

УДК 630\*161.34:630\*181.31/32:630\*181.62

## СОДЕРЖАНИЕ НЕСТРУКТУРНЫХ УГЛЕВОДОВ В ОРГАНАХ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

*Н. Ф. Каплина, Н. Ю. Кулакова*

Институт лесоведения Российской академии наук,  
Российская Федерация, 143030, Московская обл., п/о Успенское, Советская, 21  
E-mail: kaplina@inbox.ru; nkulakova@mail.ru

*Изучено содержание моносахаров, дисахаров и крахмала в различных органах деревьев дуба черешчатого рано- и позднораспускающейся феноформ, произрастающих в южной лесостепи в двух контрастных по почвенным условиям экотопах. Проанализирована сезонная динамика содержания неструктурных углеводов и его изменения под влиянием засух и повреждений деревьев насекомыми. Выявлен максимум содержания сахаров в лубе и ветвях после распускания листьев, совпадающий с активным восстановлением системы облиственных побегов. Показано, что высокая доля сахаров в составе NSC деревьев дуба может служить чувствительным индикатором адаптационных процессов. Для оценки состояния деревьев лучше всего подходит показатель общего содержания NSC: текущего состояния – в лубе ствола и ветвях после окончания листопада и долговременного состояния – в заболони ствола в конце лета и осенью. Сделано заключение о том, что содержание крахмала в органах деревьев дуба черешчатого, особенно на засоленных почвах, более низкое, чем у других видов дуба Западной Европы и Америки, а суммарное содержание неструктурных углеводов одинаково, что говорит о более активном метаболизме.*

**Ключевые слова:** дуб черешчатый; неструктурные углеводы; сезонная динамика; воздействие экологических факторов.

**Введение.** Запасные углеводы необходимы растениям как в суточной и сезонной динамике, так и при воздействии неблагоприятных факторов, когда их поступление при фотосинтезе ниже, чем расходование на рост и поддержание. Изучение содержания и динамики неструктурных углеводов (NSC) необходимо как для прогнозирования выживания деревьев в неблагоприятных условиях их роста, так и стока углерода в связи с изменением климата и увеличением концентрации атмосферного углерода [1]. Этим вопросам уделяется всё большее внимание в зарубежной литературе, что даёт возможность сравнительного анализа опытных данных. На территории России работ в этом направлении значительно меньше и они в основном касаются хвойных видов деревьев. При этом, иссле-

дователи выбирают в древостое обычно наиболее развитые или средние по размерам экземпляры, которые не испытывают каких-либо неблагоприятных воздействий, в том числе конкурентной борьбы, что не даёт ответа на вопросы о направленности и причинах изменения содержания NSC в их органах.

К настоящему времени установлено, что под воздействием неблагоприятных факторов среды на фоне снижения прироста дерева может наблюдаться повышение содержания сахаров и суммы NSC, например, в северных районах [2], при засухе [1], с ухудшением жизненного состояния дерева [3, 4], что можно рассматривать как результат адаптации к условиям произрастания и кратковременным воздействиям. Имеются данные и о снижении

© Каплина Н. Ф., Кулакова Н. Ю., 2015.

**Для цитирования:** Каплина Н. Ф., Кулакова Н. Ю. Содержание неструктурных углеводов в органах дуба черешчатого в условиях южной лесостепи Европейской части России // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. – 2015. – № 4 (28). – С. 84-97.

содержания NSC в условиях промышленного загрязнения [3] и фитоценотического стресса [5], а также крахмала при дефолиации [6, 7].

**Цель работы** – оценка влияния долговременных (засоленность почв, конкуренция) и кратковременных (объедание листовой насекомыми, засуха) неблагоприятных факторов на содержание NSC в различных органах деревьев дуба черешчатого.

**Объекты и методы.** Объектами исследования являлись чистые по составу древостои дуба черешчатого, произрастающие в двух контрастных по почвенным условиям биотопах, расположенных на юге лесостепной зоны на коренном берегу реки Хопер: дубраве снытево-осоковой на серой лесной почве (кв. 6, 51°20'53" с.ш., 41°58'35" в.д., размер 0,6 га) и дубраве солонцовой на солонцеватой солоди (кв. 29, 51°20'17" с.ш., 41°58'49" в.д., размер 0,5 га). Древостой в первом биотопе относится к I классу бонитета, имеет среднее генеративное онтогенетическое состояние и искусственное происхождение. Он создан на вырубке посевом желудей дуба поздней феноформы. Древостой в солонцовой дубраве относится к V классу бонитета и старшему (третьему) генеративному онтогенетическому состоянию, имеет в основном порослевое происхождение. Преобладают в нём деревья ранней феноформы.

Почва в солонцовой дубраве засолена слабо по смешанному типу с преоблада-

нием сульфатов кальция и магния. Содержание ионов  $SO_4^{2-}$  составляет 64–68 % от суммы солей, ионов  $HCO_3^-$  – 4–8 %,  $Ca^{2+}$  – 8–20 %,  $Mg^{2+}$  – 5–8 %. Общий уровень засоления изменяется от 4 ммоль/100 г почвы в верхней 50-сантиметровой части профиля до 10 ммоль/100 г на глубине 120–140 см. Токсичных для растений солей Na и Cl очень мало (7–14 и 1–3 % соответственно), но всё равно имеющийся уровень засоления почвы способствует увеличению её физиологической сухости.

По показателям роста и продуктивности древостои типичны для дубрав южной лесостепи (табл. 1). Для них характерны краткогодовые циклы динамики состояния и продуктивности продолжительностью 5–15 лет [8], причиной которых является, в основном, изменчивость степени доступности влаги (от засух до благоприятных лет) и повреждения листьев насекомыми (0–50%). Первый год исследований был неблагоприятным: отмечено наихудшее санитарное состояние деревьев за период с 1984 года [11], зафиксировано сильное повреждение растений минирующей молью в дубраве на слабозасоленной почве и орехотворкой в дубраве на серой лесной почве на фоне последствий сильной засухи 2010 года. Второй год исследований был более благоприятным, отмечены признаки восстановления крон.

Таблица 1

Показатели исследуемых древостоев дуба черешчатого (состав 10Д)

Экотоп	Феноформа	Значения параметров древостоя							
		<i>A</i>	<i>H</i>	<i>D</i>	<i>Dcr</i>	<i>ZR</i> (n)	<i>N</i>	<i>G</i> <sub>1,3</sub>	<i>G</i> <sub>cr</sub>
С-О	Поздняя	80	27,4	31,4	7,0	3,7 (3)	360	27,9	0,37
СЛ	Ранняя	120	13,8	23,7	4,0	2,2 (2)	174	7,7	0,18

**Примечание:** С-О – снытево-осоковая дубрава; СЛ – солонцовая дубрава; *A* – возраст, лет; *H* – средняя высота деревьев, м; *D* – среднеквадратический диаметр стволов, см; *Dcr* – среднеквадратический диаметр кроны, м; *ZR* (n) – максимальный радиальный прирост ствола в 2012, мм (число слоев сосудов ранней древесины); *N* – число стволов, шт. га<sup>-1</sup>; *G*<sub>1,3</sub> – сумма площадей сечений стволов, м<sup>2</sup> га<sup>-1</sup>; *G*<sub>cr</sub> – сумма горизонтальных проекций крон, га га<sup>-1</sup>.

Образцы органов деревьев дуба отбирали в обоих экотопах в одни и те же сроки: в августе 2012 года – только у экземпляров раскидистого типа развития кроны, а в августе 2013 года – у всех трёх типов (раскидистого, зонтиковидного, узкокронного), выделенных по оригинальной методике [9]. Отобранные образцы фиксировали в сушильном шкафу при температуре 75°C. Растворимые углеводы определяли фотометрическим методом с пикриновой кислотой. Крахмал экстрагировали из растительных тканей хлорной кислотой, гидролизовали и образовавшуюся глюкозу определяли глюкозооксидазным методом [9]. Данные получены в расчёте на абсолютно сухое вещество. Концентрацию ионов  $\text{CO}_3^{2-}$ ;  $\text{HCO}_3^-$ ;  $\text{SO}_4^{2-}$ ;  $\text{Cl}^-$ ;  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Mg}^{2+}$  определяли по стандартной методике [10] в водной вытяжке из почвы, приготовленной в соотношении 1:5.

Сравнение средних значений выборок проводили с помощью двухвыборочного t-теста в программе Microsoft Excel.

**Результаты и их обсуждение.** Исследования показали, что различные органы деревьев, исходя из их функций и метаболической активности, существенно отличаются друг от друга по содержанию и составу NSC (рис. 1). Так, в листьях и лубе ствола зафиксировано наибольшее содержание их суммы (173 и 104  $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$  со-

ответственно), наибольшая доля моносахаров, наименьшее абсолютное и относительное содержание крахмала. Ветви и корни сходны между собой по абсолютному и относительному содержанию пластических углеводов, содержание суммы которых ниже, чем в лубе, хотя это различие незначимо на 5 %-ном уровне вероятности. Моносахаров в ветвях и корнях значительно меньше, чем в лубе как в абсолютном, так и в относительном выражении, а крахмала, наоборот, больше. В заболони стволов отмечено значимо наименьшее, чем в других органах деревьев, содержание суммы NSC, из которых 45 % составляет крахмал. В ядре ствола деревьев крахмала очень мало (около 1  $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$ ).

Содержание транспортной формы углеводов (дисахаров) во всех органах деревьев дуба черешчатого оказалось невелико, снижаясь в следующем порядке: листья – 30, ветви – 14, корни – 9, луб ствола – 7, заболонь – 3,5  $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$ . Поскольку влажность листьев и луба существенно выше, чем ветвей и корней, а тем более заболони ствола, то по суммарному содержанию моно- и дисахаров различные органы более сходны в расчёте на сырую массу, чем в расчёте на абсолютно сухое вещество: листья – 110–120, луб, ветви и корни – 60–70, заболонь – 30–40  $\text{мг}\cdot\text{г}^{-1}$ .

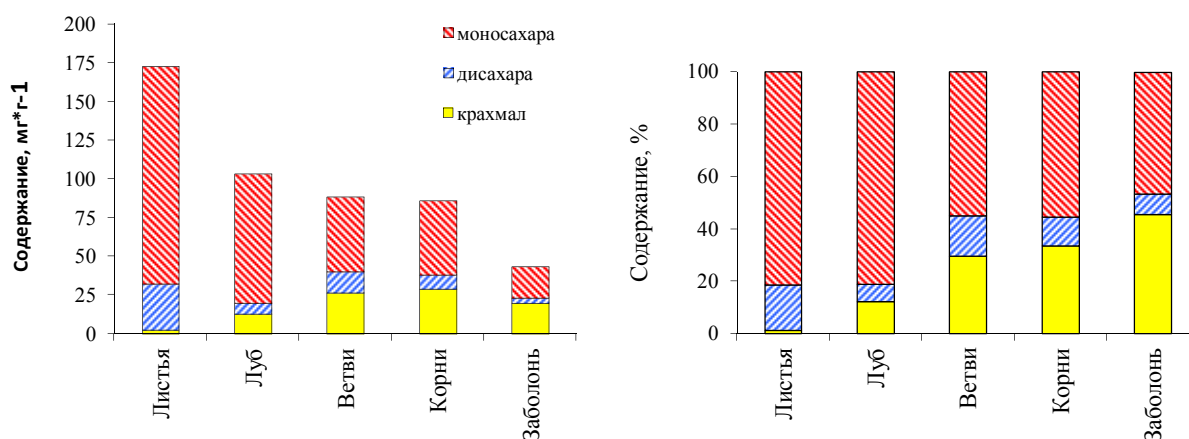


Рис. 1. Среднее содержание неструктурных углеводов в различных органах дуба черешчатого в абсолютном и относительном выражении по данным учёта, проведённого в середине августа 2013 года в обоих экотопах на модельных деревьях всех трёх типов развития крон

Было установлено, что в листьях хорошо освещенной первичной кроны у деревьев всех трёх типов развития в контрастных по почвенным условиям экотопах содержание моносахаров и крахмала практически одинаковое (табл. 2). Лишь содержание в них дисахаров в солонцовой дубраве почти в два раза выше, что может быть связано здесь с более активным оттоком ассимилянтов, а также необходимостью поддержания осмотического давления. Луб у основания ствола деревьев содержит значительно больше моносахаров,

чем в середине ствола, а дисахаров и крахмала, наоборот, меньше (табл. 3). В лубе же деревьев снытево-осоковой дубравы содержание всех неструктурных углеводов несколько ниже, чем в солонцовой, но эти различия в основном статистически не достоверны. Содержание моносахаров и суммы NSC в ветвях, которое характеризуется самой низкой изменчивостью (значение коэффициента вариации составляет около 15 %), а крахмала – средней (около 30 %), в солонцовой дубраве также значительно выше, чем в снытево-осоковой (табл. 4).

Таблица 2

Содержание неструктурных углеводов в листьях первичных ветвей модельных деревьев (N = 3) в середине августа 2013 года

Экотоп	Содержание углеводов ( $M_x \pm m_x$ ), мг·г <sup>-1</sup> абсолютно сухого вещества				
	моносахаров	дисахаров	всех сахаров	крахмала	всех углеводов
Дубрава снытево-осоковая	146,6 ± 4,2	<b>20,6 ± 3,3</b>	167,2 ± 1,9	1,0 ± 0,37	168,2 ± 1,9
Дубрава солонцовая	134,8 ± 7,0	<b>39,6 ± 4,6</b>	170,6 ± 3,0	2,1 ± 0,91	172,8 ± 4,0

**Примечание:** жирным шрифтом выделены достоверно различающиеся величины при  $p < 0,05$ .

Таблица 3

Содержание неструктурных углеводов в лубе ствола деревьев на объектах исследования

Углеводы	Параметр	Содержание углеводов на различных объектах и частях ствола, мг·г <sup>-1</sup> абсолютно сухого вещества								
		С-О		СЛ		В среднем		В среднем		В целом
		С	О	С	О	С	О	С-О	СЛ	
Моносахара	<i>N</i>	3	3	3	3	6	6	6	6	12
	$M_x$	71,0	87,6	61,5	116,0	66,3	101,8	79,3	88,8	84,0
	$m_x$	10,7	15,7	21,3	7,4	10,8	10,0	9,4	16,0	8,7
Дисахара	$M_x$	7,5	2,2	14,0	3,8	10,8	3,0	4,8	8,9	6,9
	$m_x$	3,8	1,0	3,6	0,6	2,7	0,6	2,1	2,8	1,8
Крахмал	$M_x$	12,3	10,1	14,9	13,7	13,6	11,9	11,2	14,3	12,7
	$m_x$	3,5	1,9	1,8	2,9	1,8	1,7	1,8	1,6	1,2
Все NSC	$M_x$	90,7	99,8	90,4	133,5	90,6	116,7	95,3	112,0	103,6
	$m_x$	14,1	16,7	23,0	7,7	12,2	11,4	10,1	14,6	8,7

**Примечание:** *N* – объём выборки;  $M_x$  – среднее арифметическое значение показателя;  $m_x$  – ошибка среднего значения; С-О – снытево-осоковая дубрава; СЛ – солонцовая дубрава; С – середина ствола; О – основание ствола.

Таблица 4

## Содержание неструктурных углеводов в древесной части ветвей тоньше 1 см

Углеводы	Параметр	Содержание углеводов на различных объектах и типах ветвей, мг·г <sup>-1</sup> абсолютно сухого вещества								
		С-О		СЛ		В среднем		В среднем		В целом
		П	В	П	В	П	В	С-О	СЛ	
Моносахара	<i>N</i>	3	3	3	5	6	8	6	8	14
	<i>M<sub>x</sub></i>	39,9	49,4	52,4	51,6	46,2	50,7	44,7	51,9	48,8
	<i>m<sub>x</sub></i>	2,5	4,3	2,7	3,7	3,2	2,7	3,1	2,4	2,1
Дисахара	<i>M<sub>x</sub></i>	9,1	6,4	18,5	17,5	13,8	13,3	7,7	17,9	13,5
	<i>m<sub>x</sub></i>	2,0	1,9	4,4	2,9	3,0	2,7	3,0	2,3	1,9
Крахмал	<i>N</i>	3	3	2	4	5	7	6	6	12
	<i>M<sub>x</sub></i>	25,0	20,3	29,5	29,5	26,8	26,1	22,7	29,5	26,4
	<i>m<sub>x</sub></i>	6,6	1,1	5,6	3,8	4,2	2,9	3,2	2,9	2,3
Все NSC	<i>M<sub>x</sub></i>	74,0	76,1	90,6	98,5	82,3	90,1	75,1	95,6	86,8
	<i>m<sub>x</sub></i>	6,4	7,0	9,0	2,5	6,3	5,1	5,8	3,5	4,0

**Примечание:** С-О – снытево-осоковая дубрава; СЛ – солонцовая дубрава; П – ветви первичной кроны; В – ветви вторичной кроны и водяные побеги.

Содержание моносахаров в древесине ветвей вторичной кроны деревьев в снытево-осоковой дубраве значительно выше, чем в первичной, а крахмала, наоборот, ниже, хотя достоверность различий их значений статистически не доказана. В солонцовой же дубраве значения показателей практически сходны между собой, что связано с более равномерным распределением здесь солнечной радиации по профилю крон деревьев, чем в снытево-осоковой, где лучше освещены их вершины. Различия в характере освещения крон деревьев в экотопах особенно значительно проявились в содержании дисахаров и крахмала в древесине ветвей вторичной кроны, которое гораздо выше в солонцовой дубраве. По содержанию дисахаров и крахмала древесина ветвей первичной и вторичной кроны деревьев ни в одном экотопе не различается между собой.

Исследованные экотопы ещё более значительно различаются между собой по

содержанию крахмала в почках первичной и вторичной крон деревьев, которое в солонцовой дубраве в 1,6–2,0 раза выше, чем в снытево-осоковой (табл. 5). Содержание крахмала в почках ниже, чем в древесной части ветвей: в солонцовой дубраве – в 2,3 раза, а в снытево-осоковой – в 3,3 раза. По этому значению показателя почки сходны с лубом ствола. В листьях же, по сравнению с почками, крахмала гораздо меньше, а в заболони, наоборот, больше (табл. 6). Содержание крахмала в образцах заболони из разных экотопов и частей ствола не имеет существенных различий. Содержание моносахаров и крахмала во внешних слоях заболони в солонцовой дубраве несколько выше, чем в снытево-осоковой (табл. 7), хотя достоверность различий статистически не доказана. Во внешнем же слое заболони, по сравнению с внутренним, крахмала и сахаров несколько больше (табл. 8).

Таблица 5

## Содержание крахмала в почках и листьях модельных деревьев в середине августа 2013 года

Орган	Параметр	Содержание крахмала на различных типах ветвей и объектах, мг·г <sup>-1</sup> абсолютно сухого вещества								
		С-О		СЛ		В среднем		В среднем		В целом
		П	В	П	В	П	В	С-О	СЛ	
Почки	<i>N</i>	3	3	3	4	6	7	6	7	13
	<i>M<sub>x</sub></i>	7,6	6,8	12,5	13,3	10,0	10,5	7,2	12,9	10,3
	<i>m<sub>x</sub></i>	2,4	1,1	1,7	0,7	1,7	1,4	1,2	0,8	1,1
Листья	<i>N</i>	3	3	3	4	6	7	6	7	13
	<i>M<sub>x</sub></i>	1,1	1,0	3,0	3,1	2,1	2,4	1,1	3,0	2,2
	<i>m<sub>x</sub></i>	0,02	0,37	0,50	0,78	0,64	0,46	0,20	0,40	0,37

**Примечание:** С-О – снытево-осоковая дубрава; СЛ – солонцовая дубрава; П – ветви первичной кроны; В – ветви вторичной кроны и водяные побеги.

Таблица 6

## Содержание крахмала в заболони на середине и в основании ствола деревьев

Параметр	Объём выборки (N) и содержание крахмала на различных объектах, мг·г <sup>-1</sup> сухого вещества								
	С-О		СЛ		В среднем		В среднем		В целом
	С	О	С	О	С	О	С-О	СЛ	
<i>N</i>	6	5	5	6	11	11	11	11	22
<i>M<sub>x</sub></i>	18,7	19,2	21,4	17,1	19,9	18,0	18,9	19,0	18,6
<i>m<sub>x</sub></i>	1,2	3,7	3,3	2,9	1,6	2,2	1,7	2,2	1,3

**Примечание:** С-О – снытево-осоковая дубрава; СЛ – солонцовая дубрава; С – середина ствола; О – основание ствола.

Таблица 7

## Содержание неструктурных углеводов во внешней заболони на середине ствола деревьев

Экотоп	Содержание углеводов ( <i>M<sub>x</sub> ± m<sub>x</sub></i> ), мг·г <sup>-1</sup> абсолютно сухого вещества				
	моносахаров	дисахаров	всех сахаров	крахмала	всех NSC
Дубрава снытево-осоковая	22,2 ± 4,9	4,5 ± 1,0	26,7 ± 4,2	18,7 ± 1,7	46,6 ± 5,4
Дубрава солонцовая	27,1 ± 0,6	4,1 ± 0,3	31,2 ± 0,9	21,4 ± 4,3	54,7 ± 4,7

Таблица 8

## Содержание NSC в различных зонах заболони ствола модельных деревьев на обоих объектах

Зона заболони	Параметр	Объём выборки (N) и содержание углеводов, мг·г <sup>-1</sup> сухого вещества				
		моносахаров	дисахаров	всех сахаров	крахмала	всех NSC
Внешняя	<i>N</i>	6	6	6	12	6
	<i>M<sub>x</sub> ± m<sub>x</sub></i>	24,7 ± 2,5	4,3 ± 0,5	<b>29,0 ± 2,1</b>	19,9 ± 1,6	50,6 ± 3,7
Внутренняя	<i>N</i>	5	5	10	10	5
	<i>M<sub>x</sub> ± m<sub>x</sub></i>	15,8 ± 1,6	2,7 ± 0,4	<b>18,5 ± 1,3</b>	19,4 ± 2,5	37,6 ± 3,6

**Примечание:** жирным шрифтом выделены достоверно различающиеся величины при  $p < 0,05$ .

Содержание моносахаров в корнях деревьев снытево-осоковой дубравы ниже, чем в солонцовой, а дисахаров и крахмала, наоборот, выше (табл. 9). В тонких корнях деревьев обеих дубрав крахмала содержится, как показали исследования, меньше,

чем в толстых, а сахаров больше. Достоверность различий установлена только по крахмалу в снытево-осоковой дубраве. Содержание сахаров и крахмала в тонких корнях сходно с их содержанием в древесной части тонких ветвей.

Таблица 9

## Содержание неструктурных углеводов в корнях модельных деревьев в середине августа 2013 года

Углеводы	Параметр	Содержание углеводов на различных объектах и корнях разной толщины, мг·г <sup>-1</sup> абсолютно сухого вещества								
		С-О		СЛ		В среднем		В среднем		В целом
		<1 см	>2 см	<1 см	>2 см	<1 см	>2 см	С-О	СЛ	
Моносахара	<i>N</i>	3	6	3	6	6	11	8	9	17
	<i>M<sub>x</sub></i>	51,3	37,9	55,0	50,6	53,2	44,8	42,9	52,1	47,8
	<i>m<sub>x</sub></i>	6,5	2,0	8,9	7,4	5,0	4,5	5,3	4,7	3,5
Дисахара	<i>N</i>	3	6	3	6	6	11	8	9	17
	<i>M<sub>x</sub></i>	15,3	8,9	10,8	6,0	13,1	7,3	11,3	7,6	9,3
	<i>m<sub>x</sub></i>	12,7	3,0	9,4	3,7	7,2	2,4	4,4	4,0	2,9
Крахмал	<i>N</i>	3	6	3	6	6	12	9	9	18
	<i>M<sub>x</sub></i>	17,4	36,9	20,1	30,8	18,8	33,9	30,4	27,2	28,8
	<i>m<sub>x</sub></i>	2,7	4,8	2,3	3,6	1,7	3,0	4,6	3,8	2,7
Все NSC	<i>M<sub>x</sub></i>	84,0	85,5	86,0	87,7	85,0	86,7	84,9	86,9	86,0
	<i>m<sub>x</sub></i>	13,1	6,3	15,4	8,6	9,0	5,5	6,6	6,4	4,6

**Примечание:** С-О – снытево-осоковая дубрава; СЛ – солонцовая дубрава.

Таким образом, в солонцовой дубраве, по сравнению со снытево-осоковой, во всех органах деревьев, кроме корней, выявлено более высокое содержание неструктурных углеводов. В корнях деревьев солонцовой дубравы содержание моносахаров также более высокое, а дисахаров и крахмала немного ниже. Различия могут быть обусловлены действием разных механизмов. Так, в солонцовой дубраве прирост надземных органов минимален, слой поздней древесины развит слабо и более пористый [12], за счёт чего снижается расходная статья углеводов. КПД фотосинтеза в условиях недостатка влаги у дуба ранней феноформы в солонцовой дубраве выше, чем у дуба поздней феноформы в более продуктивной склоновой дубраве [13].

Полученные нами результаты отличаются от данных других исследователей. Так, к примеру, в условиях Швейцарии [14] в листьях дуба *Quercus petraea* абсолютное содержание NSC в августе несколько ниже (около  $130 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ ), а доля крахмала, наоборот, выше (около 20 %). В заболони же ветвей содержание NSC в два раза выше (около  $200 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ ), причём большую часть составляет крахмал. В условиях Франции [15] содержание NSC в тонких ветвях и корнях дуба *Quercus petraea* ниже ( $60\text{--}70 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ ), чем на наших объектах, а в штате Мичиган США у дуба *Quercus rubra* [16], наоборот, более высокое (около  $100 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ ). В Швейцарии заболонь ствола содержит около  $60 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$  суммы NSC [14], что выше, чем в наших объектах, и большая часть их представлена крахмалом. В заболони ствола деревьев *Quercus petraea*, по данным французских исследователей [17], в августе 1998 года содержание суммы NSC было значительно ниже (около  $35 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ ), чем у исследованных нами деревьев, и представлены они были большей частью крахмалом (более 70 %). В том же древостое в июне 2000 года [15] и августе 2008 [18] зафиксированы величины содержания суммы NSC и их состава, более сходные с нашими данными. Сходные с нашими резуль-

таты получили также американские исследователи для деревьев *Quercus rubra* [16, 19]. Таким образом, деревья дуба черешчатого в южной лесостепи Европейской части России содержат, по сравнению с деревьями дуба других видов западной Европы и Америки, значительно меньше крахмала и больше сахаров при сходной сумме NSC, что свидетельствует о более активном их метаболизме, имеющем, видимо, адаптационный характер.

Содержание NSC в органах растений, которое определяется балансом между приходом и расходом ассимилянтов, подвержено, как показали исследования, сезонным колебаниям, различающимся в изученных древостоях (рис. 2), чему дополнительно способствуют особенности физиологии у ранней и поздней феноформ дуба. Следует также учесть, что отбор образцов для оценки значений показателей проведён нами в весенний период только у деревьев с раскидистым типом кроны [9], у которых, по нашим предварительным данным, в осенне-весенний период содержание NSC несколько выше, чем у других деревьев [20]. Весной до распускания у деревьев листьев, когда отмечается восходящий транспорт запасных углеводов, содержание NSC, а особенно дисахаров, в лубе и заболони ствола выше, чем осенью, а содержание крахмала ниже. В конце мая после распускания у деревьев листьев содержание суммы NSC и дисахаров в лубе ствола, в тонкой фракции ветвей и в заболони ствола достигает максимума, а крахмала снижается до минимума, что соответствует оптимальным условиям для прироста стволов и восстановления системы облиственных побегов. В ветвях в этот период доля дисахаров в абсолютном выражении (около  $60 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ ) находится примерно на том же уровне, как в лубе и заболони ствола, а в относительном – на более высоком (62–65 и 44–56 % соответственно). В заболони деревьев ранней феноформы через месяц после распускания у них листьев зафиксировано такое же высокое содержание NSC и

сходный его состав, как и в лубе. Возможно, что раннее завершение вегетации в 2013 году позволило сохранить значительные резервы углеводов в корнях и использовать их в весенний период. Можно также полагать, что наблюдаемый максимум сахаров обусловлен снижением по-

требления ветвями восходящего тока NSC, поскольку баланс ассимилянтов становится положительным. В снытево-осоковой дубраве, где преобладают поздно распускающиеся деревья, можно, вероятно, ожидать того же повышения значений показателей.

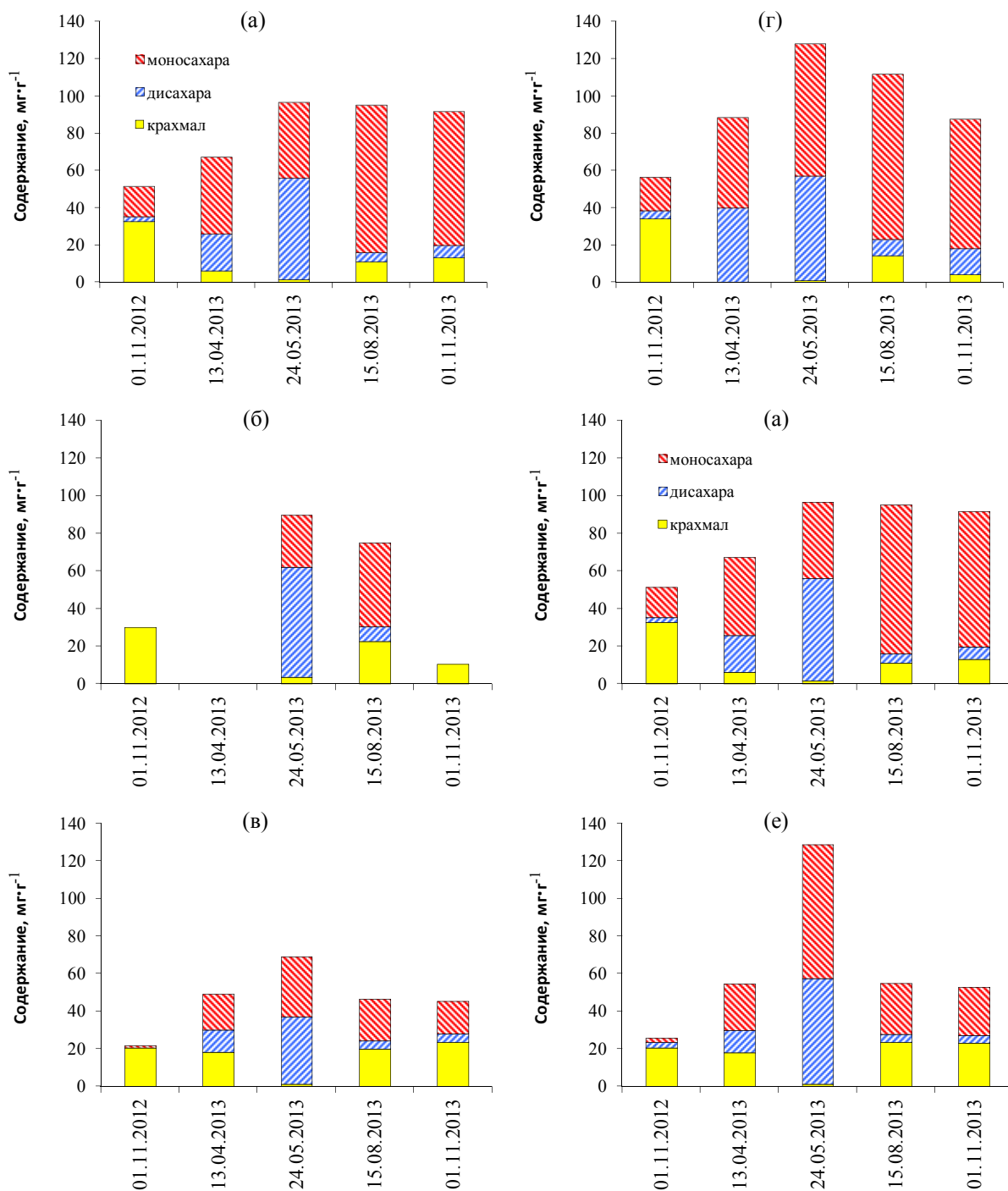


Рис. 2. Сезонная динамика содержания NSC в снытево-осоковой (а, б, в) и солонцовой дубраве (г, д, е) в лубе ствола (а, г), тонкой фракции ветвей (б, д) и заболони ствола (в, е). Обозначения те же, что на рис.1. Данные за апрель и май 2013 года – только по деревьям с раскидистой кроной



Сезонная динамика NSC дуба ранней феноформы в солонцовой дубраве, по сравнению с дубом поздней феноформы в снытево-осоковой дубраве, характеризуется более ранним и быстрым возрастанием их содержания, что позволяет деревьям в этом экотопе лучше использовать весенний период оптимального водного режима. Во второй половине вегетационного сезона содержание суммы NSC в заболони резко снижалось до стабильной в остальное время года величины, в то время как в лубе и ветвях его уровень сохранялся. В лубе, ветвях и заболони в это время наблюдалось значительное снижение содержания дисахаров и увеличение содержания крахмала, что соответствует состоянию полной обеспеченности этих органов ассимилянтами, поступающими из листьев. После завершения листопада в лубе зафиксировано небольшое снижение суммы NSC. В этот период в 2012–2013 гг. не обнаружено значимых различий между двумя контрастными экотопами по сумме NSC как в лубе, так и в заболони. При этом значительно снижалось содержание крахмала в ветвях деревьев в обоих экотопах и в лубе солонцовой дубравы (содержание дисахаров здесь повышалось), что связано, видимо, с ростом корней и оттока ассимилянтов к ним. Для заболони характерно наиболее стабильное содержание и состав NSC в сезонной динамике за исключением весеннего максимума. Отметим, что содержание крахмала в первичных ветвях раскидистых деревьев в течение всего вегетационного сезона было выше в снытево-осоковой дубраве (рис. 3). Это объясняется, скорее всего, отмеченным выше более высоким содержанием дисахаров и моносахаров в ветвях солонцовой дубравы в связи с необходимостью поддержания повышенного осмотического давления. Осенний максимум содержания крахмала в лубе и заболони мы наблюдали только у деревьев с наиболее раскидистыми кронами, а максимум содержания сахаров – только в лубе дере-

вьев снытево-осоковой дубравы. У деревьев с менее развитыми кронами в обоих типах дубрав осенью после листопада наблюдалась тенденция снижения содержания крахмала и сахаров как в лубе, так и в заболони. Это свидетельствует, очевидно, о более высокой жизнестойкости раскидистых деревьев.

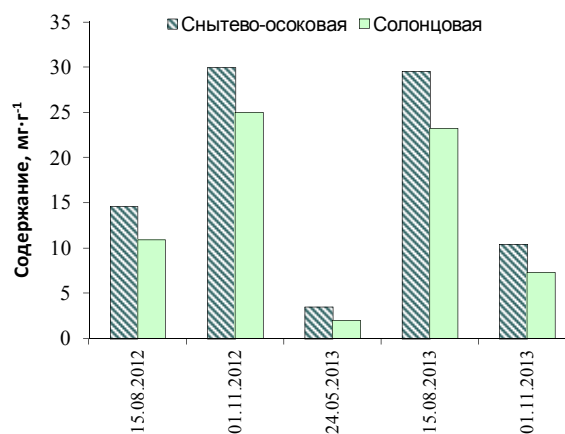


Рис. 3. Сезонная динамика содержания крахмала в тонкой фракции ветвей первичной кроны раскидистых деревьев в двух типах дубрав

Полученные нами результаты несколько отличаются от данных других исследователей. Так, сезонная динамика суммы NSC в ветвях деревьев *Quercus petraea* в Швейцарии [14] довольно стабильна (160–200 мг·г<sup>-1</sup>), а сахаров имеет максимум в июне, составляющий около 40 мг·г<sup>-1</sup>. Для заболони ствола выявлен минимум суммы NSC в июне (около 50 мг·г<sup>-1</sup>) и небольшие максимумы в апреле (около 70 мг·г<sup>-1</sup>) и октябре (около 80 мг·г<sup>-1</sup>), причём весь вегетационный сезон основную часть углеводов составляет крахмал. У деревьев *Quercus petraea* во Франции [17] в 1998 году отмечены небольшие максимумы содержания NSC в мае во время распускания листьев, а также в октябре перед листопадом (около 50 мг·г<sup>-1</sup>), и минимум в июне (около 30 мг·г<sup>-1</sup>). Причём углеводы также представлены большей частью крахмалом, только в ноябре происходило увеличение содержания сахаров примерно вдвое (до около 20 мг·г<sup>-1</sup>). В том же древостое в

июне 2000 года зафиксирована значительно меньшая сумма NSC и меньшая доля крахмала, чем в октябре [15], а в 2008 году в заболони ствола выявлены максимумы в момент распускания почек и после листопада [18]. У деревьев дуба *Quercus rubra*, по данным двухлетних наблюдений [16], были выявлены не всегда чётко выраженные максимумы содержания NSC в древесине стволов и корней до и в момент распускания листьев, а также после листопада, и минимумы в промежутке между этими двумя фенологическими явлениями. В ветвях же отмечались противоположные тенденции. У деревьев этого же вида дуба за четыре года учёта максимальные суммы NSC отмечены в осенне-весенний период, а более низкие величины – в летний период [19]. При этом содержание крахмала в первый из этих периодов составляло менее половины, а во втором – примерно 50%. На наших объектах сезонная динамика неструктурных углеводов характеризуется почти полным отсутствием крахмала в период до и после распускания листьев и выраженным максимумом суммы NSC и сахаров после распускания листьев, что свидетельствует о повышенном метаболизме изученных деревьев, связанном, возможно, с процессом восстановления крон дуба в 2013 году.

Проведённые нами исследования показали, что содержание NSC в надземных органах деревьев находилось в прямой зависимости от погодных условий года и степени дефолиации крон насекомыми. Так, в середине августа благоприятного по погодным условиям и сохранности листьев 2013 года содержание суммы NSC в листьях дуба обоих феноформ было выше в 1,5 раза, чем в неблагоприятном предыдущем, когда насекомые повредили более 30% листвы. После листопада в 2013 году содержание суммы NSC в лубе и в заболони ствола деревьев оказалось выше, чем в 2012 (в 1,7 и 1,9 раза соответственно). Содержание крахмала в листьях дуба в середине августа 2013 года было ниже,

чем в предыдущем в семь раз, а в тонких ветвях, напротив, примерно в два раза больше. После листопада в 2013 году содержание крахмала в лубе ствола было ниже, чем в 2012, в 4,1 раза, а в ветвях – в 3,1 раза. В заболони же оно оставалось на сходном уровне. Очевидно, что в 2013 году активный метаболизм продолжался у деревьев и после листопада, в том числе в связи с ростом корней. Таким образом, состав NSC может служить чувствительным индикатором адапционных реакций дуба на дефолиацию, рассмотренных в работе наших коллег [6]. Для оценки текущего состояния деревьев и древостоев лучше всего подходит показатель общего содержания NSC в лубе ствола и, возможно, в ветвях после окончания листопада: при благонадёжном состоянии деревьев оно должно составлять не менее  $80 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ . Для оценки долговременного состояния деревьев больше подходит содержание суммы NSC в заболони ствола в конце лета и осенью, которое должно составить более  $40 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ .

Очевидно, что деревья в объектах наших исследований достаточно адаптированы к долговременным факторам (засоленность почв, конкуренция), а при воздействии кратковременных факторов (объедание листвы насекомыми, засуха) могут снижать содержание NSC, что в определённых условиях может привести к углеводному их голоданию, особенно менее развитых особей. Это полностью согласуется с многолетней динамикой состояния и отмирания деревьев в этих экотопах [8, 11].

### Выводы

1. Различные органы деревьев дуба черешчатого, исходя из их функций и метаболической активности, существенно отличаются друг от друга по содержанию и составу NSC. Моносахаров в ветвях и корнях (около  $49 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ) значительно меньше, чем в лубе ствола ( $84 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ), а крахмала ( $26$  и  $29 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ ), наоборот, в два раза больше. Содержание дисахаров, кото-

рые являются транспортной формой углеводов, во всех органах деревьев невелико, снижаясь в следующем порядке: листья ( $30 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ ), ветви (14), корни (9), луб ствола (7), заболонь (3,5). В ядровой древесине крахмала очень мало (около  $1 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ ).

2. Исследованные дубравы существенно различаются между собой по содержанию NSC в различных органах деревьев. В солонцовой дубраве, по сравнению со снытево-осоковой, во всех из них, кроме корней, содержание NSC более высокое. В корнях деревьев солонцовой дубравы содержание моносахаров также более высокое, а дисахаров и крахмала немного ниже. В листьях первичной кроны, хорошо освещённой у деревьев всех трёх типов развития, содержание моносахаров и крахмала в контрастных по почвенным условиям экотопах практически одинаково.

3. Содержание NSC в органах растений подвержено значительным сезонным колебаниям, различающимся в изученных древостоях. В солонцовой дубраве, по сравнению со снытево-осоковой, происходит более раннее и быстрое возрастание их содержания в лубе, что позволяет деревьям в этом экотопе лучше использовать весенний период оптимального водного режима. После завершения листопада сумма NSC в лубе снижается и различия между экотопами практически исчезают. Для заболони характерны наиболее стабильные содержание и состав NSC в сезонной динамике за исключением весеннего максимума. Осенний максимум содержания крахмала в лубе и заболони наблюдается только у деревьев с раскидистым типом кроны, а осенний максимум содержания сахаров – только в лубе деревьев снытево-осоковой дубравы. У деревьев с менее развитыми кронами в обоих

типах дубрав осенью после листопада происходит снижение содержания крахмала и сахаров в лубе и заболони.

4. По содержанию и составу NSC во второй половине вегетационного сезона и после его завершения можно выделить три группы органов деревьев и их частей: а) наиболее метаболически активные (с наибольшим содержанием моносахаров) – листья и луб; б) промежуточные, но с высоким потенциалом за счёт запасов крахмала – ветви и корни; в) с пониженным метаболизмом и его потенциалом – заболонь.

5. Показано, что высокая доля сахаров в составе NSC деревьев дуба может служить чувствительным индикатором адаптационных процессов. Для оценки их текущего состояния лучше всего подходит показатель общего содержания NSC в лубе ствола и ветвях после окончания листопада: при благонадёжном состоянии деревьев оно должно составлять не менее  $80 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ . Для оценки долговременного состояния деревьев больше подходит содержание суммы NSC в заболони ствола в конце лета и осенью, которое должно составить более  $40 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ .

6. Изученные дубравы хорошо адаптированы к долговременным факторам (засоленность почв, умеренная конкуренция), а в условиях кратковременного ослабления в результате объедания листвы насекомыми и засухи снижают содержание NSC, что может привести к углеводному голоданию менее развитых деревьев.

7. Содержание крахмала в органах деревьев дуба черешчатого, особенно на засоленных почвах, более низкое, чем у других видов дуба Западной Европы и Америки, а суммарное содержание неструктурных углеводов одинаково, что говорит о более активном метаболизме.

**Работа поддержана РФФИ (гранты 12-04-01347, 12-04-01077, 15-04-05592).**

**Авторы признательны д-ру биол. наук Л.П. Ворониной (МГУ) за ценные консультации, сотрудникам аналитической лаборатории ИЛ КНЦ РАН и её руководителю Н.А. Галибиной – за анализ образцов на содержание крахмала, сотрудникам и аспирантам ИЛАН РАН: Н. Г. Жиренко, Я. Г. Истоминой и А. В. Кузнецову – за помощь в обработке модельных деревьев и отборе образцов.**

## Список литературы

1. *Sala, A.* Carbon dynamics in trees: feast or famine? / A. Sala, D.R. Woodruff, F.C. Meinzer // *Tree physiology*. – 2012. – N 32. – Pp. 764-75.
2. *Судачкова, Н. Е.* Специфика метаболизма лиственницы сибирской и лиственницы Гмелина в различных экологических условиях / Н.Е. Судачкова, И.Л. Милюткина, Г.П. Семенова // *Хвойные бореальной зоны*. – 2003. – № 1. – С. 54–60.
3. *Теребова, Е. Н.* Индивидуальная изменчивость метаболических показателей ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения / Е. Н. Теребова, Н.А. Галибина, Т.А. Сазонова, Т.Ю. Таланова // *Лесоведение*. – 2003. – № 1. – С. 73-76.
4. *Martinez-Trinidad, T.* Comparing various techniques to measure tree vitality of live oaks / T. Martinez-Trinidad, W.T. Watson, M.A. Arnold, L. Lombardini, D.N. Appel // *Urban Forestry & Urban Greening*. – 2010. – № 9. – Pp. 199–203.
5. *Плаксина, И. В.* Особенности роста и метаболизма лиственницы сибирской в условиях фитопатогенного стресса / И.В. Плаксина // *Хвойные бореальной зоны*. – 2008. – № 3/4. – С. 277-283.
6. *Рубцов, В. В.* Адаптационные реакции дуба на дефолиацию / В.В. Рубцов, И.А. Уткина. – М.: Институт лесоведения, 2008. – 302 с.
7. *Судачкова, Н. Е.* Действие дефолиации на рост и метаболизм сосны обыкновенной / Н.Е. Судачкова, И.Л. Милюткина, Л.И. Романова, Н.В. Астраханцева // *Сибирский экологический журнал*. – 2015. – Т. 22, № 1. – С. 28–35.
8. *Каплина, Н. Ф.* Динамика фитомассы листьев, состояния и развития крон деревьев нагорной дубравы юго-восточной лесостепи в неблагоприятных условиях последнего десятилетия / Н.Ф. Каплина, Н.Г. Жиренко // *Вестник Поволжского государственного технологического университета*. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. – 2012. – № 2. – С. 3–11.
9. *Каплина, Н. Ф.* Морфология крон и состояние дуба черешчатого в средневозрастных насаждениях лесостепи / Н.Ф. Каплина, Н.Н. Селочник // *Лесоведение*. – 2009. – № 3. – С. 32–42.
10. *Практикум по агрохимии* / под ред. В.Г. Минеева. – М.: МГУ, 2001. – 688 с.
11. *Каплина, Н. Ф.* Текущее и долговременное состояние дуба черешчатого в трех контрастных типах леса южной лесостепи / Н.Ф. Каплина, Н.Н. Селочник // *Лесоведение*. – 2015. – № 3. – С. 191–201.
12. *Вихров, В. Е.* Строение и физико-механические свойства древесины дуба / В.Е. Вихров. – М.: Изд.-во АН СССР, 1954. – 265 с.
13. *Молчанов, А. Г.* Интенсивность фотосинтеза фенологических форм дуба черешчатого в условиях недостаточного увлажнения / А.Г. Молчанов // *Лесоведение*. – 2012. – № 4. – С. 31–38.
14. *Hoch, G.* Non-structural carbon compounds in temperate forest trees / G. Hoch, A. Richter, C. Körner // *Plant, Cell & Environment*. – 2003. – № 26. – Pp. 1067–1081.
15. *Barbaroux, C.* Distribution of aboveground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*) / C. Barbaroux, N. Bréda, E. Dufrière // *New Phytologist*. – 2003. – № 157. – Pp. 605–615.
16. *Gough, C.M.* Phenological and temperature controls on the temporal non-structural carbohydrate dynamics of *populus grandidentata* and *Quercus rubra* / C.M. Gough, C.E. Flower, C.S. Vogel, P.S. Curtis // *Forests*. – 2010. – № 1. – Pp. 65–81.
17. *Barbaroux, C.* Contrasting distribution and seasonal dynamics of carbohydrate reserves in stem wood of adult ring-porous sessile oak and diffuse-porous beech trees / C. Barbaroux, N. Bréda // *Tree physiology*. – 2002. – № 22. – Pp. 1201–1210.
18. *El Zein, R.* Seasonal changes of C and N non-structural compounds in the stem sapwood of adult sessile oak and beech trees / R. El Zein, P. Maillard, N. Bréda, J. Marchand, P. Montpied, D. Gérant // *Tree physiology*. – 2011. – № 31. – Pp. 843–854.
19. *Richardson, A. D.* Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees / A. D. Richardson, M. S. Carbone, T. F. Keenan, C. I. Czimeczik, D. Y. Hollinger, P. Murakami et al. // *New Phytologist*. – 2013. – № 197 (3). – Pp. 850–861.
20. *Kulakova N., Kaplina N., Zhirenko N.* Influence of salinization of soils on the distribution and growth of *quercus robur* in the forest-steppe zone/ N. Kulakova, N. Kaplina, N. Zhirenko // *Abstract book. Workshop and conference «Utilization and protection of halophytes and salt-affected landscapes», September 4–6, 2013, Kecskemét, Hungary*. P.28.

Статья поступила в редакцию 29.10.15.

## Информация об авторах

*КАПЛИНА Наталья Федотовна* – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт лесоведения РАН. Область научных интересов – лесная экология. Автор 85 публикаций.

*КУЛАКОВА Нина Юлиановна* – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт лесоведения РАН. Область научных интересов – лесное почвоведение и экология. Автор 65 публикаций.

UDC 630\*161.34:630\*181.31/32:630\*181.62

**CONTENT OF NONSTRUCTURAL CARBOHYDRATES IN ORGANS OF QUERCUS ROBUR IN CONDITIONS OF SOUTHERN FOREST-STEPPE OF EUROPEAN RUSSIA***N. F. Kaplina, N. Yu. Kulakova*

Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences (ILAN),  
21, Sovetskaya, Uspenskoe, Moscow oblast, 143030, Russian Federation  
E-mail: kaplina@inbox.ru; nkulakova@mail.ru

**Key words:** *English oak; nonstructural carbohydrates; seasonal dynamics; influence of ecological factors.*

**ABSTRACT**

*The content of monosaccharides, disaccharides, and starch in different organs of English oak of early and late coming into leaves phenological forms, which grow in southern forest-steppe in two contrasting soil conditions ecotopes, was studied. The content of monosaccharides, disaccharides, and starch shows the regularities of the tree's adaptation to the unfavourable factors of environment. Depending on the functions and metabolic activity of different organs of English oak, it was determined they significantly differed from each other in the content and in the composition of nonstructural carbohydrates (NSC). There are significantly less monosaccharides in the branches and roots of the trees (about 49 mg·g<sup>-1</sup>) in comparison with the soft bark of stem (84 mg·g<sup>-1</sup>), but there is twice the amount of starch (26 and 29 mg·g<sup>-1</sup>). Disaccharides are the transport form of carbohydrates. The organs of English oak contain the following content of disaccharides: leaves (30 mg·g<sup>-1</sup>), branches (14), roots (9), soft bark of stem (7), sap (3,5). There is very low content of starch in the heartwood (about 1 mg·g<sup>-1</sup>). In comparison with aegopodioscaricosum oak groves, NSC content in solonetz oak groves is higher in all the organs except roots. The content of monosaccharides is also higher but the content of disaccharides and starch is lower in the roots of trees growing in solonetz soils. The content of monosaccharides and starch in the contrasting ecotypes by soil conditions is almost equal in the leaves of the initial crown of all levels of development. The seasonal dynamics of nonstructural carbohydrates content and its change under the influence of droughts and insects attacks was analyzed. Maximum content of saccharides in the soft bark of stem and branches after leaves flushing, matching the active system of recovery of leafed shoots, was revealed. It was showed that high content of saccharides in the NSC of oak trees could serve a sensitive indicator of adaptive processes. To assess the condition of trees, the best thing is to use the indicator of the total content of NSC: current state – in the soft bark of stem and branches after leaf fall, long-time state – in the sap of stem at the end of summer and in autumn. It was concluded the content of starch of the organs of English oak (saline soils in particular) was lower than the content of starch of other oak species growing in Western Europe and in America, but the total content of nonstructural carbohydrates was equal which was the evidence of more active metabolism.*

**The work was supported by the Russian Foundation for Basic Research grant(12-04-01347, 12-04-01077, 15-04-05592 grants).**

**The authors express their acknowledgements to Dr. L. Voronina (Moscow State University) for the advice of value, to the members of the analytical laboratory of Forest Research Institute (Karelian Research Center of RAS) and the laboratory head N. Galibina for the analysis of the samples for starch content, to the members and postgraduate students of the Institute of Forest Science (RAS) N. Zhirenko, Ya. Istomina and A. Kuznetsov for the assistance in model trees adaptation and samples selection.**

**REFERENCES**

1. Sala A., Woodruff D.R., Meinzer F.C. Carbon Dynamics in Trees: Feast or Famine? *Tree Physiology*. 2012. No 32. Pp. 764-75.
2. Sudachkova N. E., Milutina I.L., Semenova G.P. Spetsifika metabolizma listvennitsy sibirskoy i listvennitsy Gmelina v razlichnykh ekologicheskikh usloviyakh [Metabolism Specificity of Siberian Larch and Dahurian Larch in Various Ecological Conditions]. *Khvoynnye borealnoy zony* [Coniferous Trees Growing in the Boreal Area]. 2003. № 1. Pp. 54–60.
3. Terebova E. N., Galibina N.A., Sazonova T.A., Talanova T.Yu. Individualnaya izmenchivost metaboliticheskikh pokazateley assimilyatsionnogo apparata sosny obyknovvennoy v usloviyakh promyshlennogo zagryazneniya [Individual Variability of Metabolism Characteristics of Assimilatory System of Scots Pine in Conditions of Industrial Pollution]. *Lesovedenie* [Forestry]. 2003. № 1. Pp. 73-76.
4. Martinez-Trinidad T., Watson, W.T., Arnold M.A., Lombardini L., Appel D.N. Comparing

Various Techniques to Measure Tree Vitality of Live Oaks. *Urban Forestry & Urban Greening*. 2010. № 9. Pp. 199–203.

5. Plaksina I. V. Osobennosti rosta i metabolizma listvennitsy sibirskoy v usloviyakh fitotsenoticheskogo stressa [Peculiarities of Growth and Metabolism of Siberian Larch When a Phytocoenotic Stress]. *Khvoynye borealnoy zony* [Coniferous Trees Growing in the Boreal Area]. 2008. № 3/4. Pp. 277–283.

6. Rubtsov V.V., Utkina I.A. *Adaptatsionnye reaktsii duba na defoliatsiu* [Oak Adaptive Reactions to Defoliation]. Moscow: Institut lesovedeniya, 2008. 302 p.

7. Sudachkova N. E., Milutina I.L., Romanova L.I., Astrakhantseva N.V. Deystvie defoliatsii na rost i metabolizm sosny obyknovnoy [Defoliation Impact on the Growth and Metabolism of Scots Pine]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* [Siberian Ecological Journal]. 2015. Vol. 22, № 1. Pp. 28–35.

8. Kaplina N. F., Zhirenko N.G. Dinamika fitomassy listev, sostoyaniya i razvitiya kron derevev nagnonoy dubravy ugo-vostochnoy lesostepi v neblagopriyatnykh usloviyakh poslednego desyatiletia [Dynamics of Trees Phytomass, State and Growth of the Trees Crowns of the Upland Oak Groves in the South-Eastern Forest-Steppe under Unfavourable Conditions of the Past 10 Years]. *Vestnik Povolzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Ser.: Les. Ekologiya. Prirodopolzovanie*. [Vestnik of Volga State University of Technology. Series: Forest Ecology. Nature Management]. 2012. № 2. Pp. 3–11.

9. Kaplina N. F., Selochnik N.N. Morfologiya kron i sostoyanie duba chereschatogo v srednevozarstnykh nasazhdeniyakh lesostepi [Morphology of Crowns and English Oak State in the Middle-Aged Plantations of Forest-Steppe]. *Lesovedenie* [Forestry]. 2009. № 3. Pp. 32–42.

10. Praktikum po agrokhemii: pod red. V.G. Mineeva [Manual on Agrochemistry: under the editorship of V.G.Mineev]. Moscow: MFGU, 2001. 688 p.

11. Kaplina N. F., Selochnik N.N. Tekushchee i dolgovremennoe sostoyanie duba chereschatogo v trekh kontrastnykh tipakh lesa uzhnoy lesostepi [Current and Long-Term State of English Oak in Three Contrast Forest Types of the Southern Steppe]. *Lesovedenie* [Forestry]. 2015. № 3. Pp. 191–201.

12. Vikhrov V. E. *Stroenie i fiziko-mekhanicheskie svoystva drevesiny duba* [Structure and Physico-Mechanical Properties of Oak Wood]. Moscow: Izdatelstvo AN SSSR, 1954. 265 p.

13. Molchanov A. G. Intensivnost fotosinteza fenologicheskikh form duba chereschatogo v usloviyakh nedostatochnogo uvlazhneniya [Photosynthetic Rate of Phenological Forms of English Oak in Conditions of Insufficient Humidity]. *Lesovedenie* [Forestry]. 2012. № 4. Pp. 31–38.

14. Hoch G., Richter A., Körner C. Non-Structural Carbon Compounds in Temperate Forest Trees. *Plant, Cell & Environment*. 2003. № 26. Pp. 1067–1081.

15. Barbaroux C., Bréda N., Dufréne E. Distribution of Aboveground and Below-ground Carbohydrate Reserves in Adult Trees of Two Contrasting Broad-Leaved Species (*Quercus petraea* and *Fagus sylvatica*). *New Phytologist*. 2003. № 157. Pp. 605–615.

16. Gough C.M., Flower C.E., Vogel C.S., Curtis P.S. Phenological and Temperature Controls on the Temporal Non-Structural Carbohydrate Dynamics of *Populus grandidentata* and *Quercus rubra*. *Forests*. 2010. № 1. Pp. 65–81.

17. Barbaroux C., Bréda N. Contrasting Distribution and Seasonal Dynamics of Carbohydrate Reserves in Stem Wood of Adult Ring-Porous Sessile Oak and Diffuse-Porous Beech Trees. *Tree Physiology*. 2002. № 22. Pp. 1201–1210.

18. El Zein R., Maillard P., Bréda N., Marchand J., Montpied P., Gérant D. Seasonal Changes of C and N Non-Structural Compounds in the Stem Sapwood of Adult Sessile Oak and Beech Trees. *Tree Physiology*. 2011. № 31. Pp. 843–854.

19. Richardson A. D., Carbone M.S., Keenan T.F., Czimeczik C.I., Hollinger D.Y., Murakami P. et al. Seasonal Dynamics and Age of Stemwood Non-structural Carbohydrates in Temperate Forest Trees. *New Phytologist*. 2013. № 197 (3). Pp. 850–861.

20. Kulakova N., Kaplina N., Zhirenko N. Influence of Salinization of Soils on the Distribution and Growth of *Quercus robur* in the Forest-Steppe Zone. Abstract book. Workshop and conference "Utilization and Protection of Halophytes and Salt-Affected Landscapes, September 4–6, 2013, Keszkesmet, Hungary. P.28.

The article was received 29.10.15.

**Citation for an article:** Kaplina N.F., Kulakova N.Yu. Content of nonstructural carbohydrates in organs of *quercus robur* in conditions of southern forest-steppe of European Russia. *Vestnik of Volga State University of Technology. Ser.: Forest Ecology. Nature Management*. 2015. No 4 (28). Pp. 84–97.

#### Information about the authors

*KAPLINA Natalia Fedorovna* – Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher, Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences. Research interests – forest ecology. The author of 85 publications.

*KULAKOVA Nina Yulianovna* – Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher, Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences. Research interests – forest pedology and ecology. The author of 65 publications.