ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ХВОЙНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ НА УРАЛЕ

СВЕРДЛОВСК, 1976

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ВЫП. 100 ТРУДЫ ИНСТИТУТА ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ 1976

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ХВОЙНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ НА УРАЛЕ

СВЕРДЛОВСК

УДК 581

Эколого-физиологические исследования хвойных древесных видов на Урале. Сб. статей. Свердловск, 1976 (УНЦ АН СССР).

Рассмотрены результаты изучения ассимиляционного аппарата хвойных древесных растений в подзоне южной тайги. Исследовано содержание пигментов в хвое разных видов, интенсивность потенциального фотосинтеза сосны, ели, пихты и кедра. Выявлена тесная зависимость световых кривых фотосинтеза от условий местообитания, возраста хвои, сезона года. Показано влияние дефолиации на рост сосны и распределение ассимилированного радиоуглерода по органам и тканям растения.

Дано обоснование электрометрических методов изучения и создания конструкций приборов для определения влажности, температуры почвы и воздуха, а также ритмики светового режима. Описаны оригинальные конструкции таких приборов и даны инструктивные указания для их использования. Особый интерес представляют методика и аппаратура для определения электрического сопротивления прикамбиального комплекса тканей у сосны.

Ответственные редакторы
Е. П. Смолоногов, Ю. А. Терешин

$\frac{21006\text{-}689}{055(02)7}$ 21-1976

© УНЦ АН СССР, 1976

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ХВОЙНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ НА УРАЛЕ · 1976

Н. С. ЗАВЬЯЛОВА

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА ПОДРОСТА СОСНЫ, ЕЛИ, ПИХТЫ И КЕДРА В СОСНЯКЕ ТРАВЯНОМ В ПОДЗОНЕ ЮЖНОЙ ТАЙГИ ЗАУРАЛЬЯ

Рациональное использование лесных ресурсов предполагает своевременное восстановление вырубаемых лесов как путем посадки, так и мероприятиями, способствующими естественному возобновлению лесных культур. В связи с выявлением путей повышения продуктивности лесов представляет интерес сравнительное изучение структурно-функциональных особенностей ассимиляционного аппарата подроста различных видов хвойных, произрастающих в одинаковых экологических условиях.

В литературе имеются довольно многочисленные данные сравнения двух или нескольких видов древесных растений по интенсивности фотосинтеза (Любименко, 1935; Польстер, 1959; Коссович, 1959; Расторгуева, 1963; Коловский, 1963; Згуровская, 1965; Freeland, 1952), а также нескольких видов хвойных и по качественному показателю — содержанию пигментов (Маргайлик, 1962; Нестерович, Маргайлик, 1962, 1969; Ширяева, 1967; Тарабрин, 1968; Оллыкайнен, 1969). Однако очень мало работ, в которых представители хвойных видов оценивались бы одновременно по нескольким показателям, характеризующим их фотосинтетический аппарат.

Основная задача нашего исследования состояла в том, чтобы дать комплексную оценку фотосинтетического аппарата четырех видов хвойных по следующим показателям: интенсивности потенциального фотосинтеза, световым кривым фотосинтеза, содержанию пигментов (хлорофиллов и каротина) и ассимиляционным числам.

В качестве объектов были выбраны представители хвойных: сосна обыкновенная (*Pinus silvestris*), ель, сибирская (*Picea obovata*), пихта сибирская (*Abies sibirica*) и кедр сибирский (*Pinus sibirica*). Возраст опытных деревьев 25—30 лет. Исследования велись в течение вегетационных сезонов 1967—1969 гг. в подзоне южной тайги (Карабашский леспромхоз Тавдинского

района, Свердловской области). Годичная хвойная лесосека здесь составляет до 80% от объема лесозаготовок. На долю сосны приходится 21% лесопокрытой площади, ели — 14, пихты — 4 и кедра — 2% (Синельщикова, 1972). Модельные деревья находились в одинаковых экологических условиях — в сосняке травяном, расположенном на небольшом увале. Состав древостоя 6С3Б1Е, бонитет II, полнота 0,8, возраст 140—160 лет. В подросте сосна, ель пихта, кедр, осина, береза. Возраст подроста 20—40 лет. Почва дерново-подзолистая, среднесуглинистая, свежая. Грунтовые воды на глубине около 1,5—2 *м*.

Для анализа использовалась хвоя (дифференцированно по возрастам) из средней части кроны. В основном измерения проводились на молодой хвое (текущего года) и двулетней, а для сосны и ели — на хвое более старшего возраста (до шести лет). Интенсивность потенциального фотосинтеза определяли радиометрическим методом (Заленский и др., 1955). Экспозиция проб проводилась как на рассеянном, так и на прямом солнечном свету (при снятии световых кривых фотосинтеза), а экспозиция хвои — в камерах-пробирках в течение 3 *мин*. Различная освещенность при снятии световых кривых фотосинтеза достигалась затенением камер-пробирок несколькими слоями проявленной рентгеновской пленки, у которой были определены коэффициенты пропускания света. Для поддержания внутри камер одинаковой температуры применялось водяное охлаждение. Параллельно измерялись температура воздуха и освещенность. Содержание зеленых и желтых (каротина) пигментов определяли по методике Д. И. Сапожникова с сотрудниками (1964). При измерениях бралась объединенная проба с пяти деревьев каждого вида, повторность во всех случаях трехкратная.

Литературные данные свидетельствуют, что интенсивность фотосинтеза у древесных растений может резко колебаться в зависимости от времени (Гончарик, 1960; Савина, 1961; Могилева, Расторгуева, 1963; Малкина и др., 1970; Polster, 1950). Поэтому интенсивность фотосинтеза в наших опытах у разных видов хвойных определяли всегда одновременно. На рис. 1 показана интенсивность потенциального фотосинтеза у хвои нескольких возрастов у подроста сосны и ели, определенная 15 июня 1968 г. при низкой освещенности, равной 4,5—5 тыс. *лк*, и температуре 10—12° С. В данных условиях у хвои текущего и второго года жизни у подроста ели наблюдалась более высокая интенсивность фотосинтеза, чем у хвои сосны соответствующего возраста. Но для хвои более старшего возраста картина менялась — более низкой интенсивностью ассимиляции обладала ель. Это явление, возможно, объясняется тем, что хвоя первого и второго года жизни у сосны является довольно светолюбивой, и поэтому при освещенности около 5 тыс. *лк* интенсивность фотосинтеза хвои ели выше, чем у хвои сосны. С воз-

растом хвоя сосны приобретает черты теневыносливости, и свет низкой интенсивности использует хорошо, превышая интенсивность ассимиляции у соответствующей хвои ели. У трехлетней хвои сосны по сравнению с елью интенсивность фотосинтеза выше на 22,3, у четырехлетней — на 28,7 и у шестилетней — на 12,8%.

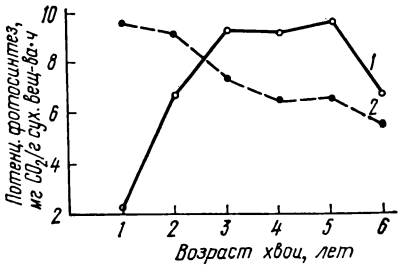


Рис. 1. Интенсивность потенциального фотосинтеза у разновозрастной хвои сосны (*1*) и ели (*2*).

Исследование дневного хода интенсивности потенциального фотосинтеза у двулетней хвои подроста сосны и ели, проведенное 15 августа (рис. 2), показало, что усвоение углекислоты у обоих видов в течение дня сильно колеблется. На рис. 2 четко видна двухвершинность дневных изменений интенсивности фотосинтеза: первый (больший) подъем наступает в полдень, второй (меньший) — в 16 *ч*. В 14 *ч* отмечается депрессия фотосинтеза у обоих видов. Самая малая интенсивность фотосинтеза была в 20 *ч*, что, очевидно, связано со значительным уменьшением освещенности. Но такой ход дневных изменений интенсивности фотосинтеза хвои сосны и ели в основном характерен для жарких солнечных дней августа. В абсолютных величинах фотосинтеза между этими двумя видами наблюдались довольно существенные различия. Особенно значительной была разница во время послеполуденной депрессии: интенсивность фотосинтеза у сосны была в 2,5 раза выше, чем у ели, тогда как в другие часы определений — только в 1,1—1,8 раза.

Более высокая ассимиляционная деятельность сосны по сравнению с елью при достаточной освещенности отмечалась и другими исследователями (Любименко, 1935; Иванов, Коссович, 1930; Мартинович, Рахтеенко, 1969; Читашвили, 1969; Freeland, 1952).

Подобный двухвершинный ход дневных изменений фотосинтеза для древесных пород был отмечен Польстером (Polster, 1950), который считает его наиболее типичным, но указывает, что в некоторых случаях он может подвергаться изменениям. На двухвершинность кривой дневного хода фотосинтеза указывали и другие авторы (Бородулина и др., 1959; Хлебникова, 1959; Судачкова и др., 1967).

И. С. Малкина с соавторами (1970) считает, что дневные изменения фотосинтеза растений с некоторыми приближениями могут быть разделены по количеству спадов и подъемов интенсивности процесса в течение дня на три группы: одно-, двух- и многовершинные. По данным Г. А. Могилевой и Е. Я. Расторгуевой (1963), у взрослых сосен были отмечены четыре типа

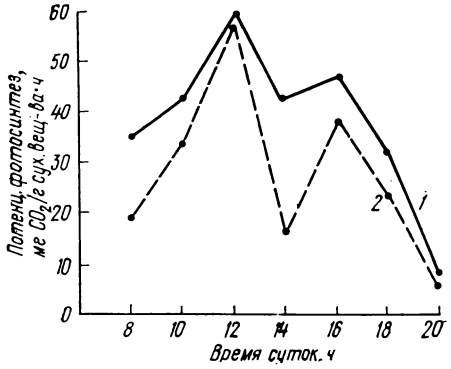


Рис. 2. Дневные изменения интенсивности потенциального фотосинтеза у двухлетней хвои сосны (*1*) и ели (*2*) в сосняке травяном.

кривых дневного хода фотосинтеза в зависимости от внешних условий: первый — максимум в предполуденные и послеполуденные часы; второй — подъем в предполуденные часы; третий — максимум в полуденные и послеполуденные часы; четвертый — максимум в утренние часы и в полдень. Полученные нами данные согласуются с результатами работ Польстера (Polster, 1950) и соответствуют третьему типу кривых дневного хода фотосинтеза, приводимому Г. А. Могилевой и Е. Я. Расторгуевой (1963).

Депрессия фотосинтеза, отмеченная и в наших исследованиях, различными авторами объясняется по-разному. По мнению Польстера (Polster, 1950), ее можно объяснить «физическим утомлением», уменьшением количества CO_2 в воздухе и увеличением дыхания. Но в наших опытах ее нельзя связывать с недостатком CO_2, так как исследования фотосинтеза велись при постоянно повышенной концентрации углекислоты (около 1%). Очевидно, в данном случае решающую роль в депрессии фотосинтеза играет сочетание довольно высокой освещенности (около 60 тыс. *лк*) с высокой температурой 28° С (рис. 3). Но некоторые исследователи наблюдали дневную депрессию фотосинтеза и при отсутствии напряженности метеорологических факторов, связывая ее с ферментативной деятельностью растений (Гончарик, 1960). И. С. Малкина (1964) связывает дневную депрессию у лещины с изменением физиологического состояния растения. По мнению Д. А. Комиссарова и Л. П. Штейнвольфа (1965), полуденная депрессия фотосинтеза у подроста ели обусловливается перегревом хвои.

В литературе имеется очень мало сведений относительно сравнения хвойных видов по световым кривым фотосинтеза (Читашвили, 1969; Окросцваридзе, 1972). Одновременного сравнения исследуемых нами видов в течение дня, тем более в данном районе, еще не проводилось. Поэтому мы предприняли попытку снять световые кривые у двухлетней хвои ели, пихты, сосны и кедра в течение дня 17 августа 1968 г. (рис. 4).

Исследуемые виды хвойных во все три временные точки имели различные углы наклона световых кривых и отличались по уровню плато насыщения, а также по величине освещенности,

необходимой для выхода световой кривой на плато. У кедра отмечен самый высокий уровень световой кривой, что свидетельствует о его более высокой ассимиляционной деятельности по сравнению с другими видами. Так, в утренние часы интенсивность фотосинтеза двухлетней хвои кедра была равна 82,3 *мг* CO_2, в то время как у сосны 59,1, у пихты 34,9 и у ели 32,8. В дневные часы интенсивность фотосинтеза у кедра превышала таковую у сосны на 10,5%, у пихты — на 38 и у ели на 42,7. В вечерние часы у сосны она была ниже по сравнению с кедром на 22,7%, у пихты — на 25,9 и у ели на 42,9.

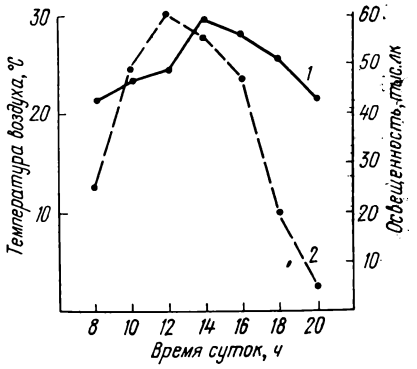
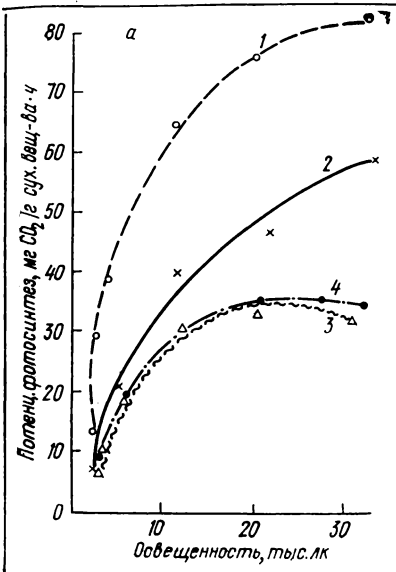


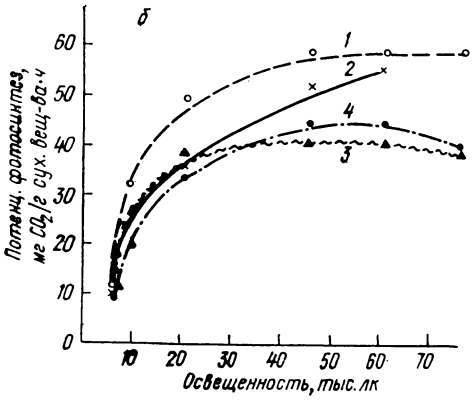
Рис. 3. Дневные изменения температуры воздуха (*1*) и освещенности (*2*) 15 августа 1968 г.

Соотношение же исследуемых видов по уровню плато насыщения световых кривых оставалось одинаковым во все три срока определения. Самым высоким уровнем плато обладала световая кривая хвои кедра, затем сосны, пихты и самым низким — хвои ели. У кедра был и самый крутой начальный подъем световой кривой. У сосны в течение дня не отмечено выхода световых кривых на плато насыщения; они были как бы выпрямлены. Световая кривая хвои сосны является типичной для светолюбивого растения. Можно предположить, что при более высокой освещенности, чем в данном эксперименте, интенсивность фотосинтеза у сосны будет более значительной. Ясно видно, что ель и пихта по сравнению с двумя остальными видами ведут себя как типичные тенелюбы: они имеют более ранний выход световых кривых на плато и более низкий уровень плато. Отметим, что световые кривые ели и пихты очень близки друг к другу в утренние и дневные часы. В вечерние часы пихта имела более высоко расположенные световые кривые фотосинтеза, чем ель, что свидетельствовало и о ее более высокой ассимиляционной деятельности в данное время.

В течение дня световые кривые фотосинтеза всех исследуемых видов изменяются, что проявляется в изменении углов наклона, в поднятии или опускании уровней плато насыщения. Для кедра и сосны самый высокий уровень световых кривых отмечен в утренние часы, а самый низкий — в вечерние. У ели и пихты происходит опускание уровня плато световой кривой в послеполуденное время.

В. Д. Чернышев (1967) при определении фотосинтеза у подроста ели, пихты и кедра отмечал, что в условиях высокой тем-





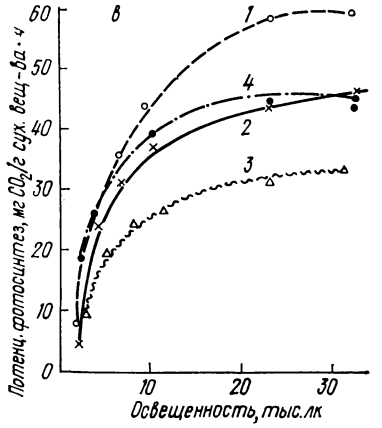


Рис. 4. Световые кривые фотосинтеза двулетней хвои подроста различных видов хвойных в сосняке травяном.

а — утро (8—9 *ч*; *t*=20—22° С); *б* — полдень (13—14 *ч*; *t*=28° С); *в* — вечер (17.30—18.00 *ч*; *t*=25° С).

1 — кедр; *2* — сосна; *3* — ель; *4* — пихта.

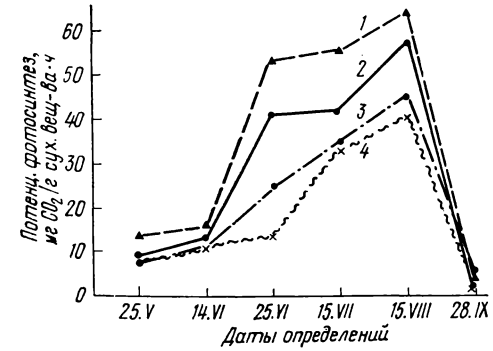


Рис. 5. Сезонные изменения интенсивности потенциального фотосинтеза у двулетней хвои различных видов хвойных в сосняке травяном.

1 — кедр; *2* — сосна; *3* — пихта; *4* — ель.

пературы и высокой освещенности у этих видов происходило подавление фотосинтеза, причем у ели сильнее, чем у пихты и кедра, а у подроста кедра депрессии были наименьшими. С. Ш. Читашвили (1969) указывал, что однотипные листья и хвоя разных древесных пород по-разному реагируют на увеличение напряженности солнечной радиации. Светолюбивая хвоя сосны повышает фотосинтез почти до полной солнечной радиации (150 тыс. *лк*), в то время как хвоя теневыносливых древесных пород (ель и пихта) — лишь до 80—90 тыс. *лк*.

Сезонные изменения интенсивности фотосинтеза у всех исследуемых видов имели одинаковую направленность. Отмечено возрастание ассимиляции с мая по август и значительное ее уменьшение в октябре, когда температура воздуха снижалась до —2,5° (рис. 5). Подобные изменения интенсивности фотосинтеза у хвойных в течение вегетационного сезона были отмечены рядом авторов (Судачкова и др., 1967; Воронкова и др., 1970; Mc Gregor, 1958).

Так как присутствие пигментов в листьях и хвое зеленых растений определяет протекание процесса фотосинтеза, представляло интерес сравнить исследуемые виды по содержанию суммы хлорофиллов и каротина (см. таблицу). В таблице приведены также ассимиляционные числа, характеризующие эффективность использования единицы хлорофилла молодой формирующейся и двулетней хвоей.

Установлено, что содержание как суммы хлорофиллов, так и каротина зависит от видовой принадлежности растений. Самое большое количество зеленого пигмента в молодой формирующейся хвое было у пихты, затем у ели, кедра и минимальное — у сосны. Содержание суммы хлорофиллов у хвои второго года жизни было также разным, но исследуемые виды по убыванию содержания зеленого пигмента располагались в ином порядке: максимум его отмечался в хвое кедра, затем пихты и ели, а минимум — в хвое сосны.

Суммарное количество хлорофилла у всех исследуемых видов возрастало с увеличением возраста хвои. У двулетней хвои содержание его было значительно выше, чем в молодой формирующейся. В конце мая хвоя второго года жизни у сосны содержала хлорофилла на 52,7, у ели — на 53,1, у пихты — на 44,7 и у кедра на 84,4% больше, чем хвоя текущего года. Огромная разница в количестве хлорофилла между хвоей первого и второго года жизни у кедра по сравнению с другими видами, возможно, объясняется тем, что хвоя текущего года у данного вида развивается медленнее, чем у остальных. На более медленное развитие молодой хвои кедра по сравнению с хвоей ели и пихты указывал в своих исследованиях В. Д. Чернышев (1967).

Исследования показали, что в экологических условиях сосняка травяного полностью сформировавшаяся двулетняя хвоя

Содержание пигментов, потенциальный фотосинтез и ассимиляционные числа у хвои различных видов хвойных

Показатель	Возраст хвои	Ель	Сосна	Пихта	Кедр
Сумма хлорофиллов, *мг* на 1 *г* сухого вещества	А*	0,786	0,484	1,156	0,575
	Б**	1,683	1,022	2,092	3,695
Каротин, *мг* на 1 *г* сырого вещества	А	0,007	0,011	0,015	0,009
	Б	0,058	0,042	0,054	0,090
Потенциальный фотосинтез, *мг* CO_2 на 1 *г* сухого вещества·*ч*	А	1,0	1,2	1,1	1,4
	Б	8,5	10,0	8,0	14,3
Ассимиляционное число, *мг* CO_2 на 1 *мг* хлорофилла·*ч*	А	1,3	2,1	1,0	2,4
	Б	5,5	9,9	3,8	3,9

* — текущего года жизни.
** — второго года жизни. Проба 29 мая 1968 г.

подроста кедра обладала максимальным содержанием как суммы хлорофиллов, так и каротина по сравнению с другими видами, а минимальным — хвоя сосны. Сведения о более низком содержании хлорофилла в хвое сосны по сравнению с елью и некоторыми другими видами хвойных встречаются и в работах других авторов. Так, исследованиями Н. Д. Нестеровича, Г. И. Маргайлика (1969) было показано, что в хвое сосны содержание хлорофилла меньше, чем в хвое ели (1,21 и 1,31 *мг* на 1 *г* сырой массы соответственно). А. С. Щербатюк (1969) установил, что у полуторамесячных сеянцев сосны содержание хлорофилла было значительно ниже, чем у таких же сеянцев пихты и ели. В. Н. Любименко (1916), исследуя содержание хлорофилла у пихты сибирской, сосны обыкновенной и трех видов елей, отмечал наименьшее содержание этого пигмента у сосны — 1,13, у пихты оно было довольно высоким — 1,75, а у елей содержание пигмента колебалось в зависимости от видовой принадлежности в пределах от 1,20 до 1,92 *г* на 1 *кг* веса свежих листьев.

Но имеются данные и противоположного характера. Так, Г. А. Ширяева (1967) установила при проведении исследований на Кольском полуострове, что содержание хлорофиллов в хвое сосны было больше по сравнению с хвоей ели. По данным других авторов (Тарабрин, 1968), в зависимости от срока определения большее содержание зеленого пигмента может наблюдаться то в хвое ели, то в хвое сосны. При сравнении двухлетней хвои кедра и пихты Р. А. Коловский (1963) обнаружил, что хвоя кедра содержит на 40% хлорофилла больше, чем хвоя пихты. Результаты этого автора хорошо согласуются с нашими данными.

Сведений относительно фотосинтетической активности единицы хлорофилла у древесных пород очень мало (Любименко, 1910, 1935; Willstätter, Stohl, 1918). Поэтому представляло ин-

терес провести сравнение всех исследуемых видов и по этому показателю (см. таблицу).

Расчет ассимиляционных чисел показал, что исследуемые виды хвойных имеют различную фотосинтетическую активность единицы хлорофилла. Самые малые величины ассимиляционных чисел как у молодой формирующейся хвои, так и у хвои второго года жизни были отмечены у пихты. Молодая, только что начавшая формирование (конец мая) хвоя имела более низкие ассимиляционные числа, чем двулетняя. Максимальной фотосинтетической активностью единицы хлорофилла обладала двулетняя хвоя сосны. В. Н. Любименко (1910), сравнивая общий ход кривых энергии разложения CO_2 у взрослых листьев сосны, ели и тисса, установил, что из этих трех пород самым богатым по содержанию пигмента является тисс, в то же время он проявлял самую слабую фотосинтетическую продуктивность (определялась энергия разложения CO_2, вычисленная на 100 единиц хлорофилла). Он считает, что, начиная от некоторой слабой концентрации пигмента, продуктивность работы хлоропласта возрастает вместе с увеличением содержания пигмента, затем, по достижении некоторой оптимальной концентрации, продуктивность работы падает при дальнейшем увеличении количества пигмента. Наибольшая продуктивность фотосинтетической работы наблюдается у хлоропластов с относительно слабой концентрацией пигмента, а именно, у хлоропластов листьев молодых или листьев пород, в сильной степени светолюбивых.

Выводы

1. В одинаковых экологических условиях исследуемые виды хвойных (сосна, ель, кедр и пихта) обладали различной интенсивностью потенциального фотосинтеза. Максимальная величина интенсивности фотосинтеза отмечена у кедра, минимальная — у ели.

2. Световые кривые фотосинтеза ели характеризуют ее как наиболее теневыносливую породу среди исследованных. В жаркие солнечные дни кривая дневных изменений интенсивности фотосинтеза у сосны и ели имеет двухвершинный характер. У всех исследуемых видов отмечено повышение интенсивности фотосинтеза к августу месяцу.

3. Минимальным содержанием пигментов характеризуется хвоя сосны. Не установлено четко выраженной прямой связи между интенсивностью фотосинтеза и содержанием хлорофилла.

4. По мере формирования молодой хвои у всех исследуемых видов возрастают ассимиляционные числа. Максимальная величина ассимиляционного числа у двухлетней хвои сосны.

ЛИТЕРАТУРА

Бородулина Ф. З., Алексеева Т. А., Борисова Г. Н. Фотосинтез сеянцев дуба в условиях засоления.— Проблемы фотосинтеза. М., Изд-во АН СССР, 1959.

Воронкова Н. Г., Раптунович Е. С., Федоров Н. И. Фотосинтетическая деятельность сосны, пораженной смоляным раком.— Биологические науки, 1970, № 1.

Гончарик М. Н. Дневная депрессия фотосинтеза.— Сборник статей Белорусского отд. Всесоюз. бот. о-ва, 1960, вып. 2.

Заленский О. В., Семихатова О. А., Вознесенский В. Л. Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955.

Згуровская Л. Н. К физиологии древесных растений на болотах.— Особенности болотообразования в некоторых лесных и предгорных районах Сибири и Дальнего Востока. М., «Наука», 1965.

Иванов Л. А., Коссович Н. Л. О работе ассимиляционного аппарата различных древесных пород.— Ж. Русск. бот. о-ва, 1930, т. 15, № 3.

Коловский Р. А. Характеристика подроста кедра и пихты.— Физиология древесных растений Сибири. Труды Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1963, т. 60.

Комиссаров Д. А., Штейнвольф Л. П. Интенсивность фотосинтеза у подроста ели в разных экологических условиях.— Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. Тезисы докл. Л., 1965, (ЛТА им. Кирова).

Коссович Н. Л. О фотосинтезе и дыхании различных видов древесных растений и о соотношении этих процессов как показателей роста и урожайности.— Проблемы фотосинтеза. М., Изд-во АН СССР, 1959.

Любименко В. Н. Содержание хлорофилла в хлорофилловом зерне и энергия фотосинтеза.— Труды С.-Петерб. о-ва естествоисп., серия 3 (бот.), 1910, т. 41, вып. 1-2.

Любименко В. Н. О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения.— Зап. Акад. наук по физ.-мат. отд., 1916, т. 23, № 12 и последний, Петроград.

Любименко В. Н. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М.— Л., Сельхозгиз, 1935.

Малкина И. С. Фотосинтез растений под пологом дубового леса.— Стационарные биогеоценотические исследования в южной подзоне тайги. М., «Наука», 1964.

Малкина И. С., Цельникер Ю. Д., Якшина А. М. Фотосинтез и дыхание подроста. М., «Наука», 1970.

Маргайлик Г. И. Динамика накопления хлорофилла в хвое сосны и ели в зависимости от возраста деревьев и условий их произрастания.— Лесное хозяйство, 1962, № 1.

Мартинович Б. С., Рахтеенко И. Н. Интенсивность фотосинтеза некоторых древесных растений в условиях БССР.— Тезисы Всесоюзного совещания по вопросам питания древесных растений и повышения продуктивности насаждений. Петрозаводск, «Карелия», 1969.

Могилева Г. А., Расторгуева Е. Я. Транспирация и фотосинтез сосны в связи со смолообразованием.— Труды Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1963, т. 60.

Нестерович Н. Д., Маргайлик Г. И. Влияние интенсивности света на накопление хлорофилла в хвое сосны обыкновенной и величину древесного прироста.— Экспериментальная ботаника. Минск, Изд-во АН БССР, 1962.

Нестерович Н. Д., Маргайлик Г. И. Влияние света на древесные растения. Минск, «Наука и техника», 1969.

Оллыкайнен А. М. О динамике пигментов пластид в листьях некоторых древесных растений в Карелии.— Лесоведение, 1969, № 2.

Окросцваридзе Т. Д. Особенности формирования и физиологическая деятельность фотосинтетического аппарата ели восточной и пихты кавказской в разных ярусах елово-пихтового древостоя. Автореф. дисс. Тбилиси, 1972.

Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. Под ред. Д. И. Сапожникова и др. М.-Л., «Наука», 1964.

Польстер Г. К. К вопросу об измерении фотосинтеза при помощи инфракрасного анализатора URAS и некоторые примеры его применения в исследовании древесных растений.— Проблемы фотосинтеза. М., Изд-во АН СССР, 1959.

Расторгуева Е. Я. Фотосинтез и дыхание у подроста кедра и пихты в северных отрогах Западного Саяна.— Физиология древесных растений Сибири. Труды Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1963, т. 60.

Савина А. В. Физиологическое обоснование рубок ухода. Изд. 2. М.—Л., Гослесбумиздат, 1961.

Синельщикова З. И. Развитие елово-березовых древостоев на междуречье Тавда-Конда.— Южнотаежные леса Западно-Сибирской равнины. Труды Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1972, вып. 83.

Судачкова Н. Е., Расторгуева Е. Я., Коловский Р. А. Физиология подроста кедра. М., «Наука», 1967.

Тарабрин А. Д. Динамика содержания хлорофилла в хвое сосны и ели в течение года.— Лесной журнал, 1968, № 2.

Хлебникова Н. А. Фотосинтез древесных пород в условиях засушливого юго-востока Союза.— Проблемы фотосинтеза. М., Изд-во АН СССР, 1959.

Чернышев В. Д. Физиологическая характеристика подроста в различных эколого-фитоценотических условиях широколиственно-хвойных лесов Южного Приморья. Автореф. дисс. Владивосток, 1967.

Читашвили С. Ш. Лесоводственное и физиологическое обоснование принципов рубок ухода в горных лесах Грузии. Тбилиси, «Мецниереба», 1969.

Ширяева Г. А. О влиянии почвенных и температурных условий на содержание и характер динамики пигментов в хвое сосны и ели.— Сообщения по анатомии и физиологии древесных растений. (Материалы к научно-технической конференции). Л., 1967 (ЛТА им. Кирова).

Щербатюк А. С. Влияние различной освещенности на интенсивность фотосинтеза сеянцев хвойных пород.— Тезисы Всесоюзного совещания по вопросам питания древесных растений и повышения продуктивности насаждений. Петрозаводск, «Карелия», 1969.

Freeland R. O. Effect of age leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers.— Plant Physiol., 1952, vol. 27.

Mc Gregor W. H. D. Seasonal changes in the rates of photosynthesis respiration of loblolly pine and white pine. Ph. D. diss. Dike University, 1958.

Polster H. Die physiologischen Grundlagen der Stofferzeugung im Walde. München, 1950.

Willstätter R., Stohl A. Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin, 1918.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ХВОЙНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ НА УРАЛЕ · 1976

В. И. ЮШКОВ

ВЛИЯНИЕ ИСКУССТВЕННОЙ ДЕФОЛИАЦИИ НА РОСТ И ИНТЕНСИВНОСТЬ ПОТЕНЦИАЛЬНОГО ФОТОСИНТЕЗА У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Явление дефолиации (преждевременный опад, удаление листьев) довольно часто наблюдается у древесных растений при пожарах, сильных ветрах, обильном выпадении снега, «охлестывании» соседними побегами, пастьбе скота. Листья древесных растений служат пищей для многих видов насекомых, подвергаются грибковым заболеваниям. Преждевременный опад листьев вызывают также резкие нарушения гидротермического и светового режимов. Дефолиация приводит, в зависимости от степени и времени повреждения листьев, к уменьшению прироста древесных растений как в высоту, так и по диаметру и даже к их гибели. Поэтому изучение ее причин и последствий представляет значительный интерес.

В последнее время искусственная дефолиация стала самостоятельным методом при изучении таких вопросов, как продуктивность работы листьев в зависимости от их возраста и положения в кроне, передвижение и распределение продуктов фотосинтеза в тканях и органах древесных растений, механизмы регуляции ростовых процессов, старение и продолжительность жизни органов дерева и др. Методы искусственной дефолиации широко применяются также для ускорения листопада у плодовых, при борьбе с сорной древесной растительностью с целью создания чистых лесных культур.

Наши исследования по изучению влияния искусственной дефолиации на ассимиляционный аппарат и рост сосны обыкновенной были начаты в междуречье Лозьва — Пелым (подзона северной тайги Зауралья) в конце октября 1966 г. в молодых 25—30-летних сосняках брусничниковом (бонитет III) и багульниково-сфагновом (бонитет V а), по классификации Г. Е. Комина (1962). Опыт проводился по следующей схеме (рис. 1): I вариант — оставлена хвоя только первого (1966), т. е. текущего года жизни; II — хвоя текущего и второго (1965) года; III — хвоя

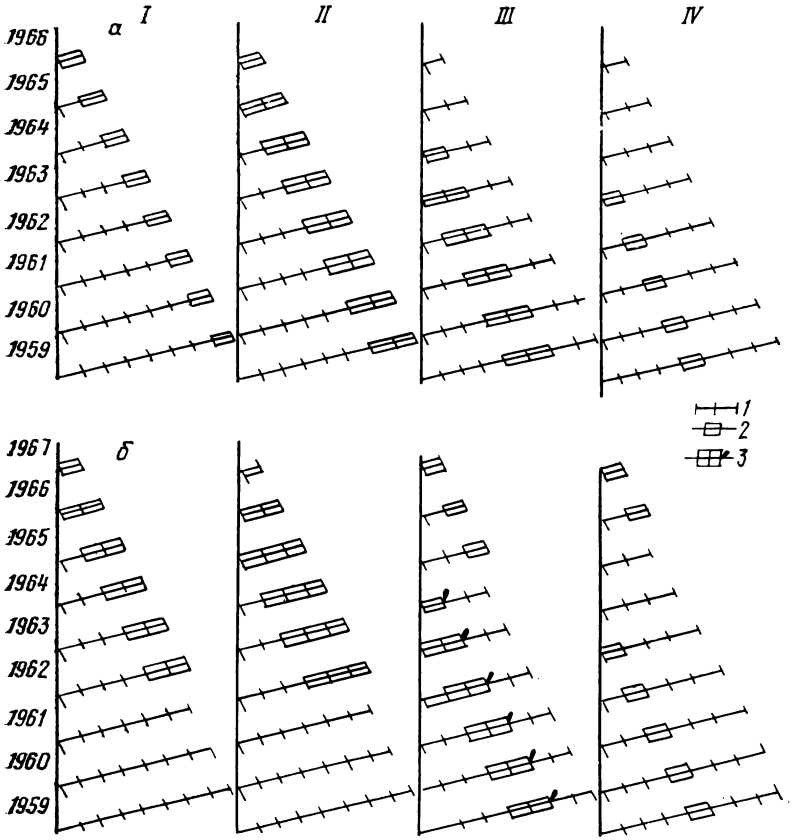


Рис. 1. Влияние дефолиации на рост сосны.

I—IV — варианты опыта; *а* — вид боковых побегов сосны сразу после дефолиации (1966 г.); *б* — вид боковых побегов сосны через год после дефолиации (1967 г.). *1* — побеги без хвои (поперечными черточками отмечены границы годичных приростов побегов в длину); *2* — охвоенные участки побегов; *3* — побеги, развивающиеся из спящих почек на границе удаления хвои.

третьего (1964) и четвертого (1963) года; IV — хвоя четвертого (1963) года; V — контроль (сохранена вся хвоя). В каждом варианте взято по пять деревьев. Хвоя удалена ощипыванием в период с 29 октября по 3 ноября 1966 г. Наблюдения за опытными и контрольными растениями велись в августе 1967 г. и июне 1968 г.

Работа по искусственной дефолиации была продолжена в 1967 г. в Карабашском леспромхозе (подзона южной тайги Зауралья) в сосняке гипново-осоковом бонитета Va (Шадрина, 1968). Схема опыта: I вариант — оставлена хвоя только текущего (1967) года жизни; II — хвоя четвертого (1964) года;

III — хвоя текущего и четвертого года; IV — контроль (сохранена вся хвоя). Хвоя удалена ощипыванием в июле 1967 г. после окончания роста побегов в длину. В этом опыте изучалось влияние дефолиации на интенсивность потенциального фотосинтеза и распределение радиоуглерода между органами и тканями у сосны. Потенциальный фотосинтез определяли по методике О. В. Заленского с соавторами (1955), а подкормку опытных и контрольных растений радиоактивной углекислотой ($^{14}CO_2$) проводили по методике П. И. Юшкова (1965а).

При оценке влияния удаления хвои на рост побегов в длину в подзоне северной тайги Зауралья учитывалось, что хвоя текущего года в расчете на сухой вес составляет до 20% от веса всей хвои (I вариант), хвоя текущего и второго года — 50—60% (II вариант), хвоя третьего и четвертого года — 30—40% (III вариант), хвоя четвертого года — 10—15% (IV вариант).

I вариант. Длина центральных осевых побегов ствола в 1967 г., т. е. через год после дефолиации, уменьшилась на 50—60% по сравнению с их приростом в предыдущем году. Побеги образовались только на ветвях верхних ярусов, а, начиная с 5—6-го ярусов сверху, оставленная хвоя 1966 г. высохла, и ветви погибли (см. рис. 1, *б* и 2, *а*). Лишь на отдельных ветвях нижних ярусов сохранилась зеленая хвоя 1966 г.

II вариант. Длина побегов 1967 г. меньше побегов 1966 г. примерно на 30% .У сосен этого варианта побеги образовались только на ветвях верхних 5—6-го ярусов (рис. 1, *б* и 2, *б*). На ветвях нижних ярусов, за немногим исключением, оставленная одно- и двухлетняя хвоя высохла, а ветви погибли.

В обоих вариантах (I и II) на ветвях верхних ярусов, до 5—6-го включительно, на побегах 1967 г. заложились почки, и в 1968 г. из них сформировались побеги. На 22 июня 1968 г. их длина была меньше, чем у контрольных. В одном случае в 1967 г. отмечено развитие спящих почек (11 шт.), из которых в 1968 г. образовались побеги.

III вариант. Удаление хвои первого и второго года жизни вызвало значительное, на 60—70% уменьшение длины центральных осевых побегов 1967 г. по сравнению с их приростом в предыдущем году. У трех деревьев почки центральных осевых побегов 1966 г. погибли. У всех опытных сосен почки, заложившиеся в 1966 г. на ветвях, расположенных ниже третьего яруса, погибли (см. рис. 1, *б* и 2, *в*). Обесхвоенные терминальные части ветвей погибли, и в 1967 г. по границе удаления хвои развились спящие почки (см. рис. 1, *б*). На отдельных обесхвоенных побегах 2-го и 3-го ярусов также образовались спящие почки с парой ярко-зеленых хвоинок увеличенного размера.

IV вариант. Удаление хвои первого, второго и третьего года жизни вызвало значительное (до 70—80%) уменьшение длины побегов 1967 г. верхних трех ярусов по сравнению с длиной побегов предыдущего года; у одного опытного дерева почки цент-

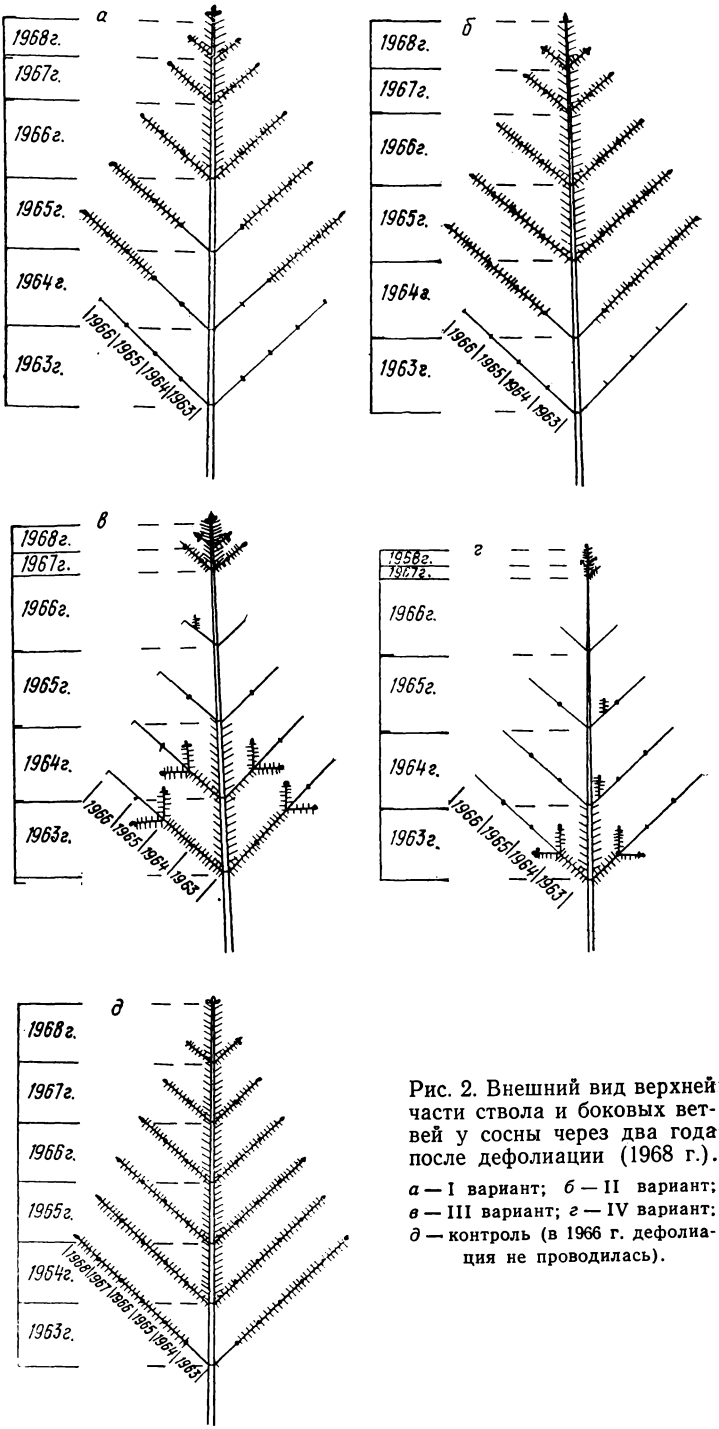


Рис. 2. Внешний вид верхней части ствола и боковых ветвей у сосны через два года после дефолиации (1968 г.).

а — I вариант; *б* — II вариант; *в* — III вариант; *г* — IV вариант; *д* — контроль (в 1966 г. дефолиация не проводилась).

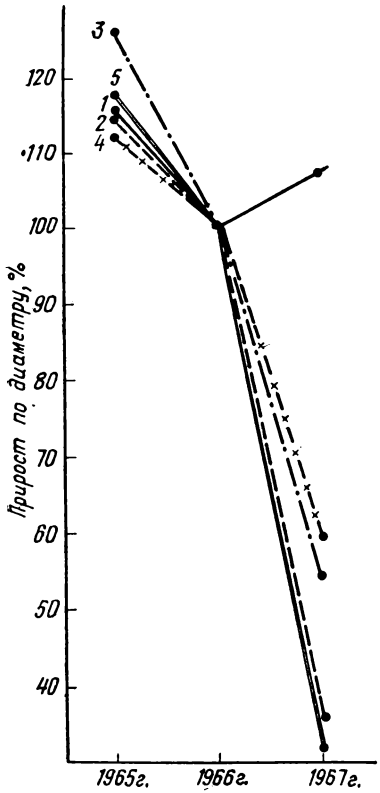


Рис. 3. Влияние дефолиации на прирост ствола сосны по диаметру в процентах к 1966 г.

1 — контроль; *2* — I вариант; *3* — II вариант; *4* — III вариант; *5* — IV вариант.

рального осевого побега погибли, не образовав в 1967 г. побегов. На ветвях 2-го и 3-го ярусов только на отдельных ветвях образовались побеги 1967 г. (см. рис. 1, *б* и 2, *г*). На ветвях ниже расположенных ярусов почки, образовавшиеся в 1966 г., погибли, как и обесхвоенные концы побегов. В 1967 г. на этих ветвях по границе удаления хвои, иногда немного выше, развились спящие почки.

Таким образом, удаление молодой хвои в III и IV вариантах привело к значительному уменьшению длины побегов в 1967—1968 гг. по сравнению с побегами 1966 г., к гибели почек, сформировавшихся в 1966 г. на ветвях ниже третьего яруса, и к развитию вместо них по границе удаления хвои из спящих почек новых побегов.

В контроле особых изменений не наблюдалось (см. рис. 2, *д*).

Удаление хвои во всех вариантах вызвало значительное снижение годичных приростов по диаметру (рис. 3): особенно большое (примерно на 65%) у сосен I и IV вариантов, несколько меньшее (50%) — у деревьев II и III вариантов. Наши данные по влиянию удаления хвои разного возраста на последующий рост побегов в длину и рост ствола по диаметру согласуются в основном с результатами Ю. А. Терешина и З. Г. Ячменевой (1962), которые установили, что удаление хвои разных возрастов сильно отражается на приросте древесины ствола, меньше — на приросте деревьев в высоту и еще меньше — на формировании новой хвои. О' Нейли (O' Neil, 1962) в опытах с сосной Банкса показал, что удаление хвои первого и второго года жизни вызывает уменьшение роста побегов в длину, тогда как удаление хвои третьего и последующих лет жизни не приводит к заметному уменьшению длины побегов по сравнению с контрольными. Кульман (Kulman, 1965), обрывая хвою разных лет у пятилетних деревьев сосны обыкновенной, пришел к выводу, что удаление хвои текущего года вызывает

уменьшение роста побегов в длину не только в первый, но и во второй год после дефолиации. Козловский и Уингет (Kozlowski, Winget, 1964), удаляя всю хвою у восьмилетних деревьев сосны смолистой, показали, что дефолиация задерживает начало роста побегов и уменьшает прирост их в длину до 20,6%, а сухой вес — до 12,4% от соответствующих величин контрольных побегов. Дефолиация нарушает лидирующее положение осевых побегов: приросты боковых побегов превышали таковые у главных, а у побегов верхних ярусов оказались меньше, чем нижележащих. Ларсон (Larson, 1964), затеняя хвою молодых деревьев сосны смолистой, установил, что рост хвои текущего года начинался в этом случае до окончания роста побегов в длину. В период роста хвои текущего года у незатененных деревьев в древесине формировались трахеиды увеличенного диаметра (ранняя древесина). Это явление автор объяснял тем, что в молодой растущей хвое вырабатываются ауксины или их предшественники, ускоряющие рост трахеид. Затенение молодой хвои приводило к уменьшению диаметра трахеид, что, в свою очередь, вызывало более раннее образование поздней древесины.

Таким образом, уменьшение длины побегов, вызываемое дефолиацией, объясняется тем, что рост побегов в длину осуществляется главным образом за счет запасов углеводов в хвое (Крамер, Козловский, 1963), а не за счет продуктов текущего фотосинтеза. Рост побегов сосны обыкновенной в наших опытах начинался в мае (В. Юшков, 1965) и заканчивался к середине июня, т. е. происходил в тот период, когда интенсивность фотосинтеза еще сравнительно низка и не обеспечивает в полной мере текущими ассимилятами усиленный рост побегов. То, что продукты текущего фотосинтеза также используются в этот период на рост побегов, показано в опытах по изучению распределения радиоуглерода у сосны обыкновенной (П. Юшков, 1965б). Наши опыты с подкормкой меченой радиоуглекислотой хвои в марте-апреле (до начала роста побегов) и в мае (в период роста побегов) также показали активное использование текущих меченых ассимилятов на рост побегов. Удаление хвои поэтому лишает сосну не только уже запасенных в прошлом году углеводов, но и текущих ассимилятов.

Хвоя текущего года начинает расти уже после того, как рост побегов в длину в основном закончился. При этом растущая хвоя вначале сама является потребителем углеводов, а не их экспортером. П. Фальковский (1928), одним из первых применивший метод искусственной дефолиации, показал, что производительность молодой хвои примерно в два раза ниже, чем дву- и трехлетней. Продуктивность хвои текущего года возрастает после окончания ее роста и к концу вегетационного периода превышает продуктивность хвои второго года жизни.

Удаление хвои старших возрастов — дву-, трех- и четырехлетней — вызвало уменьшение длины побегов у деревьев I ва-

рианта на 50%, II варианта — на 30%. Редуцирующее последействие, в отличие от данных Кульмана (Kulman, 1965), сказалось и на второй год после дефолиации. Оценивая результаты эксперимента, необходимо учесть, что у деревьев I и II вариантов молодая хвоя нижних ярусов, начиная с 6-го, погибла, что резко уменьшило массу ассимиляционного аппарата. Гибель почек и хвои у сосен в этих вариантах в какой-то мере можно объяснить значительным нарушением соотношения между массой ассимиляционного аппарата и массой корневой системы (Казарян, 1966; Кравченко, 1969). При этом доминирующее положение верхней части кроны сохранилось, произошло своеобразное очищение ствола от нижних ветвей.

Удаление одно- и двулетней хвои (III вариант), одно-, дву- и трехлетней хвои (IV вариант) оказало более сильное угнетающее воздействие на рост побегов в длину — уменьшение их длины на 70—80% по сравнению с приростами предыдущих лет. Уменьшенный прирост побегов наблюдался и на второй год после дефолиации.

Это свидетельствует о том, что молодая хвоя имеет большое значение для роста сосны в высоту как источник углеводов (Kozlowski, 1964) и как орган, вырабатывающий регуляторы роста или их предшественников (Kozlowski, 1962; Larson, 1964; Giertych, Forward, 1966).

Гибель у некоторых опытных деревьев верхушечных почек, отмирание почек как на обесхвоенных (III и IV варианты), так и охвоенных (I и II варианты) побегах нижних ярусов трудно объяснить их вымерзанием, тем более, что у большинства опытных сосен верхушечные почки остались живы и в 1967 г. образовали побеги, а у контрольных не наблюдалось гибели почек на ветвях нижних ярусов. Гибель почек в опытах с полным удалением хвои наблюдали Козловский и Уингет (Kozlowski, Winget, 1964), причем погибали они в летний период. В этих же опытах было отмечено нарушение доминирования верхушечных побегов: рост побегов на нижних ветвях начался раньше, чем на верхних. Ранджнекер (Rangneker и др., 1969) показал, что питание растущего побега происходит главным образом за счет хвои, непосредственно окружающей его. Хотя развитие вместо погибших почек спящих почек и побегов из них и происходило обычно на границе с оставшейся хвоей, тем не менее побеги из спящих почек развивались и на обесхвоенных побегах 2-го и 3-го ярусов. Это подтверждает, что гибель обесхвоенной части побегов нельзя объяснить вымерзанием.

По данным ряда исследователей (Терешин, Ячменева, 1962; Kozlowski, Winget, 1964; Kulman, 1965) и нашим наблюдениям, хвоя, образовавшаяся в первый год после дефолиации, за исключением хвоинок, расположенных в основании спящих почек, имеет меньшую длину, чем у контрольных растений. Рост побегов из спящих почек аналогичен описанному Ф. А. Чепиком

(1969) в опытах с декапетацией побегов у сосны обыкновенной. Уменьшение размеров вновь формирующейся после дефолиации хвои можно объяснить теми же причинами, что и редукцию роста побегов, а именно тем, что хвоя в первый период растет за счет запасов углеводов, имеющихся в старой хвое. Удаление же хвои, особенно второго года жизни, значительно сокращает эти резервы. Кульман (Kulman, 1965), наиболее детально изучавший этот вопрос, видит причину уменьшения длины хвои после дефолиации в том, что в почках, сформировавшихся до дефолиации, количество заложившихся примордиев, из которых на будущий год разовьются хвоинки, остается прежним. Запасов же углеводов, уменьшившихся после дефолиации, недостаточно для нормального роста всех хвоинок. В почках, сформировавшихся после дефолиации, закладывается меньшее количество зачатков будущей хвои, и поэтому на второй год после дефолиации для уменьшенного количества хвоинок создаются относительно большие запасы углеводов. Это и является причиной увеличенных размеров хвоинок, образующихся на второй год после дефолиации.

Таблица 1

Интенсивность потенциального фотосинтеза сосны в подзоне северной тайги Зауралья*, *имп/мин* на 1 *г* сухого вещества

Вариант	Год формирования хвои	Опыт	Контроль
Оставлена хвоя 1966 г. .	1967	2370	2140
	1966	1530	1180
Оставлена хвоя 1966—1965 гг.	1967	8110	4550
	1966	6140	4000
Оставлена хвоя 1964—1963 гг.	1968	2190	1350
	1964	1260	1350

* Район г. Ивделя, 22 июня 1968 г.; хвоя удалена в октябре 1966 г.

Таблица 2

Интенсивность потенциального фотосинтеза сосны в подзоне южной тайги Зауралья, *мг* CO_2 за 1 *ч* на 1 *г* сухого вещества, 14 июня 1967 г.

Вариант	Год формирования хвои	Опыт	Контроль
Оставлена хвоя 1967 г. .	1967	29,7	18,2
Оставлена хвоя 1964 г. .	1964	20,1	13,2
Оставлена хвоя 1967 и 1964 гг.	1967	21,3	13,8
Контроль	1967	18,9	18,1

Интересен вопрос о влиянии удаления части хвои на работу оставшейся. Нами были проведены определения интенсивности потенциального фотосинтеза у опытных (дефолиированных) и контрольных растений. Основная часть наблюдений за изменением потенциального фотосинтеза проведена в 1967 г. в Карабашском леспромхозе. У оставшейся хвои в большинстве случаев наблюдается увеличение интенсивности фотосинтеза (табл. 1 и 2).

Из приведенных данных можно сделать вывод, что даже у

четырехлетней хвои после удаления более молодой хвои (II вариант) увеличивается интенсивность фотосинтеза, в то же время при удалении четырехлетней хвои интенсивность фотосинтеза у оставшейся молодой не возрастала. Аналогичная картина наблюдается и у картофеля при удалении части листьев или выращивании длиннодневных растений в условиях короткого дня (Багаутдинова, 1967). Это увеличение интенсивности фотосинтеза в какой-то степени компенсирует уменьшение поверхности ассимиляционного аппарата. Механизмы компенсаторной регуляции, вызывающие повышение интенсивности фотосинтеза при дефолиации, вероятно, связаны с уменьшением общего количества фотоассимилятов в растении из-за сокращения ассимилирующей площади, но при сохранении прежнего объема их потребления. Остается невыясненным вопрос о том, какое количество хвои должно быть удалено, чтобы эффект компенсации проявился достаточно отчетливо, не определено, в каких пределах компенсаторный механизм восполняет потери ассимилятов, связанные с дефолиацией, хотя об этом можно судить по уменьшению приростов в высоту и по диаметру.

В некоторых исследованиях (Фальковский, 1928; Терешин, Ячменева, 1962) отмечалось увеличение продолжительности жизни оставшейся после дефолиации хвои. Наши наблюдения показали, что в нескольких случаях у деревьев IV варианта хвоя пятого года жизни оставалась зеленой, в то время как у контрольных растений она пожелтела. Однако достаточного количества данных, подтверждающих или отрицающих факт увеличения продолжительности жизни хвои у дефолиированных сосен, в наших опытах не получено.

Выводы

1. Дефолиация приводит к уменьшению приростов побегов в длину и роста сосны по диаметру в первый и второй год после дефолиации. Удаление молодой хвои нарушает процессы саморегуляции, ослабляет доминирующее положение верхушечных побегов.

2. Резкое нарушение сложившихся соотношений между кроной и корнями, внутри кроны приводит к сбрасыванию оставшейся после дефолиации хвои и гибели почек нижних ярусов.

3. Дефолиация вызывает увеличение интенсивности фотосинтеза оставшейся и вновь формирующейся хвои.

ЛИТЕРАТУРА

Багаутдинова Р. И. Регуляция фотосинтеза ростовыми процессами (на примере двух сортов сои).— Вопросы регуляции фотосинтеза. Уч. зап. Урал. гос. ун-та, серия биол., 1967, вып. 1, № 58.

Заленский О. В., Семихатова О. А., Вознесенский В. Л. Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1955.

Казарян В. О. Старение высших растений как онтогенетическое затухание корне-листовой связи.— Доклады Ереванского симпозиума по онтогенезу высших растений. Ереван, Изд-во АН Арм. ССР, 1966.
Комин Г. Е. Возрастная структура и производительность заболоченных лесов междуречья Лозьвы и Пелыма.— Доклады 2-й научно-технической конференции молодых специалистов лесного производства Урала по итогам работ 1961. Свердловск, 1962 (Урал. фил. АН СССР).
Кравченко Г. П. Возрастное балансирование жизнедеятельности корневой системы, древесины и ассимиляционного аппарата.— Пути повышения продуктивности лесов Брянской области, сб. № 4. Брянск, 1969 (НТО лесной пром. и лесн. хоз-ва Брянск. обл.).
Крамер П., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М., Гослесбумиздат, 1963.
Терешин Ю. А., Ячменева З. Г. К вопросу о роли разновозрастной хвои в формировании приростов сосны в различных экологических условиях Ильменского заповедника.— Доклады 1-й научной конференции молодых специалистов-биологов. Свердловск, 1962 (Урал. фил. АН СССР).
Фальковский П. Роль хвои разного возраста в образовании прироста у сосны.— Лесное хозяйство и лесная промышленность, 1928, № 5—6.
Чепик Ф. А. Значение спящих почек укороченных побегов сосны.— Проблемы геоботаники и биологии древесных растений. Труды Ленинградской лесотехн. академии им. С. М. Кирова, 1969, вып. 128.
Шадрина Н. И. Продуктивность надземной биомассы болотных лесов Тавдинского Зауралья.— Лесоведение, 1968, № 4.
Юшков В. И. Особенности роста сосны и березы в заболоченных лесах междуречья Лозьва — Пелым.— Физиология и экология древесных растений. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, 1965, вып. 43.
Юшков П. И. Об углеродном питании растущих ветвей молодых сосен.— Там же, 1965а.
Юшков П. И. Распределение продуктов фотосинтеза в сосне.— Там же, 1965б.
Giertych M. M., Forward D. F. Growth regulator changes in relation to growth and development of Pinus resinosa Ait.— Canad. J. Bot., 1966, vol. 44, N 6.
Kozlowski T. Photosynthesis, Climat and Tree growth. N. Y., Tree Growth, 1962.
Kozlowski T. Shoot growth in woody plants.— Bot. Rev., 1964, vol. 30, N3.
Kozlowski T., Winget C. H. The Role of reserves in leaves, branches, steems and roots on shoot growth of red Pine.— Amer. J. Bot., 1964, vol. 51, N 5.
Kulman H. M. Effects of art: ficial defoliation of Pine on subsequent shoot and needle growth.— Forest Sci., 1965, vol. 11, N1.
Larson Ph. Contribution of different — aged needles to growth and wood formation of young red pines.— Forest Sci., 1964, vol. 10, N2.
O' Neil L. Some effects of artificial defoliation of the growth of jack pine (Pinus banksiana L).— Canad. J. Bot., 1962, vol. 40.
Rangneker P., Forward D., Nolan N. Foliar nutrition and wood growth in red pine: the distribution of radiocarbon photoassimilated by individual branches of young trees.— Canad. J. Bot., 1969, vol. 47.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ХВОЙНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ НА УРАЛЕ · 1976

Н. С. ЗАВЬЯЛОВА

СВЕТОВЫЕ КРИВЫЕ ФОТОСИНТЕЗА ПОДРОСТА СОСНЫ И ЕЛИ В ПОДЗОНЕ ЮЖНОЙ ТАЙГИ ЗАУРАЛЬЯ

В последние годы разрабатываются методы комплексной оценки фотосинтетического аппарата растений. В системе таких характеристик важное место отводится световым кривым фотосинтеза, которые содержат информацию о состоянии фотосинтетического аппарата, о фотохимических реакциях, квантовых расходах на восстановление углекислоты, потенциальном фотосинтезе и насыщающих интенсивностях потока квантов. Исследование световых кривых у объектов, отличающихся по физиологическому состоянию и среде обитания, позволяет судить о степени адаптации растений к тем или иным условиям местообитания.

В данной статье исследовались световые кривые фотосинтеза двух важных лесообразующих видов подзоны южной тайги Зауралья — сосны обыкновенной (*Pinus sibvestris* L.) и ели сибирской (*Picea obovata*).

Работа выполнялась в течение вегетационных сезонов 1967—1969 гг. в подзоне южнотаежных лесов на междуречье Тавды и Конды в их среднем течении (Карабашский леспромхоз, Тавдинского района, Свердловской области) в нескольких типах леса:

1. *Сосняк травяной.* Расположен на небольшом увале, состав древостоя 6С3Б1Е, бонитет II, полнота 0,8, возраст 140—160 лет. В подросте (возраст 20—40 лет) сосна, ель, пихта, кедр, осина, береза. Редкий подлесок состоит из шиповника и ивы, изредка встречается рябина. В составе травяного покрова вейник наземный, скерда, медуница, ястребинка зонтичная, розга золотая, земляника и др. Моховой покров редкий, представлен плевроциумом Шребера, дикранумом волнистым, птилиумом. Почва дерново-подзолистая, среднесуглинистая, свежая. Грунтовые воды на глубине около 1,5 *м*.

2. *Сосняк брусничниковый* послепожарного происхождения. Расположен на вершине дренированного увала, состав древо-

стоя 10С, бонитет III, полнота 1,0, возраст 140—160 лет. Подрост в возрасте 15—30 лет, густой, куртинами. В подлеске единично шиповник, ракитник. Травяной покров состоит из кошачьей лапки, брусники, костяники, вейника лесного и наземного, плауна сплюснутого, клевера пятилистного и др. В составе мохового покрова плевроциум Шребера, имеется также дикранум волнистый, политрихум можжевеловый, кладония. Почва дерново-подзолистая, супесчаная, сухая. Грунтовые воды на глубине 3—4 *м*, весной их верхняя граница отмечена на глубине 1,5 *м*.

3. *Сосняк гипново-осоковый.* Расположен в центральной части поймы р. Карабашки на границе с болотом и занимает по сравнению с ним несколько повышенную часть речной долины. Состав древостоя 6С4Б, бонитет V, полнота 0,5, возраст 100—120 лет. Условия для произрастания древесной растительности неблагоприятны. Распределение возобновления неравномерное. Большая часть подроста приурочена к приствольным повышениям. Подрост сосны около 50 тыс. шт. на 1 *га*, встречается подрост ели. Основная часть последнего в возрасте до 10 лет, остальные 30% — свыше 10 лет. Годичный прирост в высоту в первые годы жизни равен в среднем 1 *см*. Подрост в это время испытывает угнетающее действие со стороны мохового покрова, к 20-ти годам сохраняется лишь третья часть его. Оставшийся подрост является благонадежным. Обильно произрастают осоки и карликовая березка. Сплошной моховой покров образован гипновыми мхами. В сырых понижениях много вахты. Проективное покрытие мохового покрова до 90%. Мощность торфяной залежи — 3,5 *м*. Средний уровень почвенно-грунтовых вод 18—21 *см*. Этот сосняк относится к болотному типу леса проточного ряда увлажнения.

4. *Ельник кисличниковый.* Расположен на средней части пологого дренированного склона, состав древостоя 4Е2П1С3Б, бонитет III, возраст 140—160 лет. В подросте ель, пихта, кедр, единично сосна. Его возраст 10—30 лет, количество 4—8 тыс. *шт/га*. Подлесок развит крайне слабо и не образует сомкнутого полога, представлен малиной, рябиной, шиповником. Травяной покров состоит из кислицы, линнеи, брусники, грушанки круглой, щитовника Линнея и др. В наиболее затененных местах и на валеже встречаются зеленые мхи. Почва дренированная, дерново-подзолистая, суглинистая, свежая. Почвенно-грунтовые воды находятся на глубине 1,0—1,5 *м*.

5. *Вырубка ельника кисличникового.* Удаление материнского древостоя проведено в феврале 1964 г. До рубки состав древостоя 3Е2П1С4Б, бонитет III, полнота 0,8, возраст 140—160 лет. Сохранен подрост ели, пихты, единично сосны, всего 6—7 тыс. *шт/га*. Возраст подроста 10—40 лет. В подлеске малина, рябина, шиповник. Травяной покров состоит из осоки большехвостой, звездчатки ланцетовидной, кипрея болотного, земляники, вейника, щучки и др. Участок занимает среднюю часть пологого

склона. Почва дерново-глеевая, глинистая, с двумя гумусовыми горизонтами (вторично-подзолистая), сыроватая. Верховодка на глубине 1,0—1,5 *м*.

6. *Сосняк бруснично-черничниковый.* Поверхность участка плоская. Состав древостоя 10СедЕедБ, бонитет II, полнота 0,7, возраст 120—130 лет. В подросте сосна, ель, береза и осина. Подлесок редкий, состоит из рябины, шиповника и малины. Травяной покров представлен брусникой, черникой, костяникой, линнеей, майником и др. Сплошной моховой покров из плевроциума Шребера, дикранума волнистого, гилокомиума обыкновенного, птилиума, кукушкина льна (обыкновенного). Почва дерново-подзолистая, суглинистая, свежая с периодическим переувлажнением. Весенняя верховодка на глубине 60—80 *см*.

7. *Вырубка сосняка бруснично-черничникового* 1967 г. (Характеристика лесорастительных условий до удаления материнского древостоя, приводится выше).

Для исследования был выбран подрост сосны и ели одинакового возраста (25—30 лет). Определение фотосинтеза при снятии световых кривых велось радиометрическим методом при 1%-ном содержании углекислоты (Заленский и др., 1955) в камерах-пробирках конструкции А. Т. Мокроносова (1966). Снятие световых кривых потенциального фотосинтеза проводилось на открытом месте при полном солнечном освещении при безоблачной и безветренной погоде. Образцы хвои (дифференцированно по возрастам укладывались одновременно в шесть одинаковых камер-пробирок, в которых изменение освещенности достигалось затенением нейтральными светофильтрами из проявленной рентгеновской пленки с определенными коэффициентами пропускания солнечной энергии. Для поддержания во всех камерах-пробирках одинаковой температуры применялось водяное охлаждение. При проведении опытов придерживались следующего графика: время адаптации хвои к освещению и экспозиция в камерах-пробирках по 5 *мин*, фиксация хвои в парах кипящего этанола — 3 *мин*. После этого хвоя высушивалась в сушильном шкафу при 70—80°, а затем размалывалась до пылевидного состояния. Активность препаратов (навеска в 100 *мг*) определялась торцевым счетчиком Гейгера — Мюллера типа Т-25-БФЛ на установке Б-2 в импульсах в минуту. Полученные результаты пересчитывали в количество миллиграммов CO_2, поглощенных за час на 1 *г* сухого вещества хвои, используя для этого формулу, предложенную О. В. Заленским с соавторами (1955). Интенсивность солнечной радиации измерялась люксметром Ю-16, параллельно фиксировалась температура окружающего воздуха.

В последние годы все большее внимание уделяется изучению характера формирования фотосинтетического аппарата молодых древостоев в связи со степенью их изрежевания. Многие исследователи наблюдали изменения в строении ассимиляцион-

ного аппарата подроста хвойных, остающегося на вырубках при улучшении условий освещения (Савина, 1941; Гар, Гулидова, 1960; Науменко, 1962; Комиссаров, Штейнвольф, 1967; Соловьев, 1967; Читашвили, 1969). Рядом авторов было отмечено, что у подроста на вырубках происходят изменения и в физиологических процессах — изменяется интенсивность дыхания, фотосинтеза, транспирации (Коссович, 1940; Веретенников, Бурмина, 1963; Веретенников, Леина, 1967; Леина, 1968, 1970, и др.).

Одна из задач настоящей работы — выяснить влияние изменений условий освещения после удаления материнского полога на световые кривые фотосинтеза разновозрастной хвои подроста ели и сосны. На рис. 1, *б* изображены световые кривые фотосинтеза одно-, дву- и трехлетней хвои ели, взятой под пологом сосняка бруснично-черничникового (контроль) и на его вырубке первого года (после удаления материнского полога прошло две недели).

Дву- и трехлетняя хвоя ели с контрольной секции имеет иные световые кривые фотосинтеза, чем хвоя тех же возрастов с вырубки. Хвоя, формирование которой проходило под пологом леса, трудно приспосабливается к новому режиму освещения, и световые кривые ее фотосинтеза имеют более низкий уровень плато насыщения, а следовательно, и более низкую интенсивность фотосинтеза. Так, интенсивность фотосинтеза двулетней хвои со свежей вырубки по сравнению с контрольным участком меньше в 2, 3 раза. Для трехлетней хвои наблюдается подобная же картина: если на контрольной секции фотосинтез равен 17,2 *мг* CO_2 на 1 *г* сухого вещества, то на вырубке — 8,7. Световые кривые фотосинтеза дву-, трехлетней хвои подроста ели с осветленной секции имеют более пологие линейные участки, чем хвоя тех же возрастов из-под полога леса, что может свидетельствовать о меньшем квантовом выходе фотосинтеза у подроста ели через две недели после удаления материнского полога.

На хвое текущего года усиление освещенности после рубки материнского древостоя сказалось положительно. У молодой хвои ели с контрольной секции выход световой кривой на плато происходит при 30—40 тыс. *лк*, на вырубке же он отсутствует даже при 45 тыс. *лк*. Интенсивность фотосинтеза хвои на осветленной секции составляет 32,8 *мг* CO_2, в то время как у хвои с контрольной секции лишь 27,9 *мг* CO_2.

На рис. 1, *а* представлены световые кривые фотосинтеза одно-, дву- и трехлетней хвои подроста сосны на этих же опытных участках.

У двулетней хвои сосны с вырубки наблюдается более низкий уровень плато насыщения, а следовательно, и меньшая (на 30%) интенсивность фотосинтеза по сравнению с хвоей на контрольной секции. Световая же кривая однолетней хвои на осветленной секции более выпрямлена и не имеет выхода на плато при 60 тыс. *лк*, тогда как у соответствующей хвои с конт-

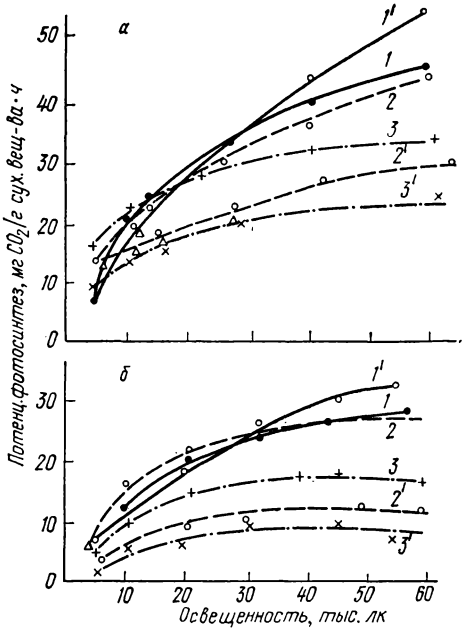


Рис. 1. Световые кривые фотосинтеза разновозрастной хвои подроста сосны (*а*) и ели (*б*) под пологом сосняка бруснично-черничникового (контроль) и на его свежей вырубке (21 июля 1967 г.).

1,1′ — хвоя текущего года в контроле и на вырубке; *2,2′* — двулетняя хвоя в контроле и на вырубке; *3,3′* — трехлетняя хвоя в контроле и на вырубке.

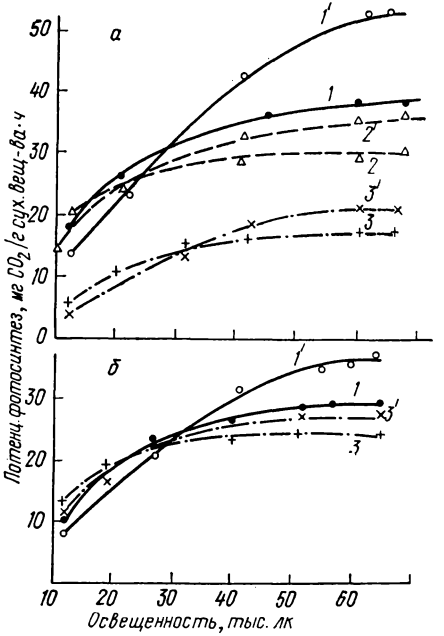


Рис. 2. Световые кривые фотосинтеза разновозрастной хвои подроста сосны (*а*) и ели (*б*) под пологом сосняка бруснично-черничникового (контроль) и на его вырубке второго года (20 июля 1968 г.).

Условные обозначения те же, что и на рис. 1.

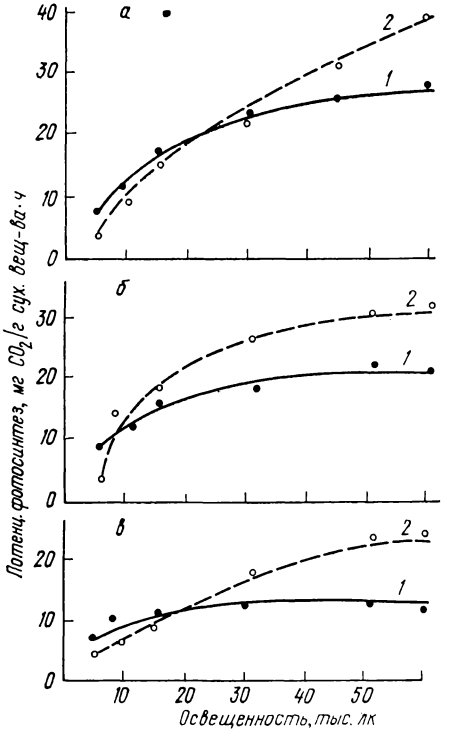


Рис. 3. Световые кривые фотосинтеза у подроста сосны под пологом сосняка брусничникового (*1*) и на открытом (*2*) месте (12 июля 1967 г.).

а — хвоя текущего года; *б* — двулетняя; *в* — трехлетняя.

рольной секции выход на плато насыщения происходит при 40 тыс. *лк*.

Выпрямление световой кривой фотосинтеза молодой хвои подроста сосны и ели на осветленной секции может свидетельствовать об активизации фотохимических реакций фотосинтеза. Положительное влияние усиления освещенности после рубки материнского полога на хвою текущего года объясняется, возможно, тем, что время проведения рубки совпало с периодом интенсивного роста и формирования молодой хвои, и двухнедельное пребывание ее в новых условиях освещения способствовало появлению черт светолюбия по сравнению с хвоей из-под полога леса.

С целью выяснения влияния более длительного осветления проводилось снятие световых кривых фотосинтеза у подроста сосны и ели на этих же опытных площадях спустя год после проведения первого исследования (20 июля 1968 г.). Полученные данные (рис. 2) позволяют говорить, что годичное пребывание подроста сосны и ели на вырубке вызывает «поднятие» уровня плато световых кривых фотосинтеза у хвои всех опытных возрастов по сравнению с хвоей соответствующего возраста контрольного варианта. Световое насыщение фотосинтеза у хвои с осветленной секции происходит при более высокой интенсивности света, чем у хвои из-под полога леса. Однолетнее пребывание подроста хвойных на вырубке вызывает увеличение интенсивности фотосинтеза у однолетней хвои сосны на 28,7%, у ели — на 25,4, у двулетней хвои сосны и ели на 16,4 и 12,7%, соответственно, и у трехлетней хвои сосны — на 12,7%.

Подрост сосны исследовался еще и на других опытных участках: под пологом сосняка брусничникового (контроль) и на опушке этого же сосняка (рис. 3). Хорошо видно изменение формы световых кривых фотосинтеза в зависимости от условий освещения. Хвоя всех трех исследуемых возрастов на открытом месте отличалась более высоким «потолком» световых кривых. Световое насыщение фотосинтеза у хвои с опушки происходило при большей интенсивности света, чем под пологом леса. У хвои текущего года световая кривая не имела выхода на плато насыщения. Таким образом, длительное произрастание подроста сосны на открытом месте сказывается положительно, вызывая увеличение интенсивности фотосинтеза, проявляющееся в поднятии уровня плато насыщения световых кривых. Хвоя растений из-под полога сосняка ведет себя как хвоя теневого типа: у нее более крутой начальный подъем световой кривой, более раннее световое насыщение фотосинтеза и более низкий уровень плато насыщения.

Для подроста ели были проведены исследования также под пологом ельника кисличникового и на его вырубках четвертого и пятого года (рис. 4 и 5). У подроста ели на четырехлетней вырубке одно-, дву- и трехлетняя хвоя, формирование которой

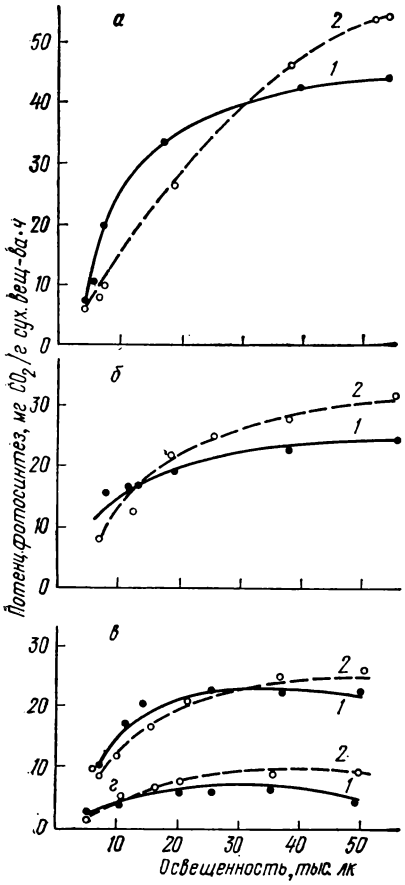


Рис. 4. Световые кривые фотосинтеза разновозрастной хвои подроста ели под пологом ельника кисличникового (*1*) и на его четырехлетней вырубке (*2*) 15 июля 1967 г. *а* — хвоя текущего года; *б* — двулетняя; *в* — трехлетняя; *г* — восьмилетняя.

полностью проходило в новых условиях освещения, имело более высокие «потолки» световых кривых по сравнению с соответствующей хвоей с контрольной секции. Значительна разница в форме световой кривой у молодой формирующейся хвои с осветленного участка по сравнению с контрольным: в первом случае световая кривая выпрямлена, выхода на плато нет, хвоя же из-под полога леса имеет выход световой кривой на плато уже при 40—45 тыс. *лк*. Интенсивность фотосинтеза у молодой хвои на вырубке выше, чем в контроле, на 28%. Аналогичную картину можно отметить для дву- и трехлетней хвои — более высокую интенсивность фотосинтеза на вырубке по сравнению с контролем. Восьмилетняя хвоя ели, формирование которой полностью проходило еще до удаления материнского древостоя, также имела на осветленной секции более высокий уровень световой кривой, что свидетельствует и о более высокой ассимиляционной способности ее по сравнению с хвоей контрольной секции (8,5 *мг* CO_2 на вырубке и 7,1 *мг* CO_2 в контроле).

Через год на этих же пробных площадях у двулетней хвои подроста ели опять снимались световые кривые фотосинтеза (см. рис. 5). На пятилетней вырубке у хвои ели позднее наступало световое насыщение фотосинтеза и был выше уровень световой кривой, чем в контроле. Разница же в интенсивности фотосинтеза между вырубкой и контролем становится значительно меньше (на вырубке фотосинтез был выше всего на 6,6%). Очевидно, через пять лет у подроста ели на вырубке происходит стабилизация ассимиляционной деятельности, в результате которой интенсивность фотосинтеза становится довольно близкой к таковой под пологом леса.

В заключение можно сказать, что изменение световых условий произрастания подроста сосны и ели вызывает функциональные изменения их ассимиляционного аппарата. Увеличение освещения при вырубке материнского древостоя (после удаления материнского полога прошло две недели) приводит к опусканию уровня световых кривых хвои старших возрастов, но спустя год картина меняется — происходит поднятие плато световых кривых у хвои всех опытных возрастов и увеличивается величина светового насыщения фотосинтеза. У подроста ели положительное влияние усиления освещенности сказывается в течение пяти лет. Хвоя подроста сосны и ели под пологом леса имеет черты теневой: у нее световая кривая имеет более крутой начальный подъем и более быстрое световое насыщение фотосинтеза.

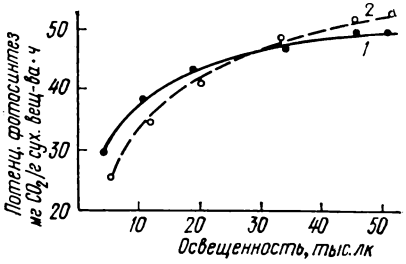


Рис. 5. Световые кривые фотосинтеза двулетней хвои подроста ели под пологом ельника кисличникового (*1*) и на его пятилетней вырубке (*2*), 9 августа 1968 г.

Результаты наших исследований хорошо согласуются с утверждением ряда авторов, что признаки светолюбия и теневыносливости у растений одного и того же вида не являются врожденными, их можно менять (Осипова, Ашур, 1963; Расторгуева, 1963; Малкина, 1966, 1967; Читашвили, 1967, 1969; Tranquillini, 1955).

Так, И. С. Малкина (1966) показала, что световые кривые фотосинтеза осоки, выращенной под пологом леса, ниже световой кривой осоки со светлого участка: у первой световое насыщение наступало при 9 тыс. *лк*, у второй — при 19 тыс. *лк*. Световая кривая фотосинтеза у растения, выращенного на светлом участке, соответствовала световой кривой фотосинтеза светолюбивого, в то время как у растения из-под полога леса она соответствовала световой кривой теневыносливого. Автор считает, что изменчивость световой кривой фотосинтеза под влиянием изменения световых условий выращивания делает классификацию растений на светолюбивые и тенелюбивые по форме световой кривой растения, взятого в одном из мест его обитания, недостаточно обоснованной. Поэтому И. С. Малкина (1967) предлагает для установления степени светолюбия вида иметь несколько световых кривых фотосинтеза растений данного вида, выросших при различных световых условиях.

Увеличение освещения при выращивании растений вызывает нарастание светового насыщения фотосинтеза. Опыты С. Ш. Читашвили (1967, 1969), проведенные на ряде древесных растений, в том числе и хвойных, подтверждают мысль о приспособляемости растений к условиям освещения. Хардер (Harder, 1930)

обнаружил сильное влияние предшествовавшей световой подготовки растений на ход их фотосинтеза. По данным З. Н. Науменко (1962), теневой ассимиляционный аппарат ели из-под полога леса не приспособлен к условиям на вырубках. Но по данным Д. А. Комиссарова и Л. П. Штейнвольфа (1967), хвоя двулетняя и старших возрастов у ели, выросшей под плотным пологом леса, отмирает на вырубке уже в первый год, а у экземпляров, выросших в более благоприятных условиях освещения, хвоя сохраняется и после рубки древостоя, продолжая достаточно интенсивно ассимилировать углекислоту. По мнению С. Рабиновича (1953), растения с открытых мест обитания обладают лучшим ферментативным аппаратом и большей приспособленностью всего фотосинтетического аппарата к высокой инсоляции.

Возраст хвои является важным фактором, регулирующим процессы ассимиляции (Любименко, 1910; Катрушенко, 1965; Пастернак, 1967; Читашвили, 1969; Freeland, 1952), поэтому изучение световых кривых фотосинтеза хвои разного возраста у подроста сосны и ели в разных экологических условиях представляет интерес.

Световые кривые хвои сосны разного возраста отличаются друг от друга (рис. 6). У двулетней она сильно выпрямлена, плато насыщения отсутствует. Интенсивность потенциального фотосинтеза у такой хвои выше, чем у хвои более старших возрастов: если при освещенности 45 тыс. *лк* двулетняя хвоя ассимилировала 52,5 *мг* CO_2, то трехлетняя — 43,6, а четырехлетняя всего лишь 22,6 *мг* CO_2.

Хвоя разного возраста отличалась и по величине насыщающей интенсивности света. Интенсивность света, соответствующая половинной ассимиляции, для двулетней хвои равна 18 тыс. *лк*, для трехлетней — 14 тыс. *лк*, а для четырехлетней — 9 тыс. *лк*. Выход световых кривых на плато насыщения у хвои различного возраста происходит при разной освещенности: чем старше хвоя, тем меньше величина светового насыщения. С увеличением возраста хвоя приобретает черты теневыносливости. Так, если у двулетней хвои сосны световая кривая не выходит на плато даже при 45 тыс. *лк*, то у трехлетней наблюдается выход на плато при 35—40 тыс. *лк*, а у четырехлетней — при 20—30 тыс. *лк*.

В работе ставилась также задача выяснить изменение характера световых кривых фотосинтеза у подроста сосны и ели в течение дня. Подобного рода сведений почти нет в литературе, а имеющиеся относятся в основном к травянистым растениям (Чмора, 1966; Логинов, Насыров, 1967). Нами установлено (рис. 7), что световые кривые фотосинтеза двулетней хвои сосны и ели из сосняка травяного (снятие кривых проводилось с 8 *ч* утра до 20 *ч*, каждые два часа) в течение дня значительно изменяются. При этом изменяются угол наклона световых

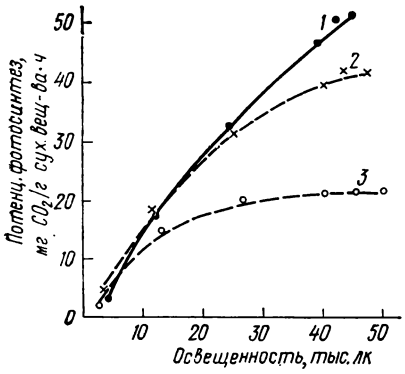


Рис. 6. Световые кривые фотосинтеза разновозрастной хвои у подроста сосны в сосняке травяном (20 июня 1968 г.).

Хвоя: *1* — двулетняя; *2* — трехлетняя; *3* — четырехлетняя.

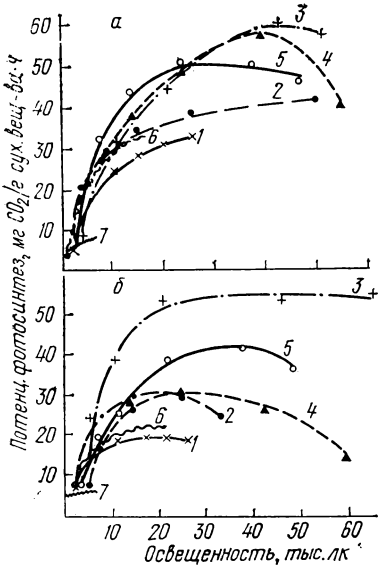


Рис. 7. Дневные изменения световых кривых фотосинтеза двулетней хвои подроста сосны (*а*) и ели (*б*) в сосняке травяном (15 августа 1968 г.).

Часы *1* — 8; *2* — 10; *3* — 12; *4* — 14; *5* — 16; *6* — 18; *7* — 20.

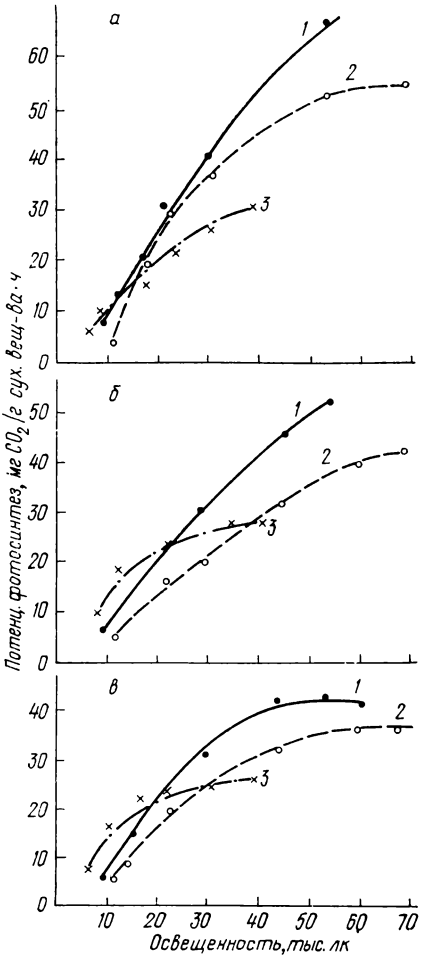


Рис. 8. Дневные изменения световых кривых фотосинтеза хвои разного возраста у подроста сосны в сосняке брусничниковом (27 июня 1968 г.).

а — хвоя двулетняя; *б* — трехлетняя; *в* — четырехлетняя; *1* — утро (9—10 *ч*); *2* — полдень (13—14 *ч*); *3* — вечер (17—18 *ч*).

кривых и особенно уровень плато насыщения. В 12 *ч* дня у сосны и ели отмечен самый высокий уровень плато насыщения, что говорит о более высокой интенсивности фотосинтеза в данное время, в 14 *ч* у обоих видов происходит снижение плато, а в 16 *ч* отмечен второй максимум фотосинтеза. В 20 *ч* уровень световых кривых очень мал. Обнаружены дневные изменения световых кривых фотосинтеза у подроста ели и сосны и на других опытных площадях (рис. 8, 9).

По мнению С. Н. Чмора (1966), изменение углов наклона и уровней плато световых кривых, а следовательно, и изменение самого фотосинтезирующего аппарата в течение дня определяется главным образом внутренними причинами, среди которых ведущее место может принадлежать обратимому изменению в течение дня ультратонких структур хлоропласта, ответственных за изменение функции. Х. Тооминг и Т. Нильсон (1967) считают, что световые кривые фотосинтеза зависят от условий режима ФАР. Это положение согласуется с экспериментально доказанным утверждением А. А. Ничипоровича (1964) о том, что с изменением режима ФАР могут изменяться и активность фотосинтетического аппарата растений, и световые кривые фотосинтеза; это подтверждается данными ряда работ (Махмадбеков, 1962; Осипова, 1965; Turner, Tranquillini, 1961; Björkman, Halmgren. 1963). Структура фотосинтетического аппарата, по мнению О. П. Осиповой (1965), является динамической системой, способной перестраиваться в ответ на изменение внешних условий, в первую очередь условий освещения.

В связи с тем, что в литературе недостаточно сведений относительно зависимости интенсивности фотосинтеза хвойных в различных условиях местообитания от условий освещения (Веретенников, Леина, 1967; Леина, 1970; Катрушенко, 1965 и др.), представляло интерес выяснить, как влияют те или иные условия произрастания (увлажнение, освещенность) на световые кривые разновозрастной хвои сосны и ели.

Исследования проводились летом 1968 г. для подроста сосны на трех опытных площадях: в сосняке брусничниковом, травяном и гипново-осоковом, отличающимися по режиму увлажнения. Первый тип леса по режиму увлажнения является оптимальным, второй — с периодическим переувлажнением и третий — характеризуется постоянным избыточным увлажнением. Подрост ели был взят в ельнике кисличниковом, на пятилетней вырубке этого же типа леса и в сосняке гипново-осоковом.

Хвоя исследуемых возрастов у подроста сосны из разных экологических «ниш» значительно различается по световым кривым (рис. 10). Хвоя из сосняка гипново-осокового обладала самым низким уровнем плато насыщения, что свидетельствовало и о самой низкой ассимиляционной деятельности сосны в данном типе леса. Световые кривые фотосинтеза двулетней хвои из сосняка брусничникового и сосняка травяного были очень близ-

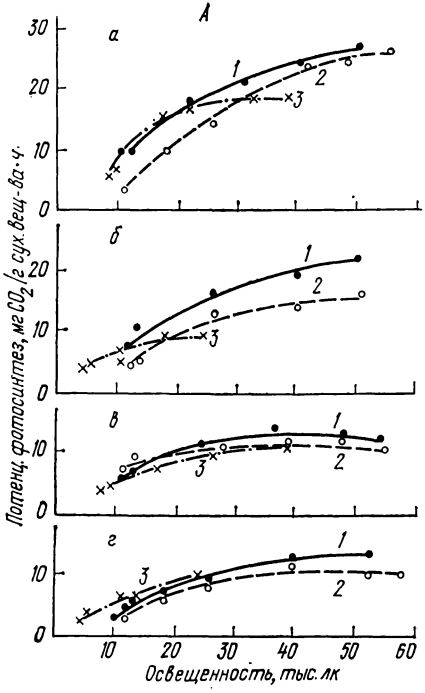
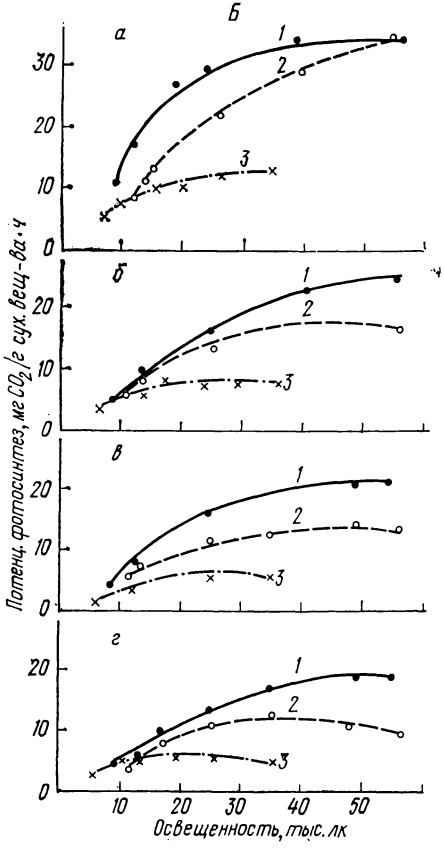


Рис. 9. Дневные изменения световых кривых фотосинтеза разновозрастной хвои подроста ели в ельнике кисличниковом (*А*) и на его четырехлетней вырубке (*Б*).

а — хвоя текущего года; *б* — двулетняя; *в* — трехлетняя; *г* — четырехлетняя.
Условные обозначения те же, что и на рис. 8.



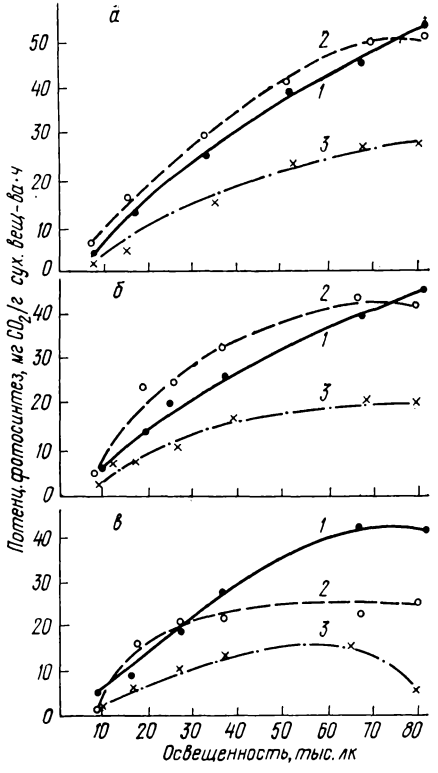


Рис. 10. Световые кривые фотосинтеза разновозрастной хвои подроста сосны в различных условиях местообитания (26—27 июня 1968 г.).

Сосняк: *1* — брусничниковый; *2* — травяной; *3* — гипново-осоковый. Хвоя: *а* — двулетняя; *б* — трехлетняя; *в* — четырехлетняя.

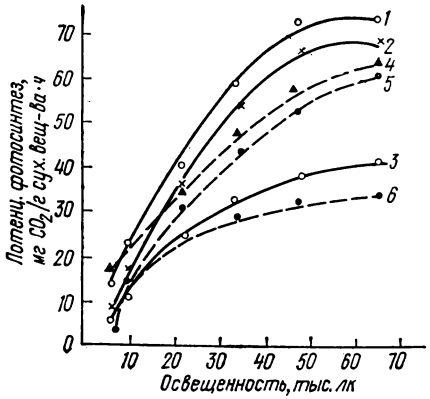


Рис. 11. Световые кривые фотосинтеза однолетней и двулетней хвои сосны в различных типах леса (4—5 августа 1968 г.).

1—3 — однолетняя хвоя в сосняке: *1* — брусничниковом; *2* — травяном, *3* — гипново-осоковом; *4—6* — двулетняя хвоя в сосняке: *4* — брусничниковом, *5* — травяном, *6* — гипново-осоковом.

ки между собой по уровню плато, но отличались по форме: у первой они были более выпрямлены. Выход световой кривой на плато происходит в сосняке травяном при интенсивности света 60 тыс. *лк*, в то время как в сосняке брусничниковом он не наблюдается даже при 80 тыс. *лк*. Таким образом, хвоя сосны из сосняка брусничникового по сравнению с сосняком травяным является более светолюбивой. Интенсивность фотосинтеза при самой большой освещенности в момент проведения опыта у двулетней хвои была равна в сосняке брусничниковом 52,7, в сосняке травяном — 50,0 и в сосняке гипново-осоковом — 27,1 *мг* CO_2.

У хвои более старшего возраста взаимное расположение световых кривых фотосинтеза у подроста с разных участков имело тот же характер: наиболее высоко поднимаются световые кривые хвои третьего и четвертого года жизни в сосняке брусничниковом, затем в сосняке травяном и наиболее низкий уровень их был в заболоченном сосняке. Несмотря на довольно близкие величины интенсивности фотосинтеза у всех исследуемых возрастов хвои в сосняке травяном и сосняке брусничниковом, можно отметить значительную разницу между ними по форме световых кривых: в сосняке травяном более крутой начальный подъем световых кривых и более раннее световое насыщение фотосинтеза, что характеризует ее как хвою более теневыносливую по сравнению с хвоей из сосняка брусничникового.

У подроста сосны на этих же участках были проведены наблюдения в другой срок — 4 августа 1968 г. Время оставалось прежним — 13—14 *ч*. Взаимное расположение световых кривых фотосинтеза хвои опытных возрастов из разных типов леса оставалось прежним: самым низким уровнем плато и самой малой величиной светового насыщения отличалась хвоя сосны из сосняка гипново-осокового, а самые большие величины этих показателей были в сосняке брусничниковом (рис. 11).

Данные, полученные для подроста ели из трех различных условий местообитания, представлены на рис. 12. Ясно видна зависимость световых кривых фотосинтеза разновозрастной хвои ели от условий произрастания. Наиболее высокий уровень фотосинтеза на вырубке ельника кисличникового, а наиболее низ-

кий — в сосняке гипново-осоковом. Световое насыщение у хвои ели из заболоченного сосняка наступало при меньшей интенсивности света, чем в других условиях произрастания: если у двулетней хвои ели с вырубки оно происходило при освещенности 40 тыс. *лк*, то в ельнике кисличниковом — при 30 тыс. *лк*, а в сосняке гипново-осоковом — при 25—28 тыс. *лк*.

Таким образом, на световые кривые фотосинтеза разновозрастной хвои подроста сосны и ели влияют условия местообитания. В худших условиях произрастания хвоя приобретает черты теневыносливости — снижается уровень плато насыщения световых кривых, при меньшей интенсивности света происходит световое насыщение фотосинтеза, уменьшается его интенсивность.

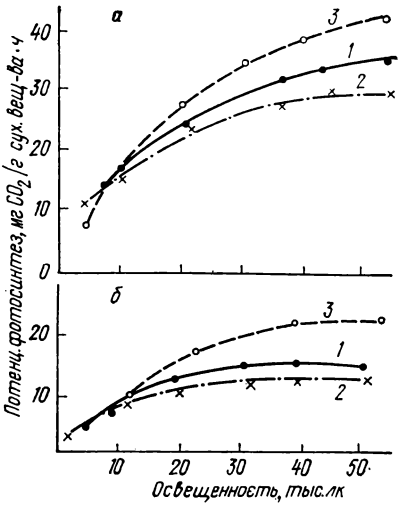


Рис. 12. Световые кривые фотосинтеза хвои текущего года (*а*) и двулетней (*б*) подроста ели в различных условиях местообитания (15 июня 1967 г.).

1 — ельник кисличниковый; *2* — сосняк гипново-осоковый; *3* — четырехлетняя вырубка ельника кисличникового.

На снижение интенсивности фотосинтеза у древесных растений в условиях избыточного увлажнения указывает ряд авторов (Childers and White, цит. по Рабинович, 1953; Гулидова, 1962; Веретенников, Леина, 1967). Было установлено, что при всех величинах освещенности кривая интенсивности фотосинтеза для ели в ельнике свежем располагалась выше, чем кривая для деревьев ельника влажного (Веретенников, Леина, 1967).

В настоящее время в литературе имеется уже достаточно сведений о сезонных изменениях интенсивности фотосинтеза хвойных (Веретенников, Леина, 1967; Пастернак, 1967; Судачкова и др., 1967; Мартинович, Рахтеенко, 1969; Mc Gregor, 1958). Естественно было ожидать, что световые кривые фотосинтеза в течение вегетации не останутся неизменными. Можно отметить для разновозрастной хвои сосны подъем плато насыщения световых кривых фотосинтеза к августу и возрастание величины светового насыщения.

Выводы

1. Различия в световых условиях произрастания подроста сосны и ели вызывают изменение их фотосинтетической деятельности, что проявляется в видоизменении световых кривых фото-

синтеза. Форма световых кривых зависит и от срока пребывания растений на вырубке: спустя две недели после удаления материнского древостоя у подроста хвойных, остающегося на осветленной секции, происходит опускание уровня плато насыщения световой кривой у хвои старшего возраста. Более длительное пребывание подроста на вырубке способствует поднятию плато световой кривой фотосинтеза и возрастанию светового насыщения фотосинтеза.

2. Хвоя разного возраста как у подроста сосны, так и у подроста ели отличается по форме световых кривых фотосинтеза: чем старше хвоя, тем ниже располагается «потолок» световых кривых и при меньшей интенсивности света происходит световое насыщение фотосинтеза.

3. У разновозрастной хвои подроста световые кривые фотосинтеза видоизменяются в течение дня и вегетационного сезона, что проявляется в изменении углов наклона световых кривых, уровней плато насыщения и величины освещенности, при которой происходит световое насыщение фотосинтеза.

4. Характер световых кривых фотосинтеза у сосны и ели зависит от условий местообитания: в переувлажненном типе леса — сосняке гипново-осоковом — отмечен самый низкий уровень световых кривых фотосинтеза и самая малая величина светового насыщения.

ЛИТЕРАТУРА

Веретенников А. В., Бурмина Л. Н. К вопросу о влиянии давности рубки на физиологические процессы подроста ели в условиях долгомошных вырубок.— Докл. АН СССР, 1963, т. 148, № 6.

Веретенников А. В., Леина Г. Д. Физиологические основы выживаемости подроста ели на концентрированных вырубках.— Вопросы таежного лесоводства на Европейском Севере. М., «Наука», 1967.

Гар К. А., Гулидова И. В. Режим освещения и фотосинтеза у елового подроста в березово-еловых древостоях Вологодской области.— Физиологические основы роста древесных растений. М., Изд-во АН СССР, 1960.

Гулидова И. В. Фотосинтез и транспирация у ели в различных экологических условиях.— Труды Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1962, т. 53.

Заленский О. В., Семихатова О. А., Вознесенский В. Л. Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1955.

Катрушенко И. В. О потенциальной интенсивности фотосинтеза подроста ели в различных условиях освещенности.— Бот. ж., 1965, т. 50, № 1.

Комиссаров Д. А., Штейнвольф Л. П. Интенсивность фотосинтеза подроста ели в разных экологических условиях.— Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М., «Наука», 1967.

Коссович Н. Л. Влияние рубок ухода на ассимиляцию, освещенность и прирост ели в елово-лиственном древостое. М.-Л., Гослестехиздат, 1940.

Леина Г. Д. Влияние рубки на содержание пигментов в хвое подроста ели.— Рубки и восстановление леса на Севере. Архангельск, Сев.-зап. кн. изд-во, 1968.

Леина Г. Д. Физиология подроста ели в связи с рубками (по материалам исследований в средней подзоне тайги Архангельской области). Автореф. дисс. Архангельск, 1970.
Логинов М. А., Насыров Ю. С. Зависимость световых кривых фотосинтеза хлопчатника от температуры. — Исследования по фотосинтезу. Душанбе, Изд-во АН Тадж. ССР, 1967.
Любименко В. Н. Содержание хлорофилла в хлорофилльном зерне и энергия фотосинтеза.— Труды С.-Петерб. о-ва естествоисп., серия 3 (бот.) 1910, т. 41, вып. 1—2.
Малкина И. С. Об изменчивости световых кривых фотосинтеза Carex pilosa.— Бот. ж., 1966, т. 51, № 10.
Малкина И. С. Световые кривые фотосинтеза подроста лиственных пород.— Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М., «Наука», 1967.
Мартинович Б. С., Рахтеенко И. Н. Интенсивность фотосинтеза некоторых древесных растений в условиях БССР.— Тезисы Всесоюзного совещания по вопросам питания древесных растений и повышения продуктивности насаждений. Петрозаводск, «Карелия», 1969.
Махмадбеков С. Зависимость фотосинтеза древесных пород Таджикистана от интенсивности света.— Труды отд. физиологии и биофизики АН Тадж. ССР, 1962.
Мокроносов А. Т. Некоторые вопросы методики применения изотопа углерода-14 для изучения фотосинтеза.— Зап. Свердл. отд. Всесоюз. бот. о-ва, 1966, вып. 4.
Науменко З. М. Жизнеспособность елового подроста на сплошных вырубках Ленинградской области.— Сборник науч.-исслед. работ по лесному хозяйству, 1962, вып. 5, (ЛенНИИЛХ).
Ничипорович А. А. Фотосинтез и минеральные удобрения.— Агрохимия, 1964, № 1.
Осипова О. П., Ашур Н. И. Фотоустойчивость и функция фотосинтетического аппарата растений.— Проблемы экологии и физиологии древесных растений. Л., 1963 (ЛТА им. С. М. Кирова).
Осипова О. П. Взаимосвязь структуры и функции фотосинтетического аппарата.— Биохимия и биофизика фотосинтеза. М., «Наука», 1965.
Пастернак Г. М. Некоторые закономерности фотосинтеза ели в Карпатах.— Лесоводство и агролесомелиорация, вып. 12. Киев, «Урожай», 1967.
Рабинович С. Фотосинтез, т. 2. М., Изд-во иностр. лит., 1953.
Расторгуева Е. Я. Фотосинтез и дыхание подроста кедра и пихты.— Труды Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1963, т. 60.
Савина А. В. Изучение влияния рубок ухода на световой режим и энергию ассимиляции в сосновом насаждении.— Физиологические исследования древесных пород. Труды Всесоюз. научно-исслед. ин-та лесного хоз-ва, М., 1941 (ВНИИЛХ).
Соловьев Б. А. Некоторые особенности развития елового подроста под пологом древостоя после его изреживания и вырубки.— Сообщения по анатомии и физиологии древесных растений. Мат-лы к науч.-техн. конф. ЛТА им. С. М. Кирова. Л., 1967.
Судачкова Н. Е., Расторгуева Е. Я., Коловский Р. А. Физиология подроста кедра. М., «Наука», 1967.
Тооминг Х., Нильсон Т. Основы энергетической адаптации растительного покрова к свету.— Фитоактинометрические исследования растительного покрова. Таллин, «Валгус», 1967.
Читашвили С. Ш. Световые кривые фотосинтеза основных лесообразующих древесных пород горных лесов Грузии.— Бот. ж., 1966, т. 51, № 5.
Читашвили С. Ш. Лесоводственное и физиологическое обоснование принципов рубок ухода в горных лесах Грузии. Тбилиси, «Мецниереба», 1969.
Чмора С. Н. Световые кривые фотосинтеза в посеве кукурузы.— Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., «Наука», 1966.

Björkman O., Holmgren P. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light inlensity in ecotypes from exposed and shaded halitans.— Physiol. Plant. 1963, 16, fasc 4.
Freeland R. O. Effect of age of leaves upon the rate of photosynthesis in some conifers.— Plant Physiol., 1952, vol. 27.
Harder R. Uber die Assimilation der Kohlensäure bei konstanten Aussenbedingungen.— I, Planta, 1930, Bd11, N 1.
Mc Gregor W. H. D. Seasonal changes in the rates of photosynthesis respiration of loblolly pine and white pine.— Ph. D. diss. Dike Univessity, 1958.
Tranquillini W. Die Bedeutung des Lichtes und der Temperatur für die Kohlensäureassimilation von Pinus Cembrajungwuchs an einem hochalpinen Standort.— Planta, 1955, vol. 46, N 1.
Turner H., Tranquillini W. Die Strahlungsverhältnisse und ihr Einfluss auf die Photosynthese der Pflanzen.— Mitt. Forstl. Bundesversuchanstalt Mariabrunn. Wien — Schönbrunn, 1961, N 59.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ХВОЙНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ НА УРАЛЕ · 1976

В. И. ЮШКОВ

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ АССИМИЛИРОВАННОГО УГЛЕРОДА-14 У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Познание закономерностей фотосинтеза у хвойных вызывает необходимость исследования путей оттока и распределения ассимилированного углерода. В настоящее время имеется довольно значительное количество работ, посвященных вопросам передвижения ассимилятов у древесных растений, в частности у сосны (П. Юшков, 1963, 1965а, б, 1970; В. Юшков, 1968; Kozlowski, Winget, 1964; Nelson, 1964; Shirova и др., 1966; Dicmann, Kozlowski, 1968; Gordon, Larson, 1968; Ursino и др., 1968; Rangneker и др., 1969).

Работы по изучению путей передвижения и распределения радиоактивного углерода проводились на разных видах сосны, но, как правило, на сеянцах, реже на 5—7-летних деревьях. Экстраполяция же результатов на взрослые деревья далеко не всегда правомерна.

Поэтому нами были проведены исследования распределения углерода C^{14} на 25—30-летних деревьях сосны обыкновенной. Основная часть наблюдений выполнена на территории Северского учебно-опытного лесничества (Свердловская область) в сосняке брусничниковом. Опытные деревья сосны целиком, или их отдельные ветви различных ярусов, или, наконец, часть ветви с хвоей определенного возраста подкармливались меченой углекислотой по методике П. И. Юшкова (1963).

В данной работе рассматриваются пути передвижения ассимилятов в растущие побеги и радиоуглерода в ветвях разных ярусов, особенности распределения C^{14} в зависимости от возраста хвои, характер оттока радиоуглерода из боковых ветвей в ствол.

Крамер и Козловский (1963) отмечали, что рост побегов сосны в длину происходит за счет углеводов, запасенных хвоей в предыдущем году, а не за счет ассимилятов текущего года, которые в основном используются для роста побегов по диаметру. О'Нейли (O'Neil, 1962) и Кульман (Kulman, 1965), удаляя хвою, также показали, что рост побегов сосны обыкновенной и сосны Банкса

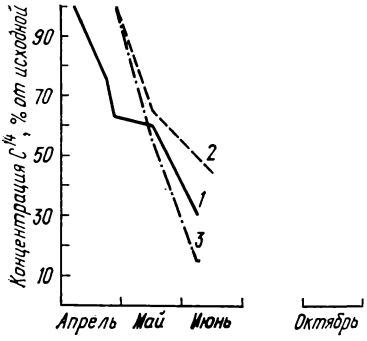


Рис. 1. Изменение концентрации ассимилированного углерода C^{14} в хвое.

1 — подкормка 7 апреля, хвоя 1968 г.; *2* — подкормка 28 апреля, хвоя 1968 г.; *3* — подкормка 28 апреля, хвоя 1967 г.

происходит за счет запасов углеводов в хвое прошлого года. Козловский и Уингет (Kozlowski, Winget, 1964) подсчитали, что за счет хвои второго года жизни осуществляется рост по крайней мере $^2/_3$ веса нового побега.

Нас интересовал вопрос, используется ли углерод, ассимилированный в зимне-весенний период, при формировании и росте побега текущего года. Определения потенциального фотосинтеза показали, что интенсивность фотосинтеза в декабре — январе при температурах, близких к нулю, в условиях прямого солнечного освещения достигала 0,10 *мг* CO_2/*ч* на 1 *г* сухого вещества хвои, а в апреле — 10 *мг* CO_2/*ч*. Шульц (Shulze и др., 1967) определял зимний фотосинтез у сосны черной и установил даже в апреле наличие отрицательного углекислотного баланса, который характерен и для зимнего фотосинтеза сосны обыкновенной. При отрицательном балансе логично предположить, что свежие ассимиляты используются целиком и в первую очередь при дыхании.

В 1969 г. была проведена подкормка радиоуглекислотой ветвей сосны обыкновенной в марте, апреле и мае, т. е. до начала роста побегов. Полученные данные (рис. 1) свидетельствуют о постепенном использовании продуктов фотосинтеза и при отрицательном балансе, когда даже в октябре концентрация радиоуглерода в хвое составляла 15—30% от исходной в апреле. В табл. 1 приведены данные по распределению C^{14} по тканям и органам подкормленной ветви. Для сравнения представлены данные, характеризующие весовую долю этих тканей и органов в пределах подкормленной ветви (табл. 2). Содержание радиоуглерода в почках весной, до начала роста побегов 0,5—1,0%, а сухой вес почек составляет 0,8—1,6% от сухого веса ветви. Сформировавшийся новый побег в сентябре содержал 23% радиоуглерода и 34% по весу, при этом в сформировавшихся почках содержалось около 0,5% C^{14}. Это свидетельствует о высокой способности сосны к реутилизации ассимилированной углекислоты.

При оценке работы ассимиляционного аппарата интересно выяснить направление оттока ассимилятов из боковых ветвей в ствол. Известно, что основной поток ассимилятов направляется в растущие органы и ткани. Вместе с тем интенсивность фотосинтеза хвои снижается с увеличением ее возраста, а также

Таблица 1

Распределение радиоуглерода в подкормленных 25 апреля 1969 г. боковых ветвях сосны, % к содержанию в ветви

Ткани и органы дерева	Возраст тканей и органов дерева, лет	Время уборки				
		28/IV	14/V	21/V	5/VI	18/IX
Почки	1 год (1969 г.)	—	—	—	—	0,53
Хвоя	»	—	—	—	—	15,80
Кора	»	—	—	—	—	5,91
Древесина	»	—	—	—	—	0,9
Почки	2 года (1968 г.)	0,57	1,02	1,26	1,16	—
Хвоя	»	84,80	69,74	67,86	47,46	36,07
Кора	»	1,81	5,89	11,88	6,92	5,38
Древесина	»	4,11	4,15	4,30	2,00	5,64
Хвоя	3 года (1967 г.)	6,22	11,40	4,38	32,46	9,43
Кора	»	1,74	2,59	8,51	8,00	5,38
Древесина	»	0,75	5,21	1,81	2,00	6,36

Таблица 2

Весовая доля хвои, коры и древесины в ветви, % к общему весу ветви

Ткани и органы дерева	Возраст тканей и органов дерева, лет	Время уборки				
		28/IV	14/V	21/V	5/VI	18/IX
Почки	1 год (1969 г.)	—	—	—	—	0,82
Хвоя	»	—	—	—	—	28,86
Кора	»	—	—	—	—	3,79
Древесина	»	—	—	—	—	1,06
Почки	2 года (1968 г.)	1,54	1,60	1,36	1,50	—
Хвоя	»	52,02	53,55	51,20	42,30	26,23
Кора	»	6,12	9,75	9,58	7,16	4,40
Древесина	»	3,37	5,23	3,86	2,14	2,67
Хвоя	3 года (1967 г.)	25,53	13,83	18,51	34,78	12,50
Кора	»	5,38	7,49	8,35	8,26	4,00
Древесина	»	6,07	8,55	7,14	3,86	4,42

Таблица 3

Концентрация радиоуглерода в боковых ветвях разных ярусов, подкормленных 9 июня 1971 г., *имп/мин* на 1 *г* сухого вещества

Ткани и органы дерева	Возраст тканей и органов дерева, лет	Время уборки								
		18/VI (через 9 суток)					28/VI (через 19 суток)			
		осевой побег	3*	4	5	7	3	4	5	7
Побег	1 год (1971 г.)	—	58220	35230	39420	38730	—	—	—	—
Хвоя	»	40170	—	—	—	—	55810	52380	55720	49290
Кора	»	37870	—	—	—	—	77170	66030	49130	9590
Древесина	»	32500	—	—	—	—	58760	31590	9770	65500
Хвоя	2 года (1970 г.)	420	4330	4100	3690	3510	6070	6600	5310	5750
Кора	»	6130	4540	4320	4210	4370	8540	10310	8950	9050
Древесина	»	10160	11100	12120	13200	7680	24470	22920	15400	18520
Хвоя	3 года (1969 г.)	—	180	2980	6530	6250	2220	—	5030	10170
Кора	»	—	2080	3820	4030	5750	—	—	8420	7590
Древесина	»	—	7340	8820	5860	13950	11030	24140	30670	33100
Хвоя	4 года (1968 г.)	—	—	90	5840	8000	—	1940	3770	11090
Кора	»	—	—	1570	3310	3530	—	9520	5680	5530
Древесина	»	—	—	4780	4370	5940	—	26370	25080	16130
Хвоя	1967	—	—	—	—	4230	—	—	—	7470
Кора	»	—	—	—	2230	2320	—	—	4270	6450
Древесина	»	—	—	—	2030	2840	—	—	15250	15100
Хвоя	1966	—	—	—	—	1820	—	—	—	1760
Кора	»	—	—	—	—	1100	—	—	—	4620
Древесина	»	—	—	—	—	890	—	—	—	9590
Побег	1965	—	—	—	—	330	—	—	—	2850

3—5, 7 — номера ярусов.

Таблица 4

Распределение меченых ассимилятов в стволе, *имп/мин* на 1 *г* сухого вещества

Ткани дерева	Расстояние от подкормленной ветви до образца ствола, *см*	Время уборки								
		18/VI (через 9 суток)					28/VI (через 19 суток)			
		Осевой побег	3*	4	5	7	3	4	5	7
Вверх по стволу										
Побег 1970 г.	—	—	340	70	210	20	1080	560	160	280
Кора	30	—	250	—	180	260	290	260	490	720
Кора	100	—	150	230	70	—	640	340	320	720
Вниз по стволу										
Кора	30	—	3730	—	—	1060	270	2490	2110	3060
Кора	100	340	170	140	1360	—	330	3950	2620	3420
Корень	—	1020	50	320	560	170	130	5840	580	790

* 3—5, 7 — номера ярусов.

возраста ветви (Терешин, Завьялова, 1970). Ряд авторов (П. Юшков, 1965б; Larson, 1964; Rangneker и др., 1969) указывают, что в период роста побегов ассимиляты из ветвей 2 и 3-го ярусов, оттекающие в ствол, направляются вверх по стволу к растущему центральному побегу, а ассимиляты из ветвей ниже расположенных ярусов преимущественно оттекают вниз по стволу.

9 июня 1971 г., т. е. в период интенсивного роста побегов в длину нами была проведена подкормка $^{14}CO_2$ ветвей разных ярусов, начиная с осевого побега ствола и кончая боковой ветвью 7-го яруса. Уборка проводилась через 39 и 19 суток (табл. 3). Установлено, что основная часть ассимилятов подкормленной

Таблица 5

Концентрация и распределение радиоуглерода в условиях подкормки всех боковых ветвей 2-го яруса, *мг* на 1 *г* сухого вещества

Объект определения	Номер ветви				
	1	2	3	4	5
Побег 1971 г.	18,76	51,19	37,78	20,38	16,50
Длина побега, *см*	24	24	26	25	21
Хвоя 1970 г.	3,94	8,43	6,45	3,70	2,21
Кора	0,76	2,60	2,26	1,01	0,72
Древесина	1,22	3,97	2,68	1,71	1,52
Исходная концентрация в хвое 1971 г.	3,82	10,20	7,76	7,50	5,48
То же в хвое 1970 г.	19,32	48,92	48,90	17,09	11,09

Таблица 6

Распределение радиоуглерода по тканям ствола сосны, подкормленной 18 июня 1971 г., *мг* на 1 *г* сухого вещества

Образцы ствола	Расстояние подкормленной ветви, *см*	Содержание радиоуглерода
Образцы, взятые выше подкормленной ветви		
Побег 1971 г.	—	0,58
Кора осевого побега 1970 г.	30	0,06
Древесина 1970 г.	30	0,32
Образцы, взятые ниже подкормленной ветви		
Кора осевого побега	30	0,42
Древесина	30	0,08
Кора ствола	100	0,56
Древесина	100	0,22
Кора ствола	200	0,25
Древесина	200	0,08
Кора у основания ствола	—	0,71
Древесина у основания ствола	—	0,09
Корень	—	0,08

ветви расходуется на рост побегов данной ветви и значительно меньшая часть поступает в ствол. Так, если концентрация C^{14} в растущем побеге подкормленной ветви 3-го яруса через 19 суток составляла 77170 *имп/мин* на 1 *г* сухого вещества коры, то в растущем побеге ствола (табл. 4) — 1080, а в корне — всего 130 *имп/мин*. Отток ассимилятов из ветвей нижних ярусов в основном направлен вниз по стволу.

Низкие концентрации радиоуглерода в стволе в значительной степени могут быть обусловлены разбавлением меченых ассимилятов немечеными, поступающими в ствол из неподкормленных ветвей и из хвои, имеющейся на самом стволе. Чтобы в какой-то мере уменьшить влияние разбавления, у одной из сосен 18 июня 1971 г. были подкормлены все пять боковых ветвей 2-го яруса, к моменту подкормки рост побегов в длину в основном закончился и наступил период роста хвои, которая достигла длины 2 *см*. Сосна убрана через 4 суток. Приведенные в табл. 5, 6 результаты скорее всего свидетельствуют о том, что побеги, в том числе и осевые, растут в основном за счет хвои своей ветви. Оттекающие в ствол ассимиляты расходуются на рост ствола по диаметру. Преимущественного оттока в растущий осевой побег по сравнению с оттоком вниз по стволу не наблюдается. Выводы П. Юшкова (1965а) о том, что меченые ассимиляты из 2 и 3-го ярусов оттекают преимущественно вверх по стволу, получены на опытах с 5—7-летними соснами, у которых масса верхнего осевого побега ствола по отношению к массе всего дерева значительно больше, чем у двадцатилетней сосны высотой 4 *м*.

Различия в распределении ассимилятов могут быть вызваны в естественных условиях также различиями в распределении хвои по ярусам, вызванными положением дерева в древостое, типом леса и т. д. На рис. 2 показано распределение хвои по ярусам у сосен одного и того же древостоя, но одни занимают гос-

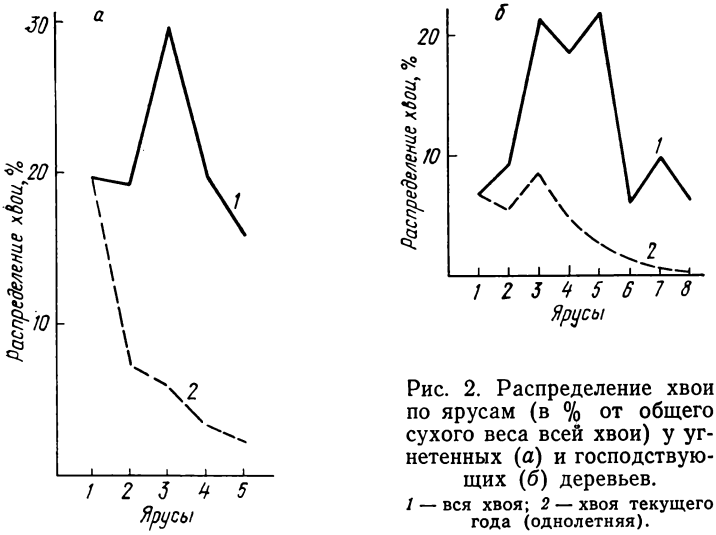


Рис. 2. Распределение хвои по ярусам (в % от общего сухого веса всей хвои) у угнетенных (*а*) и господствующих (*б*) деревьев.

1 — вся хвоя; *2* — хвоя текущего года (однолетняя).

подствующее положение в древостое, а вторые угнетены и расположены под пологом господствующих.

Два обстоятельства осложняют оценку результатов опытов по изучению распределения радиоуглерода. Первое состоит в том, что, как правило, не происходит оттока меченых ассимилятов из одной ветви в соседнюю даже в пределах одной мутовки (П. Юшков, 1965а), хотя в опытах с дефолиацией это иногда наблюдалось (В. Юшков, 1968). А. Л. Курсанов (1960), Рабидэ и Барр (Rabideau, Burr, 1945) показали, что зрелые листья не являются потребителями ассимилятов из других листьев данного дерева.

Однако, когда Канни и Аскхем (Canny, Askham, 1967) поместили на зрелый неподкормленный меченой углекислотой лист тлю (соседний лист был подкормлен радиоуглекислотой), то оказалось, что радиоактивный углерод появился и в участках обгрызенной тлями ткани неподкормленного листа и в самих тлях. Это явление авторы объясняют диффузным распространением через проводящую систему растения тех или иных соединений радиоуглерода из подкормленных листьев. Аналогично можно объяснить появление радиоуглерода в неподкормленной ветви сосны при дефолиации. Второе обстоятельство — это различная продолжительность периода роста побегов разных ярусов: она сокращается с увеличением возраста ветви (Kozlowski, 1964).

Для изучения роли хвои разного возраста в формировании приростов 18 июня 1971 г. была проведена раздельная подкормка хвои 1—5-го года жизни на боковых ветвях 5-го яруса (табл. 7, 8). Подтверждается ранее высказанное Козловским,

Таблица 7

Содержание радиоуглерода в разновозрастной хвое в условиях раздельной подкормки, *имп/мин* на 1 *г* сухого вещества

Органы и ткани ветви	Возраст органов и тканей ветви, лет	Возраст хвои, лет				
		5 (1967 г.)	4 (1968 г.)	3 (1969 г.)	2 (1970 г.)	1 (1971 г.)
Хвоя	1 год (1971 г.)	590	220	4180	57680	42140
Кора	»	520	200	4710	44800	12770
Древесина	»	170	220	2870	23940	4150
Хвоя	2 года (1970 г.)	—	—	—	3610	Ветвь 1-го яруса
Кора	»	120	40	1560	5490	
Древесина	»	100	130	3720	14250	
Хвоя	3 года (1969 г.)	—	—	28820	—	—
Кора	»	30	120	15410	580	—
Древесина	»	80	200	37140	1100	—
Хвоя	4 года (1968 г.)	—	10220	—	—	—
Кора	»	140	1900	7830	600	—
Древесина	»	870	2500	21510	900	—
Хвоя	5 лет (1967 г.)	26300	Побегов 1967 г. нет (4-й ярус)			
Кора	»	2400				
Древесина	»	260				
Исходная концентрация C^{14}	—	104890	142060	297090	43350	67900

Таблица 8

Распределение меченых ассимилятов в стволе, *имп/мин* на 1 *г* сухого вещества

Органы и ткани ствола	Расстояние от подкормленной ветви до образца ствола, *см*	Возраст хвои, лет				
		5 (1967 г.)	4 (1968 г.)	3 (1969 г.)	2 (1970 г.)	1 (1971 г.)
Вверх по стволу						
Кора	30	1070	1100	530	540	—
Кора	100	240	160	160	290	—
Осевой побег ствола 1971 г.	—	110	150	220	270	—
Вниз по стволу						
Кора	30	620	4500	710	330	—
Кора	100	1080	1100	2690	280	—
Корень	—	470	720	140	110	—

Таблица 9

Передвижение C^{14} из боковых побегов по стволу сосны обыкновенной (подкормка 15 июня 1970 г.), *имп/мин* на 1 *г* сухого вещества

Органы и ткани дерева	Расстояние от места подкормки, *см*	I вариант — контроль				III вариант		IV вариант		V вариант	
		Многократная подкормка		Однократная подкормка							
Ствол выше места подкормки											
Древесина	100	150	100	—	—	20	260	290	730	—	—
Кора	100	120	110	70	90	—	120	220	360	—	130
Древесина	30	540	180	190	110	—	170	90	160	—	190
Кора	30	790	100	210	90	—	240	70	140	—	200
Подкормленная ветвь											
Хвоя	—	115250	36350	52800	24570	4740	1970	5770	10920	6830	6580
Кора	—	46650	—	26650	—	1960	1310	3680	2660	1280	9190
Древесина	—	68010	44620	33930	6113	3430	6610	8930	7240	2610	14330
Ствол ниже места подкормки											
Кора	30	2290	440	—	350	240	700	850	500	500	340
Древесина	30	3640	3720	—	4150	630	820	1050	1640	430	3150
Кора	100	2250	140	190	220	380	440	260	250	280	340
Древесина	100	3670	620	320	450	580	1200	1180	1380	600	2020
Количество дней после подкормки		9	90	9	100	10	103	9	90	30	103

Таблица 10

Передвижение C^{14} из боковых ветвей по стволу сосны обыкновенной (подкормка 13 августа 1969 г.), *имп/мин* на 1 *г* сухого вещества

Ткани и органы дерева	Расстояние от места подкормки, *см*	Продолжительность опыта (от подкормки до уборки)			
		2 *ч*	2 суток	48 суток	9 месяцев
Ствол выше места подкормки					
Почки	—	—	—	—	—
Ось	—	—	—	—	—
Кора	100	—	—	—	—
Древесина	100	—	—	—	—
Кора	20	150	—	100	—
Древесина	20	—	70	80	—
Подкормленные боковые ветви					
Почки	—	—	—	18420	14120
Хвоя	—	47720	98270	12240	9560
Кора	—	1150	25530	10280	11200
Древесина	—	310	44230	11710	—
Ствол ниже места подкормки					
Кора	20	—	5350	540	720
Древесина	20	—	12490	1460	6960
Кора	100	—	1710	350	350
Древесина	100	—	290	1090	660

Уингетом (Kozlowski, Winget, 1964) и Кульманом (Kulman, 1965) положение, что рост молодого побега осуществляется в основном за счет хвои второго года жизни, т. е. наиболее близко расположенной к растущему органу, а отток ассимилятов в ствол и рост самой ветви в толщину происходят за счет хвои старших возрастов. Это в известной мере подтверждают и другие исследователи (Rangneker и др., 1969).

Можно ли искусственно изменить сложившиеся пути передвижения радиоуглерода у полностью сформировавшихся сосен? С этой целью 12 июня 1970 г. был заложен опыт: I вариант — контроль (оставлены все растущие побеги), II — удалены три верхних яруса, III — удалены все побеги 1970 г., IV — оставлен один центральный побег 1970 г. верхнего 1-го яруса, все остальные побеги этого года удалены; V — оставлены побеги 1970 г. только на одной боковой ветви 4-го яруса; VI — оставлены побеги 1970 г. также на одной ветви 4-го яруса, остальные удалены.

15 июня 1970 г. у деревьев I—V вариантов были подкормлены декапетированные ветви 4-го яруса, у деревьев VI вариан-

та — декапетированные ветви 3-го яруса. Часть контрольных сосен (табл. 9) была подкормлена многократно (пять раз). Несмотря на то, что основной потребитель — растущий побег 1970 г. в IV варианте представляет собой центральный осевой побег ствола, не установлено заметного усиления оттока меченых ассимилятов из декапетированных боковых ветвей. Не удалось также вызвать отток радиоуглерода из подкормленной ветви с удаленным растущим побегом 1970 г. в боковую ветвь с оставленным растущим побегом 1970 г. как в пределах одного яруса, так и у ветвей, расположенных на разных ярусах. Это свидетельствует о том, что рост побегов в длину осуществляется в основном за счет хвои, находящейся в непосредственной близости от растущего побега. Лучший рост оставшихся побегов, который наблюдается при удалении части побегов, вероятно, обеспечивается не за счет перетока ассимилятов из одних ветвей в другие, а за счет улучшения водного и минерального снабжения оставшихся растущих побегов.

Для определения скорости поступления ассимилированного $^{14}CO_2$ 13 августа 1969 г. были подкормлены боковые ветви 2-го яруса, причем первая половина деревьев была подкормлена в 11 *ч* дня, вторая — в 14 *ч*. Пробы в последующем брались через 1, 2, 6, 24, 48 *ч*, через 48 суток и 9 месяцев. Часть результатов приведена в табл. 10. Через 1 *ч* после подкормки радиоуглерод находился уже в коре, через 2 *ч* небольшое его количество обнаружено в древесине. Основная часть ассимилятов, оттекающих из боковых ветвей в ствол, направляется вниз по стволу: вначале повышается концентрация радиоуглерода в коре, а затем в прилегающих участках древесины. Концентрация радиоуглерода понижается с увеличением расстояния от подкормленной ветви. Количественный характер картины распределения, очевидно, искажается разбавлением немечеными продуктами фотосинтеза (Nelson, 1964), поэтому к оценке количественных различий, особенно если они невелики, нужно подходить осторожно.

Отметим также, что потока ассимилятов из подкормленной ветви вверх по стволу практически нет, разговор может идти лишь о следах радиоуглерода в тканях ствола выше подкормленной ветви. Объяснить это можно тем, что в сентябре рост побегов прекратился.

Есть еще одно явление, которое нуждается в дальнейшем изучении: в хвое, ассимилировавшей радиоуглерод, независимо от ее возраста, до конца жизни остается довольно значительная часть радиоуглерода. Одна из причин этого — процессы роста и дифференциации, продолжающиеся и в старой хвое, но нужно учесть, что экспозиции при подкормках, как правило, не превышают одного часа. Возможно, что количественный показатель удерживаемого хвоей радиоуглерода может характеризовать физиологическое старение хвои.

Выводы

1. Рост побегов в длину осуществляется за счет запаса углеводов и текущего фотосинтеза хвои второго года жизни.

2. Основная часть ассимилятов, образующихся в хвое боковых ветвей, расходуется на рост побегов этой же ветви.

3. Удаление растущих побегов не вызывает качественной перестройки путей распределения меченых ассимилятов из декапетированной ветви. Наблюдаемый при частичной обрезке боковых ветвей эффект увеличения роста оставшихся побегов можно объяснить улучшением водного и минерального снабжения оставленных побегов.

4. Отток ассимилятов из боковых ветвей после окончания роста побегов направляется в основном вниз по стволу, в период роста побегов ассимиляты из боковых ветвей 2 и 3-го ярусов частично направляются вверх по стволу. Количество оттекающих ассимилятов вверх по стволу, вероятно, определяется массой хвои и боковых ветвей разных ярусов.

ЛИТЕРАТУРА

Крамер П., Козловский Т. Физиология древесных растений. М., Гослесбумиздат, 1963.

Курсанов А. Л. Взаимосвязь физиологических процессов в растении.— Тимирязевские чтения, т. 20. М., Изд-во АН СССР, 1960.

Терешин Ю. А., Завьялова Н. С. Фотосинтетическая деятельность разновозрастной хвои различных ярусов кроны сосны обыкновенной.— Тезисы докладов III Уральского совещания по физиологии и экологии древесных растений. Уфа, 1970 (Башкир. фил. АН СССР).

Юшков В. И. Влияние искусственной дефолиации на ассимиляционный аппарат сосны обыкновенной (Pinus silvestris).— Материалы отчетной сессии лаборатории лесоведения и лаборатории лесного почвоведения и почвенной микробиологии за 1967 г. Свердловск, 1968 (Урал. фил. АН СССР).

Юшков П. И. О постфотосинтетическом распределении радиоуглерода в сосне обыкновенной.— Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, 1963, вып. 35.

Юшков П. И. Об углеродном питании растущих ветвей молодых сосен.— Физиология и экология древесных растений. Труды Ин-та биологии Урал. фил. АН СССР, 1965а, вып. 43.

Юшков П. И. Распределение продуктов фотосинтеза в сосне.— Там же, 1965б.

Юшков П. И. Об углеродном питании молодых сосен.— Тезисы докладов III Уральского совещания по физиологии и экологии древесных растений. Уфа, 1970 (Башкир. фил. АН СССР).

Canny M., Askham M. Physiological inferences from the evidence of translocated tracer: a caution.— Ann. Bot., 1967, vol. 31, N 122.

Dicmann D., Kozlowski T. Mobilization by Pinus resinosa cones and shoots of ^{14}C photosynthate from needles of different-ages.— Amer. J Bot., 1968, vol. 55, N 8.

Cordon J., Larson Ph. Seasonal course of photosynthesis respiration, and distribution of ^{14}C young Pinus resinosa trees as related to wood formation. Results.— Plant Physiol., 1968, vol. 43, N 6.

Kozlowski T. Shoot growth in woody plants.— Bot. Rev., 1964, vol. 30, N 3.
Kozlowski T., Winget C. H. The role of reserves in leaves, branches, stems and roots on shoot growth of red pine.— Amer. J. Bot., 1964, vol. 51, N 5.
Kulman H. Effects of artificial defoliation of pine on subseguent shoot and needle Growth.— Forest Sci., 1965, vol. 11, N 1.
Larson Ph. Contribution of different — aged needles to growth and wood formation on young Red pines.— Forest Sci., 1964, vol. 10, N 2.
Nelson C. The Production and Translocation of photosynthate — ^{14}C in conifers.— The Formation of Wood in Forest trees. N.-Y.— L., Acad. Press, 1964.
O'Neil L. Some effects of artificial defoliation on the Growth of jack pine (Pinus Banksiana Lamb.).— Canad. J. Bot., 1962, vol. 40.
Rangneker P., Forward D., Nolan N. Foliar nutrition and wood growth in red pine: the distribution of radiocarbon photoassimilated by endividual branches of yong trees.— Canad. J. Bot., 1969, vol. 47.
Rabideau D., Burr D. The use of the ^{13}C isotope as a tracer for transport studies in plants.— Amer. J. Bot., 1945, vol. 32, N 7.
Shirova T., Lister D., Slankis V., Krotkov D., Nelson C. Seasonal changes in respiration, photosynthesis and translocation of the ^{14}C labelled products of photosynthesis in young Pinus strobus L plants.— Ann. Bot., 1966, vol. 30, N 117.
Shulze E, Mooney H., Dunn E. Wintertime photosynthesis of Bristlecone pine (Pinus aristata) in the White Mountains of California.— Ecology, 1967, vol. 48, N 6.
Ursino D., Nelson C., Krotkov D. Seasonal changes in the young pine plants.— Plant Physiol., 1968, vol. 43, N 6.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
ХВОЙНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ НА УРАЛЕ · 1976

Ю. П. КАШИРО

МЕТОДЫ И АППАРАТУРА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА ИХ НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА

Изучение абиотических факторов, влияющих на естественное возобновление сосны на вырубках, гарях и под пологом леса, проведенное в Припышминских и Притавдинских боровых массивах (временные стационары лаборатории лесоведения Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР) в 1959—1967 гг., показало, что используемая для таких целей стандартная метеорологическая аппаратура не всегда дает правильную оценку внешней среды сосны на ее самых начальных этапах роста и развития. Она не позволяет охватить весь диапазон пространственного варьирования тех или иных физических факторов или их флюктуацию в период суточной ритмики и даже в более короткие отрезки времени. По назначению, конструкции и применению такие приборы не пригодны в полной мере для измерения параметров среды произрастания растений, поскольку методы и аппаратура, используемые в любых исследованиях, должны соответствовать конкретной задаче, условиям проведения эксперимента, а также особенностям изучаемого процесса, явления или объекта.

Для биологических исследований, кроме названных общих требований, необходимы еще и некоторые своеобразные подходы, поскольку сущность биологических процессов и явлений, характер их проявления специфичны. В частности, в соответствии с законами взаимодействия и единства организма и среды все исследования параметров внешней среды и показателей физиологической активности или процессов роста организмов должны выполняться без нарушения естественно сложившихся взаимодействий между ними. Большая часть исследований, связанных с количественным определением свойств или признаков как живого организма, так и его внешней среды, требует большого количества измерений.

Наиболее пригодными для исследований следует считать косвенные методы измерения параметров, которые основаны на однозначном преобразовании одной величины (температуры,

света, влаги) в другую (ток, напряжение, сопротивление). Преимущества косвенных методов перед обычными заключаются в том, что с их помощью можно проводить измерения параметров внешней среды и растений, не изменяя при этом свойственные им естественные условия существования. Эти методы позволяют проводить одновременно измерения на многочисленных точках, значительно удаленных друг от друга, а при необходимости непрерывно фиксировать условия эксперимента, автоматически записывая полученную информацию. Неэлектрическая величина, например температура воздуха, с помощью датчика (термосопротивления, термопары) преобразуется в электрическую, которая может быть усилена или прямо передана в специальное устройство — измерительную схему, играющую роль согласования, компенсации, преобразования, усиления. Преобразованный сигнал затем подается на измеритель, в качестве которого могут быть магнитоэлектрические приборы — микроамперметры, самописцы, осциллографы и др. Как правило, шкала измерителя градуируется не в электрических величинах, а в непосредственных параметрах измеряемого физического фактора.

В качестве датчиков для преобразования температуры используются термосопротивления, термопары; для определения световой энергии — термопары, фотосопротивления, фотоэлементы; для определения влажности и концентрации растворенных веществ — электролитические преобразователи сопротивления. Более подробное описание приборов для измерения неэлектрических величин приведено в работе А. М. Туричина (1959), а применение косвенных методов в исследованиях сельскохозяйственных растений дано А. Ф. Чудновским (1961).

В настоящей работе приводится описание методов и аппаратуры для измерения температуры припочвенного слоя воздуха, деятельного и корнеобитаемого слоев почвы, ее влажности, интегральной освещенности, электро-физиологического состояния древесных растений.

Разработанная аппаратура использовалась при исследованиях естественного возобновления сосны в Притавдинских боровых массивах, а в настоящее время более широко применяется на стационаре в Северском учебно-опытном лесхозе Уральского лесотехнического института. Некоторые узлы установки демонстрировались в 1962 г. на Всесоюзной радиотехнической выставке в Москве и в 1967 г. на Свердловской выставке достижений народного хозяйства, посвященной 50-летию Октября.

ОМИЧЕСКИЙ МЕТОД И АППАРАТУРА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВ

Практика показывает, что омический метод, относящийся к косвенным методам, наиболее удобен для длительных стационарных измерений влажности почв. Он основан на использова-

нии пористых электропроводящих блоков, впервые предложенных Буйокосом и Миком (Bouyocos. Mick, 1940). В почву помещается небольшой пористый блок с двумя электродами, от которых выводятся проводники к измерительной аппаратуре. Количество воды в блоке определяется содержанием ее в почве, а его электрическое сопротивление служит мерой количества воды, заключенной между электродами.

Основные положения и теоретическое обоснование метода

Известно, что электропроводность растворов измеряется переменным током. При его прохождении возникают явления, эквивалентные действию емкостей, включенных как бы последовательно и параллельно активному сопротивлению раствора. Сюда относится емкость двойного слоя зарядов на границе электрод — раствор, называемая статической C_c. Она включается последовательно с активным сопротивлением раствора R_a. Кроме того, в результате перемещения зарядов относительно друг друга в растворе и на электродах, происходящего при всяком изменении тока в растворе, возникает емкость, именуемая электролитической $C_э$. Она включается параллельно с сопротивлением R_a. Геометрические размеры электродов вызывают появление еще одной емкости — геометрической $C_г$. Ее величиной можно пренебречь. Отсюда полное электрическое сопротивление электролита Z, заключенного между электродами, приблизительно можно выразить формулой

$$Z=\sqrt{R_a^2+x},$$

где x — реактивное сопротивление раствора. Оно определяется величиной емкостных сопротивлений и может быть выражено равенством

$$x=\frac{1}{6{,}28fC},$$

где f — частота тока, протекающего через емкость, C — величина емкости.

С увеличением частоты тока, как видно из приведенной формулы, реактивное сопротивление уменьшается. Активное сопротивление R_a при этом остается практически без изменений. Поэтому полное электрическое сопротивление при изменении частоты тока, проходящего через раствор, также уменьшается.

Поскольку при определении влажности почвы с помощью блоков важно иметь представление об их активном сопротивлении R_a, то выбор слишком большой частоты измерительного тока нежелателен. Опыты А. М. Туричина (1959) показывают,

что частота измерительного тока должна быть от 100 до 1000 *гц*. Ее нижний предел определяется поляризацией электродов, а верхний — возрастанием тока, проходящего через емкости C_c и $C_э$.

Сопоставляя данные, полученные при измерении полного электрического сопротивления раствора, А. М. Туричин пришел к выводу, что рабочий диапазон активного сопротивления должен быть не меньше 400—500 *ом*. Наилучшие результаты им получены при сопротивлении 3000—4000 *ом*. В этом случае «мешающее» реактивное сопротивление растворов составляет 1—2%.

Кроме частоты тока, на активное сопротивление раствора оказывает большое влияние его температура, особенно при незначительной величине активного сопротивления раствора. Зависимость выражается формулой

$$R_t = R_0[1 - \beta(t - t_0)],$$

где R_0 — активное сопротивление раствора при температуре 20° С; t — температура раствора; β — температурный коэффициент электропроводности раствора.

Зависимость активного сопротивления датчика R_a от содержания влаги в окружающей его среде можно выразить уравнением

$$R_a = f' \frac{A'}{W^n},$$

где f' — коэффициент связи между влажностью датчика и влажностью окружающей среды; W — влажность наполнителя датчика, %; A' — постоянная величина, зависящая от геометрических размеров датчика; n — показатель степени, зависящий от структурных особенностей окружающей среды датчика.

Отсюда видно, что при определении влажности почвы через омическое сопротивление датчика, помещенного в ее среду, мы встречаемся с двойной зависимостью. Первая определяет величину активного сопротивления датчика от его влажности, вторая — влажность датчика от влажности его внешней среды. По-видимому, в данном случае мы имеем две системы, по-разному относящиеся к поглощению и удерживанию воды: одна — почва, вторая — наполнитель датчика. Очевидно, наилучшие результаты можно получить при одинаковых водных свойствах обеих систем. Следовательно, задача сводится, во-первых, к отысканию наполнителя датчика, водные свойства которого были бы аналогичны водным свойствам изучаемых почв и, во-вторых, к разработке достаточно надежного и удобного прибора для измерения полного электрического сопротивления таких датчиков. В качестве примера для решения первой задачи укажем на возможность использования песка как наполнителя датчика для определения влажности песчаных и супесчаных

почв. В этом случае химические и физические свойства обеих систем близки, что должно сказаться на однозначном изменении обеих систем при действии одного и того же фактора.

Схема прибора для измерения полного электрического сопротивления датчиков влажности

Прибор для определения влажности почв омическим методом состоит из измерительной схемы, генератора с усилителем, блока стабилизированного источника питания и датчика.

Измерительная схема прибора представляет собой дифференциальную цепь (рис. 1), работу которой можно представить так. Если к источнику тока подключить два сопротивления, одно из которых имеет постоянную величину, а другое меняет свои значения в зависимости от каких-то факторов, то падение напряжения на постоянном сопротивлении R_{const} будет всецело зависеть от параметров переменного сопротивления R_x. Причем, чем меньше величина переменного сопротивления, тем больше ток в цепи, тем больше падение напряжения на постоянном сопротивлении R_{const}. В данном приборе в качестве R_x будет сопротивление датчика, а в качестве R_{const} используется сопротивление, величина которого мало зависит от температуры и других внешних факторов. Для измерения величины падения напряжения на сопротивлении R_{const} к его концам (точки *А* и *В*) присоединяются сопротивления $R_ш$ и $R_а$, диоды $ПП_1$ и $ПП_2$, измеритель *И*. С их помощью переменное напряжение, снимаемое с сопротивления R_{const}, выпрямляется и фиксируется измерителем *И*.

Для питания измерительной схемы используются генератор и усилитель. С помощью генератора постоянное напряжение источника питания аккумулятора преобразуется в переменное, фиксированной частоты (100 *гц*). Однако его амплитуда мала для питания измерительной схемы. Поэтому его напряжение до поступления на измерительную схему усиливается.

Примененный в приборе РС-генератор на полупроводниках обеспечивает получение стабильных гармонических колебаний в широком диапазоне частот — от долей герца до миллионов. Его размеры и вес значительно меньше, чем у генераторов других типов (Бонч-Бруевич, 1955; Блантер, 1963).

Генератор состоит из сопротивлений R_{2-10}, конденсаторов C_{1-3}, триодов $ПП_{3-4}$

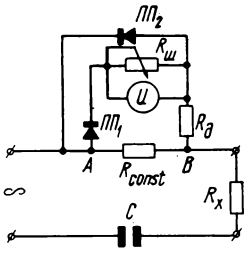


Рис. 1. Измерительная схема влагомера.
И — микроамперметр (М-24 на 50 *мка*); $ПП_{1,2}$ — диоды; R_{const} — постоянное сопротивление; $R_ш$ — шунт (переменное сопротивление); R_x — сопротивление измеряемое (переменное); $R_д$ — добавочное сопротивление.

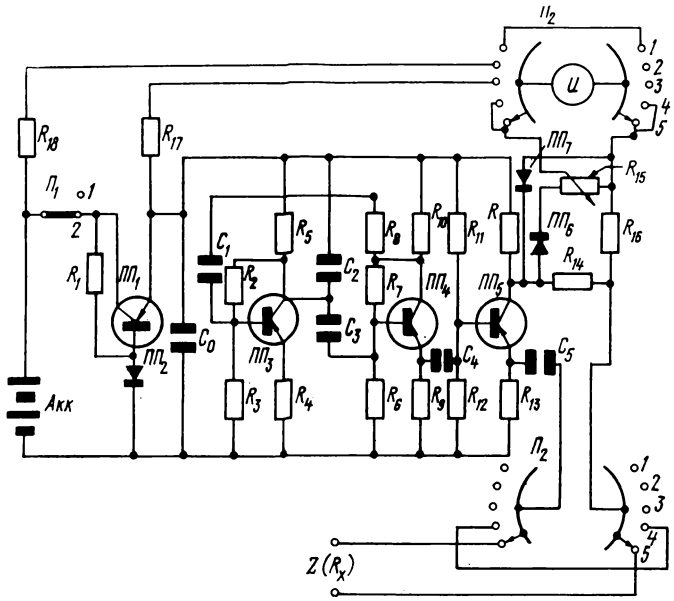


Рис. 2. Принципиальная схема прибора для определения влажности супесчаных и песчаных почв.

Сопротивления: R — 4,3 *ком*, $R_{1,4}$ — 510 *ом*, $R_{2,6}$ — 12 *ком*, R_3 — 33 *ком*, R_5 — 4,3 *ком*, $R_{7,12,15}$ — 10 *ком*, R_8 — 150 *ом*, R_9 — 270 *ом*, R_{10} — 680 *ом*, R_{13} — 50 *ом*, R_{14} — 6 *ком*, R_{16} — 7 *ком*, R_{17} — 200 *ком*, $R_{9,11,18}$ — подбираются во время настройки; конденсаторы: C_0 — 2000 *мф*/12 *в*, C^1 — 20 *мф*/12 *в*, $C_{2,3}$ — 0,5 *мф*, $C_{4,5}$ — 10 *мф*/12 *в*: полупроводники; $ПП_1$ — П201Е, $ПП_2$ — КС156А, $ПП_{3,4,5}$ — П15, $ПП_{6,7}$ — Д2Е; переключатели: $П_1$ — ТП1-2, $П_2$ — галетный на два плато пять положений; *И* — микроамперметр М-24 на 50 *мка*. Все сопротивления типа МЛТ, переменные — ВЗР, класса А. Сопротивления R и R_{12} используются при настройке прибора, и их ручки на лицевую панель не выводятся.

(рис. 2). Переменное напряжение фиксированной частоты снимается с концов сопротивления R_9 и подается на вход усилителя, который состоит из следующих деталей: сопротивлений R_{11-13} и R, триода $ПП_5$. Усиленный сигнал снимается с коллектора этого триода. Примененный усилитель имеет достаточно простую схему, малые размеры и хорошие характеристики (Конев, 1960).

Питание прибора осуществляется от аккумулятора (Акк) и стабилизатора на полупроводниковых приборах. Аккумулятор имеет семь элементов типа Д-025, его номинальное напряжение 9*в*, а емкость 0,25 *а/ч*. Для получения стабильного напряжения ток с аккумулятора подается на прибор не сразу, а через стабилизатор, который понижает напряжение с 9 до 6±0,01 *в*, делает его постоянным (если напряжение на аккумуляторе не ниже 6,5 *в*). Он позволяет в течение длительного времени не подзаряжать аккумулятор, не регулировать узлы генератора, усилителя и измерительной схемы.

Конструкция датчика, его изготовление и тарировка. Датчик для определения влажности супесчаных и песчаных почв представляет собой преобразователь сопротивлений с угольными электродами и песчаным наполнителем. В качестве подгоночного материала применяется асбест. Для приготовления наполнителя используется субстрат, влажность которого будет определяться в последующем. Предварительно материал наполнителя высушивается в течение 3—4 *ч* при 100—105° С, растирается до получения однородной массы и просеивается. Затем к нему добавляется 1—2% (по весу) мелко нарезанного асбеста. Вся масса тщательно перетирается в фарфоровой ступке, к ней добавляется 5—7% (по весу) мелко измельченной канифоли[1]. В таком виде наполнитель готов для засыпки в форму.

В датчике могут быть применены угольные электроды от влагомера Данилина. Для этого их необходимо очистить от слоя меди, затем в торце просверливаются отверстия, которые заполняются оловом. В отверстия вместе с оловом помещаются залуженные концы проводников. Торцы электродов покрываются гидростойким лаком. Желательно, чтобы между оловом и почвой, а также запаянным концом проводника и почвой электрического контакта не было. Конструкция датчика приведена на рис. 3.

После сборки электроды помещают в пузырек, например, из-под пенициллина. Предварительно донышко у пузырька удаляется, а горлышко закрывается пробкой. Затем он засыпается наполнителем при одновременном встряхивании пузырька. После уплотнения наполнителя пузырек помещается в воду и нагревается до температуры кипения воды. Прогрев наполнителя длится от 1 до 2 *ч*. Затем его температура медленно снижается

---

[1] Канифоль добавляется в наполнитель с целью придания механической прочности во время его хранения, транспортировки и помещения датчика в почву.

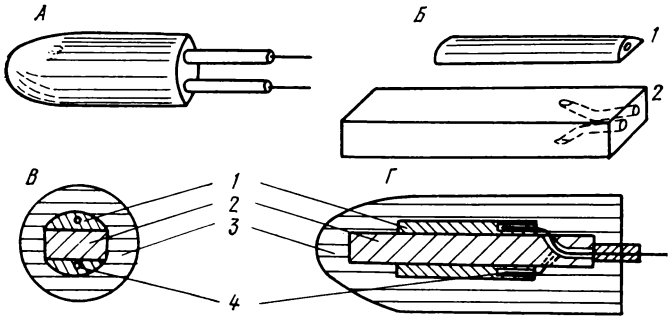


Рис. 3. Внешний вид и конструкция датчика для определения влажности супесчаных и песчаных почв.

А — внешний вид датчика; *Б* — внешний вид электрода (*1*) и фиксатора (*2*); *В* — поперечное сечение датчика через фиксатор (*3* — песчаный наполнитель); *Г* — сечение через отверстия для запайки проводов (*4*).

до 15—20°, после чего пузырьки переносятся в холодильник на 40—50 *мин.* И только после охлаждения до температуры +2—3° они снимаются с датчиков. Для этого пузырек вместе с датчиком зажимается в тисках до тех пор, пока стекло не даст трещину. Стекло удаляется, и на этом приготовление датчика заканчивается. Поврежденные датчики отбраковываются.

После приготовления датчика его заполняют водой. Для этого все датчики помещаются в эксикатор с водой. Из эксикатора медленно удаляется воздух с помощью вакуум-насоса. Откачка воздуха должна длиться несколько часов. При понижении давления воздух, заполняющий поры датчика, постепенно выходит, а его место занимает вода. Спустя 5—6 *ч* с момента откачки начинают медленно уравновешивать давление внутри эксикатора с атмосферным. Когда давление сравняется, датчики вынимают из воды и определяют величину их электрического сопротивления. Оно должно быть в пределах 3380±260 *ом.* Датчики, имеющие другое сопротивление, отбраковываются, а все пригодные сушатся при комнатной температуре. Во время сушки через каждые 12—14 *ч* измеряется их электрическое сопротивление. Одновременно отбраковываются те из них, электрическое сопротивление которых имеет индивидуальную особенность. Через два-три дня сушка датчиков заканчивается. Датчики, прошедшие испытания, хранятся завернутыми в полиэтиленовую пленку при температуре не выше 20° С.

Перед установкой датчиков в почву их необходимо наполнить водой, как это указано выше. Установка датчиков в почву производится в следующем порядке: 1) в почве с помощью стальной тонкостенной трубки, диаметр которой равен диаметру датчика, делается скважина; 2) в скважину помещается датчик

при помощи стержня, на конце которого прикреплен резиновый поршень; 3) в скважину наливается вода (50—60 *см*³), из стальной трубки в скважину обратно выдавливается при помощи стержня ранее вынутая почва; 4) проводники от датчика, выходящие на поверхность почвы, нумеруются.

Спустя два-три месяца — время, в течение которого наступает полный контакт наполнителя датчика с почвой и разрушение канифоли,— можно начать их тарировку. Для этого параллельно с измерением электрического сопротивления датчиков, расположенных на тарировочной площадке, определяется влажность почвы обычным весовым методом. После проведения всего цикла параллельных наблюдений для каждого датчика строится кривая полевой тарировки. Все тарировочные измерения выполняются через три-пять дней. Осенью и весной, кроме электрического сопротивления, необходимо измерять температуру почвы, затем вводить в полученные данные поправку на температуру по указанной выше формуле.

После получения результатов по параллельным наблюдениям сравниваются изменения электрических сопротивлений датчиков, установленных на одинаковой глубине на тарировочных и опытных площадках. Для дальнейшей работы используются только те, у которых электрические сопротивления коррелируют с изменением влажности почвы.

Датчики, благодаря их конструкции и материалу, из которого они изготовлены, достаточно стабильны во времени. Практически срок их работы ограничивается только надежностью контактов между проводниками и угольными электродами, изоляцией проводников от почвы.

Приведем данные о зависимости электрического сопротивления датчиков от влажности, полученные на песчаных почвах (сосняк брусничниковый, Притавдинские боровые массивы):

R_a, *ом*	W, %	R_a, *ом*	W, %	R_a, *ом*	W, %
137000	1,6	80200	9,7	51000	13,6
132000	2,5	76100	10,1	48750	13,9
127000	3,5	72000	10,6	46500	14,2
122000	4,4	70000	11,1	44000	14,5
117000	5,2	67500	11,6	41500	14,8
107000	7,2	64700	12,0	39500	15,1
102000	7,7	62500	12,3	38000	15,4
96500	8,2	59500	12,7	37750	15,6
91500	8,7	56500	13,0	35500	15,8
86000	9,2	53750	13,3	34750	16,0

Регулировка прибора и градуировка его шкалы. Чувствительность прибора и точность измерения влажности почв зависят от выбранных параметров его деталей. Так, при измерении влажности почв от 1 до 5% необходимо, чтобы шкала прибора

на этом участке была более растянута. Это достигается с помощью изменения значений некоторых деталей и в их числе сопротивлений R и R_{12} (см. рис. 2). Известно, что наиболее растянутый участок шкалы находится в пределах $7R_{пр}$, где $R_{пр}$ — внутреннее сопротивление данной измерительной схемы (Меерсон, 1957), которое определяется величиной сопротивления R_{14}: оно равно 6 тыс. *ом*. Отсюда наиболее растянутая часть шкалы будет до 42 тыс. *ом*, что соответствует влажности почвы 14,8%. Начиная с этой величины, точность определений будет возрастать при ее увеличении и уменьшаться при ее понижении. Для расширения шкалы в диапазоне влажности менее 10% (сопротивление датчика 90 тыс. *ом*) сопротивление R_{14} нужно увеличить до 13 тыс. *ом*. Тогда расширенная часть диапазона будет находиться в пределах 91 тыс. *ом*.

Выбирая необходимый предел измерений влажности и соответственно изменяя величину сопротивления R_{14}, одновременно необходимо подобрать значения величины сопротивления R_{16}. Это делается так. Ручка переключателя $П_2$ (см. рис. 2) устанавливается в положении «4». При этом стрелка измерителя должна отклониться до конца шкалы (ручка переменного сопротивления R_{15} установлена на $^2/_3$ полного вращения). Если стрелка измерителя не установится в крайнее положение, соответствующее максимальному току, протекающему через измеритель, с помощью переменного сопротивления R_{12} увеличивают коэффициент усиления. Если при вращении ручки сопротивления R_{12} стрелку также не удается установить в крайнее положение, тогда изменяют величину переменного сопротивления R. Эти операции приводят к увеличению тока в измерительной цепи: необходимо или изменить напряжение питания до 12 *в*, добавив к батарее аккумуляторов еще несколько элементов и изменив стабилизатор (установив вместо $ПП_2$ опорный диод типа Д812, а вместо сопротивления 560 *ом* сопротивление в 1000 *ом*), или вместо сопротивления R установить трансформатор, на вторичной обмотке которого было бы необходимое по величине напряжение, или, наконец, увеличить в два раза пропускную способность выпрямительного устройства измерителя. Для этого необходимо собрать двухполупериодную схему или схему удвоения напряжения вместо однополупериодной, собранной на диодах $ПП_{6,7}$. Последний вариант самый удобный и связан с минимальными дополнениями к схеме прибора, но не всегда возможен. После установки стрелки измерителя в крайнее положение ручку переключателя надо перевести в положение «5». При этом стрелка измерителя возвращается в нулевое положение. К выходу прибора R подсоединяется сопротивление величиной 90 тыс. *ом*. Стрелка измерителя должна отклониться на $^1/_9$ шкалы, что соответствует сопротивлению 90 тыс. *ом*. Затем поочередно ко входу прибора подключаются сопротивления, начиная с 10 тыс. *ом*. Одновременно отмечаются показания

стрелки измерителя n на его шкале и заносятся в специальную таблицу:

n	$R_а$	n	$R_а$	n	$R_а$
4,5	137000	10,0	80200	15,0	51000
5,0	132000	10,5	76100	15,5	48750
5,5	127000	11,0	72000	16,0	46500
6,0	122000	11,5	70000	16,5	44000
6,5	117000	12,0	67500	17,0	41500
7,5	107000	12,5	64700	17,5	39500
8,0	102000	13,0	62500	18,0	38000
8,5	96500	13,5	59500	18,5	37750
9,0	91500	14,0	56500	19,0	35500
9,5	86000	14,5	53750	19,5	34750

Если шкала прибора не градуируется в единицах сопротивления, тогда сопротивление датчика определяется с помощью этой таблицы.

Рассмотрим последовательность операций по измерению влажности почв при помощи данного прибора (см. рис. 2).

1. Ручка переключателя $П_1$ устанавливается в положение «2». При этом аккумулятор подсоединяется к стабилизатору.

2. Ручка переключателя $П_2$ устанавливается в положение «2». В результате этого измеритель *И* включается в схему вольтметра для измерения напряжения аккумулятора, которое должно равняться 7—9 *в*. Если напряжение меньше, необходимо зарядить аккумулятор.

3. Ручка переключателя $П_2$ переводится в положение «3». Это соответствует измерению напряжения на выходе стабилизатора, которое должно быть равно $6 \pm 0{,}01$ *в*. Если оно отличается от указанной величины, необходимо проверить работоспособность стабилизатора, в частности исправность полупроводниковых приборов $ПП_{1-2}$.

4. Затем эта ручка переводится в положение «4». При этом измеритель включается в цепь измерительной схемы, а стрелка измерителя устанавливается в крайнее положение (максимальный ток) при помощи переменного сопротивления R_{15}.

5. Ручка переключателя $П_2$ устанавливается в положение «5», что соответствует измерению электрического сопротивления датчика (стрелка измерителя возвращается в первоначальное положение).

6. К выходу прибора *Z* присоединяются проводники от датчика. Стрелка измерителя должна показать величину его электрического сопротивления R_x.

7. По данным градуировочных таблиц находится значение влажности почвы при полученном значении электрического сопротивления датчика.

8. Не выключая прибора, к его входу присоединяют проводники другого датчика и т. д.

9. После окончания измерений ручки переключателей $П_1$ и $П_2$ устанавливаются в положение «1». При этом аккумулятор отключается от стабилизатора, а отклоняющая катушка измерителя блокируется проводником. В этом положении прибор готов для транспортировки.

МЕТОДЫ И АППАРАТУРА ДЛЯ ИЗМЕРЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ ПРИПОЧВЕННОГО СЛОЯ ВОЗДУХА, ДЕЯТЕЛЬНОГО И КОРНЕОБИТАЕМОГО СЛОЕВ ПОЧВЫ

Общие положения и обоснования методов

Известно, что методы измерения температуры веществ, отличающихся по физическим свойствам, а также по источникам и способам их нагрева, принципиально различны. Так, измерение температуры воздуха должно проводиться с помощью датчика, защищенного от радиационного нагрева. В то же время температурное равновесие между датчиком и воздухом должно обеспечиваться за счет их соприкосновения. Однако теплопроводность и теплоемкость воздуха значительно отличаются от материала датчика. Для практического решения этой задачи датчик помещают в трубку-экран. Через трубку просасывают воздух, который отдает ей свое тепло или охлаждает ее и датчик.

Иначе измеряется температура деятельного слоя почвы. Известно, что температура поверхности тела определяется или его внутренней температурой, или радиационным нагревом извне. Если поверхность тела нагревается за счет тепла более глубоких его слоев, тогда достаточно обеспечить тепловой контакт между датчиком и поверхностью тела. Одновременно с этим датчик термоизолируется от окружающей среды. Это уменьшает отдачу тепла окружающей среде, а температура датчика будет определяться температурой поверхности тела. Но если последняя поддерживается за счет превращения световой энергии, тогда необходимо при измерениях выполнить ряд условий. Во-первых, необходимо обеспечить тепловой контакт с поверхностью и термоизоляцию датчика от окружающей среды. Во-вторых, размеры и положение датчика должны быть такими, чтобы он не оказывал влияния на радиационный и термический режим поверхности, т. е. не затенял ее, не отводил тепло. В-третьих, датчик должен находиться в изотермическом слое этой поверхности.

Проще измеряется температура почвы. Уменьшение потерь на теплопроводность датчика достигается глубоким его погружением и за счет его массы, которая незначительна по сравнению с массой окружающей среды. Измерения температуры почвы с помощью ртутных термометров показали, что если шарик термометра полностью находится в изотермическом слое и достаточно удален от слоев почвы, имеющих другую температуру,

то отток тепла по стеклу термометра, а также изменение температуры данного изотермического слоя незначительны. Если это условие нарушено, то в результате отвода тепла от шарика термометра понижается температура окружающего его изотермического слоя, в результате происходит искажение величины измеряемой температуры.

Таким образом, при измерении температуры припочвенного слоя воздуха, деятельного и корнеобитаемого слоев почвы необходимо учитывать их особенности и использовать метод и аппаратуру, отвечающие перечисленным условиям.

Аппаратура для измерения температуры припочвенного слоя воздуха

Температуру припочвенного слоя воздуха измеряют электрическим прибором, датчик которого за счет температурного равновесия между ним и окружающим его воздухом позволяет преобразовывать температуру воздуха в электрическую величину. Измерительной схемой прибора является неравновесный мост, в одно из плеч которого включается датчик — термосопротивление. Нарушение баланса моста регистрируется измерителем — микроамперметром, шкала которого отградуирована не в величинах силы тока, а в градусах Цельсия. Электрическая схема прибора приведена на рис. 4. Работа этого прибора аналогична работе неравновесного моста (Чудновский, 1961). Питание измерительной схемы осуществляется от стабилизированного источника. Он состоит из аккумуляторной батареи напряжением 9 *в* и стабилизатора, на выходе которого напряжение 6±0,01 *в*. При изменении напряжения на аккумуляторе от 9 до 6,5 *в* на выходе стабилизатора напряжение не меняется и остается в тех же пределах. В связи с этим в процессе работы прибор не требует дополнительных установок нуля.

Наиболее важный узел прибора — датчик, в качестве которого используется термосопротивление типа ТОС-М. Для измерения температуры воздуха термосопротивление используется вместе с арматурой, которая защищает его от нагревания солнечными лучами. Одновременно при помощи арматуры создается ток воздуха, обеспечивающий более быстрое наступление температурного равновесия между ним и массой термосопротивления.

Рассмотрим принцип работы датчика. От прямых солнечных лучей датчик закрыт тонкостенными медными трубками с зеркальной поверхностью (рис. 5). Трубка с меньшим диаметром вставлена в трубку с большим диаметром, а в их центре помещено термосопротивление. Трубки и датчик не соприкасаются, что позволяет уравновешивать температуру центральной трубки и датчика с температурой протекающего воздуха.

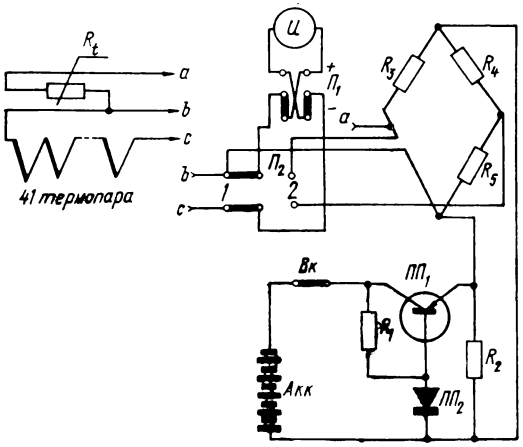


Рис. 4. Принципиальная схема прибора для измерения температуры воздуха, деятельного и корнеобитаемого слоев почвы.

Сопротивления: R_t — ТОС-М, R_1 — 510 *ом*, R_2 — 10 *ком*, $R_{3,4}$ — 3 *ком*, R_5 — 15100 *ом*; полупроводники: $ПП_1$ — П15, $ПП_2$ — КС156А; переключатели: $П_{1,2}$ — ТП1-2; измеритель *И* — М-24 на 50 *мка*; термобатарея — 41 термопара из хромель-манганиновой проволоки; питание — шесть аккумуляторов типа Д-0,25.

Движение воздуха в системе происходит так. Над трубками помещен экран. Его внешняя сторона зачернена. Под действием солнечных лучей экран и прилегающий к нему воздух нагреваются. Нагретый воздух поднимается кверху, а его место занимает холодный. Этот перепад температур обеспечивает непрерывность вертикального движения воздуха в трубках.

Для датчиков подбираются термосопротивления с величиной электрического сопротивления при 20° С около 4—6 тыс. *ом*. Подбор выполняется с помощью стандартного моста. Отобранные сопротивления еще раз проверяются при температурах —10, 0 и +50° С. Сопротивления, электрические величины которых расходятся при указанных температурах, отбраковываются. Затем определяется величина термосопротивления при 0° С, которая используется для подбора сопротивлений измерительной схемы. Они подбираются таким образом, чтобы при температуре датчика 0° С мост был сбалансированным. При выбранном типе измерителя М-24 (50 *мка*, $R=1719$ *ом*) и сопротивлениях моста шкала не требует градуировки, так как деления шкалы соответствуют температурной шкале. Диапазон измеряемых прибором температур от —50 до +50° С.

Величины термосопротивления при разных температурах проверяются обычным способом. Для этого термосопротивление покрывается защитным слоем лака. Затем оно помещается в сосуд с вазелиновым маслом, охлаждается или нагревается до нужной температуры, которая контролируется термометром. При ее достижении измеряется величина электрического сопротивления термодатчика. Если характеристики измерителя, моста и источника питания отличаются от указанных на принципиальной схеме (см. рис. 4), необходимо проверить весь температурный диапазон термосопротивления и уже по полученным дан-

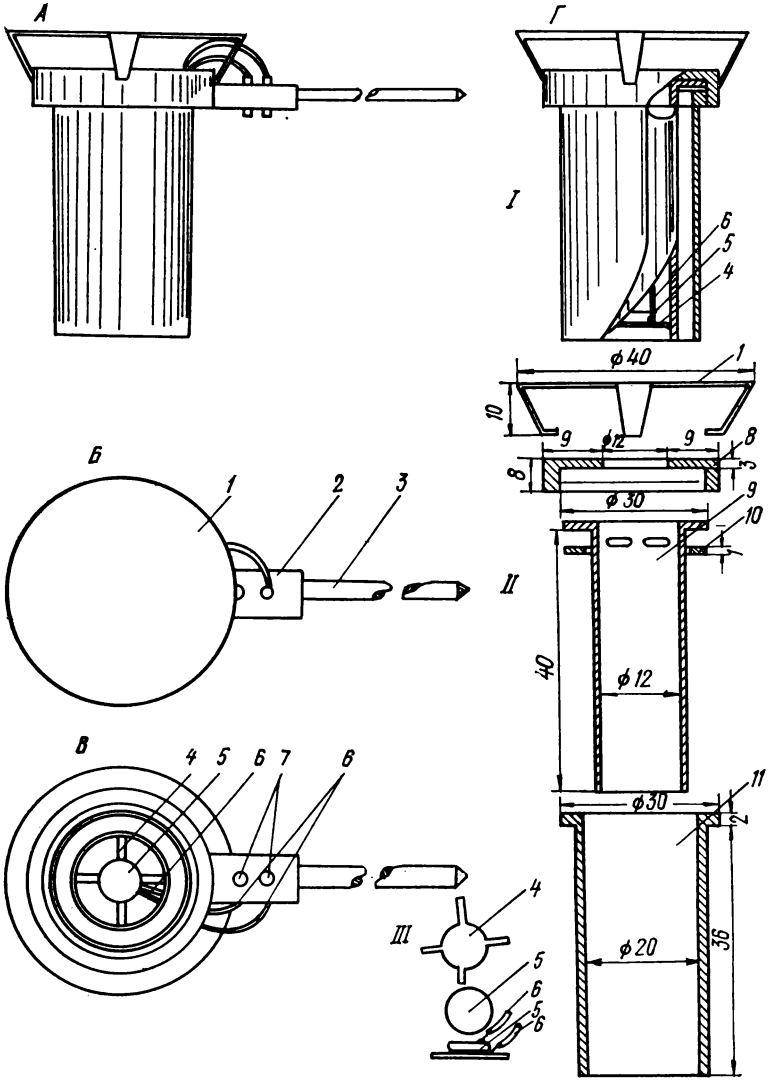


Рис. 5. Внешний вид и конструкция датчика для измерения температуры воздуха.

А — внешний вид датчика; *Б* — вид датчика сверху (*1* — зачерненный экран, *2* — брус из органического стекла для крепления контактов проводников и *3* — стальной стержень); *В* — вид датчика снизу (*4* — фиксатор из слюды, *5* — термосопротивление типа ТОС-М, *6* — проводники от датчика, *7* — контакты крепления проводников); *Г* — внешний вид арматуры датчика (*I* — конструкция арматуры; *II* — внутреннее устройство арматуры датчика: конструкция внутреннего (*9*) и внешнего (*11*) цилиндров, *8* — основа для крепления экрана, *10* — термоизоляционная прокладка; *III* — вид фиксатора и термосопротивления).

ным отградуировать шкалу измерителя. После тарировки термодатчиков собирается арматура, как это показано на рис. 5.

Установка датчиков на опытных площадках выполняется при помощи металлических стержней и захватов. Датчики для определения температуры припочвенного слоя воздуха при изучении термического режима внешней среды всходов или самосева сосны устанавливаются на высотах 2,5; 4,5; 30 *см* над поверхностью почвы. Соединительный кабель подвешивается на высоте 1,5 *м* с помощью столбов.

Аппаратура для измерения температуры корнеобитаемого слоя почвы

Прибор для определения температуры корнеобитаемого слоя почвы выполнен аналогично рассмотренному. Он состоит из измерительной схемы — неравновесного моста, датчика — термосопротивления, измерителя — микроамперметра типа М-24 и стабилизированного источника питания. Все детали такие же, как и у прибора для измерения температуры припочвенного слоя воздуха (см. рис. 4). Отличается только арматурой датчика, которая состоит из медного конуса, термоизоляционной втулки и стальной штанги (рис. 6).

Аппаратура для измерения температуры деятельного слоя почвы

Прибор для измерения температуры деятельного слоя почвы аналогичен предыдущему (см. рис. 4). Его датчиком является термобатарея — 41 термопара, включенные последовательно. Холодные концы термопар помещены в металлической основе, куда вставлено и полупроводниковое термосопротивление, с помощью которого определяется температура их холодных спаев (рис. 7). Датчик посредством изолированных проводников длиной до 25—50 *м* соединяется с измерительной схемой. Для изготовления основания взят материал с достаточно большой теплоемкостью (алюминий). Оно выполнено в виде прямоугольного бруска размером 104×20×11 *мм*. В торце бруска выпиливаются 41 отверстие, куда вставляются «холодные спаи термопар», и заливаются пластиком АКР-7. В центре основания высверливается отверстие под термосопротивление. Последнее, как и холодные спаи, укрепляется в бруске. Затем брусок с двух сторон закрывается тонкими алюминиевыми пластинками.

Термопары изготовляются из хромелевой и манганиновой проволоки диаметром 0,1 *мм* в лаковой изоляции. Предварительно проволоки скручиваются. Рабочая часть термопар очищается от лака, затем сваривается. Тарировка батарей выполнена тем же способом, что и у обычных термопар, т. е. определена термо-э. д. с. батареи при повышении температуры изме-

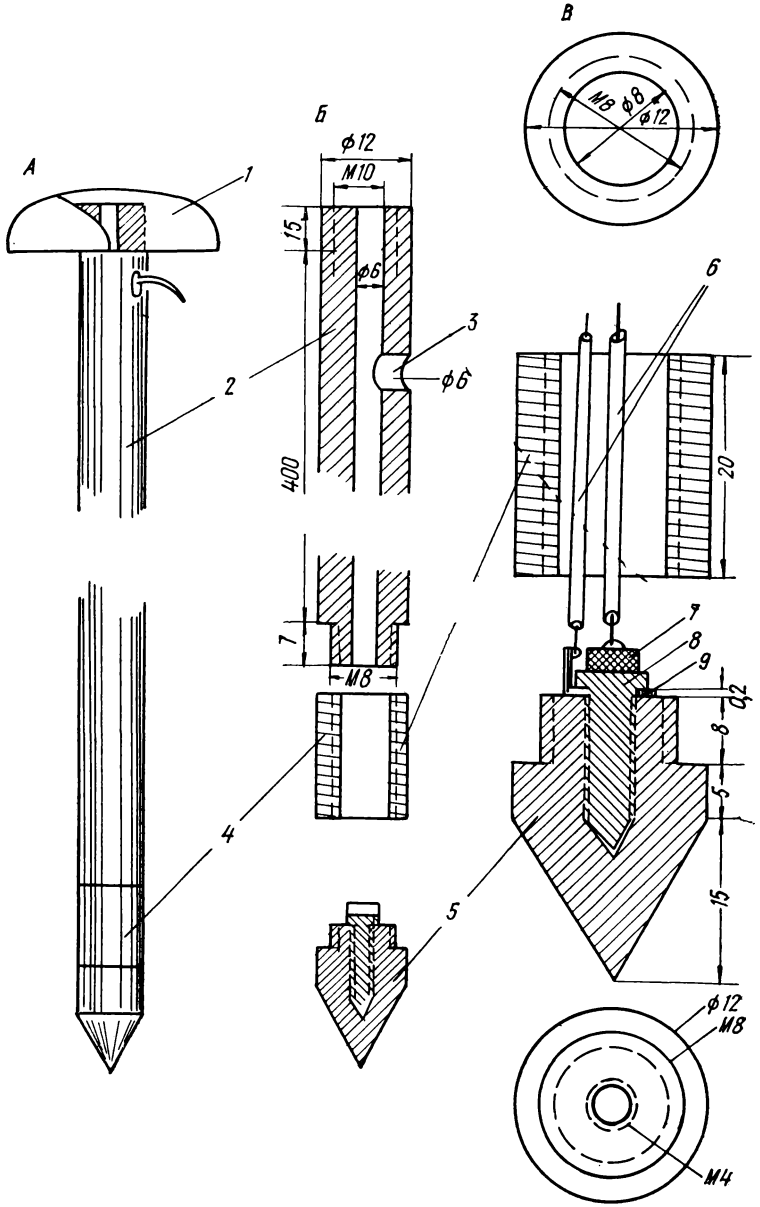


Рис. 6. Конструкция и арматура датчика для определения температуры почвы.

А — внешний вид арматуры; *Б* — конструкция штанги и термоизоляционной муфты; *В* — конструкция крепления датчика к наконечнику.
1 — ручка из органического стекла, *2* — штанга (стальная труба), *3* — отверстие для проводников, *4* — термоизоляционная муфта, *5* — медный наконечник, *6* — проводники от датчика, *7* — термосопротивление ТОС-М, *8* — медный винт, *9* — контактная шайба из латуни.

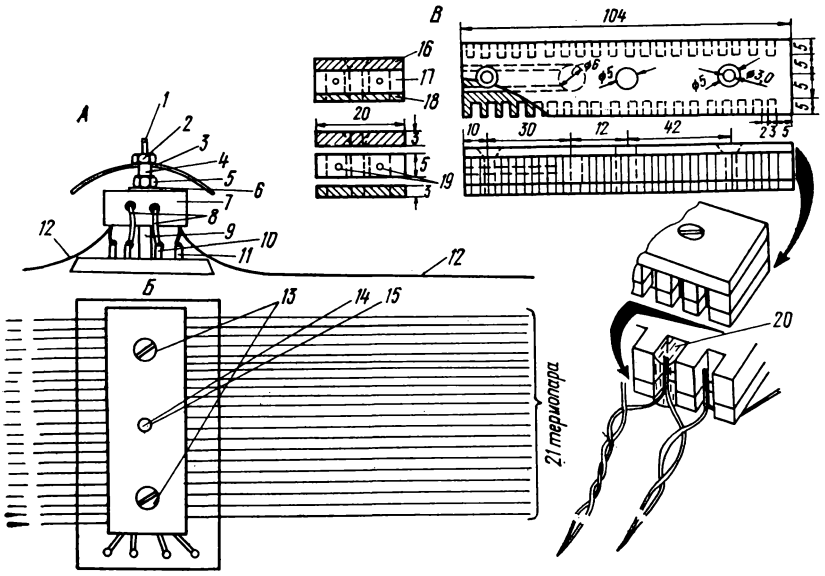


Рис. 7. Конструкция термобатареи для определения температуры деятельного слоя почвы.

А — термобатарея со стороны проводников; *Б* — вид термобатареи сверху (экран удален); *В* — поперечное сечение основы термобатареи.

1 — стержень для крепления всех узлов термобатареи, *2, 5* — крепежные гайки, *3* — экран из латуни, *4* — втулка, *6* — шайба, *7* — основа термобатареи, *8* — проводники термосопротивления, *9* — втулка, *10* — выводы от термобатареи, *11* — клеммы для крепления проводников, *12* — термопары; *13* — головки винтов, скрепляющих основу термобатареи, *14* — термоизоляционная втулка, *15* — отверстие под термоизоляционную втулку; *16* — верхняя крышка (алюминий), *17* — основа термобатареи, *18* — нижняя крышка термобатареи (алюминий), *19* — отверстия для проводников термосопротивления; *20* — ячейки для крепления холодных спаев термопар.

ряемой среды от 0 до +50° С и в обратном порядке. Внешний вид термобатареи показан на рис. 8.

Для определения температуры холодных спаев термопар, как показано выше, используется термосопротивление, вмонтированное в алюминиевый брусок вместе с холодными спаями. Термосопротивление в свою очередь включается в одно из плеч неравновесного моста (см. рис. 4). Измеритель разбаланса моста одновременно используется для определения и температуры холодных спаев термопар, и величины термо-э. д. с., возникающей в результате нагрева горячих спаев.

Измерение температуры припочвенного слоя воздуха, деятельного и корнеобитаемого слоев почвы

Измерение температуры воздуха. 1. Датчик вместе с арматурой подвешивается на нужной высоте от поверхности почвы. Для этого в почву вертикально вводится металлический стержень. К нему с помощью стандартного зажима от химического

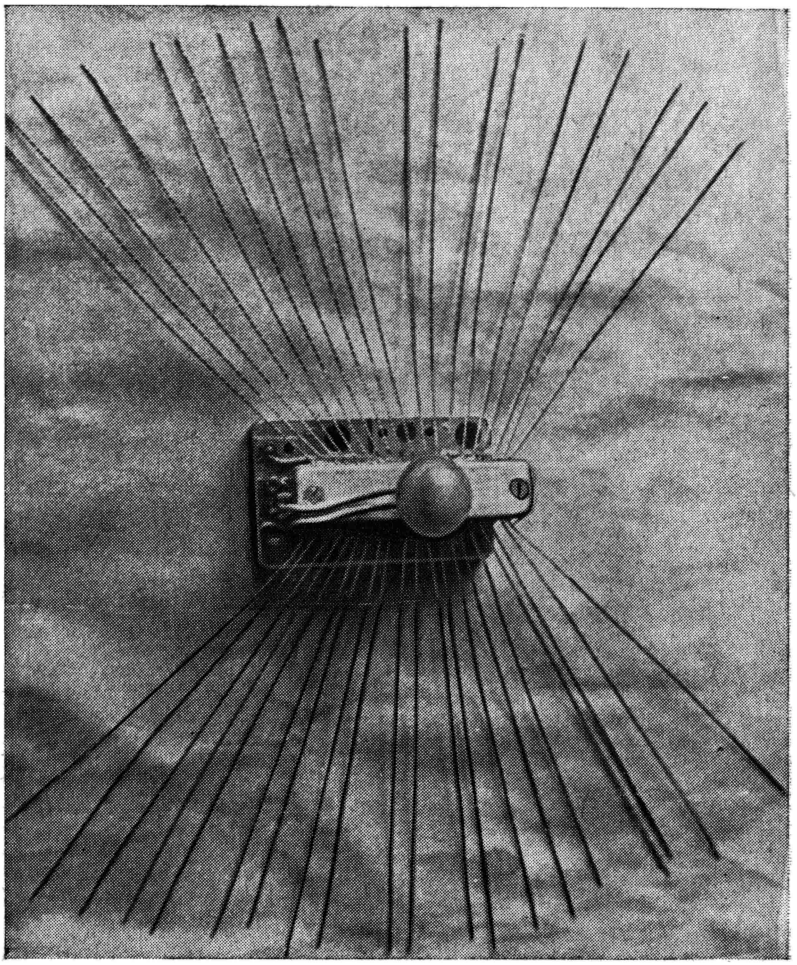


Рис. 8. Внешний вид термобатареи.

штатива прикрепляется стержень арматуры датчика. Нижний обрез экранных трубок арматуры должен быть на высоте, на которой измеряется температура воздуха.

2. Проводники датчика подключаются к контактам «а» и «в» разъема прибора (см. рис. 4).

3. При помощи выключателя Вк питание прибора Акк подключается к стабилизатору.

4. Снимается показание стрелки измерителя *И*. При этом ручка переключателя $П_1$ должна находиться в положении «+». Если стрелка измерителя отклоняется за «0», ручка переводится в положение «—».

Измерение температуры деятельного слоя почвы. 1. Термобатарея устанавливается на опытной площадке. Горячие спаи термобатареи располагаются веером вокруг ее основы.

2. Проводник от термосопротивления помещается в гнездо «а» разъема. Общий проводник от термобатареи и термосопротивления помещается в гнездо «в», а второй проводник от термобатареи — в гнездо «с».

3. Ручка переключателя $П_2$ устанавливается в положение «1» и снимается показание стрелки индикатора. Если стрелка перейдет за «0», тогда ручка переключателя устанавливается в положение «—». После этого снимаются показания стрелки индикатора.

4. Ручка переключателя $П_2$ ставится в положение «II». Показания снимаются аналогично пункту 4 раздела «Измерение температуры воздуха». Затем проводят следующий расчет.

Первое измерение дает разность температуры холодных и рабочих спаев термопар, второе — величину холодных спаев термопар. Для получения температуры деятельного слоя почвы необходимо сложить с учетом знака обе величины температур. Полученная величина является средней арифметической суммы температур 41 точки, поэтому дальнейшая математическая обработка материала не нужна.

Измерение температуры корнеобитаемого слоя почвы. 1. Датчик помещается в почву обычным способом.

2. Проводники датчика присоединяются к гнездам «а» и «в» разъема.

3. Измерения проводятся аналогично указанному в пунктах 3, 4 раздела «Измерение температуры воздуха».

ФОТОЭЛЕКТРИЧЕСКИЙ МЕТОД И АППАРАТУРА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СВЕТОВОГО РЕЖИМА РАСТЕНИЙ

Мозаичное распределение солнечной энергии по площади под пологом леса, а также непрерывное ее изменение в течение суток и в более короткие промежутки времени являются препятствием для ее учета обычными методами и аппаратурой. Так, определение средней освещенности под пологом леса с помощью люксметра требует большого числа измерений и их математической обработки. Для этой цели необходима аппаратура, с помощью которой освещенность могла бы учитываться непрерывно на многочисленных точках участка. Полученная таким способом величина, отнесенная к единице площади или времени, была бы достаточно близка к средней освещенности. Подобными возможностями обладают фотоинтегральный метод и аппаратура.

Предлагаемые автором метод и аппаратура для интегрального учета радиации являются дальнейшей разработкой фотоинтегрального метода и аппаратуры, предложенных ранее (Белл

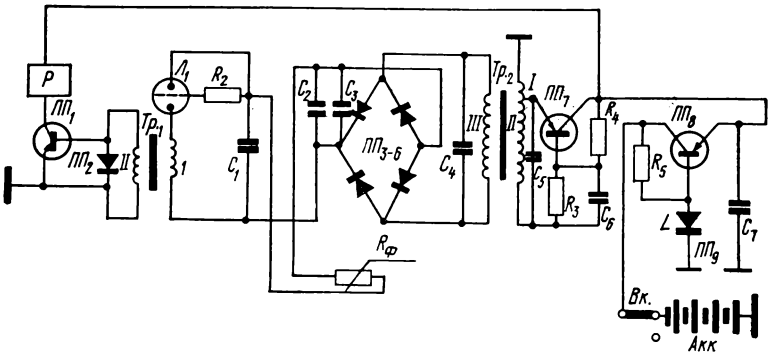


Рис. 9. Принципиальная схема фотоинтегратора.

Сопротивления: $R_ф$ — фотосопротивление типа ФСК-2, R_2 — 90 *ком*, $R_{3,\ 5}$ — 510 *ом*, R_4 — 10 *ком*; конденсаторы: C_1 — 1 *мф*/200 *в*, $C_{2,\ 3}$ — 20 *мф*, C_{4-6} — 0,01 *мф*, C_7 — 2000 *мф*/12 *в*; полупроводники: $ПП_1$ — П15, $ПП_2$ — Д808, $ПП_{3-6}$ — Д226В, $ПП_{7,\ 8}$ — П15, $ПП_9$ — КС156А; трансформаторы: $Тр_1$ — железо Ш10×10 (I — 50 витков, провод 0,3; II — 100 витков, провод 0,1), $Тр_2$ — железо Ш10×10 (I — 130 витков; II — 15—30 витков; III — 120 витков, провод ПЭЛ-0,3); лампа $Л_1$ — ЛПХ-90; источник питания (Акк) — 7 аккумуляторов типа Д-0,25; выключатель — ТП1-2; счетчик *Р* — электромеханический от установки радиометра Б-2.

и др., 1959; Рееманн, 1962, и др.), но с учетом особенностей изучаемого объекта и задач исследований. В его основу положен прием суммирования на конденсаторе токов фотопреобразователя.

Схема и работа фотоинтегратора

Прибор для определения солнечной радиации интегральным методом состоит из следующих узлов: фотопреобразователя (типа ФСК-2), накопительной емкости C_1 — конденсатора с малой величиной утечки, разрядной цепи (сюда относятся лампа $Л_1$ и первичная обмотка трансформатора), усилителя амплитуды импульсов, счетчика электрических импульсов, источника питания. Принципиальная схема прибора приведена на рис. 9.

Прибор работает так. Скорость зарядки конденсатора C_1 определяется величиной сопротивления $R_ф$, которая в свою очередь зависит от освещенности: чем выше освещенность, тем меньше сопротивление. При достижении на конденсаторе напряжения, равного напряжению зажигания лампы $Л_1$, происходит его разряд через эту лампу. Для газоразрядных ламп напряжение зажигания значительно выше напряжения потухания. В связи с этим на конденсаторе остается заряд, величина которого равна напряжению погасания лампы. После разрядки конденсатор опять заряжается через сопротивление $R_ф$ до напряжения зажигания лампы $Л_1$. Зарядка и разрядка конденсатора продолжается, пока через сопротивление $R_ф$ проходит ток.

В момент прохождения импульса через лампу $Л_1$ через первичную обмотку трансформатора $Тр_1$ протекает ток, который вызывает появление тока в его вторичной обмотке. Вторичная обмотка трансформатора $Тр_1$ зашунтирована опорным диодом $ПП_2$ с таким расчетом, что при совпадении полярности тока и полярности включения диода на концах обмотки появляется напряжение. Причем к базе триода $ПП_1$ подводится отрицательное напряжение, а к эмиттеру — положительное. Величина отрицательного напряжения стабилизирована диодом, что предохраняет триод от пробоя. В момент потухания лампы во вторичной обмотке появляется второй импульс с обратной полярностью. Для этого импульса диод открыт, и он целиком гасится, не поступая к триоду. При отсутствии импульса триод закрыт положительным напряжением, поступающим через вторичную обмотку трансформатора. При поступлении отрицательного импульса на базу триода он открывается, и обмотка электромеханического счетчика импульсов P оказывается под напряжением. В этот момент счетчик отмечает прохождение одного импульса.

Измерительная часть прибора питается от стабилизированного источника питания, который состоит из аккумулятора Акк и стабилизатора R_5, $ПП_{8,9}$, C_7. С его выхода снимается напряжение, равное $6 \pm 0{,}01$ *в*. Этим напряжением питается цепь счетчика и преобразователь напряжения, который состоит из трансформатора $Тр_2$, триода $ПП_7$, сопротивлений $R_{3,4}$ и конденсаторов C_{4-6}. С его помощью низковольтное напряжение, равное $6 \pm 0{,}01$ *в*, преобразуется в высоковольтное (110 *в*). С помощью выпрямительного моста $ПП_{3-6}$ оно выпрямляется и поступает на измерительную схему прибора. Для фильтрации выпрямленного напряжения используется электролитический конденсатор C_3.

Применение стабилизированного источника питания вызвано следующим. Время зарядки конденсатора C_1 определяется не только величиной сопротивления фотопреобразователя, но и величиной напряжения, питающего измерительную цепь. Если напряжение питания не стабильно, то и время зарядки будет меняться. Стабилизация напряжения исключает его влияние на время зарядки конденсатора.

Особенность прибора в том, что в качестве его датчика применено фотосопротивление, которому присуща высокая стабильность во времени и небольшие габариты. Примененный в приборе тип фотосопротивлений ФСК-2 имеет следующие характеристики. Активное сопротивление в темноте 10^7 *ом*. Рабочее напряжение фотосопротивления 100 *в*. При этом напряжении сила тока неосвещенного сопротивления равна 10 *мка*, при освещении 200 *лк* ток увеличивается до 800 *мка*. Удельная чувствительность фотосопротивления 1500 *мка/мл·в*. В первые 50 *ч* работы чувствительность фотосопротивления уменьшается, а в дальнейшем остается практически постоянной. Фотосопротивле-

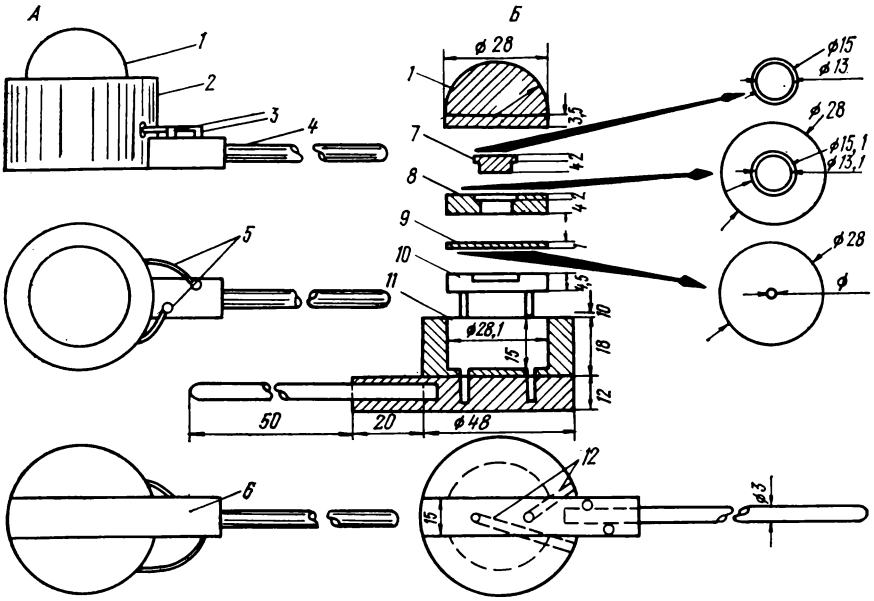


Рис. 10. Внешний вид и конструкция арматуры датчика.

А — внешний вид арматуры; *Б* — конструкция арматуры.
1 — полусфера из молочного органического стекла, *2* — основа арматуры, *3* — контакты для крепления проводников, *4* — металлический стержень, *5* — проводники от фотосопротивления, *6* — брусок из органического стекла, *7* — светофильтры, *8* — кольцо для установки светофильтров, *9* — металлическая шторка для ограничения мощности светового потока, *10* — фотосопротивление ФСК-2, *11* — основа арматуры, *12* — отверстие для проводников датчика.

ния типа ФСК-2 имеют наибольшую чувствительность в диапазоне 0,6 *мк* (практически от 0,3 до 0,9 *мк*). Сопротивления данного типа могут работать в интервале температур от —60 до +85° С.

Для измерения радиации в разработанной конструкции прибора фотосопротивление используется вместе с двумя светофильтрами: первый с максимумом пропускания 380, второй — 710 *нм*. Конструкция арматуры датчика приведена на рис. 10.

Подборка фотосопротивлений для фотоинтегратора осуществляется следующим образом. Несколько сопротивлений включаются в цепь источника питания напряжением 100 *в* и освещаются 100-ваттной лампой, расположенной от них на расстоянии 0,5 *м*. Спустя 100 *ч* измеряется фототок. Отбираются сопротивления с одинаковой величиной фототока и проверяются на чувствительность. Для этого их помещают в специальный держатель, гарантирующий их расположение в одной плоскости, и удалением или приближением 100-ваттной лампы создают различную освещенность. Одновременно с этим определяется фототок каждого фотосопротивления. Для прибора отбираются только те фотосопротивления, чувствительность которых к изме-

нению освещенности одинакова. Затем определяется спектральная чувствительность фотосопротивлений, для чего используется фотоколориметрическая установка с фильтрами на 380 и 710 *нм*. Для прибора оставляются фотосопротивления с наибольшей чувствительностью в обоих спектрах. На этом выбор сопротивлений заканчивается.

Градуировка фотоинтегратора производится с помощью пиранометра в ясную погоду, когда радиация устойчива, при высоте солнца не ниже 20°. Величина солнечной радиации устанавливается в *кал/см²·мин*. В это же время учитывается количество импульсов, отмеченных счетчиком фотоинтегратора. После набора нужного количества точек по величинам радиации строится график зависимости между величиной солнечной радиации (*кал/см²·мин*) и количеством импульсов в 1 *мин* при данной радиации.

Измерения с помощью фотоинтегратора

Фотоинтегратор используется для определения средней освещенности на открытом месте и под пологом леса, а также количества приходящей солнечной энергии к определенной площади за определенное время. В стационарном варианте при достаточно мощном источнике питания с помощью фотоинтегратора можно определить количество пришедшей энергии к данной поверхности за сутки и вегетационный период.

Измерения средней освещенности на открытом месте: а) фотодатчик прибора закрепляется на стержне длиной 1,2—1,5 *м*;

б) с помощью выключателя Вк включается источник питания Акк и одновременно секундомер;

в) датчик на стержне перемещается параллельно поверхности почвы на высоте 1—1,5 *м* сначала с севера на юг, затем с запада на восток; перемещение датчика длится 10 *мин*, затем по счетчику отмечается количество импульсов, которое делится на 10 и полученная величина А принимается за 100%.

Измерения средней освещенности под пологом леса. Пункты а, б и в предыдущего раздела выполняются так же, как и на открытом участке;

г) далее, отмечается время по секундомеру и количество импульсов по счетчику фотоинтегратора;

д) количество импульсов делится на время, полученная величина Б принимается за x;

е) из пропорции $А/100\% = Б/x$ находится значение x. Затем по таблице или графику определяется среднее значение освещенности (*лк*).

Измерение прихода солнечной энергии к определенной площади за продолжительный отрезок времени: а) датчик фотоинтегратора устанавливается на опытном участке с помощью

стального стержня, помещенного в почву (установка фотодатчика аналогична установке термодатчика для определения температуры припочвенного слоя воздуха);

б) в определенное время суток включается фотоинтегратор на 10 *мин*; получаемые величины делятся на 10;

в) с помощью тарировочных кривых или таблиц, полученных при градуировке, определяется количество энергии (*кал/мин*), приходящей к данному участку.

МЕТОДИКА И АППАРАТУРА ДЛЯ ИЗМЕРЕНИЯ ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО СОПРОТИВЛЕНИЯ ПРИКАМБИАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА ТКАНЕЙ СТВОЛА

Общие положения и обоснования метода

Известно, что электропроводность тканей растений зависит от их анатомических, химических и геометрических особенностей, которые определяются физиологическим состоянием организма в целом (Кренке, 1950; Кертис, 1937). Это позволяет в какой-то степени заменить обычные визуальные методы, основанные на оценке внешних морфологических признаков, электрическим методом, который позволяет получить комплексную характеристику дерева.

Для объяснения влияния перечисленных особенностей на электрическое сопротивление тканей воспользуемся уравнением, выражающим электропроводность цепи электрод — раствор — электрод:

$$g + \frac{6{,}28jl}{ln\frac{d}{r}},$$

где r — радиус электродов; d — расстояние между электродами; l — глубина погружения электродов в раствор; j — удельная электропроводность.

Так как значение величин d и r постоянно для одного датчика, то электропроводность данной цепи определяется глубиной погружения электродов и удельной электропроводностью. Установлено, что электрическое сопротивление прикамбиального комплекса тканей ствола, например у сосны, коррелятивно зависит от его толщины и обводненности (Каширо, 1960, 1970).

Схема прибора

Электрическое сопротивление тканей прикамбиального комплекса определяется на переменном токе частотой 100 и 10 000 *гц*. Использование двух частот объясняется тем, что ткани, в зависимости от их функционального состояния, по-разному проводят ток разной частоты.

Для определения электрического сопротивления тканей прикамбиального комплекса ствола у сосны сконструирован прибор, аналогичный прибору для определения влажности почвы (см. рис. 2). Различие в конструкции приборов заключается в следующем. Для получения второй частоты (10 000 *гц*) в прибор введены переключатель $П_3$ и два конденсатора по 0,0005 *мф* ($C_А$ и $C_Б$) (рис. 11).

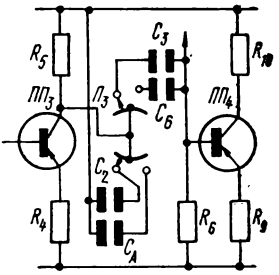


Рис. 11. Принципиальная схема узла прибора для измерения электрического сопротивления прикамбиального комплекса тканей ствола у сосны.

В приборе применен электролитический преобразователь сопротивления, имеющий конструкцию в виде вилки, электроды которой жестко закреплены в ручке из органического стекла (рис. 12). Жесткая конструкция датчика делает постоянным такие его параметры, как d и r. Все остальные узлы прибора аналогичны узлам и деталям прибора для определения влажности песчаных и супесчаных почв.

Градуировка прибора выполняется с помощью магазина сопротивлений в следующем порядке. Для установки нуля выход прибора накоротко замыкается с помощью переключателя $П_3$ (положение ручки «1», см. рис. 2). После этого к выходу прибора Z присоединяется магазин сопротивлений. Затем ручка переключателя $П_3$ переводится в положение «2», и с помощью магазина сопротивлений устанавливается необходимая величина сопротивления. После этого отмечается показание стрелки измерителя или на шкале прибора, или в таблице. Градуировка всей шкалы прибора аналогична градуировке прибора для определения влажности почв.

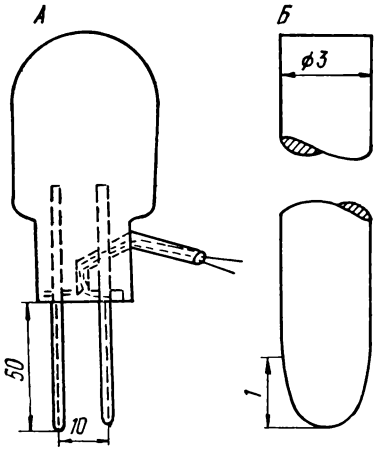


Рис. 12. Внешний вид датчика (*А*) и его электродов (*Б*) для определения электрического сопротивления.

Измерение электрического сопротивления тканей

Измерение электрического сопротивления прикамбиального комплекса тканей выполняют в такой последовательности (см. рис. 2):

1. Ручка переключателя $П_1$ устанавливается в положение «2».

2. Ручка переключателя $П_2$ ставится в положение «2». Стрелка измерителя *И* должна показать *7—9 в*.

3. Ручка переключателя $П_2$ переводится в положение «3». Стрелка измерителя должна показать 6±0,01 *в*.

4. Ручка переключателя $П_2$ ставится в положение «4», $П_3$ — в положение «1». Затем с помощью ручки переменного сопротивления R_{15} стрелка измерителя устанавливается в крайнее положение.

5. Ручка переключателя $П_2$ переводится в положение «5».

6. Датчик прибора помещается в ткани прикамбиального комплекса на всю их толщину.

7. Снимаются показания стрелки измерителя при частоте 100 *гц*. При этом ручка переключателя $П_3$ (см. рис. 11) находится в положении «а».

8. Ручка переключателя $П_3$ устанавливается в положение «б», и производится отсчет показаний стрелки измерителя при частоте тока 10 000 *гц*.

9. После окончания измерений ручки переключателей $П_1$ и $П_2$ устанавливаются в положение «1».

КОМБИНИРОВАННЫЙ ПРИБОР ДЛЯ ИЗМЕРЕНИЯ ПАРАМЕТРОВ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ ИХ ОНТОГЕНЕЗА

Рассмотренные ранее приборы выполнены с таким расчетом, что их можно объединить с помощью блока переключателей в единое целое. На рис. 13 показана блок-схема установки «Лесной эколог». Она имеет дополнительно включенные узлы, люксметр и омметр, что позволяет измерять температуру воздуха, деятельного и корнеобитаемого слоев почвы, влажность почвы, солнечную энергию, приходящую к поверхности за определенное время, освещенность и полное электрическое сопротивление прикамбиального комплекса тканей ствола у древесных растений. Принципиальная схема «Лесного эколога» приведена на рис. 14.

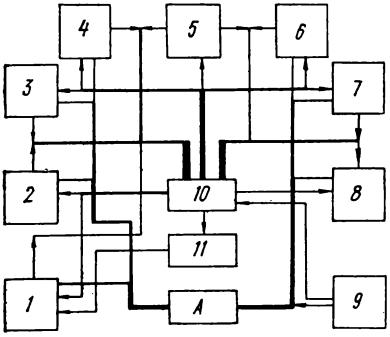


Рис. 13. Блок-схема «Лесного эколога»:

1 — фотоинтегратор, *2* — относительный люксметр, *3* — влагомер, *4*, *5* — первый и второй электротермометры, *6* — термоблок для измерения температуры деятельного слоя почвы, *7* — импедансметр, *8* — блок измерителей, *9* — омметр, *10* — коммутатор, *11* — преобразователь, стабилизатор, выпрямитель; *A* — разъем для контактов датчиков.

Узел для измерения температуры воздуха собран по мостовой схеме, в одно из плеч которого включено термосопротивление $R_т$. Принципиальная схема узла аналогична схеме, приведенной на рис. 4. Детали узла: сопротивление R_{12} — R_{15}, переменное сопротивление R_{11}.

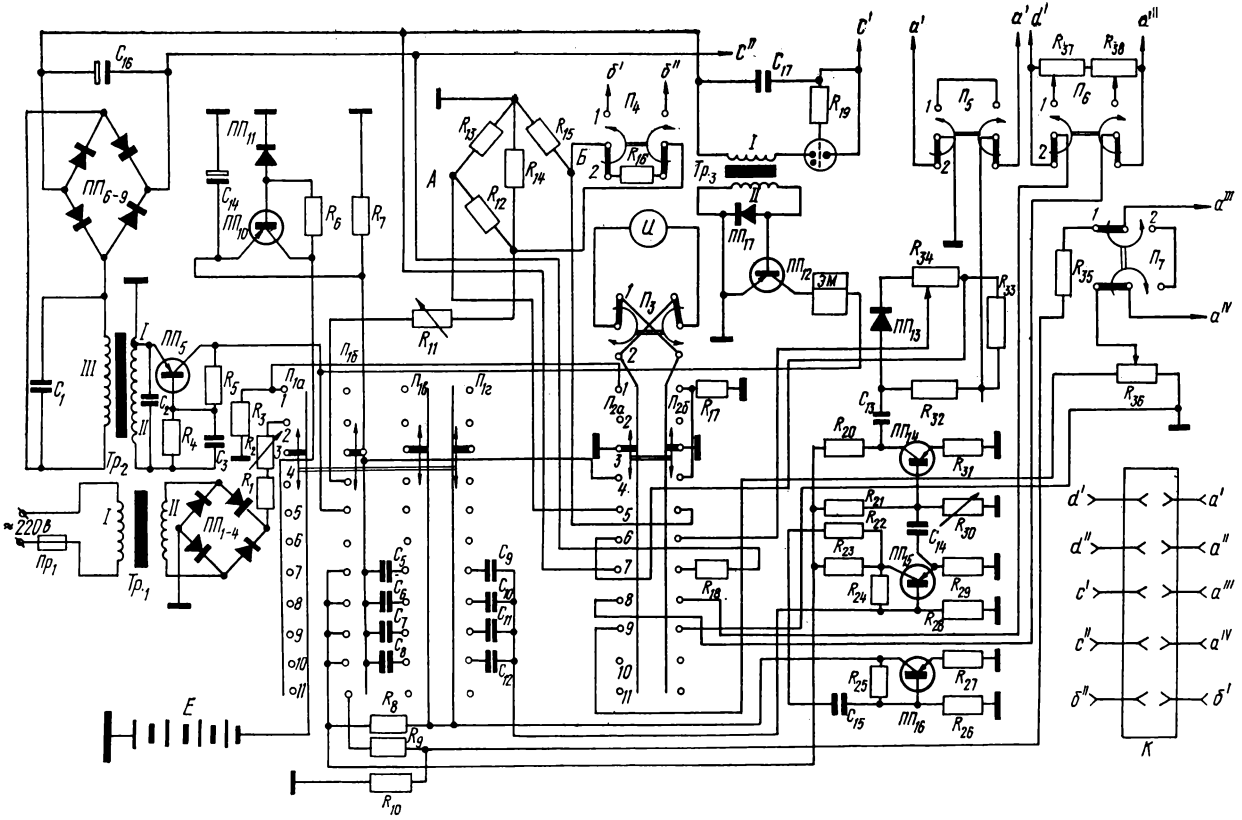


Рис. 14. Принципиальная схема прибора «Лесной эколог».

(Контакты *4—11* переключателя $П_{1а}$ соединены так, как это показано на рис. 15).

Для измерения температуры корнеобитаемого слоя почвы и температуры холодных спаев термобатареи используется этот же узел.

Узел для измерения температуры деятельного слоя почвы состоит из термобатареи, показанной на рис. 7, и измерителя *И*.

Узел для измерения освещенности собран на сопротивлениях R_{37}, R_{38}, переключателя $П_6$ и измерителя *И*.

Узел для определения приходящей солнечной энергии фотоинтегральным методом состоит из преобразователя напряжения (его детали $Тр_2$, R_4, R_5, C_{1-3}, $ПП_{5-9}$, C_{16}), накопительной ячейки ($Тр_3$, C_{17}, R_{19}, $Л_1$), счетчика электрических импульсов ($ПП_{12}$, $ПП_{17}$, *ЭМ*).

Узел для определения влажности почв омическим методом и полного электрического сопротивления прикамбиального комплекса тканей ствола у древесных растений состоит из генератора ($ПП_{15,\ 16}$, R_{21-30}, R_8, C_{5-12}, C_{15}), усилителя ($ПП_{14}$, $R_{31,\ 20}$, $C_{13,\ 14}$) и измерительной схемы (R_{32-34}, $ПП_{13}$).

Узел для определения активного сопротивления — омметр ($R_{9,10}$, R_{35-36}, измеритель *И*). Его можно использовать для определения активного сопротивления почвенных блоков, тканей прикамбиального комплекса ствола у древесных растений.

Питание всех узлов осуществляется от стабилизированного источника питания, состоящего из аккумулятора и стабилизатора. Узлы прибора коммутируются с помощью нескольких переключателей. В качестве измерителей используются микроамперметр *И* и электромеханический счетчик электрических импульсов ЭМ. Все выходы узлов выведены на клеммы разъема *К*.

Датчики «Лесного эколога»

Для измерения температуры воздуха в «Лесном экологе» используется датчик, состоящий из термосопротивления и арматуры (см. рис. 5). Измерение температуры почвы выполняется датчиком (см. рис. 6). Определение температуры деятельного слоя почвы выполняется с помощью термобатареи (см. рис. 7).

Для определения освещенности используется селеновый фотоэлемент от люксметра Ю-16. При освещенности 50—100 тыс. *лк* датчик закрывается фильтром, который входит в комплект люксметра. Датчиком для определения солнечной энергии фотоинтегральным методом является фотосопротивление с арматурой (см. рис. 10).

В «Лесном экологе» для определения влажности почв используются почвенные блоки (конструкция одного из них приведена на рис. 3).

Измерение полного электрического сопротивления выполняется при помощи электролитического преобразователя сопротивлений. Этот датчик представляет собой вилку с электродами, жестко закрепленными в ручке (см. рис. 12).

Работа отдельных узлов «лесного эколога»

Принцип работы большей части узлов «Лесного эколога» показан в первых четырех разделах. Здесь мы остановимся лишь на работе тех узлов, которые не рассматривались, тогда как анализ их позволяет полнее ознакомиться с прибором.

Центральное положение в конструкции «Лесного эколога» занимает блок переключателей (см. рис. 14). С помощью коммутационного устройства осуществляется ряд операций, позволяющих использовать в нескольких узлах один и тот же измеритель и источник питания, а также одновременно с этим проверить работу отдельных узлов, напряжение на аккумуляторе и на выходе стабилизатора. Это значительно облегчает эксплуатацию прибора, делает его более надежным, уменьшает его габариты и вес.

Блок коммутации состоит из двух галетных переключателей $П_{1абвг}$ и $П_{2аб}$ (см. рис. 14). Все остальные переключатели используются как вспомогательные.

Переключатель $П_{1абвг}$ — на четыре секции и одиннадцать положений. Он используется для подключения источника питания к зарядному и разрядному устройствам. При помощи его меняются емкости C_{5-12} в генераторе синусоидальных колебаний. Электромонтажная схема переключателя $П_{1абвг}$ приведена на рис. 15.

Первая секция переключателя $П_{1а}$ занята цепями блока питания. К ее основному подвижному контакту подключен аккумулятор своим отрицательным полюсом. К первому неподвижному контакту «1» присоединено сопротивление R_3 нагрузки аккумулятора. Когда подвижный контакт этой секции соединяется с первым контактом (положение «1»), то сопротивление R_3 включается параллельно аккумулятору и является его нагрузкой. Эта схема используется для формовочной разрядки аккумулятора. При положении подвижного контакта «2» аккумулятор присоединяется к зарядному устройству через сопротивления R_1 и R_2. Эта цепь используется для зарядки аккумулятора. Положение «3» соответствует отключению аккумулятора от всех узлов прибора. В этом положении прибор находится в нерабочем режиме.

Положения «4—11» подвижного контакта переключателя $П_{1а}$ соответствуют подключению аккумулятора к стабилизатору, выход которого подключен к подвижному контакту второй секции ($П_{1б}$) переключателя $П_{1абвг}$. Вторая секция используется при подведении стабильного напряжения к различным узлам прибора для поочередного подключения конденсаторов C_{5-8} к генератору. Под стабильное напряжение заняты контакты 4—11. Третья секция ($П_{1в}$) используется для поочередного подключения конденсаторов C_{9-12} к генератору, четвертая — аналогично третьей.

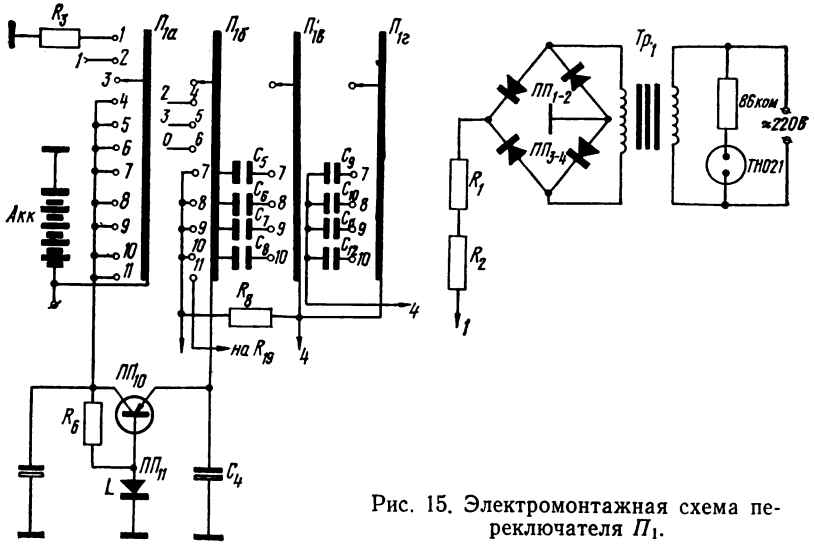


Рис. 15. Электромонтажная схема переключателя $П_1$.

Переключатель $П_{2аб}$ (электромонтажную схему см. на рис. 16) применен для подключения микроамперметра к различным узлам «Лесного эколога». Он галетный, на две секции, имеет одиннадцать переключений.

Положение «1» подвижного контакта соответствует включению микроамперметра в схему вольтметра, который показывает напряжение на аккумуляторе. Его предел измерения 12 *в*.

Положение «3» — микроамперметр зааретирован. К его концам присоединен проводник с малым сопротивлением.

Положение «4» — микроамперметр включен в схему вольтметра, которым измеряется напряжение на выходе стабилизатора.

В положении «5» микроамперметр подключается к точкам А и Б моста, используемого для определения температуры.

Положение «6» соответствует включению микроамперметра в схему измерителя влажности и полного электрического сопротивления тканей прикамбиального комплекса.

Положение «7» — микроамперметр включен в схему вольтметра для измерения высоковольтного напряжения в цепи фотоинтегратора.

Положение «8» — микроамперметр включен в цепь люксметра и узла для измерения температуры деятельного слоя почвы.

При определении фототока фотоэлемента (определение освещенности) используется переключатель $П_6$. В этом случае его подвижные контакты находятся в положении «1». При измере-

нии термотока (определение температуры деятельного слоя почвы) эти контакты находятся в положении «2» (см. рис. 14). Для определения активного сопротивления почвенных блоков или тканей прикамбиального комплекса ствола у древесных растений используется положение «9».

Переключатель $П_3$ используется для изменения знака тока, поступающего на микроамперметр. В одном положении его подвижных контактов на микроамперметр подается ток одной полярности и стрелка отклоняется в одну сторону, при другом — полярность тока меняется на обратную и стрелка микроамперметра отклоняется в другую сторону. Этот переключатель применяют при измерениях температуры воздуха, деятельного и корнеобитаемого слоев почвы. Так, например, при температуре воздуха ниже нуля в точках А и Б моста ток имеет одну полярность, при положительной температуре — другую. А так как в «Лесном экологе» использован микроамперметр с нулем в начале шкалы, то его стрелка при плюсовой температуре отклоняется вправо, а при минусовой — влево. Это позволяет использовать одну шкалу для измерения как отрицательной, так и положительной температуры.

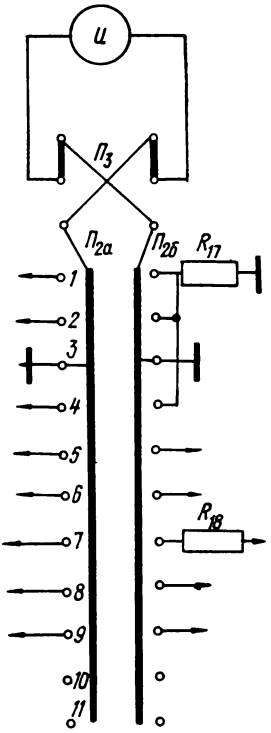


Рис. 16. Электромонтажная схема переключателей $П_2$ и $П_3$.

Ручки переключателей $П_1$ — $П_3$ выведены на лицевую сторону «фальш-панели» прибора «Лесной эколог».

Важным узлом прибора, от которого зависит работа всех его узлов, являются источник питания и стабилизатор. В качестве источника питания используется батарея из аккумуляторов типа Д-025. Запаса энергии хватает на 10—14 *ч* непрерывной работы, после чего ее необходимо зарядить. Для этого батарея с помощью переключателя $П_{1абвг}$ подключается к зарядному устройству через сопротивления R_{1-2}, а зарядное устройство — в сеть переменного тока. Зарядка батареи продолжается 18—20 *ч*.

В случае установки новой батареи ее необходимо отформовать. Для этого она заряжается в течение 20 *ч*, а затем разряжается через сопротивление R_3. Цикл заряда и разряда батареи необходимо повторить три-четыре раза. Затем батарея заряжается в течение 20 *ч* и используется в приборе.

В связи с тем, что в процессе работы напряжение на батарее изменяется, в приборе используется стабилизатор. Его ра-

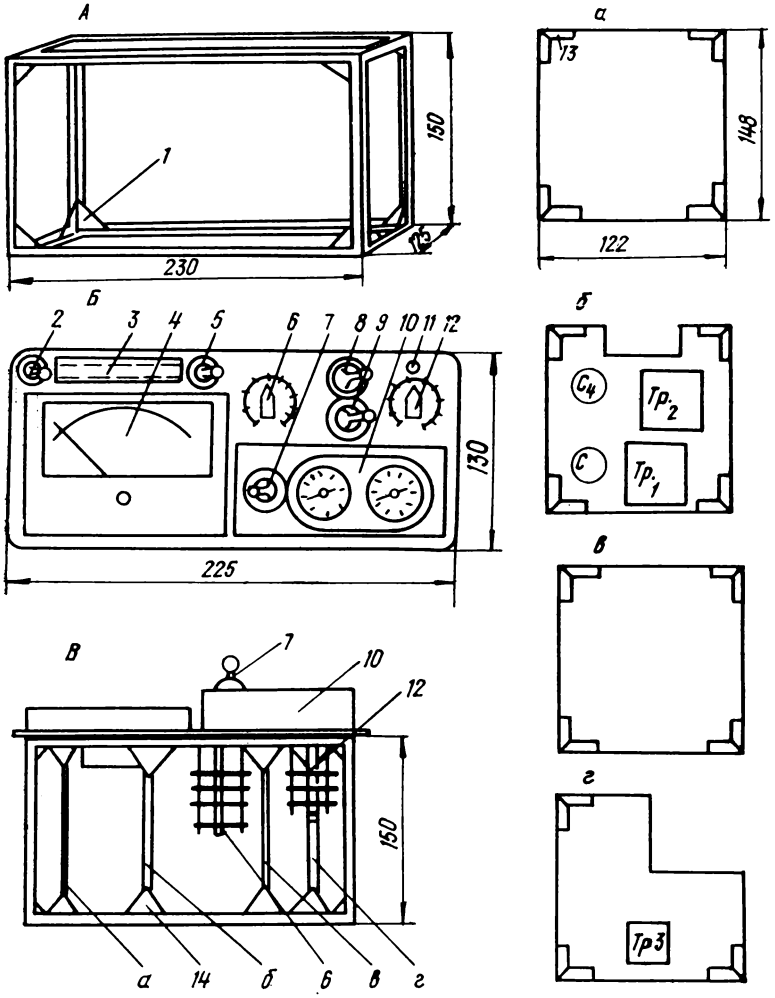


Рис. 17. Внешний вид и конструктивное оформление «Лесного эколога».

А — рама для установки монтажных плато; *Б* — расположение деталей на лицевой панели. *В* — (вид сбоку) расположение плато (а — плато 1-е, б — плато 2-е, в — плато 3-е, г — плато 4-е) и переключателей $П_1$ и $П_2$ в раме.
1 — уголки жесткости, *2* — переключатель $П_3$, *3* — разъем *К*, *4* — измеритель *И*, *5* — переключатель $П_4$, *6* — переключатель $П_1$, *7* — переключатель $П_5$, *8* — переключатель $П_6$, *9* — переключатель $П_7$, *10* — счетчик электрических импульсов ЭМ, *11* — переменное сопротивление R_{34}, *12* — переключатель $П_2$, *13* — угол из жести, *14* — уголок крепления платы к раме.

бота аналогична работе стабилизатора, использованного в приборе для определения влажности почвы (см. раздел «Омический метод и аппаратура для определения влажности почв»). На случай, если напряжение батареи будет значительно ниже

того, на которое рассчитан стабилизатор, в «Лесном экологе» предусмотрен контроль за напряжением на батарее на выходе стабилизатора. Он осуществляется с помощью микроамперметра, включаемого по схеме вольтметра. Для этого ручка переключателя $П_{2аб}$ ставится в соответствующее положение. Напряжение контролируется в начале работы прибора и в конце. Практически, если при измерениях влажности и электрического сопротивления напряжение на батарее не ниже 7 *в*, то дальнейшая работа прибора вполне возможна, если ниже, необходима подзарядка батареи.

Напряжение на выходе стабилизатора всегда должно быть в пределах 6±0,01 *в*. Любое отклонение от этой величины приводит к нарушению работы узлов. Детали стабилизатора: R_6, $ПП_{10,11}$, C_4. Зарядное устройство: $Тр_1$, $ПП_{1-3}$, $Пр_1$, $R_{1,2}$ (см. рис. 14).

Конструкция и монтаж прибора

Прибор конструктивно выполнен на четырех плато из органического стекла (рис. 17). На них размещены узлы и отдельные детали схемы. В свою очередь плато собраны на раме в один блок. К раме прикреплена лицевая панель прибора, на которой размещены все узлы фиксации и управления (ручки переменного сопротивления R_{34}, переключателей $П_{1-7}$, разъем *К*, измеритель *И*, электромеханический счетчик ЭМ).

Рама прибора изготовлена из уголков (жесть толщиной 0,1 *мм*). Из нее нарезаются полоски шириной 20 *мм*, которые изгибаются под прямым углом. Крепление уголков выполнено пайкой. Для жесткости рамы в ее углы впаиваются треугольники из жести толщиной 0,15 *мм*.

Лицевая панель («фальш-панель») выполнена из стали толщиной 0,25 *мм*. К раме панель прикрепляется болтами.

Монтажные плато изготовляются из органического стекла толщиной 2,5 *мм*. Их уголки закрываются жестью так, как это показано на рис. 17. При помощи пайки уголки крепятся к раме.

На первом плато собираются следующие узлы: генератор, усилитель, измерительная схема прибора для определения влажности почвы и электрического сопротивления тканей, измерительная схема омметра. На втором — монтируются выпрямитель, преобразователь напряжения, стабилизатор и источник питания. Источник питания (батарея аккумуляторов) в свою очередь собирается в трубке, изготовленной из органического стекла толщиной 0,5 *мм*. Трубка вместе с аккумулятором герметизируется и с помощью винтов крепится к плато. На третьем плато монтируются детали моста — сопротивления R_{11}, R_{14}, R_{16}. После монтажа детали покрываются гидростойким лаком. На четвертом плато собирается схема фотоблока.

Установка конденсаторов и сопротивлений на плато выпол-

няется так. После разметки плато с помощью нагретой иглы протыкают отверстия для закрепления проводников конденсаторов и сопротивлений. Весь монтаж деталей выполнен без дополнительных проводников. Удлинительные проводники использованы только для коммутации деталей с переключателем, трансформаторами и измерителями.

Параметры деталей прибора

В приборе использованы малогабаритные сопротивления и конденсаторы.

Сопротивления, ом

R_1—680
R_2—330 (переменное)
R_3—308
R_4—510
R_5—10
R_6—510
R_7—10000
R_8—4300
R_9—4500
R_{10}—1500
R_{11}—39000 (переменное)
R_{12}—15100
R_{13}—4300
R_{14}—100000
R_{15}—4300
R_{16}—15100
R_{17}—200000
R_{18}—2000000
R_{19}—90000
R_{20}—4300 (переменное)
R_{21}—4300 (подбирается)
R_{22}—680
R_{23}—150
R_{24}—10000
R_{25}—33000
R_{26}—12000
R_{27}—510
R_{28}—12000
R_{29}—270
R_{30}—10000 (переменное)
R_{31}—50
R_{32}—6000
R_{33}—7000
R_{34}—10000 (переменное)
R_{35}—25000
R_{36}—10000
R_{37}—100000 (переменное)
R_{38}—100000 (переменное)

Все постоянные сопротивления типа МЛТ переменные: $R_{34,\,36}$ типа ВЗР (А), все остальные малогабаритные.

Конденсаторы, мф

C_1—0,1
C_2—0,1
C_3—0,1
C_4—2000/12 *в*
C_5—0,5
C_6—0,05
C_7—0,005
C_8—0,0005
C_9—0,5
C_{10}—0,05
C_{11}—0,005
C_{12}—0,0005
C_{13}—10/12 *в*
C_{14}—20/12 *в*
C_{15}—10/12 *в*
C_{16}—20/200 *в*
C_{17}—1/200 *в* (конденсатор с незначительной утечкой)

Конденсаторы: $C_{1-3,\,5-12}$ — типа МБИ и ПМ; C_4 — типа К50-3, $C_{14,15}$ — типа ЭМ, C_{16} — типа ЭГЦ, C_{17} — типа МБГО.

Полупроводниковые приборы: $ПП_{1-4,\,6-9}$ — Д226В, $ПП_{5,\,10,\,12}$ — П201Е, $ПП_{11}$ — КС156А, $ПП_{13}$ — Д2Е, $ПП_{14-16}$ — П15, $ПП_{17}$ — Д808.

В качестве лампы $Л_1$ использован тиратрон типа МТХ-90.

Трансформаторы: $Тр_1$ — железо Ш20×25 (I — 1790 витков, провод ПЭВ 0,15, II — 150 витков, провод ПЭВ 0,4); $Тр_2$ — железо Ш10×10, (I — 131 виток, II — 15—30, III — 120, провод ПЭЛ — 0,3); $Тр_3$ — железо Ш10×10 (I — 50 витков, провод 0,3, II — 100 витков, провод ПЭЛ 0,1).

Переключатели: $П_1$ — галетный на 4 плато, 11 переключений; $П_2$ — галетный на 2 плато, 11 переключений, $П_{3-7}$ — тип ПК1-2.

В качестве источника питания в приборе используется батарея из семи аккумуляторов типа Д-025. Измерителем в приборе служит микроамперметр типа М-24 на 50 *мка*. Внутреннее сопротивление измерителя равно 1719 *ом*. В качестве счетчика использован счетчик электрических импульсов от установки Б-2. «Лесной эколог» помещен в ящике от стандартного «Гамма-влагомера».

Применение «лесного эколога»

Влажность почв определяется так же, как и с помощью уже описанного влагомера. В почву помещаются блоки с наполнителем, влажность которого определяется (если это супесчаная почва, то в качестве наполнителя используется супесь). После «смыкания» блоков с почвой измеряется их электрическое сопротивление и по тарировочной таблице или графику определяется влажность почвы. Сопротивление измеряют так. Ручку переключателя $П_{1абвг}$ (см. рис. 17) ставят в положение «6». Это соответствует измерению электрического сопротивления блока на частоте 100 *гц*. Затем ручку переключателя $П_{2аб}$ переводят в положение «4». В этом положении стрелка измерителя покажет напряжение на выходе стабилизатора. Оно должно быть равно 6±0,01 *в*. Если стрелка отклоняется за эти пределы, необходимо измерить напряжение на аккумуляторе. Для этого ручки $П_{2аб}$ и $П_{1абвг}$ переводятся в положение «1». При этом стрелка измерителя должна показать напряжение на аккумуляторе, которое должно быть не ниже 7 *в*. Если напряжение на аккумуляторе ниже, тогда он ставится на подзарядку путем включения в сеть 220 *в* на 12—18 *ч*.

Если напряжение на выходе стабилизатора не отличается от указанного значения, тогда ручка переключателя $П_{2аб}$ переводится в положение «6». При этом измеритель оказывается включенным в цепь схемы для измерения электрического сопротивления. Затем ручка переключателя $П_6$ переводится в положение «1». Стрелка измерителя должна отклониться до конца шкалы. Полное отклонение стрелки устанавливается с помощью ручки переменного сопротивления R_{34}. Ручка переключателя $П_6$ переводится в положение «2», а в гнезда a' и a'' разъема K (см. рис. 14) включается вилка проводников с зажимами, иду-

щих от блока. После этого по шкале измерителя определяется сопротивление блока (см. раздел «Омический метод и аппаратура для определения влажности почв»).

После окончания измерений переключатели $П_{1абвг}$, $П_{2аб}$ возвращаются в положение «3». Это соответствует отключенному источнику питания и замкнутому микроамперметру.

Температуру воздуха, деятельного и корнеобитаемого слоев почвы определяют следующим образом. После установки датчиков на опытных участках и проверки напряжения на выходе стабилизатора ручка переключателя $П_{1абвг}$ ставится в положение «4», ручка $П_{2аб}$ — в положение «5», а ручка $П_4$ — в положение «2». К мосту подключается питание, в его диагональ включается измеритель, а в плечо — константное сопротивление R_{16}. При этом стрелка измерителя должна оставаться на нуле. Затем к гнездам b' и b'' разъема K подключаются проводники от датчиков температуры воздуха. Ручка переключателя $П_4$ ставится в положение «1», и по показаниям стрелки измерителя определяется температура воздуха. После измерения температуры воздуха к гнездам b' и b'' разъема подключаются проводники от датчиков температуры почвы, и аналогично измеряется ее температура. В конце к гнездам d' и d'' разъема подключаются проводники от термобатареи, а к гнездам b' и b'' — от термосопротивления, регистрирующего температуру холодных спаев термопар. В первую очередь измеряется температура холодных спаев. После этого переключатель $П_{2аб}$ переводится в положение «8», ручка переключателя $П_6$ устанавливается в положение «2». По показаниям стрелки измерителя определяется температура горячих спаев термопар. Дальше поступают так, как это показано в разделе «Методы и аппаратура для измерения температуры припочвенного слоя воздуха, деятельного и корнеобитаемого слоев почвы». После проведения измерений ручки переключателей $П_{1абвг}$ и $П_{2аб}$ ставятся в положение «3».

Определение инсоляции с помощью «Лесного эколога» выполняется так же, как и прибором, рассмотренным в разделе «Фотоэлектрический метод и аппаратура для определения светового режима растений». Для этого ручка переключателя $П_{1абвг}$ переводится в положение «5», а $П_{2аб}$ — в положение «4». Если напряжение на выходе стабилизатора не выходит за указанные пределы, то ручка $П_{2аб}$ переводится в положение «7» — измерение напряжения на выходе преобразователя. Оно должно быть равно 11 *в*. После этого в гнезда q' и c'' разъема вставляются проводники от фотодатчика. На протяжении всего времени определения величины инсоляции на выходе преобразователя контролируется напряжение.

Для измерения освещенности с помощью фотоэлемента его проводники включаются в гнезда d' и d'' разъема. Ручка переключателя $П_6$ переводится в положение «1», ручки переключателей $П_{1абвг}$ и $П_{2аб}$ находятся в положениях «3» и «8». Осве-

щенность определяют так же, как и с помощью люксметра типа Ю-16.

Кроме измерения параметров факторов внешней среды растений, в «Лесном эколог» предусмотрено измерение активного и полного электрического сопротивления тканей прикамбиального комплекса их стебля. После определения напряжения на выходе стабилизатора и регулировки полного отклонения стрелки измерителя (см. измерение влажности почвы в разделе «Омический метод и аппаратура для определения влажности почв»). Проводники электролитического преобразователя сопротивлений вставляются в гнезда a' и a'', а его электроды помещаются в ткани прикамбиального комплекса тканей (см. раздел «Методика и аппаратура для измерения электрического сопротивления прикамбиального комплекса тканей ствола»). Проводится определение полного электрического сопротивления на частотах 10, 100, 1000, 10 000 *гц*. Затем проводники преобразователя помещаются в гнезда a''' и a'''' разъема, ручки переключателей $П_{1абвг}$ и $П_{2аб}$ переводятся в положение «11» и «9», а ручка переключателя $П_7$ — в положение «2». С помощью переменного сопротивления R_{36} устанавливается полное отклонение стрелки (это выполняется один раз при настройке прибора). После этого определяется активное сопротивление тканей прикамбиального комплекса тканей.

Отметим, что при определении активного сопротивления тканей с использованием омметра наблюдается некоторое отклонение стрелки от первоначального значения в момент погружения электродов, что объясняется поляризацией электродов. В связи с этим измерения нужно выполнять при двух положениях проводников в гнездах. Это делается так. После первого измерения проводники вынимаются из гнезд разъема и меняется их положение: левый проводник помещается в правое гнездо, а правый — в левое. Если проводники заканчиваются вилкой, то это достигается за счет переворачивания вилки.

Электрическое сопротивление тканей прикамбиального комплекса определяется на двух частотах — 10 и 10 000 *гц*.

* * *

Применение косвенных методов для измерения параметров физических факторов внешней среды древесных растений имеет еще одно преимущество — все измерения можно выполнять без участия человека. Аппаратура автоматически проводит не только измерения и запись информации, но и переключает датчики, расположенные на разных участках, что освобождает исследователя от выполнения измерений и записи информации.

На основе отдельных узлов прибора «Лесной эколог» нами была разработана экотелеметрическая установка, выполняющая автоматическое измерение, переключение датчиков и автомати-

ческую запись получаемой информации. В качестве управляющего звена в установке использован узел от «Лесного эколога», предназначенный для измерения солнечной радиации фотоинтегральным методом,— шаговый переключатель, выполняющий одно переключение при подаче на его вход одного электрического импульса. Эта схема позволяет производить переключение датчиков с учетом величины инсоляции.

Схема экотелеметрической установки разрабатывалась и использовалась для исследования внешней физической среды сосны на самых начальных этапах ее онтогенеза на постоянном стационаре лаборатории лесоведения Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР в Притавдинских боровых массивах (1965—1967 гг.).

Установка для определения параметров солнечной радиации, температуры воздуха, деятельного и корнеобитаемого слоев почв состоит из тех же узлов, что и прибор «Лесной эколог». В экотелеметрической установке введены узлы, позволяющие автоматически измерять параметры перечисленных факторов, действующие на 12 опытных участках, расположенных друг от друга на расстоянии до 1,5 *км*. Установка автоматизирована. Все параметры измеряемых факторов записываются на бумажную ленту, причем скорость перехода измерений от параметров одного фактора к параметрам другого, от одной опытной площади к другой выполняется автоматом. Максимальная скорость измерения температуры 2 *сек* (при освещенности 80—90 тыс. *лк*), минимальная (при отсутствии прямой солнечной инсоляции) — 2 *мин*.

Запись всей информации выполняется одним одноканальным самописцем на ленту шириной 120 *мм*. Параметры температур записываются в обычном виде: по вертикали — величина, по горизонтали — время ее измерения. Величина инсоляции записывается в виде частоты проведения измерений температуры: чем выше инсоляция, тем чаще измерения. Ее величина фиксируется как бы частотой следования измерений в единицу времени. В связи с этим она не перегружает поля ленты. Скорость движения ленты стабилизирована. Поэтому расшифровка временного фактора не вызывает затруднений.

Количество импульсов, фиксируемых счетчиком фотоинтегратора, определяется величиной солнечной инсоляции. Если эти импульсы одновременно использовать для переключения положений подвижного контакта переключателя, то его работа будет синхронизирована с величиной инсоляции. В качестве такого переключателя был использован шаговый переключатель, имеющий три секции на 12 положений подвижного контакта. Электромагнит шагового переключателя включен в выходной каскад импульсного усилителя в качестве его нагрузки. Импульсы с фотоинтегратора поступают на вход этого усилителя, управляя работой переключателя.

Неподвижные контакты переключателя используются для проводников, идущих от датчиков, а подвижные присоединяются через проводники к измерительным схемам, которые через усилитель связаны с самописцем. Коммутация проводников от датчика выполнена так, что при определенном положении подвижного контакта переключателя снимается только информация с одного датчика. При этом работает только один из усилителей, сигнал с которого и фиксируется. При следующем переключении информация снимается со следующего датчика и т. д. Один шаговый переключатель позволяет снять информацию с 12 датчиков.

Шаговый переключатель вместе с импульсным усилителем устанавливается на опытном участке. К шаговому искателю подсоединяется линия для передачи питания (два провода) и линия для информации (три провода). На опытном участке, состоявшем из трех площадок, устанавливается 12 датчиков (3 термобатареи и 9 датчиков для определения температуры воздуха). Все датчики с помощью проводников соединяются в определенном порядке с неподвижными контактами переключателя.

Три провода от неподвижных контактов шагового переключателя в основном блоке аппаратуры присоединены к первым трем неподвижным контактам шагового переключателя, управляемого каждым 12-ым импульсом. Отсюда, когда на опытном участке шаговый переключатель сделает 12 переключений, то шаговый переключатель основного блока переключится один раз. Одновременно с этим выключается питание шагового переключателя и импульсного усилителя на первом опытном участке и включается на втором. При этом на ленте самописца появится отметка в виде одной вертикальной линии длиной 120 *мм*. «Пройдя» второй участок, основной шаговый переключатель переключится на третий, отметив на ленте переход двумя вертикальными линиями, и т. д. Так как каждый шаговый переключатель управляется фотоинтегратором, расположенным на данной площади, то одновременно с данными по температуре самописец отмечает данные по солнечной инсоляции.

Дальнейшая разработка аппаратуры и методов для изучения естественного возобновления древесных растений будет вестись по пути конструирования приборов для получения оценки физиологического состояния растений и их семян, например, аппаратуры и методов для изучения процессов поглощения влаги семенами сосны.

ЛИТЕРАТУРА

Белл Л. Н., Чмора С. Н., Корнильев В. П. Прибор для определения количества облучения (фотоинтегратор).— Физиология растений, 1959, т. 6, вып. 4.

Блантер С. Г. Промышленная электроника. Л., Гостоптехиздат, 1963.

Бонч-Бруевич А. М. Применение электронных ламп в экспериментальной физике. М., Гостехиздат, 1955.
Каширо Ю. П. Быстрый способ определения текущего прироста древостоя с помощью электронного прибора.— Труды Урал. лесотехн. ин-та, 1960, вып. 17.
Каширо Ю. П. Электрометрическая шкала для оценки приживаемости сосны в культурах.— Труды Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР, 1970, вып. 67.
Кертис Ф. Передвижение растворенных веществ в растениях. М., Сельхозгиз, 1937.
Кренке Н. П. Регенерация растений. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1950.
Конев Ю. И. Полупроводниковые триоды в автоматике. М., «Советское радио», 1960.
Меерсон А. М. Радиоизмерительная техника. М.— Л., Госэнергоиздат, 1957.
Рееманн Ю. М. Электронные интеграторы для актинометрических наблюдений.— Исследования по физике атмосферы ИФА АН Эст. ССР, 1962, № 3.
Туричин А. М. Электрические измерения неэлектрических величин. М.— Л., Госэнергоиздат, 1959.
Чудновский А. Ф. Полупроводники в сельском хозяйстве. Л., Сельхозгиз, 1961.
Bouyocos L. J., Mick A. H. An electrikal resistance method for the continuons measurement of soil moisture under field conditions.— Mich Agric. Exp. Sta. Tech. Bull., 1940, vol. 172.

СОДЕРЖАНИЕ

Н. С. Завьялова. Функциональная характеристика фотосинтетического аппарата подроста сосны, ели, пихты и кедра в сосняке травяном в подзоне южной тайги Зауралья 3

В. И. Юшков. Влияние искусственной дефолиации на рост и интенсивность потенциального фотосинтеза у сосны обыкновенной 14

Н. С. Завьялова. Световые кривые фотосинтеза подроста сосны и ели в подзоне южной тайги Зауралья . 24

В. И. Юшков. Некоторые особенности распределения ассимилированного углерода-14 у сосны обыкновенной . 41

Ю. П. Каширо. Методы и аппаратура для изучения внешней среды древесных растений на их начальных этапах онтогенеза 54

УДК 581.132+581.52

Функциональная характеристика фотосинтетического аппарата подроста сосны, ели, пихты и кедра в сосняке травяном в подзоне южной тайги Зауралья. Завьялова Н. С. «Эколого-физиологические исследования хвойных древесных видов на Урале». Свердловск, 1976 (УНЦ АН СССР).

Рассматриваются функциональные особенности ассимиляционного аппарата подроста различных видов хвойных (сосны, ели, пихты, кедра), произрастающих в одинаковых экологических условиях. Дается комплексная оценка исследуемых видов по ряду показателей: интенсивности потенциального фотосинтеза, световым кривым фотосинтеза, содержанию пигментов и ассимиляционным числам.

Установлено, что в одинаковых экологических условиях исследуемые виды обладали различной интенсивностью потенциального фотосинтеза. Максимальная величина ассимиляции отмечена у кедра, минимальная — у ели. В жаркие солнечные дни кривая дневных изменений интенсивности фотосинтеза у двулетней хвои подроста сосны и ели имеет двухвершинный характер. У исследуемых видов в течение дня отмечено изменение и световых кривых фотосинтеза, что проявляется в изменении углов наклона, а также в поднятии или опускании уровней плато насыщения.

Световые кривые фотосинтеза двулетней хвои ели характеризуют ее как наиболее теневыносливую породу среди исследованных. Сезонные изменения интенсивности потенциального фотосинтеза у всех четырех видов имели одинаковую направленность. Отмечено возрастание интенсивности ассимиляции от мая к августу и значительное ее снижение в октябре. Определение зеленых и желтых (каротина) пигментов показало зависимость их содержания от вида растений, а также от возраста хвои и сезона. Содержание как зеленых, так и желтых пигментов росло с увеличением возраста хвои. В одинаковых экологических условиях двулетняя хвоя кедра обладала максимальным содержанием как суммы хлорофиллов, так и каротина по сравнению с другими видами, а минимальное имела хвоя сосны. Расчет ассимиляционных чисел показал, что исследуемые виды хвойных имели различную фотосинтетическую активность единицы хлорофилла. Самые малые величины ассимиляционных чисел, как у молодой формирующейся, так и у двулетней хвои, отмечены у пихты, а максимальные — у сосны.

Табл. 1. Илл. 5. Библ. 37 назв.

УДК 581.132

Влияние искусственной дефолиации на рост и интенсивность потенциального фотосинтеза у сосны обыкновенной. Юшков В. И. «Эколого-физиологические исследования хвойных древесных видов на Урале». Свердловск, 1976 (УНЦ АН СССР).

У 25—30-летних сосен в естественных насаждениях удалялась хвоя различного возраста. Удаление однолетней и двулетней хвои приводит к резкому уменьшению приростов побегов в длину, у боковых ветвей отмирают обесхвоенные верхние части побегов. Новые почки закладываются на побегах по границе удаления хвои. У некоторых сосен отмирает обесхвоенная часть вершины. Удаление хвои третьего и четвертого года жизни также вызывает уменьшение прироста побегов в длину, хотя и в меньшей степени, чем удаление хвои старших возрастов.

Особенно сильно влияет удаление хвои на прирост ствола по диаметру. Редуцирующее влияние на рост сосны сохраняется и на второй год после дефолиации. Удаление молодой хвои приводит к нарушению процессов саморегуляции и ослабляет доминирующее положение верхушечных побегов. Дефолиация вызывает увеличение интенсивности фотосинтеза оставшейся и вновь формирующейся хвои.

Табл. 2. Илл. 3. Библ. 21 назв.

УДК 581.132+581.52+581.54

Световые кривые фотосинтеза подроста сосны и ели в подзоне южной тайги Зауралья. Завьялова Н. С. «Эколого-физиологические исследования хвойных древесных видов на Урале». Свердловск, 1976 (УНЦ АН СССР).

Исследовался подрост сосны и ели в течение вегетационных сезонов 1967—1969 гг. в подзоне южнотаежных лесов (Свердловская область) в сосняках травяном, брусничниковом, гипново-осоковом, бруснично-черничниковом, на вырубке сосняка бруснично-черничного, в ельнике кисличниковом и на его вырубке.

Установлено, что изменение световых условий произрастания подроста вызывает изменение световых кривых фотосинтеза хвои того или иного возраста. Найдена зависимость световых кривых фотосинтеза от давности рубки.

На форму световых кривых фотосинтеза влияет возраст хвои: чем старше хвоя, тем ниже располагается «потолок» световых кривых и при меньшей интенсивности света происходит световое насыщение фотосинтеза. У разновозрастной хвои сосны и ели изменяются световые кривые фотосинтеза в течение дня и в течение вегетационного сезона, что проявляется в изменениях углов наклона световых кривых и изменениях уровней плато насыщения и величины светового насыщения фотосинтеза. Характер световых кривых фотосинтеза у сосны и ели зависит от местообитания. В худших условиях произрастания хвоя приобретает черты теневыносливости — снижается уровень плато насыщения световых кривых, при меньшей интенсивности света происходит световое насыщение фотосинтеза, уменьшается его интенсивность.

Илл. 12. Библ. 37 назв.

УДК 581.132

Некоторые особенности распределения ассимилированного углерода-14 у сосны обыкновенной. Юшков В. И. «Эколого-физиологические исследования хвойных древесных видов на Урале». Свердловск, 1976 (УНЦ АН СССР).

Изучено передвижение меченых углеродом-14 фотоассимилятов из хвои в растущие органы, пути передвижения радиоуглерода в ветвях разных ярусов, особенности его распределения в зависимости от возраста хвои, характер оттока из боковых ветвей в ствол. Основная часть ассимилятов подкормленной радиоуглекислотой ветви расходуется на рост побегов данной ветви: растущий побег подкормленной ветви имел концентрацию 77 тыс., а растущий побег ствола — 1 тыс. *имп/мин.*

Рост побегов осуществляется за счет хвои наиболее близко расположенной к ним, т. е. наиболее молодой. Не наблюдается перетока ассимилятов из одной ветви в другую как в пределах одной мутовки (яруса), так и между ветвями принадлежащими разным мутовкам. Вызвать такой обмен ассимилятами не удается даже удалением растущих побегов у подкормленной ветви.

Ассимиляты из боковых ветвей после окончания периода роста направляются по стволу вниз даже из ветвей второго яруса. Через час после подкормки хвои радиоуглекислотой углерод-14 можно обнаружить в коре, а через два часа небольшое количество C^{14} находится уже в древесине.

Табл. 10. Илл. 2. Библ. 22 назв.

УДК 581 : 5802+580,8

Методы и аппаратура для изучения внешней среды древесных растений на их начальных этапах онтогенеза. Каширо Ю. П. «Эколого-физиологические исследования хвойных древесных видов на Урале». Свердловск, 1976 (УНЦ АН СССР).

В работе изложены основные принципы методов и конструктивные решения приборов для измерения параметров внешней среды хвойных древесных растений: температуры припочвенного слоя воздуха, деятельного и корнеобитаемого слоев почвы, влажности почвы, солнечной радиации.

Илл. 17. Библ. 13 назв.

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ХВОЙНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ НА УРАЛЕ

Труды Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР, вып. 100

Утверждено к печати
Редакционно-издательским советом
Уральского научного центра АН СССР

Редактор Н. И. Гладких
Техн. редактор Н. Р. Рабинович
Обложка художника М. Н. Гарипова
Корректоры Т. П. Бондарович, В. Б. Белоусова

РИСО УНЦ № 689—18(76). Сдано в набор 4/VIII 1975 г. НС 28040. Подписано к печати 26/I 1976 г. Усл.-печ. л. 6,25. Уч.-изд. л. 6,7. Формат 60×90/16. Бумага типографская № 2. Тираж 800. Заказ 484. Цена 67 к.

РИСО УНЦ АН СССР, г. Свердловск, ГСП-169, Первомайская, 91.
Типография изд-ва «Уральский рабочий», г. Свердловск, пр. Ленина, 49.

ВЫХОДЯТ ИЗ ПЕЧАТИ

сборники научных трудов Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР

Успехи интродукции растений на Урале и в Поволжье.
10 п. л. Цена 1 р.

Представлены материалы, отражающие основные результаты работ по интродукции растений, которые получены главным образом в ботанических садах и дендрариях региона. Значительное место занимают работы, касающиеся теоретических аспектов интродукции растений — их экологии, внутривидовой изменчивости и систематики, а также работы по новым проблемам интродукции, возникшим в связи с увеличением воздействия на окружающую среду антропогенного фактора. Подводятся итоги практических достижений в области интродукции растений за последние 10 лет.

Геоботаника, экология и морфология растений на Урале.
12 п. л. Цена 1 р. 20 к.

Сборник содержит статьи, характеризующие итоги исследований в области геоботаники, экологии и морфологии растений, проведенных в последнее время на Урале. Освещается опыт составления крупномасштабной геоботанической карты южной тайги Среднего Урала, приводится длительная дендрохронологическая шкала по лиственнице сибирской, излагаются данные об анатомо-морфологических, экологических особенностях и распространении ряда видов.

Книга рассчитана на ботаников, лесоводов, агрономов.

Заявки направлять по адресу:
г. Свердловск, ГСП 169, ул. Первомайская, 91,
РИСО УНЦ АН СССР.