

WATER AND MINERAL STATUS FEATURES OF SCOTS PINE WITH DIFFERENT GROWTH INTENSITY

Sazonova T.A., Pridacha V.B.

Forest Research Institute, Karelian Research Center of RAS, Petrozavodsk, Russia, E-mail: sazonova@krc.karelia.ru

Abstract. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees with different growth rates in a pine lichen forest stand were studied. Functional (day and predawn water potentials of needled shoots; nitrogen, phosphorus and potassium content and ratio in sapflow and needles) and morphometric (trees height and diameter, the length of one-year shoots, mass and length of needles) characteristics for the assessment of vital state were used. Essential differences for morphometric characteristics were shown, while mineral and water status parameters research revealed no significant ($p>0,05$) difference for the pine trees of different vitality, with the exception of «drought» period, when there's a disturbance of the invariance of exchange processes parameters. It was concluded, that growth conditions have more effect on growth processes, their duration and increment, than on water and mineral status of plants, i.e. the main adaptation strategy of conifer plant to growth conditions is the maintenance of stability of functional characteristics.

ОСОБЕННОСТИ ВОДНОГО И МИНЕРАЛЬНОГО ОБМЕНА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ РАЗНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ РОСТА

Сазонова Т.А., Придача В.Б.

Учреждение Российской академии наук Институт леса КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия, E-mail: sazonova@krc.karelia.ru

Среда обитания отдельной особи в фитоценозе является различной. Дифференциация по жизненному состоянию в популяциях древесных растений связана, прежде всего, с разным световым режимом, неравномерной увлажненностью почвы и распределением в ней минеральных элементов и т. д. Разработанные к настоящему времени классификации древесных организмов в зависимости от условий существования чаще всего описывают их морфологические особенности, прежде всего, это классы роста по Крафту. Анализ результатов исследования древесных растений разного жизненного состояния указал на сложный характер связи между показателями обменных процессов и ростовой функцией [2, 9, 11, 12, 13, 19, 20, 22].

Исследование проводили на территории полевой лаборатории «Габозеро» Института леса в 50 км к северу от г. Петрозаводска (южная Карелия). Пробная площадь была заложена в сосняке лишайниковом. Объектами исследования служили 20–35-летние деревья сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) разной интенсивности роста. Растения по визуальным признакам были разделены на 2 группы (по 10 в каждой): господствующие и угнетенные. Жизненное состояние дерева оценивали по физиологическим и морфометрическим показателям. Для этого в течение ряда вегетационных периодов исследовали дневные (Ψ_{min}) и предрассветные (Ψ_{max}) водные потенциалы охвоенных побегов, содержание и соотношение азота (N), фосфора (P) и калия (K) в ксилемном соке и хвое, динамику роста деревьев в толщину. В период окончания роста определяли высоту и диаметр деревьев, длину однолетних побегов, массу и длину хвои. Водные потенциалы охвоенных побегов определяли с помощью камеры давления [15]. Химический анализ растительных образцов проводили в аналитической лаборатории ИЛ КарНЦ РАН. Определение содержания N выполняли с помощью элементного анализатора PE-2410 (Perkin Elmer, США), K – на атомно-абсорбционном спектрофотометре AA-6800 (Shimadzu, Япония), P – спектрофотометрическим методом с молибденовой синью.

Изучение пространственного и частотного, по ступеням диаметра и высоты, распределения сосны на пробной площади показало преобладание в древостое небольших угнетенных деревьев. По результатам исследования Н.Г. Балыкова с соавторами [3], 85 % фитомассы древостоя обеспечивают деревья с D на уровне 0,1 H от 80 до 130 мм. Однако их число (40 экз.) значительно меньше, чем число деревьев с $D_{0,1}$ ниже 80 мм (200 экз.). Для деревьев с $D_{0,1}>80$ мм и $D_{0,1}<80$ мм масса ствола и средняя продуктивность составляют, соответственно, в среднем 10 и 0,4 кг, 0,25 и 0,013 кг в год. Невысокая численность деревьев с $D_{0,1}>80$ мм, а также их слабая сомкнутость (0,5) говорят о том, что высокие деревья, по-видимому, не оказывают на низкие затеняющего влияния. Поэтому, вероятно, в изучае-

мом сосняке лишайниковом процесс дифференциации деревьев в древостое зависит, прежде всего, от почвенных условий, т. е. гидротермического режима, уровня минерального питания и т. д.

Анализ морфометрических показателей выявил существенные различия по геометрическим размерам растений разной жизненности. Так, в среднем высота и толщина господствующих деревьев была в ~13 и ~17 раз больше, чем угнетенных. Длина однолетних побегов у господствующих деревьев превосходила в среднем в 4 раза, длина хвои ~ на 40 %, а свежая масса 100 пар хвоинок в 3 раза соответствующие показатели у угнетенных растений. Исследование Н.Г. Бальковым [3] процесса роста показало, что его начало у деревьев разного жизненного состояния наступало практически одновременно, а окончание – у господствующих растений происходило на 10–15 дней позже, чем у угнетенных. Такая закономерность отмечается и при изучении роста сосновых фитоценозов разной продуктивности – рост в толщину в сосняках высокой продуктивности продолжается дольше, чем в менее продуктивных [8].

Если по морфометрическим показателям у растений разной жизненности отмечены существенные различия, то их оценка по функциональным показателям показала отсутствие различий. Так, сравнение усредненных за вегетационный период величин Ψ_{min} побегов господствующих и угнетенных деревьев, равных, соответственно, $-1,19 \pm 0,05$ и $-1,15 \pm 0,04$, не обнаружило между ними значимых ($p > 0,5$) различий. При этом сопоставление Ψ_{min} с выявленной нами ранее «критической величиной» – $\Psi_{кр} = -1,15 \pm 0,11$ МПа, свидетельствовало о наличии у растений разного жизненного состояния «нормального» водного дефицита [18]. Дисперсионный анализ зависимости содержания и соотношения N:P:K в ксилемном соке и хвое деревьев от их жизненного состояния также показал отсутствие значимых различий ($p > 0,5$) по этим показателям (табл.). Стабилизация соотношения N:P:K в ксилемном соке и хвое растений свидетельствовала о сбалансированности основных обменных процессов у деревьев разного жизненного состояния [14, 17].

Таблица. Содержание N, P, K и их доли в соотношении N:P:K в ксилемном соке и хвое *Pinus sylvestris* L. разного жизненного состояния

Показатель	Жизненное состояние		t	p
	Господствующие	Угнетенное		
Ксилемный сок				
N, мг л ⁻¹	31,7±1,8	30,2±1,5	0,64	0,58
P,	10,6±0,6	10,9±0,4	0,42	0,61
K,	53,4±2,9	51,0±2,6	0,62	0,59
Доля N, %	33,0±1,5	33,0±1,2	0,01	0,99
Доля P, %	11,0±0,8	12,0±0,9	0,83	0,50
Доля K, %	56,0±2,1	55,0±2,2	0,33	0,76
Хвоя				
N, %	1,22±0,25	1,22±0,16	0,01	0,99
P, %	0,17±0,02	0,17±0,03	0,54	0,60
K, %	0,54±0,14	0,44±0,10	1,40	0,19
Доля N, %	63,4±3,05	66,6±4,7	1,49	0,16
Доля P, %	9,0±2,4	9,6±1,5	0,54	0,60
Доля K, %	27,6±3,2	24,1±3,8	1,84	0,09

Примечание. t – критерий Стьюдента эмпирический. p – уровень значимости.

Известно, что в процессе роста и развития древесных растений у них формируется сбалансированная система водного транспорта [6]. Показана линейная зависимость между площадью поперечного сечения заболони ствола под кроной (S_c) и суммой площадей всех проводящих влагу корней, между S_c и суммой площадей всех проводящих влагу ветвей [21], а также между S_c и массой хвои [7]. Наше исследование показало, что удельные величины содержания N, P и K, т. е. их количества в единице объема ксилемы и единице массы хвои, а также уровень водного дефицита (Ψ_{min} и Ψ_{max}) были сходными у деревьев разного жизненного состояния. Следовательно, у растений формируется такая масса хвои, ветвей, стволов и корней, которую растение данного вида может обеспечить необходимым для его нормальной жизнедеятельности количеством воды и элементов минерального питания. Господствующие деревья, превосходящие по морфометрическим показателям угнетенные, поглощают большее количество

во воды и элементов минерального питания в расчете на целое дерево, и это обеспечивает у них возможность большего прироста фитомассы за вегетационный период. Вероятно, следствием этого является более длительный период роста у господствующих растений по сравнению с угнетенными.

Следовательно, величина водного дефицита (Ψ_{min}), содержание и соотношение $N:P:K$ в ксилемном соке и хвое сосны не зависит от жизненного состояния дерева, и выделенные группы деревьев не выходят за пределы установленного ранее гомеостаза по этим показателям [14]. Этот вывод справедлив для условий достаточного почвенного увлажнения. При этом следует отметить, что изменения запасов влаги в почве в широком диапазоне значений не оказывают угнетающего влияния на жизнедеятельность растений сосны. Механизмы внутренней регуляции позволяют поддерживать водный и минеральный режим на определенном уровне. Так, при запасах влаги выше 30 мм в 50-см корнеобитаемом слое почвы колебания предрасветного водного потенциала охвоенных побегов (Ψ_{max}) у деревьев разной жизненности происходили в пределах $-0,3 \dots -0,7$ МПа, что свидетельствует о небольшом водном дефиците [18]. При колебаниях запасов влаги от ~ 16 до 30 мм, сопровождаемых также повышением температуры воздуха до 25°C , увеличивался размах колебаний Ψ_{max} , а диапазон его значений ($-0,45 \dots -1,0$ МПа) указывал на значительное возрастание водного дефицита в растении. При этом падение Ψ_{max} до $-0,72 \pm 0,09$ МПа говорило о возрастании сопротивления ксилемы, связанного с уменьшением ее оводненности, $\Psi = -1,15 \pm 0,11$ МПа свидетельствовал о начале устьичного ограничения транспирации [18] и, как предполагают [23, и др.], начале кавитации. Однако формирование большего и меньшего водного дефицита, характеризуемого величиной Ψ_{max} , в области значений влажности почвы от 16 мм и выше, не было связано с жизненным состоянием дерева. Большой водный дефицит мог быть у господствующего дерева и меньший – у угнетенного, и наоборот. Сопоставление Ψ_{max} для выборок господствующих и угнетенных деревьев не выявило значимых ($p > 0,05$) различий. Уменьшение запасов влаги в 0–50 см слое почвы ниже 16 мм, сопровождалось еще большим размахом колебаний Ψ_{max} , и уменьшением их величин, которые составляли $-0,55 \dots -1,6$ МПа. Увеличение размаха колебаний Ψ_{max} произошло из-за резкого уменьшения Ψ_{max} у угнетенных деревьев. Возможно, это было связано с «перехватом» почвенной влаги корнями более высоких деревьев [1, 4]. В этом случае были обнаружены значимые ($p < 0,05$) различия между угнетенными и господствующими деревьями. Такие низкие значения Ψ_{max} указывали на наличие не только сильной кавитации, но, вероятно, и эмболии части сосудов ксилемы [23]. Следствием этого мог бы быть опад хвои и опад ветвей. Действительно, в годы с летними «засухами» наблюдалось более сильное пожелтение и опад хвои, чем во «влажные» годы. Это отмечают и другие авторы, проводившие исследования в более южных регионах, где летние «засухи» наблюдаются чаще, чем в условиях Карелии [1].

Таким образом, в ответ на экстремальное природное воздействие – «засуху» происходят, прежде всего, изменения в водном режиме дерева, что, в свою очередь, влечет за собой и изменения в его структуре. Наблюдаемое явление можно определить как «структурная адаптация» [5] к изменяющимся условиям среды, и для ее объяснения использовать представления о сплошности потока, согласно которым количество воды, транспортируемое за длительный промежуток времени, из почвы по ксилеме ствола, равно ее расходу на транспирацию, то есть: $grad \Psi(t) \rho_{kc}(t) S_{kc} = \alpha \rho_{yc}(t) Da(t) S_{xв}$, где ρ_{kc} и ρ_{yc} – проводимость ксилемы и устьиц, S_{kc} и $S_{xв}$ – площадь проводящей ксилемы и площадь хвои, Da – дефицит влаги в воздухе. Это уравнение показывает связь между структурными элементами водопроводящей системы и функциональными переменными, характеризующими процесс водного обмена, поскольку изменения переменных величин в одной его части должно повлечь и изменения в другой. Усыхание и сброс части хвои вследствие «засухи» приводит к уменьшению площади испаряющей поверхности ($S_{xв}$), а это, в свою очередь, должно уменьшать суммарную транспирацию кроны, что дает возможность увеличить Ψ (уменьшить водный дефицит), и тем самым избежать последствий эмболии. В условиях кратковременной засухи уменьшение массы хвои в результате ее опад, а также опад усохших нижних мутовок, со временем вызовет и соответствующее уменьшение площади поперечного сечения заболони (S_{kc}). При восстановлении сбалансированности структуры восстанавливается и нормальный водный режим. Следовательно, в ответ на неблагоприятный природный фактор – «засуху», в древесном растении, прежде всего, включается механизм устьичной регуляции – основной регулятор водного режима в растении. Это позволяет растению более экономно использовать запасенную в водопроводящей системе влагу и, таким обра-

зом, осуществлять жизнедеятельность в условиях засушливого периода. При усилении «засухи» происходят структурные изменения, связанные с сокращением испаряющей поверхности, что позволяет дереву уменьшить водный дефицит. А в случае прекращения «засухи» восстановить его до прежнего уровня, что обеспечивает дальнейшую стабильность его функционирования.

Таким образом, дефицит ресурсов в сосняке лишайниковом, являющимся одним из наиболее бедных по содержанию минеральных элементов в почве и их доступности для растений по сравнению с другими суходольными типами леса [10], а также возникающие в отдельные периоды времени почвенные «засухи», привели к значительной дифференциации деревьев сосны в древостое. При этом существенные отличия отмечены в морфометрических показателях, в то время как переменные, характеризующие водный и минеральный обмены, оказались близкими для растений сосны разной жизненности, за исключением периода «засухи», когда инвариантность показателей обменных процессов нарушается. Следовательно, условия произрастания сильнее влияют непосредственно на ростовые процессы, их продолжительность и величину прироста, и в меньшей степени на водный и минеральный режим растений, т. е. основной стратегией адаптации хвойного растения к условиям произрастания является поддержание стабильности функциональных показателей.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 09-04-00299-а и 10-04-10122-к).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Абрашко В.И.* О водном режиме еловых древостоев в засуху // *Лесоведение*. 1994. № 6. С. 36–45.
2. *Боровикова А.М.* Интенсивность фотосинтеза деревьев разных классов роста в одновозрастной сосновой культуре // *Физиология растений*. 1971. Т. 18. № 2. С. 427–429.
3. *Бальков Н.Г., Виликайнен Л.М., Робонен Е.В., Смирнов А.В.* Распределение фитомассы в сосняке лишайниковом // *Лесоведение*. 1989. № 6. С. 57–63.
4. *Богатырев Ю.Г., Васильева И.Н.* Водный режим почвы и подроста ели на сплошных вырубках и в лесу // *Лесоведение*. 1985. № 2. С. 16–25.
5. *Кайбияйнен Л.К.* Эколого-физиологические исследования сосны и сосновых древостоев // *Тр. КарНЦ РАН*. Петрозаводск. 2003. Вып. 5. С. 65–73.
6. *Кайбияйнен Л.К., Хари П.* Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. I. Пути движения влаги в ксилеме // *Лесоведение*. 1985. № 5. С. 23–28.
7. *Кайбияйнен Л.К., Хари П., Сазонова Т.А., Мякеля А.* Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. III. Площадь проводящей ксилемы и масса хвои // *Лесоведение*. 1986. № 1. С. 31–37.
8. *Кищенко И.Т.* Сезонный рост сосны в различных условиях местообитания в связи с температурным режимом воздуха и почвы // *Формирование и продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области*. Петрозаводск, 1978. С. 12–28.
9. Метаболизм сосны в связи с интенсивностью роста / *Габукова В.В., Ивонис И.Ю., Козлов В.А., Болондинский В.К., Софронова Г.И., Чернобровкина Н.П.* Петрозаводск: Карельский научный центр АН СССР. 1991. 162 с.
10. *Морозова Р.М.* Минеральный состав растений лесов Карелии. Петрозаводск, 1991. 99 с.
11. *Осетрова Г.В., Кудашева Ф.Н.* Состав свободных углеводов и аминокислот в ксилемном и флоэмном соке сосны обыкновенной // *Исследования в лесах Сибири*. Красноярск, 1968. С. 146–151.
12. *Пелевина Н.Н.* Некоторые особенности обменных процессов у ели обыкновенной (*Picea abies* Karst.) в связи с интенсивностью роста // *Автореф. дис.... канд. биол. наук*. Л., 1982. 24 с.
13. *Пинчук А.М.* Изменчивость транспирации сосны обыкновенной в зависимости от классов роста деревьев // *Лесоведение*. 1970. № 1. С. 59–68.
14. *Придача В.Б.* Соотношение N:P:K как гомеостатический показатель функционального состояния хвойных растений в разных экологических условиях // *Автореф. дис. ... канд. биол. наук*. Петрозаводск. 2002. 24 с.
15. *Сазонова Т.А.* Применение камеры давления в экологических исследованиях // *Биофизические методы исследования в экофизиологии древесных растений*. Л., 1979. С. 86–97.
16. *Сазонова Т.А.* Эколого-физиологическое исследование реакции хвойных растений Северо-Запада России на воздействие природных и антропогенных факторов // *Автореф. дис.... докт. биол. наук*. Петрозаводск, 2006. 45 с.
17. *Сазонова Т.А., Придача В.Б.* Оптимизация минерального питания хвойных растений // *Агрохимия*. 2002. № 2. С. 23–30.
18. *Сазонова Т.А., Кайбияйнен Л.К., Колосова С.В.* Диагностика водного режима *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) // *Бот. журн.*, 2005. Т. 90. № 7. С. 1012–1022.

19. Судачкова Н.Е., Милютина И.Л., Кожевникова Н.Н., Семенова Г.П. Изменение метаболизма деревьев сосны обыкновенной в процессе естественного изреживания древостоя // Лесоведение. 1993. № 4. С. 11–18.
20. Судницына Т.Н., Озрина Р.Д. Особенности азотного и углеродного питания подроста ели при адаптации его к условиям вырубki // Лесоведение. 1993. № 4. С. 19–30.
21. Хари П., Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А., Мякеля А. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. II. Активная ксилема // Лесоведение. 1985. № 5. С. 74–77.
22. Чернобровкина Н.П., Успенская Л.Н. Динамика форм азота в органах сосны обыкновенной различной интенсивности роста // Лесоведение. 1988. № 6. С. 76–79.
23. Water transport in plant under climatic stress // Ed. Borghetti M., Grace J., Raschi A. Proceeding of an International Workshop, held in Vallombrosa, Firenze, Italy. 1993. Cambridge Univ. Press. P. 121.

ON NATURE OF KARELIAN BIRCH PATTERNED WOOD

Schetinkin S.V.¹, Schetinkina N.A.²

¹ FSE Branch «Russian Centre of Forest Protection» – «Centre of Forest Protection in Voronezh Region»
394087, Voronezh, Lomonosov St., 105, Department of Radiology. Tel. (473) 235-71-45

² GOU VPO «Voronezh State Medical Academy», 394000, Voronezh, Studencheskaya St., 10,
Chair of Biology. Tel. (473) 253-03-65

Abstract. The results of microstructural analysis of the zone of one-year stem node and of figured wood of a long – term stem of Karelian birch are given. It was shown that anomalous structures in one-year stem of Karelian birch are caused by the activity of the local groups of cambium initial cells, differentiated from the cells of interbundle parenchyma and parenchyma of leaf pores and from the cells of procambial strands of leaf traces. One can observe deformations and substantial disorder of spatial orientation of fibrous tracheids during primary growth in leaf traces up to formation of specific «spiral-like» structures. During secondary growth of protracted stem «spiralization» of local parts of xylem increases giving rise to characteristic curly-grain of Karelian birch wood. It is suggested that specific activity of meristematic tissue of Karelian birch is caused by genetic heterogeneity (mixoploidy) of local groups of cambium initial cells.

К ПРИРОДЕ УЗОРЧАТОСТИ ДРЕВЕСИНЫ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Щетинкин С.В.¹, Щетинкина Н.А.²

¹ Филиал ФГУ «Российский центр защиты леса» – «Центр защиты леса Воронежской области» 394087 г. Воронеж, ул. Ломоносова 105, отдел радиологии. Тел. (473) 235-71-45.

² ГОУ ВПО «Воронежская государственная медицинская академия» 394000 г. Воронеж, ул. Студенческая 10, кафедра биологии. Тел. (473) 253-03-65

Большинством исследователей карельская береза рассматривается как особая форма березы повислой (*Betula pendula* Roth var. *carelica* Merkl.). Она сформировалась в условиях Крайнего Севера и отличается высокой декоративностью древесины [7]. Относительно узорчатости древесины карельской березы существуют разные мнения, что свидетельствует, по-видимому, о том, что это сложный феномен, и его изучение необходимо проводить комплексно. Согласно современным представлениям, проявление признака узорчатости древесины карельской березы находится под контролем целого комплекса генетических и средовых факторов. Ряд исследователей предполагают наличие у карельской березы особого генотипа, отличающегося присутствием специфического гена или группы генов с количественным характером наследования [3; 7, 11, 16]. Другие авторы считают карельскую березу экологической формой березы повислой [2, 9], имея в виду то обстоятельство, что на формирование и проявление узорчатости древесины оказывают влияние определенные сочетания средовых факторов. Существует также мнение, что своеобразие карельской березы обусловлено взаимодействием её генотипа, в той или иной форме, с вирусами [4, 12]. Природные ресурсы карельской березы давно выработаны, а потребность в декоративной древесине высока. Для создания культур карельской березы необходима разра-