

ИССЛЕДОВАНИЕ СВЕТОВОЙ ЗАВИСИМОСТИ ФОТОСИНТЕЗА ЛИСТЬЕВ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ НА УЧАСТКАХ С РАЗНЫМ ПЛОДОРОДИЕМ ПОЧВЫ

Карельская береза – экологическая форма березы повислой, характеризуется структурными аномалиями ствола, затрудняющими движение потока влаги по ксилеме и приводящими к конечному счету к увеличению диффузионного устьичного сопротивления листа для CO_2 (Болондинский, Холопцева, 2013). Средние, как и максимальные величины CO_2 -газообмена у березы повислой и у карельской березы (*БК*) мало различаются в достаточно широком диапазоне освещенности (Болондинский, 2010). В насаждениях большинство форм *БК* из-за ограничений роста не могут конкурировать с березой повислой (*БП*). Карельская береза существует в пределах своего ареала в довольно узкой экологической нише, где она благодаря адаптационным механизмам, эффективно используя низкие значения освещенности, поддерживает CO_2 -газообмен на приемлемом уровне. *БК* активно культивируется, однако очень часто в условиях Севера выход ценной древесины мал, и до конца непонятны причины, почему это происходит. В нашу задачу входило изучение светового режима фотосинтеза у 40-50-летних деревьев *БК*, растущих на участках с разной влагообеспеченностью и плодородием почвы.

Исследования CO_2 -газообмена листьев проводились на 3-х участках. Участок № 1 имел площадь примерно 0.5 га. *БК* была высажена здесь в середине 60-х годов. После неоднократных прореживаний остались березы с визуально проявившимися признаками «карелистости». Через 20 лет после посадки большая часть объектов принадлежала к прямоствольной форме с безузорчатой древесиной. В 90-е годы эти березы достигали величины 12-15 м, в настоящее время - 18-20 м. Под их пологом остались березы кустообразной, шаровидной и других форм, многие из которых имели ярко выраженные признаки узорчатости. По мере ухудшения радиационных условий от периферии к центру участка эти деревья со временем усыхали. На периферии участка, особенно с южной стороны, значительная часть их сохранилась до настоящего времени. Кроны прямоствольных берез начинались на высоте 8-10 м.

На участке № 2 посадки *БК* 70-х годов (0.2 га). Почва, более увлажненная и богатая питательными веществами, чем на участке № 1. Освещенность под пологом прямоствольных *БК* здесь ниже по сравнению с предыдущим участком, однако, здесь сохранилось около двух десятков низкорослых форм *БК* с ярко выраженными признаками узорчатости. За 5 лет наблюдений из них погибло только одно дерево. На участке № 3 произрастало много карельских берез 40-летнего возраста с ярко выраженными признаками, как на опушке, где они освещены в течение нескольких часов солнечными лучами, так и в тени. В наиболее темных местах средняя освещенность в солнечный день не превышала $40 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. На листьях теневых деревьев солнечные блики попадали достаточно редко. На участке имеются также деревья осины и ольхи, в том числе и в подлеске. У прямоствольных *БК*, достигающих высоты 10-15 м, нижние ветви кроны в отличие от участка № 1 росли в 1-1.5 м от поверхности земли, то есть существовали при очень низкой освещенности.

Оценку радиационного поля у исследуемых деревьев проводили с использованием датчика *ФАР* (фотосинтетически активной радиации) газометрической системы Li-6200. Усреднение осуществлялось по 100-120 измерениям за 3 минуты на площади около 100 м^2 . Поскольку это не всегда достаточно для получения достоверной информации, эти эксперименты были дополнены измерениями солнечной радиации с помощью автоматической системы на базе микроконтроллеров (Болондинский, Яковлев, 2013), позволяющей получить усреднение по нескольким сотням замеров за 5 минут в разных точках пространства. На штанге находился узел измерения, состоящий из 5 фоточувствительных элементов, микроконтроллера и памяти. Каждый узел измерения, расположенный на штанге, производил измерения и записывал информацию с каждого датчика в блок памяти, закрепленный тут же на штанге. Для определения светового поля штанга переносилась с постоянной скоростью под кронами или в межкрановом пространстве. Градуировка фоточувствительных элементов производилась по эталонной паре: пиранометр Янишевского – гальванометр ГСА. Радиационное поле оценивалось при разных сценариях погоды (безоблачный день, высокая облачность, низкая облачность).

Измерения CO_2 -газообмена проводились с помощью портативной фотосинтетической системы Li-6200 (LiCor, USA). Камеру с листом ориентировали прямо на солнце и покрывали разными слоями ткани или тканями разной плотности. После каждого уменьшения освещенности измеряли все показатели, регистрируемые прибором (ΦAP , CO_2 -газообмен, концентрация CO_2 в камере, температура и влажность воздуха в камере и т.д.). Эксперименты в основном проводили в дневной динамике с 10 до 16 часов.

Световую кривую фотосинтеза моделировали с помощью нелинейного регрессионного анализа гиперболой (функция Михаэлиса-Ментен):

$$P(I(x,t)) = a_1 + b_1 \cdot I(x,t)/(I(x,t) + b_2),$$

где a_1 - параметр, характеризующий CO_2 -газообмен при $I(\Phi AP) = 0$, т.е. уровень дыхания (R); b_1 - величина фотосинтеза при насыщающих значениях ΦAP (P_{max}); b_2 (константа насыщения) - параметр, равный величине I , при которой $P = 0.5P_{max}$, и является характеристикой скорости насыщения световой кривой; t - время. Все параметры модели имеют определенный физиологический смысл. Формально b_1 - теоретически возможный максимум фотосинтеза при освещенности, стремящийся к бесконечности. Обычно он близок к величине скорости фотосинтеза при максимально возможной в природе величине освещенности.

Из уравнения Михаэлиса-Ментен рассчитывали ряд дополнительных параметров:

а). Световой компенсационный пункт ($СКП$) - это та интенсивность света, при которой суммарный CO_2 -газообмен ($P(I(x,t))$) равен нулю. $СКП$ выражали в $\mu\text{моль фотонов}/(\text{м}^2 \text{ с})$ и рассчитывали по формуле $I_{P=0} = -a_1 \cdot b_2 / (a_1 + b_1)$.

б). Тангенс угла наклона световой кривой при низких интенсивностях освещения ($tg \alpha$). Его размерность - $\mu\text{моль } \text{CO}_2/\mu\text{моль фотонов}$. Рассчитывали как производную $P(I(x,t))$ в точке $СКП$ по формуле $tg \alpha = b_1 \cdot b_2 / (I_{P=0} + b_2)^2$.

Исследование содержания NPK в почве показало (рис. 1), что содержание азота в почве на участке № 1 было минимальным по сравнению с участками № 2 и № 3.

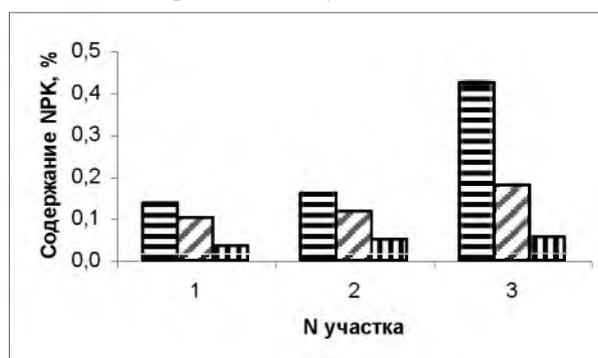


Рис. 1. Содержание в почве NPK : азота (заливка с горизонтальными линиями), фосфора (с наклонными линиями) и калия (с вертикальными линиями) на 3-х участках с посадками карельской березы

Содержание фосфора было также минимальным на первом участке. Углеродный баланс ветвей здесь превышал нулевой уровень при ΦAP около $50 \mu\text{моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ (общая радиация - $110 \mu\text{моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$). В 1,5 м от поверхности земли средняя освещенность составляла $108 \pm 22 \mu\text{моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, а ΦAP - $45 \pm 13 \mu\text{моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Содержание азота в почве на участке № 3 было максимальным и составило в среднем 0.42% (рис. 1). У некоторых деревьев эта величина доходила до 0.52%, содержание фосфора в среднем - 0.18%. Содержание NPK на участке № 2 имело промежуточные значения между участками № 1 и № 3. Достоверных различий по калию обнаружено не было.

Участок № 1 имел березы с ярко выраженными признаками «карелистости» лишь по юго-восточному и частично по осветленному северо-западному краю. В 15-20 м от краев участка и далее к центру все низкорослые деревья карельской березы к настоящему времени погибли, а оставшиеся представляли собой прямоствольную форму с очень слабыми признаками «карелистости». Замеры солнечной радиации в искусственном насаждении BK 50-летнего возраста (участок № 1) показали, что низкорослые формы достаточно жизнеспособны при освещенности, составляющей примерно 25-30% от средних величин освещенности открытого места. При освещенности 10-15% наблюдалась массовая гибель низкорослых деревьев. В то же время в посадках 35-40-летнего возраста на более плодородной почве (участке № 2) при такой освещенности достаточно часто встречались

жизнеспособные низкорослые формы березы с диаметром ствола в 10 см от поверхности почвы от 20 до 25 см. Хотя величины NPK на этом участке отличались от подобных на участке №1 на 30-30%, оводненность почвы, особенно в период засухи, была значительно лучше. Положительный углекислотный баланс ветвей был зафиксирован при минимальных значениях ΦAP 30-35 $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$. В солнечный день с южной стороны в дневное время на опытные деревья попадало довольно много солнечных бликов, которые увеличивали фотосинтез.

Наиболее тщательно были произведены измерения на участке № 3. Измерения фотосинтеза проводились на листьях нижних ветвей высоких деревьев и низкорослого раскидистого дерева BK в условиях сильной затененности. Признаки «карелистости» у высокого дерева также имели место, но были выражены не так ярко у низкорослого.

Таблица 1

Средние значения максимальных величин CO_2 -газообмена у 40-летних деревьев карельской березы на участке № 3

	H	T	D	ΦAP	NP	R	BP	K_p
	%	°C	Па	$\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$				
Деревья, растущие в тени								
M	58	15.5	796	65	2.31	-0.66	2.97	53.0
σ	5	4.8	337	35	1.23	0.12	1.25	24.2
Деревья, растущие на границе участка								
M	54	21.0	1142	1771	8.16	-2.63	10.79	6.1
σ	1	0.1	17	18	0.95	1.55	2.51	1.4

Примечание: H, T, D – относительная влажность, температура и дефицит водяного пара воздуха соответственно; NP, BP и R – нетто-фотосинтез, брутто-фотосинтез и темновое дыхание листа; K_p – показатель использования ΦAP при фотосинтезе ($\mu\text{моль CO}_2/\mu\text{моль фотонов}$); M – среднее значение, σ – стандартное отклонение.

Деревья BK , растущие в условиях тени, были способны поглощать углекислоту при очень малых значениях ΦAP . Листья у них имели положительный CO_2 -газообмен при ΦAP от 10 до 12 $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$. Эти величины составляли менее 0.5% от значений, получаемых при освещении датчика прямыми солнечными лучами. У некоторых листьев при ΦAP , равной 10 $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$, мы фиксировали фотосинтез около 0.5 $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$. Радиационное поле вокруг опытных деревьев оценивали при разных сценариях погоды: в солнечный день без облаков, при переменной облачности, при сплошной высокой облачности и при низкой облачности. Средняя величина ΦAP в условиях тени у опытных объектов в солнечный день составила $47 \pm 23 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$. Однако с северо-восточной стороны опытного низкорослого дерева карельской березы среднее значение ΦAP было $78 \pm 11 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$. Малая изменчивость последней величины обусловлена отсутствием деревьев с северной стороны. При отсутствии облаков ΦAP синего небосвода была меньше, чем при их наличии, так как свет, отраженный от облаков, давал дополнительную добавку к ΦAP голубого неба. Даже одно облако средних размеров повышало освещенность листьев на северо-восточной стороне на 20-25 $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$. Фотосинтез у таких листьев был на 30-40% выше, чем у листьев находившихся на противоположной стороне дерева в тени. Возможно, это была одна из причин, позволяющая этому дереву существовать в столь стесненных световых условиях.

При средних максимальных значениях ΦAP , составлявших у исследуемых ветвей $65 \pm 35 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$, средние величины фотосинтеза были невелики – $2.31 \pm 1.23 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ (табл. 1). При этом коэффициент K_p (показатель использования ΦAP при фотосинтезе) имел очень большое значение – 53.1 ± 24.2 , что более, чем в 8 раз превышало подобный коэффициент у саженцев карельской березы на участках с контрольными растениями, растущими на свету. У деревьев, которые росли на границе участка № 3 и некоторое время хорошо освещались, K_p составил $6.1 \pm 1.4 \mu\text{моль CO}_2/\mu\text{моль фотонов}$. Эта величина характерна для большинства объектов, которые мы исследовали ранее (Болондинский, Виликайнен, 2011). Теневые листья характеризовались и гораздо более низкими величинами темнового дыхания – $0.66 \pm 0.2 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$, в то время, как у освещенных солнцем листьев на краю участка оно составляло $2.63 \pm 1.55 \mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$. В результате брутто-фотосинтез у теневых листьев был всего в 3.7 раз ниже, чем у освещенных. Солнечная радиация же отличалась более, чем в 20 раз. Подобные адаптации к свету характерны для теневыносливых растений (Larcher, 1995).

Модели световых кривых фотосинтеза у *БК*, построенные по начальному участку световой кривой (табл. 2), подтверждают высокую способность карельской березы использовать малые дозы солнечной радиации. Адаптационным признаком являлось низкое значение коэффициента a , характеризующего темновое дыхание. Значение асимптоты гиперболы (b_1) – максимально возможный фотосинтез при очень больших значениях ФАР, составили 7.19 ± 2.23 мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$, что почти в 3 раза меньше, чем у контрольных деревьев, растущих на открытом месте [Болондинский, 2011]. Световой компенсационный пункт (*СКП*) тоже был очень низок – $8,03 \pm 1,83$ мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$, в то время как у контрольных деревьев на свету его средняя величина за июль-август достигала 52 ± 14 мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$.

Таблица 2

Средние значения параметров моделей световых кривых фотосинтеза у 40-летних деревьев карельской березы, растущих в тени на участке № 3

	a_1	b_1	b_2	r^2	I_{\max}	R_{\max}	P_{\max}	<i>СКП</i>	$tg \alpha$
	мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$			%	мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$				
М	-0,62	7,19	95,4	92,9	85	-0,71	2,39	8,83	0,062
σ	0,16	2,23	35,6	4,3	52	0,02	0,34	1,83	0,005

Примечание: М, σ – средние значения и стандартные отклонения соответственно, a_1 , b_1 , b_2 – значения параметров моделей световых кривых (см. объяснения в тексте), r^2 – коэффициент детерминации, I_{\max} , P_{\max} , R_{\max} – соответственно максимальные значения ФАР, фотосинтеза и абсолютной величины дыхания в момент снятия световой кривой, *СКП* – световой компенсационный пункт, $tg \alpha$ – тангенс угла наклона световой кривой к оси абсцисс в точке *СКП* (мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{с}^{-1}$ /мкмоль фотонов $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$).

Снижение светового компенсационного пункта до очень низких значений является важным адаптационным признаком карельской березы, позволяющим ей существовать под пологом леса при относительно высоком плодородии почвы достаточно длительное время.

Таким образом, исследования фотосинтеза и радиационного режима у 40-50-летних растений карельской березы, обитающей в тени, на площадях с разным плодородием почвы показало, что при средней концентрации азота в почве 0.42% наблюдалось поглощение углекислоты листом при очень низких значениях ФАР (10-12 мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$). Положительный углекислотный баланс ветвей наблюдался при освещенности 10-15% от средних величин освещенности открытого места. Гибель *БК* на участках с бедным содержанием минеральных веществ, происходила уже при 25-30%. В отличие от светолюбивой березы повислой карельская береза приближена к теневыносливым видам, и может расти там, где появление березы повислой исключено. В силу аномальности ростовых процессов низкорослые формы карельской березы с ярко выраженной узорчатостью древесины (кустовидная, шаровидная и другие) не могут выдержать конкуренции с прямостоятельной формой березы и оказываются во втором ярусе, где на плодородной почве благодаря адаптационным возможностям фотосинтетического аппарата существуют достаточно длительное время. Стареют эти деревья раньше, чем доминирующие, но, как правило, их ранняя гибель происходит не из-за отрицательного углеродного баланса, а по другим причинам. Возможности ассимиляционного аппарата эффективно использовать слабый свет позволяют им поддерживать углеродный баланс на приемлемом уровне при постепенном ухудшении световых условий. Однако неспособность в таких условиях создавать достаточные запасы ассимилятов повышает вероятность гибели этих деревьев, например, в теплую зиму, когда имеют место оттепели и высокие потери на дыхание. Существуют у таких деревьев и проблемы при восстановлении листвы в ранний летний период после уничтожения ее вредителями. Снижение площади листовой поверхности и невозможность быстрого ее восстановления из-за малых запасов углеводов приводит к дисбалансу корне-листных отношений, ухудшению водоснабжения в летние засухи и еще более сильному ослаблению деревьев. Но в отличии от обедненных минеральными веществами почв, выход узорчатой древесины карельской березы на плодородных землях более высок.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 13-04-00827-а).

Литература

1. Болондинский В.К., Холодцева Е.С. Исследования фотосинтеза и транспирации у карельской березы и березы повислой // Труды КарНЦ РАН. No 3. Сер. Экспериментальная биология. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. С. 173-178.

2. Болондинский В.К., Виликайнен Л.М. Исследование CO₂-газообмена листьев березы повислой и карельской березы в условиях засухи 2010 г. // Труды Карельского научного центра Российской академии наук, 2011. № 3. С.12-15.
3. Болондинский В.К. Исследование световой зависимости фотосинтеза у листьев березы повислой при разной оводненности почвы // Материалы докладов VII съезда общества физиологов растений России и международной конференции «Физиология растений – фундаментальная основа экологии и инновационных биотехнологий», Нижний Новгород, 4-10 июля 2011. Ч. I. С. 99-100.
4. Болондинский В.К. Исследование зависимости фотосинтеза от интенсивности солнечной радиации, температуры и влажности воздуха у растений карельской березы и березы повислой // Труды Карельского научного центра Российской академии наук, 2010. № 2. С. 3-10.
5. Болондинский В.К., Яковлев В.В. Измерение фотосинтетически активной радиации в лесном ценозе // Материалы Всероссийской конференции «Факторы устойчивости растений в экстремальных природных условиях и техногенной среде». Иркутск, 10-13 июня 2013 г. С. 452-454.
6. Larcher W. Physiological plant ecology, 3rd Edn. Berlin: Springer-Verlag, 1995. 506 p.

Боровичев Е.А.^{1,2}, Белкина О.А.¹, Давыдов Д.А.¹, Исаева Л.Г.², Кожин М.Н.^{1,3,4}, Константинова Н.А.¹, Костина В.А.^{1,2}, Урбанавичюс Г.П.²

¹Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина Кольского НЦ РАН, г. Кировск

²Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского НЦ РАН, г. Апатиты

³Кандалакшский государственный заповедник, г. Кандалакша

⁴Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва

РАСТЕНИЯ, ГРИБЫ И ЛИШАЙНИКИ ВО ВТОРОМ ИЗДАНИИ КРАСНОЙ КНИГИ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Введение

Первая официальная Красная книга Мурманской области была опубликована в 2003 году. Особенностью ее стало то, что, помимо перечней и описаний редких и исчезающих растений, она включала утвержденное постановлением Правительства Мурманской области «Положение о Красной книге» (Красная книга..., 2003). Ее созданию предшествовал ряд работ, которые необходимо здесь упомянуть. В 1977 г. опубликован список растений и лишайников, требующих особого отношения (Андреев и др., 1977). Уточненный его вариант был положен в основу кадастра видов животных и растений, предлагаемых к охране на территории области (Редкие и нуждающиеся..., 1979). Этот кадастр стал, по сути, первой в стране областной Красной книгой. Официально книга не носила такого названия, поскольку в то время Красными книгами именовались издания не ниже республиканского уровня. Впервые в сводку подобного типа были включены лишайники и мохообразные, что отражало специфику региона, где эти группы играют большую роль в растительном покрове. По результатам дальнейших ботанических работ список был уточнен и переиздан (Редкие и нуждающиеся ..., 1990), и, наконец, в 2003 вышла в свет первая официальная Красная книга Мурманской области.

По Положению о Красной книге Мурманской области (КК), она должна переиздаваться раз в 10 лет (Красная книга..., 2003). В 2014 году второе издание КК должно увидеть свет. Следует, однако, подчеркнуть, что работы по изучению редких и исчезающих видов растений и животных не прекращались ни на один год, несмотря на недостаточное финансирование со стороны правительства Мурманской области или полное отсутствие такового. Эти исследования проводились научными и общественными организациями в рамках тем НИР, работ по грантам, хозяйственным договорам и т.д.

При работе над новым изданием КК авторами были обобщены все имеющиеся литературные данные. Одним из основных источников явились гербарные коллекционные материалы Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н. А. Аврорина КНЦ РАН (КРАВГ), кроме того, были учтены образцы, хранящиеся в гербариях Института проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН (INER), Кандалакшского государственного заповедника (KAND), Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW), Ботанического музея университета г. Хельсинки, Финляндия (H), Университета г. Оулу, Финляндия (OULU) и Университете г. Тромсё, Норвегия (TROM). В результате проведенной работы, сведения о распространении видов и угрозе их существования