

УДК 581.116:674.032.475.442

С.Н. Сенькина

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

Сенькина Светлана Николаевна родилась в 1950 г., окончила в 1973 г. Московский лесотехнический институт, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела лесобиологических проблем Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Имеет 60 научных трудов в области экологии и физиологии древесных растений на Севере.
E-mail: senkina@ib.komisc.ru



ТРАНСПИРАЦИЯ И УСТЬИЧНОЕ СОПРОТИВЛЕНИЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ

Изложены результаты многолетних исследований транспирации и устьичного сопротивления хвои сосны обыкновенной в древостоях разного состава. Охарактеризованы сезонная и дневная динамика параметров, рассмотрены их изменения в хвое разного возраста в зависимости от ее нахождения в кроне дерева.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, интенсивность транспирации, устьичное сопротивление, экологические факторы.

Растение расходует влагу не только по физическим, но и по физиологическим законам. Как физиологический процесс транспирация обусловлена транспортом влаги к устьицам и их работой. Есть мнение, что колебания поступления и отдачи воды не всегда напрямую связаны не только с изменениями сопротивления листа току газа и влаги, но и открытостью устьичной щели [3, 4]. При уменьшении открытости устьичное сопротивление растет, вызывая одновременно уменьшение потоков CO_2 и H_2O [2, 7]. В значительной степени транспирация контролируется транспирационным сопротивлением (r_t), которое имеет важное значение при регуляции потерь воды и включает в себя два компонента: атмосферное сопротивление диффузии воздушного слоя, прилегающего к листу (r_a), и устьичное сопротивление (r_s). При этом r_a даже в полный штиль едва ли достигает 1 с/см, а при скорости ветра около 2 м/с обычно меньше 0,3 с/см. Поэтому мы ограничились изучением устьичного сопротивления [2, 10].

Материалы исследования получены по результатам многолетних (1981–1997 гг.) наблюдений на Чернамском и Ляльском лесозоологических стационарах Института биологии Коми НЦ УрО РАН, расположенных в Усть-Вымском и Княжпогостском районах Республики Коми (62° с.ш. и 50° 20' в.д., 62° 17' с.ш. и 50° 40' в.д.). В табл. 1 представлено таксационное описание участков, в табл. 2 – климатическая характеристика, в основу которой положены средние многолетние данные метеостанции Усть-Вымь,

расположенной в 30...40 км севернее Чернамского и в 20...30 км южнее Ляльского стационаров.

Характеристики водного режима хвой сосны изучали в основном общепринятыми методами полевых исследований. Интенсивность транспирации определяли методом быстрого взвешивания [6], повторность измерений – 20 в час. Полевые исследования водного режима хвой, осуществляемые в кронах деревьев высотой до 20 м, предполагают использование подходов и методов, несколько отличных от многих существующих в экологической физиологии. Так, наблюдения проводили на специальных площадках непосредственно в кронах опытных деревьев, что дало возможность быстро брать образцы из любой части кроны дерева и возвращать их на место экспозиции. Через каждый час фиксировали температуру и влажность воздуха

Таблица 1

Таксационное описание участков

Древо-стой	Возраст, лет	Состав древо-стоя	Класс бонитета	Полнота	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Почва
Чернамский стационар							
Сосновый	60	9С1Б	III	0,82	14	16	Мощный иллювиально-гумусовый подзол песчаный на суглинках
Сосново-еловый	50...90	8С2Б+Е (1 ярус) 6Е2С2Б (2 ярус)	III	0,69	16	15	Мощный иллювиально-гумусово-железистый подзол на песках, подстилаемый суглинками
			IV	0,26	8	9	
Ляльский стационар							
Листо-венно-еловый	90	4Е3С2Ос 1Б, ед. Пх	III	0,9	21	20	Подзол иллювиально-гумусово-железистый на дву-членах: супесь подстилается тяжелым суглинком

с помощью психрометра Ассмана. Интенсивность солнечной радиации хвой измеряли люксметром Ю-116. Устьичное сопротивление вычисляли по формуле

$$r_s = \frac{l_l - l_{\text{атм}}}{T},$$

где l_l – упругость водяного пара листа, мг/см³;

$l_{\text{атм}}$ – упругость водяного пара атмосферы, мг/см³;

T – интенсивность транспирации, мг/(см²·с) [13].

В разных по составу древостоях интенсивность транспирации хвои сосны колебалась по годам от 154 до 242 мг/г сырой массы в 1 ч, устьичное сопротивление от 6 до 15 с/см (табл. 3). Пик интенсивности транспирации хвои в древостоях наблюдается чаще всего в июле (рис. 1) при оптимальных для транспирации условиях: высокой температуре воздуха, прогретой почве, небольшом количестве осадков (в основном дождей ливневого характера). Наибольшее устьичное сопротивление чаще отмечается в июне, что может быть связано с активными метаболическими процессами. В это время формируются хвоя и побеги текущего года, поэтому влага в большей степени

Таблица 2

**Среднемесячные температура воздуха, °С (числитель)
и количество осадков, мм (знаменатель)**

Месяц	1981	1982	1983	1984	1994	1995	1997	Средние много- летние данные [11, 12]
Май	$\frac{3,3}{26}$	$\frac{9,4}{45}$	$\frac{6,9}{86}$	$\frac{12,0}{20}$	$\frac{5,0}{52}$	$\frac{14,0}{20}$	$\frac{6,5}{50}$	$\frac{6,8}{50}$
Июнь	$\frac{16,3}{83}$	$\frac{9,8}{109}$	$\frac{12,4}{80}$	$\frac{14,3}{55}$	$\frac{14,3}{131}$	$\frac{9,5}{60}$	$\frac{14,5}{32}$	$\frac{13,7}{70}$
Июль	$\frac{18,3}{59}$	$\frac{17,4}{87}$	$\frac{17,8}{105}$	$\frac{16,8}{170}$	$\frac{16,0}{78}$	$\frac{16,0}{78}$	$\frac{14,2}{21}$	$\frac{16,3}{71}$
Август	$\frac{15,0}{106}$	$\frac{11,2}{43}$	$\frac{12,8}{59}$	$\frac{11,3}{55}$	$\frac{12,9}{22}$	$\frac{14,5}{101}$	$\frac{12,7}{39}$	$\frac{13,7}{69}$
Сентябрь	$\frac{11,7}{106}$	$\frac{8,2}{54}$	$\frac{8,0}{59}$	$\frac{7,3}{70}$	$\frac{8,3}{79}$	$\frac{9,7}{31}$	$\frac{7,8}{38}$	$\frac{7,6}{72}$
Среднее за вегетаци- онный сезон	$\frac{12,9}{76}$	$\frac{11,2}{68}$	$\frac{11,6}{78}$	$\frac{12,3}{74}$	$\frac{11,1}{61}$	$\frac{12,7}{58}$	$\frac{11,1}{36}$	$\frac{11,6}{66}$

Таблица 3

**Средние за вегетационный сезон интенсивность транспирации
и устьичное сопротивление хвои сосны**

Год	Интенсивность транспирации, мг/(г·ч), в древостое			Устьичное сопротивление, с/см, в древостое		
	сосновом	сосново- еловом	лиственно- еловом	сосновом	сосново- еловом	лиственно- еловом

1981	–	241,9	–	–	12,4	–
1982	192,2	178,1	–	14,6	10,1	–
1983	167,0	184,4	–	12,1	11,2	–
1984	153,5	160,1	–	6,2	10,7	–
1994	–	–	164,4	–	–	7,7
1995	–	–	169,3	–	–	8,7
1997	–	–	197,9	–	–	6,0
Среднее	170,9	191,1	170,9	11,0	11,1	7,5

расходуется самим растением [14]. Как предполагают А.В. Варлагин и Н.Н. Выгодская [3], различия в оценке транспирации не всегда определяются только устьичной регуляцией. В мае, например, интенсивность транспирации больше зависит от прогретости корнеобитаемого слоя почвы, так как даже при небольшом устьичном сопротивлении (6,9 с/см) она невелика (163,6 мг/(г·ч). В августе и сентябре активность физиологических процессов

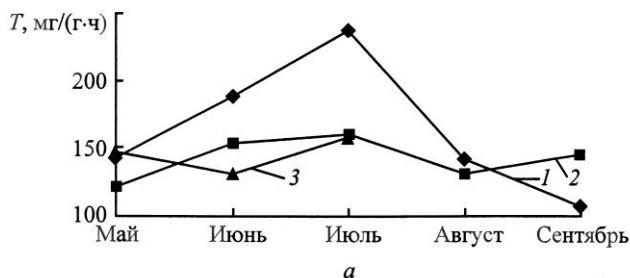
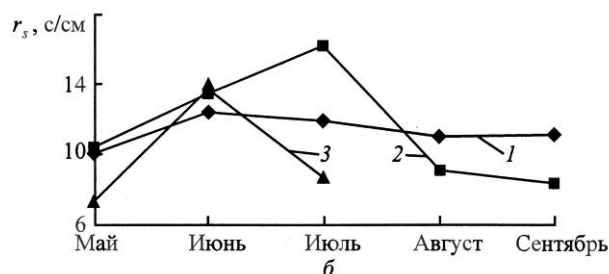


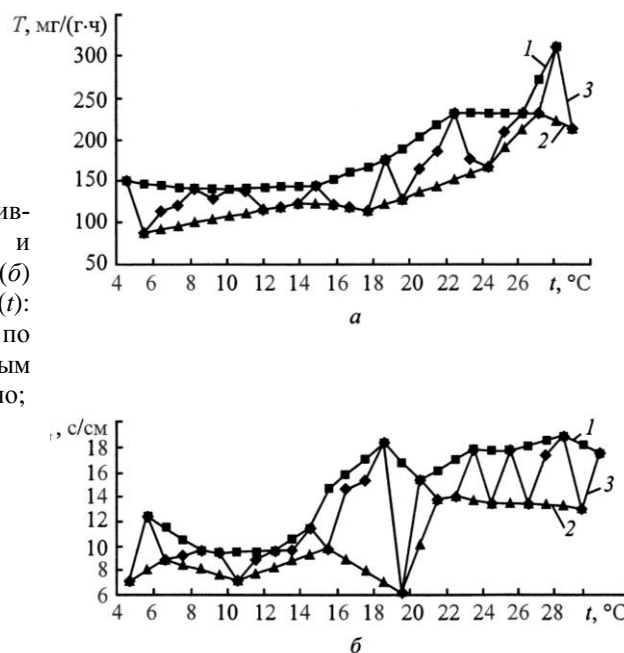
Рис. 1. Сезонная динамика интенсивности транспирации (а) и устьичного сопротивления (б) двухлетней хвой сосны в древостоях: 1 – сосново-еловом; 2 – сосновом; 3 – лиственненно-еловом



постепенно снижается в связи с подготовкой к зиме, в это время зависимость между интенсивностью транспирации и устьичным сопротивлением менее выражена. В разные по погодным условиям вегетационные сезоны варьирование показателей транспирации составляет 2,8 % в лиственненно-еловом древостое, 3,6 % в сосновом и 8,1 % в сосново-еловом независимо от температуры воздуха и количества осадков. Таким образом, возможно, что в средневозрастном двухъярусном сосново-еловом древостое транспирация зависит от совокупности различных экологических факторов. Коэффициенты корреляции показали наиболее тесную связь с температурой воздуха в пределах 21...30 °С ($R = +0,28$) и его влажностью 71...80 %

($R = -0,34$). По мнению П.Д. Крамера и Т.Т. Козловского [7], особое физиологическое значение для каждого вида имеют специфические и генотипически обусловленные размеры и количество устьиц, через которые происходит процесс водоотдачи. По нашим данным, количество устьиц на единице площади хвои сосны в зеленомошных типах леса составляет от 64 до 85 шт./мм², по другим данным – 115...161 и 84...116 шт./мм², длина устьиц $58,0 \pm 1,1$ мкм [5, 10]. Известно, что размеры хвои и число устьиц на ее поверхности у одного и того же вида могут различаться по годам в зависимости от экологических факторов. Кроме этого, на устьичное сопротивление влияет степень открытости устьиц, которая, в свою очередь, контролируется в значительной степени интенсивностью света и температурой воздуха и в меньшей мере влажностью и концентрацией CO₂ [3, 7]. Наблюдения были проведены в основном при освещенности от 1 до 9 тыс. лк. Оказалось, что пары влаги при выходе в атмосферу испытывают максимальное сопротивление при освещенности до 1 тыс. лк. С дальнейшим ее повышением сопротивление колеблется от 7,9 до 14,5 с/см, а коэффициент корреляции между интенсивностью транспирации и устьичным сопротивлением уменьшается от $-0,6$ до $-0,4$ по мере усиления освещенности от 1 до 45 тыс. лк.

Рис. 2. Зависимость интенсивности транспирации (а) и устьичного сопротивления (б) от температуры воздуха (t): 1, 2 – выравненные кривые по максимальным и минимальным значениям соответственно; 3 – реальная кривая



Имеются разные мнения о зависимости транспирационного сопротивления от температуры и влажности воздуха. Так, Виншер и Козловский считают, что у некоторых видов деревьев при повышении температуры в интервале + (20...40) °C увеличивается сопротивление [7]. В то же время А.Г. Молчанов [8] нашел, что при изменении температуры воздуха от 15 до 30 °C и относительной влажности воздуха в пределах 40...80 % сопротивление практически не изменяется. В наших исследованиях более половины

всех данных об устьичном сопротивлении приходится на диапазон температур + (13...23) °С, среднее значение 13 с/см, коэффициент корреляции +0,7. Начиная с температуры +20 °С устьичное сопротивление практически мало изменяется, а интенсивность транспирации сохраняет тенденцию к увеличению (рис. 2). При достаточном влагообеспечении устьичное сопротивление хвои не зависит от влажности воздуха [8]. Исследованиями Smith et al. [15] установлено, что изменения факторов внешней среды в основном не влияют на работу устьиц. Из наших данных следует, что корреляционный коэффициент между устьичным сопротивлением и относительной влажностью воздуха равен -0,3. Наибольшее число наблюдений было проведено при относительной влажности воздуха 57...68 %.

В суточной динамике коэффициент корреляции между интенсивностью транспирации и устьичным сопротивлением $R = -0,7$. Наиболее тесная зависимость выявлена в период с 7 до 19 ч. Диапазон между минимальным и максимальным устьичным сопротивлением в суточной динамике составил 1,5...20,0 с/см. Этот показатель в течение суток очень слабо связан с освещенностью, температурой и относительной влажностью воздуха, тогда как интенсивность транспирации больше зависит от них. В течение дня корреляция интенсивности транспирации с освещенностью составила +0,8, с температурой воздуха +0,7 и относительной влажностью воздуха -0,7.

Устьица сосны обладают наибольшей по сравнению с другими хвойными породами чувствительностью. При старении хвои устьица становятся менее чувствительными, не открываются полностью, и устьичное сопротивление может увеличиваться в несколько раз. Известно, что однолетняя хвоя отличается меньшими размерами и числом устьиц по сравнению с двух- и трехлетней [7, 9]. Мы проследили за изменением интенсивности транспирации и устьичным сопротивлением хвои сосны с первого по восьмой год жизни. Наблюдения проводили в июле, когда хвоя первого года уже практически сформировалась. В сосново-еловом древостое интенсивность транспирации восьмилетней хвои уменьшилась на 36 %, а устьичное сопротивление увеличилось на 43 %. В сосновом древостое при снижении интенсивности транспирации в семилетней хвое на 68 % устьичное сопротивление возросло в 2 раза.

Протяженность живой кроны сосны в сосновом древостое составляет около 9 м, в сосново-еловом 7,5 м, в лиственнично-еловом крона значительно меньше, поэтому мы ее не изучали. Хвоя, собранная в глубине кроны, имеет, как правило, теневое строение, а развивающаяся на внешних побегах – световое [9]. Обычно гуще хвоя в средней части кроны, где слабее освещенность, выше влажность и температура воздуха. Здесь было отмечено большее устьичное сопротивление: в сосново-еловом древостое 9,5 и в сосновом 12,8 с/см, для сравнения 7,9 и 7,5 в верхней и 8,6 и 9,0 с/см в нижней частях кроны соответственно. В то же время интенсивность транспирации имеет ярко выраженную тенденцию к увеличению от нижней части кроны к верхней: от 183,2 до 216,7 мг/(г·ч) в сосново-еловом и от 204,9 до 222,7 мг/(г·ч) в сосновом древостое. Скорее всего, это связано как с большей освещенно-

стью верхней части кроны, так и разностью водных потенциалов на границе выхода влаги из хвои, а также более подвижным потоком свободного воздуха на этой границе. Имеется и другое мнение, что в верхнем слое полога сосны все диффузионные сопротивления значительно больше, чем в нижнем, а значит, с высотой кроны дерева растет сопротивление водному току [1, 8].

Таким образом, многолетние стационарные исследования влагообмена сосны обыкновенной в условиях средней подзоны тайги позволяют познать механизм адаптации растений к условиям таежных экотопов, выявить закономерности протекания физиологических процессов в связи с условиями произрастания, установить и оценить количественные и качественные взаимоотношения между процессами влагообмена и различными экологическими факторами, определяющими рост и развитие лесных сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абражко, В.И.* О некоторых особенностях водного режима еловых древостоев южной тайги [Текст] / В.И. Абражко, М.А. Абражко // Водный обмен в основных типах растительности СССР. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 75–79.
2. *Бихеле, З.Н.* Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги [Текст] / З.Н. Бихеле, Х.А. Молдау, И.В. Досс. – Л.: Гидрометеиздат, 1980. – 224 с.
- 4* 3. *Варлагин, А.В.* Влияние эколого-морфологических факторов на устьичное вление ели европейской [Текст] / А.В. Варлагин, Н.Н. Выгодская // Лесоведение. – 1993. – № 3. – С. 48–61.
4. Водный обмен растений [Текст] / под ред. И.А. Тарчевского, В.Н. Жолкевича. – М., 1989. – 256 с.
5. *Загирова, С.В.* Структура ассимиляционного аппарата и CO₂-газообмен у хвойных [Текст] / С.В. Загирова. – Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 1999. – 108 с.
6. *Иванов, Л.А.* О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях [Текст] / Л.А. Иванов, А.А. Силина, Ю.Л. Цельникер // Ботан. журн. – 1950. – Т. 35, № 2. – С. 171–185.
7. *Крамер, П.Д.* Физиология древесных растений [Текст] / П.Д. Крамер, Т.Т. Козловский. – М.: Лесн. пром-сть, 1983. – 462 с.
8. *Молчанов, А.Г.* Соотношение фотосинтеза и транспирации у сосны обыкновенной в условиях южной тайги [Текст] / А.Г. Молчанов // Лесоведение. – 1986. – № 4. – С. 76–82.
9. *Нестерович, Н.Д.* Влияние света на древесные растения [Текст] / Н.Д. Нестерович, Г.И. Моргайлик. – Минск: Наука и техника, 1969. – 176 с.
10. *Нестерович, Н.Д.* Структурные особенности листьев хвойных [Текст] / Н.Д. Нестерович, Т.Ф. Дерюгина, А.И. Лучков. – Минск: Наука и техника, 1986. – 97 с.
11. Справочник по климату СССР. Вып. 1. Ч. 2. Температура воздуха и почвы [Текст]. – Л., 1965. – 380 с.
12. Справочник по климату СССР. Вып. 1. Ч. 4. Влажность воздуха, осадки, снежный покров [Текст]. – Л., 1968. – 342 с.
13. *Цельникер, Ю.Л.* Физиологические основы теневыносливости древесных растений [Текст] / Ю.Л. Цельникер. – М.: Наука, 1978. – 112 с.

14. Эколого-физиологические основы продуктивности сосновых лесов Европейского Северо-Востока [Текст] / под. ред. К.С. Бобковой. – Сыктывкар, 1993. – 174 с.

15. *Smith, M.* The response of photosynthesis and stomatal conductance to relative humidity in Hall's bulrush, a rare plant species [Text]: Abstr. Illinois State Academy of Science 92nd Annual Meeting P., Ammann S. / M. Smith et al. // Trans. III State Acad. Sci. – 2000. – 93p.

Поступила 02.04.08

S.N. Senkina

Institute of Biology, Komi RC Ural Branch of RAS

Transpiration and Stomatal Resistance of Scotch Pine in Different Growing Conditions

The results of long-term investigation of transpiration and stomatal resistance of Scotch pine needles in stands of different composition are given. The seasonal and day-time dynamics of parameters is characterized. Their changes in the needles of different age are analyzed depending on **its** availability in the tree crown.

Keywords: Scotch pine, transpiration intensity, stomatal resistance, ecological factors.
