

УДК 581.1

**ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО ДЕФИЦИТА ЛИСТА НА ФОТОСИНТЕЗ
БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ****Сазонова Т.А., Болондинский В.К., Придача В.Б., Новичонок Е.В.***ФГБУН «Институт леса Карельского научного центра РАН», Петрозаводск,
e-mail: sazonova@krc.karelia.ru*

В суточной и сезонной динамике проведены сопряженные исследования водных потенциалов облиственных побегов и фотосинтеза березы повислой (*Betula pendula* Roth) в условиях сосняка черничного свежего европейской части средней тайги (Южная Карелия). Выявлены диапазоны изменчивости переменных водного режима в течение ряда вегетационных периодов и рассчитаны их средние за вегетацию значения. В течение всего периода исследований выявлены высокие значения водных потенциалов почвы, что свидетельствует о хорошей почвенной влагообеспеченности сосняка черничного свежего. Установлено, что, несмотря на достаточное почвенное увлажнение, жизнедеятельность березы проходит при наличии в ней водного дефицита, который оказывает влияние на динамику фотосинтеза. Показана зависимость времени наступления максимума фотосинтеза и его величины от уровня водного дефицита облиственных побегов березы. Обсуждаются механизмы этого влияния.

Ключевые слова: *Betula pendula* Roth, водные потенциалы облиственных побегов, фотосинтез, сосняк черничный свежий, Южная Карелия

**THE EFFECT OF WATER DEFICIT IN LEAVES ON PHOTOSYNTHESIS
IN SILVER BIRCH****Sazonova T.A., Bolondinskiy V.K., Pridacha V.B., Novichonok E.V.***Forest Research Institute of Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk,
e-mail: sazonova@krc.karelia.ru*

The diurnal and seasonal dynamics of water potentials of foliated shoots and photosynthesis in silver birch (*Betula pendula* Roth) were studied on the long-term basis in a fresh bilberry pine stand in the European part of middle taiga (southern Karelia). The ranges within which water regime variables fluctuated within several growing seasons were determined, and their mean values over a growing season were calculated. High values of soil water potentials have been recorded throughout the study period, indicating good soil moisture availability to the pine stand. It was found that although soil moisture was sufficient, birch trees lived with a water deficit, which influenced the dynamics of photosynthesis. The timing of photosynthetic maximum and its scope were shown to correlate with the level of water deficit in birch foliated shoots. The mechanisms of this effect are discussed.

Keywords: *Betula pendula* Roth, water potentials of foliated shoots, photosynthesis, fresh bilberry pine stand, southern Karelia

В условиях Северо-Запада России основными лесобразующими видами являются сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) и береза повислая (*Betula pendula* Roth). Ранее нами было проведено сравнительное исследование закономерностей варьирования переменных водного режима этих видов при их совместном произрастании в условиях достаточной почвенной влагообеспеченности [4]. В результате были получены косвенные свидетельства более высокой проводимости ксилемы березы по сравнению с сосной и выявлены отличия в величинах скорости водного потока по ксилеме ствола. Эти отличия были обусловлены, прежде всего, различиями в строении водопроводящих систем хвойного и лиственного видов. Анализ величин дневных и предрассветных водных потенциалов охвоенных побегов указал на наличие у деревьев сосны постоянного водного дефицита, который оказывал значительное

влияние на фотосинтез [2]. Данное исследование посвящено оценке величины водного дефицита у растений березы повислой и его влияния на динамику фотосинтеза 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 [1]. Объектами исследования послужили 20-летние деревья березы повислой (*Betula pendula* Roth). Сопряженные исследования водных потенциалов облиственных побегов и фотосинтеза проводили с мая по сентябрь в течение вегетационных периодов 1977-1997 и 2013 гг. Водные потенциалы облиственных побегов (Ψ) определяли с помощью камеры давления Plant Moisture Vessel SKPM 1400 (Skye Instruments Ltd., Великобритания). Регистрацию CO₂-газообмена облиственных побегов березы проводили с помощью многоканальной автоматической установки на базе стационарного инфракрасного газоанализатора

Infraclyt-4 (VEB Junkalor Dessau, Германия) и портативной фотосинтетической системы Li-Cor 6400XT (Li-Cor Inc., США). Водные потенциалы почвы измеряли с помощью тензиометра [5]. Влажность почвы определяли термовесовым методом. Образцы почвы отбирали по генетическим горизонтам в верхней части профиля и до глубины 50 см последовательно через каждые 10 см. 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

Анализ многолетних данных суточной динамики водных потенциалов облиственных побегов (Ψ) березы выявил постоянство диапазонов их предрассветных (Ψ_{max}) и дневных (Ψ_{min}) значений, которые составили $-0.1...-0.45$ и $-0.5...-1.6$ МПа соответственно. Это позволило рассчитать средние за вегетацию величины Ψ_{max} и Ψ_{min} , равные соответственно -0.24 ± 0.01 и -1.02 ± 0.03 МПа. При сравнении максимальных и минимальных значений Ψ в разные годы исследования значимых различий не обнаружено ($p < 0.05$), что свидетельствует о постоянстве показателей в межгодовой динамике.

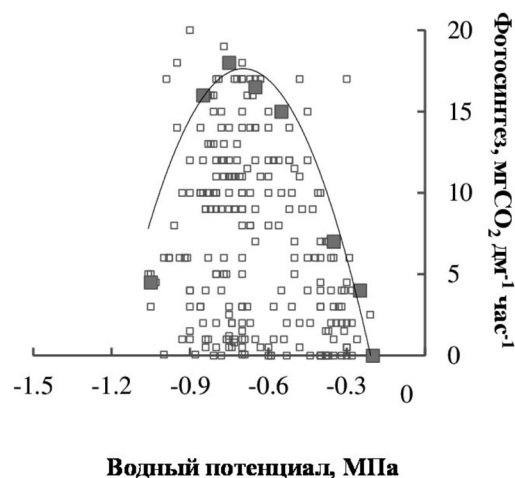
Наблюдаемые нами в течение суток и вегетационных периодов изменения Ψ были связаны, прежде всего, с изменением погодных условий, поскольку запасы влаги в почве сосняка черничного свежего были достаточно велики. Водные потенциалы почвы в сосняке черничном свежем имели высокие значения в течение всех лет исследований. Минимальные значения, наблюдаемые в наиболее сухие периоды лета (конец июля – начало августа), не опускались ниже -0.05 МПа. Хорошая увлажненность почвы была обусловлена наличием довольно мощного пласта грунтовых вод, уровень которых изменялся от 1.0 до 1.5 м, и количеством атмосферных осадков в период с мая по сентябрь, которые превышали климатическую норму (342 мм) и составляли в разные годы исследований 350–390 мм.

Сопряженное исследование предрассветных величин Ψ_{max} и запасов влаги в 0–50 мм слое почвы в зоне наибольшего распространения корней деревьев не выявило зависимости между этими показателями. Полученное «несоответствие» между влагообеспеченностью почвы и Ψ_{max} в условиях достаточного почвенного увлажнения обусловлено, вероятно, недостаточным продолжительным темновым периодом северного лета для восстановления водного потенциа-

ла растений и установления равновесия показателя в системе «почва – растение». Наряду с этим, несмотря на высокий уровень запасов влаги в почве, полученный результат указывает на наличие водного дефицита в самих растениях. При этом формирование водного дефицита в растениях происходило в основном в дневное послеполуденное время, когда транспирационные расходы влаги не восполнялись приходом ее из почвы.

Наличие постоянного водного дефицита в растениях оказывало влияние на фотосинтез (P) березы. Синхронная регистрация суточной динамики P и Ψ березы показала, что от уровня водного дефицита, сформировавшегося к предрассветному часу, в определенной мере зависело время наступления максимума фотосинтеза (P_{max}) и его величина. Наиболее высокий водный дефицит, на что указывали величины Ψ_{max} , равные $-0.35...-0.45$ МПа, отмечали, прежде всего, в июне в период «белых ночей», когда небольшой транспирационный расход влаги происходил практически всю ночь. Кроме того, такие значения Ψ_{max} наблюдали в периоды «атмосферных засух», которые чаще всего приходились на конец июля – начало августа [3]. В такие периоды время наступления максимального фотосинтеза сдвигалось на более ранние утренние часы, и депрессия фотосинтеза продолжалась более длительное время. Это приводило к снижению среднесуточной продуктивности фотосинтеза.

Дальнейший анализ суточных кривых P и Ψ облиственных побегов березы показал, что не только время наступления P_{max} , но и его величина во многом зависит от уровня водного дефицита в облиственных побегах (рисунок).



Зависимость интенсивности фотосинтеза от водного потенциала побегов березы

На рисунке представлены результаты одновременной регистрации Ψ и P , полученные в течение одного вегетационного периода (май – сентябрь). Реализация максимального за сутки фотосинтеза (P_{max}) происходила в определенном диапазоне Ψ , который не зависел от года наблюдений. При этом для березы этот диапазон был довольно узким и в среднем составил -0.7 ± 0.1 МПа. Полученная величина была выше среднего за вегетацию Ψ_{min} . Напротив, у деревьев сосны он был достаточно широким ($-0.7 \dots -1.1$ МПа) и его среднее значение (-0.9 ± 0.1 МПа) было близко к среднему за вегетацию значению $\Psi_{min\ cp}$ [2]. Полученные результаты свидетельствуют, прежде всего, о более высокой требовательности березы к ее влагообеспеченности, по сравнению с сосной.

Поскольку взаимосвязь водного режима и фотосинтеза осуществляется, прежде всего, через устьичную регуляцию, можно предположить, что выявленная величина Ψ – это значения, при которых у березы происходит частичное закрытие устьиц днем, т.е. когда «гидравлические соотношения преобладают над фотоактивными реакциями» [9]. Отмечается также видоспецифичность «пороговых» значений Ψ для древесных растений [9]. При этом высокая чувствительность устьиц к снижению гидравлической проводимости была отмечена как для лиственных [7], так и для хвойных древесных видов [10]. Уменьшение проводимости ксилемы и связанное с ним снижение проводимости устьиц приводит к уменьшению фотосинтеза. Продуктивность растений также связывают с их гидравлической структурой, которая, качественно и количественно определяя способность растений проводить воду от корней к листьям, контролирует максимальную проводимость устьиц и, таким образом, влияет на фотосинтез. Так, было показано, что с увеличением размера дерева общая гидравлическая проводимость снижается [6], вызывая более раннее закрытие устьиц для уменьшения потерь воды и предотвращения развития повреждающих градиентов водного потенциала, что, в свою очередь, приводит к снижению межклеточной концентрации CO_2 и интенсивности фотосинтеза [8].

Заключение

В условиях достаточного почвенного увлажнения нами выявлены диапазоны изменчивости предрассветных и дневных во-

дных потенциалов облиственных побегов растений березы повислой и установлена относительная стабилизация их в межгодовой динамике. Нами показано, что одним из внутренних параметров дерева, оказывающих существенное влияние на динамику фотосинтеза, является его водный статус. Даже в условиях достаточного почвенного увлажнения в стволах, ветвях и побегах березы формируется водный дефицит, значительный в отдельные периоды вегетации. Это связано с тем, что гидравлическая архитектура древесных растений, определяющая способность растений проводить воду от почвы к местам использования, контролирует максимальную проводимость устьиц и, таким образом, влияет на фотосинтез.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИЛ КарНЦ РАН (проект № 0220–2014–0001).

Список литературы

1. Сазонова Т.А., Болондинский В.К., Придача В.Б. Эколого-физиологическая характеристика сосны обыкновенной. – Петрозаводск: Verso, 2011. – 207 с.
2. Сазонова Т.А., Болондинский В.К., Придача В.Б. Водный и углеродный статус сосны обыкновенной в условиях достаточной влагообеспеченности песчаных почв Карелии // Роль науки в решении проблем региона и страны: фундаментальные и прикладные исследования: материалы Всерос. науч. конф. с между. участием, посвященной 70-летию КарНЦ РАН (Петрозаводск, 24–27 мая 2016 г.). – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2016. – С. 193–196.
3. Сазонова Т.А., Придача В.Б. Влияние влагообеспеченности песчаных почв на параметры водообмена сосны обыкновенной в Южной Карелии // Лесоведение. – 2015. – № 6. – С. 470–477.
4. Сазонова Т.А., Софронова И.Н., Новичонок Е.В., Придача В.Б. Водный режим древесных растений в условиях достаточного почвенного увлажнения на северо-западе России // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2015. – № 8 (2). – С. 299–302.
5. Соловьев С.А. Применение тензиометров в экологических исследованиях // Экология. – 1971. – № 6. – С. 93–95.
6. Ambrose A.R., Sillett S.C., Dawson T.E. Effects of tree height on branch hydraulics, leaf structure and gas exchange in California redwoods // Plant Cell Environ. – 2009. – Vol. 32. – P. 743–757.
7. Cochard H., Breda N., Granier A. Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in Quercus during drought: evidence for stomatal control of embolism? // Ann Sci For. – 1996. – Vol. 53. – P. 197–206.
8. Fischer D.G., Kolb T.E., DeWald L.E. Changes in whole-tree water relations during ontogeny of Pinus flexilis and Pinus ponderosa in a high-elevated meadow // Tree Physiol. – 2002. – Vol. 22. – P. 675–685.
9. Hinckley T.M., Lassoie J.P., Running S.W. Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. – For. Sci. Monograph, 1978. – 72 p.
10. Hubbard R.M., Ryan M.G., Stiller V., Sperry J.S. Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine // Plant Cell Environ. – 2001. – Vol. 24. – P. 113–121.