

УДК 630.11+630.21 (571.63)

ГОДОВАЯ ДИНАМИКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВОДНОГО ОБМЕНА И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ ХВОЙНЫХ ВИДОВ ЕЛИ В УСЛОВИЯХ НИЗКОГО УРОВНЯ ОСВЕЩЕННОСТИ

Козина Л.В., Титова М.С., Репин Е.Н.

ФГБУН Горнотаежная станция им. В.Л. Комарова ДВО РАН, Уссурийск, revnik59@yandex.ru

Исследовали влияние длительного затенения в течение трех вегетационных сезонов на показатели водного обмена и пигментного комплекса в хвое саженцев видов рода *Picea*: ели аянской, корейской и обыкновенной. Наиболее сильные изменения по синтезу пигментов и интенсивности транспирации происходят при резкой смене освещенности на притенение саженцев в 2009 году в опыте по отношению к контролю. Длительное затенение саженцев ели в течение двух вегетационных сезонов 2010 и 2011 годов сопровождалось, наоборот, увеличением количества пигментов в хвое с 1,24 мг/г в 2009 году до 3,0 мг/г в 2011 году. При этом снижалась интенсивность транспирации хвои почти в 3 раза, показатели ОСВ в хвое в 1,3 раза, значения ОПВ уменьшались с 1,45 мг/г в 2010 году до 0,085 мг/г в варианте опыта 2011 года, по сравнению 2009 годом. Значения ОПВ снизились с 1,45 мг/г в 2010 году до 0,085 мг/г в 2011 году. Для хвойных растений впервые установлен регуляторный комплекс, ключевыми моментами которого, вероятно, являются регуляторные процессы водного обмена и фотосинтетические процессы. При резкой смене световых условий на теневые уровень пигментов снижается, при длительном затенении адаптивные реакции поддерживаются повышением уровня пигментов в хвое и регуляцией водного обмена.

Ключевые слова: саженцы, хвоя, водный обмен, фотосинтетические пигменты.

ANNUAL DYNAMICS OF WATER EXCHANGE AND PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS OF CONIFEROUS SPECIES OF SPRUCE IN LOW LIGHT LEVEL CONDITIONS

Kozina L.V., Titova M.S., Repin E.N.

FGBUN mountain taiga Station, Far Eastern Branch of RAS, Ussuriysk, revnik59@yandex.ru

The effect of long-shading for three growing seasons on the performance of water metabolism and pigment complex in the needles of seedlings of species of the genus *Picea*: Ajan spruce, Korean and ordinary. The greatest changes on the synthesis of pigments and transpiration intensity occur at the abrupt change of illumination on pritenenie seedlings in 2009 in the experiment in relation to the control. Long shading spruce seedlings during two growing seasons of 2010 and 2011 was accompanied by an increase in the number of contrary pigments in needles with 1.24 mg / g in 2009 to 3.0 mg / d in 2011. This reduces the intensity of needle transpiration almost 3 times, SALT indicators in the needles of 1.3 times the value of OPV decreased to 1.45 mg / g in 2010 to 0,085 mg / g in the embodiment of the experience of 2011, compared to 2009. OPV values decreased from 1.45 mg / g in 2010 to 0,085 mg / d in 2011. For the first set of conifers regulatory complex, key factors which are likely to be regulatory processes of water exchange and photosynthetic processes. If rapid change in light conditions at the level of shadow pigment decreases with prolonged shading adaptive responses supported increased levels of pigments in the needles and the regulation of water metabolism.

Keywords: plants, conifers, water metabolism, photosynthetic pigments.

Основным показателем водного статуса растений является транспирационная способность ассимиляционных органов лесных видов. Интенсивность транспирации в лесных экосистемах по величине и физиологической значимости имеет первостепенное значение, особенно в условиях низкого уровня освещенности, как это имеет место под пологом древостоя сомкнутого ельника. Многофункциональной роли световой энергии в физиологии древесных растений посвящено большое число исследований, основоположников в этой области: [1, 5, 6]. По данным [6], освещенность под пологом сомкнутого древостоя ельника на склонах южной экспозиции соответствует 10–16 %; на

северных – 6–8 %; на восточных и западных склонах – 9–11 % света от солнечной энергии на открытых местах. При этом возобновление подроста и его состояние вполне удовлетворительное. В связи с этим возникает необходимость изучения динамики расхода воды в процессе транспирации и других показателей водного обмена: ОСВ, ОПВ, оводненности хвои лесных растений, по-видимому, имеющих специфичность адаптивности разных видов хвойных к недостатку света. Наряду с количественной оценкой поступающей ФАР и УФ радиации, важна роль температуры и влажности воздуха, часто являющиеся факторами, регулируемыми фотосинтетические процессы и состояние водного обмена растений.

Целью данной работы является характеристика годовой динамики показателей водного обмена и динамики фотосинтетических пигментов хвои на фоне регистрируемых параметров микроклимата в вегетационных опытах с длительным притенением саженцев видов рода *Picea*.

Объекты и методы

Вегетационные опыты являются наиболее рациональной моделью для изучения ответных адаптивных реакций при действии экстремальных факторов среды, одним из которых является низкий уровень освещенности ювенильных хвойных пород. Объекты исследований – пятилетние саженцы местных видов ели аянской (*Picea ajanensis* (Lind. et Gold.) Fisch. ex Carr.), ели корейской (*Picea koraiensis* Nakai.) и интродукта – ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.). Исследования проводили в однотипных почвенных и климатических условиях вегетационных опытов с 2009 по 2011 год. При постановке опыта саженцы видов ели переносили из лесного питомника, с хорошо инсолируемого склона юго-западной экспозиции в вегетационный домик под пленочным покрытием. Использовали притенение саженцев пологом для снижения освещенности до 30 % в 2009 году, 16,5 % в 2010 г и 8 % – в 2011 году. В контрольном варианте освещенность саженцев регистрировалась под полиэтиленовой пленкой вегетационного домика. Интенсивность транспирации измеряли методом быстрого взвешивания [4]. Относительное содержание воды (ОСВ) определяли на изолированной хвое, помещенной в дистиллированную воду в закрытых чашках Петри до полного насыщения тканей хвои в течение 24 часов и рассчитывали по методике [9]. Относительную потерю воды (ОПВ) из хвои саженцев определяли по [10]. Количество пигментов в хвое саженцев ели определяли по методике [8]. Показатели микроклимата ФАР и УФ – радиацию, температуру и влажность воздуха регистрировали 5, 15 и 25 числа каждого месяца, с использованием прибора ТКМ – ПКМ – 42».

Результаты и обсуждение

Характеристика показателей водного статуса саженцев ели

В годовой динамике интенсивности транспирации саженцев ели наблюдается тенденция снижения этого показателя с 2009 года по 2011 год (рис. 1), за исключением летнего периода 2010 года, аномально жаркого по климатическим параметрам. В июле 2010 года показатели транспирации хвои были наиболее высокими, а в 2011 году транспирация хвои всех видов ели была значительно ниже, чем предыдущие 2009 и 2010 годов.

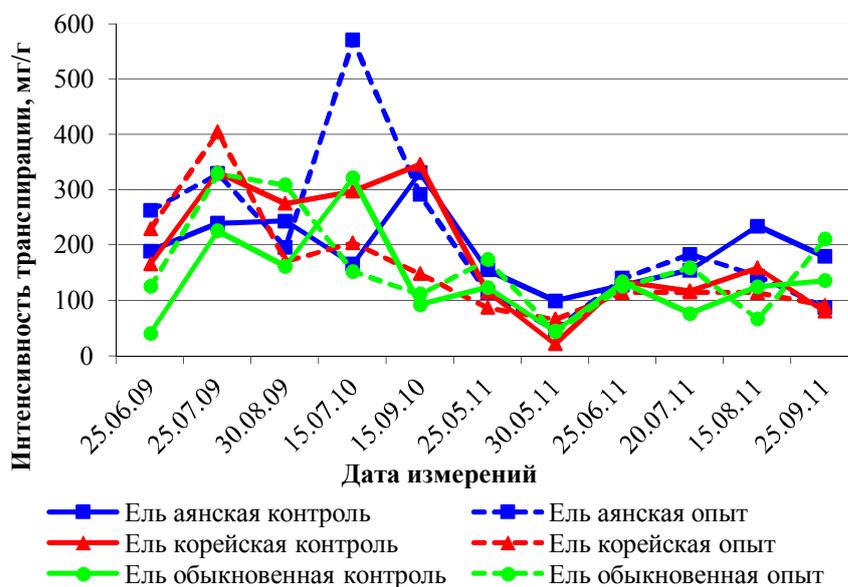


Рис. 1. Интенсивность транспирации хвои видов ели (мг/г сырого веса в час) в вегетационных опытах 2009–2011гг.

В июне 2009 года, через 15 дней после пересадки саженцев из питомника и их притенения, интенсивность транспирации у всех видов ели в условиях низкой освещенности больше, чем в контроле у саженцев ели аянской на 73 мг/г; ели корейской на 64 мг/г; обыкновенной – на 85 мг/г. Такие различия между опытом и контролем по интенсивности транспирации хвои сохраняются в течение всего летнего периода. К концу августа месяца 2009 года интенсивность транспирации у саженцев местных видов – ели аянской и корейской в контроле и в опыте имеют близкие значения, в отличие от интродуцента ели обыкновенной, у которой интенсивность транспирации на 147 мг/г в опыте больше, чем в контроле (табл. 1).

Таблица 1

Интенсивность транспирации саженцев ели по дням наблюдений, 2009 г.

Растения	Вариант опыта	Дата наблюдений				Разница
		25.06.09 15 дней	25.07.09 45 дней	Разница*	30.08.09 65 дней	
Ель аянская	Контроль	190	243		244	
	Опыт	263	330	87	197	47
Ель корейская	Контроль	166	332		276	
	Опыт	230	405	73	172	104
Ель	Контроль	41	216		162	

обыкновенная	Опыт	126	330	114	309	147
--------------	------	-----	-----	-----	-----	-----

* – разница в опыте по отношению к контролю.

В 2011 году так же, как и в 2010 году, интенсивность транспирации хвои саженцев всех видов ели в опыте и контроле имеет близкие значения, но в условиях длительного притенения и значительного снижения освещенности в вегетационном опыте 2011 года уровень интенсивности транспирации значительно ниже, чем в 2009 году, особенно у местных видов ели аянской и корейской к середине сентября 2011 года (табл. 2).

Таблица 2

Интенсивность транспирации саженцев ели по дням наблюдений, 2011 г.

Растения	Вариант опыта	Дата наблюдений				
		25.05.11	25.06.11	20.07.11	15.08.2011	25.09.2011
		15 дней	45 дней	70 дней	95 дней	120 дней
Ель аянская	Контроль	156	128	155	235	180
	Опыт	114	141	184	145	88
Ель корейская	Контроль	116	135	118	159	181
	Опыт	88	115	116	115	92
Ель обыкновенная	Контроль	124	134	77	125	136
	Опыт	174	126	160	67	211

Годовая динамика показателей относительного содержания воды в тканях хвои саженцев ели также имеет тенденцию к снижению ОСВ хвои у всех изучаемых пород к 2011 году.

Уже в третьей декаде мая 2011 года ОСВ саженцев всех видов ели меньше в варианте опыта с низким уровнем освещенности, по сравнению с контролем и с показателями ОСВ в 2009–2010 годах. У разных видов ели уровень ОСВ хвои различается незначительно. Величина значений ОСВ у всех видов ели варьирует в разные годы исследований от 61 до 97 %. Самыми низкими показатели ОСВ были в хвое саженцев ели обыкновенной (61,9–78,0 %) в течение 2011 года (рис. 2).

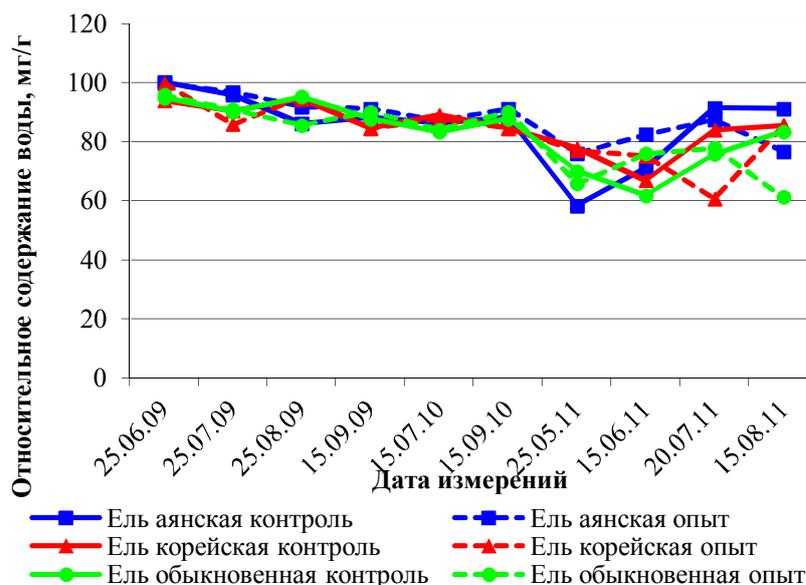


Рис. 2. Годовая динамика ОСВ,% в хвое саженцев видов р. Picea в условиях низкого уровня освещенности, 2009–2011 гг.

В ходе длительной адаптации (в нашем случае три вегетационных сезона) саженцев ели к условиям пониженного освещения разница ОСВ в хвое в контроле и в опыте незначительна. По средним значениям показатели ОСВ соответствовали в 2009 г. – 91,8 %; в 2010 году – 86,6 %; в 2011 г. – 75,3 % (табл. 3).

Годовая динамика относительной потери воды в хвое саженцев ели также имеет тенденцию снижения показателей ОПВ с 2009 года к 2011 году.

В летний период 2010 года самые высокие показатели ОПВ – 2,54 мг/г в контроле и 3,42 мг/г в опыте были отмечены у саженцев ели аянской в середине августа месяца. В течение трех лет исследований значения ОПВ хвои, как правило, больше у саженцев всех видов ели в опытном варианте, чем в контроле. Процент увеличения ОПВ хвои в опыте по отношению к контролю в 2010 году в июле был самым высоким и соответствовал от 30 % в хвое ели аянской до 68 % в хвое ели обыкновенной.

Таблица 3

Относительное содержание воды в хвое саженцев ели по дням наблюдений, (%)

Растения	Вариант опыта	Дата наблюдений		
		25.07.09	15.07.10	25.05.11
		45 дней	45 дней	45 дней
Ель аянская	Контроль	96	86,4	85,5
	Опыт	97	87,2	76,2
Ель корейская	Контроль	90,6	89,2	77,9
	Опыт	86	87,9	77,2
Ель обыкновенная	Контроль	90,3	83,5	70,2
	Опыт	91,3	84,2	65,9

Скорость потери воды из хвои у всех видов саженцев ели в 2011 году была в 5–10 раз меньше, чем в 2009 году, и в 12–17 раз меньше, чем в 2010 году (рис. 3).

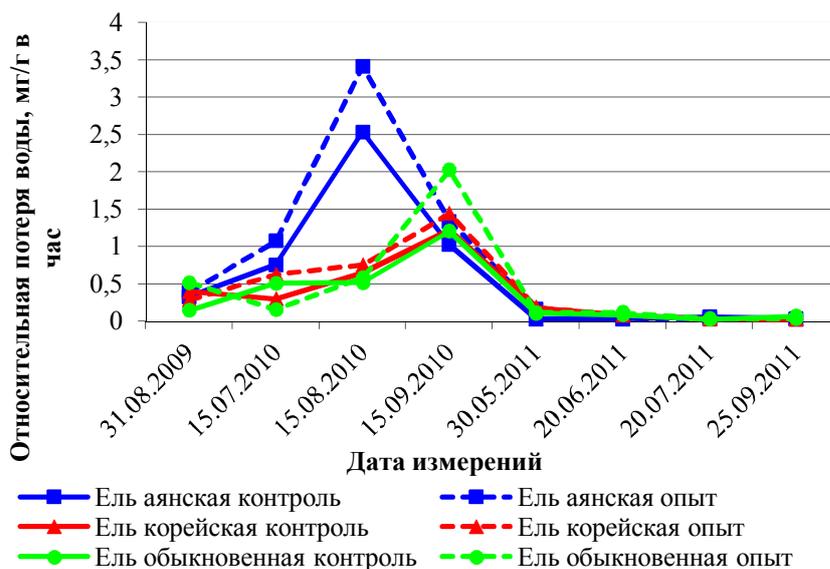


Рис. 3. Годовая динамика ОПВ в хвое видов р. *Picea* в вегетационных опытах 2009–2011 гг. (в мг/г сырого веса в час)

В летний период 2011 года процент увеличения ОПВ по отношению к контролю был значительно ниже, чем в предыдущие годы, и соответствует 9 % в хвое ели аянской, 28 % в хвое ели корейской и 30 % в хвое ели обыкновенной. Саженцы разных видов ели по показателям ОПВ хвои располагаются по убывающей последовательности: ель аянская – ель обыкновенная – ель корейская (табл.4).

В вегетационных опытах в разные годы влажность почвы варьировала от 15 до 45 %. Влажность почвы в 2010 году была значительно меньше, чем в предыдущие годы. Значения влажности почвы, как правило, больше в опыте, чем в контроле.

В вегетационных опытах 2009 и 2010 гг. влажность хвои саженцев местных видов ели в вегетационных опытах 2009 г. и 2010 г. соответствует 54,6 – 68,2 %, за исключением ели обыкновенной, у которой влажность хвои в июне месяце была несколько больше – 73,7 %.

Таблица 4

Относительная потеря воды хвои саженцев ели по дням наблюдений, мг/г сырого веса в час

Растения	Вариант опыта	Дата наблюдений			
		15.08.10	15.09.10	20.06.11	20.07.11
		75 дней	80 дней*	40 дней	70 дней
Ель аянская	Контроль	2,54	1,03	0,033	0,061
	Опыт	3,42	1,34	0,038	0,038
Ель корейская	Контроль	0,65	1,22	0,085	0,034
	Опыт	0,67	1,45	0,088	0,047
Ель обыкновенная	Контроль	0,52	1,21	0,086	0,03
	Опыт	0,59	2,03	0,12	0,043

Таким образом, анализ транспирационной способности хвои саженцев ели в течение трех вегетационных сезонов показал, что резкая смена освещенности открытого пространства в питомнике на условия притенения в опыте вызывает снижение интенсивности транспирации хвои в опыте, по сравнению с контролем. Длительное затенение саженцев всех видов ели в опыте сопровождается снижением интенсивности транспирации хвои с 405 мг/г в час в 2009 году до 141 мг/г в час в 2011 году (по максимальным значениям). Хвойные растения имеют высокую адаптивную способность к очень низкому уровню освещенности и длительному его воздействию.

Годовая динамика фотосинтетических пигментов в хвое саженцев ели

В июле 2009 года у всех изучаемых видов ели количество пигментов по их сумме в варианте опыта с притенением в 1,3–1,4 раза меньше, чем в контрольном варианте (табл. 5). Процент снижения пигментов (Аа+в+кар.) по их сумме в опыте по отношению к контролю в хвое саженцев ели аянской равен 11,8 %, в хвое ели корейской – 22,9 % и в хвое ели обыкновенной – 24,9 %. Сумма хлорофиллов (Аа+в) также меньше в опыте, чем в контроле. Процент снижения суммы хлорофиллов в хвое саженцев ели аянской равен 15,6 %, в хвое ели корейской – 25,3 % и в хвое ели обыкновенной – 27,9 %.

В июле 2010 года и в июле 2011 года количество пигментов в хвое всех видов ели в опытном варианте, наоборот, увеличивается по отношению к их содержанию в контрольном варианте. В 2010 году процент увеличения пигментов в опыте по отношению к контролю соответствует 31,5 % (табл. 5). Процент увеличения пигментов в опыте по отношению к контролю в 2011 году в хвое ели корейской находится в пределах 27–35 %. В хвое ели обыкновенной процент увеличения количества пигментов в опыте по отношению к контролю был еще больше – 65–70 % (табл. 5).

Таблица 5

Количество пигментов в хвое видов рода *Picea* в условиях длительного затенения

Вариант	Σ Аа+в			Σ Аа+в+кар		
	Контроль	Притенение	% снижения (-), увеличения (+)	Контроль	Притенение	% снижения (-), увеличения (+)
25.07.2009 г.						
Ель аянская	1,92	1,62	(-)15,6	2,20	1,94	(-)11,8
Ель корейская	1,98	1,48	(-)25,6	2,31	1,78	(-)22,9
Ель обыкновенная	1,36	0,98	(-)27,9	1,65	1,24	(-)24,9
15.07.2010 г.						
Ель	1,21±0,13	1,74±0,08	(+)30,5	1,44±0,15	2,03±0,09	(+)29,1

корейская						
Ель обыкновенная	1,35±0,09	1,97±0,14	(+) 31,5	1,61±0,11	2,28±0,17	(+) 29,4
25.07.2011 г.						
Ель корейская	1,85±0,12	2,85±0,13	(+)35,1	2,19±0,16	3,00±0,20	(+)27,0
Ель обыкновенная	0,71±0,05	2,39±0,10	(+) 70,3	0,87±0,06	2,60±0,06	(+)65,5

Установлено, что наиболее сильные изменения в фотосинтетическом метаболизме углерода и синтезе пигментов осуществляются в первое время после смены освещенности открытого питомника на вариант с притенением в первый летний период вегетации 2009 года, при этом происходит снижение уровня пигментов по их сумме в хвое ели аянской на 11,8 %, у ели корейской на 22,9 %, а в хвое ели обыкновенной – на 24,9 % по отношению к контролю. Это означает, что регуляторные процессы ФСМУ и, как следствие – синтез первичных продуктов фотосинтеза [3] и пигментов, начинается сразу с момента снижения освещенности и уменьшения количества продуктов фотохимических реакций, протекающих в хлоропластах, что в некоторой степени подтверждается исследованиями, проведенными на листьях картофеля в условиях резкой смены освещенности на притенение растений [7].

В ходе длительной адаптации (в нашем случае во второй и третий вегетационные сезоны 2010 г. и 2011 г.) к условиям очень низкого уровня освещенности происходит увеличение синтеза пигментов в хвое ели корейской и ели обыкновенной на 29,1 и 29,4 %. В условиях длительного пониженного освещения, вероятно, происходит уменьшение синтеза транспортной формы углеводов хвойных – сахарозы [3], и растения ищут в процессе адаптации альтернативные пути сохранения экспортной функции листа.

Следует отметить, что приспособление хвойных древесных видов к недостатку полного спектра световой энергии может сопровождаться как анатомо-морфологическими, так и фотохимическими и биохимическими преобразованиями, поэтому так трудно выявить механизм и длительность периода фотоадаптаций. В течение проведенных нами трехлетних вегетационных опытов на одних и тех же саженцах видов ели, с постепенно снижающимся уровнем освещенности опытных растений, нами установлено, что наиболее сильным воздействием на саженцы хвойных была резкая смена условий освещенности на притенение (до 30 % от освещенности в контроле). В начале первого этапа (2009 г.) эксперимента происходит снижение интенсивности транспирации, снижение уровня пигментов, как по их сумме (А а+в+ кар.), так и по сумме хлорофиллов (А а+в). В 2010 году у саженцев ели аянской в опыте отмечена высокая скорость потери воды (ОПВ) хвои, а также снижение на 10 % относительного содержания воды в хвое (ОСВ). В вегетационном сезоне 2011 г. уровень освещенности в опытном варианте был идентичен освещенности под пологом

сомкнутого ельника. Влияние длительного притенения сопровождалось снижением интенсивности транспирации хвои (см. табл. 2), снижением показателей ОСВ в среднем с 90 % до 70 % значительным снижением показателей ОПВ и оводненности хвои всех видов саженцев ели по отношению к контрольным данным и показателям водного обмена саженцев ели в 2009 и 2010 годах

В условиях длительной адаптации (в течение трех вегетационных летних сезонов) к условиям очень низкого освещения саженцы хвойных изыскивают альтернативные пути сохранения фотосинтетической функции хвои. Одной из таких проявлений адаптивной способности следует считать значительное увеличение в летний период 2010 и 2011 годов фонда фотосинтетических пигментов в хвое саженцев ели в опыте по отношению к контролю.

Выводы

Для хвойных растений нами впервые установлено, что в хвое саженцев видов ели существует регуляторный комплекс реакций фотосинтетического метаболизма с регуляцией показателей водного статуса хвои и реагирующий на изменение интенсивности солнечной радиации. Ключевыми моментами, вероятно, являются регуляторные механизмы водного обмена и фотосинтетические процессы в хлоропластах, снижение или увеличение синтеза пигментов. В результате ФСМУ растения реагируют на притенение при резкой смене световых условий на теневые – снижением уровня пигментов, а при длительном затенении – адаптивные реакции поддерживаются повышением уровня пигментов в хвое и регуляцией водного обмена.

В отличие от покрытосемянных растений, у хвойных видов рода *Рісеа* ответные адаптивные реакции на длительное затенение проявились наиболее сильно (по изменению показателей водного статуса и уровню пигментов) только на третий год вегетации саженцев в условиях очень низкой инсоляции.

Список литературы

1. Алексеев В.А. Фотосинтетическая деятельность древесных растений как один из показателей их светолюбия // Пробл. физиол. и биол. древесных растений. Тез докл. – Красноярск: Института леса и древесины СО АН СССР, 1974. – Вып. 2. – С.3-4.
2. Козина Л.В. Метаболизм фотоассимилятов и передвижение веществ у хвойных. – Владивосток: Дальнаука, 1995. – 128 с.
3. Пустовой И.В., Фалин В.И., Корольков А.В. Практикум по агрохимии. – М.: Колос, 1995. – 336 с.

4. Цельникер Ю.Л. Адаптация лесных растений к затенению // Бот. журн. – 1968. – Т. 53, № 10. – С.1478 –1491.
5. Чернышев В.Д. Принципы адаптации живых организмов. – Владивосток: Дальнаука, 1996. – С. 383.
6. Чиков А.И., Михайлов А.Л., Тимофеева О.А., Хамидуллина Л.А. Фотосинтетический метаболизм углерода в листьях картофеля при изменении освещенности // Физиол. раст. – 2016. – Т.63, № 1. – С.75-82.
7. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. – М.: Наука, 1971. – С. 154-170.
8. Castillo F.J. Antioxidative Protection in the Inducible CAM Plant *Sedum album* L. Follow in the Imposition of Severe Water Stress and Recovery // *Oecologia*. 1996. V. 107. P. 469–477.
9. Clarke J.M., Romagosa I., Jana S., Srivastava J.P., McCaig T.N. Relationship of Excised-Leaf Water Loss Rate and Yield of Durum Wheat in Diverse Environment // *Can. J. Plant Sci.* 1989. V. 69. P. 1057–1081.