

УСТЬИЧНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА У СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Болондинский В.К.

*Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН*

Наряду с такими внешними факторами как освещенность, температура и влажность воздуха и почвы, концентрация  $\text{CO}_2$  на фотосинтез оказывают влияние и внутренние факторы. Поскольку в дневное время наблюдается низкая корреляция фотосинтеза с внешними факторами среды, изменения процесса связывают прежде всего с устьичной регуляцией фотосинтеза. Это, действительно, имеет место при водном стрессе (Berninger et al., 1996). Однако и при хорошем водоснабжении в лабораторных условиях в ходе очень тщательных экспериментов у культурных растений обнаружено преобладающее влияние устьиц (Молдау, 1977). В ряде других работ (Тюенг, Линдер, 1982, Молчанов, 1986 и др.) показано, что в достаточно широком диапазоне экологических факторов устьичная регуляция занимает скромное место и максимальный уровень фотосинтеза определяется прежде всего метаболическими процессами. На основе многочисленных экспериментов Кауэнном, Джарвисом, Фаркьюхаром и другими исследователями была разработана теория оптимизации (Farquhar, Caemmerer, 1982). Суть ее заключается в том, что регуляция  $\text{CO}_2$ -газообмена осуществляется таким образом, чтобы усвоить максимальное количество  $\text{CO}_2$  на единицу транспирированной воды при данных условиях. За последние два десятилетия эта теория значительно модифицирована, появилось довольно много моделей, построенных только на данных факторов внешней среды и фотосинтеза (Цельникер и др., 2007). Однако, поскольку экспериментов на древесных растениях в естественных условиях, где измерялся бы длительное время  $\text{CO}_2$ - и  $\text{H}_2\text{O}$ -газообмен и внешние факторы среды, немного, верификация такого рода моделей затруднительна.

В нашей работе использованы результаты экспериментов по измерению  $\text{CO}_2$ -газообмена, транспирации (данные Б.М. Веселкова) и внешних факторов среды, проводившихся на полевой базе «Габозеро» в 50 км к северу от г. Петрозаводска ( $62^{\circ}13'$  с.ш. и  $34^{\circ}10'$  в.д.). Исследования проводились с помощью газометрических установок на базе газоанализаторов OA-5501 и Infracal-4 в сосняке черничном свежем на дереве 45-летнего возраста. В 1990 г. использовалась также портативная система LI-6200 (фирма LI-COR, США).

В сосняке черничном свежем устьичная проводимость пара  $\text{H}_2\text{O}$  ( $g_{sw}$ ) или обратная ей величина – устьичное сопротивление ( $r_{sw}$ ) рассчитывались с использованием транспирации ( $E$ ) и дефицита водяных паров в воздухе ( $D$ ) на основании закона Фика:  $E = g_{sw} \cdot (W_o - W_a) = (W_o - W_a) / r_{sw}$ , где  $W_o$  – концентрация насыщенного пара в межклетниках ( $\text{г}/\text{см}^3$ ),  $W_a$  – концентрация водяного пара в воздухе. Поскольку температура хвои близка к температуре воздуха,  $D = W_o - W_a$ . Аналогично полное сопротивление диффузии  $\text{CO}_2$  рассчитывалось из уравнения:  $P = g_{tc} \cdot (C_a - C_x)$ , где  $P$  – уровень плато фотосинтеза на световой кривой,  $C_a$  и  $C_x$  – весовые концентрации углекислого газа в атмосфере и в хлоропластах соответственно,  $g_{tc}$  – суммарная проводимость для  $\text{CO}_2$ .  $g_{tc} = 1/r_{tc}$ , где  $r_{tc}$  – суммарное сопротивление ( $r_{ac} + r_{sc} + r_m$ ).  $r_{ac}$ ,  $r_{sc}$ ,  $r_m$  – диффузионные сопротивления для молекул  $\text{CO}_2$  в пограничном слое листа, устьицах и клетках мезофилла соответственно. Величина мезофильного сопротивления ( $r_m$ ) косвенно характеризует структуру фотосинтетического аппарата на тканевом и молекулярном уровне. Наименьший вклад вносит сопротивление  $r_{ac}$  – при умеренном ветре около  $0,15$  с/см. Экспериментально установлено, что  $r_{sc} = 1,6 r_{sw}$ . В данных расчетах мы пренебрегаем кутикулярной транспирацией, так как ее диффузионное сопротивление для сосны –  $140$  с/см ( $g_{кут} = 2,9 \text{ mmol}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ ) – почти на 2 порядка больше  $r_{wc}$  (Цельникер и др., 2007).

У  $C_4$ -растений величина  $C_x$  близка к нулю. Для  $C_3$ -растений, к которым относится и наш объект, эту величину приравнивают к углекислотному компенсационному пункту ( $\Gamma$ ), который мы определяли экспериментально с хвоей в замкнутой системе как на стационарной установке, так и с помощью газоанализатора Li-Cor. В зависимости от сочетания факторов внешней среды при освещенности более  $100 \text{ Вт}/\text{м}^2$  величина « $\Gamma$ » колебалась в пределах  $55$ - $67$  мкмоль/моль ( $0,11 - 0,13 \cdot 10^{-6} \text{ г}/\text{см}^3$ ). В утренние часы и при малой освещенности « $\Gamma$ » колеблется в более значительных пределах. Относительную роль степени открывания устьиц в лимитировании фотосинтеза оценивали вычисляя отношение  $r_{sc} / (r_{sc} + r_m)$ . Использовались наблюдения при освещенности выше  $100 \text{ Вт}$ , т.к. при меньшей освещенности колебания величины « $\Gamma$ » значительны и погрешность вычислений увеличивается. Доля устьичной регуляции оценивалась как для коротких периодов времени (часы, дни), так и длинных периодов (декады, месяцы).

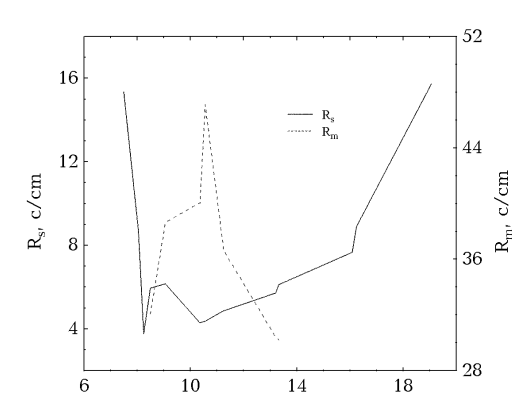
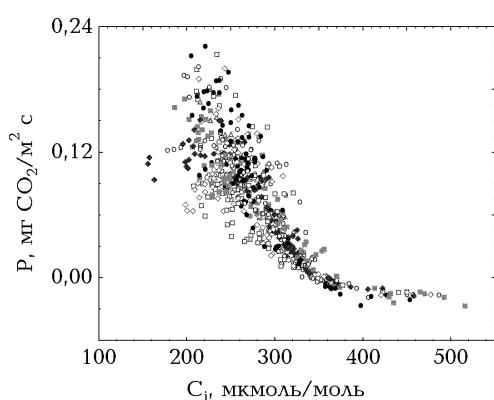
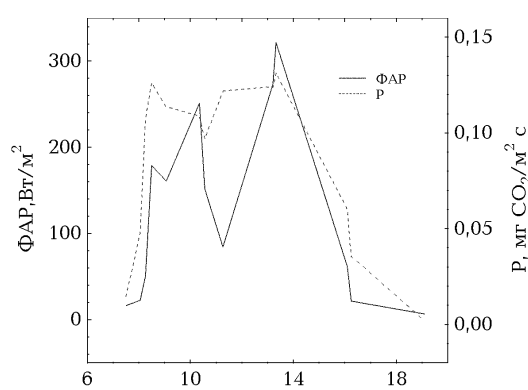
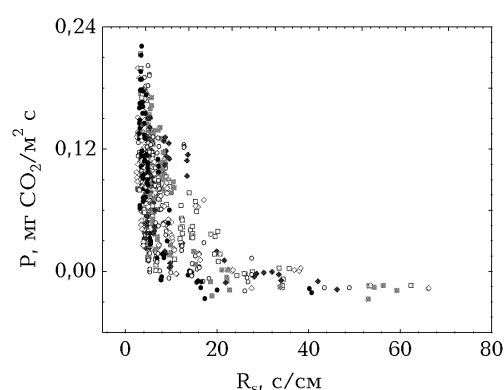
Для периода 5–17 мая со средненежными температурами от  $3$  до  $13$  °С и эпизодическими ночными заморозками средненежное значение  $r_{sc} / (r_{sc} + r_m)$  лежит в интервале  $0,11$  до  $0,28$ . При этом средненежные значения устьичного сопротивления ( $r_{sc}$ ) изменялись от  $4,8$  до  $19,4$  с/см ( $g_{sc} = 83 - 21 \text{ mmol}/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$ ). В течение 10 майских дней минимальные значения устьичного сопротивления имели тенденцию к снижению, что указывает на сравнительно широкое раскрытие устьиц. Потепление с 14 до 17 мая (среднесуточная температура воздуха –  $20,7$  °С) привело к сильной устьичной регуляции процессов фотосинтеза и транспирации ( $r_{sc} = 62,8 - 67,1$  с/см). В эти дни устьичное сопротивление в несколько раз превысило мезофильное. Причиной этого бы-

ли низкие температуры почвы на глубинах 10-60 см (+2 – +4 °С). В целом для всего весеннего периода отношение  $r_{sc}/(r_{sc} + r_m)$  составило 0,35. Поэтому можно сказать, что в основном в весенний период мы имели дело с регуляцией фотосинтеза метаболическими процессами.

В летний период (июнь – июль) доля устьичного сопротивление диффузии  $CO_2$  составила 44%, но в течение 16 дней средние значения  $r_{sc}$  были больше  $r_m$ , и в жаркие дни на протяжении этих двух месяцев в течение нескольких дневных часов сопротивления  $r_{sc}$  и  $r_m$  были близки. Таким образом, даже в хорошо оводненном сосняке черничном свежем устьичная регуляция достаточно сильная.

В начале августа, несмотря на мало изменившиеся внешние условия наблюдали уменьшение фотосинтеза более чем в два раза (Болондинский, Кайбияйнен, 2003). При этом средние значения устьичного сопротивления изменились мало. Для всего августовского периода  $r_{sc} = 14,1$  с/см ( $g_{sc} = 28,4$  mmol/(m<sup>2</sup>·c)), а мезофильное сопротивление возросло до 60,8 с/см ( $g_m = 6,58$  mmol/(m<sup>2</sup>·c)), то есть уменьшение фотосинтеза было вызвано в основном метаболическими процессами. Детальное рассмотрение суточной динамики  $r_{sc}$  и  $r_m$  показывает, что и в августе имеются моменты, когда оба сопротивления достаточно близки.

Обычно с восходом солнца в течение нескольких минут происходило падение  $r_{sc}$  от очень больших величин, характерных для предутренних часов, до довольно низкого значения – 5–6 с/см. До 14–15 часов наблюдается слабый рост устьичного сопротивления, а с 15 часов оно быстро возрастает до 15–20 с/см. Следующий рост  $r_{sc}$  начинается при уменьшении освещенности с 60 до 0 Вт/м<sup>2</sup>. Такого явления обычно не наблюдалось ни в весенний, ни в летний периоды. Летом на протяжении светового дня после утреннего падения устьичное сопротивление колеблется около некоторого значения иногда со слабым трендом в сторону увеличения к вечеру. Лишь в период атмосферной засухи прослеживается возрастание  $r_{sc}$  в полуденные часы. И в августе устьичная регуляция днем на фоне большого мезофильного сопротивления не имеет решающего значения. В летний период прослеживается тенденция к снижению  $r_m$  с ростом  $r_{sc}$ , и их сумма ( $r_{tc}$ ) изменяется в достаточно узком интервале. Характер этой зависимости экспериментально подтверждает модельные расчеты (Цельникер и др. 2007). При больших значениях фотосинтеза (12–16 мг  $CO_2$  / (г·час) в период интенсивного роста связь между  $r_{sc}$  и  $r_m$  близка к линейной, то есть растение в этот момент стремится путем обменных процессов сохранить высокий уровень  $CO_2$ -газообмена, не допуская сильного обезвоживания своих структур.



**Рис. 1.** Зависимость  $CO_2$ -газообмена (P) побегов 30-летней сосны от межклеточной концентрации ( $C_i$ ) и устьичного сопротивления ( $r_{sc}$ ).

**Рис. 2.** Суточная динамика фотосинтетически активной радиации (ФАР) и фотосинтеза (P), устьичного ( $r_{sc}$ ) и мезофильного ( $r_m$ ) сопротивлений у побега в средней части кроны 7-метрового 30-летнего дерева в сосняке вересковом.

Второй эксперимент проводился в конце августа в более жестких по водоснабжению условиях на деревьях 10–30-летнего возраста в сосняке вересковом. Данный период характеризовался малой облачностью, большим размахом суточных температур (3–22 °С). Дефицит водяных паров в воздухе в некоторые дни превышал 2000 Па, что является редким явлением в это время года. Запасы влаги в почве составляли в 0–20 см и 0–50 см слоях 14 и 25 мм соответственно.

Устьичное сопротивление с 8 до 16 часов изменялось в пределах 4–7 с/см ( $g_{sc} = 100–57 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{c})$ ) и мало влияло на общее сопротивление диффузии (рис. 2). Значения  $C_i$  находились в интервале 220–320 мкмоль/моль. С увеличением фотосинтеза  $C_i$  уменьшалась (рис. 1). Для большинства побегов корреляция  $C_i$  и  $r_m$  достаточно высока ( $r^2=0,74–0,87$ ). В утренние полуденные часы рост транспирации был обусловлен в основном ростом  $D$ . Устьичная регуляция процесса очень слабая. Так как фотосинтез в это время был достаточно стабилен (рис. 2), продуктивность транспирации (P/E) уменьшалась. При увеличении  $D$  с 800 до 1600 Па она упала более чем в 4 раза. Такое неэкономное расходование воды, очевидно связано с большой потребностью в ассимилятах, а также косвенно свидетельствует о достаточно хорошем водном снабжении растений в данный период развития. Подобные ситуации неоднократно имели место и в летний период в сосняке черничном свежем. По всей вероятности, фактор оптимизации является далеко не единственным в выборе стратегии поведения растения. В различные фазы вегетации при реализации генетически заложенных программ приоритеты могут изменяться и это отражается на характере устьичной регуляции фотосинтеза.

#### Литература

- Молдау Х. А. Устьица – универсальные регуляторы фотосинтеза // Физиология растений. 1977. Т. 24. № 5. С. 969–975.
- Молчанов А. Г. Соотношение фотосинтеза и транспирации у сосны обыкновенной в условиях южной тайги // Лесоведение. 1986. № 4. С. 76–82.
- Цельникер Ю. Л., Корзухин М. Д., Суворова Г. Г., Янькова Л. С., Копытова Л. Д., Филиппова А. К. Анализ влияния факторов среды на фотосинтез хвойных Предбайкалья // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. С-Петербург, Гидрометеоздат, 2007. Т. XXI. С. 265–292.
- Berninger, F., Makela, A. & Hari, P. Optimal control of gas exchange during drought: Empirical evidence // Ann. Bot. 1996. V. 77. P. 469–476
- Farquhar G., von Caemmerer S. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions // Encyclopedia of plant physiology, New series. V. 12B. / Ed. Lange, O., Nobel, P., Osmond, C. & Ziegler, H. Physiological plant ecology II. Berlin: Springer-Verlag, 1982. P. 550–587.
- Troeng E., Linder S. Gas Exchange in a 20-year-old Stand of Scots Pine II. Variation in net Photosynthesis and Transpiration within and between Trees // Physiol. Plant. 1982. V. 54. № 1. P. 15–23.

## НИЗКАЯ ТЕМПЕРАТУРА ИМИТИРУЕТ ЭФФЕКТ СИЛЬНОГО СВЕТА, А ВЫСОКАЯ – ДЕЙСТВИЕ ЗАТЕНЕНИЯ НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ АППАРАТ

Буболо Л.С., Кислюк И.М.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Адаптация растений к температуре индуцирует появление структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата, которые развиваются и при адаптации к условиям освещения.

Рост при низкой температуре приводит к утолщению листовых пластинок, увеличению размеров клеток хлоренхимы, формированию хлоропластов с относительно малым суммарным объемом тилакоидов и большим объемом стромы. Эти особенности характерны как для растений из холодных местобитаний (тундра), так и для более теплолюбивых растений, выращенных при пониженной температуре, а также для многих зимнезеленых растений средней полосы в осенне-зимний период.

В листьях высших растений и у зеленых водорослей рост на холоде приводит к снижению содержания хлорофилла (в расчете на хлоропласт), отношения хлорофилл/каротиноиды и к увеличению пула пигментов виолак-сантинового цикла. В хлоропластах растений, растущих при пониженной температуре, по сравнению с растущими в тепле среднее число тилакоидов в гранах и соотношение длины мембран appressed/non-appressed меньше, с чем связано увеличение отношения  $X_l \text{ a}/X_l \text{ б}$  и уменьшение количества полипептидов ССК2. Увеличенный объем стромы по отношению к сумме тилакоидов коррелирует с повышенным содержанием ферментов цикла Кальвина, в том числе Рубиско (в расчете на хлорофилл). Как правило, подобная организация фотосинтетического аппарата обеспечивает высокую фотосинтетическую способность в широком температурном диапазоне.

Все эти признаки у разных видов выражены в различной степени. Однако можно считать, что они являются типичными для акклиматизированных к низкой температуре холодостойких растений.