сосны и динамика потребления влаги. - Лесоведение, N 2, 1981, с. 27-34.

Кайбияйнен Л.К., Робонен Е.Б., Тихов П.В. Динамика потребления влаги средневозрастными сосновыми древостоями. - Лесоведение, N 3, 1981, с. 22-29.

Кайбияйнен Л.К. Термодинамический подход в исследовании водного режима растений. - В кн.: Проблемы физиологии и биохимии древесины растений. Тез. докл. II Всесоюзной конф., Красноярск, 1982, с. 31-32.

Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А. Динамика водного обмена сосны. - В кн.: Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. АН СССР, Иркутск, 1983, с. 110-124.

Кайбияйнен Л.К. Ритмологические и параметрические аспекты адаптации растений к конкретным условиям среды. - В кн.: Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, 1984, с. 53-65.

Kaipiainen L., Hari P. Consistencies in the structure of Scots pine. - In "Crop Physiology of Forest Trees". Helsinki, 1985, p. 30-36.

Kaipiainen L. Water balance efficiency and architectural structure in Scots pine stands. - In Coupling of Carbon, Water and Nutrient Interactions in Woody Plant-Soil Systems. Program and Presentation Summaries. Knoxville, Tennessee,

1985, p. 71-72.

Hari P., Kaipiaisen L., Korpilahti E., Mäkelä A., Nilson T., Oker-Blom P., Ross J., Salminen R. Structure, radiation and photosynthetic production in coniferous stands. - Univ of Helsinki, Res. Notes N 54, 1985, 233 p., Chapter VI, p. 148 - 167.

Кайбияйнен Л.К., Хари П. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. I. Пути движения влаги в ксилеме. - "Лесоведение" N 5, 1985, с. 23-28.

Хари П., Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. II. Активная ксилема. - "Лесоведение" N 5, 1985, с. 74 - 77.

Кайбияйнен Л.К., Хари П., Сазонова Т.А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. III. Площадь проводящей ксилемы и масса хвои. - "Лесоведение" N 1, 1986, с. 31-37.

Кайбияйнен Л.К. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. IV. Общие характеристики водного режима в разных экологических условиях. - "Лесоведение" N 4, 1986, с. 70-75.

Hari P., Heikinheimo P., Mäkelä A., Kaipiaisen L., Korpilahti E., Salmela J. Trees as a water transport system. - Silva Fennica, N 20, 1986, p. 205-210.

Кайбияйнен Л.К. Транспирационный расход влаги и водный баланс сосновых лесов. - В кн.: Использование аэрокосмической информации при изучении энерго- и массообмена экосистем. АН СССР. Экспресс - информация N 8, Л.О., "Наука", 1988, с. 25 - 26.

Кайбияйнен Л.К. Закономерности в структурной организации сосновых ценозов. - Там же, с. 27-28.

Кайбияйнен Л.К. Динамическая модель водного режима сосны обыкновенной. - В кн.: Экология лесов Севера. Тез. докл. Всесоюз. сов., т. 1, Сыктывкар, 1989, с. 65-66.

Кайбияйнен Л.К. Автоматическая регистрация и моделирование экофизиологических процессов в лесных ценозах. - В кн.: XXIII Всесоюзная школа по автоматизации научных исследований. Кишинев, ШТИНЦА, 1989, с. 46-48.

*Хари*