

УДК 630*181.3:581.1

ВОДНЫЙ РЕЖИМ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ДОСТАТОЧНОГО ПОЧВЕННОГО УВЛАЖНЕНИЯ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ

Сазонова Т.А., Софронова И.Н., Новичонок Е.В., Придача В.Б.

ФГБУН Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск,
e-mail: sazonova@krc.karelia.ru

В суточной и сезонной динамике проведено сравнительное исследование скоростей водных потоков и движущих их сил – градиентов водных потенциалов у хвойного (*Pinus sylvestris* L.) и лиственного (*Betula pendula* Roth) видов, произрастающих в условиях достаточного почвенного увлажнения на Северо-Западе России (Южная Карелия). Выявлены диапазоны изменчивости переменных водного режима в течение ряда вегетационных периодов и рассчитаны их средние за вегетацию значения. Для обоих видов показано постоянство исследуемых показателей в межгодовой динамике. При этом установлены межвидовые различия скорости водного потока за вегетационный период. Выявленные отличия в большей степени обусловлены структурно-функциональными особенностями водопроводящих систем хвойного и лиственного видов.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris* L, *Betula pendula* Roth, водные потенциалы корней, водные потенциалы охвоенных (облиственных) побегов, скорость водного потока по ксилеме ствола

WATER REGIME OF WOODY PLANTS UNDER SUFFICIENT SOIL MOISTURE CONDITIONS IN NORTHWEST RUSSIA

Sazonova T.A., Sofronova I.N., Novichonok E.V., Pridacha V.B.

Forest Research Institute of Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk,
e-mail: sazonova@krc.karelia.ru

A comparative study of daily and seasonal variations of water flow rates and their driving forces, water potential gradients, in a coniferous (*Pinus sylvestris* L.) and a deciduous (*Betula pendula* Roth) species growing under sufficient soil moisture conditions in Northwest Russia (southern Karelia) was carried out. The ranges within which water regime variables fluctuated within several growing seasons were determined, and their mean values over a growing season were calculated. The values of the investigated parameters in both species were constant over multiple-year periods. On the other hand, the two species differed in the water flow rate within a growing season. These distinctions were largely due to the structural-functional characteristics of the water conducting system specific to the coniferous and the deciduous species.

Keywords: Scots pine, silver birch, water potentials of foliated shoots, water potentials of roots, water flow rates in the xylem of the trunk

В контексте проблемы глобального изменения климата одной из актуальных является проблема устойчивости гидрологического цикла в лесных экосистемах. Для оценки устойчивости сообществ и слагающих их видов к колебаниям климата необходимо располагать количественными характеристиками основных показателей состояния растений, которые можно рассматривать как норму для данных условий произрастания. Анализ известных данных [9, 8, 6, и др.] показывает как различия показателей водного обмена у разных видов в одинаковых экологических условиях, так и их сходство у растений одного вида, но из разных мест обитания. Это свидетельствует о видоспецифичном характере процесса водного обмена, и, казалось бы, позволяет привлекать для анализа данные, полученные разными авторами. Однако неадекватность методик и длительности исследований порой дают значительные различия в результатах.

Целью нашей работы было сравнительное исследование закономерностей варьирования переменных водного режима хвойного (*Pinus sylvestris* L.) и лиственного (*Betula pendula* Roth) видов растений в суточной, сезонной и межгодовой динамике при их совместном произрастании в условиях достаточной почвенной влагообеспеченности.

Материалы и методы исследования

Исследования проводили в сосняке черничном свежем европейской части средней тайги в Южной Карелии (N 62°13', E 34°10'). Таксационное описание древостоя и характеристика почв представлены в работе [4]. Объектами исследования послужили 20-летние деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и березы повислой (*Betula pendula* Roth). Сопряженные исследования показателей водного режима и запасов влаги в почве проводили с мая по сентябрь в течение вегетационных периодов 1977–1997 и 2013 гг. Наблюдения проводили для 10 деревьев; с каждого дерева отбирали по 3 побега со средней части кроны. Водные потенциалы почвы определяли с помощью тензиометра [7], водные потенциалы корней (Ψ_r)

и облиственных (охвоенных) побегов (Ψ_{nob}) – с помощью камеры давления Plant Moisture Vessel SKPM 1400 (Skye Instruments Ltd., Великобритания). Для измерения скорости водного потока применяли тепловые методы [3], в частности, для определения относительной скорости ($V_{отн.}$) – метод стационарного нагрева, для абсолютной скорости ($V_{абс.}$) – импульсный метод. Метеорологические параметры определяли стандартными метеоприборами и с помощью системы LI-COR 6400XT (LI-COR Inc., США). Для обработки экспериментальных данных использовали методы вариационной статистики. Проверку гипотез и оценку существенных различий между средними величинами осуществляли с помощью критерия Стьюдента при 5%-ном уровне значимости.

Результаты исследования и их обсуждение

Сравнительный анализ переменных водного режима хвойного и лиственного видов показал, что водные потенциалы корней (Ψ_{κ}) деревьев сосны и березы были близки по величине и размаху колебаний в течение суток. Так, для сосны средние за вегетацию предрассветные и дневные значения Ψ_{κ} составили – $0,22 \pm 0,02$ и – $0,32 \pm 0,03$ МПа, для березы – $0,21 \pm 0,03$ и – $0,27 \pm 0,04$ МПа, соответственно. Следует отметить, что водные потенциалы почвы ($\Psi_{п}$) в сосняке черничном свежем в зоне наибольшего распространения корней имели высокие значения в течение ряда вегетационных периодов с мая по сентябрь: значения $\Psi_{п}$ не опускались ниже – $0,05$ МПа, что свидетельствовало о достаточной влагообеспеченности растений. Наряду с этим, вследствие мозаичности влажности почвы в пределах объема корневой системы дерева, для исследуемого показателя Ψ_{κ} была отмечена определенная пространственная вариабельность, которая у сосны была ниже по сравнению с березой. Так, например, коэффициент вариации при определении средних значений Ψ_{κ} для сосны и березы составил 13–15 и 15–25%, соответственно.

Сравнительное исследование водных потенциалов охвоенных (облиственных) побегов (Ψ_{nob}) сосны и березы также показало сходство их суточной динамики. При этом следует отметить более высокие предрассветные величины $\Psi_{nob\ max}$ березы по сравнению с сосной. Так, например, максимальные предрассветные $\Psi_{nob\ max}$ березы и сосны составили – $0,1$ и – $0,3$ МПа, соответственно. Однако сопоставление минимальных значений дневных водных потенциалов охвоенных (облиственных) побегов ($\Psi_{nob\ min}$) сосны и березы, в отличие от максимальных значений предрассветного показателя, выявило разные варианты. Так, в первом случае дневные значения $\Psi_{nob\ min}$ также как и предрассветные значения Ψ_{nob}

были выше у березы по сравнению с сосной; во втором случае, напротив, дневные значения $\Psi_{nob\ min}$ березы были ниже, чем у сосны; и в третьем – $\Psi_{nob\ min}$ обоих видов были схожими. Первый вариант наблюдали в начале вегетации (июнь) в фазу распускания листьев у растений березы, второй – в середине вегетации (июль) в фазу появления и роста молодой хвои у растений сосны. Эти периоды были довольно короткими, и большую часть вегетации наблюдали близость значений $\Psi_{nob\ min}$ обоих видов. Так, наименьшие дневные значения показателя $\Psi_{nob\ min}$ составили для сосны и березы – $1,5$ и – $1,6$ МПа, соответственно.

Изменения Ψ_{nob} в течение суток были связаны, прежде всего, с колебаниями погодных условий, поскольку, как показано выше, почвенная влагообеспеченность растений была достаточной. Диапазоны изменчивости $\Psi_{nob\ max}$ и $\Psi_{nob\ min}$ сохранялись в разные вегетационные периоды, что явилось основанием для расчета их средних за вегетацию величин. В разные годы наблюдений значения предрассветного и дневного показателя варьировали в незначительных пределах и составили для сосны – $0,44 \pm 0,07$... – $0,43 \pm 0,05$ и – $1,01 \pm 0,14$... – $0,97 \pm 0,07$ МПа, для березы – соответственно, – $0,24 \pm 0,02$... – $0,22 \pm 0,02$ и – $1,14 \pm 0,08$... – $1,0 \pm 0,02$ МПа. При сравнении максимальных и минимальных значений Ψ_{nob} в разные годы исследования значимых различий не обнаружено ($p < 0,05$), что свидетельствует о постоянстве показателей в межгодовой динамике.

Наблюдаемые различия в величинах Ψ_{κ} и Ψ_{nob} у сосны и березы, а также рассчитанные по этим данным градиенты водных потенциалов ($\text{grad } \Psi = (\Psi_{nob} - \Psi_{\kappa})h$) – движущие водные потоки силы, были не столь велики, как полученные различия в скорости потоков влаги по стволам этих видов. Так, максимальные значения линейной (V) и объемной (U) скорости, регистрируемые в летние месяцы, составили у березы и сосны, соответственно, $26,5 \text{ см} \cdot \text{час}^{-1}$ и $13,81 \text{ г} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$, $15,5 \text{ см} \cdot \text{час}^{-1}$ и $9,95 \text{ г} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$. Средние за вегетационный период среднесуточные скорости V и U у сосны были $4,6 \text{ см} \cdot \text{час}^{-1}$ и $3,2 \text{ г} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$, а у березы – $8,68 \text{ см} \cdot \text{ч}^{-1}$ и $5,65 \text{ г} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$, соответственно. Этот факт свидетельствует о более высоких скоростях водных потоков у растений березы по сравнению с сосной. Вероятно, основная причина этих различий связана, прежде всего, с особенностями строения древесины сосны и березы. Известно, что основными элементами древесины хвойных являются трахеиды, которые представляют собой мертвые клетки длиной от $0,5$

до 15 мм. Стенки соседних трахеид содержат многочисленные поры, способствующие движению воды и растворов между трахеидами. Характерной чертой древесины покрытосеменных является наличие сосудов, состоящих из серии вертикальных клеток, у которых нет поперечной стенки [10]. Для березы, в частности, отмечают рассеяно-сосудистое строение древесины с сосудами до 10 см длиной и диаметром 20 мкм [1]. Вследствие этого, меньшие размеры трахеид у хвойных, по сравнению с размерами сосудов лиственных пород, являются причиной большего сопротивления движению воды у сосны по сравнению с березой и, как следствие, меньшей скоростью водного потока.

Одним из косвенных доказательств более высокой проводимости ксилемы березы по сравнению с сосной послужили результаты анализа взаимосвязи между скоростью водного потока и движущих водный поток сил – водных потенциалов (рис. 1). Так, сопоставление относительной скорости водного потока ($V_{отн}$) и $\Psi_{поб}$ показало, что увеличение движущей водный поток силы (уменьшение $\Psi_{поб}$) у сосны и березы до $-0,6$ и $-0,4$ МПа, соответственно, приводит к увеличению $V_{отн}$. Далее изменения $\Psi_{поб}$ в определенном диапазоне, который составил для сосны и березы $-0,6...-0,85$ и $-0,4...-0,6$ МПа, соответственно, не влияют на $V_{отн}$. При снижении значений $\Psi_{поб}$ у сосны и березы более $-0,85$ и $-0,6$ МПа, соответственно, $V_{отн}$ уменьшается. Уменьшение водного потенциала характеризует, с одной стороны, увеличение движущей

водный поток силы, что приводит к увеличению скорости потока, с другой – свидетельствует о нарастании водного дефицита в проводящей системе дерева. Ранее нами [5] было показано, что водный потенциал, соответствующий максимуму $V_{отн}$, является показателем начала изменения оводненности водопроводящей системы дерева. Таким образом, начало уменьшения оводненности ствола у березы происходит при более высоком значении $\Psi_{поб}$, поскольку диапазон $\Psi_{поб}$, которому соответствует максимальная скорость водного потока у березы ($-0,4...-0,6$ МПа), сдвинут в сторону более высоких значений по сравнению с сосной ($-0,6...-0,85$ МПа).

Другим свидетельством более высокого сопротивления движению влаги у сосны, по сравнению с березой, послужил анализ результатов регистрации переменных водного режима в ночное время. Как следует из наших данных, в звене «почва-растение» существует постоянный $grad\Psi$, поскольку, как показано выше, $\Psi_{поб}$ ниже, чем $\Psi_к$. Поэтому, не смотря на уменьшение интенсивности транспирации в вечерние часы и прекращение ее при нулевой интенсивности ФАР [2], водные потоки, благодаря наличию градиента водного потенциала в звене «почва-растение», не прекращаются и в ночное время. В течение ночи скорость водного потока уменьшается, а водный потенциал увеличивается, достигая предельных за сутки величин к предрассветному часу. Взаимосвязь между $V_{отн.min}$ и $\Psi_{поб.max}$ аппроксимировали линейными уравнениями (рис. 2).

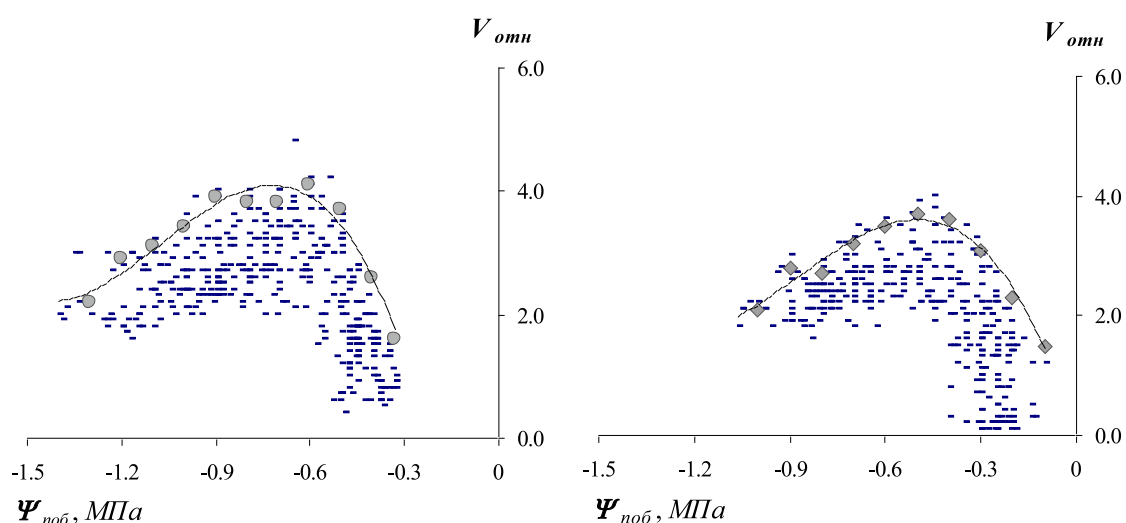


Рис. 1. Зависимость относительной скорости водного потока ($V_{отн}$) по ксилеме ствола от водного потенциала побегов ($\Psi_{поб}$) сосны (а) и березы (б)

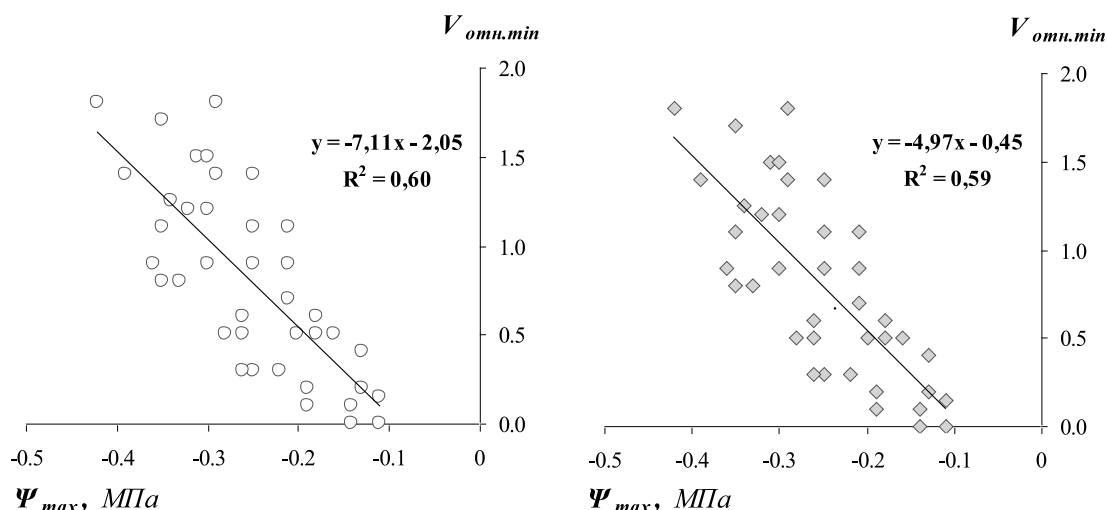


Рис. 2. Зависимость предрассветных значений относительной скорости водного потока ($V_{omn.min}$) по ксилеме ствола от водного потенциала побегов (Ψ_{max}) сосны (а) и березы (б)

$V_{omn.min} = -7,11 \Psi_{max} - 2,05$ $R^2 = 0,60$ (*Pinus sylvestris* L.)

$V_{omn.min} = -4,97 \Psi_{max} - 0,45$ $R^2 = 0,59$ (*Betula pendula* Roth)

Более низкий (по абсолютному значению) коэффициент, показывающий угол наклона прямой, в уравнении связи для березы ($-4,97$) по сравнению с сосной ($-7,11$) является еще одним свидетельством более низкого сопротивления движению влаги у березы по сравнению с сосной.

Заключение

В условиях достаточного почвенного увлажнения нами выявлены диапазоны изменчивости параметров водообмена деревьев сосны и березы в течение ряда вегетационных периодов. Кроме того, установлена относительная стабилизация их в межгодовой динамике, что, в свою очередь, свидетельствует о произрастании исследуемых растений в пределах диапазона условий, где работают механизмы гомеостатирования. Выявленные отличия в большей степени обусловлены различиями в строении водопроводящих систем хвойного и лиственного видов. Однако одинаковый характер динамики показателей водного обмена сосны и березы может быть обусловлен сходством

эволюционно выработанных адаптаций к меняющимся условиям среды.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИЛ КарНЦ РАН и при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 13-04-00827-а).

Список литературы

1. Ванин С.И. Древесиноведение. – М.: Гослесбумиздат, 1949. – 432 с.
2. Веселков Б.М., Тихов П.В. Связь транспорта воды по ксилеме с интенсивностью транспирации у сосны обыкновенной // Физиол. раст. – 1984. – Т. 31, № 6. – С. 1099–1107.
3. Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А., Тихов П.В. Транспирационные потоки в ксилеме сосны и динамика потребления влаги // Лесоведение. – 1981. – № 2. – С. 27–34.
4. Сазонова Т.А., Болондинский В.К., Придача В.Б. Эколого-физиологическая характеристика сосны обыкновенной. – Петрозаводск: Verso, 2011. – 207 с.
5. Сазонова Т.А., Колосова С.В. Влияние факторов внешней среды на показатели водного обмена *Pinus sylvestris*, *Picea abies* (Pinaceae) и *Betula pendula* (Betulaceae) // Бот. журн. – 2005. – Т. 90, № 8. – С. 1227–1235.
6. Сенькина С.Н. Водный режим сосны и ели в фитоценозах Севера. – Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2013. – 104 с.
7. Соловьев С.А. Применение тензиометров в экологических исследованиях // Экология. – 1971. – № 6. – С. 93–95.
8. Шереметьев С.Н. Травы на градиенте влажности почвы (водный обмен и структурно-функциональная организация). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 271 с.
9. Kramer P.J., Boyer J.S. Water relations of plants and soil. – New York: Academic, 1995. – 495 p.
10. Plant stems: physiology and functional morphology. – San Diego: Academic Press, 1995. – 196 p.