

## Оценка дыхания сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на стадии кульминации ее текущего прироста в лесостепном Предбайкалье

В. Ф. ЗАБУГА, Г. А. ЗАБУГА

Ангарская государственная техническая академия  
665835, Ангарск, ул. Чайковского, 60  
E-mail: zabuger@rambler.ru

Статья поступила 21.05.2012

### АННОТАЦИЯ

В течение периодов вегетаций 1976–2005 гг. исследовали дыхание и рост вегетативных органов модельных деревьев сосны обыкновенной на стадии кульминации ее текущего прироста в лесостепном Предбайкалье. Наличие тесной взаимосвязи дыхания вегетативных органов с температурой и процессами их роста положено в основу оценки дыхания, расчет интенсивности которого проводился на поверхность и абсолютно сухую массу (а.с.м.) этих органов. Независимо от основы расчета скорости дыхания исследуемых органов его величина снижалась от апикальных меристем по направлению к основанию органов. Соотношение между общим дыханием над- и подземных органов сосны при его расчете на поверхность и а.с.м. оказалось соответственно равным 3 : 2 и почти 2 : 1. От начала к концу периода наблюдений дыхание сосны независимо от основы расчета его интенсивности увеличилось примерно в два раза, а средняя его величина в расчете на поверхность и а.с.м. за этот период соответственно составляла 32,8 и 36,9 кг CO<sub>2</sub>.

**Ключевые слова:** сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), ствол, корни, ветви, хвоя, дыхание дерева.

Известно, что через сведение баланса поглощенной в фотосинтезе и выделенной в дыхании углекислоты можно рассчитывать продуктивность древесных растений [Цельникер и др., 1993]. Однако не всегда результат сведения баланса соответствовал величине продуктивности, определенной прямым взвешиванием [Кайбияйнен и др., 1999]. Поэтому проблема “стыковки” показателей продуктивности, полученной на основе разных подходов, существует и в настоящее время [Pretzsch, 2009].

Среди причин, вызывающих расхождение найденной разными методами продуктивности древесных растений, наряду с прочим,

называлась недостаточная изученность их дыхания. Действительно, долгое время к дыханию растений относились как к напрасной трате ассимилятов. Однако с течением времени представление о дыхании растений начало меняться, его стали считать полноценным наряду с фотосинтезом элементом продукционного процесса, который складывается в характерных условиях местообитания растений [Семихатова и др., 2007]. Однако, подчеркивая значение дыхания в продукционном процессе, А. Т. Мокроносов [1983] рассматривает его как не что иное, как фотосинтез, пролонгированный в ночь или гетеротрофные ткани и органы растения.

При исследовании дыхания древесных растений возникает ряд методических и технических трудностей. Это связано с тем, что в результате длительного онтогенеза этой жизненной формы растений значительно увеличиваются их размер и масса. Поэтому оценка дыхания древесных растений проводится на уровне отдельно взятого растительного организма камерным методом с измерением дыхания отдельных органов [Цельникер и др., 1993; Молчанов, 2007] или целого дерева [Mori et al., 2010]. На уровне экосистемы методом “eddy covariance” определяется общее дыхание экосистемы, частью которого является дыхание деревьев [Wang et al., 2006]. Иногда эти подходы могут дополнять друг друга [Zha et al., 2007], тем не менее, выбор критериев оценки дыхания, как для вегетативных органов, так и в целом для древесного растения остается весьма актуальным.

Оценка дыхания древесного растения связана с определением зависимости дыхания отдельных метамеров или органов от температуры [Цельникер и др., 1993; Wang et al., 2006] или других параметров [Vose, Ryan, 2002; Bosc et al., 2003; Zhang et al., 2006]. При этом интенсивность дыхания органов может быть выражена на разные основы, что приводит к различиям его интегральных величин. Так, с увеличением диаметра ветвей и стволов лиственницы (*Larix decidua*) дыхание при расчете на а.с.м падало, а при расчете на единицу поверхности – увеличивалось [Лархер, 1978]. Поэтому до сих пор не выяснено, в какой мере основа расчета интенсивности дыхания влияет на интегральную оценку дыхания древесных растений, что, в конечном итоге, сказывается и на определяемой балансовым методом величине их продуктивности. Цель работы – на основе ранее полученных эколого-физиологических особенностей дыхательного газообмена  $\text{CO}_2$  и роста вегетативных органов сосны обыкновенной дать оценку интегральной величины ее дыхания на стадии кульминации текущего прироста соснового насаждения, используя интенсивности дыхания в расчете на поверхность и а.с.м. этих органов.

Экспериментальный материал получен на опытном участке площадью около 2 га, расположенном на территории Усть-Ордынско-Бурятского АО Иркутской области в лесостепной зоне Предбайкалья (52°52' с. ш., 104°41' в. д.). Климат района наблюдений резко континентальный и характеризуется большими суточными и сезонными колебаниями метеорологических показателей. Средняя годовая температура воздуха составляет  $-3^\circ\text{C}$ . Среднее годовое количество осадков – 271 мм, причем в течение года осадки выпадают крайне неравномерно. Коэффициент увлажнения ( $K_{\text{увл}}$ ) равен 0,6–0,8 [Атлас Иркутской области, 2004], что свидетельствует о недостаточном увлажнении района наблюдений.

Основные факторы внешней среды (влажность и температура воздуха и почвы, осадки) измеряли по общепринятым методикам непосредственно на опытном участке, а в годы наблюдений, когда измерения факторов внешней среды не проводились, использовались данные метеостанции пос. Усть-Орда, расположенного менее чем в 20 км от участка. Наблюдения проводили в 1976–2005 гг. на опытном участке, представляющем собой высокополнотный мертвопокровный сосняк I класса бонитета, II с последующим переходом его в III класс возраста. В этом классе возраста деревья сосны вступают в стадию кульминации текущего прироста, для которой характерны максимальные приросты ствола по радиусу, высоте и объему. В начале исследований состав, средняя высота и диаметр составляли соответственно 9С1Л, 12,1 м и 18 см, а в конце эти показатели изменились – 10СЛ, 22,6 м и 24 см.

Дыхание надземных органов сосны измеряли в течение 1–2 сут, чаще с периодичностью 7–10, с мая по октябрь 1976–86 гг.  $\text{CO}_2$ -газообмен исследуемых органов сосны регистрировали с помощью многоканальной газометрической установки, смонтированной на основе газоанализатора Infracal-III (“Junkalor”, Германия) с областью измерения от 0 до 0,05 %  $\text{CO}_2$  по объему. Для определения дыхания ствола использовали специально

изготовленные камеры. Дыхание ветвей, побегов и хвои измеряли в листовых камерах из полиэтиленовой пленки с каркасом из проволоки. Объем стволовых и листовых камер составлял примерно 180 см<sup>3</sup>. Отдельно регистрировали выделение CO<sub>2</sub> с хлорофиллоносной (в середине кроны) и нехлорофиллоносной (1,3 м) поверхности ствола [Забуга, Забуга, 1981]. Дыхание исследуемых органов изучали на трех предварительно отобранных растущих рядом с трехъярусной вышкой деревьев, интенсивность CO<sub>2</sub>-газообмена которых минимально отклонялась от средней величины.

Радиальный рост ствола, ветвей и скелетных корней исследовали методом микроскопического анализа образцов древесины. Высечки древесины вырезали из периферической части ствола на высоте 1,3 м, скелетного корня диаметром примерно 50 мм – на расстоянии 0,5–0,7 м от комля ствола, а ветвей – из средних частей побегов, расположенных в основании и у вершины скелетных ветвей. Кроме того, у верхней, средней и нижней частей кроны дополнительно брали образцы древесины разновозрастных побегов скелетных ветвей.

В 1976–1986, 2003–2005 гг. из образцов древесины ствола, корня и ветвей на санном микротоме с приспособленным к нему термоохлаждающем столике (ТОС-II) делали поперечные срезы, на которых с помощью микроскопа МБИ-3 определяли морфометрические показатели годичного прироста. В годы наблюдений (1987–2002 гг.) на образцах древесины исследуемых органов после соответствующей их подготовки измеряли показатели структуры слоя прироста с использованием бинокулярной лупы. В анализе радиального прироста ветвей использовали ежегодную и среднегодовалую ширину годичного кольца (ШГК) в расчете на образец. Каждая из этих величин получена на основе измерения колец прироста в четырех диаметрально противоположных направлениях.

Биомассу исследуемых органов сосны измеряли по методике А. А. Молчанова и В. В. Смирнова [1967] с использованием отдельных методических рекомендаций [Семечкина, 1978]. Учет массы исследуемых органов проводили на трех, реже пяти модельных деревьях сосны в середине осени, когда в основном за-

канчивался опад мертвой хвои. Точность определения биомассы органов выдерживали в пределах  $\pm 3$ –10 %.

Массу разновозрастной хвои определяли в верхней, средней и нижней частях кроны. В отдельные годы для получения более надежных результатов по соотношению массы хвои разного возраста использовали по три средних дерева, у которых срезали по три ветви из нижней и средней частей кроны и ощипывали всю хвою с учетом ее возраста. При этом хвою верхней части кроны ощипывали полностью. Площадь поверхности хвои, как и массу, определяли в трех частях кроны по методике Ю. Л. Цельникера с соавт. [1993].

Массу ствола рассчитывали исходя из объема и плотности древесины. Объем ствола вычисляли с помощью квадратичной параболической формулы [Захаров, 1961], а также определяли экспериментально. При вычислении площади поверхности ствол делили на секции и для каждой из них находили площадь поверхности по формуле усеченного конуса. Плотность древесины, которую определяли на разной высоте ствола, в среднем составляла  $0,40 \pm 0,01$  г/см<sup>3</sup>.

Массу ветвей вычисляли непосредственно, отдельно измеряя массу молодых побегов ветвей верхней, средней и нижней частей кроны. Учет массы ветвей и побегов проводили по фракциям толстых ( $d > 1$  см) и тонких ( $d \leq 1$  см) [Семечкина, 1978]. Площадь поверхности ветвей и побегов рассчитывали, с помощью соотношения поверхности и массы у средних образцов каждой фракции в трех частях кроны сосны.

При определении общей биомассы корней сосны использовали данные литературы [Прокушкин, 1982]. В соответствии с ними биомасса корней от биомассы ствола составляла примерно 1/3. Вместе с тем за период наблюдений средний прирост скелетных корней по радиусу и в длину также составил около трети от прироста ствола по радиусу и в высоту. Кроме того, в 1988, 1993 и 2002–2004 гг. на семи модельных деревьях проведен экспериментальный учет фракции “основа корня и скелетные корни с диаметром более 30 мм” (толстые скелетные корни), а в 2002–2004 гг. на трех деревьях – фракции “скелетные корни от 30 до 2 мм” (тонкие скелетные корни). Это позволило определить

средние доли биомассы фракции толстых и тонких скелетных корней, составившие соответственно 46 и 40 %, и считать, что оставшиеся 14 % приходились на долю физиологически активных растущих и поглощающих корней с диаметром менее 2 мм (тонких корней или мочек). Полученные результаты также свидетельствовали о правомерности принятого нами соотношения биомассы ствола и корней сосны. Площадь поверхности фракций корней рассчитывали через полученные путем прямых измерений величины их удельной поверхностной массы, выраженной в  $\text{г}_{\text{а.с.м.}}/\text{дм}^2$ .

Дыхание сосны измеряли с учетом фенологических фаз ее развития [Елагин, 1976]. Статистическую обработку результатов проводили с использованием программ MS Excel и Statistica 5.5.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Дыхание модельного дерева сосны обыкновенной выражали как сумму дыхания надземных и подземных органов, используя подход Л. А. Иванова [Цельникер и др., 1993]. При этом интенсивность выделения  $\text{CO}_2$  рассчитывали на разные основы: поверхность и абсолютно сухую массу (а. с. м.), для чего использовали необходимые соотношения массы и поверхности органов сосны или удельную поверхностную плотность (УПП). Установлено, что от верхних частей ствола по направлению к нижним его частям масса единицы поверхности ствола увеличивалась примерно в 20 раз. УПП толстых скелетных ветвей была достоверно выше в нижней части кроны сосны по сравнению с верхней; у скелетных корней ее величина изменялась в зависимости от диаметра их фракции: с увеличением диаметра корней УПП увеличивалась.

При определении площади поверхности хвои кроны сосны установлено, что поверхностная плотность разновозрастной хвои уменьшается от вершины к основанию кроны, составляя  $1,02 \pm 0,04$  в верхней,  $0,87 \pm 0,03$  в средней и  $0,76 \pm 0,02 \text{ г}_{\text{а.с.м.}}/\text{дм}^2$  в нижней части кроны. Усредненная для хвои всей кроны сосны УПП оказалась близкой величине этого показателя для средней ее части

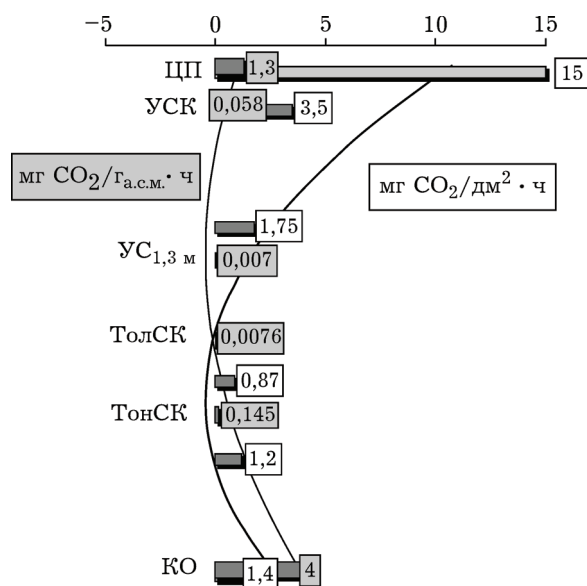


Рис. 1. Интенсивность дыхания над- и подземных органов сосны обыкновенной.

На рисунке представлена максимальная величина дыхания вегетативных органов сосны при температуре воздуха  $10^\circ\text{C}$ . При пересчете интенсивности дыхания использовали УПП скелетных органов.

ЦП – центральный побег; УСК – участок ствола в середине кроны; УС<sub>1,3 м</sub> – участок ствола на высоте 1,3 м; ТолСК – толстые скелетные корни; ТонСК – тонкие скелетные корни; ТК – тонкие корни (мочки). По оси абсцисс показана интенсивность дыхания в расчете на поверхность и массу. Толстая линия – интенсивность дыхания вегетативных органов в расчете на  $\text{дм}^2$ , а тонкая линия – на  $\text{г}_{\text{а.с.м.}}$

( $0,86 \pm 0,05 \text{ г}_{\text{а.с.м.}}/\text{дм}^2$ ). Средняя величина УПП тонких корней диаметром меньше 2 мм (fine root) составляла для модельного дерева сосны  $0,33 \pm 0,02 \text{ г}_{\text{а.с.м.}}/\text{дм}^2$ .

Изменение УПП на протяжении скелетных органов сосны обуславливало различия интенсивности выделения  $\text{CO}_2$  дыхания при расчете на разные основы (рис. 1). Независимо от основы расчета интенсивности дыхания его величина снижалась в направлении от центрального побега к нижним частям ствола (высота 1,3 м) и увеличивалась в направлении от толстых к тонким скелетным корням. Размах колебаний в ряду интенсивностей дыхания в расчете на а.с.м. этих органов был значительно больше, чем в расчете на поверхность.

Следует отметить, что на свету хлорофиллоносный слой коры верхних двух третей длины ствола реассимилировал часть  $\text{CO}_2$  дыхания [Забуга, Забуга, 1981]. Поэтому

выделение  $\text{CO}_2$  дыхания участками ствола в кроне измеряли на свету и в темновой камере, чтобы при оценке дыхания ствола учесть способность хлорофиллоносного слоя коры сокращать потери  $\text{CO}_2$ .

Дыхание ствола сосны определяли по формуле:

$$R_s = 10^{-3} R_{1,3} (A_{\text{нхл}} + k A_{\text{хл}}), \quad (1)$$

где  $R_s$  – дыхание ствола за вегетацию, кг  $\text{CO}_2$ ;  $R_{1,3}$  – интенсивность выделения  $\text{CO}_2$  дыхания участком ствола на высоте 1,3 м в г/(г<sub>а.с.м.</sub> · вегетация) или в г/(дм<sup>2</sup> · вегетация);  $A_{\text{нхл}}$  – поверхность или масса ствола, кора которого не содержит хлорофиллоносный слой, дм<sup>2</sup> или г<sub>а.с.м.</sub>;  $A_{\text{хл}}$  – поверхность или масса ствола, кора которого содержит хлорофиллоносный слой, дм<sup>2</sup> или г<sub>а.с.м.</sub>;  $k$  – коэффициент реассимиляции  $\text{CO}_2$ .

Интенсивность выделения  $\text{CO}_2$  дыхания участка ствола на высоте 1,3 м за вегетацию находили по кривой (рис. 2, а), рассчитывая среднюю за вегетацию температуру воздуха. При определении дыхания ствола его интенсивности, выраженные на единицу поверхности, пересчитывали на единицу а. с. м., используя для этого соотношения массы и поверхности соответствующих участков ствола. Результаты расчета дыхания ствола представлены в табл. 1. От начала к концу периода наблюдений поверхность и масса ствола изменились соответственно в 2,8 и 3,0 раза, а его дыхание – в 2,3 в расчете на поверхность и 2,5 раза в расчете на массу (см. табл. 1). Дыхание ствола в расчете на поверхность было на 35–48 % меньше, чем на а. с. м.

Дыхание надземной части модельного дерева сосны включает в себя не только дыхание ствола, но и дыхание кроны (ветвей и хвои). Формула для расчета дыхания ветвей имела следующий вид:

$$R_b = 10^{-6} K_i^{I(\text{II})} T \sum_{i=1}^{n=3} (J_i^{I(\text{II})} A_i^{I(\text{II})}), \quad (2)$$

где  $R_b$  – дыхание, кг  $\text{CO}_2$ ;  $T$  – продолжительность периода вегетации, сут;  $K_i^{I(\text{II})}$  – коэффициент физиологической активности;  $J_i^{I(\text{II})}$  – интенсивность дыхания ветвей кроны, либо в мг  $\text{CO}_2$ /(г<sub>а.с.м.</sub> · сут.), либо в мг  $\text{CO}_2$ /(дм<sup>2</sup> · сут.);  $A_i^{I(\text{II})}$  – масса в г<sub>а.с.м.</sub> или поверхность ветвей в дм<sup>2</sup>;  $i$  – нижний индекс для обозначения части кроны (1 – верхний,

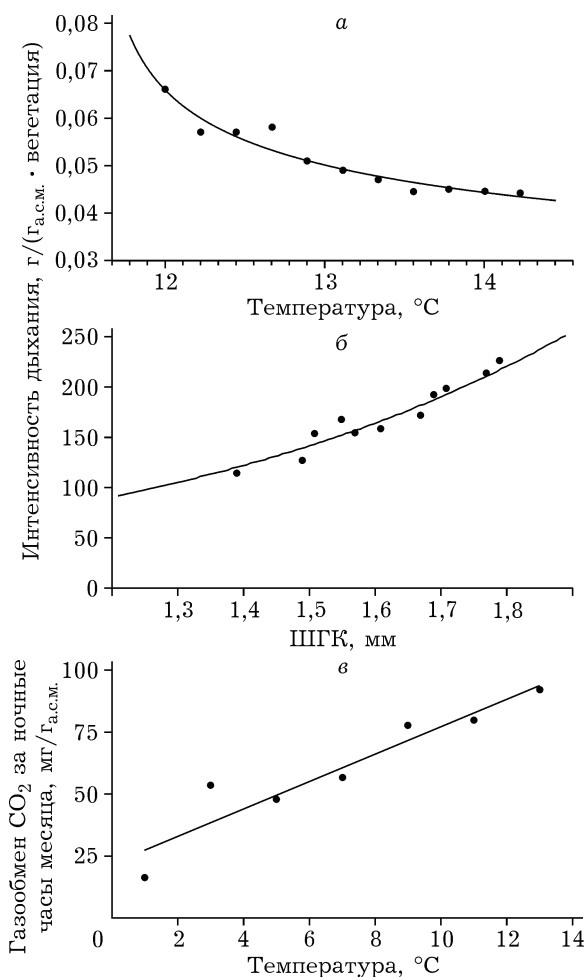


Рис. 2. Зависимость интенсивности дыхания участка ствола на высоте 1,3 м (а) и двулетней хвои (в) от температуры воздуха, ветвей кроны от ширины годичного кольца (б).

По оси абсцисс дана средняя за вегетацию (а) и средняя за ночные часы месяца (в) температура воздуха. ШГК – ширина годичного кольца (б)

2 – средний, 3 – нижний);  $I(\text{II})$  – верхний индекс для обозначения фракции тонких и толстых ветвей соответственно.

Интенсивность дыхания скелетных ветвей, состоящих из разновозрастных побегов, определяли по зависимости дыхания от ширины годичного кольца их прироста (рис. 2, б), причем интенсивность дыхания ветвей, первоначально рассчитанную на единицу поверхности, также как и в случае ствола, пересчитывали на единицу массы с помощью соотношений. Результаты расчета дыхания ветвей кроны сосны без дыхания растущих побегов даны в табл. 2. При оценке суммарной величины дыхания скелетной основы кроны



Выделение CO<sub>2</sub> дыхания ствола и скелетных корней сосны обыкновенной

Диаметр ствола мо- дельного де- рева на вы- соте 1,3 м, см	Интенсив- ность дыха- ния участка ствола на высоте 1,3 м, мг CO <sub>2</sub> /дм <sup>2</sup> ·ч	Поверхность ствола, дм <sup>2</sup>		Масса ствола, г <sub>а.с.м.</sub>		Выделение CO <sub>2</sub> дыхания ствола в кг в расчете на	
		хлорофил- лоносная	нехлорофил- лоносная	хлорофил- лоносная	нехлорофил- лоносная	поверхность	массу
18	3,6	283	121	39 714	29 786	5,7	7,7
19	3,3	334	145	50 000	37 500	6,1	8,8
20	3,9	410	176	62 057	46 543	8,9	13,0
21	3,6	472	203	71 886	53 914	9,5	13,9
22	3,2	575	247	87 371	65 529	10,2	15,0
23	3,2	680	294	104 057	78 043	12,1	17,9
24	3,0	780	335	120 686	90 514	13,0	19,4

Диаметр ствола мо- дельного де- рева на вы- соте 1,3 м, см	Интенсив- ность ды- хания тонких и толстых скелетных корней, мг CO <sub>2</sub> /дм <sup>2</sup> ·ч	Поверхность скелетных корней, дм <sup>2</sup>		Масса скелетных корней, г <sub>а.с.м.</sub>		Выделение CO <sub>2</sub> дыхания скелетных корней в кг в расчете на	
		толстые (основа и корни с диаметром ≥ 30 мм)	тонкие с диаметром от 2 до 30 мм	толстые (основа и корни с диаметром ≥ 30 мм)	тонкие с диаметром от 2 до 30 мм	поверхность	массу
18	1,1/0,9	60	900	7500	6500	2,4	2,1
19	1,0/0,9	110	1410	11 600	10 000	3,5	3,0
20	0,9/0,7	140	1780	14 800	12 900	3,9	3,4
21	1,3/1,1	150	2080	17 200	15 200	6,6	5,9
22	0,9/0,8	200	2560	21 400	18500	5,7	4,9
23	0,9/0,8	230	2980	25 500	21 800	6,6	5,8
24	1,8/1,5	250	3440	29 200	25 000	12,7	11,3

сосны в целом учитывали дыхательные затраты побегов текущего года жизни, дыхание которых от общего дыхания ветвей кроны сосны составляло от 20 до 30 % [Забуга, Забуга, 2006а].

В рамках рассматриваемого подхода получили, что от начала к концу периода наблюдений дыхание скелетной основы кроны модельного дерева сосны с учетом дыхания растущих побегов изменилось менее чем в 2 раза как при расчете на поверхность, так и на массу. При этом дыхание скелетной основы кроны сосны в расчете на поверхность на 9–14 % меньше, чем на а. с. м.

Дыхание хвои кроны сосны оценивали по результатам измерения интенсивности ее ночного дыхания:

$$R_n = 10^{-3}(J_{nb}A_b + J_{na}A_a), \quad (3)$$

где  $R_n$  – ночное дыхание хвои за вегетацию, кг CO<sub>2</sub>;  $J_{nb}$  – интенсивность дыхания хвои до 20 июля, в г CO<sub>2</sub>/г<sub>а.с.м.</sub> или г CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>;  $A_b$  – масса (поверхность) хвои до 20 июля, г<sub>а.с.м.</sub> (дм<sup>2</sup>);  $J_{na}$  – интенсивность дыхания после 20 июля, г CO<sub>2</sub>/г<sub>а.с.м.</sub> или г CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>;  $A_a$  – масса (поверхность) хвои после 20 июля, г<sub>а.с.м.</sub> (дм<sup>2</sup>).

Расчет общего выделения углекислоты в дыхании ассимилирующих органов сосны сводился к определению сумм ночных эмиссий CO<sub>2</sub> двулетней хвои, для чего использовали температурную зависимость ее ночного дыхания (рис. 2, в), продолжительность ночного периода и среднюю температуру этого периода для каждого месяца вегетации. Выбор хвои данной возрастной группы был обус-

Выделение CO<sub>2</sub> дыхания кроной модельного дерева сосны обыкновенной

Диаметр ствола модельного дерева на высоте 1,3 м, см	Поверхность ветвей в трех частях кроны, дм <sup>2</sup>			Масса ветвей в трех частях кроны, кг			Масса и поверхность хвои кроны, кг/м <sup>2</sup> *
	верхняя	средняя	нижняя	верхняя	средняя	нижняя	
18	92	485	477	0,9	5,1	5,8	12,7/146,5
19	95	610	500	0,9	6,5	6,5	10,4/119,9
20	163	769	583	1,6	7,7	7,7	13,8/159,1
21	210	869	779	2,0	8,9	10,4	14,8/170,4
22	313	858	916	2,5	9,5	11,7	14,2/162,9
23	269	838	1027	2,7	9,6	12,7	14,2/162,9
24	301	1006	944	2,9	11,1	12,0	14,0/161,4

Диаметр ствола модельного дерева на высоте 1,3 м, см	Выделение CO <sub>2</sub> в трех частях кроны в расчете на массу ветвей, мг/сут			Выделение CO <sub>2</sub> в трех частях кроны в расчете на массу ветвей, мг/сут			Дыхание ветвей в расчете на массу, кг кроны, кг CO <sub>2</sub>
	верхняя	средняя	нижняя	верхняя	средняя	нижняя	
18	2517,6	10903,4	8356,3	3184,1	12222,5	9454,3	2,5 5,3
19	2551,5	13660,8	8574,7	3116,3	14763,5	9678,7	2,8 3,8
20	4364,3	17476,5	9920,4	5133,4	19262,1	11300,4	3,6 5,2
21	6257,7	19600,8	13184,4	6415,1	21360,0	14925,6	4,3 5,1
22	8628,3	18949,0	15765,8	9159,6	20852,1	17520,4	4,8 6,1
23	7184,6	18315,7	17861,6	8635,2	20057,6	19597,7	4,9 6,2
24	8189,9	22214,3	16238,8	8695,7	24047,5	18927,2	5,2 5,7

П р и м е ч а н и е. \* масса хвои/площадь поверхности хвои кроны.

ловлен тем, что, во-первых, ее отличала немалая доля (18–31 %) в общей массе хвои кроны и положительный баланс газообмена в течение всей вегетации. Во-вторых, величины интенсивности ночного дыхания разновозрастной хвои (двулетней и старше), имеющих разное местоположение в кроне, практически не имели достоверных различий [Забуга, Забуга, 2009]. В расчетах ночного выделения  $\text{CO}_2$  хвоей кроны до 20 июля использовали массу (поверхность) хвои, которая фиксировалась в конце прошлого вегетационного периода, а после 20 июля – массу (поверхность) хвои, которую определяли в конце текущей вегетации, поскольку в условиях лесостепного Предбайкалья у сосны в этот период вегетации заканчивался рост молодой и начиналось массовое пожелтение старой хвои. Так как соотношение массы и поверхности разновозрастной хвои для всей кроны сосны в среднем оказалось близким к единице, поэтому различий в оценке ее дыхания при использовании его интенсивностей, выраженных на разные основы, получено не было (см. табл. 2).

Оценке дыхания тонких и толстых скелетных корней исходила из того, что, во-первых, ствол и скелетные корни покрыты латеральной меристемой, ежегодно формирующей сходные по своей организации годовые кольца прироста, а, во-вторых, из наличия тесной взаимосвязи между шириной прироста годового кольца и суммарным выделением углекислоты с поверхности ствола. Поэтому полагали, что подобная взаимосвязь характерна и для скелетных корней [Забуга, Забуга, 2006б]. Дыхание скелетных корней сосны определяли по формуле:

$$R_{cr} = 0,0023(J_{crh}A_{crh} + J_{crt}A_{crt}), \quad (4)$$

где  $R_{cr}$  – дыхание скелетных корней, кг  $\text{CO}_2$ ;  $J_{crh}$ ,  $J_{crt}$  – интенсивность выделения  $\text{CO}_2$  соответственно толстыми и тонкими скелетными корнями в мг/(г<sub>а.с.м.</sub> · ч), или в мг/(дм<sup>2</sup> · ч);  $A_{crh}$ ,  $A_{crt}$  – поверхность или масса толстых и тонких скелетных корней, дм<sup>2</sup> или г<sub>а.с.м.</sub>; 0,0023 – коэффициент, учитывающий физиологическую активность скелетных корней, кг  $\text{CO}_2$ /(мг  $\text{CO}_2$  · ч).

Результаты расчета дыхания скелетных корней представлены в табл. 1. За период наблюдений величина дыхания скелетных кор-

ней в расчете на поверхность увеличилась более чем в 5 раз, а в расчете на массу – в 4,5 раза. В отличие от дыхания ствола, дыхание скелетных корней при расчете его интенсивности на поверхность было на 12–17 % больше, чем на а.с.м.

При оценке дыхания тонких корней опирались на данные литературы о его интенсивности, измеренной у сосны обыкновенной в подзоне Южной тайги [Цельникер и др., 1993]. Учитывали влияние на интенсивность дыхания тонких корней так называемого “концентрационного” фактора [Vose, Ryan, 2002; Цельникер, 2005]. Дыхание тонких корней находили по общей формуле:

$$R_{fr} = K_{fr}A_{fr}, \quad (5)$$

где  $R_{fr}$  – дыхание тонких корней, кг  $\text{CO}_2$ ;  $A_{fr}$  – масса или поверхность тонких корней, кг<sub>а.с.м.</sub> или дм<sup>2</sup>;  $K_{fr}$  – коэффициент. При расчете на массу величина  $K_{fr}$  составляла 1,36 кг  $\text{CO}_2$ /г<sub>а.с.м.</sub>, а на поверхность – 0,45 кг  $\text{CO}_2$ /дм<sup>2</sup>.

Оценка дыхания тонких корней выполнена на основе усредненной величины его интенсивности и среднего для всей массы тонких корней сосны ее соотношения с поверхностью тонких корней. При таком подходе не получили различий в интегральных величинах дыхания тонких корней ни в расчете на поверхность, ни в расчете на массу. Согласно расчетам, величины дыхания тонких корней сосны для модельных деревьев сосны с диаметром ствола 18, 19, 20, 21, 22, 23 и 24 см на высоте 1,3 м за вегетацию соответственно составили 4,2; 5,4; 6,4; 7,2; 8,6; 9,9 и 11,3 кг  $\text{CO}_2$ .

В итоге получили, что дыхание модельного дерева сосны на стадии кульминации ее текущего прироста в среднем составляло 36,9 в расчете на массу и 32,8 кг  $\text{CO}_2$  в расчете на поверхность. От начала к концу периода наблюдений дыхание модельного дерева сосны увеличилось примерно в два раза независимо от основы расчета его интенсивности. Прирост модельного дерева сосны в высоту и по диаметру составил соответственно 10,5 м и 6 см, что обусловило изменение поверхности и массы вегетативных органов в несколько раз (см. табл. 1, 2). Соотношение между дыханием над- и подземных частей сосны при его расчете на поверхность оказалось равным 3 : 2, а при расчете на мас-



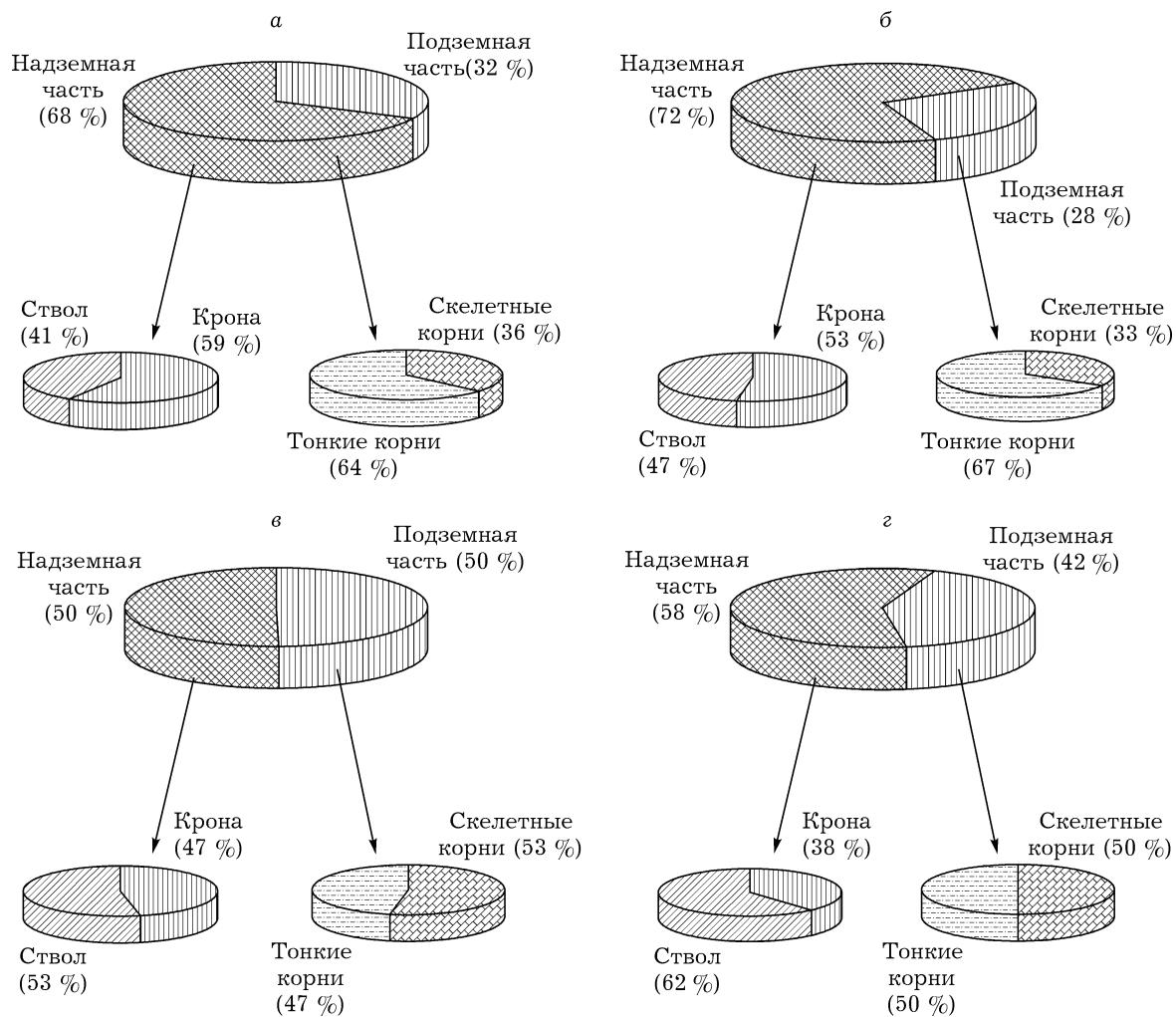


Рис. 3. Соотношение дыхания надземных и подземных органов сосны обыкновенной в долях в расчете на поверхность (а, в) и массу (б, г) с диаметром ствола 18 (а, б) и 24 см (в, г) на высоте 1,3 м

су – почти 2 : 1 (рис. 3). Соотношение дыхания “крона : ствол”, “скелетные корни : тонкие корни”, в расчете на поверхность было равным соответственно 1 : 1 и 2 : 3, а в расчете на массу эти же соотношения оказались одинаковыми и составляли 2 : 3.

Интенсивность дыхания ассимилирующих органов хвойных древесных растений, как правило, рассчитывают на единицу а. с. м., а их скелетных частей – на единицу поверхности [Цельникер и др., 1993; Молчанов, 2007]. Это обусловлено тем, что для хвои проще измерить массу, а для скелетных органов – поверхность. Независимо от того, на какую основу рассчитывалась интенсивность дыхания, оценка его интегральной величины проводилась по сходным алгоритмам, требующим, с одной стороны, информации о

массе или площади поверхности исследуемых органов, а с другой – скорости их дыхания.

В начале периода наблюдений надземные и подземные скелетные органы модельных деревьев сосны уже характеризовались значительной протяженностью, имели большую поверхность и массу, которые к концу периода наблюдений увеличились еще в несколько раз. Соотношение массы и поверхности исследуемых органов сосны обыкновенной, которое выражали показателем удельной поверхностной плотности, существенно изменялось, прежде всего, на протяжении ее скелетных органов (см. рис. 1). За счет ежегодного образования годичных колец и увеличения прироста биомассы, депонируемой в древесине надземных и подземных скелетных органов сосны, их УПП в направлении

от апикальных меристем к корневой шейке увеличивалась. У наиболее молодых и функционально активных частей этих органов, таких как тонкие ветви и тонкие скелетные корни, отношение массы к поверхности было относительно невысоким по величине. Поэтому и интенсивность выделения  $\text{CO}_2$  дыхания при ее расчете на разные основы была максимальной у молодых частей скелетных органов сосны (см. рис. 1), характеризующихся высокой ростовой активностью комплекса живых наружных тканей [Забуга, Забуга, 1985]. Величина УПП хвои сосны обыкновенной, полученная в условиях Предбайкальской лесостепи, согласуется с данными литературы как для исследуемого вида сосен, но другого возраста и местообитания [Бобкова, 2005], так и другого их вида – *Pinus ponderosa* [Nagel, O'Hara, 2001].

Интенсивность дыхания ствола и хвои кроны определялась по его зависимости от температуры. Температурная зависимость дыхания ствола и хвои сосны, построенная на основе данных измерения его интенсивности и температуры воздуха, рассчитанных за разные промежутки времени, отличалась по характеру хода (см. рис. 2 а, в). По данным литературы [Saveyn et al., 2008] температурная зависимость дыхания не является единственным инструментом, который может быть использован при его интегральной оценке. По мнению этих авторов, зависимости с другими факторами, контролирующими скорость процесса дыхания, могут использоваться при его интегральной оценке. К числу таких факторов, которые существенным образом изменяют интенсивность дыхания, следует отнести, прежде всего, ростовые процессы. Так, было показано для участка ствола на высоте 1,3 м [Забуга, Забуга, 2006б], что зависимость интенсивности дыхания от ширины годовичного кольца давала близкие к определенным по температурной зависимости его величины. Как оказалось, тесная связь дыхания с процессами радиального роста характерна не только для ствола, но и для ветвей сосны [Забуга, Забуга, 2005], что позволило использовать ее для интегральной оценки дыхания последних (см. рис. 2, б). Подобная связь радиального роста с дыханием ствола и ветвей древесных растений отмечалась и у других видов хвойных, например, у *Pinus*

*taeda* L. [Moore et al., 2008], *Picea abies* (L.) Karst. [Acosta et al., 2010]. Связь дыхания и радиального роста использовалась для оценки дыхания скелетных корней сосны обыкновенной и определения его интегральной величины расчетным способом [Забуга, Забуга, 2006б].

Специфической особенностью метода оценки дыхания ствола являлось то, что в алгоритме расчета его величины учитывалось явление реассимиляции. Как было показано ранее [Забуга, Забуга, 1981], и в последнее время [Wittmann, Pfanz, 2008], кора надземных скелетных органов древесных растений, содержащая хлорофиллоносный слой, реассимилирует на свету часть  $\text{CO}_2$  дыхания. У ствола сосны реассимиляционная способность пигментного слоя коры снижалась от вершины по направлению к участкам ствола в нижней части кроны сосны [Забуга, Забуга, 1981]. В естественных условиях, т. е. без темновой камеры, которая использовалась при изучении реассимиляции  $\text{CO}_2$ , интенсивность выделения  $\text{CO}_2$  дыхания центральным побегом или участками ствола в кроне оказалась ближе по своей величине к интенсивности выделения  $\text{CO}_2$  дыхания участка ствола на высоте 1,3 м, в коре которого отсутствовали пигменты. Тем не менее, участки ствола сосны в кроне независимо от того были они покрыты темновой камерой или нет, имели практически всегда более высокую интенсивность дыхания по сравнению с участком ствола на высоте 1,3 м. Поэтому от числа участков ствола, интенсивность дыхания которых использовалась в модели расчета его интегральной величины, зависела конечная величина дыхания ствола взрослого дерева *Chamaecyparis obtusa* (Sieb. et Zucc.) Endl. [Araki et al., 2010].

Известно, что тонкие корни древесных растений состоят из нескольких фракций, каждая из которых имеет характерные структурно-функциональные особенности [Прокушкин, Каверзина, 1988]. Однако определение дыхания тонких корней в меньшей степени привязано к фракционному составу [Lipp, Andersen, 2003], а в большей – к их диаметру [Vose, Ryan, 2002; Jia et al., 2010]. Интенсивность дыхания тонких корней, как оказалось, обусловлена методикой его определения, связанной с извлечением корней из

почвы и измерением дыхания при атмосферной концентрации  $\text{CO}_2$ , более низкой, чем в почве. В таких условиях измерение давало завышенные интенсивности выделения  $\text{CO}_2$  дыхания тонких корней, а при увеличении концентрации  $\text{CO}_2$  в почве в опытах с раствором гидрокарбоната натрия дыхание корней *Pinus radiata* заметно падало [Sands et al., 2000]. Поэтому ряд авторов [Vose, Ryan, 2002; Цельникер, 2005] дыхание тонких корней, измеренное при атмосферной концентрации  $\text{CO}_2$ , корректировали, уменьшая его величину в несколько раз. Оценка дыхания тонких корней сосны проводилась с использованием усредненной величины его интенсивности, измеренной у сосны обыкновенной [Цельникер и др., 1993].

Рассмотренные алгоритмы, несмотря на их особенности, позволили рассчитать величину дыхания и для отдельных органов (см. табл. 1 и 2), и модельного дерева сосны обыкновенной в целом на стадии кульминации ее текущего прироста (см. рис. 3). Получили, что за период наблюдений доля дыхания ствола в средней общей его величине независимо от основы расчета оставалась наиболее значительной, составляя 29 и 37 % при расчете соответственно на поверхность и массу. При усреднении полученных результатов доля дыхания надземных органов независимо от основы расчета его интенсивности была выше, чем подземных органов сосны обыкновенной. При оценке дыхания соснового насаждения (*Pinus ponderosa*) методом вихревой ковариации, напротив, дыхание корней превышало дыхание надземных органов [Xu et al., 2005].

Согласно полученным оценкам (см. рис. 3), в начале периода наблюдений дыхание ствола и в расчете на массу, и в расчете на поверхность было меньше, а в конце его, напротив, больше дыхания кроны. В 50-летнем сосновом насаждении (Финляндия) методом вихревой ковариации получен поток углерода, обусловленный дыханием стволов, который не превышал 25 % от дыхания надземной части [Zha et al., 2007]. Однако измеренные камерным методом в этом же насаждении сосны в 2001–2003 гг. [Zha et al., 2004] величины интенсивности дыхания стволов в расчете на поверхность оказались достаточно близкими по величине тем, которые были определены в наших исследованиях.

Согласно результатам таблиц на протяжении всего периода исследований дыхание ствола сосны независимо от основы расчета его интенсивности превышало дыхание ветвей кроны. Это соответствовало одним данным литературы, причем как для хвойных [Janous et al., 2000], так и вечнозеленых широколиственных пород древесных растений [Xiao Fu-ming et al., 2006], и не соответствовало другим [Xu et al., 2005; Miao et al., 2006].

В условиях засухи, скорость дыхания и роста снижалась [Забуга, Забуга, 1985], однако кратность снижения интенсивности дыхания была значительно меньше по сравнению с радиальным приростом, что при расчете удельного показателя, используемого в алгоритме оценки дыхания скелетных корней, приводило к значительному по сравнению с другими целочисленными значениями диаметра ствола количеству  $\text{CO}_2$  дыхания в расчете на 1 мм прироста годичного кольца. В результате формирования биомассы сосны в засушливых условиях с точки зрения дыхательных затрат “стоило дороже” по сравнению с вегетациями, когда подобные условия внешней среды не отмечались. Так, выделение  $\text{CO}_2$  дыхания скелетных корней характеризовалось высокими величинами (см. табл. 1), что обусловлено влиянием засушливых условий этой вегетации.

Дыхание тонких корней превышало дыхание скелетных корней в начале периода наблюдений (см. рис. 3 а, б). Доли дыхания тонких и скелетных корней становились близкими по величине к концу периода наблюдений (см. рис. 3 в, г). Используемые интенсивности дыхания тонких корней сосны обыкновенной [Цельникер и др., 1993], даже с учетом их корректировки [Цельникер, 2005], практически на два порядка превышали максимум скорости дыхания тонких корней сосны белой [Fahey, Yavitt, 2005]. Однако при переходе от оценки дыхания на уровне модельного дерева к примерной оценке дыхания на уровне соснового насаждения получили поток углерода, обусловленный дыханием корневой системы, вполне сопоставимый с аналогичным потоком в насаждении *Pseudotsuga menziesii* [Lalonde, Prescott, 2007].

Несмотря на то что в настоящее время измерение и оценка дыхания деревьев проводится, как правило, через экосистемные

потоки углерода с использованием метода вихревой ковариации, в рамках этого подхода возникает необходимость измерять дыхание отдельных органов и частей деревьев в камерах [Wang et al., 2006; Zha et al., 2007]. Более того, камерным методом регистрируют не только дыхание отдельных органов или частей дерева, но даже всего древесного растения в целом [Mori et al., 2010]. При экосистемном подходе конечные величины дыхания отдельных его органов и частей входят в интегральную величину дыхания дерева, которую представляют как массу углерода в расчете на единицу поверхности земли за год. В этом случае проблема основы расчета интенсивности дыхания на поверхность или массу органа, существующая при изучении дыхания на уровне биосистемы древесного растительного организма, становится не столь актуальной. При изучении дыхания целого дерева с помощью большой камеры величина его интенсивности выражается в ммоль  $\text{CO}_2/\text{дерево}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}$  [Mori et al., 2010] и основа расчета на массу или поверхность также утрачивает свое значение.

В итоге, оценив дыхание целого дерева ( $\text{кг CO}_2/\text{дерево}^{-1} \cdot \text{вегетация}^{-1}$ ), используя интенсивности дыхания вегетативных органов в расчете на разные основы, получили, что основа расчета обуславливала наиболее существенные различия в дыхании скелетных органов, практически не влияя на его величину у ассимилирующих и тонких корней (мочек) сосны обыкновенной.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Интегральная оценка дыхания модельного дерева сосны обыкновенной, выраженная через сумму величин дыхания ее вегетативных органов, связана с прямым измерением или расчетом интенсивности этого процесса, использованием эколого-физиологической зависимости дыхания и роста или температурной зависимости дыхания. Оценку дыхания проводили по его интенсивности у вегетативных органов сосны в расчете на поверхность и абсолютную сухую массу. Рассчитывая дыхание на разные основы, опирались на соответствующие соотношения массы и поверхности органов сосны, или удельную поверхностную плотность. Наибольшие величины

удельной поверхностной плотности были у участков ствола в непосредственной близости от его основания, а наименьшие – у хвои и тонких корней (мочек). Изменение удельной поверхностной плотности по длине скелетных органов сосны определяло различия интенсивности и общей величины дыхания при расчете ее на разные основы. Наиболее существенные различия последней (до 50 %) получены в случае ствола сосны, а у других ее скелетных органов (ветви и скелетные корни) аналогичные различия дыхания были меньше (не более 20 %). Средние за период наблюдений, приходящийся на стадию кульминации текущего прироста соснового насаждения, величины дыхания целого дерева, полученные с использованием его интенсивности, выраженной на разные основы расчета, различались еще меньше (до 15 %). Независимо от основы расчета дыхание надземных органов сосны оставалось выше, чем подземных, а у подземных органов дыхание тонких корней превышало дыхание скелетных корней.

Сравнение результатов, полученных для сосны обыкновенной, с данными литературы, в которой дана оценка дыхания древесных растений, позволило установить как соответствие, так и расхождение в распределении дыхательных затрат между вегетативными органами, а также над- и подземными частями деревьев. Следует отметить, что оценка дыхания сосны, выполненная на уровне биосистемы модельного дерева, сравнивалась с данными литературы, в числе которых использовались оценки, полученные на экосистемном уровне. Оказалось, что ранее у близких по возрасту деревьев сосны обыкновенной, растущих в Финляндии, камерным методом получена интенсивность дыхания ствола на высоте 1,3 м в расчете на поверхность близкая по величине к интенсивности дыхания, измеренной в Предбайкальской лесостепи. Однако позднее на этих же деревьях методом вихревой ковариации получена доля дыхания стволов в общем дыхании надземной части значительно меньшая по сравнению с аналогичной величиной, найденной в наших исследованиях, что, по-видимому, обусловлено различиями “надземной части” на рассматриваемых уровнях организации живого. Проблема основы расчета интенсив-



ности дыхания при экосистемном подходе или при использовании большой камеры, в которую древесное растение помещалось целиком, теряла свою актуальность, поскольку дыхание целого дерева становилось частью потока CO<sub>2</sub> исследуемой системы, а оценка составляющих дыхания самого дерева требовала дополнительных измерений.

Итак, различные основы расчета интенсивности дыхания оказались наиболее важны для оценки дыхания ствола по сравнению с другими вегетативными органами или деревом сосны в целом. Оценка дыхания сосны обыкновенной на уровне биосистемы древесного растения и сопоставление ее с оценками дыхания этого же и других видов древесных растений, в том числе и полученными на экосистемном уровне, показало, что имели место порой существенные различия. Из этого заключили, что необходимость дальнейшего изучения и разработки алгоритмов количественной оценки автотрофного дыхания древесных растений сохраняет свою актуальность.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Атлас Иркутской области. М. Иркутск, 2004. 90 с.
- Бобкова К. С. Биологическая продуктивность и компоненты баланса углерода в молодняках сосны // Лесоведение. 2005. № 6. С.30–37.
- Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Содержание пигментов и ассимиляция углекислоты в коре ветвей и ствола сосны обыкновенной // Там же. 1981. № 6. С. 24–31.
- Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Взаимосвязь дыхания и радиального роста ствола сосны обыкновенной // Физиол. раст. 1985. Т. 32, вып. 5. С. 942–947.
- Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Оценка затрат на дыхание ветвей кроны сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) по их радиальному росту // Ботан. журн. 2005. Т. 90, № 12. С. 1867–1878.
- Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Дыхание растущих побегов сосны обыкновенной // Физиология растений. 2006а. Т. 53, № 1. С. 75–82.
- Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Оценка дыхательных затрат ствола и скелетных корней *Pinus sylvestris* по их радиальному приросту // Ботан. журн. 2006б. Т. 91, № 5. С. 755–765.
- Забуга В. Ф., Забуга Г. А. Дыхание кроны *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Там же. 2009. Т. 94, № 1. С. 14–30.
- Захаров В. К. Лесная таксация. М., 1961. 360 с.
- Елагин И. Н. Сезонное развитие сосновых лесов. Новосибирск, 1976. 230 с.
- Кайбиянен Л. К., Ялынская Е. Е., Софронова Г. И. Баланс углекислого газа в средневозрастном сосняке черничном // Экология. 1999. № 4. С. 271–275.
- Лархер В. Экология растений. М., 1978. 384 с.
- Мокроносов А. Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. М., 1983. 64 с.
- Молчанов А. Г. Баланс CO<sub>2</sub> в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. Тула, 2007. 284 с.
- Молчанов А. А., Смирнов В. В. Методика изучения прироста древесных растений. М., 1967. 100 с.
- Прокушкин С. Г. Минеральное питание сосны. Новосибирск, 1982. 190 с.
- Прокушкин С. Г., Каверзина Л. Н. Корневые экзометаболиты и сапролины сосны обыкновенной. Красноярск, 1988. 130 с.
- Семечкина М. Г. Структура фитомассы сосняков. Новосибирск, 1978. 166 с.
- Семихатова О. А., Иванова Т. И., Кирпичникова О. В. Сравнительное исследование темнового дыхания растений Арктики и умеренной зоны // Физиология растений. 2007. Т. 54, № 5. С. 659–665.
- Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев А. Г., Чмогра С. Н., Мамаев В. В., Молчанов А. Г. Рост и газообмен CO<sub>2</sub> у лесных деревьев. М., 1993. 256 с.
- Цельникер Ю. Л. Дыхание корней и его роль в углеродном балансе древостоя // Лесоведение. 2005. № 6. С. 11–18.
- Acosta M., Pavelka M., Tomášková I., Janouš D. Branch CO<sub>2</sub> efflux in vertical profile of Norway spruce tree // Europ. Journ. of Forest Res. Online First™, 20 December 2010. DOI: 10.1007/s10342-010-0456-2.
- Araki M. G., Utsugi H., Kajimoto T., Han Q., Kawasaki T., Chiba Y. Estimation of whole-stem respiration, incorporating vertical and seasonal variations in stem CO<sub>2</sub> efflux rate, of *Chamaecyparis obtusa* trees // J. of Forest Res. 2010. Vol. 15, N 2. P. 115–122.
- Bosc A., de Grandcourt A., Loustau D. Variability of stem and branch maintenance respiration in a *Pinus pinaster* tree // Tree Physiol. 2003. Vol. 23, N 4. P. 227–236.
- Fahey T. J., Yavitt J. B. An in situ approach for measuring root-associated respiration and nitrate uptake of forest trees // Plant and Soil. 2005. Vol. 272, N 1–2. P. 125–131.
- Janouš D., Pokorný R., Brossaud J., Marek M. V. Long-term effects of elevated CO<sub>2</sub> on woody tissues respiration of Norway Spruce studied in open-top chambers // Biologia Plantarum. 2000. Vol. 43, N 1. P. 41–46.
- Jia S., Wang Z., Li X., Sun Y., Zhang X., Liang A. N fertilization affects on soil respiration, microbial biomass and root respiration in *Larix gmelinii* and *Fraxinus mandshurica* plantations in China // Plant and soil. 2010. Vol. 333, N 1–2. P. 325–336.
- Lalonde R. G., Prescott C. E. Partitioning heterotrophic and rhizospheric soil respiration in a mature Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) forest // Can. J. Forest Res. 2007. Vol. 37, N 8. P. 1287–1297.
- Lipp C. C., Andersen C. P. Role of carbohydrate supply in white and brown root respiration of ponderosa pine // New Phytologist. 2003. Vol. 160, N 3. P. 523–531.
- Miao W., Dexin G., Yesi W., Zhanging H., Yagin L. Estimate of productivity in ecosystem of the board-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountain // Sci. Chin. D. 2006. N 49. P. 74–88.
- Moore D. J. P., Ganzalez-Meler M. A., Taneva L., Pippen J. S., Kim H.-S. DeLucia E. H. The effect of carbon dioxide enrichment on apparent stem respiration from *Pinus taeda* L. is confounded by high levels of soil carbon dioxide // Oecologia. 2008. Vol. 158, N 1. P. 1–10.



- Mori S., Prokushkin S. G., Masyagina O. V., Ueda T., Osawa A., Kajimoto T. Respiration of Larch trees // Permafrost Ecosystems: Siberian Larch Forest, Ecological Studies. 2010. Vol. 209, Pt 3. P. 289–302.
- Nagel L. M., O'Hara K. L. The influence of stand structure on ecophysiological leaf characteristics of *Pinus ponderosa* in western Montana // Can. J. Forest Res. 2001. Vol. 31, N 12. P. 2173–2182.
- Pretzsch H. From primary production to growth and harvestable yield and vice versa // Forest dynamics, growth and yield. Berlin Heidelberg: Springer, 2009. P. 41–99
- Sands R., Nugroho P. B., Leung D. W. M., Sun O. J., Clinton P. W. Changes in soil CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> concentrations when radiate pine is grown in competition with pasture or weeds and possible feedbacks with radiate pine root growth and respiration // Plant and Soil. 2000. Vol. 225, N 1–2. P. 213–225.
- Saveyn A., Steppe K., McGuire M. A., Lemeur R., Teskey R. O. Stem respiration and carbon dioxide efflux of young *Populus deltoides* trees in relation to temperature and xylem carbon dioxide concentration // Oecologia. 2008. Vol. 154, N 4. P. 637–649.
- Vose J. M., Ryan M. G. Seasonal respiration of foliage, fine roots, and woody tissues in relation to growth, tissue N, and photosynthesis // Global Change Biology. 2002. Vol. 8. P. 182–193.
- Wang M., Guan D., Wang J., Hao Z., Liu J. Estimate of productivity in ecosystem of the broad-leaved Korean pine mixed forest in Changbai Mountain // Sci. Chin. D. 2006. N 49. P. 74–88.
- ittmann C., Pfanz H. Report on non-temperature related variations in CO<sub>2</sub> efflux rates from young tree stems in the dormant season // Trees – Structure and Function. 2008. Vol. 22, N 2. P. 187–196.
- Xiao Fu-ming, Wang Si-long, Fan Shao-hui, Du-Tian-zhen, Chen Long-chi, Yu Xiao-jun. Beijing linze daxue xuebao // J. Beijing Forest. Univ. 2006. Vol. 28, N 2. P. 40–44.
- Xu M., T. A., Debiase Qi Y., Tang J., Goldstein A., Liu Z. Ecosystem respiration in a young ponderosa pine plantation in the Sierra Nevada Mountains, California // Forest Ecol. and Manag. 2005. Vol. 210, N 1–3. P. 469–476.
- Zha T., Kellomäki S., Wang K. Y., Ryyppo A., Niisto S. Seasonal and Annual Stem Respiration of Scots Pine Trees under Boreal Conditions // Ann. Bot. (London). 2004. Vol. 94. P. 889–896.
- Zha T., Xing Z., Wang K-Y., Kellomäki S., Barr A. G. Total and component carbon fluxes of a Scots pine ecosystem from chamber measurements and eddy covariance // Ann. Bot. (Lond). 2007. Vol. 97. P. 172–183.
- Zhang X., McGuire A. D., Ruess R. W. Scaling uncertainties in estimating canopy foliar maintenance respiration for Black Spruce ecosystems in Alaska // Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change. 2006. Vol. 11, N 1. P. 147–171.

## **Characterization of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Respiration at the Climax Stage of its Current Increment in Forest Steppe of Baikal Area**

V. F. ZABUGA, G. A. ZABUGA

*Angarsk State Technical Academy  
665835, Angarsk, Tchaikovsky str., 60  
E-mail: zabuger@rambler.ru*

During the vegetational seasons in 1976–2005 respiration and growth of vegetative organs of model Scots pine trees at the climax stage of their current increment in forest steppe of Baikal area were studied. The study of respiration was based on the strong connection between respiration of vegetative organs, its growth and temperature. Respiration rate was measured using area-based and oven-dry weight estimation. Regardless of the basis of the study, vegetative organs respiration rate decreased from apical meristems in the direction of the organs' base. The relation between respiration of above- and underground organs appeared to be 3 : 2 and almost 2 : 1 respectively. During the period of study the Scots pine respiration rate increased approximately by two; average area-based respiration rate amounted to 32,8 and 36,9 kg of CO<sub>2</sub> respectively.

**Key words:** Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), tree stem, roots, branches, needles, tree respiration.