

УДК 582.632:581.132:581.52

ИССЛЕДОВАНИЕ ДЫХАНИЯ ВЕТВЕЙ И СТВОЛОВ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ И БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ

В. К. Болондинский, Л. М. Виликайнен

Институт леса Карельского научного центра РАН

В ходе вегетации изучали дыхание стволов и ветвей двух форм деревьев *Betula pendula* Roth: обычной березы повислой (*B. pendula* var. *pendula*) и карельской березы (*B. pendula* var. *carelica*). Исследовались 4–6-летние деревья, а также 2–3-летние саженцы, выращенные в сосудах. Среди объектов карельской березы встречались экземпляры как без видимых отклонений от нормального роста, так и со структурными аномалиями ствола. Наряду с зависимостью от внешних факторов среды (в основном температуры) наблюдалась тесная связь дыхания с деятельностью камбия и ростом ствола в толщину. В период до камбиального роста (июнь) средние величины дыхания у ветвей и стволиков саженцев диаметром 10–14 мм составляли у березы повислой (БП) и карельской березы (БК) соответственно 4,6 и 5,3 мкмоль·м⁻²·с⁻¹, во время камбиального роста (конец июня – первая половина августа) – 12,3 и 17,6 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ и в период торможения роста (вторая половина августа – начало сентября) – 2,6 и 3,1 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Наибольшие величины дыхания у БП и БК были зафиксированы в конце июля и составили соответственно 20 и 28 мкмоль·м⁻²·с⁻¹, что превышало по абсолютной величине СО₂-газообмен листьев. Примерно в 30 % случаев дыхание БК было в два раза сильнее, чем дыхание БП. Повышенная интенсивность дыхания у БК по сравнению с БП связана прежде всего с более высокой метаболической активностью в камбиальной зоне у карельской березы и с большим количеством у нее живых дышащих тканей на единицу длины побега у одинаковых по толщине ветвей этих двух форм. Исследование толщины и объема коры ветвей БП и БК показало, что эти параметры у БК на 16–20 % выше, чем у БП. Не обнаружено достоверных различий в дыхании ветвей у 6-летних деревьев карельской березы, уже имевших значительные утолщения ствола, и саженцев со слабо выраженными признаками отклонений от нормального роста. В редких случаях у березы повислой наблюдалось более энергичное дыхание, чем у карельской березы. Проанализированы причины этого явления.

Ключевые слова: *Betula* L.; карельская береза; СО₂-газообмен; дыхание ствола; зависимость от температуры; толщина коры.

V. K. Bolondinsky, L. M. Vilikainen. RESEARCH OF RESPIRATION OF TWIGS AND STEMS IN KARELIAN BIRCH AND SILVER BIRCH

Stem respiration was investigated in two forms of *Betula pendula* Roth [Silver birch (*B. pendula* var. *pendula*) and Karelian birch (*B. pendula* var. *carelica*)]. The study was carried out on 4 to 6-year old trees and 2 to 3-year old pot-grown seedlings. Among Karelian birch there were specimens both without visible deviations from normal growth and with structural anomalies of stems. Stem respiration rate was strongly related to cambial activity and stem diameter growth, along with the environmental factors (mainly temperature). Before cambial growth (in June) mean respiration rates of twigs and stems in seedlings

with diameters of 10–14 mm in Silver birch and Karelian birch were 5.3 and 4.6 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ respectively, during cambial growth (late June – first half of August) – 12.3 and 17.6 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, and during the period of growth inhibition (second half of August – early September) – 2.6 and 3.1 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Maximal respiration rates (20 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and 28 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ for Silver birch and Karelian birch, respectively) were registered in late July and were higher (in absolute value) than net CO_2 gas exchange of leaves.

In about 30 % of the measurements the respiration rate in Karelian birch was double that of Silver birch. Higher respiration rate in Karelian birch in comparison with Silver birch is mostly related to higher metabolic activity in the cambial zone and higher amount of living respiring tissues per unit of stem length in stems of the same width in the two birch forms. The measurements showed that the thickness and volume of bark in Karelian birch were higher by 16–20 % than in Silver birch. There were no significant differences in stem respiration of 6-year old Karelian birch trees with visible thickenings of stems and seedlings without visible signs of structural anomalies. In rare cases stem respiration rate was higher in Silver birch than in Karelian birch. The causes of this phenomenon were analyzed.

Key words: *Betula* L.; Karelian birch; CO_2 gas exchange; stem respiration; temperature dependence; bark thickness.

Введение

У живых тканей древесного растения, включая ассимилирующие органы, энергетика обмена веществ и жизнедеятельности обеспечивается не только фотосинтезом, но и процессом дыхания. Фотосинтез в основном служит поставщиком дыхательного материала [Семихатова и др., 2009]. Дыхательная активность растений варьирует в зависимости от вида и жизненной формы [Головки и др., 2009]. Помимо изучения дыхания листьев большой интерес представляет дыхание неассимилирующих органов – ствола и ветвей, поскольку его величина тесным образом связана с оттоком ассимилятов из кроны [Цельникер и др., 1993]. Интерпретация результатов измерения выделения CO_2 с поверхности ствола достаточно сложна, так как ветви и стволы содержат газы, объем и состав которых меняется во времени. Часто неясно, образуются ли они в ходе дыхания или уже содержались в стволе. Большая сложность возникает и при разделении дыхания у древесных растений на функциональные составляющие. Для древесных растений, даже для саженцев, не всегда годятся приемы, разработанные для травянистых растений. Большая доля питательных веществ, образованных деревьями, используется на дыхание нефотосинтезирующих тканей [Цельникер и др., 1993].

Неуклонное увеличение концентрации углекислоты в атмосфере в настоящее время связывают с фундаментальной проблемой устойчивости экосистемы в целом [Rothman, 2002]. Дыхание нефотосинтезирующих частей растений, хотя и уступает общему дыханию почвы, играет существенную роль в формировании

углеродного баланса биогеоценоза и может составлять для разных регионов от 4 до 22 % [Goulden et al., 1996]. По другим оценкам, вклад дыхания ствола в общий бюджет углерода наземной части спелого древостоя составляет от 13 % [Ryan, Waring, 1992] до 42 % [Waring, Schlesinger, 1985]. Береза – широко распространенная лесообразующая порода, на которой исследуется не только CO_2 -газообмен листьев, но достаточно часто и газообмен стволов и ветвей [Kunstle, Mitcherlich, 1976; Цельникер и др., 1993; Wittmann et al., 2006; Wittmann, Pfantz, 2007; Fang, Wang, 1995; Matyssek et al., 2002]. В расходной части углекислотного газообмена насаждения выделение углекислоты стволами древесных растений составляет значительную величину, так как биомасса стволов занимает существенную часть древостоя. Интенсивность дыхания стволов варьирует в зависимости от породы и возраста дерева, сезона и других биогенных и абиогенных факторов [Lavigne, 1996; Забуга, Забуга, 2005]. Дыхание может потреблять от 11 до 70 % углерода, фиксированного растениями при фотосинтезе [Waring, Schlesinger, 1985; Ryan, 1991].

Дыхание стволов и ветвей в ростовой период характеризуется высокой интенсивностью, которая в расчете на единицу поверхности иногда значительно превосходит интенсивность дыхания листьев. Кроме того, оно зависит от состояния растений [Цельникер и др., 1993]. Интенсивность дыхания стволов сосны обыкновенной в южнотаежных сосняках Нижнего Приангарья составила от 1,0 до 11,3 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Анализ, проведенный на группах деревьев со сходной интенсивностью дыхания ствола, показал, что среднее дыхание ствола в группе

здоровых деревьев в 1,5–1,6 раза превышало дыхание ослабленных и сильно ослабленных деревьев [Масягина и др., 2007].

Колебания температуры в стволе связаны с объемом и составом газовой фазы в древесине, что может вызвать либо избыточное выделение, либо, наоборот, поглощение углекислого газа стволом. При резком падении температуры воздуха на 5–10 °С возникает значительный градиент между температурами ствола и окружающего воздуха, что в свою очередь может привести к резкому увеличению выделения CO₂ из ствола [Цельникер и др., 1993]. Дыхание ствола имеет суточную ритмику и колеблется в течение вегетационного периода [Kunstle, Mitcherlich, 1976]. Наряду с зависимостью от внешних факторов среды (в основном температуры) наблюдается тесная связь дыхания с деятельностью камбия и ростом ствола в толщину [Negisi, 1981; Забуга, Забуга, 2005; Татаринев и др., 2011].

Физиолого-биохимические исследования обменных процессов у узорчатых растений карельской березы (*B. pendula* var. *carelica*) и обычной березы повислой (*B. pendula* var. *pendula*) показали, что они имеют свои особенности, в основном связанные с накоплением запасных форм метаболитов. Высказано предположение, что причиной расстройства нормальной ритмики камбиальной активности является избыток количества поступающей в ткань сахарозы [Новицкая, 2008], которое достаточно тесно связано с интенсивностью CO₂-газообмена в кроне дерева. Однако исследования в природных условиях, проводимые в течение длительного времени, не показали достоверных различий в средних величинах фотосинтеза между этими формами березы повислой [Болондинский, 2010; Болондинский, Виликайнен, 2011].

Возрастание содержания сахарозы во флоэме *БК* связывают с низкой активностью сахарозосинтазы в период камбиального роста [Галибина и др., 2015]. Это снижает акцепторные способности тканей ксилемы, приводя к изменению программы развития клеток в камбиальной зоне, что может отразиться на величинах дыхания ствола и ветвей. Поскольку у *БК* наряду со значительным увеличением объемов коры имеются и другие пути утилизации избыточных ассимилятов [Новицкая, 2008], энергетика процессов в прикамбиальной зоне может существенно отличаться по сравнению с *БП*, что отразится на дыхании тканей ствола и ветвей. Представляет интерес исследовать этот процесс у карельской березы в сравнении с березой повислой на разных этапах вегетации,

влияние на него температуры, дефицита водяного пара в воздухе и других факторов внешней среды.

Материалы и методы

Работу проводили на территории Агробиологической станции Института биологии КарНЦ РАН, находящейся на южной окраине г. Петрозаводска (61°47' с. ш., 34°21' в. д.). 3-летние растения берез в мае 2005 г. были посажены в грунт. Участок располагался на месте бывшей теплицы. Верхние горизонты почвы до 50 см содержали смесь торфа и песка. Горизонт 60–70 см представляет собой глину, смешанную с песком.

В качестве экспериментальных использовались растущие рядом шесть 4–5-летних деревьев *БП* и *БК*, а также несколько деревьев карельской березы с разной степенью выраженности характерных признаков. Исследования проводились в 2007–2011 гг. в фазу интенсивного роста (июль), окончания роста (август) и во время перехода к периоду покоя (сентябрь). К началу эксперимента (июль 2007) 2-, 4-, и 6-летние деревья березы повислой и карельской березы имели высоту 0,8; 1,5 и 2,5 метра соответственно. Кроме того, в августе–сентябре 2010–2011 гг. велись исследования на 3-летних саженцах, которые росли в 10-литровых вегетационных сосудах. Их стволы имели диаметр от 12 до 14 мм в 10 см от корневой шейки и высоту около 1 м.

Сосуды ставили на подставку высотой 60 см. Расстояние от камеры до почвы составляло примерно 1 м. Измерения дыхания саженцев, растущих на грядках, проводили ограниченно, так как в приземном слое воздуха концентрация углекислоты изменялась в безветренную погоду от 400 до 800 мкмоль·моль⁻¹ (ppm), что создавало определенные методические трудности.

Основную часть измерений интенсивности темного дыхания ветвей и стволов проводили с помощью газометрической системы Li-6200 (Li-Cor, USA) с использованием камеры оригинальной конструкции, изготовленной из дюралюминия (рис. 1). Длина камеры 128 мм. В камеру помещалась часть ветви или стволика диаметром не более 14 мм. Пространство между стволиком и отверстием камеры заделывалось герметиком. Ассимиляционная камера Li-6200 также подключалась, чтобы ее датчиками измерять ФАР, температуру и относительную влажность воздуха.

Измерения начинали при концентрации в камере CO₂, близкой к его концентрации



Рис. 1. Камера из дюралюминия для измерения темнового дыхания ветвей

в окружающем воздухе. Делали по три измерения, каждое продолжительностью 10 сек. Измерения осуществлялись по замкнутому циклу, в связи с чем концентрация углекислоты в камере повышалась и ее приходилось проветривать перед каждым запуском. На каждой ветви или стволике производилось не менее пяти серий измерений в течение 10–15 минут, после чего камеру переустанавливали на следующий объект. Если мы делали замеры без проветривания камеры, концентрация CO_2 в ней росла и через некоторое время достигала насыщающего значения – компенсационной точки, при которой выделение CO_2 в камеру прекращалось. При высоком уровне дыхания концентрация CO_2 в камере доходила за 7–8 серий измерений до 1200–1300 ppm. По мере роста количества углекислоты в камере до таких величин темновое дыхание снижаться не должно, и выделяемая живыми тканями углекислота, по всей вероятности, диффундировала в ксилему или в приграничные области коры. Для анализа мы старались использовать данные, полученные при первых измерениях дыхания, когда концентрация углекислоты в камере была близка к окружающей.

Эксперименты в основном проводили в дневной динамике с 12 до 18 часов в малооблачные дни. При этом часть ветви дерева, на которой устанавливалась камера, обычно находилась в тени. Температура поверхности ствола при отсутствии попадания прямых солнечных лучей была близка к температуре окружающего воздуха. Однако в процессе измерения воздух прокачивали в камеру через газоанализатор, и он нагревался на 3–4 °С. При кратковременных измерениях с частыми проветриваниями камеры температура поверхностных тканей ствола увеличивалась незначительно, но при определении углекислотного компенсационного пункта, когда камера не проветривалась

в течение 15–20 минут, температура коры возрастала. Данное обстоятельство могло привести к усилению дыхания, что вносило определенную погрешность при расчете компенсационной точки – величины концентрации CO_2 в камере, когда выделение углекислоты из ствола отсутствовало.

Внешние факторы среды измеряли стандартными методами, солнечную радиацию – пиранометром Янишевского. Использовались также датчики Li-6200. Температуру поверхности ствола определяли с помощью термопары медь–константан.

Коэффициент Вант-Гоффа (Q_{10}) для темнового дыхания листьев рассчитывали по формуле: $Q_{10} = (R_a / R_b)^{10/(T_a - T_b)}$, где R_a и R_b – значения интенсивности дыхания, измеренной соответственно при температуре T_a и T_b .

Дефицит давления водяного пара в воздухе (D) рассчитывали по формуле:

$D = E_w (1 - H / 100)$, где E_w – насыщающая упругость водяного пара над водой, H – относительная влажность воздуха.

Для определения площади коры, ее толщины, объема и других параметров измерялись диаметры свежесрезанных побегов березы в коре и без коры. Ветка разрезалась на 5–10-см отрезки. Обычно исследовались ветви с минимальным диаметром 5 мм и с максимальным 20 мм. По известным формулам вычислялся объем отрезка с корой и без коры. Поскольку сечение ветки, особенно у березы карельской, не является идеальным кругом, штангенциркулем делали до трех замеров, по которым вычислялся средний диаметр. Для контроля данных объема коры в мерном цилиндре с водой измерялся объем веток с корой и без коры. Сравнение объемов, полученных двумя способами, показало, что разница не превышала 10 %. Второй способ определения объема более точный, но размеры площади и толщины коры нужно все равно рассчитывать, используя данные диаметров.

Обработку результатов проводили в среде Microsoft Office Excel 2003. Проверку гипотез и оценку существенных различий между средними величинами осуществляли с помощью критерия Стьюдента при 5-процентном уровне значимости.

Результаты и обсуждение

Дыхание ветвей 5–6-летних саженцев

Основная часть работы была выполнена на ветвях 5–6-летних саженцев, которые, произрастая на хорошо удобренной почве,

представляли собой 3–4-метровые деревья с ветвями диаметром до 20 мм у основания ствола. Весь вегетационный сезон, как это сделано в работе Ю. Л. Цельникер с соавторами [1993], мы разбивали на периоды, различающиеся по физиологической активности кроны и камбия. Каждому из них соответствовала определенная дыхательная активность ветвей. Первый период – от начала набухания почек до достижения листьями брахибластов и самыми первыми листьями ауксибластов своей максимальной величины – характеризовался низкими величинами дыхания. В этот период нами было сделано всего несколько замеров дыхания с конца мая до середины июня. Максимальные величины дыхания были менее $6 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Измерения в этот период проводились при умеренной температуре воздуха, не превышавшей 18°C . Ночью температура колебалась в пределах $3\text{--}5^\circ\text{C}$. Возможно, из-за этого, а также из-за малого количества измерений не было выявлено каких-либо достоверных различий в средних величинах дыхания у *БП* и *БК*. Максимальные величины дыхания были несколько выше у *БК* по сравнению с *БП*.

Дыхание ветвей с начала распускания листьев до окончания роста брахибластов было довольно стабильным – $4,6$ и $5,3 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ у *БП* и *БК* соответственно. При этом стандартное отклонение не превышало 10 % от средних величин. Первые листья ауксибластов к середине июня имели площадь менее 6 см^2 и далее росли крайне медленно. Известно, что во время роста листы первой генерации экспорт ассимилятов из кроны низок [Цельникер и др., 1993]. Основное количество ассимилятов шло на рост побегов и новых листьев. Известно, что у березы в отличие от других лиственных пород повышение интенсивности дыхания весной начинается с запозданием, поскольку эта порода относится к рассеянопорovým [Сукачев, 1940]. Начало образования новых клеток камбия относительно сроков раскрытия почек запаздывает у них на 2–3 недели. У кольцевопорových пород (дуб, хвойные породы) активация камбия наступает раньше распускания почек [Антонова, Шебеко, 1986]. Но усиление дыхания у березы в начале вегетации происходит обычно раньше, чем у других пород, из-за более раннего начала экспорта ассимилятов. При этом в целом у березы наблюдается тесная связь между дыханием ветвей и экспортом ассимилятов [Цельникер и др., 1993].

Второй период начинался во вторую декаду июня, а при неблагоприятных условиях – в третью декаду, и продолжался до второй половины, а иногда даже до конца августа. Он

совпадал с максимальной активностью камбия, которой соответствовала высокая дыхательная способность ветвей. Основные наши измерения были сделаны именно в этот период. Уже в начале июля, когда был развернут ассимиляционный аппарат, дыхание ветвей превышало $10 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ и далее возрастало, что говорит об активной деятельности камбия. Средние величины дыхания в первую половину июля у *БП* и *БК* различались не более чем на 30 %. Во вторую половину июля средние величины дыхания ветвей у *БП* и *БК* составили соответственно 15 и $24 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. На некоторых ветвях разница составляла более 100 %. В этот период достигались и наибольшие величины дыхания *БП* и *БК*.

Имеются данные, что в период интенсивных ростовых процессов суточная динамика дыхания стволов дуба близко соответствует динамике содержания восстановленных сахаров в стволе [Edwards, McLaughlin, 1978]. Таким образом, дыхание сопряжено с процессами метаболизма в ветвях и стволе, а также с синхронизированными с ними ростовыми процессами. В ряде экспериментов показана связь дыхания ствола с ритмами оттока ассимилятов [Цельникер и др., 1993].

При анализе зависимости интенсивности дыхания ветвей от их диаметра нами было обнаружено, что дыхание значительно усиливалось при уменьшении диаметра ветви. Если при диаметре ветки 11–12 мм в среднем оно составляло около $15 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, то при диаметре этой же ветки 6–7 мм – $21 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$. Тонкие ветки, как правило, находились ближе к периферии кроны и имели меньший возраст (2–3 года), в то время как 12-мм ветки были 4–5-летние. Так как тонкие ветки труднее герметизировать при помещении в камеру, основная масса измерений была сделана на ветках диаметром 10–12 мм. Увеличение интенсивности дыхания у 6–7-мм веток, по сравнению с 12-мм, скорее всего, связано с тем, что у первых значительно больше относительная величина живых тканей. У 4–7-летних веток живые ткани составляют меньшую часть. Подобное отмечали Кюнстле и Миттчерлих [Kunstle, Mitcherlich, 1976] на сосне, где дыхание при трехкратном увеличении возраста падало более чем в четыре раза. Эти же авторы отмечают более высокую активность дыхания ветвей, нежели ствола.

Одной из причин значительных градиентов выделения углекислоты по ветви от ствола к периферии, возможно, является перенос CO_2 , образовавшегося при дыхании ствола и приствольных участков ветвей,

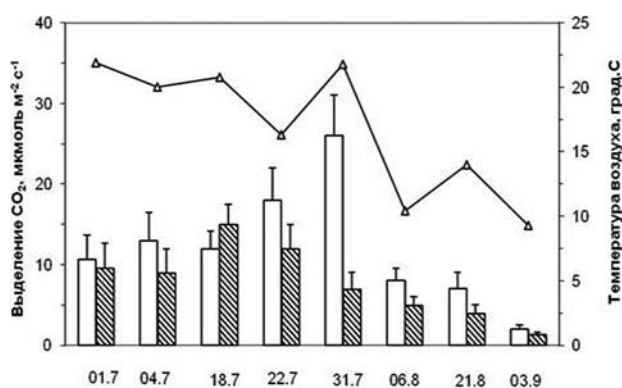


Рис. 2. Сезонная динамика дыхания ветвей у 5–6-летних саженцев карельской березы (белые столбики) и березы повислой (темные столбики) и температура воздуха в моменты измерений (линия).

По оси абсцисс – даты

с транспирационным током и выделением его в верхней части ветви. Но скорее всего, эта углекислота в связи с большим диффузионным сопротивлением для газов тканей, лежащих с наружной стороны камбия, в незначительных количествах выделяется в верхних частях ветви. К такому выводу пришли Линдер и Троенг [Linder, Troeng, 1980]. Наиболее вероятно, что главная причина повышенного выделения CO₂ на периферии ветви по сравнению с ее основанием – неодинаковая ростовая активность этих участков. Имеются данные о неравномерном распределении ростовых гормонов по высоте дерева [Меняйло, 1987].

Таким образом, высокая активность дыхания свойственна участкам ветвей, обладающим высокой метаболической активностью. Пеннинг де Фриз [Penning de Vries, 1975, цит. по Цельникер и др., 1993] рассчитал затраты энергии, необходимой для синтеза различных органических соединений, а также соответствующие этому количеству энергии затраты органических веществ на дыхание. Зная химический состав новообразующейся ткани, можно рассчитать и дыхательные затраты на их рост [Chung, Barnes, 1977]. Оказалось, что на 1 г тканей камбиальной зоны, ксилемы нужно около 1,22 г глюкозы, а на ткани флоэмы – примерно 1,45 г. Но больше всего затрат идет на образование коры. Не исключено, что повышенная интенсивность дыхания, обнаруженная нами у карельской березы, по сравнению с березой повислой, отчасти связана с этим фактором, так как именно у первой наблюдалось усиленное образование коры [Новицкая, 2008].

В отличие от березы повислой, у которой дыхание было более стабильным и достаточно хорошо просматривался его сезонный ритм, у карельской березы этот ритм сильно искажен

труднообъяснимыми скачками (рис. 2). Примерно в 70 % случаев при последовательных замерах у двух форм березы в третью декаду июля активность дыхания у карельской березы была в 1,5–2 раза больше, чем у березы повислой. Очень часто наблюдались скачки дыхания как от ветви к ветви, так и во времени. Одна ветвь давала 18 мкмоль·м⁻²·с⁻¹, другая на этом же дереве – 12 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Через час на одном и том же месте дыхание могло снизиться на 30–40 % без какого-либо изменения внешних факторов среды.

Коэффициент вариации для массива данных, полученных в течение одного дня измерений на разных ветвях двух объектов БП, не превышал 40 %. Дыхание же БК имело значительно большую вариабельность как во времени, так и от ветви к ветви. Отчасти это было связано с различным освещением ветвей. При нахождении ветви в течение 2–3 часов в тени отток ассимилятов из листьев снижался, что сказывалось, как правило, и на дыхании скелетных частей ветви. Однако какой-либо четкой зависимости здесь нам установить не удалось, поскольку имелись исключения. Так, в одном из экспериментов у хорошо освещенной ветви БК с утра до полудня уровень дыхания в дневные часы был ниже, чем у затененной ветви. Поскольку почти все наши измерения проводились в дни, когда деревья не испытывали недостатка в почвенной влаге и отсутствовала атмосферная засуха, полуденная депрессия фотосинтеза носила неярко выраженный характер и не могла явиться причиной снижения интенсивности дыхания.

Несмотря на ярко выраженную тенденцию превышения активности дыхания БК по сравнению с БП, в ряде случаев наблюдались и противоположные явления. Так, во вторую декаду июля при оптимальных внешних условиях средняя величина дыхания у двух из трех ветвей у БК была примерно на 20 % ниже, чем у БП (см. рис. 2). Максимальные же значения отличались еще сильнее. И эта разница сохранялась до вечерних часов. Для того чтобы найти объяснение этому факту, нами были сняты показатели углекислотной зависимости дыхания у побегов березы повислой и березы карельской (рис. 3). Во время измерений камера не проветривалась, и концентрация углекислоты в ней последовательно нарастала. При дыхании флоэмы, камбия и неомертвевших клеток ксилемы, тканей коры углекислый газ диффундирует через поры и чечевички бересты в окружающий воздух. Часть углекислоты может уходить внутрь ствола и растворяться в ксилемном соке. С транспирационным током CO₂ достигает

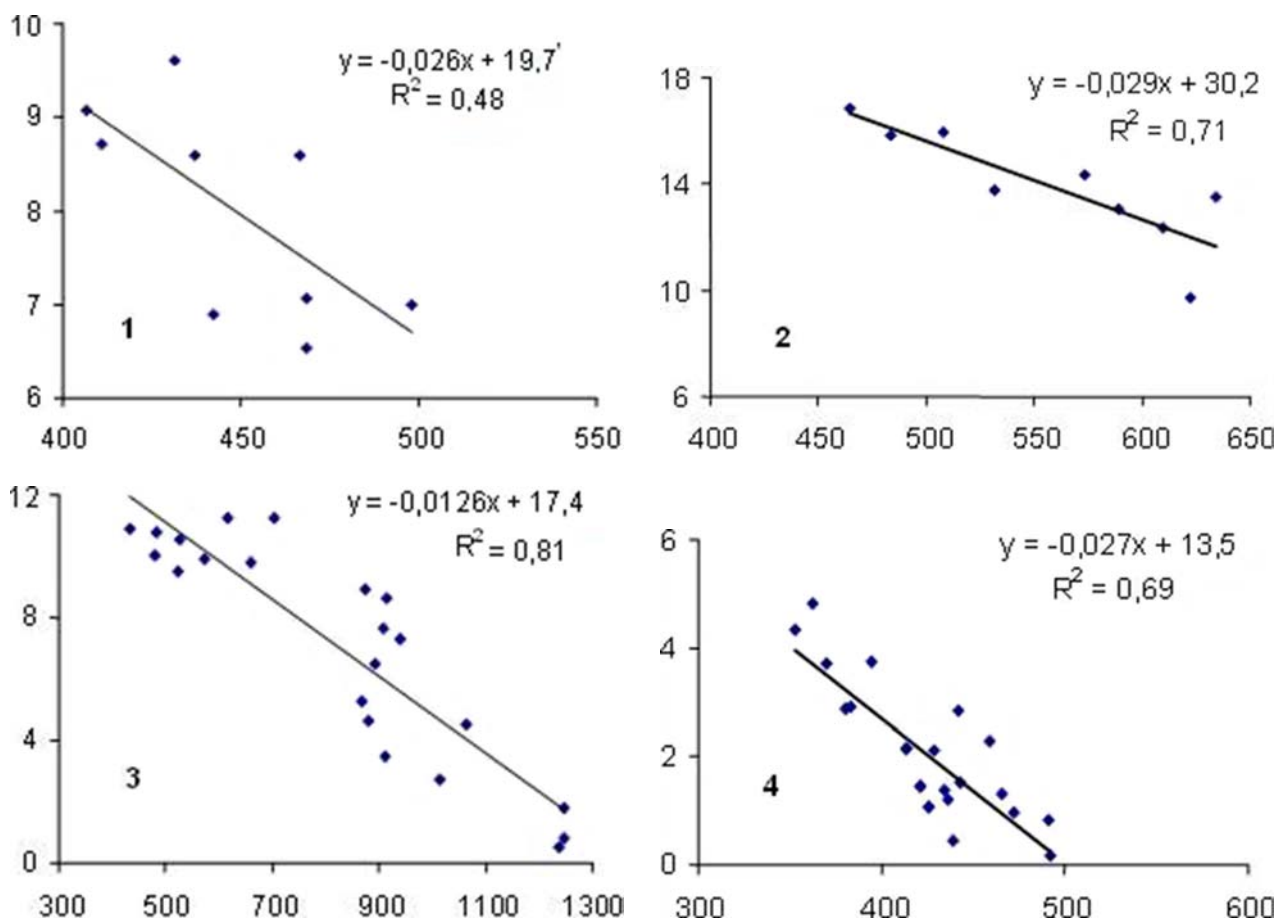


Рис. 3. Углекислотные зависимости дыхания ветвей березы повислой (1, 3) и карельской березы (2, 4).

По оси абсцисс – концентрация CO₂ в камере в мкмоль·моль⁻¹, по оси ординат – выделение веткой CO₂ в мкмоль·м⁻²·с⁻¹. 1, 2 – измерения 01.07.2009, с 17 до 18 часов, T_{воздуха} = 22 °С; 3, 4 – измерения 18.07.2009, с 14 до 15 часов, T_{воздуха} = 24 °С

листьев, где может реассимилироваться. Работы по CO₂ в заболони показывают, что измерения потока CO₂, выходящего из стебля, могут занижать действительные скорости древесного дыхания [Teskey, McGuire, 2002]. Если это так и если CO₂, образующийся в стволе, используется для фотосинтеза листвы или уходит в верхнюю часть ствола, ветви и веточки, мы можем занижить оценку потока CO₂ из ствола. Измерения, проведенные [Ryan et al., 1997], показывают, что возможные занижения этих оценок малы и не должны существенно повлиять на разницу в дыхании. С использованием нескольких методов (измерения pCO₂, pH, температуры и потока ксилемной воды) в литературе оценена доля фотосинтеза, связанная с ксилемным потоком CO₂ [Levy et al., 1999]. Эта оценка показала, что только 3 % фотосинтеза у молодых деревьев и 1,5 % у 25-метровых может быть связано с ксилемным CO₂, если он не был повторно зафиксирован в ветвях, прежде чем достиг листьев [Ryan et al., 1997]. Поток CO₂ из коры в ствол не всегда имеет место, т. к. концентрация углекислоты в ксилеме может быть достаточно

высокой, и тогда, напротив, будет происходить диффузия ксилемного углекислого газа в кору и окружающий воздух. Вопросы о величинах этой добавки к дыханию последнее время активно дискутируются [Teskey et al., 2008].

Наш анализ углекислотной зависимости дыхания ветвей показал, что в подавляющем большинстве случаев величина компенсационного пункта у БП ниже, чем у БК (рис. 3, графики 1 и 2). Но в ряде случаев, особенно в период интенсивного роста, это правило не всегда соблюдается (рис. 3, графики 3 и 4), возможно, из-за значительной диффузии углекислоты у БК в ксилему. Скорее всего, это связано с большими потерями влаги стволом и ветвями БК по сравнению с БП в связи с интенсивной транспирацией. Не насыщенная влагой ксилема становится проницаемой для газов, и часть углекислоты, выделяемой при дыхании, с транспирационным током уходит к листьям.

По мере затухания ростовых процессов у ветвей всех экспериментальных деревьев снижалось и дыхание. Особенно заметно это

было у карельской березы (см. рис. 2). В первую половину августа дыхание у нее было на некоторых ветвях более чем в два раза активнее по сравнению с березой повислой, но в конце августа различия нивелировались. Отчасти этому способствовало и понижение температуры воздуха. После кратковременного похолодания в начале августа, сопровождавшегося значительным снижением интенсивности дыхания, наступившее потепление частично восстановило прежний уровень. Выделение CO_2 с поверхности ветвей составило у *БП* и *БК* 7,4 и 9,1 мкмоль·м⁻²·с⁻¹.

В осенний период дыхание ветвей стало более стабильным, чем в период роста. У *БК* средние величины дыхания были на 20 % выше, чем у *БП*. В данный период развития многие авторы характеризуют этот процесс как дыхание поддержания [Цельникер и др., 1993]. Величина его в первую очередь зависит от массы живых тканей.

Судя по фотографиям, приводимым в ряде монографий [Новицкая, 2008; Ветчинникова и др., 2013], толщина коры карельской березы с ярко выраженными аномалиями ствола иногда в разы больше, чем у березы повислой. Поскольку количественных данных нам обнаружить не удалось, для объяснения причин разницы в дыхании в осенний период мы измерили толщину коры у ветвей и стволиков саженцев *БП* и *БК* (рис. 4).

Для определения метрических показателей исследуемых побегов мы измеряли диаметр, толщину коры и длину части побега, помещенной в камеру. Кроме того, были дополнительно срезаны похожие ветви *БК* и *БП* у деревьев, растущих вне экспериментального участка, и на них проведены необходимые измерения по всей длине ветви с шагом 5 см. Диаметр ветвей, на которых проводились эксперименты, ограничивался отверстием в камере (14 мм). Для изучения толщины коры побегов мы брали ветви диаметром до 3 см. Такие достаточно толстые ветви в избытке имелись у 7–8-летних деревьев *БК*. У березы повислой такого же возраста они практически отсутствовали, поэтому для сравнения мы были вынуждены использовать березу повислую 11–12 лет. В результате мы сравнивали ветви одинаковой толщины, но возраст ветвей березы *БП* на 3–4 года превышал возраст ветвей *БК*.

Толщина коры у побегов *БК* явно больше, чем у *БП*, уже в двухлетнем возрасте, когда внешний диаметр составляет всего 4–6 мм (см. рис. 4). В трехлетнем возрасте кора *БК* толще, чем у *БП*, в среднем на 0,3 мм. С увеличением возраста и, соответственно, диаметра

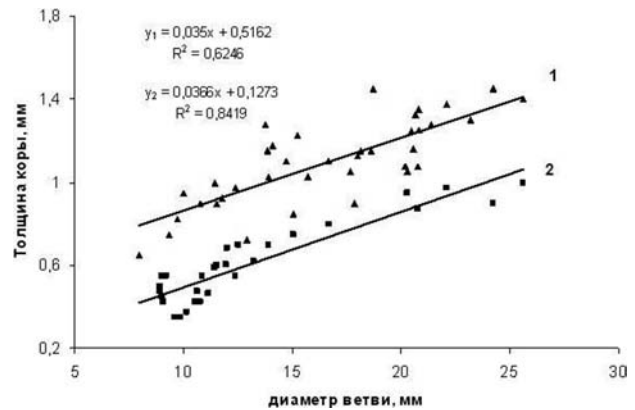


Рис. 4. Зависимость толщины коры у карельской березы (1) и березы повислой (2) от толщины ветви

ветви эта разница постепенно растет, и у ветвей толщиной до 3 см толщина коры уже превышает 1 мм. Кора молодых ветвей и стволиков 2–3-летних саженцев в основном состоит из живых тканей. По мере утолщения ветвей и стволов доля ксилемы в общем объеме существенно возрастает. Линейные регрессионные зависимости объема коры от толщины неокоренной ветки имели достаточно высокие множественные коэффициенты корреляции: 0,84 у *БП* и 0,62 у *БК*. Разбросы измеряемых показателей у *БК* значительны. Причина такой большой вариабельности связана с тем, что диаметр как неокоренных побегов, так и окоренных сильно варьируется даже на одном 5-см отрезке ветви. Толщина коры тоже неодинакова на протяжении всей длины отрезка. Полученные уравнения можно использовать для приблизительного расчета объема коры по данным внешнего диаметра.

Таким образом, одной из причин более энергичного дыхания ветвей карельской березы после прекращения ростовых процессов, по сравнению с березой повислой, является большая масса и объем тканей коры. На некоторых участках ветки или стволика разница достигала 30–40 %.

Зависимость дыхания ветвей от температуры. Из внешних факторов среды дыхание ветвей наиболее тесным образом было связано с температурой воздуха и тканей ствола. Анализ связи выделения CO_2 из стволов и внешних факторов среды достаточно сложен, так как дыхание зависит в первую очередь от метаболических процессов, имеющих свой внутренний ритм. У березы повислой в период интенсивного роста, несмотря на то, что температура воздуха в первую половину июля 2009 г. постепенно уменьшалась, а с середины июля до начала августа росла (см. рис. 2), дыхание имело наивысшие значения в сезоне. По мере

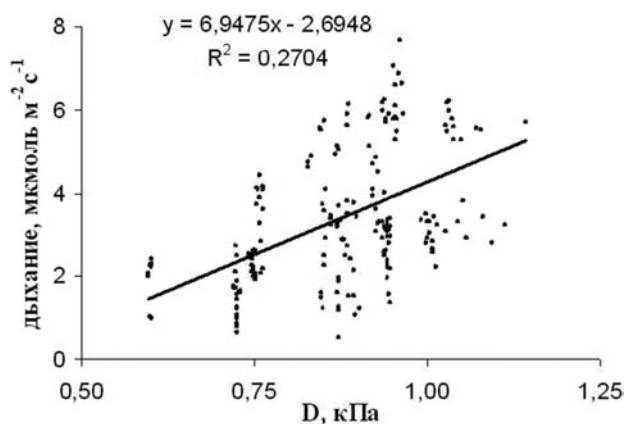


Рис. 5. Зависимость дыхания ветвей от дефицита давления водяного пара воздуха (D) в период с умеренными температурами в августе 2009 г.

снижения температуры воздуха и затухания ростовых процессов в августе уменьшалась и интенсивность дыхания. Для всего вегетационного сезона изменение дыхания в целом совпадало с ходом температуры (см. рис. 2). Максимальные величины дыхания зарегистрированы в период интенсивных ростовых процессов при температуре 22–23 °С. В более жаркие дни, когда наблюдалась депрессия фотосинтеза, дыхание у березы повислой не превышало 10, а у карельской березы – 18 $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$. В последний месяц вегетации 2009 г. при относительно стабильной температуре воздуха активность дыхания последовательно уменьшалась.

Среднее значение коэффициента Вант-Гоффа (Q_{10}) с середины июля до начала августа было равным 1,95, а в конце августа – начале сентября – 1,21. Изменение значений Q_{10} в ходе вегетации, возможно, было связано с изменением соотношения живых клеток в тканях ствола. Из литературы известно, что высокие значения Q_{10} отмечались в период, когда проводящая флоэма достигала наибольшей ширины [Астраханцева, 2009]. По мере сокращения проводящей флоэмы на фоне развития годичного кольца ксилемы чувствительность дыхания к температуре воздуха снижалась. Это объясняется тем, что каждая ткань, как и каждая стадия развития клеток, характеризуется собственной чувствительностью к действию температурного фактора [Антонова, Стасова, 1988; Гамалей, 2004].

В целом полученные в течение всего вегетационного сезона данные можно лишь условно объединить в одну температурную кривую. В разные отрезки периода вегетации растений температурная зависимость дыхания различна. В конце периода вегетации интенсивность дыхания при примерно одинаковых температурах

оказывалась значительно ниже, чем в середине сезона (см. рис. 2). Это же отмечают и другие исследователи [Kunstle, Mitcherlich, 1976; Negisi, 1981].

В конце сентября при температуре воздуха 12 °С дыхание некоторых ветвей, сохранивших часть листьев поздней генерации, оказывалось на уровне конца августа – начала сентября. Такая значительная величина дыхания, возможно, объясняется все еще продолжающимся утолщением стенок клеток ксилемы и флоэмы при постепенном отмирании их живого содержимого [Антонова, Шебеко, 1986]. Но в целом в сентябре, когда ростовые процессы заканчивались, дыхание как у карельской березы, так и у березы повислой было очень низкое – 0,5–0,6 $\mu\text{моль}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$.

Коэффициент корреляции дыхания и температуры за весь сезон у березы повислой был достаточно высок – 0,68, а у карельской березы – менее 0,20. С середины июля до середины августа (период интенсивного роста) коэффициенты корреляции у березы повислой и карельской березы составляли соответственно 0,54 и 0,58. Одна из возможных причин очень сильной вариабельности дыхания как по кроне, так и во времени заключается в несовпадении суточного ритма дыхания с суточным ритмом температуры. Ряд авторов указывают на максимальные величины дыхания в вечерние часы, если температура достаточно высока [Kunstle, Mitcherlich, 1976; Цельникер и др., 1993]. При этом для березы дыхание в суточном ритме часто не коррелировало с изменениями температуры [Kunstle, Mitcherlich, 1976]. Негизи [Negisi, 1979] связывает уменьшение дыхания днем с увеличением скорости переноса CO_2 транспирационным током.

Тренд дыхания от дефицита водяного пара в воздухе (D), если взять все измерения за сезон, или даже выборку для небольшого периода, очень слабый (рис. 5). Максимум дыхания в области 2,1–2,3 кПа, скорее всего, связан с тем, что происходили интенсивные ростовые процессы, т. е. обусловлен эндогенными факторами. При невысоком уровне дыхания, когда температура воздуха умеренная, а относительная влажность высокая, зависимость дыхания от D выражена более ярко. Вероятнее всего, такая зависимость связана с тем, что увеличение D происходило после прекращения дождя и при высокой облачности.

Уменьшение интенсивности дыхания при высоких значениях D может иметь и физическую причину. Происходит это в атмосферную засуху, то есть когда температура высока, а относительная влажность воздуха низкая.

При высокой транспирации при уменьшении содержания влаги в ветвях внутренние слои древесины становятся проницаемыми для газов в радиальном направлении, и часть углекислоты может диффундировать к центру. При высоком содержании воды в древесине она становится малопроницаемой для газов, как, впрочем, и камбий [Цельникер и др., 1993].

Дыхание стволов трехлетних саженцев

Эксперименты по изучению дыхания стволиков саженцев, растущих в вегетационных сосудах, проводились в августе – первой половине сентября. Измерения велись на трех деревьях *БП* и шести саженцах *БК*, выращенных из семян, полученных с помощью контролируемого опыления. В начале августа при температуре 23 °С, когда еще продолжался активный камбиальный рост, средние величины дыхания стволиков составляли у *БК* и *БП* соответственно 18 и 14 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Достоверных отличий дыхания ветвей 6-летних деревьев от дыхания стволиков саженцев получить не удалось. В некоторых случаях его интенсивность была выше, чем у ветвей, что, возможно, связано с неравномерным освещением последних. Часть листьев ветвей находилась в тени или полутени. Саженцы же были все время на открытом месте, и наблюдался активный рост листьев и побегов.

В середине августа рост побегов у саженцев карельской березы замедлился, а у березы повислой практически прекратился. Отчасти это было связано с похолоданием. Дыхание стволиков, измеренное в пасмурную погоду в середине дня, составляло у *БК* и *БП* соответственно 2,4 и 1,6 мкмоль м⁻²·с⁻¹. Измерения в начале сентября, сопровождавшиеся понижением температуры и низкой облачностью, показали значительное снижение величин дыхания – до 1 мкмоль·м⁻²·с⁻¹.

Для изучения зависимости дыхания стволиков саженцев от влажности почвы сосуды в конце августа помещались под полиэтиленовый навес и в течение 8 дней не поливались. Интенсивность дыхания у всех объектов, испытывавших почвенную засуху, уменьшилась в несколько раз и была на уровне 0,2–0,4 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. После обильного полива саженцы частично восстановились. Однако в данный период вегетации выход их из состояния стресса значительно отличался от того, как если бы они были подвергнуты обезвоживанию в активный летний период, например в июле. Обнаружилась зависимость дыхания стволиков от состояния кроны. Саженцы березы повислой со средней величиной дыхания 1,27 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ имели

около 20 % желтеющих листьев, примерно 20 % были повреждены грибковыми и бактериальными заболеваниями (парша, пятнистость, плесень, ржавчина), площадь поверхности некрозов не превышала 10 %. Средние величины дыхания у саженцев *БП*, не испытывавших водного стресса (контроль) и имевших здоровый вид, составили 1,42 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. У саженцев *БК*, где продолжался рост листьев и побегов, дыхание было зафиксировано в пределах 1,48–1,65 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. Площадь поражения листьев не превышала 7–8 %.

Достоверных отличий в дыхании стволиков саженцев диаметром 10–12 мм и дыхании ветвей такого же диаметра у 5–6-летних деревьев мы не получили. Но как для саженцев, так и для ветвей в августе–сентябре сохранялась тенденция более активного дыхания у *БК*. При этом была выявлена одна важная особенность. При измерении на ветвях мы точно знали, что имеем дело с карельской березой, поскольку уже проявились признаки аномального роста. У саженцев, которые были выращены из семян *БК*, полученных контролируемым опылением, лишь с пятидесятипроцентной вероятностью в ходе онтогенеза обнаружатся в будущем признаки карельской березы [Ветчинникова и др., 2013]. В наших измерениях у четырех саженцев *БК* значения дыхания превышали дыхание *БП* на 30–50 %. У трех саженцев значения дыхания отличались не более чем на 10 %. Ни один из саженцев карельской березы во время проведения эксперимента не имел характерных признаков этой формы. В 2015 году при пересадке саженцев в грунт было обнаружено, что у трех из четырех саженцев с повышенным дыханием, появились утолщения ствола. У трех же саженцев с дыханием, близким к дыханию *БП*, до сих пор каких-либо аномалий замечено не было, и возможно, их не будет и в будущем.

Таким образом, примененный нами метод измерения дыхания стволиков берез на ранней стадии их развития после соответствующей доработки можно будет использовать для ранней диагностики. При помощи данного метода появляется возможность среди 2–3-летних саженцев, выращенных из семян карельской березы, с большой вероятностью выделять растения, у которых в будущем возможно появление узорчатой древесины.

Заключение

Измерения темного дыхания ветвей деревьев и стволиков саженцев показали, что в среднем за три года эксперимента оно было на 27 % активнее у карельской березы, чем

у березы повислой. В период роста побегов по диаметру различия были самые существенные. Зафиксированы случаи, когда интенсивность дыхания ветвей карельской березы более чем в два раза превосходила таковую у березы повислой. Основным внешним фактором, влияющим на дыхание ствола, – температура воздуха. Дыхание активизируется на участках ствола и ветвей, обладающих высокой метаболической активностью. Значительную роль в выделении углекислоты с поверхности ствола и ветвей могут играть диффузионные процессы в ксилеме.

Факты уменьшения различий в дыхании березы повислой и карельской березы после прекращения ростовых процессов свидетельствуют, что нарушения ксилогенеза, процессы утилизации сахаров повышенной концентрации энергозатратны, и возможно, значительная часть ассимилятов у карельской березы идет не на рост ксилемы, а на транспорт и образование других структур. Дыхание побегов и стволиков у карельской березы и в какой-то мере у березы повислой более неустойчиво и вариабельно, чем процессы CO_2 -газообмена листьев, где вариабельность вполне оправданна из-за изменяющейся солнечной радиации. Сильное повышение интенсивности дыхания у карельской березы носит кратковременный характер (часы), после чего дыхание стабилизируется иногда на более низком уровне, чем у березы повислой. Поскольку лишь 50 % деревьев, выращенных из семян карельской березы, проявляют в онтогенезе характерные признаки этой формы, то более высокая интенсивность дыхания (1,3–1,5 раза) стволов и ветвей у саженцев, еще не обнаруживших структурных аномалий, позволяет с большой вероятностью диагностировать появление узорчатой древесины у растений карельской березы.

Исследования выполнены в рамках государственного задания Института леса КарНЦ РАН 2014–2016 гг. и при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 13-04-00827-а).

Литература

Антонова Г. Ф., Шебеко В. В. Влияние внешней среды на развитие вторичной клеточной стенки трахеид сосны обыкновенной // Лесоведение. 1986. № 2. С. 72–76.

Антонова Г. Ф., Стасова В. В. Образование и развитие трахеид при формировании годичного прироста древесины в стволах *Larix sibirica* (Pinaceae) // Бот. журнал. 1988. Т. 73, № 8. С. 1130–1140.

Астраханцева Н. В. Зависимость дыхания ствола сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) от анатомического строения и развития тканей флоэмы

и ксилемы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2009. 28 с.

Болондинский В. К. Исследование зависимости фотосинтеза от интенсивности солнечной радиации, температуры и влажности воздуха у растений карельской березы и березы повислой // Труды КарНЦ РАН. 2010. № 2. С. 3–10.

Болондинский В. К., Виликайнен Л. М. Исследование световой зависимости фотосинтеза у саженцев березы в норме и в условиях почвенной засухи // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды. Петрозаводск, 2011. С. 38–42.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Кузнецова Т. Ю. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 312 с.

Галибина Н. А., Новицкая Л. Л., Красавина М. С., Мощенская Ю. Л. Активность сахарозосинтазы в тканях ствола карельской березы в период камбиального роста // Физиология растений. 2015. Т. 62, № 3. С. 410. doi: 10.7868/S0015330315030057.

Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. СПб.: С.-Петербург. ун-т, 2004. 424 с.

Головкин Т. К., Далькэ И. В., Табаленкова Г. Н., Гармаш Е. В. Дыхание растений Приполярного Урала // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 8. С. 1216–1226.

Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Оценка затрат на дыхание ветвей *Pinus silvestris* (Pinaceae) по их радиальному росту // Ботанический журнал. 2005. Т. 90, № 12. С. 1867–1878.

Забуга Г. А. Эколого-физиологические аспекты продукционного процесса сосны обыкновенной в лесостепной зоне Предбайкалья: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Иркутск, 2006. 44 с.

Масягина О. В., Прокушкин С. Г., Иванова Г. А. Влияние пожаров на интенсивность дыхания стволов сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.) // Хвойные бореальной зоны. 2007. Вып. XXIV, № 1. С. 82–91.

Меняйло Л. Н. Гормональная регуляция ксилогенеза хвойных. Новосибирск: Наука, 1987. 184 с.

Мокронос А. Т. Участие экспортных продуктов фотосинтеза в CO_2 -газообмене надземных скелетных частей сосны (*Pinus sylvestris* L.) // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 2. С. 172–176.

Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 143 с.

Семихатова О. А., Иванова Т. И., Кирпичникова О. В. Растения Севера: дыхание и его связь с продукционным процессом // Физиология растений. 2009. Т. 56, № 3. С. 340–350.

Сукачев В. Н. Определитель древесных пород. Л.: Гослестехиздат, 1940. 340 с.

Татарин Ф. А., Молчанов А. Г., Курбатова Ю. А. Роль погодных и эдафических условий в формировании дыхания стволов деревьев в еловых лесах на юго-западе Валдайской возвышенности // Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды. Петрозаводск, 2011. С. 346–351.

Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев А. Г. и др. Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. М: Наука, 1993. 256 с.

Chung H. H., Barnes K. L. Photosynthate allocation in *Pinus taeda*. 1. Substrate requirements for synthesis of shoot biomass // *Canad. J. Forest Res.* 1977. Vol. 7. No 1. P. 106–111.

Edwards N. T., McLaughlin S. B. Temperature-independent diel variations of respiration rates in *Quercus alba* and *Liliodendron tulipifera* // *Oikos*. 1978. Vol. 31. No 2. P. 200–206.

Fang J., Wang X. Measurement of respiration amount of white birch (*Betula platyphylla*) population in the mountainous region of Beijing // *Journal of environmental sciences*. 1995. Vol. 7, No 4. P. 391–398.

Goulden M. L., Munger J. W., Fan S.-M. et al. Measurements of carbon sequestration by longterm eddy covariance: methods and a critical evaluation of accuracy // *Global Change Biol.* 1996. Vol. 2. P. 169–182.

Kunstle E., Mitcherlich G. Photosynthese, Atmung und Transpiration in einem Mischbestand im Schwarzwald. 3. Atmung // *Allgem. Forst- und Jagdztg.* 1976. Bd. 147, No 9. P. 169–177.

Lavigne M. B. Comparing stem respiration and growth of jack pine provenances from northern and southern locations // *Tree Physiology*. 1996. No 16. P. 847–852.

Levy P. E., Meir P., Allen S. J., Jarvis P. G. The effect of aqueous transport of CO₂ in xylem sap on gas exchange in woody plants // *Tree Physiology*. 1999. Vol. 19. P. 53–58.

Linder S., Troeng E. Photosynthesis and Transpiration of 20-years-old Scots Pine // *Structure and Function of Northern Coniferous Forests*. Ecological Bulletins (Stockholm). 1980. No 32. P. 165–181.

Matyssek R., Günthardt-Goerg M. S., Maurer S., Christ R. Tissue structure and respiration of stems of *Betula pendula* under contrasting ozone exposure and nutrition // *Trees*. 2002. Vol. 16. P. 375–385.

Negisi K. Respiration of forest trees // *Primary product*. Jap. Forests. Tokyo, 1977. Vol. 16. P. 86–99.

Negisi K. Bark respiration rate in stem segments detached from young *Pinus densiflora* trees in relation

to velocity of artificial sap flow // *J. Japan. Forest soc.* 1979. Vol. 61, No 3. P. 88–93.

Negisi K. Diurnal and seasonal fluctuations in the stem bark respiration of standing *Quercus myrsinaefolia* tree // *J. Japan. Forest soc.* 1981. Vol. 63, No 7. P. 235–241.

Penning de Vries F. W. T. The cost of maintenance processes in plant cell // *Ann. Bot.* 1975. Vol. 3, No 1. P. 77–83.

Rothman D. H. Atmospheric carbon dioxide levels for the last 500 million years // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2002. Vol. 99, No 7. P. 4167–4171.

Ryan M. G. The effect of climate change on plant respiration // *Ecol. Appl.* 1991. No 1. P. 157–167.

Ryan M. G., Waring R. H. Maintenance respiration and stand development in a subalpine lodgepole pine forest // *Ecology*. 1992. No 73. P. 2100–2108.

Ryan M. G., Binkley D., Fownes J. H. Age-Related Decline in Forest Productivity: Pattern and Process // *Advances in Ecological research*. Academic press, London, 1997. Vol. 27. P. 213–262.

Teskey R. O., McGuire M. A. Carbon dioxide transport in xylem causes errors in estimation of rates of respiration in stems and branches of trees // *Plant Cell and Environment*. 2002. Vol. 25. P. 1571–1577.

Teskey R. O., Saveyn A., Steppe K., McGuire M. A. Origin, fate and significance of CO₂ in tree stems // *New Phytologist*. 2008. Vol. 177. P. 17–32.

Waring R. H., Schlesinger W. H. Forest ecosystems concepts and management. New York: Academic Press Inc., 1985. 340 p.

Wittmann C., Pfanz H., Loreto F. et al. Light-induced reduction of carbon release from branches of birch trees: cortical photosynthesis, photorespiration or inhibition of mitochondrial respiration? // *Plant, Cell and Environment*. 2006. Vol. 29. P. 1149–1158.

Wittmann C., Pfanz H. Temperature dependency of bark photosynthesis in beech (*Fagus sylvatica* L.) and birch (*Betula pendula* Roth.) trees // *Journal of Experimental Botany*. 2007. Vol. 58, No 15/16. P. 4293–4306. doi: 10.1093/jxb/erm313.

Поступила в редакцию 17.09.2015.

References

Antonova G. F., Shebeko V. V. Vliyanie vneshej sredy na razvitie vtorichnoj kletочноj stenki traheid sosny obyknovennoj [Effect of environment on the secondary cell wall development of Scots Pine tracheids]. *Lesovedenie [Russ. J. Forest Sci.]*. 1986. No 2. P. 72–76.

Antonova G. F., Stasova V. V. Obrazovanie i razvitie traheid pri formirovanii godichnogo prirosta drevesiny v stvolah *Larix sibirica* (Pinaceae) [Formation and development of the tracheids in the annual increment of wood in trunks of *Larix sibirica* (Pinaceae)]. *Bot. Zhurnal [Bot. J.]*. 1988. Vol. 73, No 8. P. 1130–1140.

Astrahanceva N. V. Zavisimost' dyhaniya stvola sosny obyknovennoj (*Pinus sylvestris* L.) ot anatomicheskogo stroeniya i razvitiya tkanej flo`emy i ksilemy [Stem respiration dependence in Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) on anatomical structure and tissue development

in phloem and xylem]: PhD Diss. (Biol). Krasnoyarsk, 2009. 28 p.

Bolondinskij V. K., Vilikajnen L. M. Issledovanie svetovoj zavisimosti fotosinteza u sazhencev berezy v norme i v usloviyah pochvennoj zasuhi [Research of light dependence of photosynthesis in the birch seedlings in normal condition and in conditions of soil drought]. Strukturnye i funkcional'nye otkloneniya ot normal'nogo rosta i razvitiya rastenij pod vozdejstviem faktorov sredy [Structural and functional deviations from normal growth and development of plants under the influence of environmental factors]. Petrozavodsk, 2011. P. 38–42.

Bolondinskij V. K. Issledovanie zavisimosti fotosinteza ot intensivnosti solnechnoj radiacii, temperatury i vlazhnosti vozduha u rastenij karel'skoj berezy i berezy povisluj [Research of dependence of photosynthesis on the

intensity of solar radiation, air temperature and humidity in Karelian (curly) and silver birch plants]. *Trudy KarNC RAN [Transactions of KarRC of RAS]*. 2010. No 2. P. 3–10.

Cel'niker Yu. L., Malkina I. S., Kovalev A. G., Chmora S. N., Mamaev V. V., Molchanov A. G. Rost i gazoobmen CO₂ u lesnyh derev'ev [Growth and CO₂ exchange in woody plants]. Moscow: Nauka, 1993. 256 p.

Galibina N. A., Novitskaya L. L., Krasavina M. S. Activity of sucrose synthase in trunk tissues of Karelian birch during cambial growth. *Russ. J. Plant Physiol.* 2015. Vol. 52. P. 381–389.

Gamaley Yu. V. Transportnaya sistema sosudistyh rastenij [Transport system of vascular plants]. St. Petersburg: SpbGU, 2004. 424 p.

Golovko T. K., Dal'k'e I. V., Tabalenkova G. N., Garmash E. V. Dyhanie rastenij Pripolyarnogo Urala [Respiration of plants of the Subpolar Urals]. *Botanicheskij zhurnal [Bot. J.]*. 2009. Vol. 94, No 8. P. 1216–1226.

Masyagina O. V., Prokushkin S. G., Ivanova G. A. Vliyaniye pozharov na intensivnost' dyhaniya stvolov sosny obyknovnoy (*Pinus silvestris* L.) [Influence of fires on the intensity of respiration in *Pinus silvestris* L. trunks]. *Hvoynye boreal'noj zony [Conifers of the boreal zone]*. 2007. Iss. XXIV, No 1. P. 82–91.

Menyajlo L. N. Gormonal'naya regulyaciya ksilogeneza hvoynnyh [Hormonal regulation of xylogenesis in conifers]. Novosibirsk: Nauka, 1987. 184 p.

Mokronosov A. T. Involvement of Exported Photosynthetic Products in the CO₂ Exchange of the Skeletal Shoots of Pine (*Pinus sylvestris* L.). *Russ. J. Plant Physiol.* 2001. Vol. 48. P. 143–147.

Novickaya L. L. Karel'skaya bereza: mehanizmy rosta i razvitiya strukturnykh anomalij [Karelian birch: mechanisms of growth and development of structural abnormalities]. Petrozavodsk: Verso, 2008. 143 p.

Semikhatova O. A., Ivanova T. I., Kirpichnikova O. V. Respiration rate of arctic plants as related to the production process. *Rus. J. Plant Physiol.* 2009. Vol. 56, No 3. P. 306–315.

Sukachev V. N. Opredelitel' drevesnyh porod [Guide to woody plants]. Leningrad: Goslestehizdat, 1940. 340 p.

Tatarinov F. A., Molchanov A. G., Kurbatova Yu. A. Rol' pogodnyh i `edaficheskikh uslovij v formirovanii dyhaniya stvolov derev'ev v elovyh lesah na yugo-zapade valdajskoj vozvyshehnosti [The influence of weather and soil conditions on stem respiration in spruce forest at south-west of Valdai hill]. *Strukturnye i funktsional'nye otkloneniya ot normal'nogo rosta i razvitiya rastenij pod vozdejstviem faktorov sredey [Structural and functional deviations from normal growth and development of plants under the influence of environmental factors]*. Petrozavodsk, 2011. P. 346–351.

Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Kuznecova T. Yu. Karel'skaya bereza: biologicheskie osobennosti, dinamika resursov i vosproizvodstvo [Curly birch: biological characteristics, resource dynamics, and reproduction]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2013. 312 p.

Zabuga G. A. Ekologo-fiziologicheskie aspekty produkcionnogo processa sosny obyknovnoy v lesostepnoj zone Predbaikal'ya [Ecological and physiological aspects of the production process in Scots Pine in forest-steppe zone of PreBaikal area]: DSc Diss. (Biol.). Irkutsk, 2006. 44 p.

Zabuga V. F., Zabuga G. A. Ocenka zatrat na dyhanie vetvej *Pinus silvestris* (Pinaceae) po ih radial'nomu rostu [The estimation of respiratory expenses of *Pinus silvestris* (Pinaceae) branches by their radial growth]. *Botanicheskij zhurnal [Bot. J.]*. 2005. Vol. 90, No 12. P. 1867–1878.

Chung H. H., Barnes K. L. Photosynthate allocation in *Pinus taeda*. 1. Substrate requirements for synthesis of shoot biomass. *Canad. J. Forest Res.* 1977. Vol. 7, No 1. P. 106–111.

Edwards N. T., McLaughlin S. B. Temperature-independent diel variations of respiration rates in *Quercus alba* and *Liliodendron tulipifera*. *Oikos*. 1978. Vol. 31, No 2. P. 200–206.

Fang J., Wang X. Measurement of respiration amount of white birch (*Betula platyphylla*) population in the mountainous region of Beijing. *Journal of Environmental Sciences*. 1995. Vol. 7, No 4. P. 391–398.

Goulden M. L., Munger J. W., Fan S.-M., Daube B. C., Wofsy S. C. Measurements of carbon sequestration by longterm eddy covariance: methods and a critical evaluation of accuracy. *Global Change Biol.* 1996. Vol. 2. P. 169–182.

Kunstle E., Mitcherlich G. Photosynthese, Atmung und Transpiration in einem Mischbestand im Schwarzwald. 3. Atmung. *Allgem. Forst- und Jagdztg.* 1976. Bd. 147, No 9. P. 169–177.

Lavigne M. B. Comparing stem respiration and growth of jack pine provenances from northern and southern locations. *Tree Physiology*. 1996. No 16. P. 847–852.

Levy P. E., Meir P., Allen S. J., Jarvis P. G. The effect of aqueous transport of CO₂ in xylem sap on gas exchange in woody plants. *Tree Physiology*. 1999. Vol. 19. P. 53–58.

Linder S., Troeng E. Photosynthesis and Transpiration of 20-years-old Scots Pine. Structure and Function of Northern Coniferous Forests. *Ecological Bulletins* (Stockholm). 1980. No 32. P. 165–181.

Matyssek R., Günthardt-Goerg M. S., Maurer S., Christ R. Tissue structure and respiration of stems of *Betula pendula* under contrasting ozone exposure and nutrition. *Trees*. 2002. Vol. 16. P. 375–385.

Negisi K. Respiration of forest trees. *Primary product. Jap. Forests*. Tokyo, 1977. Vol. 16. P. 86–99.

Negisi K. Bark respiration rate in stem segments detached from young *Pinus densiflora* trees in relation to velocity of artificial sap flow. *J. Japan. Forest soc.* 1979. Vol. 61, No 3. P. 88–93.

Negisi K. Diurnal and seasonal fluctuations in the stem bark respiration of standing *Quercus myrsinaefolia* tree. *J. Japan. Forest soc.* 1981. Vol. 63, No 7. P. 235–241.

Penning de Vries F. W. T. The cost of maintenance processes in plant cell. *Ann. Bot.* 1975. Vol. 3, No 1. P. 77–83.

Rothman D. H. Atmospheric carbon dioxide levels for the last 500 million years. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2002. Vol. 99, No 7. P. 4167–4171.

Ryan M. G. The effect of climate change on plant respiration. *Ecol. Appl.* 1991. No 1. P. 157–167.

Ryan M. G., Waring R. H. Maintenance respiration and stand development in a subalpine lodgepole pine forest. *Ecology*. 1992. No 73. P. 2100–2108.

Ryan M. G., Binkley D., Fownes J. H. Age-Related Decline in Forest Productivity: Pattern and Process. *Advances in Ecological research*. Academic press, London, 1997. Vol. 27. P. 213–262.

Teskey R. O., McGuire M. A. Carbon dioxide transport in xylem causes errors in estimation of rates of respiration in stems and branches of trees. *Plant Cell and Environment*. 2002. Vol. 25. P. 1571–1577.

Teskey R. O., Saveyn A., Steppe K., McGuire M. A. Origin, fate and significance of CO₂ in tree stems. *New Phytologist*. 2008. Vol. 177. P. 17–32.

Waring R. H., Schlesinger W. H. Forest ecosystems concepts and management. New York: Academic Press Inc., 1985. 340 p.

Wittmann C., Pfanz H., Loreto F., Centritto M., Pitrini F., Alessio G. Light-induced reduction of carbon release from branches of birch trees: cortical photosynthesis, photorespiration or inhibition of mitochondrial respiration? *Plant, Cell and Environment*. 2006. Vol. 29. P. 1149–1158.

Wittmann C., Pfanz H. Temperature dependency of bark photosynthesis in beech (*Fagus sylvatica* L.) and birch (*Betula pendula* Roth.) trees. *Journal of Experimental Botany*. 2007. Vol. 58, No 15/16. P. 4293–4306. doi: 10.1093/jxb/erm313.

Received September 17, 2015

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Болондинский Виктор Константинович

научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: bolond@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

Виликайнен Людмила Матвеевна

физик
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: vilikainen@mail.ru
тел.: (8142) 768160

CONTRIBUTORS:

Bolondinsky, Viktor

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., Petrozavodsk, Karelia,
Russia, 185910
e-mail: bolond@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160

Vilikainen, Lyudmila

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., Petrozavodsk, Karelia,
Russia, 185910
e-mail: vilikainen@mail.ru
tel.: (8142) 768160