

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ВЛАГООБЕСПЕЧЕННОСТИ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКУЮ ПРОДУКТИВНОСТЬ И АВТОТРОФНОЕ ДЫХАНИЕ ДУБОВОГО ДРЕВОСТОЯ

© 2009 г. А. Г. Молчанов

Институт лесоведения Российской академии наук, с. Успенское, Московская обл.

Поступила в редакцию 06.05.2008 г.

Исследования проводили в дубраве юго-восточной лесостепи в разных условиях влагообеспеченности и температуры. В течение нескольких лет одновременно регистрировали CO_2 -газообмен у облиственных побегов дуба (*Quercus robur* L.) и нефотосинтезирующих органов дерева (стволов, ветвей и корней). С увеличением недостатка влаги интенсивность дыхания корней уменьшалась. Интенсивность дыхания ствола с увеличением дефицита влаги увеличивалась, пока предрассветный потенциал воды в листе (ПВПЛ) не достигал -1.5 МПа; далее она постепенно снижалась. Соотношение нетто- и гросс-продуктивности (NPP/GPP) по мере изменения условий влагообеспеченности также изменялось: в оптимальных условиях, при ПВПЛ, равном -0.5 МПа, отношение NPP/GPP составляло 0.49, а когда ПВПЛ достигал -1.5 МПа, оно приближалось к нулю. При засухе, которая типична для юго-восточной степи во вторую половину лета, дубрава вместо стока становилась источником CO_2 .

Ключевые слова: *Quercus robur* – фотосинтетическая (гросс-) продуктивность – нетто-продуктивность – дыхание – ствол – корни – облиственные побеги – ветви – предрассветный потенциал воды в листе

ВВЕДЕНИЕ

Одной из основных биосферных функций леса является поглощение древесными растениями в процессе фотосинтеза углекислоты или, другими словами, их фотосинтетическая продуктивность. Продуктивность же в целом складывается из двух основных показателей: брутто-(гросс-)продуктивности, или фотосинтетической продуктивности (GPP), и нетто-продуктивности ($\text{NPP} = \text{GPP} - R_a$), где R_a – автотрофное дыхание (ночное дыхание облиственных побегов, дыхание ветвей, стволов и корней). Следовательно, круговорот CO_2 в растительном сообществе является результирующей фотосинтетической брутто-продукции (GPP) и автотрофного дыхания (R_a), причем доля последнего в газообмене весьма значительна.

К настоящему времени опубликовано довольно много работ о соотношении нетто- и гросс-продуктивности (NPP/GPP) древостоев, состоящих из разных пород. Некоторые авторы считают, что соотношение нетто- и гросс-продукции у разных пород и

в разном климате постоянно и составляет 0.47 ± 0.04 [1, 2]. Если бы это было так, то сильно облегчилось бы определение NPP древостоев, поскольку не надо было бы измерять дыхание всех органов дерева по отдельности.

Однако этот вывод подтверждается далеко не во всех исследованиях. Так, Головки [3] пришла к выводу, что соотношение дыхания и фотосинтеза у растений варьирует в широких пределах. Чаще всего величины дыхания составляют от 30 до 60% от фотосинтеза. По данным Кобак [4, с. 86–88], отношение NPP/GPP в среднем по земному шару составляет около 0.50, однако ее широтные вариации довольно значительны: от 0.20 до 0.60. Кроме того, установлена зависимость этого показателя от возраста. Например, в сосняке черничном это отношение изменялось от 0.55 в 50-летнем возрасте до 0.40 в 100-летнем возрасте. Это соотношение зависело и от условий местообитания: в сосняке черничном оно составляло 0.52, а в заболоченном – 0.46. Makela и Valentine [5] показали, что отношение NPP/GPP в сосняках закономерно уменьшалось от 0.60 до 0.18 при увеличении не только возраста, но и высоты деревьев. Ameth с соавт. [6] за три года исследований в разных условиях водоснабжения установили, что в условиях худшего водоснабжения $\text{NPP/GPP} = 0.52$, а в более благоприятных условиях NPP/GPP равня-

Сокращения: GPP – фотосинтетическая (или гросс-) продуктивность; NPP – нетто-продуктивность; ПВПЛ – предрассветный потенциал воды в листе; R_a – автотрофное дыхание.

Адрес для корреспонденции: Молчанов Александр Георгиевич. 143030 Московская обл., Одинцовский р-н, с. Успенское. Институт лесоведения РАН. Факс: 007 (095) 634-52-57; электронная почта: root@ilan.msk.ru; a.georgievich@gmail.com

лось 0.57. Однако вклад в газообмен экосистемы разных частей древостоя изучен относительно мало и эти данные неполные и довольно разноречивы.

По нашим данным [7], у сосны увеличение выделения CO_2 при дыхании с возрастом происходит в основном за счет увеличения дыхания стволов. При этом доля CO_2 , выделяемого стволами, в суммарном дыхании возрастала от 28 до 69% с 20-летнего до 200-летнего возраста, тогда как доля дыхания корневых мочек снижалась с 48 до 12%. У березы доля дыхания стволов также увеличивалась с 20-летнего до 80-летнего возраста от 25 до 36%, а доля дыхания корневых мочек уменьшалась от 59 до 44%. Более высокую интенсивность дыхания стволов наблюдали также у господствующих деревьев по сравнению с угнетенными [7]. Имеются сведения, что максимальная интенсивность дыхания стволов у сосны характерна для деревьев I класса роста, примерно в 4 раза слабее у деревьев IV класса роста, и осенью у деревьев более высоких классов снижение интенсивности дыхания было более значительным, чем у деревьев IV класса [8, с. 148].

Изучая зависимость дыхания от температуры живых деревьев в неморальном ельнике, мы совместно с Татариновым [9] обнаружили, что с изменением температуры ствола от 10 до 20°C дыхание увеличивалось примерно в 2 раза. Получены данные о связи между дыханием ствола и температурой окружающей среды, а также между дыханием стволов в насаждении и gross-продукцией экосистемы. Дыхание стволов в древостое варьировало от 0.1 до 0.5 г $\text{C}/(\text{м}^2 \text{сутки})$ (или 1.8 г $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \text{сутки})$) в расчете на земную поверхность. На уровне древостоя годовое дыхание стволов составляло около 75 г $\text{C}/\text{м}^2$ (или 275 г $\text{CO}_2/\text{м}^2$ земной поверхности) и равнялось приблизительно 8% от GPP. Финские исследователи [10] изучали дневные изменения дыхания ствола в разные периоды вегетации. Осенью интенсивность дыхания ствола мало изменялась в течение дня и составляла около 0.3 мкмоль $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \text{с})$, летом – 0.8–1.1 ночью и 1.0–1.7 мкмоль $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \text{с})$ днем, т.е. в среднем в летний период интенсивность дыхания составляла около 1.2 мкмоль $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \text{с})$ (или 1.9 мг $\text{CO}_2/(\text{дм}^2 \text{ч})$).

Наибольший вклад в автотрофное дыхание, по данным Кайбияйна с соавт. [11] и Arneeth с соавт. [6], вносит дыхание корней, а наименьший вклад давала листва. Американские исследователи [12, 13] нашли, что наименьший вклад в эмиссию экосистемы вносила древесина (5–16%), несколько больший – листва (25–43%), а эмиссия CO_2 из почвы составляла от 48 до 76% от общего дыхания экосистемы. По данным Загировой [14, с. 91], у сосны ночное дыхание хвои составило 12% от gross-фотосинтеза, ствола – 14%, сосущих корней – 20%. Для ели эти показатели были 8, 3 и 10% соответственно. Китай-

ские исследователи [15] в естественном сообществе дуба установили, что дыхание отдельных органов деревьев отличалось и составляло: у корней – 2.8 (27%), у ствола – 1.7 (17%), у ветвей – 2.6 (25%), у листьев – 3.2 т $\text{CO}_2/(\text{га год})$ (31%), всего 10.3 т $\text{CO}_2/(\text{га год})$. Интенсивность дыхания и доля дыхания разных органов менялись в зависимости от внешних условий.

По данным Кулл и Фрей [16], в ельниках дыхание ствола полностью зависело только от изменения температуры воздуха, а наблюдаемое отставание динамики дыхания от температурной кривой было связано с плохой проницаемостью для CO_2 коры ели. Linder и Trong [17] установили, что дыхание ствола тесно связано с температурой ствола, а при сравнении дыхания ствола и температуры воздуха была получена гистерезисная петля, которая объясняется инерцией нагрева и охлаждения ствола. Для дуба была получена четкая связь дыхания ствола с температурой воздуха, причем в разные периоды вегетации эта зависимость различалась [18]. В летний период, по сравнению с осенним и весенним, интенсивность дыхания была выше в два раза (0.1–0.25 летом и 0.03–0.1 мг $\text{CO}_2/(\text{м}^2 \text{с})$ осенью и весной). Кроме того, установлена зависимость интенсивности дыхания от диаметра ствола и ветвей у дуба и ели. С увеличением этих диаметров интенсивность дыхания увеличивалась, однако интенсивность дыхания ветви была меньше, чем у ствола почти в 10 раз [18].

По данным Загировой [14, с. 85], на дыхание сосущих корней сосны в основном влияют температура почвы и ее влажность, которые и обуславливают сезонную динамику дыхательной способности сосущих корней сосны.

Raich и Tufekcioglu [19] сделали вывод, что доля дыхания живых корней от суммарного дыхания почвы составляет 50–93% в арктической тундре, от 62 до 89% в бореальных лесах и 35–62% в сосновых лесах. В умеренной зоне это отношение в широколиственных лесах составляло 33–50%.

Все приведенные результаты свидетельствуют о том, что несмотря на имеющиеся отрывочные сведения, вопрос о соотношении NPP и GPP и о доле участия разных органов в газообмене окончательно не решен и требует дополнительных исследований. Кроме того, никто не изучал, как это соотношение изменяется в зависимости от сочетания окружающих факторов, в частности температуры и влагообеспеченности.

Целью нашей работы было установить зависимость дыхания разных частей древостоя и соотношения нетто- и gross-фотосинтеза от факторов окружающей среды.

МЕТОДИКА

Исследования проводили в дубраве юго-восточной лесостепи Воронежской обл. Измерение фотосинтеза и дыхания проводили с помощью инфракрасного газоанализатора ГИП-10МБ (Россия). Газообмен CO_2 в дубовом древостое определяли на интактных облиственных побегах с площадью листьев 7–12 дм^2 и площадью проекции побега 3–6 дм^2 . Камеру для измерения фотосинтеза устанавливали в южной, верхней, световой части кроны или в теневой части внутри кроны. Для регистрации показаний газообмена, температуры и влажности воздуха и солнечной радиации использовали электронный регистратор (Logger, “EMS” (Environmental Measuring Systems), Чехия) с дальнейшей записью на ЭВМ. Скорость воздухообмена в камере была относительно высокой (до 3000 л/ч), в результате этого перегрев воздуха в камере по сравнению с входящим в нее воздухом был незначительным, обычно 2–4°C, и обеднение CO_2 в воздухе было небольшим (3–10% от исходного). Ночью для регистрации дыхания облиственных побегов воздухообмен снижали в 10 раз. С помощью командного устройства и пневматических переключателей одновременно регистрировали газообмен в двух камерах. Более подробная методика определения фотосинтеза опубликована в предыдущих работах [20; 21, с. 43].

Газообмен CO_2 нефотосинтезирующих органов и почвы измеряли так же, как и фотосинтез, – определяя разность между содержанием CO_2 во входящем воздухе и воздухе, прошедшем через камеру с исследуемым объектом. Различалась только конструкция камер и скорость “протягивания” воздуха через камеру. Концентрацию CO_2 определяли с помощью газоанализатора типа Кедр (“ОКБА”, Россия), который имеет в дифференциальном режиме точность ± 10 ppm.

Для определения газообмена ствола (или ветвей) на поверхность ствола наносили по периметру валик из пластилина. На этот валик приклеивали полиэтиленовую пленку, в которую вставляли входной и выходной штуцеры. К выходному штуцеру присоединяли шланги, ведущие к газоанализатору. Для определения дыхания ствола или ветвей использовали открытые (проточные) камеры. Температуру коры определяли с помощью термопары сталь–константан.

Интенсивность дыхания корней определяли без извлечения их из почвы. Одну из камер для измерения газообмена устанавливали на поверхности нарушенной почвы, содержащей корни растений, а вторая камера служила для измерения газообмена почвы, не содержащей корней. В последнем случае на участке площадью 0.24 м^2 и глубиной 0.5 м из почвы удаляли все корни растений и изолировали

его от проникновения новых корней. Дыхание корней определяли, как разность показаний газообмена с двух расположенных рядом участков почвы: с корнями и без корней. Этот метод дает возможность пересчета интенсивности дыхания корней сразу на единицу поверхности почвы. Как считает Цельникер [22], этим методом можно получить наиболее достоверные данные о дыхании корней в их естественной среде, т.е. не извлекая их из почвы. Однако недостатком метода является то, что с его помощью невозможно определить различия в интенсивности дыхания у корней разных категорий (скелетные, проводящие, сосущие). Кроме того, при использовании этого метода вместе с корнями извлекается и микориза, поэтому дыхание почвы занижается. При этом, по-видимому, не учитывается и дыхание глубоких корней. Скорее всего, углекислота, образованная в результате их дыхания, “проваливается” вниз до грунтовых вод.

Фотосинтетическую продуктивность древостоя (GPP) оценивали по зависимости использования на фотосинтез поглощенной солнечной радиации облиственными побегами от условий окружающей среды, а также от поглощенной солнечной радиации пологом исследованного древостоя [20; 21, с. 173; 23].

Влагообеспеченность определяли по предрасветному потенциалу воды в листе (ПВПЛ) [24] в камере давления [25, 26].

РЕЗУЛЬТАТЫ

При параллельном изменении температуры и влагообеспеченности получали неоднозначные данные об интенсивности эмиссии CO_2 с поверхности разных составляющих фитоценоза.

Корни. При оптимальной влажности, когда предрасветный потенциал воды в листе (ПВПЛ) соответствовал –0.7 МПа, дыхание корней с увеличением температуры почвы на 5°C увеличилось почти в два раза, а когда ПВПЛ стал критическим (–2.1 МПа) при изменении температуры почвы с 10 до 22°C дыхание корней практически не изменилось (рис. 1). С увеличением недостатка влаги дыхание корней снизилось. Суточный ход дыхания корней (рис. 2) в разных условиях недостатка влаги также различался. В условиях значительного недостатка влаги, когда ПВПЛ = –2.1 МПа, дыхание корней в течение суток практически не изменялось и по абсолютным значениям было небольшим (150 $\text{мг CO}_2/(\text{м}^2 \text{ ч})$). В более благоприятных условиях влагообеспеченности (ПВПЛ = –0.7 МПа) дыхание корней с изменением температуры почвы с 16 до 18.5°C увеличилось в 1.7 раза. По-видимому, в условиях значительного недостатка влаги метаболизм корней резко сокращается. По данным Мамаева [27],

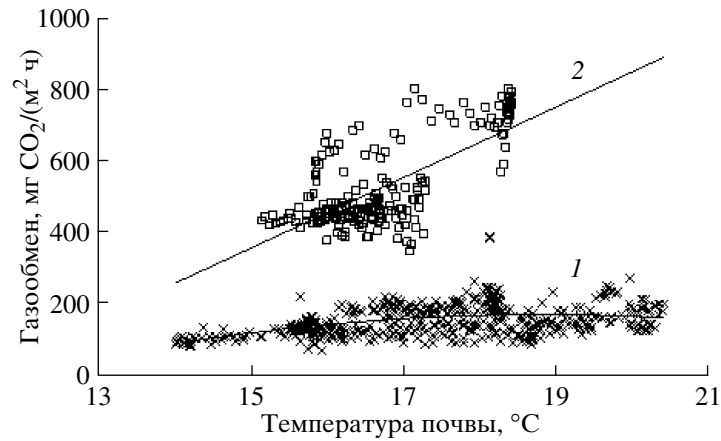


Рис. 1. Дыхание корней в зависимости от температуры при разном ПВПЛ.
1 – –2.1 МПа, 2 – –0.7 МПа.

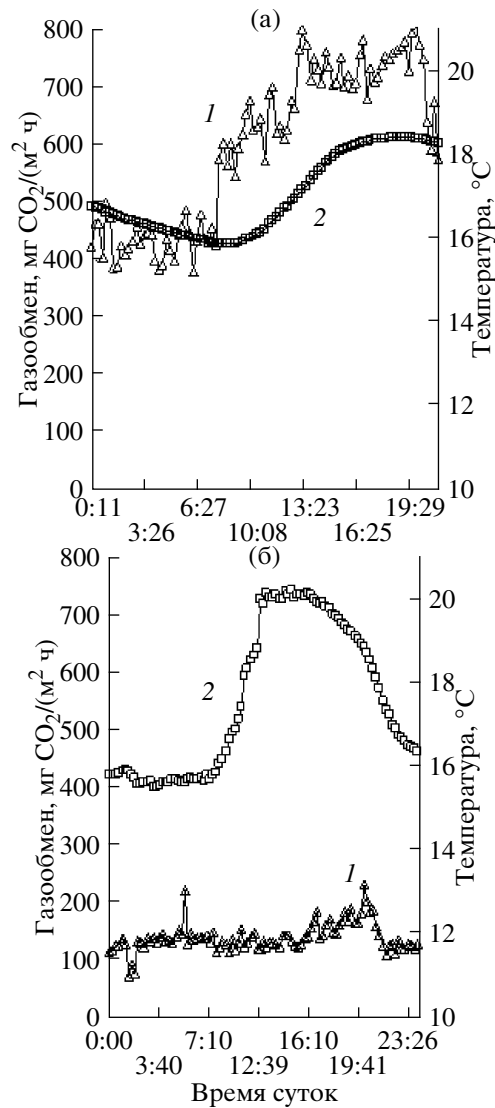


Рис 2. Суточный ход дыхания корней (1) и изменение температуры почвы (2) при разном ПВПЛ.
а – –0.7 МПа, б – –2.1 МПа.

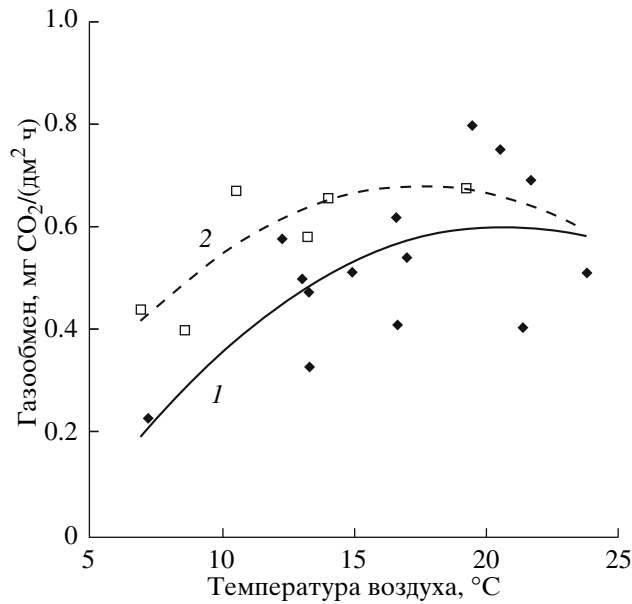


Рис. 3. Ночное дыхание облиственных побегов в зависимости от температуры воздуха при разном ПВПЛ. 1 – –1.8 МПа, 2 – –1.0 МПа.

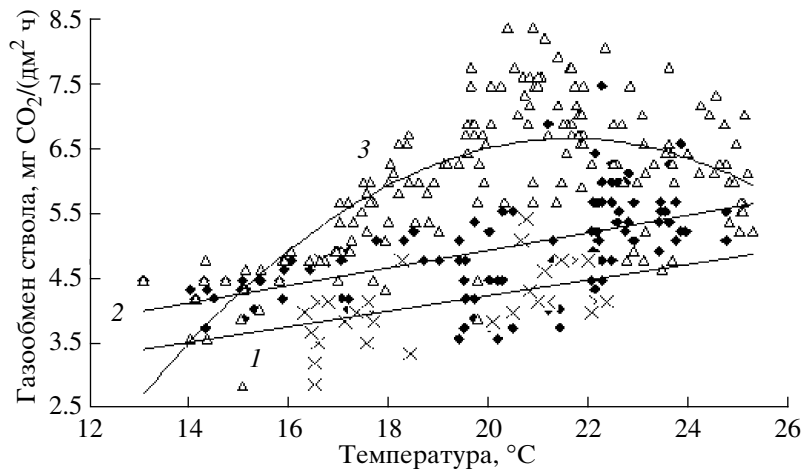


Рис. 4. Зависимость дыхания ствола от температуры воздуха при разном ПВПЛ. 1 – –1.1 МПа, 2 – –1.4 МПа, 3 – –2.1 МПа.

который работал на этих же участках, что и мы, сосущие корни дуба, при увеличении дефицита влаги в почве, начинали покрываться пробкой. По-видимому, это говорит о том, что сосущие корни в условиях недостатка влаги изменяли свои функции и их дыхание снижалось.

Облиственные побеги. Ночное дыхание облиственных побегов с увеличением недостатка влаги также снижалось. Зависимость дыхания от температуры в разных условиях влагообеспеченности различалась незначительно. При увеличении температуры воздуха свыше 20°C интенсивность дыха-

ния облиственных побегов при разной влагообеспеченности (–1.0 и –1.8 МПа) стала одинаковой, однако разброс данных был значительным (рис. 3).

Ствол. Эмиссия CO_2 с поверхности ствола с увеличением недостатка влаги (повышение ПВПЛ с –1.1 до –1.4 МПа) сначала увеличивалась, а затем при дальнейшем увеличении недостатка влаги до ПВПЛ, равном –2.1 МПа, снижалась, однако эти различия были мало достоверны (рис. 4). Так, при ПВПЛ, равном –1.1 МПа, зависимость эмиссии CO_2 с поверхности ствола от температуры была выражена уравнением $y = 0.1362x + 2.2269$ с коэффициен-

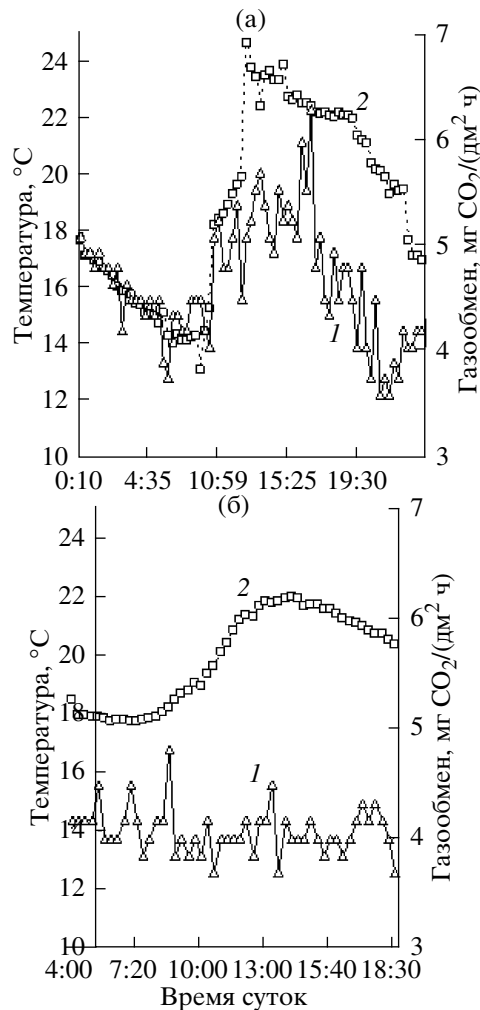


Рис. 5. Суточный ход дыхания ствола (1) и температуры воздуха (2) при разном ПВПЛ. а – -1.1 МПа, б – -1.8 МПа.

том детерминации $R^2 = 0.33$. При ПВПЛ, равном -1.4 МПа, зависимость эмиссии CO_2 с поверхности ствола от температуры была выражена уравнением $y = -0.0541x^2 + 2.3408x - 18645$ с коэффициентом детерминации $R^2 = 0.52$. С увеличением ПВПЛ до -2.1 МПа зависимость эмиссии CO_2 с поверхности ствола от температуры выражена уравнением $y = 0.1208x + 1.83$ с коэффициентом детерминации $R^2 = 0.25$ (рис. 4). Суточные изменения эмиссии CO_2 с поверхности ствола, так же как у корней, наблюдали только в более благоприятных условиях влагообеспеченности (ПВПЛ = -1.1 МПа), а с увеличением недостатка влаги (ПВПЛ = -1.8 МПа) подобных изменений эмиссии CO_2 не наблюдали (рис. 5).

На рис. 4 видно, что с увеличением недостатка влаги до $-1.0 \div -1.4$ МПа эмиссия CO_2 с поверхности ствола увеличивалась, а при дальнейшем увеличе-

нии недостатка влаги начинала снижаться. Можно предположить, что снижение эмиссии CO_2 с поверхности ствола обусловлено снижением фотосинтеза в этих условиях, поскольку, согласно данным многих исследователей, дыхание ствола было связано с активностью его роста, которое опосредовано через временное депонирование ассимилятов [15–18]. По нашим данным [8], при увеличении дефицита влаги (изменение ПВПЛ с -1.5 МПа до -2.0 МПа) интенсивность фотосинтеза снижалась в 4 раза, тогда как при увеличении ПВПЛ с -0.5 до -1.5 МПа – менее, чем в два раза.

При одновременном непрерывном измерении этих процессов непосредственной зависимости эмиссии CO_2 с поверхности ствола от фотосинтеза мы не наблюдали (рис. 6). Так, в пасмурный день 16.08.2002, при средней за день интенсивности солнечной радиации около 100 Вт/м^2 , интенсивность фотосинтеза в среднем за день составила около $3 \text{ мг CO}_2/(\text{дм}^2 \text{ ч})$, а в полуденные часы – около $7 \text{ мг CO}_2/(\text{дм}^2 \text{ ч})$. В этот же день интенсивность эмиссии CO_2 с поверхности ствола составила в среднем за день около $5 \text{ мг CO}_2/(\text{дм}^2 \text{ ч})$. В малооблачные дни 18.08.2002, 19.08.2002 и 20.08.2002 при средней за день солнечной радиации около 550 Вт/м^2 и при таких же условиях влагообеспеченности интенсивность фотосинтеза была в полуденные часы около $14 \text{ мг CO}_2/(\text{дм}^2 \text{ ч})$, тогда как эмиссия CO_2 с поверхности ствола осталась практически на таком же уровне – около $5 \text{ мг CO}_2/(\text{дм}^2 \text{ ч})$. Таким образом, мы не обнаружили сопряженности эмиссии CO_2 с поверхности ствола и видимого фотосинтеза, т.е. не наблюдали прямой связи эмиссии CO_2 с интенсивностью фотосинтеза.

Согласно многим исследованиям, дыхание и фотосинтез ствола связаны с активностью его роста, которое опосредовано через временное депонирование ассимилятов [8, 16, 28]. При этом образование ассимилятов и процессы роста стволовой древесины разделены во времени [28].

Ночное дыхание облиственных побегов, по сравнению со скелетными ветвями и стволом, имело наименьшую интенсивность и увеличивалось с увеличением дефицита влаги хотя и слабо, но постоянно. Ветви дышали примерно в два–три раза интенсивнее облиственных побегов. При среднем дефиците влаги (при ПВПЛ, равном -1.5 МПа) интенсивность дыхания ветвей начинала незначительно снижаться. Интенсивность эмиссии CO_2 с поверхности ствола с увеличением недостатка влаги и ростом температуры увеличивалась почти в три раза, пока средний дефицит влаги (ПВПЛ) не достигал -1.5 МПа, а затем, по мере усиления дефицита влаги, интенсивность дыхания снижалась. В оптимальных условиях влагообеспеченности корни дышали почти в три раза интенсивнее ствола, но

уже при ПВПЛ, равном -1.0 МПа, дыхание корней и ствола было примерно одинаковым, а при ПВПЛ, равном -2.0 МПа, дыхание корней, по сравнению с дыханием ствола, становилось в два раза ниже. Необходимо отметить, что температурная зависимость эмиссии CO_2 с поверхности нефотосинтезирующих частей растений в разных условиях влагообеспеченности была неодинаковой.

На основе полученных экспериментальных данных, мы рассчитали множественные нелинейные уравнения зависимости ночного газообмена облиственных побегов от температуры воздуха, влажности воздуха и ПВПЛ, а также уравнения зависимости эмиссии CO_2 с поверхности ствола на высоте 1.3 м и ветви диаметром 5 см от температуры ствола, влажности воздуха и ПВПЛ. Также была рассчитана зависимость газообмена корней от температуры и влажности почвы. Полученные уравнения зависимости дыхания разных органов деревьев (в $\text{мг CO}_2/(\text{дм}^2 \text{ ч})$) от окружающих факторов представлены в табл. 1.

Площадь листы и поверхность нефотосинтезирующих частей дубового насаждения на единице площади произрастания были рассчитаны, исходя из соотношения листового индекса и нефотосинтезирующих органов древостоя, установленного Молчановым [29], работавшим в том же лесном массиве. В нашем древостое в исследуемый период односторонняя поверхность листы равнялась 4.30 га/га, площадь стволов составила 1.07 га/га, а площадь ветвей -0.48 га/га.

Используя полученные уравнения и соотношение поверхностей разных частей древостоя на единице площади произрастания, мы смогли рассчитать эмиссию CO_2 (табл. 2 и рис. 7). Как видно из представленных данных, дыхание разных частей деревьев экосистемы на единице поверхности почвы с увеличением недостатка влаги и температуры воздуха изменялось неодинаково. Если дыхание корней с увеличением недостатка влаги и температуры снижалось очень существенно и при сильной засухе падало более, чем в 3 раза, то дыхание стволов до достижения ПВПЛ величины -1.5 МПа увеличивалось, а далее начинало постепенно снижаться. Дыхание скелетных ветвей и облиственных побегов с увеличением дефицита влаги увеличивалось. Однако в связи с тем, что величина эмиссии CO_2 с этих частей дерева в древостое была невелика, существенного влияния на величину NPP они не оказывали.

Анализируя представленные в табл. 2 и на рис. 7 данные более подробно, мы отметили, что увеличение общего дыхания древостоя (рис. 7, кривая 5) с увеличением дефицита влаги и температуры на начальном этапе происходило в основном за счет уве-

Таблица 1. Уравнения зависимости дыхания (эмиссии CO_2 , $\text{мг CO}_2/(\text{дм}^2 \text{ ч})$) дубового насаждения (y) от температуры, предрассветного давления воды в листе (ПВПЛ) и влажности почвы или воздуха

Параметр	Уравнение	R^2
Ночное дыхание облиственного побега	$y = 0.04313T_B + 0.01057V_B + 0.01161 \text{ ПВПЛ} - 0.8651$	0.69
Дыхание ствола на высоте 1.3 м	$y = -3.35\text{ПВПЛ}^2 + 9.205\text{ПВПЛ} - 0.0058T_C^2 + 0.4005T_C - 6.693$	0.33
Дыхание ветви диаметром 5 см	$y = 0.00506T_B^2 + 0.03475V_B - 0.0352 \text{ ПВПЛ} - 2.3787$	0.78
Дыхание корней	$y = 4.273T_{\Pi} + 37.74V_{\Pi} - 198.98$	0.80

Примечание. T_B – среднесуточная температура воздуха, V_B – среднесуточная влажность воздуха, T_C – среднесуточная температура ствола, T_{Π} – среднесуточная температура почвы, V_{Π} – влажность почвы, ПВПЛ – предрассветный водный потенциал листа.

личения дыхания стволов. В дальнейшем, с увеличением недостатка влаги, несмотря на увеличение дыхания ствола, уже при ПВПЛ, равном -1.0 МПа, общее дыхание древостоя снижалось, так как при этом уменьшалось дыхание корней, причем гораздо значительнее, чем увеличивалось дыхание ствола.

Гросс-продуктивность в таких же условиях снижалась значительно сильнее (рис. 8) и уже при ПВПЛ, равном -1.5 МПа, гросс-продуктивность и общее дыхание древостоя становились одинаковыми. Однако с увеличением недостатка влаги гросс-продуктивность становилась меньше общего дыхания древостоя.

На рис. 9 показано изменение нетто-продуктивности с увеличением недостатка влаги. В обычных условиях южной лесостепи, когда первая половина вегетационного периода по влагообеспеченности оптимальна (ПВПЛ = -0.5 МПа), а вторая – засушливая (ПВПЛ = -1.5 МПа), нетто-продуктивность по величине такая же, как и при небольшом недостатке влаги (при ПВПЛ = -1.0 МПа).

ОБСУЖДЕНИЕ

Совместное действие двух факторов – температуры и влагообеспеченности, что обычно происходит в природе, неоднозначно влияло на интенсивность дыхания разных частей дерева в фитоценозе. Если с увеличением недостатка влаги дыхание корней постепенно уменьшалось, то у надземных органов с увеличением дефицита влаги интенсивность дыхания увеличивалась. Такое снижение дыхания корней можно объяснить тем, что при иссушении почвы сосущие корни дуба начинали покрываться

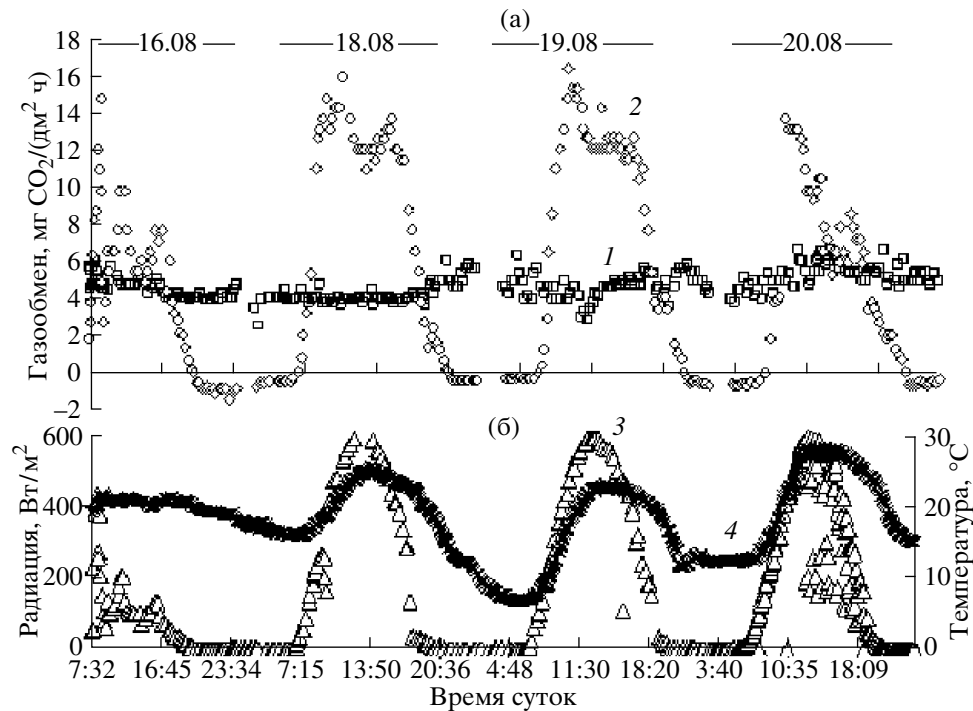


Рис. 6. Дневной ход фотосинтеза (1), дыхания ствола (2), температуры воздуха (3) и солнечной радиации (4) в разные дни. 16.08 – пасмурный день; 18.08, 19.08 и 20.08 – малооблачные дни.

пробкой [30], изменяя свои функции, и их дыхание снижалось.

По нашим данным, в оптимальных условиях окружающей среды дыхание разных частей дерева дубового древостоя и его доля от общего дыхания всего дерева существенно различались: у кор-

ней – 17.8 т CO_2 /(га год) или 71%, у ствола – 5.6 т CO_2 /(га год) или 22%, у скелетных ветвей – 1.2 т CO_2 /(га год) или 5%, у облиственных побегов – 0.6 т CO_2 /(га год) или 2%. В условиях незначительного недостатка влаги, при ПВПЛ = –1.0 МПа, дыхание корней составило 13.0 т CO_2 /(га год) или

Таблица 2. Величина эмиссии CO_2 с единицы площади поверхности разных частей дерева, рассчитанная на площадь произрастания деревьев (т CO_2 /(га год)), при разных условиях произрастания

Условия	Части дерева				Общее дыхание деревьев, R_a	GPP	NPP (% от GPP)
	облиственные побеги (в ночной период)	ствол	ветви	корни			
ПВПЛ = –0.5 МПа; $T_B = 15^\circ\text{C}$; $V_B = 60\%$; $V_n = 20\%$ (–0.4 МПа)	0.6	5.6	1.2	17.8	25.2	55.7	30.5 (55)
ПВПЛ = –1.0 МПа; $T_B = 20^\circ\text{C}$; $V_B = 50\%$; $V_n = 15\%$ (–1.0 МПа)	0.7	15.4	1.9	13.0	31.0	45.8	14.7 (32)
ПВПЛ = –0.5 ÷ –1.5 МПа; $T_B = 15 \div 20^\circ\text{C}$; $V_B = 60\text{--}80\%$; $V_n = (15 \div 12.5\%)$	0.7	16.0	1.9	11.6	30.2	41.9	11.7 (28)
ПВПЛ = –1.5 МПа; $T_B = 25^\circ\text{C}$; $V_B = 50\%$; $V_n = 12.5\%$ (–1.5 МПа)	0.7	16.7	1.9	10.3	29.6	28.1	–1.5 (–5)
ПВПЛ = –2.0 МПа; $T_B = 25^\circ\text{C}$; $V_B = 40\%$; $V_n = 10.0\%$ (–2.0 МПа)	0.9	14.9	3.0	8.2	27.0	11.0	–16.0 (–145)
ПВПЛ = –2.1 МПа; $T_B = 25^\circ\text{C}$; $V_B = 40\%$; $V_n = 7.5\%$ (–4.5 МПа)	0.9	13.5	3.0	5.5	22.9	7.0	–15.9 (–227)
Площадь органов, га/га	4.28	1.10	0.50	1.0	–	–	–

Примечание. Длина вегетационного периода для фотосинтеза = 100 дней, для дыхания – 120 дней. T_B – температура воздуха, V_B – влажность воздуха, V_n – влажность почвы.

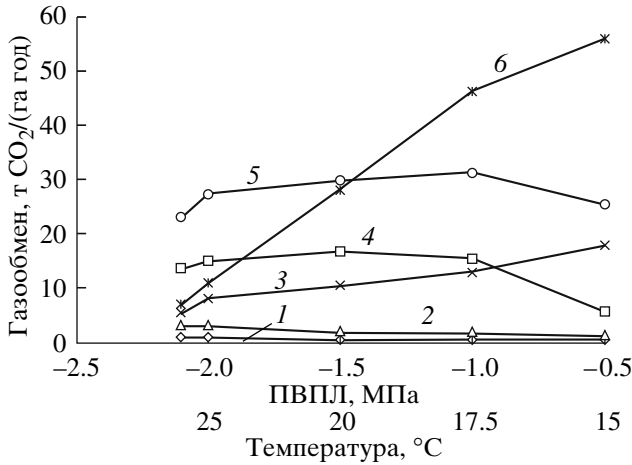


Рис. 7. Расчетные данные дыхания разных частей дерева в дубовом древостое с единицы поверхности почвы при разном ПВПЛ.
 1 – ночное дыхание облиственных побегов, 2 – дыхание скелетных ветвей, 3 – дыхание корней, 4 – дыхание ствола, 5 – дыхание всего древостоя, 6 – GPP древостоя.

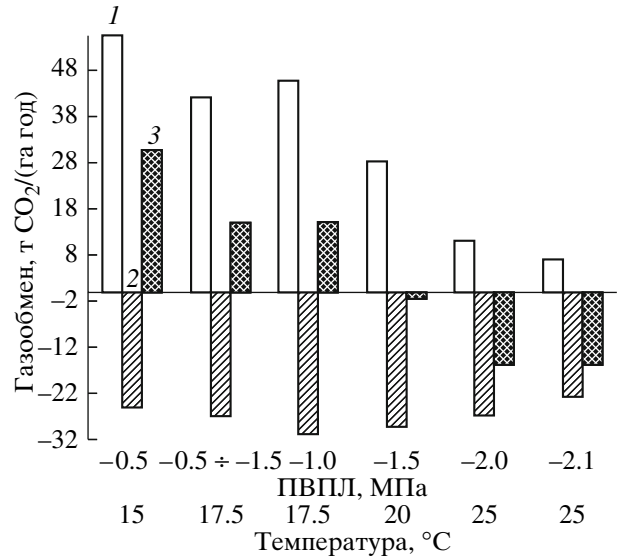


Рис. 8. Продуктивность и дыхание дубового древостоя за вегетационный период при различных условиях влагообеспеченности (ПВПЛ).
 1 – GPP; 2 – R_a ; 3 – NPP.

42%, у ствола – 15.4 т CO_2 /(га год) или 50%, у скелетных ветвей – 1.9 т CO_2 /(га год) или 6% и у облиственных побегов – 0.7 т CO_2 /(га год) или 2%. В условиях засухи, когда в течение всего вегетационного периода ПВПЛ был равен –1.5 МПа, соотношение дыхания отдельных частей дерева изменилось и стало у корней 10.3 т CO_2 /(га год) или 35%, у ствола – 16.7 т CO_2 /(га год) или 56%, у скелетных ветвей – 1.9 т CO_2 /(га год) или 6%, у облиственных побегов – 0.7 т CO_2 /(га год) или 2%.

Изменение соотношения NPP/GPP с увеличением недостатка влагообеспеченности и увеличением температуры воздуха представлено на рис. 9. Как видно из рисунка, при этом отношении NPP/GPP уменьшалось, а в условиях засухи, при ПВПЛ ниже –1.5 МПа, становилось даже отрицательным. Впоследствии отрицательные значения увеличивались в значительно большей степени, т.е. в этих условиях происходила эмиссия CO_2 из древостоя, и древостой тратил на дыхание запасы углерода, ассимилированного ранее.

Таким образом, в типичных условиях южной лесостепи при благоприятных условиях влагообеспеченности в первую половину лета и при засухе – во вторую половину лета, соотношение NPP/GPP существенно менялось, поскольку при неблагоприятных условиях фотосинтетическая функция растений подавляется сильнее, чем дыхание.

Мы показали, что для дубового древостоя в южной лесостепи в оптимальных условиях водоснабжения величины GPP и NPP близки к таковым, полу-

ченным ранее для дубового древостоя в США [1] и других листопадных пород в США и Канаде [1, 31].

Вклад в газообмен экосистемы разных частей дерева изучен относительно мало, и обычно данные по древостою неполные и довольно разноречивые (табл. 3). По сравнению с агроэкосистемами, у которых траты органического вещества на дыхание корней от суммарного дневного потока CO_2 равны 15%, в лесном массиве расход CO_2 на дыхание кор-

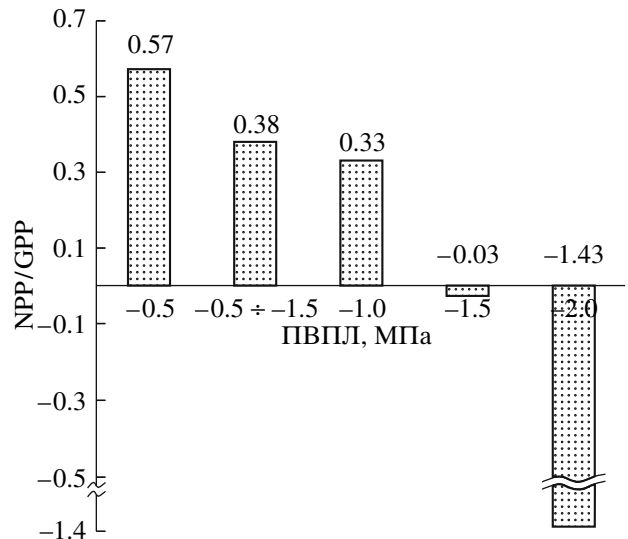


Рис. 9. Изменение соотношения NPP/GPP в зависимости от влагообеспеченности (ПВПЛ).

Таблица 3. Газообмен CO₂ у разных частей дерева на примерах *Quercus* и *Pinus*

Порода	GPP	Выделение CO ₂ , т CO ₂ /(га год)						NPP	Источник
		облиствен- ные побеги (ночью)	ствол и ветви	корни	R _a	почва	всего, R _e		
<i>Quercus robur</i> ПВПЛ = -0.5 МПа	55.7 100%	1.7 3%	6.4 13%	17.8 33%	26.0 49%	28.3* 53%	54.2 97%	1.4	настоящая работа
<i>Q. robur</i> ПВПЛ = -1.5 МПа	28.1 100%	2.2 8%	16.9 60%	10.3 37%	29.4 105%	17.8* 63%	44.2 168%	-19.2	настоящая работа
<i>Pinus sylvestris</i>	38.5 100%	2.9 8%	8.8 22%	10.1 26%	21.8 57%	6.2* 14%	28.0 73%	10.6	[21]
<i>P. sylvestris</i>	9.5 100%	—	0.75 8%	—	—	—	8.3 87%	—	[10]
<i>P. sylvestris</i>	27.8 100%	3.3 12%	3.9 14%	7.0 25%	14.2 51%	6.9* 25%	21.1 76%	7.6	[11]
<i>P. ponderosa</i>	54.3 100%	5.8	2.0	—	—	25.3**	33.1 61%	21.2	[12]
<i>P. radiata</i>	65.9 100%	8.1 12%	—	23.7 36%	31.8 48%	11.5* 17%	43.7 66%	22.2	[6]

* Почва без корней.

** Почва вместе с корнями.

ней увеличен и составляет 25% от суммарного суточного потока из почвы [4, с. 67]. Согласно данным Brossaud и Marek [32], в Словакии в насаждении ели европейской потоки эмиссии CO₂ из почвы, ствола и ветвей равнялись соответственно 448, 56 и 70 ммоль CO₂/(м² сутки), т.е. дыхание надземной части биогеоценоза составляло всего лишь 22% от общего дыхания.

Мы установили, что в оптимальных условиях произрастания соотношение NPP/GPP в древостое дуба составляло 0.49. Эта величина мало отличается от описанных в литературе. Так, согласно данным Waring с соавт. [1], этот показатель равнялся 0.47 ± 0.04, а по данным Law с соавт. [12], работавшими с *Pinus ponderosa*, он равнялся 0.45. В то же время, при увеличении дефицита влаги этот показатель может значительно изменяться, и при этом не остаются постоянными и величины дыхания разных частей дерева.

Настоящее исследование показало, что в условиях юго-восточной лесостепи газообмен CO₂ регулируется в основном влагообеспеченностью. Температура влияет на газообмен отдельных частей дерева при изменении условий влагообеспеченности не однозначно, а в условиях значительного дефицита влаги она и вовсе не влияет на газообмен. Недостаток влаги, обычно наблюдающийся в юго-восточной лесостепи во второй половине лета, приводит к значительному уменьшению фотосинтетического поглощения CO₂, а также к увеличению эмиссии CO₂ из почвы. Дыхание надземных органов при

этом увеличивается. По мере усиления засухи отношение NPP/GPP снижается, и во вторую половину лета дубрава вместо стока служит источником CO₂.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 06-04-48888).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Waring R.H., Landsberg J.J., Williams M. Net Primary Production of Forests: A Constant Fraction of Gross Primary Production // *Tree Physiol.* 1998. V. 18. P. 129–134.
2. Gifford R.M. Plant Respiration in Productivity Models: Conceptualization, Representation and Issues for Global Terrestrial Carbon Cycle Research // *Funct. Plant Biol.* 2003. V. 30. P. 171–186.
3. Головки Т.К. Система показателей в исследованиях роли дыхания в продукционном процессе // *Физиология растений.* 1985. Т. 32. С. 1004–1013.
4. Кобак К.И. Биотические компоненты углеродного цикла. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 248 с.
5. Mäkelä A., Valentine H.T. The Ratio of NPP to GPP: Evidence of Change over the Course of Stand Development // *Tree Physiol.* 2001. V. 21. P. 1015–1030.
6. Arneeth A., Kelliher F.M., McSeveny T.M., Byers J.N. Net Ecosystem Productivity, Net Primary Productivity and Ecosystem Carbon Sequestration in a *Pinus radiata* Plantation Subject to Soil Water Deficit // *Tree Physiol.* 1998. V. 18. P. 785–793.
7. Цельникер Ю.Л., Молчанов А.Г. Соотношение нетто- и gross-продукции и газообмен CO₂ в высокопродуктивных сосняках и березняках // Проблемы экологического мониторинга и моделирования

- экосистем / СПб.: Гидрометеиздат, 2005. Т. 20. С. 174–190.
8. Цельникер Ю.Л., Малкина И.С., Ковалев А.Г., Чмора С.Н., Мамаев В.В., Молчанов А.Г. Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. 256 с.
 9. Молчанов А.Г., Татаринцев Ф.А. Интенсивность дыхания стволов живых и сухостойных деревьев ели разного класса роста в южной тайге // Тез. Межд. конф. “Проблемы физиологии растений Севера”. Годичное собрание об-ва физиологов растений России (15–18 июня 2004 г., Петрозаводск). Петрозаводск, 2004. С. 131.
 10. Zha T., Kellomaki S., Wang K.-Y., Ryyppo A., Ninisto S. Seasonal and Annual Stem Respiration of Scots Pine Trees under Boreal Conditions // Ann. Bot. 2004. V. 94. P. 889–896.
 11. Кайбияйнен Л.К., Ялынская Е.Е., Софронова Г.И. Баланс углекислого газа в средневозрастном сосняке черничном // Экология. 1999. № 4. С. 271–275.
 12. Law B.E., Ryan M.G., Anthoni P.M. Seasonal and Annual Respiration of a Ponderosa Pine Ecosystem // Global Change Biol. 1999. V. 5. P. 169–182.
 13. Lavigne M.B., Foster R.J., Goodine G. Seasonal and Annual Changes in Soil Respiration in Relation to Soil Temperature, Water Potential and Trenching // Tree Physiol. 2004. V. 24. P. 415–424.
 14. Загирова С.В. Структура ассимиляционного аппарата и CO₂-газообмен у хвойных. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 108 с.
 15. Fang Jingyun, Wang Xiaoke, Liu Guohua, Kang Demeng. Measurement of Respiration Amount of Trees in *Quercus liaodungensis* Community // Acta Ecol. Sinica. 1995. V. 15. P. 235–244.
 16. Кулл О., Фрей Т. О дыхании ствола ели европейской // Лесоведение. 1984. № 6. С. 47–52.
 17. Linder S., Trong E. The Seasonal Variation in Stem and Coarse Root Respiration of a 20-Year Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) // Mitteilungen der forstlichen Bundesanstalt Wien. 1981. V. 142. P. 125–139.
 18. Малкина И.С., Якишина А.М., Цельникер Ю.Л. Связь выделения CO₂ стволом с газообменом листьев дуба // Физиология растений. 1985. Т. 32. С. 769–776.
 19. Raich J.W., Tufekcioglu A. Vegetation and Soil Respiration: Correlations and Controls // Biogeochemistry. 2000. V. 48. P. 71–90.
 20. Молчанов А.Г. Фотосинтетическая продуктивность дубового древостоя в различных условиях водообеспеченности // Физиология растений. 2005. Т. 52. С. 522–531.
 21. Молчанов А.Г. Баланс CO₂ в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. Тула: Гриф и К, 2007. 284 с.
 22. Цельникер Ю.Л. Дыхание корней и его роль в углеродном балансе древостоя // Лесоведение. 2005. № 6. С. 11–18.
 23. Molchanov A.G. Photosynthetic Utilization Efficiency of Absorbed Photosynthetically Action Radiation by Scots Pine and Birch Forest Stands in the Southern Taiga // Tree Physiol. 2000. V. 20. P. 1137–1148.
 24. Молчанов А.Г., Молчанова Т.Г. Предрасветный водный потенциал листьев дуба, как показатель влагообеспеченности растений // Лесоведение. 2000. № 2. С. 72–74.
 25. Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D., Hemmingsen E.A. Sap Pressure in Vascular Plants // Science. 1965. V. 148. P. 339–346.
 26. Рахи М.О. Аппаратура для исследований компонентов водного потенциала листьев // Физиология растений. 1973. Т. 20. С. 215–221.
 27. Мамаев В.В. Сезонные изменения биомассы молодых поглощающих корней дуба в южной лесостепи // Лесоведение. 2000. № 4. С. 44–50.
 28. Загирова С.В., Кузин С.Н. Камбиальная активность и углекислотный газообмен ствола *Pinus sylvestris* // Физиология растений. 1998. Т. 45. С. 778–783.
 29. Молчанов А.А. Комплексные исследования в дубравах лесостепи // Взаимоотношения компонентов биогеоценоза в лиственных молодняках / Под ред. Молчанова А.А. М.: Наука, 1970. С. 32–78.
 30. Згуровская Л.Н., Цельникер Ю.Л. О влиянии полива после длительной засухи на транспирацию и состояние сосущих корней у древесных пород в Деркульской степи // Физиология растений. 1955. Т. 2. С. 346–353.
 31. Barr A.G., Griffiths T.J., Black T.A., Lee X., Staebler R.M., Fuentes J.D., Chen Z., Morgenstern K. Comparing the Carbon Budgets of Boreal and Temperate Deciduous Forest Stands // Can. J. For. Res. 2002. V. 32. P. 813–822.
 32. Brossaud J., Marek M.V. Field Measurements of Carbon Dioxide Efflux from Soil and Woody Tissues in Norway Spruce Forest Stand // Ecologia (Bratislava). 2000. V. 19. P. 245–250.