

УДК 581,1:630*181:630*161

ЗАВИСИМОСТЬ ДЫХАНИЯ СТВОЛОВ ДУБА РАЗНЫХ КЛАССОВ РОСТА ОТ УСЛОВИЙ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ¹

© 2020 г. А. Г. Молчанов*

Институт лесоведения РАН, с. Успенское, Одинцовский район, Московская обл., 143030 Россия

*E-mail: a.georgievich@gmail.com

Поступила в редакцию 31.05.2018 г.

После доработки 05.12.2018 г.

Принята к публикации 06.04.2020 г.

Представлены результаты экспериментальных исследований эмиссии CO_2 с поверхности почвы и стволов живых деревьев в полево-кленовой и солонцовой дубравах в Теллермановском опытном лесничестве Института лесоведения РАН в южной лесостепи. Исследования проводились на основе прямых измерений потока CO_2 с помощью камерных методов наблюдений. Полученные результаты позволили численно оценить суточную динамику эмиссии CO_2 нефотосинтезирующей частью древостоя в дубравах южной лесостепи, выявить зависимость потоков CO_2 от факторов внешней среды и интенсивности роста деревьев. Разница интенсивности эмиссии CO_2 с поверхности почвы и стволов в весеннее время в солонцовой и полевокленовой дубравах связана с различным уровнем влажности почвы в это время года и произрастанием ранней и поздней форм дуба. Эмиссия CO_2 с поверхности почвы как в солонцовой, так и в полевокленовой дубравах неоднородна, однако причины такого явления разные: в солонцовой дубраве это связано с неоднородностью влажности почвы, а в полевокленовой — с различием породного состава, например, под ясенем эмиссия значительно ниже, чем под дубом.

Ключевые слова: эмиссия CO_2 с поверхности стволов, эмиссия CO_2 с поверхности почвы, зависимость от температуры воздуха или почвы, полевокленовая дубрава, солонцовая дубрава, южная лесостепь, оптимальная и избыточная влажность почвы.

DOI: 10.31857/S0024114820040087

В результате климатических изменений, наблюдаемых в настоящее время, процессы, определяющие потоки CO_2 в различных биогеоценозах, приобретают особую важность. Однако до сих пор очень мала исследований о зависимости баланса CO_2 в древостоях, произрастающих в разных почвенных условиях, от факторов окружающей среды. Как показывают исследования, в одних случаях выделение CO_2 больше зависит от температуры, в других — влажности почвы. В результате этот показатель очень изменчив и динамичен, так как зависит от многих биотических и абиотических факторов. Для различных местообитаний уровень воздействия внешних факторов на эмиссию CO_2 из почвы отличается непостоянно во времени (Kawahara, 1985; Лопес де Гереню и др., 2001.)

В наземных экосистемах основным источником естественного поступления углерода в атмосферу считается дыхание почвы, определяемое активностью микроорганизмов и дыханием кор-

ней. На интенсивность выделения CO_2 в первую очередь влияют тип леса, порода деревьев, запас подстилки. Из лесной подстилки поступает 12–50% от общего количества CO_2 , выделившегося из почвы. Исследования, проведенные в августе 1992 г в лесостепной зоне, показали, что в полевокленовой дубраве эмиссия ($6.0 \text{ кг CO}_2 \text{ га}^{-1} \text{ ч}^{-1}$) была на четверть ниже, чем в осоково-снытевой ($7.5 \text{ кг CO}_2 \text{ га}^{-1} \text{ ч}^{-1}$) и в три раза выше, чем в солонцовой ($2.1 \text{ кг CO}_2 \text{ га}^{-1} \text{ ч}^{-1}$) (Мамаев, Молчанов 2004). Таким образом, чем продуктивнее и богаче дубрава, тем больше выделяется CO_2 с поверхности почвы. Следует особо отметить, что в солонцовом комплексе вклад корней в суммарное выделение CO_2 более весом, так как почвы там бедная, а количество тонких корней почти такое же как в других типах дубрав (Мамаев, 2000). К.И. Кобак (1988) проводила исследование сезонных изменений выделения CO_2 с поверхности почвы. Так, в сосняке-черничнике в мае выносятся 2.5, июне — 4.2, октябре — 2.1 $\text{кг CO}_2 \text{ га}^{-1} \text{ ч}^{-1}$. В зависимости от типа леса эмиссия CO_2 с поверхности почвы сильно различается: например,

¹ Работа поддержана грантом Российского научного фонда (14-14-00956-П).

в сфагновом сосняке она в два раза ниже, чем в сосняке-черничнике (Кобак, 1967). Дыхание почвы увеличивается при увеличении гумуса почвы и при увеличении биомассы растущих культур (Кобак, 1967). Дыхание почвы под растущими культурами значительно ниже, чем под скошенными (Tufekcioglu et al., 2001). Зависимость дыхания почвы от влажности почвы исследовали Е.А. Davidson с соавторами. (1998). Они выяснили, что дыхание начинает падать, когда водный матричный потенциал почвы снижается до -0.5 МПа. При изменении водного потенциала почвы с -0.5 до -1.5 МПа ее дыхание падает на 50%, а при потенциале -3.0 МПа — до 20%. Средние показатели годичной эмиссии CO_2 из почвы в штате Массачусетс (США) составила 7.2 т га^{-1} .

При этом дыхание надземной нефотосинтезирующей части биомассы также играет существенную роль в углеродном балансе природных экосистем. По разным оценкам, вклад эмиссии CO_2 с поверхности стволов (дыхание стволов) в общую эмиссию надземной фитомассы лесов составляет от 5 до 40% (Gouldent et al., 1996; Lavigne et al., 1997; Law et al., 1999; Молчанов, 2007).

Дыхание ствола тесно связано с его температурой. При расчете соотношения дыхания ствола и температуры воздуха была получена гистерезисная петля, которая объясняется инерцией тепла и охлаждения ствола (Linder, Trong, 1981). В Подмоскowie с увеличением диаметра ствола и ветвей интенсивность дыхания увеличивается, однако, интенсивность дыхания ветви практически в 10 раз меньше, чем ствола (Цельникер и др., 1993). В этой же работе, по данным А.М. Якшиной, для стволов сосны было получено, что интенсивность дыхания максимальна для деревьев I класса роста и примерно в 4 раза слабее у деревьев IV класса роста. По нашим данным, в Тверской области в спелом насаждении ели, зависимость дыхания от температуры у живых деревьев в неморальном ельнике в период с июня по начало августа — одинакова, а с изменением температуры с 10 до 20°C дыхание увеличивается примерно в 2 раза (Молчанов, Татаринов, 2004). При этом деревья разного класса роста ведут себя по-разному.

В основном дыхание ствола обусловлено интенсивностью роста дерева по диаметру, и эта закономерность сохраняется независимо от того, в каком типе леса дерево находится (Молчанов и др., 2011). Различия в интенсивности дыхания ствола наблюдаются в разные периоды вегетации. Так В.Ф. Забуга и Г.А. Забуга (2013) на примере сосны обыкновенной в Сибири показали устойчивую зависимость скорости дыхания стволов в летний период от фенотипа роста побега. Для сосновых лесов в восточной Финляндии Т. Zha с соавторами (2004) были выявлены суточные различия дыхания ствола в разные периоды вегетации.

Так, если в осенний период скорость дыхания мало изменялась в течение суток и составляла около $0.3 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, то летом различия ночных и дневных значений дыхания были довольно значительными (эмиссия CO_2 с поверхности стволов изменялась в ночное время от 0.8 до $1.1 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, днем — в диапазоне $1.0\text{--}1.7 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$). Таким образом, в среднем за летний период интенсивность дыхания поверхности стволов сосны составила около $1.2 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$.

В Словакии в насаждении ели европейской были проведено сравнение потоков эмиссии CO_2 из почвы, со ствола и ветвей, которые составили, соответственно, 448, 56 и $70 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ день}^{-1}$ (Brossaud, Marek, 2000).

Целью настоящего исследования является выявление зависимости эмиссии CO_2 с поверхности почвы и стволов дуба у деревьев разных классов роста от внешних факторов в разных условиях произрастания в весенний период и в разных типах леса. Мы также оценили соотношение эмиссии CO_2 с поверхности почвы и произрастающих на этой площади стволов деревьев.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в Теллермановском опытном лесничестве Института лесоведения РАН на территории Воронежской области в полевокленовой дубраве III класса бонитета, произрастающей на темно-серой лесной глинистой почве на склоне южной экспозиции с уровнем грунтовых вод около 8–9 м. Также исследования проводились в солонцевой дубраве V класса бонитета, произрастающей на солонцевато-осолодлых почвах. В полевокленовой дубраве произрастает поздняя форма дуба, в солонцевой дубраве — ранняя.

Исследования проводились во второй половине мая 2013 г, когда в полевокленовой дубраве влажность почвы была оптимальной, а в солонцевой — избыточной. Влажность почвы определялась термовесовым методом.

Измерение эмиссии CO_2 с поверхности стволов и почвы проводили по открытой схеме по методу Эдварда и Соллинса (Edwards, Sollins, 1973) с помощью инфракрасного газоанализатора “LICOR-820” (Li-Cor, США). Показания газоанализатора регистрировались логгером (EMS Mini32, Чехия) каждые 5 с с сохранением средней величины за 20 с. Одновременно регистрировалась температура почвы и воздуха, влажность воздуха и солнечная радиация. Регистрация значений газообмена CO_2 и экологических параметров проводилась непрерывно с помощью оригинального, изготовленного в Институте лесоведения РАН прибора, который

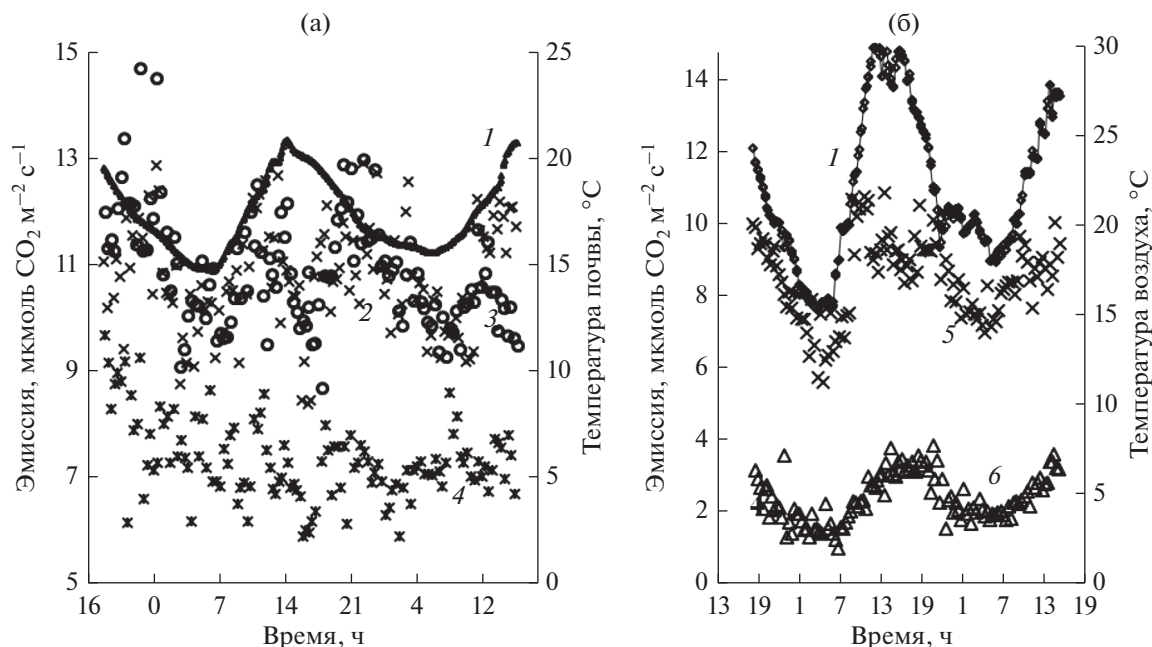


Рис. 1. Суточный ход температуры воздуха и почвы в солонцовой дубраве (1); эмиссии CO_2 с поверхности почвы (а): у дерева I класса роста (2), между деревьями (3) и у дерева IV класса роста (4); с поверхности ствола (б): у деревьев I – (5) и IV – (6) классов роста в мае при переувлажненной почве.

позволял поочередно записывать данные газообмена с 5 экспозиционных камер. Автоматическое устройство изготовлено на основе трехходовых пневмопереключателей, которые обеспечивают непрерывный проход воздуха через экспозиционные камеры (Молчанов, 2010, 2014).

На стволах выбранных модельных деревьев, с северной стороны на высоте 1.3 м были закреплены камеры площадью 200–250 см^2 из прозрачной полиэтиленовой пленки. Для определения эмиссии CO_2 с поверхности почвы использовалась камера емкость 1.2 л закрывающая поверхность почвы 200 см^2 . В камере было 6 отверстий диаметром 5 мм, пять входящих и одно выходящее, для отбора воздуха в газоанализатор (Татаринов и др., 2009).

Газообмен CO_2 рассчитывался по формуле:

$$R_W = 10^6 \times 273V(C_b - C_{\text{control}})/22.4 \times 100(273 + T)S \times 60,$$

где R_W – скорость эмиссии CO_2 участка ствола или почвы, (в $\text{мкмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$), C_b и C_{control} – концентрации CO_2 в камере и окружающем воздухе вблизи камеры, соответственно (ppm CO_2), V – скорость потока воздуха через экспозиционную камеру (л мин^{-1}), T – температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$; S – площадь поверхности ствола или почвы в камере (см^2). Скорость эмиссии CO_2 с поверхности почвы или ствола выражается в $\text{мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{с}^{-1}$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрим, как изменяется эмиссия CO_2 с поверхности почвы в древостоях в разных условиях произрастания.

Проведенные исследования эмиссии CO_2 с поверхности почвы в солонцовой дубраве в переувлажненных условиях не показали хорошо выраженную суточную динамику. Эмиссия CO_2 с поверхности почвы на участках у деревьев разного класса роста имела разную интенсивность. По-видимому, это объясняется тем, что влажность почвы на этих участках не одинакова. При переувлажнении почвы на солонцах весной, по данным С.В. Зонна (1950), вода постепенно диспергирует солонцовую массу, превращая ее в состояние коллоидно-илистого раствора. Это происходит вследствие высокой гидрофильности почвенных коллоидов солонцовых горизонтов, насыщенных обменным натрием. На участке около дерева IV класса роста почва была более переувлажненной и в среднем за сутки влажность почвы составила – 102.2%. Эмиссия CO_2 из почвы в среднем за сутки оценивалась в $7.2 \pm 0.64 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{с}^{-1}$ (рис. 1а). Влажность почвы на участке около дерева I класса роста и между деревьями была ниже и составила 71% и 62% соответственно (табл. 1). Эмиссия CO_2 с поверхности почвы на участке около дерева I класса роста в среднем за сутки составила $10.8 \pm 0.80 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{с}^{-1}$, между деревьями –

Таблица 1. Относительная влажность почвы в полевокленовой и солонцовой дубравах, (%)

Почва	Полевокленовая дубрава	Солонцовая дубрава
С корнями у дерева IV класса	—	94.6, 113.3, 110.7, 90.2
С корнями у дерева I класса	—	53.1, 89.6
Между деревьями I и IV класса	—	78.2, 45.1
С корнями у дуба	31.7, 28.4, 31.6	—
С корнями у ясеня	25.9, 27.0, 26.6	—

“—” (Прочерк) Взятие образцов не производилось.

В полевокленовой дубраве взято по три образца (три у дуба, три у ясеня).

В солонцовой дубраве взято у дерева IV класса роста—4 образца, у дерева I класса два образца, между деревьями также 2 образца почвы для определения влажности.

Таблица 2. Эмиссия CO_2 в солонцовой и полевокленовой дубравах с поверхности почвы и стволов, (мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$)

Тип дубравы	Компонент исследования	Среднее арифметическое	Стандартное отклонение
Солонцовая	Почва с корнями у дерева I класса роста	10.8	0.8
	Почва с корнями у дерева IV класса роста.	7.4	0.6
	Почва между деревьями	10.9	0.8
	Ствол I класса роста	8.6	0.91
	Ствол IV класса роста	2.44	0.57
Полевокленовая	Почва у ясеня	10.7	1.8
	Почва у дуба	20.2	2.5
	Ствол затененного молодого дуба*	1.49	0.56
	Ствол перестойного дуба**	2.42	0.76
	Ствол средневозрастного дуба***	3.41	0.64

* Прирост ствола за год = 0.25 мм.

** Прирост ствола за год = 0.6 мм.

*** Прирост ствола за год = 0.9 мм.

10.9 ± 0.84 мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Таким образом, почва у деревьев разного класса роста из-за разной степени переувлажнения выделяет разное количество CO_2 и, возможно, это является одной из причин уменьшения степени роста дерева в солонцовой дубраве. По-видимому, почва у дерева IV класса роста в большей степени засолена, и вода не может проходить в более глубокие горизонты.

Суточный ход эмиссии CO_2 с поверхности ствола в солонцовой дубраве (рис. 1б), где преобладают дубы ранней формы, как у дерева I класса роста, так и у дерева IV класса роста в большей степени следует ходу температуры воздуха. Интенсивность эмиссии CO_2 с поверхности ствола IV класса роста в значительной степени слабее, чем эмиссия с поверхности ствола дерева I класса роста. У дерева IV класса роста показания интенсивности эмиссии CO_2 с поверхности ствола в течение суток изменялись от 1.5 до 3.5, тогда как с поверхности дерева I класса роста — от 6.5 до 10.5 мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$.

При сравнении интенсивности эмиссии CO_2 с поверхности почвы и ствола в солонцовой дубраве оказалось, что с поверхности почвы ее показания несколько выше. Эмиссия CO_2 с поверхности ствола дерева I класса роста составляла 8.6 ± 0.91 , а у дерева IV класса роста — 2.4 ± 0.57 мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, тогда как у почвы эмиссия CO_2 в течение суток была 10.9 ± 0.84 и 7.2 ± 0.64 мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ (табл. 2).

Наименьшая эмиссия CO_2 с поверхности ствола получена ночью, при низкой температуре почвы. С восходом солнца, но еще при низкой температуре, эмиссия CO_2 с поверхности ствола понемногу начинает увеличиваться. По-видимому, дыхание ствола связано с интенсивностью фотосинтеза. Этот вывод подтверждается данными И.С. Малкиной с соавт., (1985), показывающими взаимосвязь дыхания ствола и количества ассимилянтов, экспортируемых кроной.

Влияние температуры почвы на эмиссию CO_2 с поверхности в переувлажненных условиях в со-

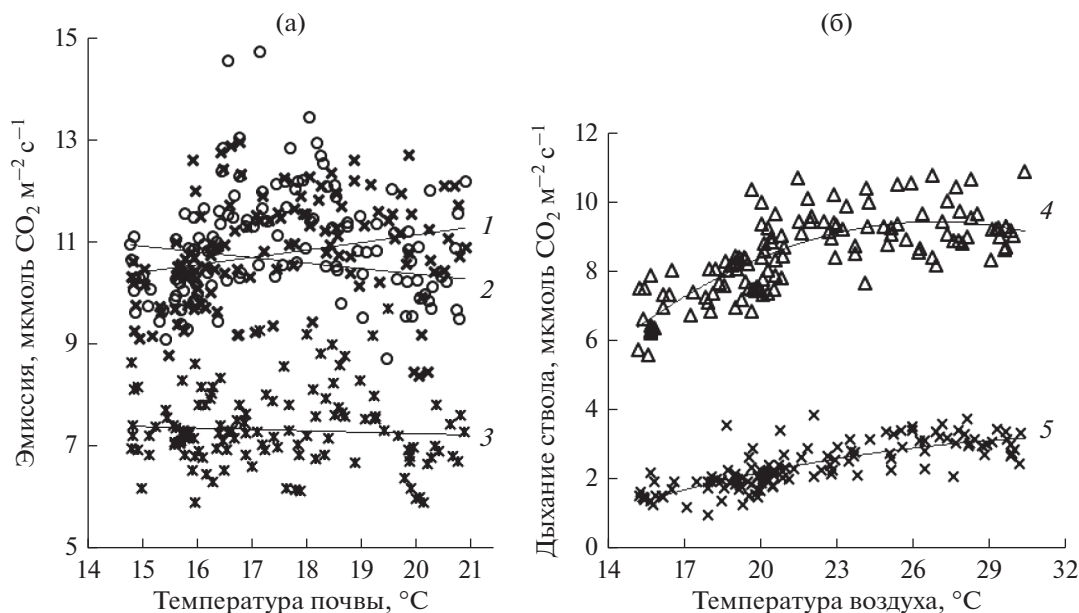


Рис. 2. Зависимость эмиссии CO_2 в солонцовой дубраве с поверхности почвы от температуры почвы (а) на участке у дерева I класса роста (1), между деревьями (2) и у дерева IV класса роста (3); с поверхности ствола (б) у деревьев I – (4) и IV – (5) классов роста в мае при переувлажненной почве.

лонцовой дубраве (рис. 2а) при температуре почвы 15–20°C не показывает зависимости от температуры на всех участках. На участке около дерева IV класса роста, где почва наиболее переувлажнена, эмиссия CO_2 с поверхности почвы была в 1.5 раза ниже, чем у дерева I класса роста или между деревьями.

Зависимость эмиссии CO_2 с поверхности стволов от температуры в солонцовой дубраве показана на рис. 2б. С увеличением температуры воздуха с 15 до 20°C интенсивность эмиссии CO_2 у дерева I класса роста увеличилась с 6.5 до 10 мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. У дерева IV класса роста интенсивность эмиссии CO_2 с повышением температуры воздуха также увеличилась, однако была значительно слабее, чем с поверхности ствола дерева I класса роста – от 1.5 до 3.4 мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$.

Таким образом, весной после снеготаяния в солонцовой дубраве вода не полностью уходит с поверхностным стоком, а частично остается в микропонижениях. В результате, верхний горизонт солонцовой почвы превращается в коллоидно-илистый раствор, и почва на этих участках становится переувлажненной. На более увлажненных участках деревья имеют более слабый рост, чем на менее увлажненных, и в связи с этим интенсивность дыхания ствола у этих деревьев ниже, и почва также показывает более слабую эмиссию CO_2 , чем на более увлажненных участках.

В полевокленовой дубраве суточный ход эмиссии CO_2 с поверхности почвы и с поверхности

стволов определяли при оптимальной влажности почвы (табл. 1). Одна камера для определения эмиссии CO_2 с поверхности почвы была размещена в 0.5 м от ствола дуба, а другая – в 0.5 м от ствола ясеня. Установлено, что эмиссия CO_2 в течение суток с поверхности почвы у ствола дуба была в два раза выше, чем с поверхности почвы у ствола ясеня, в среднем 20 и 12 мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ соответственно (рис. 3а). На обоих участках максимальный пик эмиссии наблюдается с отставанием от максимального пика температуры почвы на 4–5 ч.

Определения эмиссии CO_2 с поверхности ствола проводили на деревьях с разным годичным приростом: у средневозрастного дерева годичный прирост был 0.9 мм, у перестойного – 0.6 мм, а у молодого затененного, дерева – 0.25 мм. Получили (рис. 3б), что эмиссия CO_2 с поверхности ствола в течение суток у этих деревьев значительно различается. Так в среднем за сутки (табл. 2) у стволов с приростом 0.9, 0.6 и 0.25 мм эмиссия стволов была 3.41 ± 0.64 , 2.42 ± 0.76 , 1.49 ± 0.56 мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ соответственно.

Таким образом, в течение суток (рис. 3б), в полевокленовой дубраве у деревьев с разной интенсивностью роста наблюдаются различные показания эмиссии CO_2 с поверхности стволов, которые довольно хорошо следуют изменению температуры воздуха. В солонцовой дубраве у деревьев с разной интенсивностью роста эмиссия CO_2 с поверхности ствола также значительно различается. Интенсивность эмиссии CO_2 у деревьев I класса роста

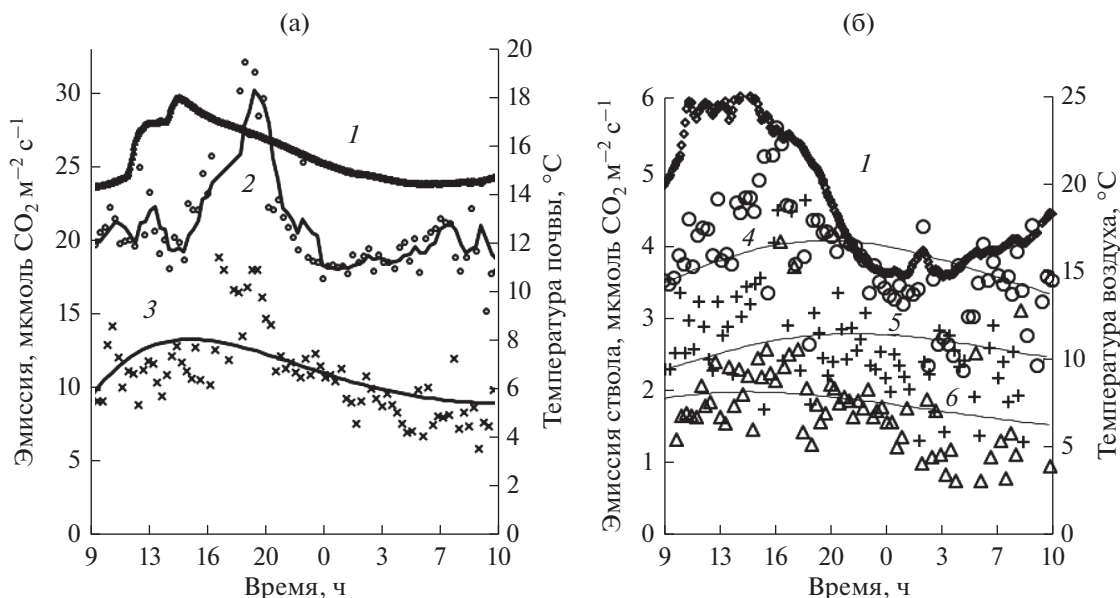


Рис. 3. Суточный ход температуры почвы и воздуха (1) и эмиссии CO₂ в полевокленовой дубраве с поверхности почвы (а) с корнями около дуба (2), с корнями около ясеня (3) и с поверхности ствола (б) у деревьев средневозрастного дуба (4), перестойного (5) и молодого затененного (6) в мае при оптимальной влажности почвы.

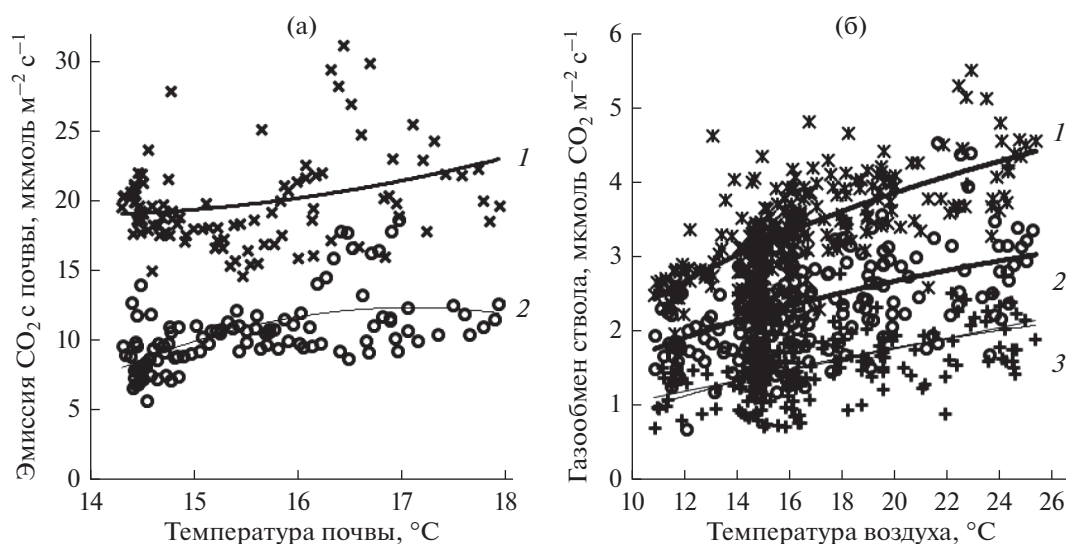


Рис. 4. Зависимость эмиссии CO₂ от температуры в полевокленовой дубраве с поверхности почвы (а) около дуба (1) и около ясеня (2); с поверхности ствола (б) на средневозрастном дереве дуба (1), перестойном (2) и молодом затененном дереве дуба (3) в мае при оптимальной влажности почвы.

в солонцовой дубраве (ранняя форма) была выше, чем даже у средневозрастных деревьев в полевокленовой дубраве (поздняя форма) — 8.6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ против 3.4 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, а у деревьев IV класса роста интенсивность была сравнима с перестойным деревом из полевокленовой дубравы (табл. 2).

Зависимость эмиссии CO₂ с поверхности почвы от температуры в полевокленовой дубраве до-

вольно слабая, и при этом разброс данных довольно значителен (рис. 4).

Возможно, это происходит в связи с тем, что эмиссия CO₂ с поверхности почвы имеет отставание от изменения температуры. При этом оказалось, что эмиссия CO₂ почвы под дубом и ясенем сильно различается — около ясеня интенсивность с почвы была более чем в два раза слабее, чем под дубом. Такое различие возможно объяснить более слабой интенсивностью дыхания корней ясе-

ня по сравнению с корнями дуба, а также более слабым микробным дыханием почвы. Считается, что опад листьев ясеня при перегнивании вызывает так называемое “почвоутомление”, и корневые выделения оказывают ингибирующее действие на рост и развитие микроорганизмов (Головко, 1984; Аллелопатия, 1985).

Эмиссия CO_2 с поверхности стволов в полевокленовой дубраве по интенсивности значительно меньше, чем эмиссия CO_2 с поверхности почвы даже около ясеня, но при увеличении температуры воздуха эмиссия CO_2 возрастает более интенсивно. Для дерева с наиболее интенсивным ростом при увеличении температуры воздуха с 12 до 24°C эмиссия увеличилась с 2.5 до 4.5 мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, тогда как с почвы около ясеня с 8 до 11 мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Деревья, имеющие слабый прирост ствола, также имеют меньшую эмиссию ствола (рис. 4б): перестойное дерево с приростом 0.6 мм — от 2 до 3, а молодое затененное с приростом 0.25 мм — от 1 до 2 мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$.

Таким образом, в солонцовой дубраве почва с корнями у дерева I класса роста имеет эмиссию CO_2 практически такую же, как и почва с корнями у ясеня в полевокленовой дубраве (табл. 2). Почва у дуба в полевокленовой дубраве имеет эмиссию CO_2 почти в два раза выше, чем у дерева I класса роста в солонцовой дубраве. В итоге можно считать, что в солонцовой дубраве эмиссия CO_2 с поверхности переувлажненной почвы имеет интенсивность ниже, чем в полевокленовой, где в это же время влажность почвы была близкой к оптимальной.

Эмиссия CO_2 с поверхности ствола в солонцовой дубраве у дерева I класса роста оказалась значительно выше, чем эмиссия с поверхности ствола в полевокленовой дубраве, даже у дерева с наибольшей интенсивностью прироста. Дерево IV класса роста в солонцовой дубраве имело интенсивность эмиссии, близкую к показаниям перестойного (среднего по интенсивности прироста) дерева в полевокленовой дубраве. Затененное дерево с небольшим годичным приростом имело наиболее слабую интенсивность эмиссии CO_2 ствола. Повидимому, так как в солонцовой дубраве произрастают деревья ранней формы, они к этому времени уже имеют оптимальную интенсивность фотосинтеза, а у деревьев дуба поздней формы в полевокленовой дубраве интенсивность фотосинтеза к этому моменту еще не выходит на плато. У ранней формы дуба летняя вегетация начинается на три недели раньше, чем у деревьев дуба поздней формы (Анциферов, Чемарина, 1982; Сильченко, 2012).

Попробуем сравнить эмиссию CO_2 с поверхности стволов и почв в расчете на единицу площади произрастания, в обоих древостоях. По

данным М.Г. Романовского с соавтор. (2008) площадь поверхности стволов в осоково-снытьевой дубраве равна 0.9 га га^{-1} , вместе с живыми ветвями — 1.2 га га^{-1} , а в солонцовой — стволы — 0.4 и живые ветви — 0.3 га га^{-1} . Приняли, что в полевокленовой дубраве соотношение площади стволов к площади произрастания такое же, как в осоково-снытьевой дубраве. В этом случае в полевокленовой дубраве при оптимальной влажности почвы интенсивность эмиссии с поверхности почвы значительно выше, чем с поверхности стволов. Эмиссия CO_2 с поверхности стволов составляет около 20% от эмиссии с поверхности почвы. В солонцовой дубраве в период когда почва переувлажнена, эмиссия с поверхности стволов составляет большую долю — около 50% от эмиссии с поверхности почвы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты позволили количественно оценить суточную динамику эмиссии CO_2 нефотосинтезирующей частью древостоев в дубравах южной лесостепи, выявить зависимость потоков CO_2 от факторов внешней среды и интенсивности роста деревьев. Интенсивность эмиссии CO_2 с поверхности почвы и стволов в весеннее время в солонцовой и полевокленовой дубравах различается в связи с различиями в это время года во влажности почвы и произрастанием разных форм дуба — ранней и поздней.

У деревьев разной интенсивности роста эмиссия с поверхности ствола значительно различается независимо от типа леса. В весеннее время в солонцовой дубраве интенсивность эмиссии с поверхности ствола выше, чем в полевокленовой, в связи с тем, что в солонцовой дубраве произрастает ранняя форма дуба, а в полевокленовой — поздняя.

Эмиссия CO_2 с поверхности почвы как в солонцовой, так и полевокленовой дубраве неоднородна, однако причины разные: в солонцовой — в связи с неоднородностью влажности почвы, а в полевокленовой — в связи с различием породного состава — под ясенем эмиссия значительно ниже, чем под дубом.

В полевокленовой дубраве при оптимальной влажности почвы интенсивность эмиссии с поверхности почвы существенно выше, чем интенсивность эмиссии с поверхности стволов. Эмиссия CO_2 с поверхности стволов составляет около 20% от эмиссии с поверхности почвы. В солонцовой дубраве в этот период времени, когда почва переувлажнена, эмиссия с поверхности стволов составляет большую долю — около 50% от эмиссии с поверхности почвы. Для более точных данных необходимо знать соотношение стволов раз-

ного класса роста и прироста, которые в разных древостоях довольно сильно меняются.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аллелопатия* // Лесная энциклопедия: М.: Советская энциклопедия, 1985. Т. 1. С. 24
- Анциферов Г.И., Чемарина О.В.* Методические указания по выделению и изучению фенологических форм дуба черешчатого. М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1982. 24 с.
- Головкин Э.А.* Микроорганизмы в аллелопатии высших растений. Киев: Наукова думка, 1984. 199 с.
- Забуга В.Ф., Забуга Г.А.* Дыхание сосны обыкновенной. Новосибирск: Наука, 2013. 208 с.
- Зонн С.В.* Влияние леса на эволюцию солонцов и развитие рельефа лесных полей в южной части лесостепи // Труды Института леса. М.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 3. С. 66–74.
- Кобак К.И.* Углекислота воздуха как характеристика атмосферы лесного биогеоценоза // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука, 1967. С. 180–199.
- Кобак К.И.* Биотические компоненты углеродного цикла. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 248 с.
- Ларионова А.А., Сапронов Д.В., Лопес де Гереню В.О., Кузнецова Л.Г., Кудяров В.Н.* Вклад дыхания корней в эмиссию CO₂ из почвы // Почвоведение. 2006. № 10. С. 1248–1257.
- Лопес де Гереню В.О., Курганова И.Н., Розанова Л.Н., Кудяров В.Н.* Годовая эмиссия диоксида углерода из почв южнотаежной зоны России // Почвоведение. 2001. № 9. С. 1045–1059.
- Малкина И.С., Якишина А.М., Цельникер Ю.Л.* Связь выделение CO₂ и стволом с газообменом листьев у дуба // Физиология растений. 1985. Т. 32. Вып. 4. С. 769–776.
- Мамаев В.В., Молчанов А.Г.* Зависимость выделения CO₂ с поверхности почвы от факторов окружающей среды в дубравах южной лесостепи // Лесоведение. 2004. № 1. С. 56–67.
- Мамаев В.В.* Сезонные изменения биомассы молодых поглощающих корней дуба в южной лесостепи // Лесоведение. 2000. № 5. С. 39–43.
- Молчанов А.Г.* Баланс CO₂ в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. Тула: Гриф и К, 2007. 284 с.
- Молчанов А.Г.* Мониторинг эколого-физиологических показателей в экосистемах // Серебряноборское опытное лесничество: 65 лет лесного мониторинга. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. С. 112–129.
- Молчанов А.Г.* CO₂ древостоев в естественных условиях // Фотосинтетическая деятельность и продукционные процессы фитоценозов. Орел: Изд-во Орел ГАУ, 2014. Вып. 1. С. 63–88.
- Молчанов А.Г., Татаринцев Ф.А.* Интенсивность дыхания стволов живых и сухостойных деревьев ели разного класса роста в южной тайге // Годичное собрание общества физиологов растений России: Тез. док. Междунар. конф. “Проблемы физиологии растений Севера” (Петрозаводск, 15–18 июня 2004 г.) Петрозаводск: Изд-во Карельский НЦ РАН, 2004. С. 131.
- Молчанов А.Г., Татаринцев Ф.А., Курбатова Ю.А.* Эмиссия CO₂ стволами живых деревьев и валежом в еловых лесах юга-запада Валдайской возвышенности // Лесоведение. 2011. № 3. С. 14–25.
- Романовский М.Г., Гониус Ю.А., Мамаев В.В., Шекалев Р.В.* Автотрофное дыхание лесостепных дубрав. Архангельск. Изд-во “Правда Севера”, 2008. 92 с.
- Сильченко И.И.* Фенологические формы дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) в различных типах ландшафтов Брянской области // Вестник Брянского государственного университета. 2012 № 4(1). С. 1–4.
- Татаринцев Ф.А., Молчанов А.Г., Ольчев А.В.* Оценка и минимизация ошибок при измерении дыхания почв по открытой схеме // Известия Самарского НЦ РАН. 2009. Т. 11. № 1(7). С. 1592–1595.
- Цельникер Ю.Л., Малкина И.С., Ковалев А.Г., Чмора С.Н., Мамаев В.А., Молчанов А.Г.* Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. 256 с.
- Brossaud J., Marek M.V.* Field measurements of carbon dioxide efflux from soil and woody tissues in Norway spruce forest stand // Ecologia (Bratislava). 2000. V. 19. № 3. P. 245–250.
- Davidson E.A., Belk E., Boone R.D.* Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest // Global Change Biology. 1998. V. 4. P. 217–227.
- Edwards N.N., Sollins P.* Continuous measurement of carbon dioxide evolution from partitioned forest floor components // Ecology. 1973. V. 54. № 2. P. 406–412.
- Goulden M.L., Munger J.W., Fan S.-M., Daube B.C., Wofsy S.C.* Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: methods and a critical evaluation of accuracy // Global Change Biology. 1996. V. 2. P. 169–182.
- Kawahara T.* Carbon cycling in Forest Ecosystems // Bulletin of the Forestry and Forest Products Research Institute. 1985. № 334. P. 21–53.
- Lavigne M.B., Ryan M.G., Anderson L.* Comparing nocturnal eddy covariance measurements to estimates of ecosystem respiration made by scaling chamber measurements at six coniferous boreal sites // J. Geophysical Research. 1997. V. 102. № 28. P. 977–985.
- Law B.E., Ryan M.G., Anthoni P.M.* Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem // Global Change Biology. 1999. V. 5. P. 169–182.
- Linder S., Trong E.* The seasonal variation in stem and coarse root respiration of a 20-year scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Mitteilungen der forstlichen Bundessuchsanstalt Wien. 1981. H. 142. S. 125–139.
- Tufekcioglu I.A., Raich J.W., Isenhardt T.M., Schultz R.C.* Soil respiration within riparian buffers and adjacent crop fields // Plant and Soil. 2001. V. 229. P. 117–124.
- Zha T., Kellomaki S., Wang K.-Y., Ryyppo A., Ninisto S.* Seasonal and annual stem respiration of scots pine trees under boreal conditions // Annals of Botany. 2004. V. 94(6). P. 889–896.

Correlation between the Trunks' Respiration of the Oak Trees of Different Classes and the Environmental Conditions

A. G. Molchanov*

*Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences (ILAN),
Sovetskaya st., 21, Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030 Russia*

**E-mail: a.georgievich@gmail.com*

This paper presents the results of the experimental studies of CO₂ emission from the soil's surface and trunks of living trees in field-maple and solonetz oak forests of the Tellerman experimental forest district of the Institute of Forestry of the Russian Academy of Sciences in the southern forest-steppe. The studies were carried out based on direct measurements of the CO₂ flux using chamber observation methods. The results obtained made it possible to quantitatively evaluate the daily dynamics of CO₂ emission by the non-photosynthetic parts of trees in an oak forest stands of the southern forest-steppe, as well as to reveal the correlation between the CO₂ fluxes and environmental factors and trees' growth intensity. The difference in the intensity of CO₂ emissions from the surface of the soil and trunks in spring in solonetz and field-maple oak forests can be associated with the different levels of soil moisture at this time of year and also with the differences between an early and a late forms of oak. CO₂ emission from the soil surface in both solonetz and field-maple oak forests is heterogeneous, however, the reasons for this phenomenon are different: in solonetz oak forest this is due to the differences in soils' moisture levels, and in field-maple oak forest it mostly occurs due to the differences in species composition, for example, under ash the emission is much lower than under the oak tree.

Keywords: CO₂ emission from the tree trunks' surface, CO₂ emission from soils' surface, correlation with air and soil temperature, field-maple oak forest, solonetz oak forest, southern forest steppe, optimal and excessive soil moisture levels.

Acknowledgements: This research was carried out with a financial support from the RSF (14-14-00956-П).

REFERENCES

- Allelopatiya (Allelopathy), Lesnaya entsiklopediya* (Reference book of forest), M.: Sovetskaya entsiklopediya, 1985, Vol. 1, pp. 24.
- Antsiferov G.I., Chemarina O.V., *Metodicheskie ukazaniya po vydeleniyu i izucheniyu fenologicheskikh form duba cherschatogo* (Guidelines for the selection and study of *Quercus robur* phenological forms), M.: Izd-vo VASKhNIL, 1982, 24 p.
- Brossaud J., Marek M.V., Field measurements of carbon dioxide efflux from soil and woody tissues in Norway spruce forest stand, *Ecologia (Bratislava)*, 2000, Vol. 19, No. 3, pp. 245–250.
- Davidson E.A., Belk E., Boone R.D., Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest, *Global Change Biology*, 1998, Vol. 4, pp. 217–227.
- Edwards N.N., Sollins P., Continuous measurement of carbon dioxide evolution from partitioned forest floor components, *Ecology*, 1973, Vol. 54, No. 2, pp. 406–412.
- Golovko E.A., *Mikroorganizmy v allelopattii vysshikh rastenii* (Microorganisms in higher plants allelopathy), Kiev: Naukova dumka, 1984, 199 p.
- Goulden M.L., Munger J.W., Fan S.-M., Daube B.C., Wofsy S.C., Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: methods and a critical evaluation of accuracy, *Global Change Biology*, 1996, Vol. 2, pp. 169–182.
- Kawahara T., Carbon cycling in Forest Ecosystems, *Bulletin the Forestry and Forest Products Research Institute*, 1985, No. 334, pp. 21–53.
- Kobak K.I., *Bioticheskie komponenty uglerodnogo tsikla* (Biotic components of the carbon cycle), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1988, 248 p.
- Kobak K.I., Uglekislota vozdukha kak kharakteristika atmosfery lesnogo biogeotsenoza (Aerial carbon dioxide as a characteristics of forest biocenose' atmosphere), In: *Svetovoi rezhim, fotosintez i produktivnost' lesa* (Light regime, photosynthesis and forest productivity), M.: Nauka, 1967, pp. 180–199.
- Larionova A.A., Sapronov D.V., Lopez De Gerenyu V.O., Kuznetsova L.G., Kudryarov V.N., Contribution of plant root respiration to the CO₂ emission from soil, *Eurasian soil science*, 2006, Vol. 39, No. 10, pp. 1127–1135.
- Lavigne M.B., Ryan M.G., Anderson L., Comparing nocturnal eddy covariance measurements to estimates of ecosystem respiration made by scaling chamber measurements at six coniferous boreal sites, *J. Geophysical Research*, 1997, Vol. 102, No. 28, pp. 977–985.
- Law B.E., Ryan M.G., Anthoni P.M., Seasonal and annual respiration of a ponderosa pine ecosystem, *Global Change Biology*, 1999, Vol. 5, pp. 169–182.
- Linder S., Trong E., The seasonal variation in stem and coarse root respiration of a 20-year scots pine (*Pinus sylvestris* L.), *Mitteilungen der forstlichen Bundessuchsanstalt Wien*, 1981, Vol. 142, pp. 125–139.
- Lopes De Gerenyu V.O., Kurganova I.N., Rozanova L.N., Kudryarov V.N., Annual emission of carbon dioxide from soils of the southern taiga zone of Russia, *Eurasian Soil Science*, 2001, Vol. 34, No. 9, pp. 931–944.
- Malkina I.S., Yakshina A.M., Tsel'niker Y.L., Svyaz' vydelenie CO₂ i stvolom s gazoobmenom list'ev u duba (Correlation between the CO₂ emission by the oak trunk

- with the oak leaves respiration), *Fiziologiya rastenii*, 1985, Vol. 32, No. 4, pp. 769–776.
- Mamaev V.V., Molchanov A.G., Zavisimost' vydeleniya CO₂ s poverkhnosti pochvy ot faktorov okruzhayushchei sredy v dubravakh yuzhnoi lesostepi (Correlation between CO₂ emission from the soil surface and environmental factors in the oak forests of the southern forest-steppe), *Lesovedenie*, 2004, No. 1, pp. 56–67.
- Mamaev V.V., Sezonnye izmeneniya biomassy molodykh pogloshchayushchikh kornei duba v yuzhnoi lesostepi (Seasonal biomass changes in young oak roots in the southern forest-steppe), *Lesovedenie*, 2000, No. 5, pp. 39–43.
- Molchanov A.G., *Balans CO₂ v ekosistemakh sosnyakov i dubrav v raznykh lesorastitel'nykh zonakh* (CO₂ balance in ecosystems of pine forests and oak forests in various zones of forest sites), Tula: Grif i K, 2007, 284 p.
- Molchanov A.G., CO₂ drevostoev v estestvennykh usloviyakh (CO₂ of forests stands in vivo), In: *Fotosinteticheskaya deyatel'nost' i produktsionnye protsessy fitotsenozov* (Photosynthetic activity and production processes of phytocenoses), Orel: Izd-vo Orel GAU, 2014, Vol. 1, pp. 63–88.
- Molchanov A.G., Monitoring ekologo-fiziologicheskikh pokazatelei v ekosistemakh (Monitoring of ecological and physiological indicators in ecosystems), In: *Serebryanoborskoie opytное lesnichestvo: 65 let lesnogo monitoringa*, M.: To-varishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010, pp. 112–129.
- Molchanov A.G., Tatarinov F.A., Intensivnost' dykhaniya stvolov zhivykh i sukhostoinykh derev'ev eli raznogo klassa rosta v yuzhnoi taige (The trunk respiration intensity of living and dead trees of different height classes in southern taiga), *The problems of physiology of the Northern plants, Annual meeting of the Society of Plant Physiologists of Russia*, Proc. Conf., Petrozavodsk, 15–18 June 2004, Petrozavodsk: Izd-vo Karel'skii NTS RAN, pp. 131.
- Molchanov A.G., Tatarinov F.A., Kurbatova Yu.A., Emisiya CO₂ stvolami zhivykh derev'ev i valezhom v elovykh le-sakh yugo-zapada Valdaiskoi vozvysheennosti (Emission of CO₂ by stems of live trees, dead wood, and slash in spruce forests in the Southwestern Valdai Upland), *Lesovedenie*, 2011, No. 3, pp. 14–25.
- Romanovskii M.G., Gopius Y.A., Mamaev V.V., Shchekalev R.V., *Avtotrofnoe dykhanie lesostepnykh dubrav* (Autotrophic respiration of forest-steppe oak forests), Arkhangel'sk: Izd-vo "Pravda Severa", 2008, 92 p.
- Sil'chenko I.I., Fenologicheskie formy duba chereshchatogo (*Quercus robur* L.) v razlichnykh tipakh landshaftov Bry-anskoi oblasti (Phenological forms of oak *Quercus robur* in various types of landscapes of the bryansk region), *Vestnik Bryanskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2012, No. 4(1), pp. 1–4.
- Tatarinov F.A., Molchanov A.G., Ol'chev A.V., Otsenka i minimizatsiya oshibok pri izmerenii dykhaniya pochv po otkrytoi skheme (Estimation and minimisation of errors of soil respiration measurement using open scheme), *Izvestiya Samarskogo NTs RAN*, 2009, Vol. 11, No. 1(7), pp. 1592–1595.
- Tsel'niker Y.L., Malkina I.S., Kovalev A.G., Chmora S.N., Mamaev V.A., Molchanov A.G., *Rost i gazoobmen SO₂ u le-snykh derev'ev* (The growth and CO₂-gaseous exchange in forest trees), M.: Nauka, 1993, 256 p.
- Tufekcioglu A., Raich J.W., Isenhardt T.M., Schultz R.C., Soil respiration within riparian buffers and adjacent crop fields, *Plant and Soil*, 2001, Vol. 229, pp. 117–124.
- Zabuga V.F., Zabuga G.A., *Dykhanie sosny obyknovennoi* (Respiration of Scots pine), Novosibirsk: Nauka, 2013, 208 p.
- Zha T., Kellomaki S., Wang K-Y., Ryyppo A., Ninisto S., Seasonal and annual stem respiration of scots pine trees under boreal conditions, *Annals of Botany*, 2004, Vol. 94(6), pp. 889–896.
- Zonn S.V., Vliyanie lesa na evolyutsiyu solontsov i razvitie rel'efa lesnykh polyan v yuzhnoi chasti lesostepi (Forest influence on the evolution of the saline soils and development of forest clearings relief in southern forest-steppe), In: *Trudy In-stituta lesa*, M.: Izd-vo AN SSSR, 1950, Vol. 3, pp. 66–74.