

УДК 582.632:581.132:581.52

ИССЛЕДОВАНИЕ CO₂-ГАЗООБМЕНА ЛИСТЬЕВ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ И КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ В УСЛОВИЯХ ЗАСУХИ 2010 Г.

В. К. Болондинский, Л. М. Виликайнен

Институт леса Карельского научного центра РАН

В условиях продолжительной атмосферной засухи исследовался CO₂-газообмен саженцев березы повислой (*Betula pendula*) и карельской березы (*Betula pendula* var. *carelica*) при разной оводненности почвы. При достаточном количестве почвенной влаги у саженцев березы повислой и карельской березы обнаружены достоверные различия в CO₂-газообмене молодых и сформировавшихся листьев. В условиях водного стресса фотосинтез уменьшался в среднем в 12 раз у сформировавшихся листьев и в 7,5 раза у молодых. Статистически значимая разница в величинах дыхания как в нормальных условиях, так и при водном стрессе отсутствовала.

Ключевые слова: *Betula L.*, карельская береза, CO₂-газообмен, водный стресс.

V. K. Bolondinskii, L. M. Vilikainen. INVESTIGATION OF CO₂ EXCHANGE IN LEAVES OF SILVER BIRCH AND KARELIAN BIRCH DURING DROUGHT IN 2010

In the conditions of prolonged atmospheric drought the CO₂ gas exchange of seedlings of silver birch (*Betula pendula*) and Karelian birch (*Betula pendula* var. *carelica*) was investigated at different soil water contents. When the amount of soil moisture was sufficient, reliable differences between the CO₂ gas exchange of young and mature leaves were found in seedlings of silver birch and Karelia birch. In the situation of water stress, photosynthesis dropped on average 12 times in mature leaves and 7.5 times in young leaves. No statistically significant differences were found in the respiration rates either under normal conditions or at water stress.

Key words: *Betula L.*, Karelian birch, gaseous CO₂ exchange, water stress.

Введение

Показатели CO₂-газообмена листа традиционно используются для сравнительного анализа различных видов и разновидностей уже не одно десятилетие [Patton, Jones, 1989]. Считается, что величина максимальной скорости фотосинтеза генетически детерминирована [Заленский, 1977]. Обычно исследователи работают на зрелых, сформировавшихся листьях, и сравнитель-

но мало работ на листопадных древесных, где газообмен изучался бы в ходе онтогенеза листа [Ceulemans, Impens, 1979]. У березы повислой максимальный фотосинтез зафиксирован на листьях, закончивших рост [Oleksyn et al., 2000], у ивы, тополя – при достижении листом 70–80 % от своего конечного размера [Reich, 1984; Кайбейянен, 2009]. Водный стресс приводит к снижению фотосинтеза из-за уменьшения устьичной проводимости, а также торможения оттока

сахаров из листьев [Лархер, 1978], однако неясно, как это проявляется у листьев разного возраста. Задачей настоящей работы было изучение влияния на CO_2 -газообмен молодых и сформировавшихся листьев березы повислой и карельской березы атмосферной засухи при разной оводненности почвы.

Материалы и методы

Измерения CO_2 -газообмена (P) с 30-кратной повторностью проводили на интактных молодых, достигших примерно 70 % своей конечной площади, и сформировавшихся листьях с помощью портативного газоанализатора LI 6200 (Li-Cor, USA). В начале засухи 2010 г. на территории агробиологической станции КарНЦ РАН 10 сосудов с 2-летними саженцами березы были помещены под прозрачный навес, и влажность почвы в них регулировалась поливом. Содержание влаги в сосудах контролировалось их частым взвешиванием. Температура листа и воздуха, фотосинтетически активная радиация (ФАР) и другие параметры измерялись датчиками Li-Cor. В ряде экспериментов оценивалась устьичная проводимость листа. Рассчитывались показатель использования ФАР при фотосинтезе – количество $\text{mkmol CO}_2/100 \text{ mkmol}$ фотонов (K_p) и коэффициент эффективности, или экономический коэффициент фотосинтеза (E_p), равный отношению брутто-фотосинтеза к темновому дыханию (R). $E_p (P+R)/R$ и характеризует максимально возможную эффективность газообмена [Лархер, 1978].

Результаты и обсуждение

С повышением температуры воздуха в начале июля до 27–28 °С при хорошей оводненности почвы у всех саженцев наблюдался интенсивный рост побегов и листьев. Несмотря на атмосферную засуху, продолжавшуюся более двух недель, были зафиксированы высокие значения CO_2 -газообмена, превышающие показатели, полученные ранее при сходных почвенных условиях при умеренных температурах и дефиците водяных паров воздуха [Болондинский, 2010]. Даже при очень высоком для нашего региона дефиците водяных паров в воздухе (до 3,5 кПа) максимум фотосинтеза у 80 % саженцев наблюдался днем и полуденная депрессия фотосинтеза имела место в редких случаях. При этом, как показали более точные исследования, устьичная проводимость была максимальной в утренние часы и к полудню уменьшалась практически у всех деревьев [Болондинский и др., 2010].

При влажности почвы в сосудах, близкой клевой влагоемкости, фотосинтез у сформирова-

вшихся листьев карельской березы (БК) и березы повислой (БП) составлял 22 июля соответственно $16,97 \pm 2,46$ и $15,17 \pm 3,16 \text{ mkmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, у молодых листьев – $10,90 \pm 1,87$ и $11,00 \pm 2,46 \text{ mkmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; дыхание – $1,76 \pm 0,55$ и $1,47 \pm 0,52$, у молодых листьев – $2,22 \pm 0,51$ и $2,14 \pm 0,60 \text{ mkmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (табл. 1). Различия фотосинтеза молодых и сформировавшихся листьев были статистически значимы с 99 % вероятностью у БК и с 95 % вероятностью у БП; для дыхания они были незначимы у БК и с 90 % вероятностью имели место у БП, то есть можно отметить лишь тенденцию к повышению дыхания у молодых листьев по сравнению со зрелыми, что, очевидно, связано с их интенсивным ростом. В жаркую погоду (температура воздуха днем 28–32 °С, ночью – 20–24 °С) при достаточном количестве почвенной влаги у саженцев наблюдался очень быстрый рост листьев и побегов. Листья достигали 80–90 % от своей конечной площади за 5–6 дней. При этом содержание хлорофилла в них на грамм сырого веса составляло 60–70 % от показателей зрелых листьев. По всей вероятности, эти два фактора и являлись основной причиной пониженного фотосинтеза у молодых листьев.

Показатель использования ФАР при фотосинтезе (K_p) у сформировавшихся листьев БК и БП составлял соответственно $0,98 \pm 0,14$ и $0,82 \pm 0,16$, у молодых – $0,59 \pm 0,03$ и $0,59 \pm 0,14 \text{ mkmol CO}_2/100 \text{ mkmol}$ фотонов; коэффициент эффективности фотосинтеза (E_p) у зрелых листьев – $11,28 \pm 3,16$ и $12,35 \pm 4,42$, у молодых – $5,99 \pm 0,69$ и $6,54 \pm 2,42$ (см. табл. 1). Различия этих параметров у молодых и сформировавшихся листьев как БК, так и БП были статистически значимы с 95 % вероятностью. Значимых различий между какими-либо параметрами БК и БП не обнаружено. Значения E_p молодых листьев, и особенно сформировавшихся, 22 июля были близки к максимальным за вегетацию величинам, что обусловлено не только высокими величинами CO_2 -газообмена, но и сравнительно низким для такой жаркой погоды дыханием даже у растущих листьев. Оно очень близко к значениям, измеренным у зрелых листьев в дни с умеренной температурой воздуха при достаточном количестве влаги в почве. Максимум дыхания у листа площадью, составлявшей 20–25 % от максимальной, приближался к $6 \text{ mkmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. При этом температура воздуха не превышала 22 °С. Температурный оптимум CO_2 -газообмена после 15-дневного периода с дневной температурой воздуха 26–28 °С был сдвинут в область высоких температур. Для сравнения, оптимальные температуры для фотосинтеза у березы в прохладный период августа – начала сентября составили 10–13 °С [Болондинский, 2010].

Таблица 1. Средние значения внешних факторов среды, фотосинтеза и дыхания листьев березы повислой и карельской березы при сильной атмосферной засухе и высоком содержании влаги в почве 22 июля 2010 г.

Параметры	S_l	ФАР	T	D	P	R	K_p	E_p
	см ²	мкмоль · м ⁻² · с ⁻¹	°С	кПа	мкмоль · м ⁻² · с ⁻¹			
Карельская береза, сформировавшиеся листья								
M	20,6	1772	34,7	2,47	16,97	-1,76	0,98	11,28
σ	2,5	415	2,2	0,06	2,46	0,55	0,14	3,16
Карельская береза, молодые листья								
M	12,0	1855	34,8	2,61	10,90	-2,22	0,59	5,99
σ	1,3	280	1,0	0,11	1,87	0,51	0,03	0,69
Береза повислая, сформировавшиеся листья								
M	16,4	1860	34,0	2,57	15,17	-1,47	0,82	12,35
σ	2,8	410	1,6	0,13	3,16	0,52	0,16	4,42
Береза повислая, молодые листья								
M	11,5	1860	33,7	2,49	11,00	-2,14	0,59	6,54
σ	1,7	297	1,27	0,13	2,46	0,60	0,14	2,42

Примечания. Здесь и в табл. 2: S_l – площадь листа в ассимиляционной камере, T – температура листа, D – дефицит водяного пара в камере, P – нетто-фотосинтез, R – темновое дыхание, K_p – показатель использования ФАР при фотосинтезе (мкмоль CO₂/100 мкмоль фотонов), E_p – коэффициент эффективности фотосинтеза, M – среднее значение, σ – стандартное отклонение.

Таблица 2. Средние значения внешних факторов среды, фотосинтеза и дыхания листьев березы повислой и карельской березы при сильной атмосферной засухе и низком содержании влаги в почве 29 июля 2010 г.

Параметры	S_l	ФАР	T	D	P	R	K_p	E_p
	см ²	мкмоль · м ⁻² · с ⁻¹	°С	кПа	Мкмоль · м ⁻² · с ⁻¹			
Карельская береза, сформировавшиеся листья								
M	19,3	957	34,7	2,4	1,39	-1,27	0,15	1,89
σ	6,2	467	1,2	0,4	1,52	0,68	0,28	0,88
Карельская береза, молодые листья								
M	13,4	1180	36,1	2,7	1,83	-1,82	0,16	1,91
σ	2,6	485	2,1	0,9	2,21	0,30	0,19	0,95
Береза повислая, сформировавшиеся листья								
M	16,6	1138	35,2	2,3	0,88	-1,20	0,08	1,59
σ	3,9	248	1,0	0,6	1,51	0,24	0,15	0,95
Береза повислая, молодые листья								
M	12,1	1300	35,2	2,5	1,22	-1,61	0,09	1,78
σ	3,1	268	0,7	0,4	1,08	0,65	0,07	0,76

В условиях сильной атмосферной засухи саженцы в сосудах начинали испытывать водный дефицит уже на 3-й день после полива, что выражалось в уменьшении устьичной проводимости и, как следствие, снижении фотосинтеза. По мере уменьшения содержания влаги в сосудах устьичная проводимость снизилась к 29 июля примерно в 6,5 раза. У двух растений CO₂-газообмен в дневное время был отрицательным, то есть дыхание на свету превышало фотосинтез. При проведении экспериментов в самые жаркие дни засухи 2010 г. температура воздуха составляла 33 °С, а в ассимиляционной камере доходила за минуту измерения до 27–38 °С. Фотосинтез у зрелых и молодых листьев карельской березы составил соответственно 1,39±1,52 и 1,83±2,21 мкмоль·м⁻²·с⁻¹, у березы повислой – 0,88±1,51 и 1,22±1,08 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ (табл. 2). Средние величины фотосинтеза сформировавшихся листьев уменьшились по сравнению с состоянием, когда саженцы не испытывали недостатка почвенной влаги, у *БК* и *БП* соответственно в 8,6 и 17,2 раза, молодых листьев – в 6 и 9 раз. Средние величины дыхания в почвенную засуху умень-

шились у зрелых листьев *БК* и *БП* соответственно в 1,4 и 1,2 раза, молодых листьев – 1,2 и 1,3 раза. Большая вариабельность значений фотосинтеза в засуху вызвана значительными колебаниями содержания воды в сосудах. Там, где росли растения с меньшей площадью листьев, общее содержание воды оказывалось больше, так как в ходе суммарной транспирации испарялось меньшее количество воды. Хотя верхний слой почвы был практически сухим во всех сосудах, в глубине сосудов с меньшей площадью листьев еще оставалась какая-то доступная влага. Кроме того, проявлялись индивидуальные различия между растениями.

В связи с сильным падением фотосинтеза значительно изменились коэффициенты использования ФАР при фотосинтезе (K_p) и эффективности фотосинтеза (E_p). K_p у зрелых листьев *БК* и *БП* уменьшились соответственно в 6,5 и 10,3 раза, у молодых – в 3,7 и 6,6 раза. E_p у зрелых листьев *БК* и *БП* снизились соответственно в 6,1 и 7,8 раза, у молодых – в 3,1 и 3,7 раза. Подавление эффективности фотосинтеза в условиях почвенной засухи было более значительным у сформировавшихся листьев. Тенденция поддержать

углеродный баланс на приемлемом уровне проявлялась прежде всего у молодых листьев.

Как у молодых, так и у зрелых листьев *БК* фотосинтез снижался в меньшей степени, чем у *БП*. Это связано с более сильной устьичной регуляцией у *БП*, которая оперативно реагирует на увеличивающийся водный стресс. Устьица у *БК* дольше остаются приоткрытыми, что дает некоторый выигрыш в поглощении CO_2 , но небезопасно при критической потере влаги. Дальнейшая усушка сосудов привела к практически полному прекращению фотосинтеза у *БК*, крайне невыгодному с точки зрения углеродного и водного баланса состоянию, и, как результат, к пожелтению примерно 20–30 % зрелых листьев. Растения же *БП* еще какое-то время сохраняли очень низкий, но положительный баланс и поддерживали соотношение поглощаемой углекислоты и потери влаги на приемлемом уровне. После обильного полива фотосинтез у всех растений довольно быстро восстанавливался практически до нормального уровня.

В отличие от дня с хорошей оводненностью почвы, при сильной почвенной засухе не обнаружено статистически достоверных различий в параметрах сформировавшихся и молодых листьев. Статистически значимые отличия для двух сравниваемых дней получены для P , K_p и E_p в каждой группе листьев. Какие-либо достоверные различия отсутствовали для дыхания, а также при сравнении параметров у *БК* и *БП*.

Выводы

Таким образом, в условиях атмосферной засухи и высокой температуры воздуха при достаточном количестве почвенной влаги у саженцев *БП* и *БК* обнаружены достоверные различия в CO_2 -газообмене молодых и сформировавшихся листьев. В условиях водного стресса фотосинтез уменьшался в среднем в 12 раз у сформировавшихся листьев и в 7,5 раза у молодых. Хотя у

молодых листьев поглощение углекислоты снижалось в меньшей степени, чем у сформировавшихся, различия в фотосинтезе нивелировались из-за большой вариабельности показаний. Статистически значимой разницы в величинах дыхания как в нормальных условиях, так и при водном стрессе выявить не удалось. Обнаружена тенденция большего поглощения углекислоты карельской березой по сравнению с березой повислой при недостатке почвенной влаги.

Литература

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 РАН. 2010. № 2. С. 3–10.

Болондинский В. К., Придача В. Б., Позднякова С. В., Виликайнен Л. М. Исследование газообмена у листьев карельской березы и березы повислой в аномально жаркое лето 2010 г. // Растение и стресс: тез. докл. Всерос. симпозиума. М., 2010. С. 66–67.

Заленский О. В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. 37-е Тимирязевское чтение. Л.: Наука, 1977. 57 с.

Кайбейнен Э. Л. Параметры световой кривой фотосинтеза у *Salix dasyclados* и их изменение в ходе вегетации // Физиол. раст. 2009. Т. 56, № 4. С. 490–499.

Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 382 с.

Ceulemans R., Impens I. Study of CO_2 Exchange Processes, Resistances to Carbon Dioxide and Chlorophyll Content during Leaf Ontogenesis in Poplar // Biol. Plant. 1979. Vol. 21. P. 302–306.

Oleksyn J., Zytkowski R., Reich P. B. et al. Ontogenetic Patterns of Leaf CO_2 Exchange, Morphology and Chemistry in *Betula pendula* Trees // Trees. 2000. Vol. 14. P. 271–281.

Patton L., Jones M. B. Some Relationships between Leaf Anatomy and Photosynthetic Characteristics of Willows // New Phytol. 1989. Vol. 111. P. 657–661.

Reich P. B. Relationships between Leaf Age, Irradiance, Leaf Conductance, CO_2 Exchange, and Water Use Efficiency in Hybrid Poplar // Photosynthetica. 1984. Vol. 17. P. 445–453.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Болондинский Виктор Константинович

научный сотрудник, к.б.н.
ИЛ КарНЦ РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: bolond@krc.karelia.ru
тел. (8142) 768160

Виликайнен Людмила Матвеевна

физик
ИЛ КарНЦ РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: bolond@krc.karelia.ru
тел. (8142) 768160

Bolondinskii, Viktor

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: bolond@krc.karelia.ru
tel. (8142) 768160

Vilikainen, Ludmila

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: bolond@krc.karelia.ru
tel. (8142) 768160