

Вариации остаточного CO₂ и давления в древесине корней хвойных деревьев

Б.Г. Агеев¹, А.Н. Груздев², Ю.Н. Пономарев¹, В.А. Сапожникова^{1*}

¹Институт оптики атмосферы им. В.Е. Зуева СО РАН
634055, г. Томск, пл. Академика Зуева, 1

²Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова РАН
119017, г. Москва, Пыжевский пер., 3

Поступила в редакцию 4.05.2017 г.

В продолжение работ по определению циклического выделения CO₂ стволами деревьев было проведено исследование газовых проб, извлеченных под вакуумом из древесины колец крупных корней кедра и сосны. Использовался лазерный оптико-акустический газоанализ, позволивший создать хронологии CO₂ и полного давления газовых образцов в кольцах. Спектральный и кросс-спектральный анализ исследуемых хронологий выявил циклический характер этих вариаций. Такое поведение общего давления и содержания CO₂ в крупных корнях может говорить о возможной циклической диффузии CO₂ из них в почву, а затем и в атмосферу, что может рассматриваться как новая характеристика дыхания автотрофов. Сделана попытка проанализировать результаты некоторых прежних работ по близкой тематике с позиции циклического поступления CO₂ от корневой системы.

Ключевые слова: CO₂, общее давление, древесные корни, цикличность; CO₂, total pressure, woody roots, cyclicality.

Введение

Вопрос об увеличении содержания CO₂ в атмосфере до сих пор стоит на повестке дня, так как рост атмосферного содержания CO₂ считают одной из основных причин глобального потепления [1, 2]. На изменение атмосферного содержания CO₂ влияют в основном сжигание ископаемого топлива и уничтожение лесов (см., например, [3, 4]). Однако все еще нет исчерпывающих ответов на вопросы о вкладе в атмосферный CO₂ потоков CO₂ от самих лесных экосистем и почв лесов [5]. По некоторым оценкам, поток CO₂ из почвы (почвенное дыхание) остается вторым по величине после фотосинтеза [6], а дыхание лесных экосистем в среднем примерно на 45% обусловлено корневым дыханием [7], которое считается одной из важных экофизиологических характеристик. Известно, что на него тратится основная часть углерода, запасенного в корнях [8]. Поступление CO₂ из почв в атмосферу приблизительно в 10–15 раз превышает поступление CO₂ от сгорания ископаемого топлива [9], поэтому в прогнозе взаимодействия атмосферы и биосферы почвенному дыханию уделяется большое внимание.

Выделение CO₂ почвами обычно представляют как результат суммарного дыхания автотрофов и гетеротрофов, т.е. дыхания корневой системы

* Борис Григорьевич Агеев (ageev@asd.iao.ru); Александр Николаевич Груздев (a.n.gruzdev@mail.ru); Юрий Николаевич Пономарев (yupon@iao.ru); Валерия Александровна Сапожникова (sapo@iao.ru).

деревьев и выделения CO₂ при декомпозиции неживого органического материала [6, 10], но точная оценка вклада каждой из этих составляющих в общий поток CO₂ от почвенного дыхания затруднена [11].

Корневую систему деревьев, с помощью которой осуществляется поглощение из почвы воды, минеральных и органических питательных веществ, физическое закрепление дерева в вертикальном положении, анатомически разделяют на древесную и недревесную [12, 13]. Из недревесных корней наиболее активно почвенную влагу и растворенные в ней питательные вещества поглощают тонкие корни (диаметром < 3 мм), имеющие высокую скорость метаболизма и непродолжительное время жизни [13]. Поток CO₂ от тонких корней, по ряду оценок, играет основную роль в почвенном потоке, поэтому основное внимание исследователей уделяется именно тонким корням [8, 14–17]. Дыхание крупных древесных корней исследовано слабо. Известно, что корни большего диаметра дышат менее интенсивно, чем тонкие: например, интенсивность дыхания корней сосны диаметром 0,8 см приблизительно в 1,5 выше, чем у корней диаметром 2 см, а корни березы диаметром ~1,5 см дышат в 2 раза интенсивнее корней диаметром ~3 см [18]. Особенностью крупных корней является их ежегодный рост и характерные годовые кольца, такие же, как у ствола и веток. Считается, что корни диаметром более 2–5 мм играют важную роль в запасании углерода деревьями [19], но изучение характеристик крупных древесных корней довольно сложно и требует длительного времени.

Результаты исследований последних лет показали, что корневая система деревьев образует при дыхании значительное количество CO_2 , который не диффундирует через почву в атмосферу, а переносится транспирационным потоком в надземную часть ствола [10, 20]. При этом образуется концентрационный градиент между почвенным и корневым CO_2 , оттого вероятность попадания в корневую систему растворенного CO_2 из почвенного раствора считается невысокой. Из результатов этих работ можно сделать вывод, что вероятность почвенно-корневого обмена CO_2 мала, дыхание крупных корней не дает значительного вклада в поток почвенного CO_2 и роль крупных корней сводится в основном к транспорту воды. Однако проведенное нами исследование вакуумно-экстрагированных проб из древесины колец спилов корней [21] расширяет представление о свойствах корневой системы и дает возможность дополнить их такой характеристикой, как циклическое выделение CO_2 в атмосферу.

Наши эксперименты (исследовано более 1000 проб) показали, что CO_2 , ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$) и общее давление в пробах, извлекаемых под вакуумом из древесных колец спилов стволов, имеют погодичное распределение с ярко выраженной циклическостью [22, 23]. Это может быть свидетельством того, что дыхание стволов (диффузное выделение CO_2) носит циклический характер, что подтверждается результатами работы [24]. Мы выдвинули гипотезу, что характер циклов задается корневой системой дерева, и исследовали погодичные распределения CO_2 , ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$) и общего давления в древесине колец крупных корней. Так как пористая структура древесины способна ежегодно аккумулировать (сорбировать) газовые компоненты, включая воду и CO_2 , мы получили погодичные распределения этих компонент в крупных корнях и проанализировали их на существование циклическости. К сожалению, мы не нашли в литературе похожих данных, поэтому сделали попытку пересмотреть результаты некоторых работ с позиции существования циклическости в выделениях CO_2 крупными корнями.

В нашей статье приводятся результаты исследования вариации CO_2 , ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$) и общего давления в древесине крупных корней сосны и кедра, проводится спектральный и кросс-спектральный анализ полученных хронологий и делается ряд выводов о возможной специфике поступления CO_2 в атмосферу от крупных корней. Работа представляет интерес для специалистов, занимающихся проблемами атмосферно-биосферного обмена, теории климата, а ее результаты могут быть использованы при создании моделей стволового и корневого дыхания древостоев.

Материалы и методы эксперимента

Анализируются CO_2 , ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$) и их общее давление в пробах, десорбированных под вакуумом из древесины колец корней сосны (*Pinus sylvestris* L.) и кедра (*Pinus sibirica* Du Tour) из района г. Томска (56°26' N, 85°03' E). Исследуемая часть корня сосны была отделена от корневой системы

спиленной годом раньше сосны (2013 г.). Корень был взят с глубины ~20 см, его диаметр составлял ~8 см, а длина ~22 см; исследовалась древесина 47 колец (из 59). Образец корня кедра был взят в мае 2016 г. от корневой системы кедра, спиленного летом 2015 г. Корень был взят с глубины порядка 10–15 см. Диаметр корня был ~11 см, длина ~30 см; исследовалась древесина 21 кольца (из 28). До измерений корни хранились в лабораторных условиях от 3 до 12 мес. Предложенный метод позволяет использовать даже очень старые спилы, так как в древесных кольцах всегда сохраняется доля связанной воды с растворенным в ней CO_2 , независимо от условий их хранения.

Для измерения содержания газов, извлеченных из древесины, применялся лазерный оптико-акустический (ОА) метод с использованием автоматизированного газоанализатора на базе перестраиваемого CO_2 -лазера [21–23]. Каждое кольцо состругивалось специальными стамесками так, что весь материал каждого корня был использован почти полностью. Навески древесины годичных колец помещались в экспозиционные камеры, в которых создавался кратковременный вакуум. Давление десорбированной пробы газа в каждой экспозиционной камере фиксировалось манометром. Результатом исследования газовой пробы, извлеченной под вакуумом из древесины годичного кольца (десорбированная проба), является файл с записью величины ОА-сигналов поглощения пробы на четырех длинах волн излучения лазера: на линиях 10P(20, 16, 14), совпадающих с линиями поглощения CO_2 , и на линии 10R(20), совпадающей с линиями поглощения CO_2 и паров H_2O . Предварительная калибровка ОА-детектора позволяла определять парциальное давление исследуемых газов.

Для проверки того, что исследуемый CO_2 не привносится из атмосферы, а образовался в самом дереве, был проведен изотопный анализ углерода CO_2 , десорбированного из нескольких колец древесины. Известно, что наземные растения, к которым относятся хвойные, характеризуются величиной $\delta^{13}\text{C} = -22\text{‰} \div -32\text{‰}$ [25], в то время как среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ для атмосферы равно $-8,5\text{‰}$ [26].

Для изотопного анализа использовалась разработанная в Лаборатории изотопных методов (г. Томск) методика: CO_2 десорбировался из древесины кольца в потоке азота при температуре 80 °С, затем фиксировался в виде осадка BaCO_3 ; CO_2 получался при реакции BaCO_3 с ортофосфорной кислотой, после он вымораживался и закачивался в ампулы. Дополнительно приготавливался стандартный образец, и по отношению к нему измерялся изотопный состав углерода в полученном таким образом CO_2 . Результаты приводились к международному стандарту PDB. Изотопный состав углерода CO_2 древесины корней измерялся на масс-спектрометре DELTA V Advantage с погрешностью не выше $\pm 0,5$ при доверительной вероятности 0,95.

Во время работы не всегда было возможно точно отделить древесину корня данного года либо из-за узости колец (сосна), либо из-за слабой окра-

ски поздней древесины (кедр), поэтому ошибка в датировке равнялась 1 году.

Для оценки периодических вариаций в полученных хронологиях использовались методы спектрального и кросс-спектрального анализа высокого разрешения по методу максимальной энтропии [27, 28], показавшие высокую эффективность в атмосферных исследованиях [29, 30].

Результаты измерений

Изотопный состав углерода исследуемого CO_2 определялся для древесины нескольких внешних колец сосны. Оказалось, что $\delta^{13}\text{C} = -33,5\%$ для основной части корня и $\delta^{13}\text{C} = -27\%$ для его ответвления. Определение изотопного состава CO_2 молодого корня кедра показало, что для него $\delta^{13}\text{C} = -27\%$. Поэтому можно считать, что CO_2 образуется самим корнем, а не привносится из атмосферы, так как, по данным [26], в атмосфере отношение изотопов углерода CO_2 в среднем характеризуется значением $\delta^{13}\text{C} = -8,5\%$.

На рис. 1 представлены результаты оптико-акустических измерений при регистрации поглощения CO_2 (как среднее из измерений на 3 линиях), $(\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O})$ и график изменения концентрации CO_2 (ppm) в древесных кольцах корня сосны. Штриховая кривая (полином 3-й степени) на рис. 1, б демонстрирует долгопериодные вариации концентрации CO_2 .

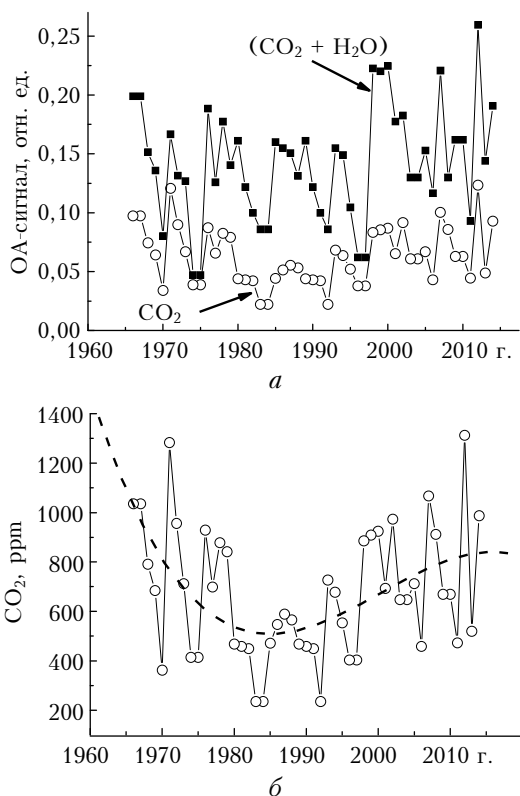


Рис. 1. Погодичные вариации ОА-сигнала при поглощении CO_2 , $(\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O})$ (а) и изменение концентрации CO_2 в кольцах корня сосны (б)

Рис. 2 показывает вариации общего давления газовых проб, извлеченных из древесины колец исследуемого образца корня сосны. Если коэффициент линейной корреляции между CO_2 - и $(\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O})$ -хронологиями оказался достаточно высоким: $R = 0,79$ ($N = 49$, уровень статистической значимости $P < 0,0001$), то корреляция между ними и хронологией общего давления практически отсутствует.

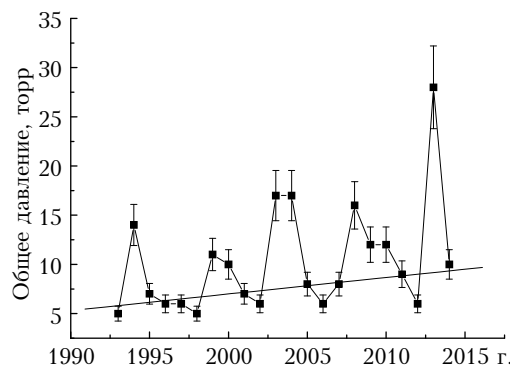


Рис. 2. Изменение общего давления в пробах газа, извлеченных вакуумным методом из древесины колец корня сосны

Однако спектральный и кросс-спектральный анализ хронологий CO_2 и общего давления корня сосны [21] показал, что хронологии имеют общие особенности – спектральные пики на периодах около 4,5 и 11 лет (последний соответствует 11-летнему циклу солнечной активности) (рис. 3).

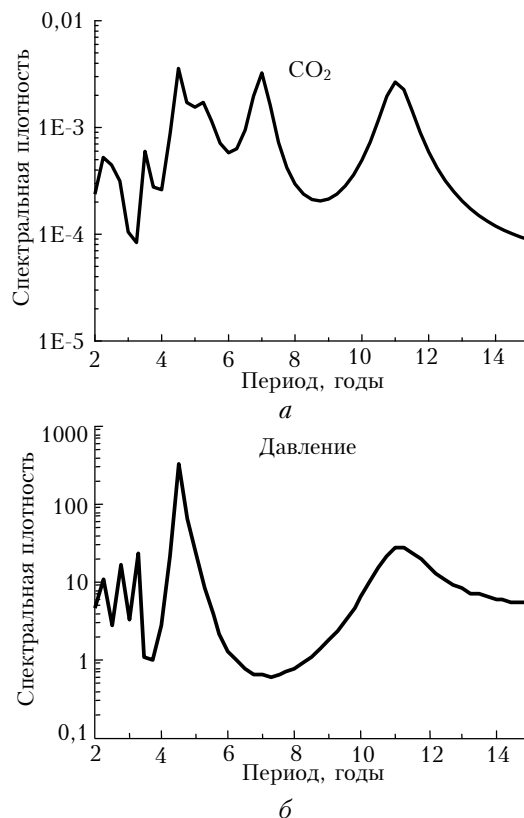


Рис. 3. Спектры мощности вариаций CO_2 (а) и общего давления (б) в корне сосны

В данных по CO_2 присутствует также максимум на периоде около 7 лет, отсутствующий в спектре давления. Кросс-спектральный анализ хронологий CO_2 и давления показал высокую степень когерентности их колебаний с периодом $\sim 4,5$ лет. Заметно, что колебания CO_2 запаздывают относительно колебаний давления примерно на $\pi/2$ [21].

Полученные хронологии содержания CO_2 и давления проб для корня кедра представлены на рис. 4 и 5.

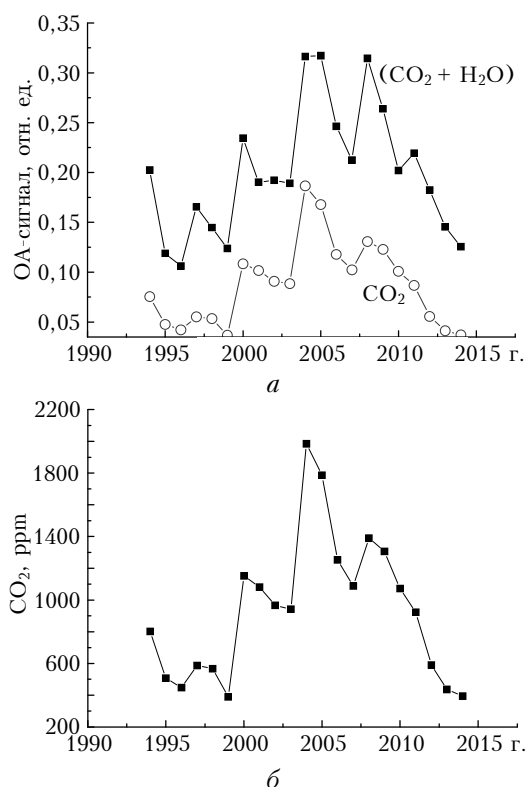


Рис. 4. Погодичные вариации ОА-сигнала при поглощении CO_2 , $(\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O})$ (а) и изменения концентрации CO_2 в кольцах корня кедра (б)

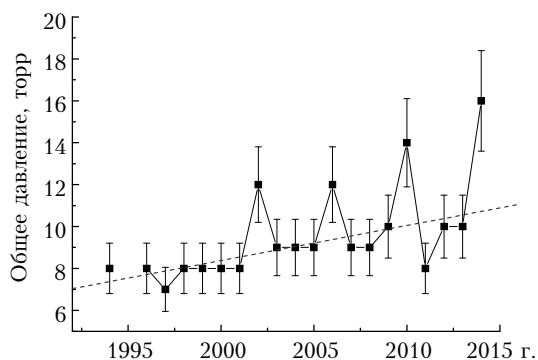


Рис. 5. Изменение общего давления в пробах газа, извлеченного вакуумным методом из древесины корня кедра

Приведенные результаты показывают, что значения концентраций сохранившегося CO_2 в древесине колец двух корней одинаковы (400–2000 ppm), хотя картины погодичного распределения концентраций CO_2 разные. Как и в предыдущем случае

(см. рис. 1), линейная корреляция между хронологиями CO_2 и $(\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O})$ оказалась высокой: $R = 0,95$ ($N = 21$), $P < 0,0001$, а корреляция между хронологиями давления и CO_2 отсутствует.

Полученные хронологии для корня кедра также были изучены с помощью методов спектрального и кросс-спектрального анализа. На рис. 6 приведены спектры хронологий CO_2 , $(\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O})$ и давления при двух спектральных разрешениях: относительно более низком (черные кривые) и более высоком (серые кривые). Они показывают, что все три величины испытывают вариации с периодами ~ 4 года. Два максимума в спектрах CO_2 и $(\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O})$, выявленные при более высоком разрешении, при понижении разрешения сливаются в один с периодом ~ 4 года, который соответствует единственному пику в спектре давления.

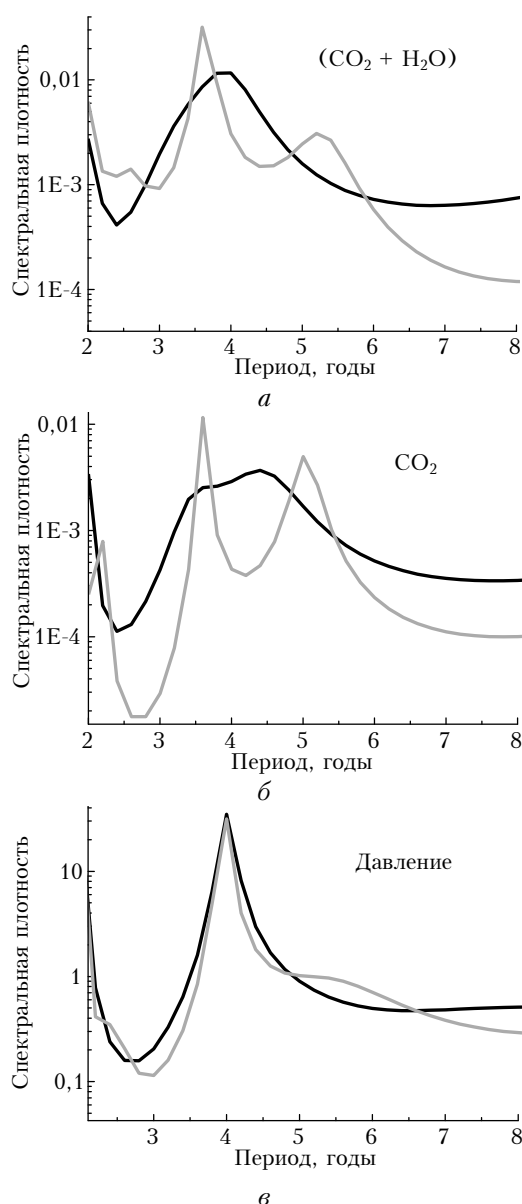


Рис. 6. Спектры мощности вариаций $(\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O})$ (а), CO_2 (б) и общего давления (в) в пробах, извлеченных из древесины колец корня кедра

Кросс-спектральный анализ свидетельствует, что вариации CO_2 и $(\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O})$ с этим периодом когерентны с колебаниями давления и происходят примерно в противофазе с ними.

Обсуждение результатов работ ряда авторов

Исходя из экспериментальных данных, показавших, что в древесине корня погодичное изменение общего давления и вариации CO_2 в кольцах носят циклический характер, можно предположить и циклическую диффузию потока CO_2 в почву из корня. Деревья имеют мощную структуру корней, поэтому можно ожидать, что циклическое поступление CO_2 в почву будет довольно значительным и его вклад в почвенный CO_2 , а значит, и в атмосферу может иметь квазипериодические вариации. Циклический характер потока CO_2 из почвы в атмосферу замечен при внимательном рассмотрении результатов работы [31]. Ее авторы создали базу данных (1434 точки, 439 исследований) по выделению CO_2 почвами лесов и сделали вывод, что существует положительный временной тренд выделения CO_2 , связанный с изменением температуры. По приведенным в [31, рис. 1] данным мы построили (грубо!) ход средних значений потока CO_2 из почвы в бореальных лесах, аппроксимировав его полиномом 6-й степени (рис. 7, а). Рисунок иллюстрирует вариации дыхания почв, которые представляют собой некую осредненную картину для древостоев разного возраста. (Древостои одного возраста должны давать более четкую картину циклического поступления корневого CO_2 в общий поток почвенного CO_2).

Мы оцифровали расчетные данные о выделении CO_2 почвами за период 1989–2008 гг., приведенные в [31, рис. 2]. Спектральный анализ этих данных показал, что в них присутствуют вариации с периодом, близким к 4-летнему (рис. 7, б). Возможно, что полученный результат может быть простым совпадением с результатами нашей работы (см. рис. 3, б). Важно отметить, что поток CO_2 из почвы в атмосферу испытывает вариации с периодом в несколько лет (см. рис. 7, б), причиной которых может быть дыхание крупных корней. Таким образом, анализ погодичных изменений содержания почвенного CO_2 дает возможность выделить квазипериодическую составляющую общего потока почвенного CO_2 , которая характеризует дыхание таких автотрофов, как крупные корни.

Выделение CO_2 крупными корнями может объяснить изменение изотопного состава лесных почв с глубиной, причина которого до сих пор полностью не выяснена [32]. Известно, что отношение стабильных изотопов почвы $\delta^{13}\text{C}$ изменяется с глубиной на 1–3‰ по сравнению с $\delta^{13}\text{C}$ лесной подстилки. Частично это изменение объясняется вариациями $\delta^{13}\text{C}$ атмосферного воздуха из-за роста продуктов горения ископаемого топлива и вырубки лесов, но выдвигается и ряд других гипотез, на-

пример обогащением почв изотопом ^{13}C за счет материалов микробного происхождения [32]. Мы можем дополнить этот ряд гипотез. Проведенный анализ изотопного состава углерода CO_2 , извлеченного из древесины корней сосны и кедра, показал, что, как и для спилов ствола, более молодая часть корня характеризуется более низким значением $\delta^{13}\text{C} = -27\text{‰}$ по сравнению с древесиной колец последних лет ($\delta^{13}\text{C} = -33,5\text{‰}$). Так, можно предположить, что корневые системы деревьев, характеризующиеся разным возрастом, циклическим изменением давления и содержания CO_2 в кольцах, обогащают почву углекислым газом с различным изотопным составом. По нашим представлениям, изменение изотопного состава CO_2 почвы с глубиной может зависеть от расположения, возраста и циклическости процессов дыхания древесных корней деревьев.

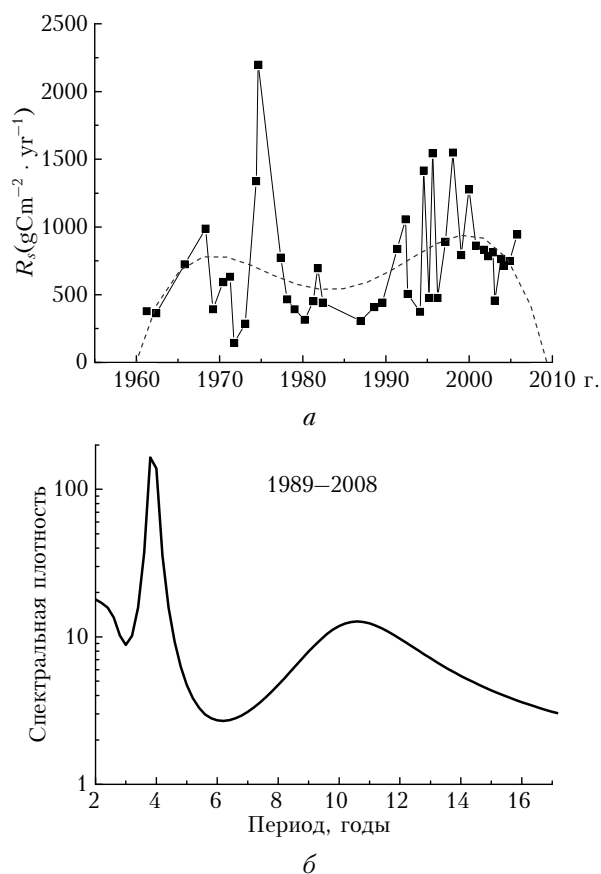


Рис. 7. Временной ход средних значений данных работы [31, рис. 1] для бореальных лесов (а) и результат спектрального анализа оцифрованных данных [31, рис. 2] о глобальном потоке CO_2 из почвы в атмосферу (б) (тренд убран)

Мы хотели бы обратить внимание на особое поведение корневой системы деревьев. Известно, что сообщества деревьев могут объединяться при помощи сложной системы внутривидовых срастаний корней. Естественное срастание корней – распространенное явление, способствующее передаче от одного растения к другому воды, метаболитов

и других веществ [33]. По результатам наблюдений был сделан вывод, что не бывает срастания корней деревьев разных видов из-за биологической несовместимости их тканей в естественных условиях роста. Поэтому мы предлагаем еще одну гипотезу к выводам работы [34] о передаче через корневую систему изотопного маркера от ели соседней березе, лиственнице и сосне: циклическое изменение общего давления и содержания маркированного CO_2 в корнях ели должно приводить к выделению CO_2 в почву, а последующий почвенно-корневой обмен будет способствовать проникновению меченого CO_2 с водой в тонкие корни соседних деревьев.

Интересно отметить, что срастание корней приводит к существованию так называемых «живых пней». При вырубке лесов оставшиеся пни за счет корней, сросшихся с корнями сохранившихся деревьев, остаются живыми даже через три десятилетия после рубки, хотя отстоят от дерева-донора на расстоянии от 2 до 10 м [35]. По другим данным, такие пни могут оставаться живыми даже ~100 лет [36]. Из-за срастания их корневой системы с корневой системой живых деревьев дыхание таких пней создает дополнительный вклад CO_2 в атмосферу.

Заключение

По результатам исследования вариаций концентраций CO_2 , ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$) и общего давления в пробах, извлеченных вакуумным методом из древесины корней хвойных деревьев, можно сделать следующие выводы.

1. Хронологии CO_2 , ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$) и общего давления, полученные для древесины корней кедра и сосны, имеют циклические составляющие. Для всех хронологий характерен цикл, близкий 4-летнему. Можно предположить, что квазичетырехлетний цикл влияет на плодоношение кедра по причине циклического усиления его питания.

2. Циклическое поведение общего давления и содержания CO_2 в крупных корнях может говорить о возможной циклической диффузии CO_2 из них в почву, а затем и в атмосферу. Такое циклическое выделение CO_2 крупными корнями может рассматриваться как новая характеристика дыхания автотрофов.

3. Результаты изотопных исследований CO_2 , извлеченного из древесных корней, показывают, что, как и в спилах ствола, CO_2 из колец ранней части корня значительно обогащен ^{13}C по сравнению с CO_2 из колец последних лет. Можно предположить, что корневые системы деревьев обогащают почву CO_2 с различным изотопным составом. По нашим представлениям, изменение изотопного состава почвы с глубиной зависит от расположения, возраста и цикличности процессов дыхания крупных корней деревьев.

4. Поступление CO_2 в атмосферу от частично вырубленных лесов может происходить циклически от надземных и подземных частей деревьев и пней на вырубках. Это явление не полностью изучено, хотя заслуживает внимания при исследовании источников эмиссий атмосферного CO_2 .

Таким образом, корневая система деревьев может играть заметную роль в выделении CO_2 , а анализ циклических процессов, которыми характеризуются хронологии CO_2 и общего давления в годичных кольцах, может дать дополнительную информацию о физиологических процессах корневого дыхания. В целом полученные результаты могут быть полезны для оценки вклада CO_2 , выделяемого хвойными деревьями, в биосферно-атмосферный обмен.

Выражаем глубокую признательность сотрудникам Лаборатории изотопных методов ТФ ФГУП «СНИИГТиМС» (г. Томск) за проведение изотопного анализа.

Работа выполнена в рамках Проекта IX.138.1.1 Программы фундаментальных исследований государственных академий наук.

1. Knutti R., Rogelj J. The legacy of our CO_2 emissions: A clash of scientific facts, politics and ethics // *Clim. Chang.* 2015. V. 133, N 3. P. 361–373.
2. McKinnon C. Climate justice in a carbon budget // *Clim. Chang.* 2015. V. 133, N 3. P. 375–384.
3. *The Potential for Carbon Sequestration in the United States* [Electronic resource] // Congress of the United States. Congressional Budget Office paper. 2007. 32 p. URL: <https://www.cbo.gov/sites/default/files/110th-congress-2007-2008/reports/09-12-carbonsequestration.pdf> (last access: 17.07.2017).
4. Тарко А.М. Можем ли мы затормозить глобальное потепление? Россия в окружающем мире. // Аналитический ежегодник. М.: МНЭПУ, 2008. 328 с.
5. Trumbore S.E., Angert A., Kunert N., Muhr J., Chambers, J.Q. What's the flux? Unraveling how CO_2 fluxes from trees reflect underlying physiological processes // *New Phytol.* 2013. V. 197, N 2. P. 353–355.
6. Kuz'yakov Y. Sources of CO_2 efflux from soil and review of partitioning methods // *Soil Biol. Biochem.* 2006. V. 38, N 3. P. 425–448.
7. Трефилова О.В. Интенсивность гетеротрофного дыхания в сосняках средней тайги: сравнительный анализ методов оценки // *Хвойные бореальной зоны* 2007. V. 24, № 4–5. P. 467–473.
8. Rewald B., Rechenmacher A, Godbold D.L. It's complicated: Intraroot system variability of respiration and morphological traits in four deciduous tree species // *Plant Phys.* 2014. V. 166, N 2. P. 736–745.
9. Raich J.W., Schlesinger W.H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate // *Tellus B.* 1992. V. 44, N 2. P. 81–99.
10. Bloemen J., McGuire M.A., Aubrey D.P., Teskey R.O., Stepe K. Transport of root-respired CO_2 via the transpiration stream affects aboveground carbon assimilation and CO_2 efflux in trees // *New Phytol.* 2013. V. 197, N 2. P. 555–565.
11. Hashimoto S., Carvalhais N., Ito A., Migliavacca M., Nishina K., Reichstein M. Global spatiotemporal distribution of soil respiration modeled using a global database // *Biogeosciences.* 2015. V. 12. P. 4121–4132.
12. Pallardy S.G. *Physiology of woody plants.* New York: Elsevier Academic Press, 2008. 469 p.
13. Day S.D., Wiseman P.E., Dickinson S.B., Harris J.R. Contemporary concepts of root system architecture of urban trees // *Arboric. Urban For.* 2010. V. 36, N 4. P. 149–159.
14. Зарубина Л.В., Коновалов В.Н., Феклистов П.А., Клевцов Д.Н. Динамика дыхания корней сосны и ели

- в северотаежных фитоценозах // Вестн. Сев. (Аркт.) федер. ун-та. Сер.: Естеств. науки. 2014. № 2. С. 52–59.
15. *Матвиенко А.И., Макарова М.И., Меняйло О.В.* Биологические источники почвенного CO₂ под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной // Экология. 2014. № 3. С. 182–188.
 16. *Pregitzer K.S.* Woody plants, carbon allocation and fine roots // *New Phytol.* 2003. V. 158, N 3. P. 419–430.
 17. *Bader M., Hiltbrunner E., Körner C.* Fine root responses of mature deciduous forest trees to free air carbon dioxide enrichment (FACE) // *Funct. Ecol.* 2009. V. 23, N 5. P. 913–921.
 18. *Романовский М.Г., Гониус Ю.А., Мамаев В.В., Щекалев Р.В.* Автотрофное дыхание лесостепных дубрав. Архангельск: ИПП Правда Севера, 2008. 92 с.
 19. *Hirano Y., Dammoura M., Aono K., Igarashi T., Ishii M., Yamase K., Makita N., Kanazawa Y.* Limiting factors in the detection of tree roots using ground-penetrating radar // *Plant Soil.* 2009. V. 319, N 1–2. P. 15–24.
 20. *Bloemen J., Teskey R.O., McGuire M.A., Aubrey D.P., Steppe K.* Root xylem CO₂ flux: An important but unaccounted – for component of root respiration // *Trees.* 2016. V. 30, N 2. P. 343–352.
 21. *Агеев Б.Г., Груздев А.Н., Сапожникова В.А.* Вариации содержания и давления газовых компонентов в древесине спилов ствола и корня некоторых хвойных деревьев // Оптика атмосф. и океана. 2016. V. 29, № 10. С. 862–869; *Агеев В.Г., Груздев А.Н., Сапожникова В.А.* Variations in gas components and total pressure in stem and root disc wood of conifer species // *Atmos. Ocean. Opt.* 2017. V. 30, N 2. P. 209–215.
 22. *Агеев В., Пономарев Ю., Сапожникова В., Савчук Д.* A laser photoacoustic analysis of residual CO₂ and H₂O in larch stems // *Biosensors.* 2015. V. 5, N 1. P. 1–12.
 23. *Сапожникова В.А., Груздев А.Н., Агеев В.Г., Пономарев Ю.Н., Савчук Д.А.* Relationship between CO₂ and H₂O variations in tree rings of siberian stone pine and meteorological parameters // *Dokl. Earth Sci.* 2013. V. 450. Part 2. P. 652–657.
 24. *Арефьев В.Н., Каменоградский Н.Е., Кашин Ф.В., Шилкин А.В.* Background component of carbon dioxide concentration in the near-surface air // *Izv. Atmos. Ocean. Phys.* 2014. V. 50, N 6. P. 576–582.
 25. *Галимов Э.М.* Природа биологического фракционирования изотопов. М.: Наука, 1986. 247 с.
 26. *Rubino M., Etheridge D., Trudinger C., Francey R.* A revised 1000 year atmospheric δ¹³C-CO₂ record from Law Dome and South Pole, Antarctica // *J. Geophys. Res.* 2013. V. 118, N 15. P. 8482–8499.
 27. *Kay S.M., Marple S.L.* Spectral analysis – A modern perspective // *Proc. IEEE.* 1981. V. 69, N 11. P. 1380–1419.
 28. *Jones R.H.* Multivariate autoregression estimation using residuals // *Appl. Time Ser. Anal.* New York: Academic Press, 1978. P. 139–162.
 29. *Gruzdev A.N., Schmidt H., Brasseur G.P.* The effect of the solar rotational irradiance variation on the middle and upper atmosphere calculated by a three-dimensional chemistry-climate model // *Atmos. Chem. Phys.* 2009. N 9. P. 595–614.
 30. *Gruzdev A.N., Bezverkhny V.A.* Two regimes of the quasi-biennial oscillation in the equatorial stratospheric wind // *J. Geophys. Res. D.* 2000. V. 105, N 24. P. 29435–29443.
 31. *Bond-Lamberty B., Thomson A.* Temperature-associated increases in the global soil respiration record // *Nature.* 2010. V. 464, N 7288. P. 579–582.
 32. *Boström B., Comstedt D., Ekblad A.* Isotope fractionation and 13C enrichment in soil profiles during the decomposition of soil organic matter // *Oecologia.* 2007. V. 153, N 1. P. 89–98.
 33. *Савельева Л.С.* Срастание корневых систем древесных пород. М.: Лесная промышленность, 1969. 73 с.
 34. *Klein T., Siegwolf R.T.W., Körner C.* Belowground carbon trade among tall trees in a temperate forest // *Science.* 2016. V. 352, N 6283. P. 342–344. DOI: 10.1126/science.aad6188.
 35. *Крамер П.Д., Козловский Т.Т.* Физиология древесных растений. М.: Лесная промышленность, 1983. 456 с.
 36. *Lev-Yadun S., Sprugel D.* Why should trees have natural root grafts? // *Tree Physiology.* 2011. V. 31, N 6. P. 575–578. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tp061>.

B.G. Ageev, A.N. Gruzdev, Yu.N. Ponomarev, V.A. Sapozhnikova. Variations of residual CO₂ and total pressure in conifer woody roots.

In continuation of works on the determination of cyclic tree stem CO₂ efflux, vacuum-extracted gas samples of large woody roots of Siberian stone pine and Scots pine are studied. Spectral and cross-spectral analyses reveal the cyclic character of variations in the chronologies. This behavior of total pressure and CO₂ in large roots testifies to possible cyclic diffusion of CO₂ from large roots into soil and then into the atmosphere, which can be considered as a new feature of autotroph respiration. An attempt is made to revise previously obtained results in some related works on the basis of cyclic large root CO₂ efflux.