

УДК 581.1

**СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ПАРАМЕТРОВ ВОДООБМЕНА
БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ С НОРМАЛЬНОЙ И АНОМАЛЬНОЙ
ДРЕВЕСИНОЙ СТВОЛА**

Сазонова Т.А., Тихова Г.П., Придача В.Б.

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

В естественных условиях произрастания проведено исследование параметров водного обмена березы повислой (*Betula pendula* var. *pendula*) и карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica*) при нормальном и аномальном развитии проводящих тканей ствола. Установлено сходство суточной динамики переменных водного обмена двух форм березы и выявлены различия в их величинах, обусловленные внутривидовыми особенностями как проводящих тканей ствола дерева, так и структуры ассимиляционного аппарата. Показано увеличение степени различий показателей водного обмена исследуемых форм берез с усилением выраженности узорчатой текстуры древесины ствола в онтогенезе. Сравнительный анализ суточной динамики переменных водообмена у двух форм березы с применением метода косинор-анализа позволил выявить разную значимость водных потенциалов облиственных побегов в регуляции водного обмена карельской березы и обычной березы повислой.

Ключевые слова: *Betula pendula* var. *pendula*, *Betula pendula* var. *carelica*, показатели водного обмена, онтогенез, суточная динамика

**DIURNAL DYNAMICS OF THE PARAMETERS OF WATER EXCHANGE
IN SILVER BIRCH WITH NORMAL AND ABNORMAL TRUNK WOOD STRUCTURE**

Sazonova T.A., Tikhova G.P., Pridacha V.B.

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

Parameters of water regime were studied in common silver birch (*Betula pendula* var. *pendula*) and curly (Karelian) birch (*B. pendula* var. *carelica*) with normal and abnormal development of trunk tissues in natural habitats. Daily patterns of the water regime variables were found similar in the two birch varieties. Different sensitivity of the studied parameters to intraspecific peculiarities of the water regime is revealed in the birch plants. The differences between common silver birch and curly birch in terms of water deficit and saturating leaf water content are shown to increase with tree age and extent of structural abnormalities (expressed in veined texture) of trunk tissues. The results of cosinor-analysis of the studied parameters showed the different significance of water potentials of foliated shoots in regulation of the water exchange in curly birch and common silver birch.

Keywords: *Betula pendula* var. *pendula*, *Betula pendula* var. *carelica*, parameters of water exchange, ontogeny, diurnal dynamics

В экофизиологических исследованиях древесных растений в естественной среде водному обмену, как одному из важнейших процессов жизнедеятельности, уделяется большое внимание [3, 9, 10, 6 и др.]. Для выявления особенностей этого процесса у разных видов растений необходима информация о свойствах их водопроводящей системы. Особый интерес в этом плане представляют растения березы повислой (*Betula pendula* Roth), особенностью которой является способность образовывать две формы: обычной березы повислой (*Betula pendula* var. *pendula*) и карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica*). Для карельской березы отмечают аномальное строение проводящих тканей осевых органов, что проявляется в свилеватости структурных элементов древесины, значительном уменьшении числа сосудов, увеличении количества клеток запасающей паренхимы [5]. Отмечаются также некоторые отличия в морфологии тканей листа двух форм березы [4]. Эти осо-

бенности структурной организации тканей, вероятно, должны влиять на водный обмен деревьев. Данное предположение требует дополнительных исследований комплекса параметров водообмена деревьев березы повислой с разной степенью выраженности признака узорчатости древесины.

Известно, что процесс водного обмена растений в естественной среде реализуется в виде суточных ритмов, для анализа которых используются различные математические методы [2 и др.]. Исследовать регуляцию водного режима растения, выявляя специфические внутривидовые различия традиционными методами статистического анализа данных достаточно сложно. Поэтому в настоящее время ведутся поиски других методов обработки данных и, в частности, есть успешные примеры применения косинор-анализа для исследования суточной динамики переменных водообмена травянистых растений [7], а также CO₂-газообмена хвойных растений [1]. Работ,

в которых используется метод косинор-анализа для сравнительного анализа данных внутривидовых особенностей регуляции водного обмена растений березы, в настоящее время нет.

Цель нашей работы – провести сравнительное исследование суточной динамики переменных водообмена у обычной березы повислой и карельской березы с учетом особенностей строения их водопроводящей системы и ассимиляционного аппарата.

Материалы и методы исследования

Исследования проводили на экспериментальных участках Института леса Карельского научного центра РАН на территории Агробиологической станции в окрестностях г. Петрозаводска (южная Карелия, N 61°45', E 34°20'). Объектами исследования служили 3 и 5-летние саженцы обычной березы повислой (*Betula pendula* var. *pendula*) с прямослойной древесиной и карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica*) с узорчатой древесиной, произрастающие в одинаковых почвенно-климатических условиях. Полевые исследования суточной динамики показателей водного обмена проводили с июня по сентябрь в соответствии с фенологическим развитием деревьев рода *Betula*. Метеорологические параметры регистрировали с помощью системы LI-COR 6400XT (LI-COR Inc., США). Водный потенциал облиственных побегов (WP) определяли с помощью камеры давления Plant Moisture Vessel SKPM 1400 (Skye Instruments Ltd., Великобритания). Содержание воды в свежей навеске листьев (WC_f), дефицит водного насыщения (WSD) и насыщающее содержание воды (WC_s) в листе рассчитывали по формулам $WC_f = W_f - W_d / W_d$ ($\Gamma_{\text{воды}} / \Gamma_{\text{сух.массы}}^{-1}$), $WSD = W_s - W_f / W_s - W_d$ (%), $WC_s = W_s - W_f / W_d$ ($\Gamma_{\text{воды}} / \Gamma_{\text{сух.массы}}^{-1}$), где W_f и W_d – свежая и сухая масса листьев, W_s – масса листьев при насыщении. Отбор образцов проводили в 3-кратной повторности. Статистическую обработку результатов измерений проводили методами дисперсионного анализа, косинор-анализа и корреляционного анализа [8]. Уровень значимости для принятия гипотезы о статистически достоверном отличии от нуля полученных значений коэффициентов корреляции был принят 0,05.

Результаты исследования и их обсуждение

Сравнительный анализ суточной динамики переменных водного обмена на фоне изменений температуры (T) и относительной влажности (H) воздуха показал, что она имеет сходный характер у 3 и 5-летних растений обычной березы повислой и карельской березы (рисунок). Так, в утренние часы с понижением H , увеличением T и началом транспирационного расхода влаги происходило уменьшение водных потенциалов облиственных побегов (WP) и содержания воды (WC_f) в листьях, увеличение водного дефицита (WSD) и насыщающего содержания воды (WC_s) в листьях. В послеполуденное время наблюдали минимальные значения WP и WC_f и максимальные WSD и WC_s .

За вечерним повышением H и уменьшением T следовало уменьшение WSD и WC_s , а также увеличение WP и WC_f .

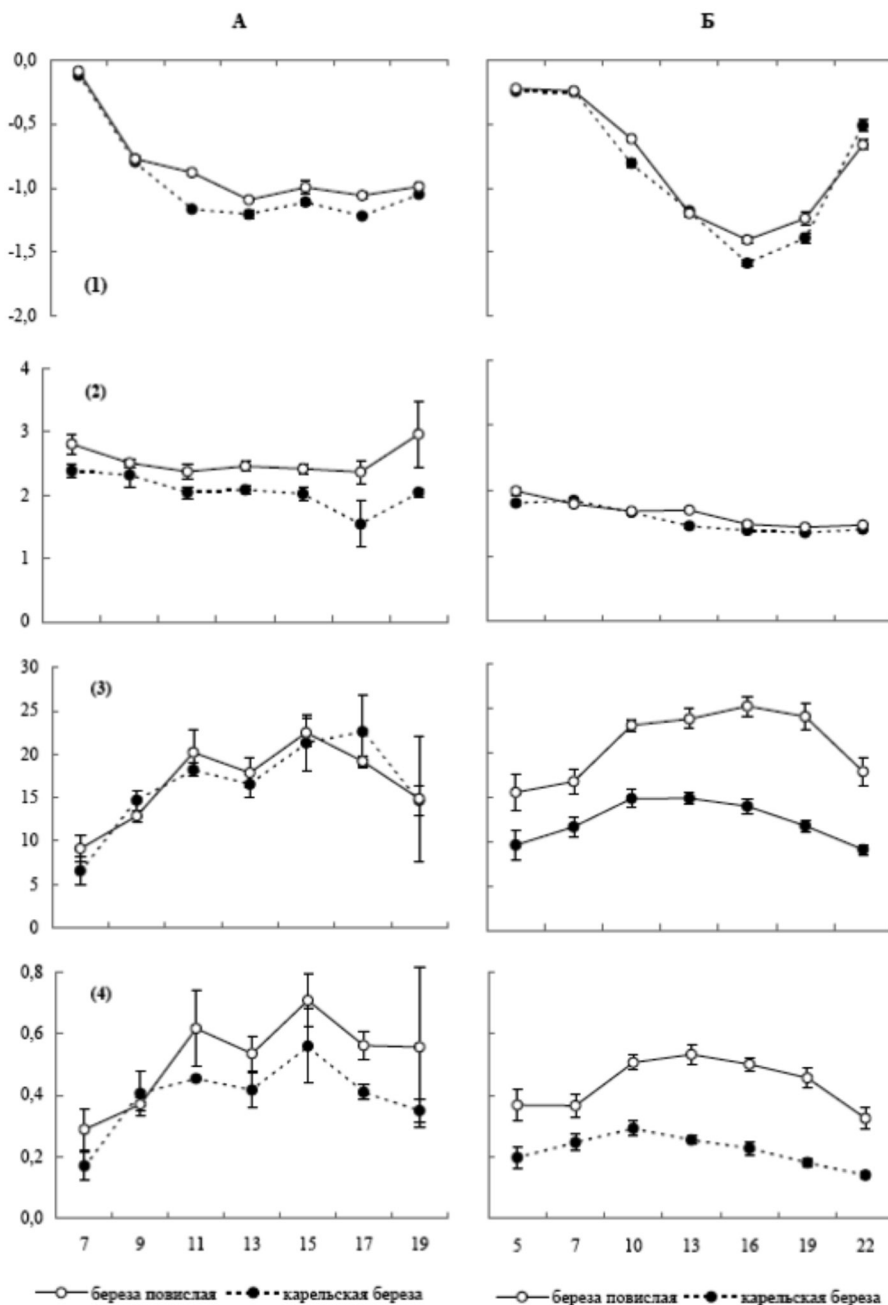
Если суточная динамика переменных водного обмена разновозрастных растений березы имела сходный характер, то в их величинах был выявлен ряд внутривидовых особенностей. Так, сопоставление двух форм березы по WP , WSD и WC_s показало отсутствие достоверных различий у трехлетних растений и их наличие у пятилетних. При этом среднедневные значения WP , WSD и WC_s у карельской березы были ниже ($p < 0,05$), чем у обычной березы повислой. Следует отметить также усиление различий с увеличением водного дефицита в растениях.

Наиболее вероятной причиной различий в WP как у разновозрастных растений одной формы, так и разных форм березы повислой является более высокое сопротивление движению влаги по ксилеме пятилетних растений карельской березы, по сравнению с трехлетними, а также более высокое ксилемное сопротивление у растений карельской березы по сравнению с обычной березой повислой. Отмеченная особенность связана с усилением узорчатости древесины с возрастом растений карельской березы и ее отсутствием у обычной березы повислой, что приводило к дополнительному увеличению сопротивления движению влаги у пятилетних растений карельской березы. Наиболее существенные различия по WP наблюдались в дневное время суток. Вероятно, это было связано с тем, что днем запасы влаги в водопроводящей системе минимальны, а сопротивление ее движению максимально [3].

Одной из возможных причин чувствительности WC_s и WSD к внутривидовым особенностям водного режима растений березы является взаимосвязь этих показателей, прежде всего, WC_s со структурой листа, что показано для травянистых растений [7]. По результатам нашего исследования, единица сухой массы листа карельской березы в процессе его насыщения водой получает меньшее количество воды, чем единица сухой массы листа березы повислой – WC_s листьев карельской березы ниже, чем березы повислой. Можно также отметить, что и водный дефицит – WSD , т.е. недонасыщенность тканей листа водой, ниже у карельской березы по сравнению с березой повислой. Наряду с этим, сопоставление двух форм березы по удельной поверхностной плотности листа показало их более высокие значения у березы повислой по сравнению с карельской березой [4]. Этот факт свидетельствует о том, что плотность сложения тканей листа и степень развития мезофилла в листовой пла-

стинке карельской березы ниже, чем в листе березы повислой. Также известно, что плотность слоения мезофилла отражает степень реализации растяжения листьев, и зависит только от водоснабжения [7]. В связи с этим можно предположить, что водообеспеченность различных тканей, включая ткани листа, у карельской березы лучше, чем у бе-

резы повислой, за счет пула воды, который накапливается в паренхиме коры [5]. Наличием паренхимного пула воды у карельской березы и его отсутствием у обычной березы повислой также можно объяснить увеличение различий по показателям водного режима у двух форм березы при усилении водного дефицита.



Дневная динамика водного потенциала облиственных побегов (WP), содержания воды (WC), водного дефицита (WSD) и насыщающего содержания воды (WCs) в листьях трехлетних (А) и пятилетних (Б) растений березы повислой и карельской березы. По оси абсцисс – время дня, часы. По оси ординат: (1) – водный потенциал, МПа; (2) – содержание воды, $g_{\text{воды}} \cdot g_{\text{сух. массы}}^{-1}$; (3) – водный дефицит, %; (4) – насыщающее содержание воды, $g_{\text{воды}} \cdot g_{\text{сух. массы}}^{-1}$.

Дальнейший анализ данных, проведенный с использованием кросскорреляционных матриц между полученными в ходе косинор-анализа амплитудами центрированных суточных колебаний и среднесуточными значениями показателей водного режима двух форм березы, также позволил выявить некоторые внутривидовые различия. Так, для растений карельской березы были получены высокие по модулю коэффициенты корреляции между среднесуточным значением водного потенциала ($Mean_WP$) и среднесуточными значениями содержания воды в листе ($Mean_WC_p$), насыщающего содержания воды ($Mean_WC_s$) и водного дефицита ($Mean_WSD$), которые составили 0,74, -0,58 и -0,70 соответственно. Также была выявлена взаимозависимость амплитуды центрированного суточного ритма водного потенциала (A_WP) со среднесуточными значениями $Mean_WC_p$, $Mean_WC_s$ и $Mean_WSD$, с коэффициентами корреляции - 0,70, 0,60 и 0,70 соответственно. Для растений обычной березы повислой также были получены высокие по модулю коэффициенты корреляции, однако структура парных линейных связей между показателями была несколько иной. Была выявлена взаимосвязь $Mean_WP$ с $Mean_WC_p$ и $Mean_WSD$, а также A_WP с $Mean_WC_s$ и $Mean_WSD$, с коэффициентами корреляции, соответственно, 0,79, - 0,60 и 0,57, 0,56. Однако следует отметить, что коэффициенты корреляции, рассчитанные между одинаковыми параметрами растений карельской березы и обычной березы повислой статистически значимо отличные от нуля, находятся в пределах статистической ошибки, т.е. их различие между формами березы статистически незначимо ($p > 0,05$).

При этом была установлена особая роль WP облиственных побегов в регуляции водного обмена у двух форм растений березы. Так, WP побегов карельской березы является центральным звеном, которое отдельно управляет изменениями двух компонентов всех показателей водного режима: среднесуточным уровнем и амплитудой суточного ритма. Каждый тренд распадается на две автономные составляющие, которые не имеют между собой статистически значимых линейных связей ни внутри одного показателя, ни с каким-либо компонентом другого. В этой связи, WP облиственных побегов можно считать определяющим и доминирующим показателем водного режима карельской березы. Напротив, при анализе WP побегов обычной березы повислой выявлены

множественные взаимозависимости между различными показателями, помимо WP побегов, и их трендовыми компонентами (среднесуточные значения и амплитуды суточных ритмов), которые определяют сложную сеть взаимных влияний и не позволяют установить доминирующую роль WP побегов в формировании водного режима растения.

Заключение

Проведенное нами исследование подтвердило предположение о взаимосвязи между структурной организацией тканей ствола, морфологическими особенностями тканей листа и переменными водообмена. Сравнительный анализ показателей водного обмена двух форм *Betula pendula* в суточной динамике выявил однонаправленность изменений исследуемых показателей при разной их вариабельности. При этом была показана разная значимость WP облиственных побегов в регуляции водного обмена карельской березы и обычной березы повислой.

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

Список литературы

1. Болондинский В.К., Шереметьев С.Н. Применение косинор-анализа при исследовании суточной динамики CO₂-газообмена побегов сосны // Труды КарНЦ РАН. – 2014. – № 4. – С. 14–24.
2. Кайбияйнен Л. К. Ритмологические и параметрические аспекты адаптации растений к конкретным условиям среды // Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. – Петрозаводск, 1984. – С. 53–65.
3. Кайбияйнен Л.К., Сазонова Т.А. Запасы воды в древесине сосны обыкновенной // Лесоведение. – 1993. – № 6. – С. 58–64.
4. Николаева Н.Н. Формирование листового аппарата у форм березы повислой (*Betula pendula* Roth.) с разной текстурой древесины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб., 2004. – 25 с.
5. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. – Петрозаводск: Verso, 2008. – 144 с.
6. Сазонова Т.А., Болондинский В.К., Придача В.Б. Эколого-физиологическая характеристика сосны обыкновенной. – Петрозаводск: Verso, 2011. – 207 с.
7. Шереметьев С.Н. Травы на градиенте влажности почвы (водный обмен и структурно-функциональная организация). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 271 с.
8. Glantz S.A., Slinker B.K. Primer of applied regression and analysis of variance. – N.Y.: McGraw-Hill, 2003. – P. 162–318.
9. Kramer P.J., Boyer J.S. Water relations of plants and soil. – N.Y.: Academic, 1995. – 495 p.
10. Sellin A. Hydraulic and stomatal adjustment of Norway spruce trees to environmental stress // Tree Physiol. – 2001. – Vol. 21. – P. 879–888.