

УДК 581.1;581.5.325

ВЛИЯНИЕ НЕДОСТАТКА ВОДООБЕСПЕЧЕНИЯ НА ФОТОСИНТЕЗ САЖЕНЦЕВ ЕЛИ, СОСНЫ И ДУБА

© 2024 г. А. Г. Молчанов^а, *, Е. А. Беляева^а

^аИнститут лесоведения РАН, ул. Советская, д. 21, Московская обл., 143030 Россия

*E-mail: a.georgievich@gmail.com

Поступила в редакцию 10.12.2023 г.

После доработки 18.01.2024 г.

Принята к публикации 08.02.2024 г.

Исследования для оценки снижения интенсивности фотосинтеза из-за недостатка влаги проводились на 6-летних саженцах дуба, сосны и ели, выращенных в сосудах на открытом воздухе в Серебряноборском лесничестве Института лесоведения РАН (Московская обл.). Определяли, при каких значениях предрасветного водного потенциала (ПВП) саженцы, произрастающие на открытом месте, устойчивы к недостатку влаги. Практически все саженцы этих пород при недостаточном водообеспечении имеют депрессию фотосинтеза, которая быстрее наступает по мере увеличения недостатка влаги и при более низкой солнечной радиации. У дуба при достижении ПВП -1.1 МПа интенсивность фотосинтеза снижается в два раза, а у сосны и ели — при ПВП -0.8 МПа. У дуба интенсивность фотосинтеза падает до нуля при ПВП, равном -3.0 МПа, у сосны — при $-1.6 \div -1.8$ МПа, у ели — при -1.5 МПа. Таким образом, наиболее устойчивым к недостатку влаги является дуб, затем сосна, а наиболее требовательной к водообеспечению является ель.

Ключевые слова: фотосинтез, предрасветный водный потенциал, саженцы дуба, ели, сосны.

DOI: 10.31857/S0024114824020056 EDN: REMIJZ

Изменения климата, наблюдаемые за последние 25 лет (IPCC2001), приводят к увеличению частоты и продолжительности почвенных и атмосферных засух, что оказывает сильное отрицательное воздействие на молодые древесные растения.

На интенсивность фотосинтеза в первую очередь положительно влияет солнечная радиация: чем она выше, тем и интенсивность фотосинтеза выше. Однако такое увеличение происходит только при благоприятном водообеспечении. При недостаточном водообеспечении солнечная радиация подавляет фотосинтез. Известно, что полный солнечный свет подавляет фотосинтез у ели Энгельмана (*Picea engelmannii* Parry) (Ronco 1970, Kaufmann 1976). Более того, повышенная освещенность лесной подстилки увеличит температуру воздуха в подлеске, а температура около 30°C является супероптимальной для фотосинтеза некоторых хвойных пород умеренного пояса, включая ель ситкинскую (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) (Neilson et al., 1972).

Дневной ход фотосинтеза не всегда следует интенсивности солнечной радиации, поступающей к листу. Еще в прошлом веке было известно (Nutman, 1937; Polster, 1950; Оканенко, Починок, 1959; Stoker, 1960; Bosian, 1968, Слемнев, 1969; и др.), что полуденная депрессия фотосинтеза в основном обусловлена нарушением водного режима растений. По нашим данным (Молчанов, 1983, 1996, 2007), с увеличением недостатка влаги снижение

интенсивности фотосинтеза происходило через меньший промежуток времени при меньшей интенсивности солнечной радиации, а максимальная интенсивность фотосинтеза снижалась по мере увеличения недостатка водообеспечения. Поэтому мы решили оценить влияние недостаточного водообеспечения по среднедневным значениям интенсивности фотосинтеза. Кроме того, в естественных условиях у таких пород, как сосна, ель и дуб, очень сложно определить влажность завядания и определить, в какой степени растение начинает страдать от недостатка влаги.

Для оценки влияния водообеспеченности на растения принято использовать предрасветный водный потенциал листа растений (ПВП), так как водный потенциал почвы, как и относительная влажность почвы, практически всегда изменяется с глубиной слоя почвы, особенно во время засухи, и сильно зависит от механического состава почвы. По этой причине очень сложно определить, начиная с какой глубины почвы ее влажность становится определяющей. Согласно литературным данным, ПВП — наиболее показательный параметр для оценки водообеспеченности растений. Поскольку ночью при замедленной транспирации происходит постепенное восстановление потерянной за день влаги в растении до уровня, который определяет доступность или недоступность воды в почве (Слейчер, 1970; Молчанов, 2018).

Для определения недостатка водообеспеченности на интенсивность фотосинтеза мы, как и многие исследователи (Castell, Terradas, 1995; Jiang, Macdonald, Zwiazek, 1995; Kellomäki, Wang, 1996; Bauerle et al., 2003; Xu, Baldocchi, 2003), использовали зависимость газообмена фотосинтетических органов от предрассветного водного потенциала листьев или хвои (ПВП). В последнее время исследователи Карелии широко использовали в своих исследованиях водный потенциал растений (Придача и др., 2014, 2018, 2019; Сазонова, Придача, 2015; Сазонова и др., 2016, 2017; Тихова и др., 2017; Придача и др., 2018a, 2018b; Сазонова, Придача, 2020).

Результаты исследований показывают, что недостаток воды оказывает существенное негативное влияние на процесс фотосинтеза у различных видов древесных растений в естественных лесных экосистемах. Как отмечают L. Xu и D.D. Baldocchi (2003), это связано с тем, что недостаток воды может ограничивать доступность углекислого газа для растения, что в свою очередь может снижать скорость фотосинтеза.

В настоящей работе представлены результаты исследований зависимости интенсивности фотосинтеза от солнечной радиации предрассветного водного потенциала трех древесных пород: дуба, сосны и ели. Определяли, при каких условиях водообеспеченности, ПВП, саженцы древесных пород, произрастающие на открытом месте, устойчивы к недостатку влаги, при каком недостатке водообеспечения (при каких значениях ПВП) у этих пород *интенсивность фотосинтеза падает до отрицательных значений*.

МЕТОДИКА И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования газообмена 6-летних саженцев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели обыкновенной (*Picea abies* L.) и дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) проводились в Серебряноборском опытном лесничестве — филиале Института лесоведения РАН (55°45'N, 37°20'E, Московская обл., зона смешанных лесов), в условиях постепенного искусственного иссушения почвы. За несколько лет до начала эксперимента 2-летние сеянцы были посажены в 15-литровые деревянные ящики 30×30×30 см, которые в год исследования (2020) стояли на открытом месте под навесом из прозрачного поликарбоната. Высота саженцев во время исследования была 0.8–1.2 м. В течение всего вегетационного периода исследования выполняли на одном и том же растении каждой древесной породы. По мере иссушения почвы саженцы поливались, когда интенсивность фотосинтеза приближалась к нулю. Оценку водообеспеченности оценивали на основе ПВП листьев или хвои, определяемого перед рассветом в камере давления (Scholander et al., 1965; Рахи, 1973; Молчанов, 2007).

Измерение интенсивности фотосинтеза проводили на побеге текущего года в южной части кроны с помощью камер по открытой схеме. Измерения

концентрации CO₂ определяли с помощью портативного инфракрасного газоанализатора LI-840 (Li-Cor, США). На всех саженцах интенсивность фотосинтеза определяли круглосуточно поочередно, через каждые полчаса.

Показания газоанализатора регистрировали логгером (EMS Mini 32, Чехия). Одновременно регистрировали температуру воздуха и приходящую суммарную солнечную радиацию, которую определяли термоэлектрическим пиранометром Янишевского (СССР), установленным в непосредственной близости от растений. Расход воздуха через камеры с листом или охвоенным побегом регулировался и контролировался поплавковым расходомером с игольчатым вентиляем типа РС-3А. Интенсивность фотосинтеза пересчитывалась на единицу площади проекции хвои или односторонней поверхности листа, находящегося в экспозиционной камере.

Регистрация значений газообмена CO₂, температуры и солнечной радиации проводилась непрерывно с помощью оригинального прибора, изготовленного в нашей лаборатории, который позволяет поочередно записывать данные газообмена с экспозиционных камер в течение нескольких суток. Опрос камер проводился каждые полчаса. В течение 2.5 мин определялась концентрация CO₂ во входящем в камеру воздухе и в течение 2.5 мин в воздухе, выходящем из экспозиционной камеры. Автоматическое устройство, изготовленное на основе трехходовых пневмопереключателей, обеспечивало непрерывный поток воздуха через каждую экспозиционную камеру независимо от того, поступал ли воздух в газоанализатор. Интенсивность фотосинтеза облиственного или охвоенного побега в камере рассчитывался как функция разности концентраций CO₂ между выходящим и входящим в камеру воздухом, скорости воздушного потока и площади листы или хвои, находящейся в камере (Молчанов, 2010, 2014). Полученные данные сохранялись в логгер, из которого в дальнейшем переписывались в компьютер для дальнейшей обработки.

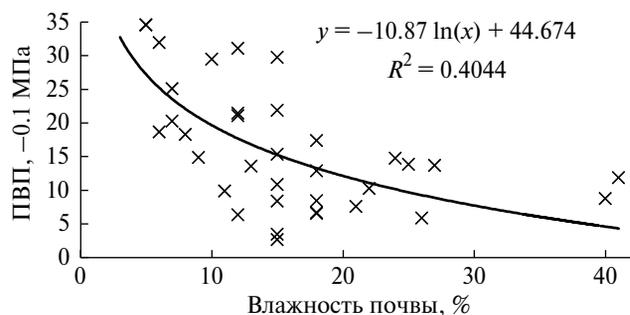


Рис. 1. Взаимосвязь предрассветного водного потенциала и относительной влажности почвы в вегетационных сосудах с саженцами древесных пород.

Почва в вегетационных сосудах дерново-слабоподзолистая супесчаная, была взята в сосняке разнотравном на территории Серебряноборского лесничества. При определении ПВП в это же время определяли влажность почвы термостатическим методом. Взаимосвязь ПВП и влажности почвы в сосудах с саженцами показана на рис. 1. При построении графиков зависимости фотосинтеза от водообеспеченности использовали ПВП листа (хвои) конкретного саженца.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На фотосинтез растений на открытом месте наиболее сильное влияние оказывают солнечная радиация и недостаток водообеспечения. Как показали результаты многих исследований (Bosian, 1968; Слемнев, 1969; и др.), включая наши предыдущие (Молчанов, 1983, 1996, 2007), в течение дня зависимость фотосинтеза от солнечной радиации изменяется, что хорошо видно по суточному ходу фотосинтеза.

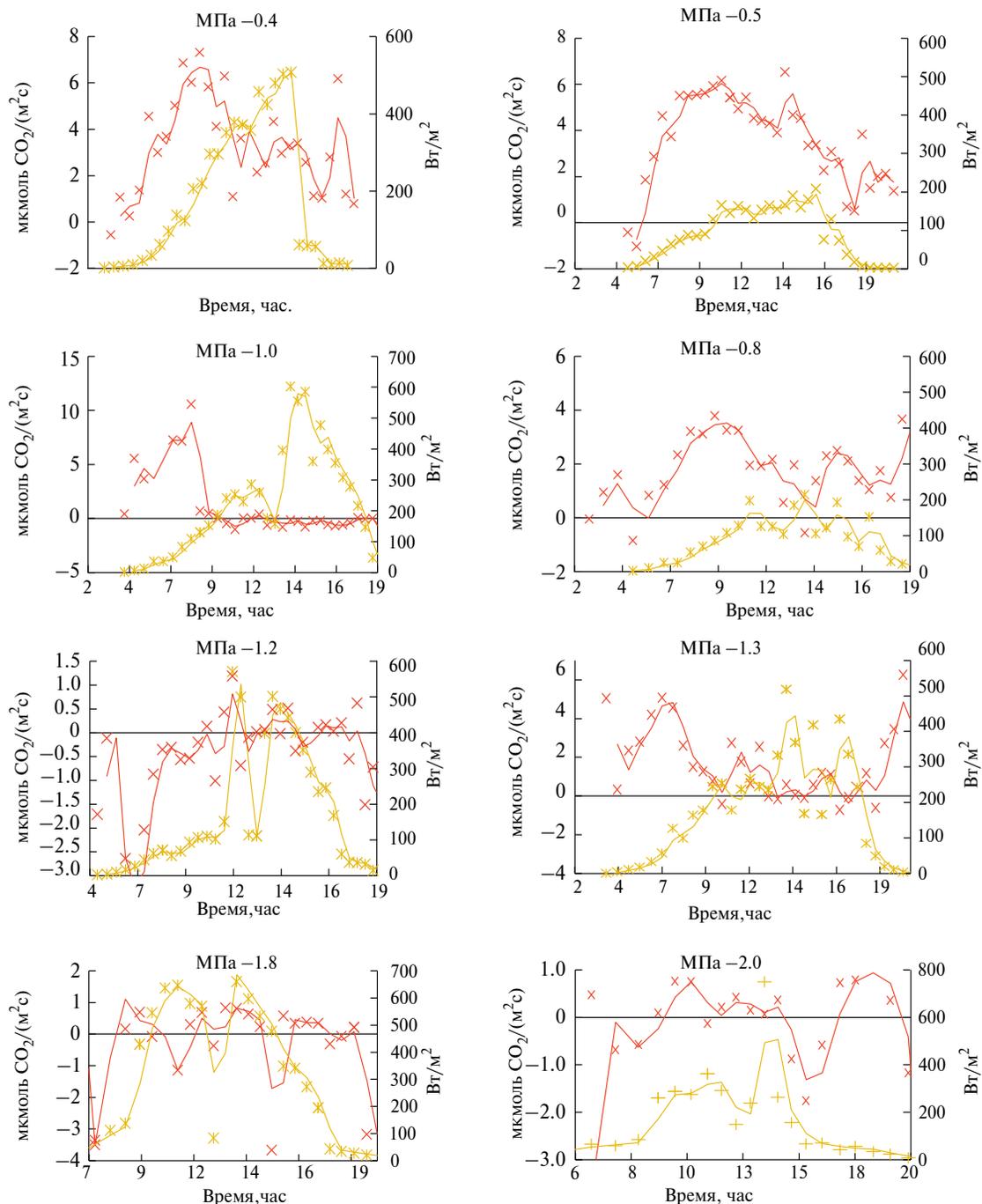


Рис. 2. Дневной ход интенсивности фотосинтеза саженца ели в дни с переменной (слева) и сплошной облачностью (справа) при различной водообеспеченности, — МПа: — интенсивность фотосинтеза, — интенсивность солнечной радиации.

Рассмотрим, как изменяется интенсивность фотосинтеза ели в течение дня при разном недостатке водообеспечения, выражаемом величинами ПВП, в дни с переменной облачностью и в дни практически со сплошной облачностью (рис. 2). Видно, что при относительно достаточном водообеспечении (ПВП = -0.4 МПа), ель в малооблачный день имеет классический двугорбый ход фотосинтеза

с провалом в полуденные часы, когда солнечная радиация становится выше 200 Вт м^{-2} . В день со сплошной облачностью полуденного провала не наблюдается, но несмотря на то, что интенсивность солнечной радиации была ниже 200 Вт м^{-2} , фотосинтез постепенно снижался.

Когда водообеспеченность стала недостаточной при переменной облачности (ПВП = $-0.8 \div$

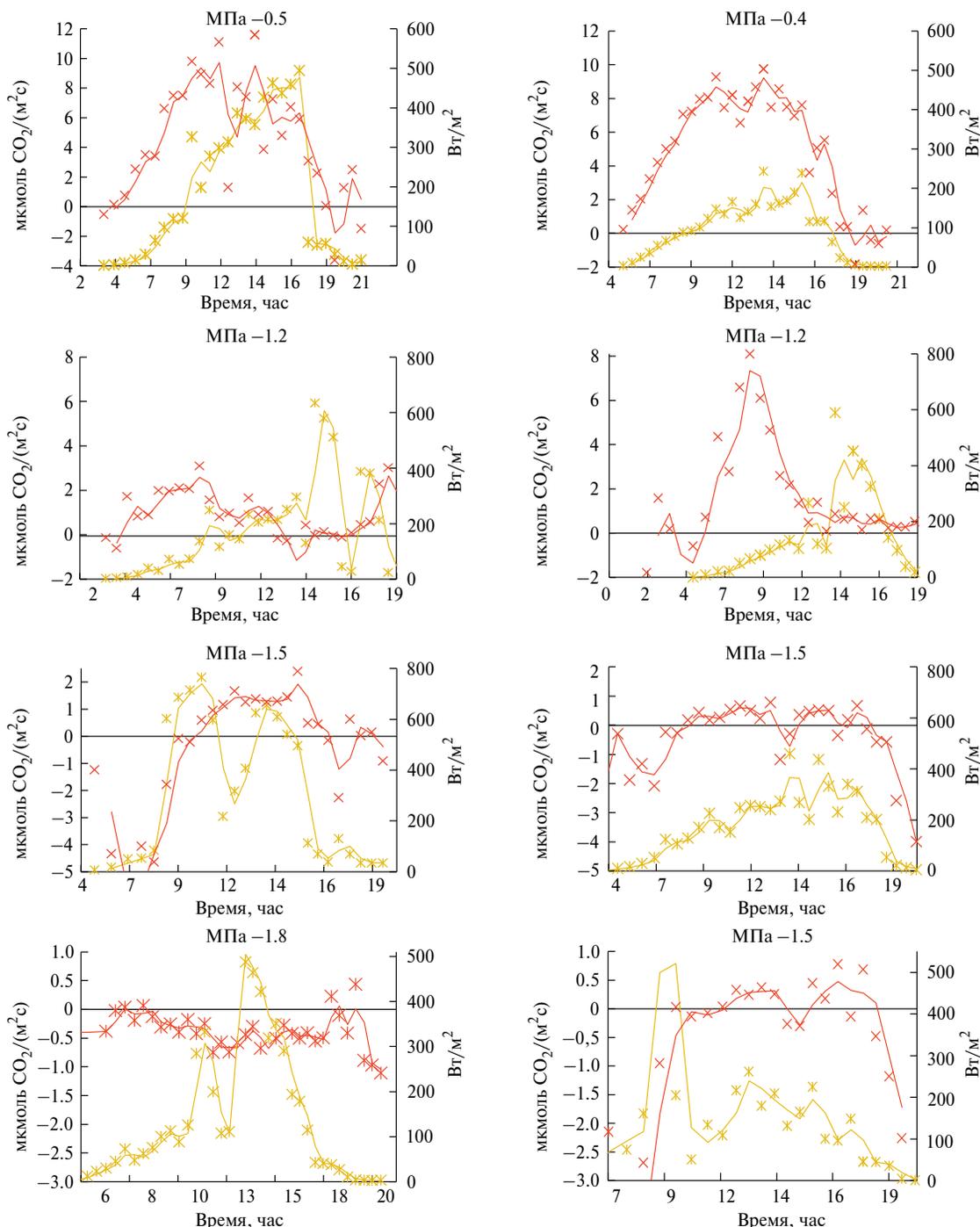


Рис. 3. Дневной ход интенсивности фотосинтеза саженца сосны в дни с различной водообеспеченностью ($-$ МПа) при переменной (слева) и сплошной облачности (справа): 1 — интенсивность фотосинтеза, 2 — интенсивность солнечной радиации.

÷ -1.0 МПа), интенсивность фотосинтеза в полуденные часы снизилась практически до нуля. В облачный день при таком же недостатке влаги в полуденные часы, несмотря на то что солнечная радиация была ниже 200 Вт м^{-2} , все равно наблюдалось постепенное снижение интенсивности фотосинтеза. И в утренние, и в вечерние часы она была ниже, чем в дни с оптимальным водообеспечением. При ПВП = $-1.3 \div -1.8$ МПа в дни с переменной облачностью интенсивность фотосинтеза ели в течение всего дня стала практически нулевой. В дни со сплошной облачностью интенсивность фотосинтеза наблюдалась только при ПВП -1.3 МПа (рис. 2).

У сосны дневные изменения фотосинтеза при изменении водообеспеченности в дни с переменной и сплошной облачностью показаны на рис. 3. Так же, как и у ели, при оптимальной водообеспеченности (ПВП = $-0.4 \div -0.5$ МПа), интенсивность фотосинтеза достигает максимальных значений в утренние часы, после полудня, как и у ели, незначительно снижается, полуденной депрессии фотосинтеза не наблюдается. При снижении водообеспечения до ПВП = -1.2 МПа дневной ход фотосинтеза сосны становится двугорбым, в полуденные часы интенсивность фотосинтеза снижается почти до нуля. В день с переменной облачностью интенсивность в утренние часы снизилась по сравнению с условиями оптимальной водообеспеченности более чем в два раза, а при сплошной облачности несколько меньше. С дальнейшим увеличением недостатка влаги интенсивность фотосинтеза снижается в еще большей степени. При ПВП = -1.5 МПа интенсивность фотосинтеза еще имела незначительные положительные значения ($0.5 \div 1.5$ мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$), а при достижении ПВП -1.8 МПа интенсивность фотосинтеза снижается до нуля или даже до отрицательных значений.

Дневные изменения фотосинтеза саженца дуба при изменении водообеспеченности в дни с переменной и сплошной облачностью представлены на рис. 4. Как у ели и сосны, при оптимальной водообеспеченности (ПВП = $-0.4 \div -0.5$ МПа) интенсивность фотосинтеза достигает максимальных значений, полуденной депрессии фотосинтеза не наблюдается, интенсивность фотосинтеза следует изменениям солнечной радиации. Но уже с дальнейшим увеличением недостатка водообеспечения интенсивность фотосинтеза начинает снижаться. При ПВП = -1.0 МПа в малооблачный день интенсивность фотосинтеза снижается в три раза, а при сплошной облачности — в два раза. Увеличение недостатка водообеспеченности до ПВП = $-1.5 \div -1.8$ МПа приводит к снижению интенсивности фотосинтеза до минимальных значений, однако еще большее увеличение недостатка влаги до ПВП = $-2.5, -3.5$ МПа и даже до -4 МПа не приводит в дневное время к отрицательным значениям интенсивности фотосинтеза.

Таким образом, фотосинтез у всех древесных пород одинаково реагировал на изменения недостатка влаги (ПВП). При водообеспечении -0.4 МПа все саженцы имеют интенсивность фотосинтеза с максимальными значениями, в полуденные часы не обнаруживается снижения интенсивности фотосинтеза. Но когда водообеспечение снижается до -1.0 МПа, интенсивность фотосинтеза снижается в два-три раза. В дни со сплошной облачностью снижение происходит несколько меньше, так как отсутствуют прямые солнечные лучи и подавления интенсивности фотосинтеза не происходит. Дальнейшее увеличение недостатка водообеспечения до ПВП = $-1.5 \div -1.8$ МПа у всех пород приводит к снижению интенсивности фотосинтеза до минимальных значений, особенно в малооблачные дни.

На примере сосны рассмотрим, как изменяется среднедневная интенсивность фотосинтеза от солнечной радиации при оптимальной и при недостаточной водообеспеченности. При построении среднедневной зависимости интенсивности фотосинтеза от среднедневной солнечной радиации оказалось, что с увеличением интенсивности солнечной радиации за день интенсивность фотосинтеза при оптимальном водообеспечении (-0.5 МПа) увеличивается (рис. 5, А), тогда как при недостаточном водообеспечении ($-1.4 \div -1.7$ МПа) среднедневная интенсивность фотосинтеза снижается (рис. 5, Б). Если при недостаточном водообеспечении при среднедневной солнечной радиации $150 \div 200 \text{ Вт м}^{-2}$ интенсивность фотосинтеза была около 0, то при оптимальном водообеспечении она была около $6 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. При среднедневной солнечной радиации 100 Вт м^{-2} при недостаточном водообеспечении среднесуточная интенсивность фотосинтеза была около $2 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, а при оптимальной водообеспеченности — около $5 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$.

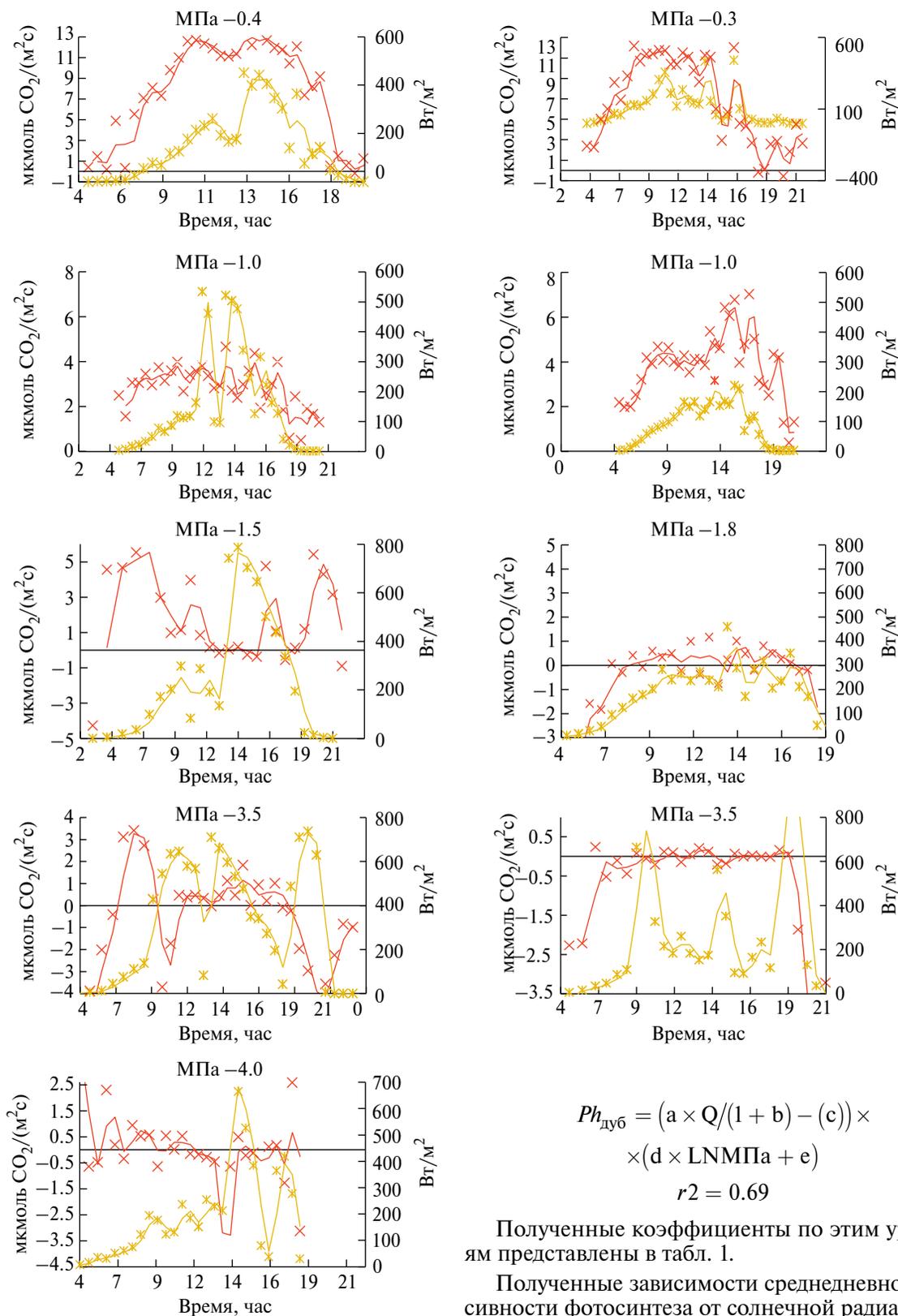
Следовательно, зависимость фотосинтеза от солнечной радиации значительно различается в разных условиях водообеспеченности. Поэтому мы вывели уравнение зависимости фотосинтеза от солнечной радиации и от водообеспеченности (ПВП). Зависимость интенсивности фотосинтеза CO_2 (Ph) от интенсивности солнечной радиации (Q) и предрассветного водного потенциала (ПВП) рассчитывали с помощью нелинейной регрессии по формулам (1), (2) и (3):

$$Ph_{\text{ель}} = (a \times Q / (1 + b \times Q) - (c)) \times (d \times \text{МПа}^2 + (e) \text{МПа} + h) \quad (1)$$

$$r^2 = 0.50$$

$$Ph_{\text{сосна}} = (a \times Q / (1 + b \times Q) - (c)) + (d + \text{МПа}^2 + (e) \times \text{МПа} + h) \quad (2)$$

$$r^2 = 0.60$$



$$Ph_{\text{дуб}} = (a \times Q / (1 + b) - (c)) \times (d \times \text{LNMPa} + e) \quad (3)$$

$r^2 = 0.69$

Полученные коэффициенты по этим уравнениям представлены в табл. 1.

Полученные зависимости средней интенсивности фотосинтеза от солнечной радиации и от водообеспеченности (ПВП) (рис. 6) показали, что:

Рис. 4. Дневной ход интенсивности фотосинтеза саженца дуба в дни с переменной (слева) и сплошной облачностью (справа) при разной водообеспеченности (МПа): 1 — интенсивность фотосинтеза, 2 — интенсивность солнечной радиации.

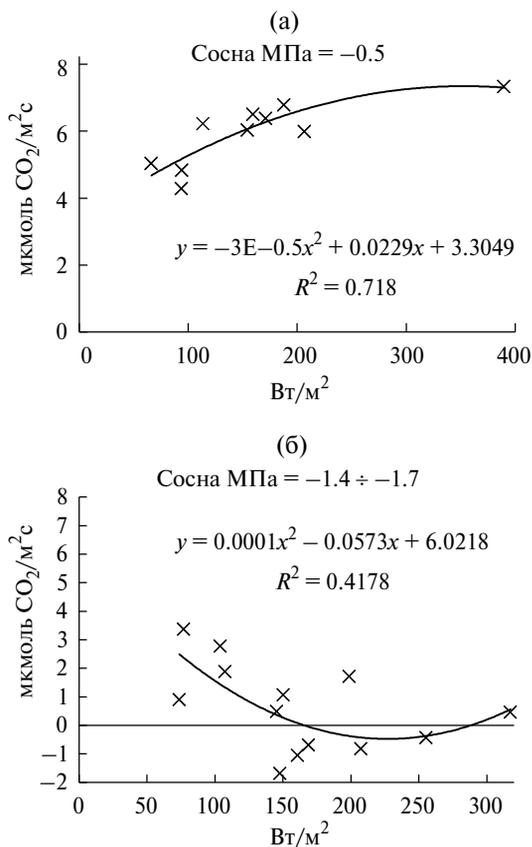


Рис. 5. Зависимость средней интенсивности фотосинтеза сосны от средней интенсивности солнечной радиации: (а) — при оптимальном водообеспечении (-0.5 МПа), (б) — при недостаточном водообеспечении (-1.4 ÷ -1.7 МПа).

1) Ель из трех исследуемых пород наиболее требовательна к водообеспеченности и при ПВП около -1.0 МПа снижает интенсивность фотосинтеза в два раза, при ПВП, равной -1.5 МПа, среднесуточная интенсивность фотосинтеза падает до нуля.

2) Сосна занимает промежуточное положение по требовательности к водообеспечению, при ПВП около -1.0 МПа интенсивность фотосинтеза у нее снижается на 40%, при -1.5 МПа — на 80%, а при ПВП = -1.8 МПа среднесуточная интенсивность фотосинтеза становится около нуля.

3) Дуб наиболее устойчив к недостатку водообеспеченности: при ПВП = -1.0 МПа его интенсивность фотосинтеза снижается на 40%, а при -1.5 МПа —

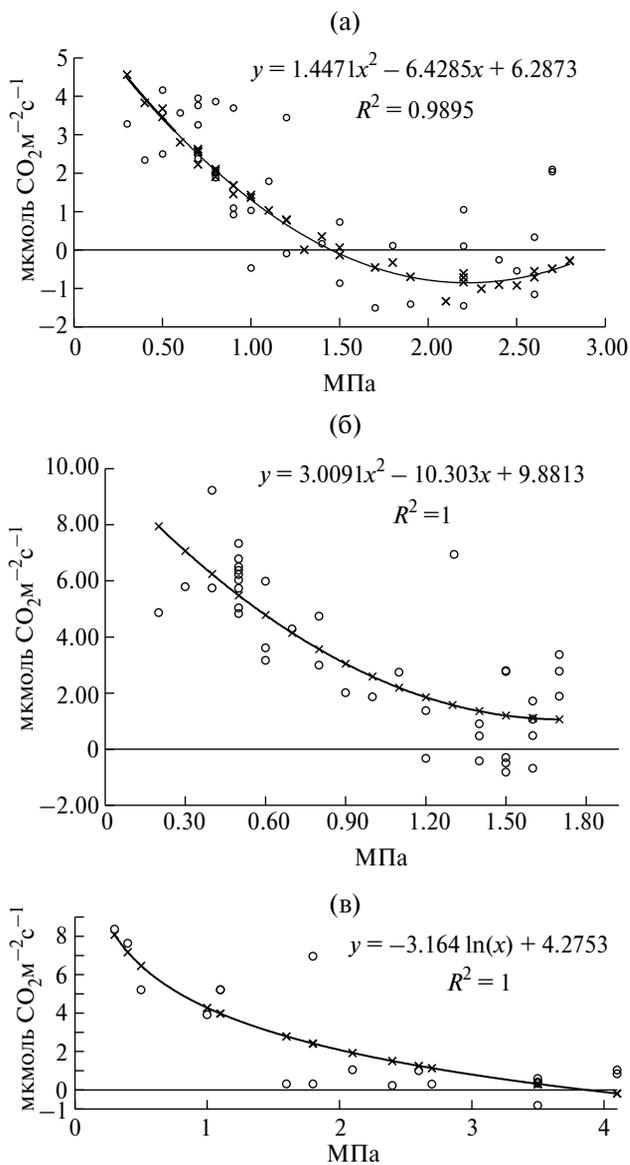


Рис. 6. Зависимость средней интенсивности фотосинтеза от водообеспеченности (-МПа) и солнечной радиации (Q) для саженцев ели (а), сосны (б), дуба (в).

на 60%, при -2.5 МПа — на 85%, а при -3.5 ÷ -4.0 МПа его среднесуточная интенсивность фотосинтеза становится близкой к нулю.

Таблица 1. Коэффициенты в уравнениях зависимости средней интенсивности фотосинтеза от средней дневной солнечной радиации и водообеспеченности (ПВП) и коэффициент корреляции экспериментальных и расчетных данных

Порода	a	b	c	d	E	h	Коэффициент корреляции
Ель	0.077209	0.033971	-1.67729	1.425175	-6.346974	2.695723	0.6158
Сосна	-12.8466	26.52787	-5.66254	3.009116	-10.3026	4.70293	0.788
Дуб	-0.5807	3.802388	-0.3558	-9.29164	12.55391	—	0.851

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, исследования показали, что суточный ход интенсивности фотосинтеза изменяется в разной степени при оптимальной и недостаточной водообеспеченности у саженцев всех исследуемых пород. Наиболее устойчивыми к недостатку влаги были саженцы дуба, затем сосны. Наиболее требовательными к водообеспеченности были саженцы ели. При ПВП, равной -0.5 МПа, саженцы всех трех пород имеют максимальную интенсивность фотосинтеза. У дуба интенсивность фотосинтеза снижается в два раза при достижении -1.1 МПа, а у сосны и ели — при -0.8 МПа. Интенсивность фотосинтеза падает до нуля у дуба при ПВП, равном -3.0 МПа, у сосны — при $-1.6 \div -1.8$ МПа, у ели — при -1.5 МПа. Однако гибнуть сеянцы при таких показателях будут не сразу, а через какое-то время, в зависимости от расхода ассимилятов, накопленных за предыдущий период. В. Лархер (1978) приводит близкие к нашим результаты исследований, в которых у пихты бальзамической *Abies balsamea* после недельного пребывания при влажности почвы ниже уровня устойчивого завядания интенсивность фотосинтеза после полива восстановилась лишь на 20%.

* * *

Авторы выражают благодарность к. б. н. А.И. Гурцеву за техническую помощь и организацию в проведении полевых исследований и обсуждение результатов, к. б. н. И.А. Уткиной за предательное редактирование текста статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вотчал Е.Ф., Толмачев И.М. Исследования по ассимиляции CO_2 сельскохозяйственными растениями в природных условиях // Дневник Всесоюзного Съезда ботаников. М.: Изд-во МГУ, 1926. С. 47–49.
- Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.
- Молчанов А.Г. Баланс CO_2 в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. Тула: Гриф и К, 2007. 284 с.
- Молчанов А.Г. Мониторинг эколого-физиологических показателей в экосистемах // Серебряноборское опытное лесничество: 65 лет лесного мониторинга. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. С. 112–129.
- Молчанов А.Г. CO_2 древостоев в естественных условиях // Фотосинтетическая деятельность и продукционные процессы фитоценозов. Выпуск 1. Орел: Изд-во Орловского ГАУ, 2014. С. 63–88.
- Молчанов А.Г., Молчанова Т.Г., Мамаев В.В. Физиологические процессы у сеянцев дуба черешчатого при недостатке влаги // Лесоведение. 1996. № 1. С. 54–64.
- Оканенко Ф.С., Починков Х.Н. Влияние различного водного режима на интенсивность фотосинтеза // Проблемы фотосинтеза. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 566–577.
- Придача В.Б., Новичонок Е.В., Николаева Н.Н., Иванова Д.С., Сазонова Т.А. Влияние аммонийного азота на морфофизиологические показатели двух форм *Betula pendula* (Betulaceae) // Растительные ресурсы. 2018. Т. 54. № 2. С. 213–235.
- Придача В.Б., Новичонок Е.В., Сазонова Т.А. Влияние азота на водный и углеродный обмен листа *Betula pendula* и *B. pubescens* (Betulaceae) // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50. № 2. С. 194–204.
- Придача В.Б., Тихова Г.П., Сазонова Т.А. Влияние абиотических факторов на водообмен хвойного и лиственного древесных растений. // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2018. № 12. С. 76–86.
- Придача В.Б., Ольчев А.В., Сазонова Т.А., Тихова Г.П. Параметры $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена древесных растений как инструмент мониторинга и оценки состояния природной среды // Успехи современного естествознания. 2019. № 11. С. 25–30.
- Рахи М.О. Аппаратура для исследований компонентов водного потенциала листьев. // Физиология растений. 1973. Т. 20. С. 215–221.
- Слемнев Н.Н. Прирост фитомассы и фотосинтез хвои в сосновых древостоях различных полнот и типов леса. Автореф. дис... канд. биол. наук. Л.: ЛТА, 1969. 18 с.
- Сазонова Т.А., Болондинский В.К., Придача В.Б. Влияние водного дефицита хвои сосны обыкновенной на фотосинтез в условиях достаточного почвенного увлажнения // Лесоведение. 2017. № 4. С. 311–318.
- Сазонова Т.А., Болондинский В.К., Придача В.Б. Сопротивление движению влаги в проводящей системе сосны обыкновенной // Лесоведение. 2019. № 6. С. 556–566.
- Сазонова Т.А., Болондинский В.К., Придача В.Б., Новичонок Е.В. Влияние водного дефицита листа на фотосинтез березы повислой // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2016. № 10–4. С. 595–597.
- Сазонова Т.А., Придача В.Б. Влияние влагообеспеченности песчаных почв на параметры водообмена сосны обыкновенной в южной Карелии сосны обыкновенной в Южной Карелии // Лесоведение. 2015. № 6. С. 470–477.
- Сазонова Т.А., Придача В.Б. Влияние почвенных условий среднетаежного сосняка лишайникового на рост и показатели минерального и водного режима сосны обыкновенной // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 2020. № 11. С. 113–123.
- Тихова Г.П., Придача В.Б., Сазонова Т.А. Влияние температуры и относительной влажности воздуха на динамику водного потенциала деревьев *Betula pendula* (Betulaceae) // Сибирский лесной журнал. 2017. № 1. С. 56–64.
- Abrams M.D., Mostoller S.A. Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought // Tree Physiology. 1995. V. 15. P. 361–370.
- Bauerle W.L., Whitlow T.H., Setter T.L., Bauerle T.L., Vermeulen F.M. Ecophysiology of *Acer rubrum* seedlings from contrasting hydrologic habitats: growth, gas exchange, tissue water relations, abscisic acid and carbon isotope discrimination // Tree Physiology. 2003. V. 23. P. 841–850.
- Bosian G. Relationship between stomatal aperture, temperature, illumination, relative humidity and assimilation determined in the field by means of controlled environment plant chambers // Functioning of Terrestrial Ecosystems at the

- Primary Production Level: UNESCO Natural Resources Research Series. Copenhagen, 1968. V. 5. P. 321–328.
- Castel C., Terradas J. Water relations, gas exchange and growth of dominant and suppressed shoots of *Arbutus unedo* L. // *Tree Physiology*. 1995. V. 15. P. 405–409.
- Jiang Y., Macdonald S.E., Zwiazek J.J. Effects of cold storage and water stress on water relations and gas exchange of white spruce (*Picea glauca*) seedlings // *Tree Physiology*. 1995. V. 15. P. 267–273.
- Kaufmann M.R. Stomatal response of Engelmann spruce to humidity, light, and water stress // *Plant Physiology*. 1976. V. 57. P. 898–901.
- Kellomäki S., Wang K.Y. Photosynthetic responses to needle water potentials in Scots pine after a four-year exposure to elevated CO₂ and temperature // *Tree Physiology*. 1996. V. 16. P. 765–772.
- Monsi M., Saeki T. Über den Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion // *Japanese Journal of Botany*. 1953. V. 14. № 1. P. 22–55.
- Nutman P.S. Studies of the physiology of *Coffea arabica*. II. Stomatal movements in relation to photosynthesis under natural conditions // *Annales of Botany*. (Gr. Brit.). 1937. V. 1. P. 681–694.
- Polster H. Die physiologischen Grundlagen der Stoffherzeugung im Walde. München: Bayer Landwirtschaftsverlag, 1950. 96 s.
- Ronco F. Influence of high light intensity on survival of planted Engelmann spruce // *Forest Science*. 1970. V. 16. P. 331–339.
- Stoker O. Die photosynthetischen Leistungen der Steppen und Wüstenpflanzen // *Handbuch für der Pflanzen-physiologie*. Ser. B. Springer. 1960. Bd 5. H. 2. S. 460–491.
- Scholander P.F., Hammel H.N., Bradstreet E.D., Hemmingen E.H. Sap pressure in vascular plants // *Science*. 1965. V. 148. P. 339–346.
- Xu L., Baldocchi D.D. Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature // *Tree Physiology*. 2003. V. 23. P. 865–877.

Water Affecting Photosynthesis of Seedlings Growing in the Open

A.G. Molchanov^a, *, Ye.A. Belyaeva^a

^a Institute of Forest Science of the RAS
Sovetskaya st. 21, Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030, Russia
*E-mail: a.georgievich@gmail.com

An assessment of the decrease in the photosynthesis intensity due to the lack of moisture were carried out on 6-year-old oak, pine and spruce seedlings grown in containers in the open air within the Serebryanoborsky forestry district by the Institute of Forest Science of the RAS (Moscow region). We determined at which values of pre-dawn water potential (PWP) seedlings growing in the open are resistant to the lack of moisture. Almost all seedlings of these species with insufficient water supply have a depression of photosynthesis, which occurs more rapidly as the moisture deficit increases and at lower solar radiation. In case of an oak, when the PWP reaches –1.1 MPa, the intensity of photosynthesis decreases by half, and in case of pine and spruce — at a PWP equal to –0.8 MPa. For the oak, the intensity of photosynthesis drops to zero at –3.0 MPa, in pine — at –1.6 ÷ –1.8 MPa, in spruce — at –1.5 MPa. Thus, the most resistant to the lack of moisture is oak, then pine, and the most demanding in terms of water supply is spruce.

Key words: photosynthesis, pre-dawn water potential, oak seedlings, spruce seedlings, pine seedlings.

REFERENCES

- Abrams M.D., Mostoller S.A., Gas exchange, leaf structure and nitrogen in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought, *Tree Physiology*, 1995, Vol. 15, pp. 361–370.
- Bauerle W.L., Whitlow T.H., Setter T.L., Bauerle T.L., Vermeulen F.M., Ecophysiology of *Acer rubrum* seedlings from contrasting hydrologic habitats: growth, gas exchange, tissue water relations, abscisic acid and carbon isotope discrimination, *Tree Physiology*, 2003, Vol. 23, pp. 841–850.
- Bosian G., Relationship between stomatal aperture, temperature, illumination, relative humidity and assimilation determined in the field by means of controlled environment plant chambers, In: *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level*, UNESCO Natural Resources Research Series, Copenhagen, 1968, Vol. 5, pp. 321–328.
- Castel C., Terradas J., Water relations, gas exchange and growth of dominant and suppressed shoots of *Arbutus unedo* L., *Tree Physiology*, 1995, Vol. 15, pp. 405–409.
- Jiang Y., Macdonald S.E., Zwiazek J.J., Effects of cold storage and water stress on water relations and gas exchange of white spruce (*Picea glauca*) seedlings, *Tree Physiology*, 1995, Vol. 15, pp. 267–273.
- Kaufmann M.R., Stomatal response of Engelmann spruce to humidity, light, and water stress, *Plant Physiology*, 1976, Vol. 57, pp. 898–901.
- Kellomäki S., Wang K.Y., Photosynthetic responses to needle water potentials in Scots pine after a four-year exposure to elevated CO₂ and temperature, *Tree Physiology*, 1996, Vol. 16, pp. 765–772.
- Larkher V., *Ekologiya rastenii* (Plant ecology), Moscow: Progress, 1978, 185 p.

- Molchanov A.G., *Balans CO₂ v ekosistemakh sosnyakov i dubrav v raznykh lesorastitel'nykh zonakh* (CO₂ balance in ecosystems of pine forests and oak forests in various zones of forest sites), Tula: Grif i K, 2007, 284 p.
- Molchanov A.G., CO₂ drevostoev v estestvennykh usloviyakh (CO₂ of forests stands in vivo), In: *Fotosinteticheskaya deyatel'nost' i produktsionnye protsessy fitotsenozov* (Photosynthetic activity and production processes of phytocenoses), Orel: Izd-vo Orel GAU, 2014, Vol. 1, pp. 63–88.
- Molchanov A.G., Molchanova T.G., Mamaev V.V., Fiziologicheskie protsessy u seyantsev duba chereschatogo pri nedostatke vlagi (Physiological processes in *Quercus robur* seedlings under water deficit), *Lesovedenie*, 1996, No. 1, pp. 54–64.
- Molchanov A.G., Monitoring ekologo-fiziologicheskikh pokazatelei v ekosistemakh (Monitoring of ecological and physiological indicators in ecosystems), In: *Serebryanoborskoe opytnoe lesnichestvo: 65 let lesnogo monitoringa* (Serebryanyi Bor trial forestry: 65 years of monitoring), Moscow: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010, pp. 112–129
- Monsi M., Saeki T., Über den Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduction, *Japanese Journal of Botany*, 1953, Vol. 14, No. 1, pp. 22–55.
- Nutman P.S., Studies of the physiology of *Coffea arabica*. II. Stomatal movements in relation to photosynthesis under natural conditions, *Annales of Botany*, (Gr. Brit.), 1937, Vol. 1, pp. 681–694.
- Okanenko F.S., Pochinok K.N., Vliyanie razlichnogo vodnogo rezhima na intensivnost' fotosinteza (The influence of different water regimes on the intensity of photosynthesis), In: *Problemy fotosinteza (Issues of photosynthesis)* Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1959, pp. 566–577.
- Polster H., *Die physiologischen Grundlagen der Stoffzeugung im Walde*, München: Bayer Landwirtschaftsverlag, 1950, 96 p.
- Pridacha V.B., Novichonok E.V., Nikolaeva N.N., Ivanova D.S., Sazonova T.A., Vliyanie ammoniynogo azota na morfofiziologicheskie pokazateli dvukh form *Betula pendula* (Betulaceae) (Effects of ammonium nitrogen on morphophysiological parameters of two *Betula pendula* (Betulaceae) forms), *Rastitel'nye resursy*, 2018, Vol. 54, No. 2, pp. 213–235.
- Pridacha V.B., Novichonok E.V., Sazonova T.A., Vliyanie azota na vodnyi i uglerodnyi obmen lista *Betula pendula* i *B. pubescens* (Betulaceae) (Effects of nitrogen on water and carbon exchange in the *Betula pendula* and *B. pubescens* (Betulaceae) leaf), *Rastitel'nye resursy*, 2014, Vol. 50, No. 2, pp. 194–204.
- Pridacha V.B., Ol'chev A.V., Sazonova T.A., Tikhova G.P., Parametry CO₂/N₂O-obmena drevesnykh rastenii kak instrument monitoringa i otsenki sostoyaniya prirodnoi sredy (Parameters of CO₂/H₂O-exchange in woody plants as an instrument to monitor and evaluate environmental conditions), *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 2019, No. 11, pp. 25–30.
- Pridacha V.B., Tikhova G.P., Sazonova T.A., Vliyanie abioticheskikh faktorov na vodoobmen khvoynogo i listvennogo drevesnykh rastenii (The effect of abiotic factors on water exchange in coniferous and deciduous plants), *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk*, 2018, No. 12, pp. 76–86.
- Rakhi M.O., Apparatura dlya issledovaniy komponentov vodnogo potentsiala list'ev (Equipment for studying leaf water potential components), *Fiziologiya rastenii*, 1973, Vol. 20, pp. 215–221.
- Ronco F., Influence of high light intensity on survival of planted Engelmann spruce, *Forest Science*, 1970, Vol. 16, pp. 331–339.
- Sazonova T.A., Bolondinskii V.K., Pridacha V.B., Novichonok E.V., Vliyanie vodnogo defitsita lista na fotosintez berezy povisloi (The effect of water deficit in leaves on photosynthesis in Silver birch), *Mezhdunarodnyi zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy*, 2016, No. 10–4, pp. 595–597.
- Sazonova T.A., Bolondinskii V.K., Pridacha V.B., Soprotivlenie dvizheniyu vlagi v provodyashchei sisteme sosny obyknovnoy (Resistance to moisture transport in the conductive system of Scots pine), *Lesovedenie*, 2019, No. 6, pp. 556–566.
- Sazonova T.A., Bolondinskii V.K., Pridacha V.B., Vliyanie vodnogo defitsita khvoi sosny obyknovnoy na fotosintez v usloviyakh dostatochnogo pochvennogo uvlazhneniya (The effect of water deficit in needles on photosynthesis of the Scots pine under normal soil moistening), *Lesovedenie*, 2017, No. 4, pp. 311–318.
- Sazonova T.A., Pridacha V.B., Vliyanie pochvennykh uslovii srednetaezhnogo sosnyaka lishainikovogo na rost i pokazateli mineral'nogo i vodnogo rezhima sosny obyknovnoy (The effect of soil conditions on growth and parameters of the mineral and water metabolism in Scots pine in a middle-taiga lichen-type pine forest), *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk*, 2020, No. 11, pp. 113–123.
- Sazonova T.A., Pridacha V.B., Vliyanie vlogoobespechennosti peschanykh pochv na parametry vodoobmena sosny obyknovnoy v Yuzhnoy Karelii (The effect of moisture availability of sandy soils on water exchange of Scots pine in Southern Karelia), *Lesovedenie*, 2015, No. 6, pp. 470–477.
- Scholander P.F., Hammel H.N., Bradstreet E.D., Hemmingen E.H., Sap pressure in vascular plants, *Science*, 1965, Vol. 148, pp. 339–346.
- Slemnev N.N., *Prirost fitomassy i fotosintez khvoi v sosnykh drevostoyakh razlichnykh polnot i tipov lesa. Avtoref. dis. kand. biol. nauk* (Growth of phytomass and photosynthesis of needles in pine forest stands of various thicknesses and forest types. Extended abstract of Candidate's biol. sci. thesis), Leningrad: LTA, 1969, 18 p.
- Stoker O., Die photosynthetischen Leistungen der Steppen und Wüstenpflanzen, In: *Handbuch für der Pflanzen-physiologie*. Ser. B., Berlin, Heidelberg: Springer. 1960, Vol. 5, H. 2, pp. 460–491.
- Tikhova G.P., Pridacha V.B., Sazonova T.A., Vliyanie temperatury i otnositel'noi vlazhnosti vozdukha na dinamiku vodnogo potentsiala derev'ev *Betula pendula* (Betulaceae) (The influence of air temperature and relative humidity on dynamics of water potential in *Betula pendula* (Betulaceae) trees), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2017, No. 1, pp. 56–64.
- Votchak E.F., Tolmachev I.M., Issledovaniya po assimilyatsii CO₂ sel'skokhozyaistvennyimi rasteniyami v prirodnykh usloviyakh (Research on CO₂ assimilation by agricultural plants in natural conditions), In: *Dnevnik Vsesoyuznogo S'ezda botanikov* (Diary of the All-Union Congress of Botanists), Moscow: Izd-vo MGU, 1926, pp. 47–49.
- Xu L., Baldocchi D.D., Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature, *Tree Physiology*, 2003, Vol. 23, pp. 865–877.