



# ОБОСНОВАНИЕ МЕТОДОВ ОЦЕНКИ ЗАПАСОВ УГЛЕРОДА В ЯДРОВОЙ/ЗАБОЛОННОЙ ДРЕВЕСИНЕ СОСНЫ И ЕГО СТОКА В КОРНЕВЫЕ СИСТЕМЫ

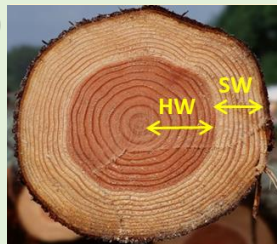
Галибина Н.А., Тарелкина Т.В., Мошников С.А., Никерова К.М., Крышень А.М.



Поглощение  $\text{CO}_2$  наземными экосистемами – фиксация его в процессе фотосинтеза. Акцепторы - все органы и ткани, в которых присутствуют живые клетки. В основе распределения фотоассимилятов – активность идущих в акцепторах ростовых и метаболических процессов

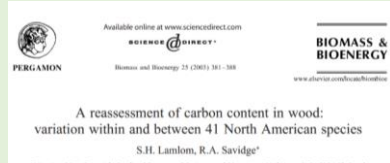
## I. Ксилогенез Перерасчет стволовой фитомассы в запасы углерода (коэффициент - 0,5 из расчета, что в стволовой древесине массовое содержание C – 50 %)

Ряд работ, показывающих значительные (до 8%) отклонения в этом показателе: Lamblom, Savidge, 2003; Zhang, 2009; Jones, O'Hara, 2012 и др.



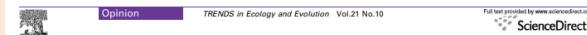
В ядровой древесине (HW) накапливается большое количество полимеров фенольной природы, в результате чего % C в ней выше.

Эти отличия колеблются от < 1% до ~7% (Thomas and Martin 2012) и были обнаружены для голосеменных и для покрытосеменных растений (Bert and Danjon 2006; De Aza et al., 2011; Peri et al., 2010).



## II. Сток углерода по флоэме в корневые системы

В лесах значительная доля ассимилированного C, транспортируется в корневые системы деревьев (Joseph et al. 2020; Hikino et al. 2022), часть которого выделяется в ризосферу и становится доступна для почвенной биоты (Högberg et al. 2008; Clemmensen et al. 2013; Schiestl-Aalto et al. 2019; Prescott et al. 2020; Panchal et al. 2022).



### Towards a more plant physiological perspective on soil ecology

Peter Högberg<sup>1</sup> and David J. Read<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Section of Soil Science, Department of Forest Ecology, SLU, SE-901 83 Umeå, Sweden  
<sup>2</sup> Department of Animal and Plant Sciences, University of Sheffield, Sheffield, UK, S10 2TN

Эксперимент с прерыванием флоэмного транспорта в стволах сосны (45-55 лет) на севере Швеции. Через 5 дней дыхание почвы снизилось на 27-37%. Через 14 дней - на 56%  
6 площадок (на каждой по 120) общей S= 900 м<sup>2</sup>



2022 год раздел 4 в проекте ЦЭПЛ

«Ксилогенез, как основа аккумуляции углерода в древесине сосны в разных лесорастительных условиях»

С целью обоснования методов оценки запасов углерода в ядровой/заболонной древесине сосны и его стока в корневые системы были поставлены следующие задачи:

- оценить содержание углерода в ядровой и заболонной древесине сосны в зависимости от условий произрастания;
- исследовать проводимость флоэмы у деревьев сосны в зависимости от лесорастительных условий.



# Объекты, методические подходы

Объекты: 70-80-летние сосняки

Влияние климатических факторов на примере СБ:  
средняя подзона тайги; северная подзона тайги; граница тайги и лесотундры

Влияние эдафических факторов:  
в экологическом ряду СЛ – СБ – СЧ (средняя подзона тайги)

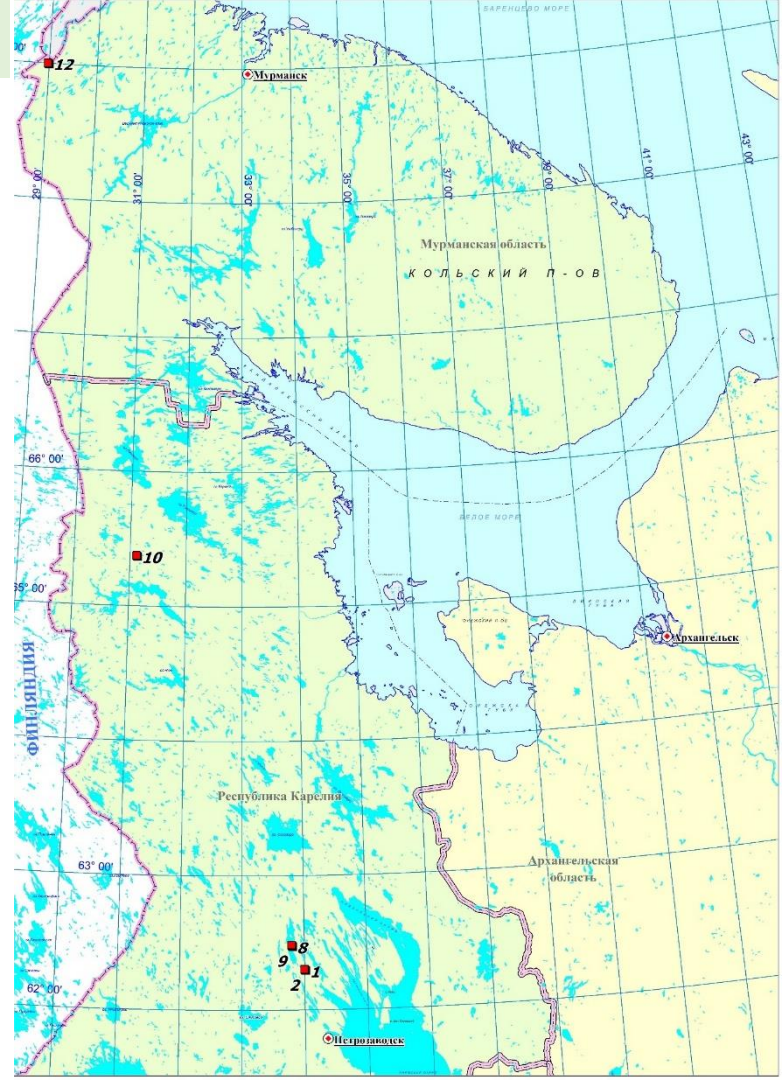
Влияние положения дерева в древостое  
(ценотический фактор):

I категория (примерно на 35-40 % превосходящие средние по древостою деревья по диаметру ствола на высоте 1.3м ( $D_{1.3м}$ ));

II категория (средние по древостою деревья);

III категория (примерно на 30 % ниже средних по древостою деревьев по  $D_{1.3м}$ ).

В каждой группе было по 5 – 7 модельных деревьев



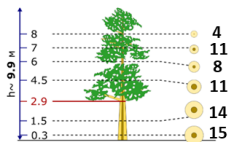


# Оценка вклада ядровой древесины в аккумуляцию углерода стволовой древесиной.

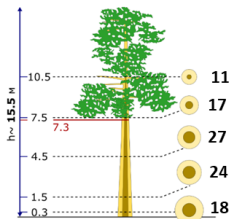
## 1. Содержание HW (%) в стволе сосны

### В зависимости от условий произрастания

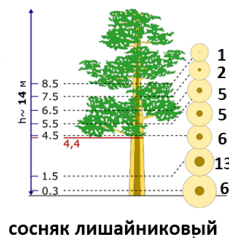
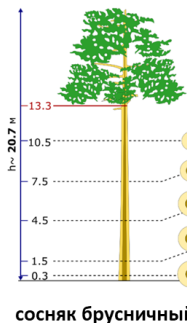
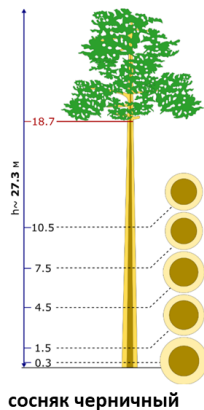
граница тайги и лесотундры



северная подзона тайги



средняя подзона тайги



сосняк черничный

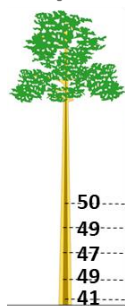
сосняк брусничный

сосняк лишайниковый

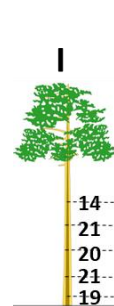
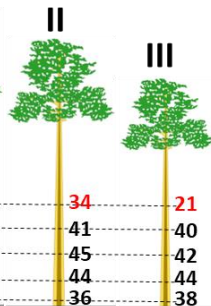
лесорастительные условия

Исследования формирования HW у *Pinus sylvestris* на территории Норвегии и Швеции (Björklund 1999; Uusitalo 2004; Flæte & Høibø 2009)

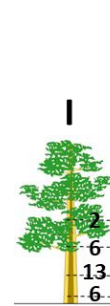
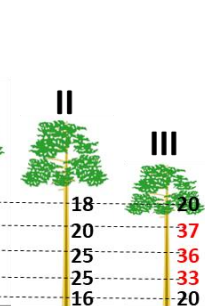
### В зависимости от положение в древостое



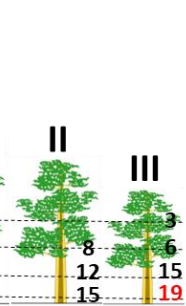
Сосняк черничный



Сосняк брусничный



Сосняк лишайниковый



- Снижение комплексного плодородия (определяется глубиной залегания грунтовых вод и мех. составом почвы) - снижение HW (%) в стволе деревьев I кат.
- Ухудшение условий произрастания активизируют формирование HW у средних по древостою (II кат.) и угнетенных (III кат.) деревьев.





### Разница в содержании С между SW и HW

*Pinus sylvestris* – **7 %** (45.3% и 52.3% для SW и HW); *P. pinaster* – **3.7 %** (45.8% и 49.5% для SW и HW) (30-60 лет, север Италии) (De Aza et al., 2011);

*Nothofagus antarctica* (Аргентина) – **1.5 %** (51.5% и 53.0% для SW и HW) (Peri et al., 2010).

*P. pinaster* (50 лет, Франция) – **1-4 %** зависит от высоты отбора проб (Bert, Danjon, 2006).

Annals of Forest Science (2011) 68:1067–1076  
DOI 10.1007/s13595-011-0122-y

ORIGINAL PAPER

Carbon in heartwood, sapwood and bark along the stem profile in three Mediterranean *Pinus* species

Celia Herrero de Aza · María Belén Turrión  
Valentín Pando · Felipe Bravo



Forest Ecology and Management  
Volume 205, Issue 2, 25 June 2010, Pages 229–237



Carbon accumulation along a stand development sequence of *Nothofagus antarctica* forests across a gradient in site quality in Southern Patagonia

Publi J. Peri,<sup>1</sup> A. G. Verdina Gargaglione,<sup>1</sup> Guillermo Martínez Pastor,<sup>1</sup> María Verónica Lencinas,<sup>2</sup>



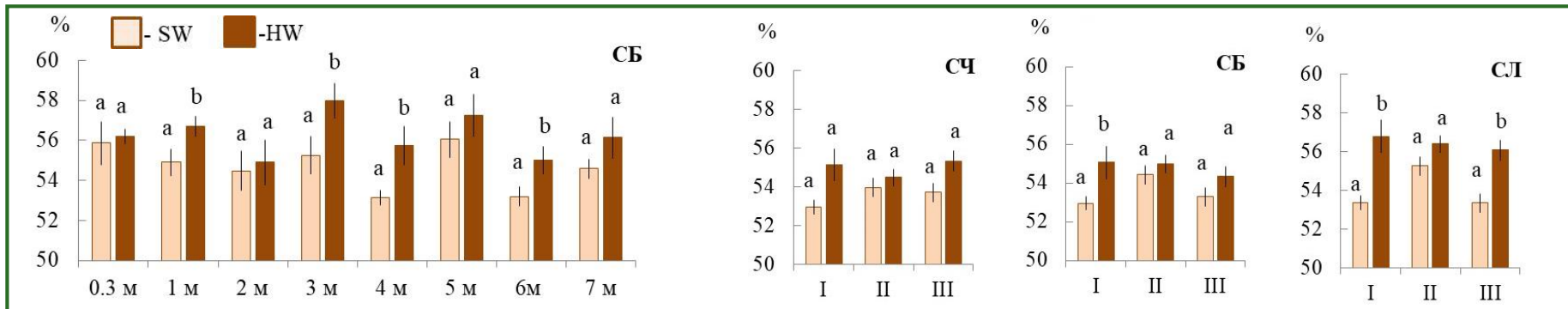
Forest Ecology and Management  
Volume 222, Issues 1–3, 15 February 2008, Pages 279–295



Carbon concentration variations in the roots, stem and crown of mature *Pinus pinaster* (Ait.)

Dolier Bert, A. Frédéric Danjon

➤ Разница в содержании С между SW и HW на высоте 1 м, 3 м, 4 м и 6 м составила **1.8-2.7 %**.



- В СЧ достоверных отличий между SW и HW не обнаружили (53-54% и 54.5-55.3 % для SW и HW).
- В СБ разница между SW и HW для деревьев I и III кат. составила **2.1 %**.
- В СЛ разница между HW и SW составила **3.4%** и **2.7%** для деревьев I и III кат.



# Оценка вклада ядровой древесины в аккумуляцию углерода стволовой древесиной.

## 3. Методические вопросы

Полученные значения по содержанию С (53-58%), превосходят имеющиеся в литературе (45-53%).

➤ Сроки отбора тканей на анализ

Образцы древесины отбирали в начале июля. Активное смолообразование (лето – начало осени) оказывает влияние, как на увеличение суммарного углерода, так и на изменение разницы в его содержании между HW и SW.

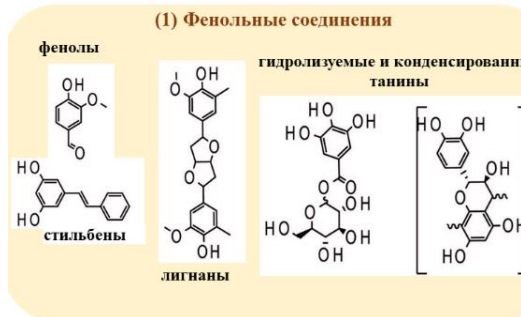
В ксилеме (отбор тканей в период покоя, середина октября), по сравнению с отбором в период камбиального роста:

(1) содержание углерода меньше, как в заболонной (SW), так и в ядровой древесине (HW);

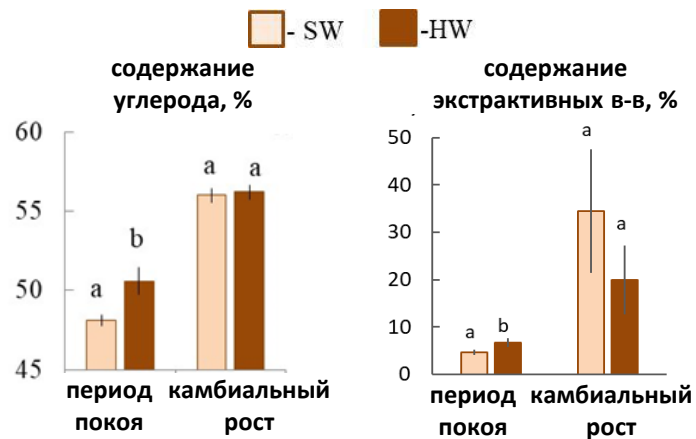
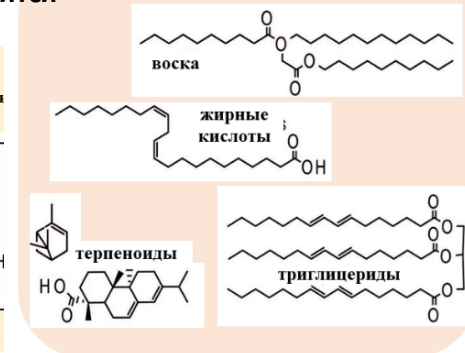
(2) между SW и HW разница достоверна;

(3) разница между SW и HW в содержании экстрактивных веществ.

к экстрактивным веществам относятся



(2) Алифатические соединения





# Оценка вклада ядровой древесины в аккумуляцию углерода стволовой древесиной.

## 3. Методические вопросы

### ➤ Фиксация растительного материала

Для химического анализа образцы древесины замораживали в жидком азоте, хранили в низкотемпературной морозильной камере при  $-70^{\circ}\text{C}$ , непосредственно перед анализом лиофильно высушивали. Содержание  $\text{C}$  определяли на PerkinElmer 2400 Series II CHNS/O Analyzer (США).



Available online at [www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com)

SCIENCE @ DIRECT®

Biomass and Bioenergy 25 (2003) 381–388

BIOMASS &  
BIOENERGY

[www.elsevier.com/locate/biombio](http://www.elsevier.com/locate/biombio)

A reassessment of carbon content in wood:  
variation within and between 41 North American species

S.H. Lamom, R.A. Savidge\*

Lamom, Savidge (2003) Традиционный метод высушивания древесины в печи перед элементным анализом значительно занижает наблюдаемое содержание  $\text{C}$  в древесине. Углерод, который теряется при нагревании, назван “летучей фракцией  $\text{C}$ ” ( $\text{C}_{\text{vol}}$ ) – это низкомолекулярные соединения, такие как фенолы, спирты и терпеноиды.



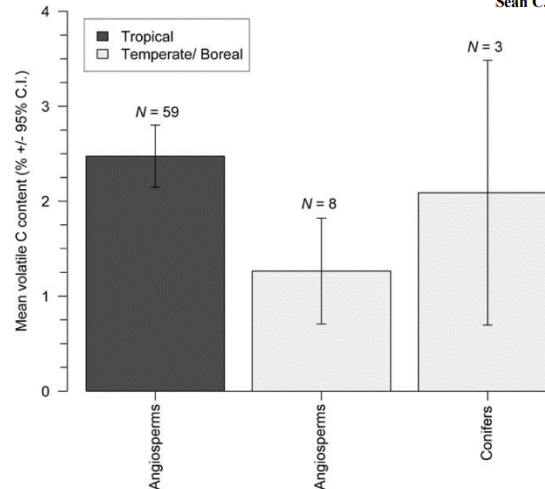
forests

Special Issue "The Role of Forests for Carbon Capture and Storage"

Review Forests 2012, 3, 332-352; doi:10.3390/f3020332

Carbon Content of Tree Tissues: A Synthesis

Sean C. Thomas and Adam R. Martin \*



Варьирование  $\text{C}_{\text{vol}}$   
тропические виды -  $2,5 \pm 0,3\%$ ;  
хвойные растения  
умеренной/бореальной зоны -  
 $2,1 \pm 1,4\%$ ;  
покрытосеменные растения  
умеренной/бореальной зоны -  
 $1,3 \pm 0,6\%$

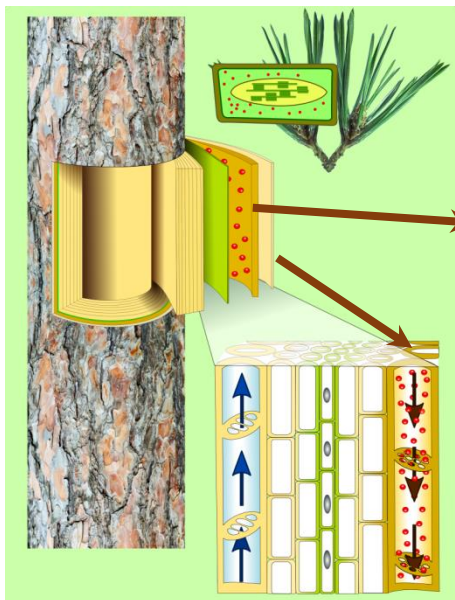




## Оценка стока углерода по проводящей флоэме в корневые системы/почву

Транспорт зафиксированного углерода от кроны к подземным органам осуществляется по проводящей флоэме. Скорость флоэмного транспорта является «бутылочным горлышком» во взаимосвязи между фотосинтезом и почвенным дыханием.

Масса углерода, которая может быть транспортирована за единицу времени, во многом определяется анатомическими особенностями проводящей флоэмы, такими как ее площадь и размеры ситовидных элементов.



Флоэма. Поперечный срез



Ситовидные клетки

- ширина проводящей флоэмы ( $W$ , мкм),
- число ситовидных клеток на  $1 \text{ мм}^2$  проводящей флоэмы ( $n$ , шт. на  $\text{мм}^2$ );
- радиальный ( $d_r$ ) и тангентальный ( $d_t$ ) диаметры просвета ситовидной клетки

Формула Хагена-Пуазейля:

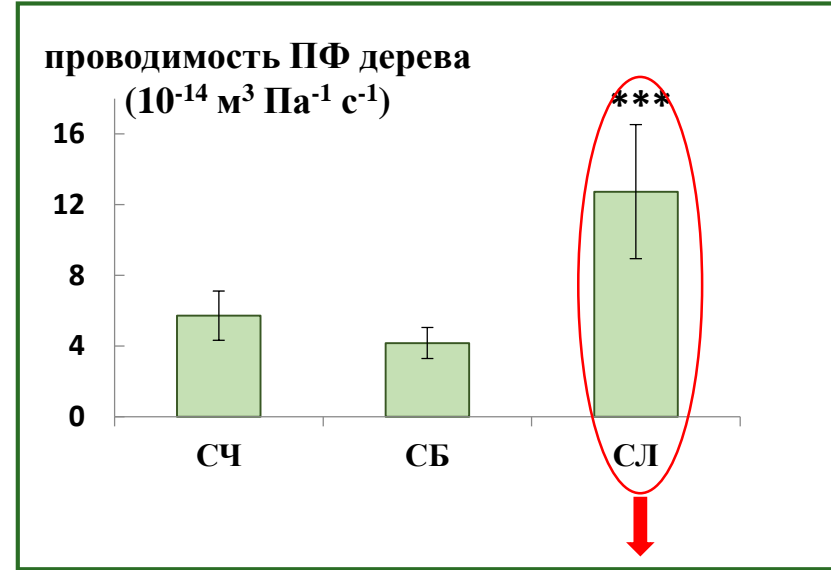
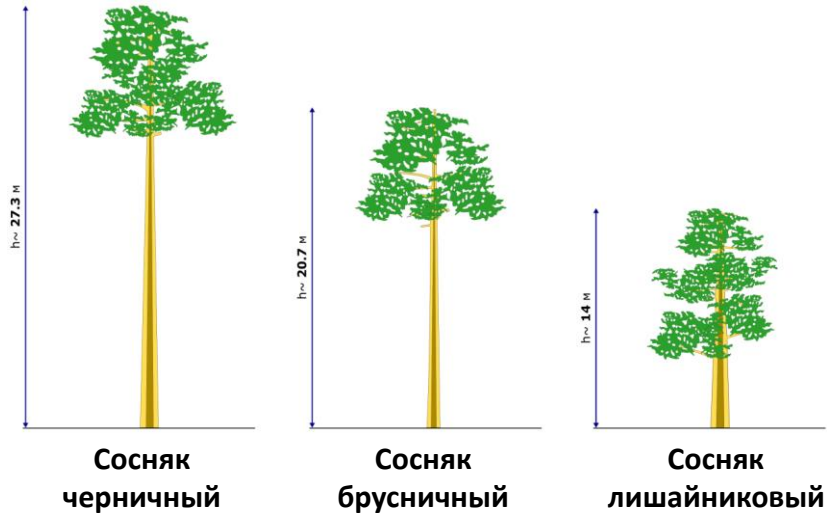
$$k = \pi D^4 / 128 \eta,$$

- $k$  – проводимость ситовидной клетки,
- $D$  – диаметр ситовидной клетки,
- $\eta$  – вязкость флоэмного экссудата.



# Оценка стока углерода по проводящей флоэме в корневые системы/почву

## 1. Особенности анатомического строения и теоретическая проводимость флоэмы у деревьев сосны в разных лесорастительных условиях (средняя подзона тайги)



### Ширина флоэмы, мкм

279,7      278,3      364,4 ↑

### Диаметр ситовидной клетки, мкм

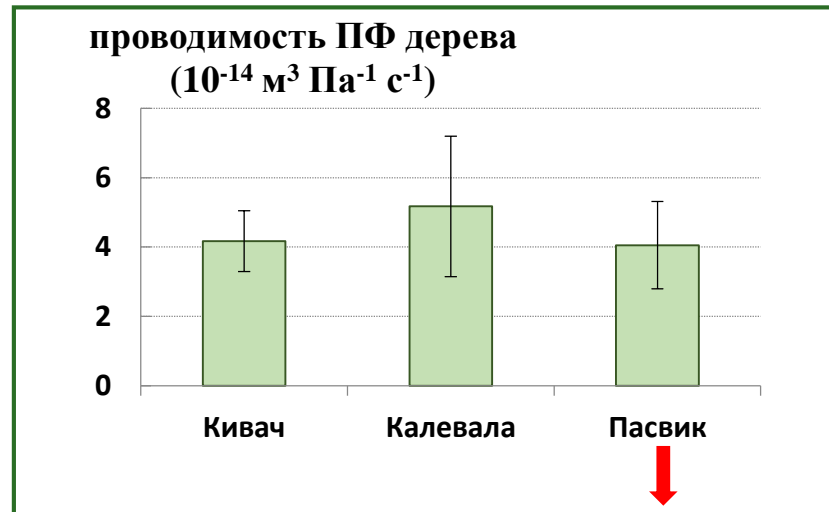
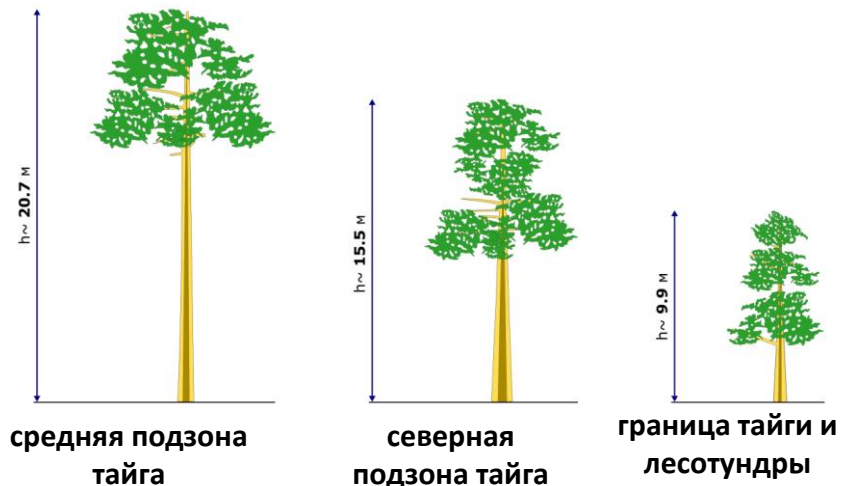
24,9 – 26,7      23,8 – 25,2      23,3 – 26,5

- Высокая проводимость флоэмы в сосняке лишайниковом указывает на повышенный запрос на ассимиляты со стороны корневой системы в условиях произрастания на бедных и сухих почвах.



# Оценка стока углерода по проводящей флоэме в корневые системы/почву

## 2. Особенности анатомического строения и теоретическая проводимость флоэмы у деревьев сосны в зависимости от климатических условий



Ширина флоэмы, мкм		
278,3	218,7	257,6
Диаметр ситовидной клетки, мкм		
23,8 – 25,2	24,9 – 27,1	21,0 – 22,9 ↓

- Проводимость флоэмы не различалась у деревьев из средней и северной подзоны тайги. В этом случае масса углерода, который транспортируется под землю, определяется суммой дней с благоприятными для флоэмного транспорта температурами ( $\geq +15^\circ\text{C}$ ).



# Оценка стока углерода по проводящей флоэме в корневые системы/почву

## Направления работы в 2023 году

- **Проблема 1:** Анатомические характеристики проводящей флоэмы изменяются в течение вегетационного периода, что может влиять на теоретическую проводимость флоэмы.

**Решение:** Отбор образцов несколько раз за сезон.

- **Проблема 2:** Проводящая флоэма может иметь структурные особенности у деревьев разных ценологических групп.

**Решение:** Подбор деревьев разных ценологических групп (доминирующие, близкие к средним по древостою, отстающие в росте).

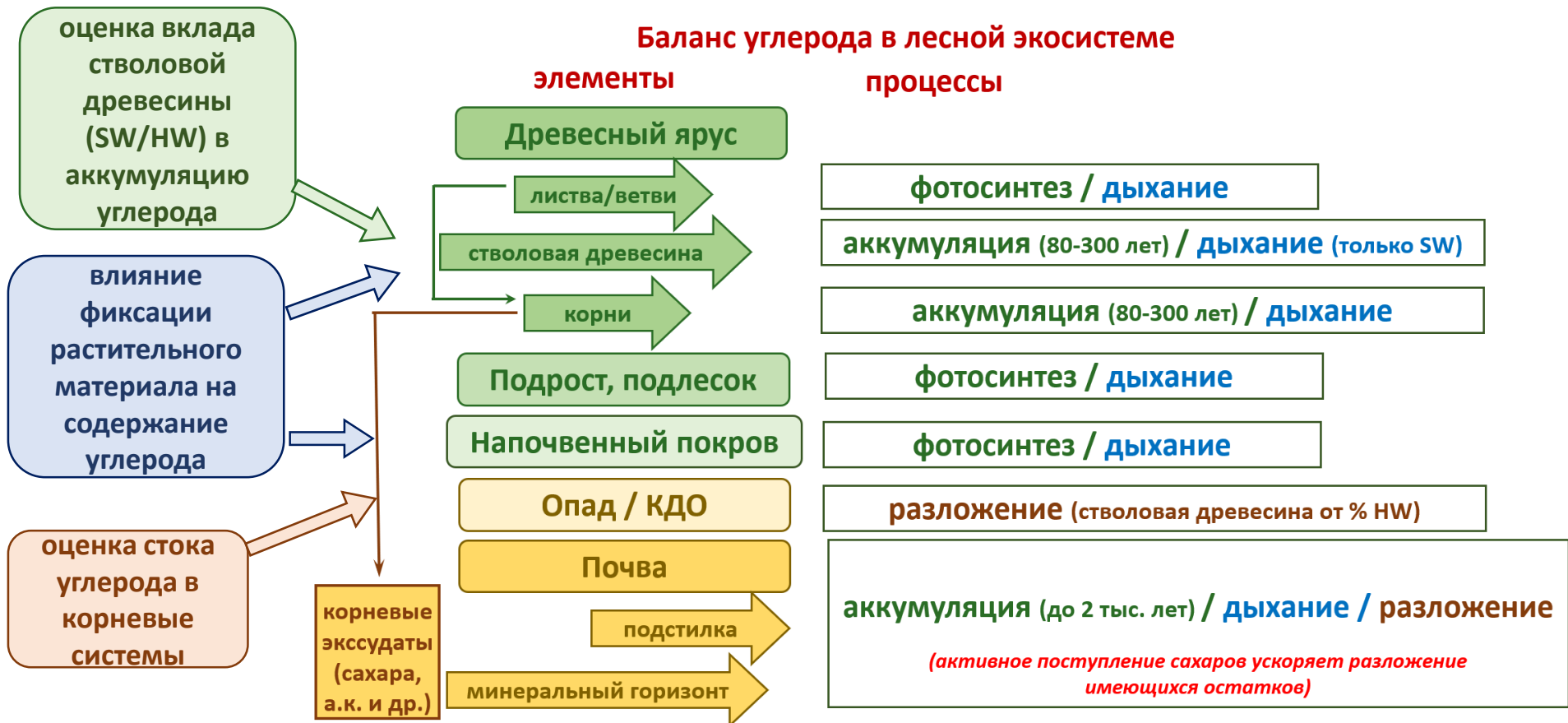
- **Проблема 3:** Для расчетов проводимости флоэмы в 2022 году использовали постоянное значение вязкости флоэмного экссудата при концентрации осмотически активных веществ, ранее опубликованной для *P. sylvestris*. Предполагается, что вязкость флоэмного экссудата может меняться в течение вегетационного периода, что может влиять на точность расчетов.

**Решение:** Отбор образцов для определения содержания сахаров и воды во флоэме биохимическими методами. Расчет вязкости флоэмного экссудата на основании полученных данных.

Данные по концентрации сахаров во флоэмном экссудате также позволят рассчитать скорость транспорта ассимилятов по флоэме и массу транспортируемого углерода.



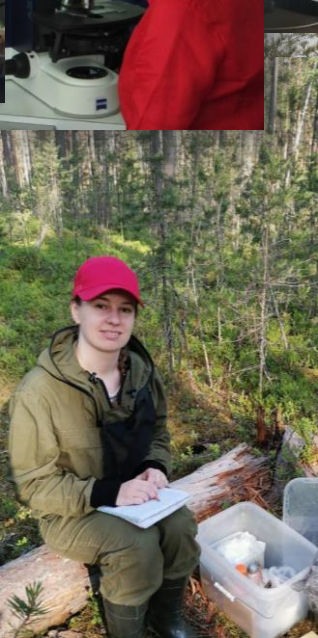
# 2023 год ИЛ КарНЦ РАН «Разработка системы мониторинга бюджета углерода в лесах Восточной Фенноскандии» рук. А.М. Крышень







Спасибо за внимание!





## Расчет теоретической проводимости флоэмы на высоте 1,5 м

На основе показателей: ширина проводящей флоэмы ( $W$ , мкм) и число ситовидных клеток на  $1 \text{ мм}^2$  проводящей флоэмы ( $n$ , шт. на  $\text{мм}^2$ ) рассчитывали: площадь проводящей флоэмы ( $S$ ,  $\text{мм}^2$ ) и общее число ситовидных клеток ( $N$ , шт.)

- гидравлический диаметр каждой ситовидной клетки ( $D_h$ , м) по формуле (Jyske and Hölttä 2015):

$$D_h = 2 * d_r * d_t / (d_r + d_t),$$
 где  $d_r$  и  $d_t$  – радиальный и тангентальный диаметры просвета ситовидной клетки

$$D = \Sigma D_h^5 / \Sigma D_h^4$$

- усредненный гидравлический диаметр для 100 клеток ( $D$ , м) по формуле (Jyske and Hölttä 2015):

- проводимость одной ситовидной клетки ( $k$ ,  $\text{м}^4 \text{Па}^{-1} \text{с}^{-1}$ ) по формуле Хагена – Пуазёйля (Thompson, Holbrook 2003):

$$k = f * \pi * D^4 / (128 * \eta),$$

где  $f$  – понижающий коэффициент, учет гидравлического сопротивления току жидкости, при прохождении флоэмного экссудата через ситовидные поры (Mullendore et al. 2010);

$\eta$  – вязкость флоэмного экссудата (мПа с) рассчитывали по формуле (Jensen et al. 2013):

$$\eta = \eta_w * \exp[0,032C - (0,012C)^2 + (0,023C)^3],$$

где  $\eta_w$  – вязкость чистой воды (1,0019 мПа с);  $C$  – концентрация сахаров во флоэмном экссудате. Для расчетов использовали  $C = 11,5\%$ , для *P. sylvestris* (Jensen et al. 2013).

- суммарная проводимость ( $\text{м}^4 \text{Па}^{-1} \text{с}^{-1}$ ) флоэмы дерева на высоте 1,5 м – сумма проводимости всех ситовидных клеток

- проводимость флоэмы всего дерева ( $\text{м}^3 \text{Па}^{-1} \text{с}^{-1}$ ) вычисляли как отношение проводимости флоэмы на высоте 1,5 м к длине проводящего пути:

$$K = k/L,$$

где  $k$  – проводимость флоэмы на высоте 1,5 м;  $L$  – длина проводящего пути от вершины дерева до высоты 1,5 м

$$F_c = K * \Delta P * C,$$

- скорость транспорта ассимилятов по флоэме

где  $K$  – проводимость флоэмы всего дерева;  $\Delta P$  – разница тургорного давления между вершиной дерева и точкой отбора образцов + гравитационное давление (зависит от высоты дерева  $0,01 \text{ МПа м}^{-1}$ );  $C$  – концентрация сахаров во флоэмном экссудате.



FOREST ECOLOGY

## Cross-biome synthesis of source versus sink limits to tree growth

Antoine Cabon<sup>1\*</sup>, Steven A. Kannenberg<sup>1</sup>, Altaf Arain<sup>2,3</sup>, Flurin Babst<sup>4,5</sup>, Dennis Baldocchi<sup>6</sup>, Soumaya Belmecheri<sup>5</sup>, Nicolas Delpierre<sup>7,8</sup>, Rossella Guerrieri<sup>9</sup>, Justin T. Maxwell<sup>10</sup>, Shawn McKenzie<sup>2,3</sup>, Frederick C. Meinzer<sup>11</sup>, David J. P. Moore<sup>4</sup>, Christoforos Pappas<sup>12,13</sup>, Adrian V. Rocha<sup>14</sup>, Paul Szejner<sup>15</sup>, Masahito Ueyama<sup>16</sup>, Danielle Ulrich<sup>17</sup>, Caroline Vincke<sup>18</sup>, Steven L. Voelker<sup>19</sup>, Jingshu Wei<sup>20</sup>, David Woodruff<sup>11</sup>, William R. L. Anderegg<sup>1</sup>

Uncertainties surrounding tree carbon allocation to growth are a major limitation to projections of forest carbon sequestration and response to climate change. The prevalence and extent to which carbon assimilation (source) or cambial activity (sink) mediate wood production are fundamentally important and remain elusive. We quantified source-sink relations across biomes by combining eddy-covariance gross primary production with extensive on-site and regional tree ring observations. We found widespread temporal decoupling between carbon assimilation and tree growth, underpinned by contrasting climatic sensitivities of these two processes. Substantial differences in assimilation-growth decoupling between angiosperms and gymnosperms were determined, as well as stronger decoupling with canopy closure, aridity, and decreasing temperatures. Our results reveal pervasive sink control over tree growth that is likely to be increasingly prominent under global climate change.