Труды Карельского научного центра РАН
Выпуск 5. Петрозаводск, 2003. С. 65–73

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ СОСНЫ И СОСНОВЫХ ДРЕВОСТОЕВ

Л. К. КАЙБИЯЙНЕН

Институт леса Карельского научного центра РАН

В статье представлены результаты многолетних исследований процессов обмена и закономерностей формирования структуры у сосны. Объектами служили отдельные деревья в средневозрастных сосновых древостоях разной продуктивности. Показано, что сосна обладает хорошо сбалансированной структурой системы транспорта. Между площадями поперечных сечений разных органов существуют строгие линейные связи. Транспортная система обладает регулирующей функцией в донорно-акцепторных отношениях на уровне целого растения. Исследована динамика распределения углеводов по органам сосны и показано, что концентрации углеводов обладают стабильной динамикой в разных экологических условиях. Динамика газового обмена связана с направленностью донорно-акцепторных отношений в соответствии с интенсивностью ростовых процессов и условиями внешней среды. Рассчитаны показатели углеродного цикла, величины стока углерода в древесный ярус и баланс углерода в сосновом лесу. Приводятся данные о величинах потребления влаги сосной. Определены основные показатели, влияющие на динамику водного обмена. Многие показатели исследуемых нами процессов обмена (средние за год величины использования влаги, продуктивность фотосинтеза в расчете на единицу массы хвои, концентрация ассимилятов в тканях дерева) инвариантны. В стрессовых ситуациях приспособление сосны к изменившимся условиям происходит не за счет изменения функций, а путем структурных адаптаций.

L. K. KAIBIJAINEN. ECOPHYSIOLOGICAL STUDIES OF PINE AND PINE STANDS

The paper discusses the results of multiannual investigations of metabolic processes and patterns of the structural formation in pine. The objects were individual trees in middle-aged pine stands of various productivity. Pine is shown to possess a balanced structure of the transport system. Strict linear relationships exist between the area of cross-sections of different organs. The transport system performs a regulatory function in the source-sink relationships at the whole plant level. The dynamics of carbohydrate distribution among pine organs was investigated, revealing a stable dynamics of carbohydrate concentrations under different ecological conditions. The gas exchange dynamics is related to the direction of the source-sink interactions in accord with the intensity of growth processes and ambient conditions. Carbon cycle parameters, carbon influx to the tree layer and carbon budget in a pine forest were calculated. Data on the amounts of moisture consumption by pine are reported. Major parameters influencing the water exchange dynamics were determined.
Many parameters of the metabolic processes investigated (mean annual moisture consumption, photosynthetic production per unit needle weight, assimilate concentration in tree tissues) were invariant. Pine adapts to new stress-induced conditions via structural adaptations rather than by modifying its functions.

В последние десятилетия прошлого века наблюдалось бурное развитие исследований в области экологической физиологии. Стимулом для этого послужило понимание того, что процессы на клеточном и субклеточном уровне, изучаемые в рамках традиционной физиологии, не могут объяснить многие процессы на организменном уровне. Механизмы регуляции процессов обмена растений со средой или явления адаптации к условиям обитания объяснимы только на уровне целостного организма. Специфика эколого-физиологических исследований

заключается в том, что растение рассматривается как единый организм, отдельные жизненные функции которого тесно взаимосвязаны и реализуются в условиях постоянного взаимодействия с изменяющимися факторами среды. Ответные реакции процессов обмена на воздействие среды у отдельных видов и родов растений зависят как от интенсивности и направленности этих воздействий, так и в значительной мере от физиологических характеристик самих растений. Для понимания роста и развития растения в изменяющихся экологических условиях необходимо исследование большого комплекса эколого-физиологических характеристик вида (ЭФХ).

В лаборатории физиологии древесных растений Института леса КарНЦ РАН около 30 лет проводили исследование суточной и сезонной динамики процессов роста, газового (фотосинтез, дыхание), водного (транспирация, скорости потоков влаги, водные потенциалы) и углеводного обменов. Параллельно регистрировали показатели факторов внешней среды (солнечная радиация, температура и влажность воздуха и почвы). Результаты получены в процессе выполнения пяти госбюджетных тем (1975–2000 гг.) и четырех международных проектов (между АН СССР, РАН и Академией Финляндии, 1980–2000 гг.).

В процессе работы уделяли большое внимание методике исследований. Разработали и использовали многоканальную систему автоматической регистрации роста, газового обмена, потоков влаги в ксилеме и факторов внешней среды (Биофизические методы.., 1979). Разработана оригинальная методика измерения концентрации CO_2 в ксилеме и интенсивности ее дыхания (Кайбияйнен и др., 1998). При анализе результатов использован широкий спектр математических средств и методы моделирования.

Основные результаты исследования

Закономерности структурной организации сосны. Любое системное исследование сложного объекта связано с вычленением структуры, характеризующей строение этого объекта. В целостной системе древесного растения структурно и функционально можно выделить три подсистемы: фотоассимиляционный аппарат (листья, хвоя), поглотительная (корни) и транспортная (ксилема и флоэма корней и надземных органов).

Существенную роль в регуляции процессов обмена у сосны играет система транспорта, структура которой удивительно строго сбалансирована на всем протяжении от корней до хвои. Как показали фитометрические исследования, между суммарной площадью поперечных сечений проводящих корней и площадью сечения заболони ствола (под кроной), а также суммарной площадью проводящей ксилемы ветвей и ответвлений второго порядка существуют строгие линейные связи (Кайбияйнен и др., 1986). Подобные зависимости наблюдаются между заболонью ствола и массой (поверхностью) хвои и тонких всасывающих корней (Кайбияйнен и др., 1986). Коэффициенты детерминации у полученных регрессионных уравнений высоки:

$\Sigma S_к = 0{,}23S_с - 0{,}47$ $R^2 = 0{,}945$
$\Sigma S_в = 1{,}25S_с - 1{,}29$ $R^2 = 0{,}965$
$\Sigma S_{отв} = 1{,}15S_в - 0{,}91$ $R^2 = 0{,}98$
$S_{хв.в} = 0{,}52S_в + 0{,}05$ $R^2 = 0{,}97$
$m_{хв.в} = 45{,}1S_в - 2{,}1$ $R^2 = 0{,}98$
$m_{хв.д} = 56{,}0S_с - 57{,}7$ $R^2 = 0{,}98$
$m_{с.к} = 18{,}1S_к - 1{,}1$ $R^2 = 0{,}88$

где $S_с$, $S_в$, $S_{отв}$, $S_к$ – площади поперечных сечений ксилемы ствола, ветвей, ответвлений и корней, $S_{хв.в}$ – площадь поверхности хвои ветки (в м^2), $m_{хв.в}$ и $m_{хв.д}$ (сухой вес в г) – масса хвои ветки и всего дерева соответственно, $m_{с.к}$ – масса сосущих корней (г), R^2 – коэффициент детерминации.

Показано, что определенной массе тонких корней в древостое соответствует определенная масса хвои и согласованные с этими величинами и между собой площади проводящей ксилемы корней, ствола, ветвей и ответвлений. Подобные зависимости отмечаются у сосен в древостоях, растущих в разных климатических зонах (Кайбияйнен и др., 1994а). Еще более строги и близки к функциональным подобные зависимости у структурных показателей внутри одного дерева (R^2 = 0,994–0,998). Такая структура транспортной системы является оптимальной для осуществления присущих ей физиологических функций.

Полученные результаты хорошо теоретически обосновываются, так как избранное направление исследования исходит из условия сохранения массы потока влаги через все элементы транспортной системы дерева (Кайбияйнен и др., 1994а) и является простым обобщением биологических теорий формирования древесных стволов, теории водной проводимости, предложенной Жаккардом еще в 1912–1919 гг. (см.: Кауфман, 1986), и трубчатой модели, развитой Шинозаки с соавторами (Schinozaki et al., 1964a, b).

Выявленное наличие строгих закономерностей в формировании структуры дерева связано с динамикой физиологических функций разных подсистем целостного растения и представляет значительный теоретический интерес. В то же время они имеют и практическое значение, так как позволяют простыми способами исследовать распределение поверхностей и биомассы у дерева и древостоя.

Динамика синтеза и перераспределения углеводов на уровне растения. Интенсивность биопродукционного процесса и скорость роста растений определяются как интенсивностью фотосинтеза, так и использованием ассимилятов в акцепторных органах (Мокроносов, 1981, 1983). Сезонная и суточная вариабельность процессов синтеза и потребления ассимилятов очень велика. Связующим звеном между синтезирующими,

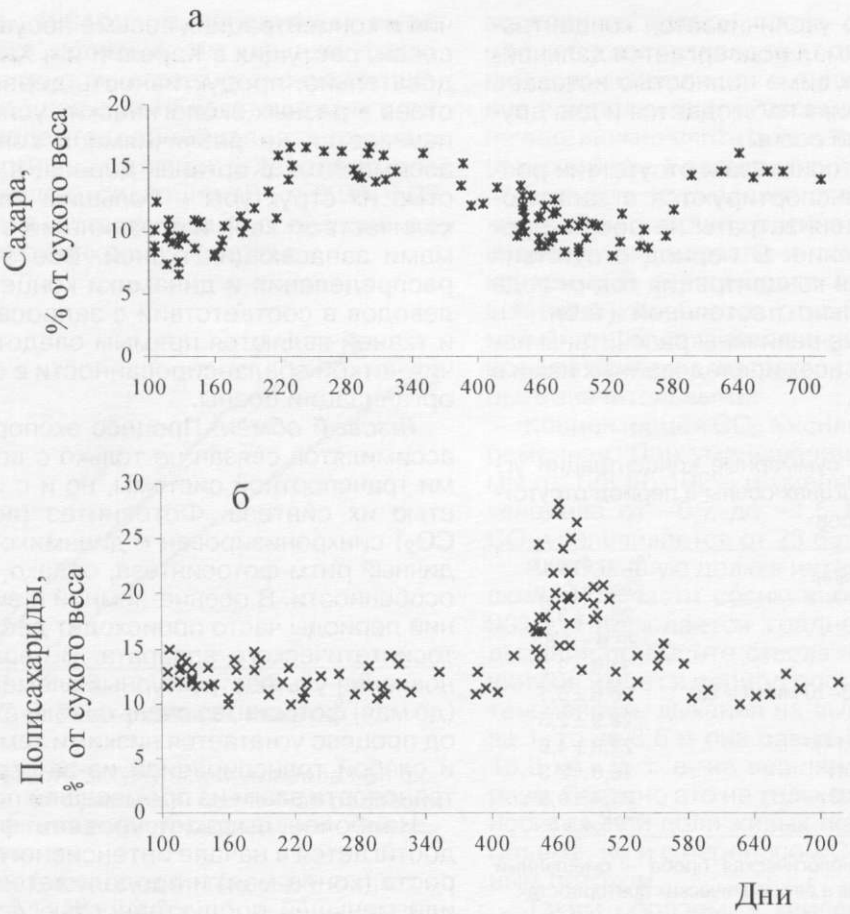

Рис. 1. Годичная динамика концентрации растворимых (а) и нерастворимых (б) углеводов в хвое сосны (Карелия, средние данные за 7 лет по всем типам леса от распускания до 2-летнего возраста хвои). Отчет дней с 1 марта по 29 января

запасающими и потребляющими ассимиляты органами является транспортная система. Одной из важных функций транспортной системы является создание определенных величин запаса ассимилятов в своих тканях. Только при наличии такой буферной системы быстрые дыхательные затраты могут быть вовремя восстановлены или созданы условия интенсивного притока ассимилятов в органы с высокой физиологической активностью. Данный факт придает транспортной системе также и регулирующую функцию в донорно-акцепторных отношениях на уровне целостного растения. В такой ситуации динамику перераспределения ассимилятов целесообразно исследовать как динамику концентраций их в разных органах.

В биомассе древесных растений до 75% сухого вещества приходится на долю углеводов. Среди непосредственных продуктов фотосинтеза до 97–99% ассимилятов составляют углеводы (Крамер, Козловский, 1983). Установлено, что транспортной формой углеводов являются нередуцирующие сахара. При отложении углеводов в запас происходит биохимическая трансформация их из водорастворимой формы (сахара) в нерастворимую (крахмал, гемицеллюлозы).

В результате многолетних исследований о
ределили концентрацию углеводов в корня
лубе и древесине ствола и ветвей, в хвое и п
чках в годичном цикле их развития (Софрон
ва, 1985). Показано, что почти половина вс
углеводов приходится на целлюлозу. В раст
нии она необратимо выводится из метаболи
ма, так как выполняет структурные функци
являясь основным компонентом клеточных ст
нок. В сумму нерастворимых углеводов мы
не включали.

На рис. 1 представлены средние за семь л
наблюдений (для 20–25 деревьев) величины ко
центрации углеводов в хвое в сезонной динам
ке. При анализе этих результатов важно не тол
ко количественное содержание, но и соотнош
ния между отдельными формами углеводов.

В летние месяцы наблюдается сравнител
но низкая концентрация сахаров (рис. 1, а). И
быток ассимилятов переводится в нерастворо
мые формы – крахмал, гемицеллюлозу. Соде
жание нерастворимых углеводов в хвое быст
увеличивается, достигая максимума в кон
мая и начале июня (рис. 1, б), т. е. к началу ро
та. В процессе роста содержание сахаров и н
растворимых углеводов в хвое значитель

снижается. Осенью увеличивается концентрация сахаров, а крахмал подвергается дальнейшему гидролизу и к зиме полностью исчезает. Аналогичная динамика наблюдается и для других органов и тканей сосны.

При наличии фотосинтеза и отсутствии роста ассимиляты транспортируются в запасающие ткани, восполняя затраты на рост и продолжающееся дыхание. В период отсутствия роста их суммарная концентрация год от года сохраняется довольно постоянной (табл. 1). Все представленные величины рассчитаны нами как средние для всех исследованных нами в разные годы сосен.

Таблица 1. Средние суммарные концентрации углеводов в тканях и органах сосны в период отсутствия ростовых процессов

Ткани и органы	% от сухого веса ($X \pm \sigma$)
Хвоя (n = 107)	25,5 ± 3,9
Луб побегов (n = 24)	29,9 ± 1,88
Луб ствола (n = 32)	31,9 ± 3,2
Луб корней диаметром 3–10 мм (n = 26)	36,6 ± 5,1
Корни <3 мм (n = 51)	28,9 ± 2,3
Древесина побегов (n = 14)	22,9 ± 4,6
Древесина ствола (n = 14)	16,8 ± 2,3
Древесина корней (n = 23)	21,4 ± 0,9
Почки (n = 57)	25,4 ± 5

Примечание. Каждая биологическая проба – смешанный образец с 20–25 деревьев в двух химических повторностях.

Как следует из таблицы, средняя концентрация запасенных ассимилятов в разных органах различна, однако известно, что суммарная величина запаса хорошо коррелирует с массой органа (Пьянков и др., 1998).

Представляет интерес исследование влияния климатических и экологических условий на характер распределения ассимилятов. Показано, что в одинаковые фазы роста нет существенных различий по концентрации углеводов в хвое господствующих и угнетенных деревьев, при отличиях между ними по величинам годичных приростов в 3–4 раза. Нет значимых отличий и в величинах концентрации в других органах. При исследованиях концентрации ассимилятов в разных органах у сосен господствующего полога в древостоях, произрастающих в Карелии (сосняк лишайниковый) и в Мурманской области (Хибины, сосняк вересковый), также не получено значимых различий в величинах запасов углеводов в разных органах, несмотря на различия в климатических условиях регионов (Sofronova, Kaipiainen, 1996).

При анализе результатов исследования особый интерес вызывает установленный нами факт постоянства концентраций сумм углеводов в разных органах сосны в период отсутствия ростовых процессов (см. табл. 1). Причем это постоянство сохраняется у сосен, растущих в разных экологических условиях и обладающих разной динамикой роста. Различия в концентрациях весьма несущественны у сосен, растущих в Карелии и в Хибинах. Следовательно, продуктивность дерева и древостоев в разных экологических условиях обеспечивается не различиями в концентрациях ассимилятов в органах дерева, а изменчивостью их структуры – большим или меньшим количеством хвои и связанными с этим объемами запасающих тканей. Все эти факторы распределения и динамики концентраций углеводов в соответствии с запросами органов и тканей являются прямым следствием наличия четкой сбалансированности в структурной организации сосны.

Газовый обмен. Процесс экспорта-импорта ассимилятов связан не только с возможностями транспортной системы, но и с интенсивностью их синтеза. Фотосинтез (ассимиляция CO_2) синхронизирован с динамикой роста. Годичный ритм фотосинтеза, однако, имеет свои особенности. В осенне-зимний и зимне-весенний периоды часто происходит деструкция фотосинтетического аппарата. В период восстановления ультраструктурных элементов весной (до мая) фотосинтез очень слаб. В этот же период процесс угнетается низкими температурами и слабой транспирацией из-за ограниченного транспорта влаги из промерзшей почвы.

Наиболее высокий уровень фотосинтеза достигается в начале интенсивного линейного роста (конец мая) и продолжается с большей или меньшей продуктивностью до окончания роста в толщину (конец июля). В начале августа из-за уменьшения запроса на ассимиляты синтез снижается, однако имеющийся уровень обеспечивает восстановление затрат на окончание роста корней и, как показано выше, сохранение почти константной концентрации ассимилятов в запасающих тканях. Осенью фотосинтез угнетается низкими температурами и высокой влажностью воздуха (Болондинский, Кайбияйнен, 2003).

В период интенсивного роста могут наблюдаться стрессовые ситуации, приводящие к снижению уровня фотосинтеза. В сосняках лишайниковом и вересковом это чаще всего засуха. В этом случае в августе не происходило значительного снижения фотосинтеза. Вероятно, это связано с необходимостью восстановления ассимилятов, использованных на рост из запасающих тканей, т. е. чрезмерное использование ассимилятов компенсируется большей интенсивностью фотосинтеза в последующем.

Таким образом, на динамику фотосинтеза в годичном ритме механизмы донорно-акцепторных отношений оказывают существенное влияние. Интенсивность газового обмена зависит от внешних условий. Однако максимальная реализация процесса наблюдается при довольно низких значениях параметров среды. Оптимальные для фотосинтеза температуры воздуха – 10–16 °С (Кайбияйнен, 1984). В более северных районах (Лапландия) нижняя температурная граница ниже и достигает 6 °С (Кай-

бияйнен и др., 1994б), что, несомненно, имеет адаптационное значение. Из внешних факторов наибольшую роль играет солнечная радиация. Подавляющее время вегетационного периода наблюдается линейная зависимость продуктивности ассимиляции углерода от суммарной солнечной радиации (R^2 = 0,98–0,99; рис. 2). Ритмы фотосинтеза и солнечной радиации хорошо синхронизированы.

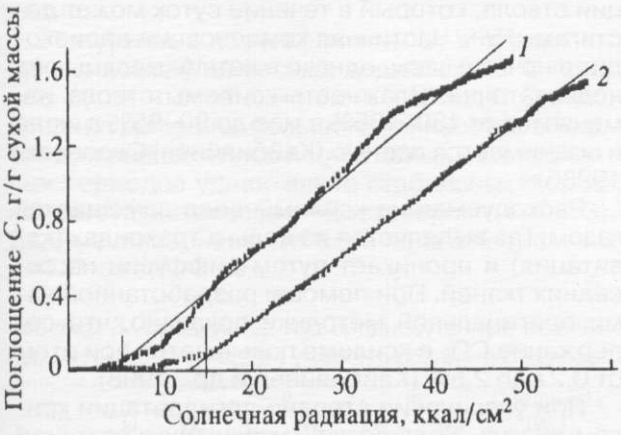

Рис. 2. Зависимость аккумуляции углерода при фотосинтезе (ΣPh) от суммарной солнечной радиации (ΣI) в течение вегетационного периода и их модельные параметры:

1 – 1977 г., ΣPh = 0,039, ΣI = 0,14, R^2 = 0,980; 2 – 1978 г., ΣPh = 0,036, ΣI – 0,43, R^2 = 0,998

В результате анализа литературных данных и наших результатов (табл. 2) показано: усредненная по кроне годичная продуктивность фотосинтеза у сосен среднего возраста, произрастающих в близких метеорологических условиях (Карелия, Финляндия, Швеция), почти постоянна (1,52 ± 8,4% г С/г с. в. в год).

Стабильность данной величины можно объяснить наличием линейной зависимости процесса от солнечной радиации, компенсационной способностью фотосинтеза, позволяющей восполнять потери после стрессовых ситуаций, и согласованностью процессов ассимиляции и диссимиляции в динамике распределения и использования ассимилятов. Данную величину можно считать инвариантной ЭФХ вида (Кайбияйнен, Болондинский, 1995).

Таблица 2. Годичная продуктивность фотосинтетической фиксации углерода у сосны

Объект, год исследования	Фотосинтез, г С/(г с. в. в год)		Регион, автор
	Верхняя часть кроны	Усреднение по кроне	
Сосна 55 лет			
1977	2,7	1,66	Карелия (Кончезеро), данные авторов
1978	2,3	1,55	
1979	1,93	1,43	
Сосна 14 лет	–	1,4	Швеция (Jadraos), Agren et al., 1980; Linder, Troeng, 1981
Сосна 20 лет	2,69	1,57	
Сосна 20 лет (1958–1977)	2,1–2,77	–	Финляндия (Hyytiala), Rjrpilahti, 1988
Среднее	2,4 ± 12,7%	1,52 ± 8,4%	

Большая доля ассимилятов тратится на дыхание. При помощи оригинальной методики мы впервые исследовали интенсивность дыхания ксилемы. В зависимости от возраста данная величина колеблется от 5,35 (3 года) до 3,2 мг/м^3 · с (>6 лет). Величина мала, но с учетом объема ксилемы, затраты на ее дыхание могут быть значительными.

Концентрация CO_2 в ксилеме – величина переменная. При уменьшении влажности ксилемы от 128 до 102% и уменьшении водного потенциала от –0,7 до –1,5 МПа концентрация CO_2 увеличивается от 25,6 до 40,5 г/м^3.

Наибольшую долю в интенсивность дыхания скелетной части сосны вносят ткани луба (до 90%). Наблюдается градиент интенсивности дыхания по высоте ствола. Наибольшую величину он имеет в период роста. В июле, если интенсивность дыхания на высоте 1,3 м принять за 1, то на 8,5 м она равна 1,3; на 10,2 м – 1,7; 15,5 м – 2; т. е. на вершине возрастает в два раза. Связано это не только с возрастанием относительной доли живых тканей в измеряемом объеме, но и с переносом CO_2 транспирационным потоком.

Таким образом, у ксилемы есть еще одна функция – она депонирует CO_2 (частично переносимую из внешних тканей) и транспортирует ее с транспирационным током. На вершине ствола, где в лубе имеются зеленые ткани, происходит реутилизация внутриксилемной CO_2, достигающая 57% от выделяемого газа. В охвоенных побегах эта доля еще выше. Значимость доли реутилизированной углекислоты в общей продуктивности фотосинтеза требует дополнительных исследований (Кайбияйнен и др., 1998).

Полученные длинные ряды сезонной динамики газового обмена позволили рассчитать показатели углеродного цикла в сосновых ценозах. Определены величины стока углерода в древесный ярус (Кайбияйнен, Болондинский, 1995), баланс углерода в сосновом лесу (Кайбияйнен, Софронова, 1999). При исследованиях влияния промышленных выбросов на фотосинтез сосны в древостоях, подвергавшихся длительному воздействию токсичных поллютантов (комбинат «Североникель» в г. Мончегорске), показано, что при увеличении степени воздействия интенсивность фотосинтеза может понизиться на 28–68% (Кайбияйнен и др., 1994б). При столь значительном уменьшении фотосинтетической фиксации CO_2 лесные ценозы из объекта стока CO_2 могут стать источником эмиссии CO_2 в атмосферу (Кайбияйнен и др., 1998). Все эти работы выполнены в рамках проекта 4.1.1 ГНТПР «Глобальные изменения природной среды и климата».

Имеющаяся у нас информация дала возможность использовать для исследования биопродукционного процесса способы моделирования (Кайбияйнен и др., 1986). Построены субмодели фотосинтеза (Hari et al., 1985) и вариант динамической модели роста и развития соснового древостоя до 120 лет (Nikinmaa et al., 1996). Построенные модели позволили не только строго классифицировать полученную нами информацию о биопродукционном процессе, но и путем модельных экспериментов выявить отсутствие необходимых данных для получения адекватной модели столь сложной системы.

Водный обмен. Одним из процессов обмена, в который вовлечены все органы и ткани растения от тонких корней до хвои, является водный обмен. В настоящее время динамика данного процесса в первом приближении описывается следующим образом: количество расхода влаги деревом при транспирации за время t – $q_{тр}$ зависит от проводимости устьиц – $\rho_{ус}$, величины дефицита водяного пара в воздухе Da и испаряющей поверхности листвы (хвои) – $s_{хв}$. То есть $q_{тр}(t) = \alpha\, \rho_{ус}(t)\, Da(t)\, s_{хв}$, где α – коэффициент.

Транспортируемое из почвы за время t количество влаги $Q(t) = \text{grad}\, \Psi(t)\, \rho_{кс}(t)\, s_{кс}(t)$, где $\text{grad}\, \Psi = (\Psi_к - \Psi_{хв})/l$ – градиент водного потенциала от корней ($\Psi_к$) до хвои ($\Psi_{хв}$) на расстоянии l, $\rho_{кс}(t)$ – проводимость ксилемы, $s_{кс}$ – площадь поперечного сечения проводящей ксилемы ствола. Здесь $\text{grad}\, \Psi(t)\, \rho_{кс}(t) = U$, скорости потока влаги в стволе г/см^2 · час (м^3/м^2 · сек). Учитывая стационарность и сохранность потока во всех звеньях транспортной системы,

$$\alpha\, \rho_{ус}(t)\, Da(t)\, s_{хв} = \text{grad}\, \Psi(t)\, \rho_{кс}(t)\, s_{кс}(t). \quad (1)$$

Таким образом, для исследования водного режима дерева необходима регистрация большого количества взаимосвязанных показателей. В течение многих лет в институте получены длинные ряды количественных величин основных показателей и параметров водного режима сосны: временных (вегетационные периоды) и пространственных (различные типы леса) вариаций интенсивности транспирации (Кайбияйнен и др., 1981б), скоростей потоков влаги в ксилеме (U(t)), движущих влагу сил (водные потенциалы: $\Psi_к$, $\Psi_{хв}$) и их градиенты (grad Ψ) сопротивлений движению влаги в звеньях транспортной системы ($R = 1/\rho_{кс}$), вариации запасов влаги в почве и растении и т. п. Показано, что скорости потока влаги в ксилеме весьма малы. Линейная скорость достигает 15,5 см/час, объемная – 9,1 см/час, соответственно средние за вегетационные периоды среднесуточные значения равны – 4,6 см/час и 3,2 г/см^2 · час. Средние величины интенсивности транспирации равны: для верхнего яруса кроны – $1{,}55 \cdot 10^{-6}$, нижнего яруса – $1{,}34 \cdot 10^{-6}$ кг/м^3 · с. Различия между средними в разные годы статистически недостоверны (Кайбияйнен и др., 1981а). Полученные величины потоков наблюдаются при следующих величинах водных потенциалов (Ψ): $\Psi_{почвы} > -0{,}05$ МПа, $\Psi_{корней}$ ночью –0,22 МПа (–0,2÷–0,26), днем –0,32 МПа (–0,22÷–0,45), $\Psi_{хвои}$ ночью –0,44 МПа (–0,32÷–0,67), днем –1,0 МПа (–0,46÷–1,5). То есть движение влаги осуществляется по градиенту Ψ, причем величина градиента возрастает от корней к ветвям и ответвлениям (Кайбияйнен, Сазонова, 1993а). При столь малых скоростях потока весь транспирационный расход влаги происходит из ее запасов в ксилеме. Поэтому наблюдается непрерывный процесс регидратации-дегидратации ствола, который в течение суток может достигать 15%. Частичная компенсация происходит в ночные часы, однако в летние месяцы она недостаточна. Влажность ксилемы ствола изменяется от 130–135% в мае до 90–95% в июле и поднимается осенью (Кайбияйнен, Сазонова, 1993б).

Расходуемая из ксилемы вода замещается газом. Газ выделяется из воды в трахеидах (кавитация) и проникает путем диффузии из соседних тканей. При помощи разработанной нами оригинальной методики показано, что содержание CO_2 в ксилеме повышается при этом от 0,27 до 2,5% (Кайбияйнен и др., 1998).

При увеличении степени дегидратации ксилемы каждый раз должен увеличиваться и grad Ψ. Однако этот процесс не бесконечен. При определенных значениях градиента наблюдается полное заполнение трахеид газом, т. е. их эмболия и потеря ими проводящей функции. Столь катастрофических последствий в нормальных условиях растение не допускает. При $\Psi_{хв} \approx -1$ МПа начинается устьичное ограничение транспирации (Nikinmaa et al., 1998). Уменьшение $\rho_{ус}$ в определенных условиях восстанавливает баланс между потреблением и расходом влаги (см. ур. 1). При сильном и длительном обезвоживании ксилемы для поддержания нормального водного обмена этого механизма недостаточно. Ограничение расхода влаги в этом случае достигается уменьшением $s_{хв}$, т. е. механизмом структурной адаптации. Опад старой хвои часто наблюдается при длительных засухах.

Проводимость ксилемы, а следовательно, и grad Ψ у взрослого дерева имеют существенную пространственную вариабельность. Сопротивление ксилемы (R) возрастает от корней к ответвлениям. В определенных условиях водного обмена у средневозрастной сосны соотношения R корней : R ствола : R ветвей : R ответвлений = 1 : 15 : 50 : 500. У старых и более высоких деревьев эти различия могут быть и больше. Учитывая роль проводимости ксилемы в регуляции водного обмена, можно предположить, что описанное явление служит одним из механизмов ограничения предельного возраста и высоты для вида. Однако данное предположение требует специальных исследований.

Таким образом, в эндогенной регуляции водного обмена дерева в широком диапазоне внешних условий принимают участие: устьичная регуляция, механизм обратной связи про-

водимости ксилемы и устьиц и механизмы структурной адаптации. То есть регуляция происходит на уровне целого растения.

Следует отметить, что связь $\rho_{ус}$ и $\rho_{кс}$ хорошо объясняет зависимость между интенсивностями процессов транспирации и фотосинтеза. Водный стресс, вызывая ограничения в транспирационном расходе влаги, приводит и к угнетению фотосинтеза, так как оба эти процесса связаны единым механизмом устьичной регуляции.

Полученные нами величины U, Ψ и влажности ксилемы (W_a) весьма вариабельны в течение суток и вегетационного периода. Однако средние величины большого количества объектов для разных типов леса и целых вегетационных периодов удивительно стабильны. Их различия статистически недостоверны (табл. 3). Данные инвариантные величины специфичны для *Pinus sylvestris* L.

Таблица 3. Средние за год среднесуточные величины U (г/см^2 · час) и W_a (%) у сосен в разных типах леса

Год	I		II		III		Средние U (W_a)
	U	W_a	U	W_a	U	W_a	
1977	3,36	112,8	3,1	116	3,3	114,6	3,25 (114,5)
1978	3,24	119,6	2,95	114,8	2,95	120,6	3,05 (118,5)
1979	3,36	109,8	3,24	107	3,3	108,6	3,3 (108,5)
Среднее	3,32	114	3,1	112,6	3,18	114,6	3,2 (113,7)

Примечание. I – сосняк брусничный, II – сосняк черничный влажный, III – сосняк кустарничково-долгомошный. По критерию Стьюдента (n = 14) различия между средними величинами по годам для U и W_a недостоверны с вероятностью 95%.

Имеющаяся информация позволила нам не только изучить особенности динамики водного обмена, но и впервые с помощью методики измерений потоков в ксилеме получить количественные величины потребления и расхода влаги как одним деревом, так и сосновым древостоем (Кайбияйнен и др., 1981б). Полученные данные хорошо согласуются с величинами расхода влаги, измеренными балансовым и термовесовым методами (Кайбияйнен, 1986).

Анализ представленных здесь и литературных данных показывает, что транспирационный расход влаги за год в разных типах леса и в разных регионах зависит не от изменений интенсивности процесса транспирации, а от массы хвои и площади проводящей ксилемы в древостое.

Заключение

Полученные в результате многолетних исследований данные являются информацией не только для познания особенностей процессов обмена и продуцирования органического вещества, но позволяют сформулировать и некоторые положения, значимые для экологической физиологии в целом.

Растения растут и развиваются в стохастическом поле внешних воздействий. От способности адаптироваться к периодически меняющимся факторам среды зависит их ареал и степень выживаемости и процветания. Как показал ритмологический анализ, все исследуемые нами процессы имеют четкие суточные и сезонные ритмы. Коэффициенты автокорреляции и взаимной корреляции с ритмами среды высоки (от 0,4 до 0,9). То есть ритмы организма и среды хорошо синхронизированы и согласованы, что позволяет растению не просто приспособиться к флуктуациям среды, а активно координировать и регулировать свои процессы жизнедеятельности во времени.

Оптимальные уровни интенсивности физиологических процессов достигаются при величинах параметров среды ниже их максимальных значений. Причем области изменений параметров, при которых реализуется оптимальный уровень физиологических процессов, довольно широки. Это имеет большой смысл, так как позволяет растению обеспечивать необходимый средний уровень интенсивности процессов обмена и дает возможность компенсировать потери в условиях изменчивости регулирующих факторов среды и стрессовых ситуациях, что способствует малой вариабельности и инвариантности средних показателей процессов обмена. Можно предположить, что наличие стабильных показателей является результатом адаптации растений к средним инвариантным величинам климатических факторов.

Температура среды в нашем северо-западном регионе не достигает уровня, обеспечивающего оптимальный рост. Для ростовых процессов у сосны температура является лимитирующим фактором.

Многие показатели процессов обмена, такие как средние за год величины использования влаги и продуктивности фотосинтеза в расчете на единицу массы хвои, концентрации ассимилятов в тканях дерева и т. п., инвариантны. Из данного факта следует вывод, что для прироста и функционирования единицы биомассы в древостое необходимы определенное количество влаги (транспирационный коэффициент – 230 г/г с. в.) и соответствующая продуктивность фотосинтеза для восполнения запаса ассимилятов. В такой ситуации возникает вопрос: каким образом при инвариантности многих показателей эколого-физиологических процессов происходит приспособление сосны и сосновых древостоев к разным экологическим условиям, в результате которого они имеют разную продуктивность? Экологические условия произрастания в ареале сосны очень вариабельны. В каждом формирующемся типе леса трофность почв, гидрологический, температурный и радиационный режимы различаются. Любой из регулирующих факторов среды: свет, вода, температура, минеральные элементы – может быть лимитирующим процесс синтеза органического вещества. В каждом местообитании формируется древостой с надземной и подземной массой, адекватной существующим экологическим условиям.

При исследовании структуры сосны нами выявлено, что в любых экологических условиях транспортная система дерева от корней до хвои строго сбалансирована и выполняет свои физиологические функции оптимальным образом.

Таким образом, учитывая вариабельность в структуре сосен и древостоев и наличие инвариантных показателей процессов обмена, следует признать, что приспособление древостоев к экологическим условиям места произрастания происходит не путем изменения интенсивности процессов обмена, а путем адаптаций структуры древостоя.

Экологические условия изменяются не только в пространстве, но и во времени. В процессе роста и развития древостоев на них могут воздействовать, например, засухи разной длительности и глубины или происходить изменения в гидрологическом, радиационном режимах в результате антропогенных воздействий. В таких ситуациях ответные реакции процессов обмена зависят от интенсивности воздействия экстремального фактора. С последствиями кратковременных и неглубоких стрессов растение справляется за счет имеющихся пределов толерантности своих физиологических функций.

При сильных стрессовых воздействиях, связанных, например, с длительной почвенной и воздушной засухой или изменением гидрологического режима в древостое, наблюдается сильная дегидратация хвои и ксилемы. Это может привести к нарушениям в транспортной системе, интенсивной эмболии сосудов, к потере ими способности проводить влагу и усыханию дерева. Но, как уже указывалось, растение может избежать подобного результата стресса. Согласно уравнению 1, в ситуации, когда физиологические процессы выводятся за пределы их компенсационных возможностей, имеется еще один путь восстановления нормального водного режима. Это уменьшение $S_{хв}$ за счет усыхания и сброса части хвои и нижних мутовок ($S = \Sigma s$). Такое явление действительно наблюдается при сильных засухах. Уменьшение $S_{хв}$ приводит к меньшей суммарной транспирации кроны и возможности увеличить $\Psi_{хв}$, т. е. избежать эмболии. Уменьшение массы хвои в результате опада хвои и отпада усохших нижних мутовок со временем вызывает соответствующее уменьшение площади поперечного сечения заболони ($S_{кс.}$). При восстановлении сбалансированности структуры восстанавливается и нормальный водный режим.

Подобное явление может наблюдаться и при улучшении экологических условий. Благодаря отсутствию лимитирующего фактора и наличию компенсационных возможностей физиологических процессов происходит прирост массы хвои и большее увеличение $S_{кс}$, что обеспечивает приспособление древостоя к новым экологическим условиям. Таким образом, ответной реакцией на экстремальные стрессовые ситуации и резкие изменения экологических условий в процессе развития сосны является перестройка ее структуры.

Развитие древостоя, когда не происходит стрессовых явлений и кратковременные стрессы преодолеваются без структурных перестроек, можно назвать стационарным. Экстремальные стрессовые ситуации приводят к структурным адаптациям, и период перестройки структуры может быть назван переходным процессом. В результате этого процесса древостой переходит в новое состояние стационарного развития. Во время переходного этапа выявленная нами инвариантность показателей процессов обмена может нарушаться. Однако по сравнению с периодом жизни дерева временные интервалы переходных процессов малы. Все наши исследования проведены в древостоях, находящихся в состоянии стационарного развития. Именно в этом состоянии многие эколого-физиологические характеристики процессов обмена со средой инвариантны.

Описанные результаты и вытекающие из них выводы получены при использовании длительных и автоматических методов исследования на большом количестве объектов, произрастающих в естественных условиях. Очевидно, что только такие методы исследования могут дать достоверные результаты.

Вся изложенная информация является подтверждением значительной роли согласованно функционирующих систем на уровне целого растения в регуляции биопродукционного процесса, а также ярким свидетельством единства структуры и функции. Структура – не мертвый слепок с объекта, а характеристика динамическая.

Литература

Биофизические методы исследований в экофизиологии древесных растений / Под ред. Л. К. Кайбияйнена. Л., 1979. 112 с.

Болондинский В. К., Кайбияйнен Л. К. Динамика фотосинтеза в сосновых древостоях // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 1. С. 105–114.

Кайбияйнен Л. К. Ритмологические и параметрические аспекты адаптации к конкретным условиям среды // Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск, 1984. С. 53–65.

Кайбияйнен Л. К. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. IV. Общие характеристики водного режима в разных экологических условиях // Лесоведение. 1986. № 4. С. 70–75.

Кайбияйнен Л. К., Болондинский В. К. Фотосинтетическая фиксация CO_2 и биомасса лесных фитоценозов. К методике оценки стока CO_2 // Физиология растений. 1995. Т. 42, № 1. С. 138–143.

Кайбияйнен Л. К., Сазонова Т. А. Вариации водных потенциалов в системе «почва – растение – атмосфера» на примере сосны обыкновенной // Лесоведение. 1993а. № 3. С. 41–47.

Кайбияйнен Л. К., Сазонова Т. А. Запасы воды в древесине сосны обыкновенной // Лесоведение. 1993б. № 6. С. 58–64.

Кайбияйнен Л. К., Софронова Г. И. Процесс роста и динамика накопления и расхода ассимилятов в тканях и органах Pinus sylvestris L. // IV съезд общества физиологов растений России: Тез. докл. междунар. конф. М., 1999. Т. 1. С. 125.

Кайбияйнен Л. К., Болондинский В. К., Софронова Г. И. Фотосинтетический сток углерода в сосновых древостоях вблизи крупных источников промышленной эмиссии поллютантов // Экология. 1998. № 2. С. 83–88.

Кайбияйнен Л. К., Никинмаа Э., Хари П. Структурная организация деревьев сосны обыкновенной в разных географических условиях // Лесоведение. 1994а. № 2. С. 22–27.

Кайбияйнен Л. К., Робонен Е. В., Тихов П. В. Динамика потребления влаги средневозрастными сосновыми древостоями // Лесоведение. 1981а. № 3. С. 22–29.

Кайбияйнен Л. К., Сазонова Т. А., Тихов П. В. Транспирационные потоки в ксилеме и динамика потребления влаги // Лесоведение. 1981б. № 2. С. 27–34.

Кайбияйнен Л. К., Софронова Г. И., Хари П., Ялынская Е. Е. Роль ксилемы в CO_2-газообмене скелетных частей Pinus sylvestris L. // Физиология растений. 1988. Т. 45, № 4. С. 587–593.

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. 1986. № 1. С. 31–37.

Кайбияйнен Л. К. Хари П., Софронова Г. И., Болондинский В. К. CO_2-газообмен *in vivo* – тест состояния растения при длительном воздействии токсичных поллютантов // Физиология растений. 1994б. Т. 41, № 5. С. 788–793.

Кауфман Г. Б. Рост и форма деревьев. Новосибирск, 1986. 210 с.

Крамер П. Д., Козловский Е. Е. Физиология древесных растений. М., 1983. 462 с.

Мокроносов А. Г. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М., 1981. 196 с.

Мокроносов А. Г. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. М., 1983. 64 с.

Пьянков В.И., Яшков М. Ю., Ламанов А. А. Транспорт и распределение ассимилятов и структура донорно-акцепторных отношений у дикорастущих видов среднего Урала // Физиология растений. 1998. Т. 45, № 4. С. 578–586.

Селлин А. А. Основные факторы, ограничивающие гидравлическую проводимость ксилемы ели европейской // Физиология растений. 1990. Т. 37, № 3. С. 450–455.

Софронова Г. И. Углеводный обмен // Физиолого-биохимические основы роста и адаптации сосны на севере / Отв. ред. З. Ф. Сычева. Л., 1985. С. 30–57.

Хари П., Кайбияйнен Л. К., Росс Ю. Моделирование биопродукционного процесса в лесных ценозах // Лесоведение. 1986. № 6. С. 22–30.

Хари П., Кайбияйнен Л. К., Сазонова Т. А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. II. Активная ксилема // Лесоведение. 1985. № 5. С. 74–77.

Hari P., Kaipiainen L., Korpilahti E. et al. Structure, radiation and photosynthetic production in coniferous stands. Helsinki, 1985. 233 p.

Nikinmaa E., Kaipiainen L., Makinen M. et al. Dynamics of Carbohydrate Distribution in Scots Pine // Production Process of Scots Pine; Geographical Variation and Models / Ed. by P. Hari, J. Ross, M. Mecke: Acta Forestalia Fennica. 1996. N 254. P. 49–78.

Schinozaki K., Joda K., Hozumi K., Kira T. A. Quantitative Analysis of Plant Form – the Pipe Model Theory. I. Basic Analysis // Japan J. Ecol. 1964a. Vol. 13. P. 97–105.

Schinozaki K., Joda K., Hozumi K., Kira T. A. Quantitative Analysis of Plant Form – the Pipe Model Theory. II. Futher Evidence of the Theory and its Application in Forest Ecology // Ibid. 1964b. Vol. 14, N 4. P. 133–139.

Sofronova G. I., Kaipiainen L. Dynamics of Carbohydrate Distribution in Scots Pine // Production Process of Scots Pine; Geographical Variation and Models / Ed. by P. Hari, J. Ross, M. Mecke: Acta Forestalia Fennica. 1996. N 254. P. 21–26.

Zimmermann M. H. Xylem structure and the ascent sap. Springer series in wood science. N. Y., 1983. 142 p.