

УДК 582.632:581.132:581.52

ИССЛЕДОВАНИЕ КОЭФФИЦИЕНТА ПРОПУСКАНИЯ ФАР КОРОЙ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ И КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

В. К. Болондинский*, Л. М. Виликайнен

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», Петрозаводск, Россия
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*bolond@krc.karelia.ru

Изучали пропускание фотосинтетически активной радиации (ФАР) корой стволов и ветвей у 13-летних деревьев березы повислой *Betula pendula* Roth и карельской березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti (сем. Betulaceae). Использовался датчик ФАР, входящий в систему газоанализатора LI-6200 (LI-COR). Получена зависимость коэффициента пропускания ФАР (Tr) феллемой в зависимости от диаметров ветвей и стволов. Уже у двухлетних побегов *B. pendula* var. *carelica* наблюдалось снижение Tr на 20–30 % по сравнению с *B. pendula*. По мере увеличения диаметра ствола интенсивность ФАР, прошедшей через феллему, значительно падала, что, вероятно, связано с образованием в ней бетулина. При диаметре ствола 20–40 мм под берестой на хлоренхиме у *B. pendula* и *B. pendula* var. *carelica* наблюдали соответственно ФАР 200 и 40 мкмоль м⁻² с⁻¹. При толщине ствола 50 мм эти величины составляли 60 и 10 мкмоль м⁻² с⁻¹. Еще большее различие в Tr наблюдали для величин пропускания ФАР корой. У карельской березы, в связи со значительным снижением ФАР на хлоренхиме и во внутренних частях коры, поглощение углекислоты слабое, а во внешних слоях ксилемы в нижней части ствола может вовсе отсутствовать уже в раннем возрасте. Высказано предположение, что это может приводить к замедлению процессов восстановления водных тяжей, нарушаемых во время засухи из-за эмболии. Данное обстоятельство приводит к ограничению ростовых процессов у верхушечных побегов.

Ключевые слова: *Betula pendula* Roth; *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet Ahti; коэффициент пропускания ФАР; толщина коры; феллема

Для цитирования: Болондинский В. К., Виликайнен Л. М. Исследование коэффициента пропускания ФАР корой березы повислой и карельской березы // Труды Карельского научного центра РАН. 2022. № 7. С. 28–37. doi: 10.17076/eb1511

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

V. K. Bolondinskii*, L. M. Vilikainen. INVESTIGATION OF PHAR TRANSMISSION THROUGH BARK IN SILVER BIRCH AND KARELIAN BIRCH

Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *bolond@krc.karelia.ru

Photosynthetically active radiation (PhAR) transmitted through bark and phellem was studied in 13-year-old silver birch (*Betula pendula* Roth) and Karelian birch (*B. pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti). Quantum sensor of the LI-6200 Portable Photosynthesis System was used. A correlation was found between PhAR transmission (Tr) through phellem and the stem diameter. In two-year-old shoots, Tr in *Betula pendula* var. *carelica* was 20–30 % lower than in *Betula pendula* Roth. As stem diameter increased, PhAR transmission through phellem decreased considerably. This was probably due to betulin production. When stem diameters were 20–40 mm, PhAR on chlorenchyma was 200 and 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in *B. pendula* Roth and *B. pendula* var. *carelica*, respectively. When stem diameter was 50 mm, the respective values were 60 and 10 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Even greater differences in Tr were observed for PhAR transmission through bark. Because of the much lower PhAR on chlorenchyma and in the bark interior, CO_2 absorption in *Betula pendula* var. *carelica* is weak or can even be absent at all in external xylem layers in the bottom part of the trunk at early age already. We hypothesize that this can slow down recovery processes in water strands embolized during droughts. This circumstance restrains growth processes in apical stems.

Keywords: *Betula pendula* Roth; *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet Ahti; PhAR transmission coefficient; bark thickness; phellem

For citation: Bolondinskii V. K., Vilikainen L. M. Investigation of par transmission through bark in Silver birch and Karelian birch. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2022. No. 7. P. 28–37. doi: 10.17076/eb1511

Funding. The studies were funded from the federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute KarRC RAS).

Введение

В последние десятилетия исключительно важное внимание уделяется исследованию CO_2 -газообмена стволов и ветвей древесных растений [Pfanzen et al., 2002]. Одним из основных факторов, влияющих на интенсивность фотосинтеза коры и ксилемы, является солнечная радиация. Древесные стебли обладают морфологическими характеристиками, которые в большой степени определяют количество и качество света, достигающего хлоренхимы, внутренних слоев коры и ксилемы. Помимо этого, строение различных частей коры создает значительные препятствия на пути углекислого газа к хлоропластам хлоренхимы и другим структурам кортекса. Стебли покрыты пробковевшими перидермальными слоями, которые сильно ограничивают газообмен. Кроме того, перидерма имеет низкое количество (на единицу площади) чечевичек по сравнению с устьицами на листьях, что также снижает газообмен [Lendzian, 2006; Wittmann, Pfanzen, 2008]. Камбий и кора тоже могут создавать значительные барьеры для диффузии газа [Steppe

et al., 2007]. К тому же стебли являются крупными органами с высокой дыхательной активностью, особенно во внешних частях, и концентрация CO_2 в хлоропластах может быть существенно выше, чем в атмосфере. Большинство работ, касающихся фотосинтеза коры, основываются на измерениях CO_2 -газообмена стеблей и приходят к заключению, что основной функцией фотосинтеза коры является рефиксация произведенного внутри CO_2 [Steppe et al., 2007]. Фотосинтез коры может составлять около 70 % от темного дыхания [Pfanzen et al., 2002].

При сравнении значений содержания хлорофилла в расчете на сырой вес молодых побегов бука европейского (*Fagus sylvatica* L.) была установлена возрастная зависимость. Начиная с величин около 233 мг Хл а г⁻¹ сырого веса (105 мг Хл б г⁻¹ сырого веса) в коре побегов содержание хлорофилла постепенно снижалось и достигало около 168 мг Хл а г⁻¹ сырого веса (70 мг Хл б г⁻¹ сырого веса) в коре 10-летних побегов. Поскольку с возрастом толщина коры увеличивается, пропускание света уменьшается, можно предположить, что количество пропущенного света коррелирует с содержанием

пигментов [Pfanzen et al., 2002]. На 1–2-летних побегах бука ситуация не такая однозначная. Содержание хлорофилла зависит от возраста стебля и от его экспозиции к свету. Освещенные солнцем верхние стороны побегов бука сильно отличаются по содержанию хлорофилла от затененных частей, спрятанных глубоко в кронах деревьев. В экспериментах с осинкой обыкновенной (*Populus tremula* L.) одно- и двухлетние побеги содержали соответственно 160 и 230 мг Хл (a+b) м⁻² в условиях полного солнечного света и 180 и 430 мг Хл (a+b) м⁻² при освещении 20 % от полного солнца [Pfanzen et al., 2002].

Значения Хл (a+b) внутренней коры 2-летних побегов *Betula pendula* были более чем в два раза выше содержания хлорофилла ксилемы. Число хлоропластов на клетку было наибольшим во внешней фракции (80 мкм) кортекса стебля *Quercus robur* (8-летних) и довольно резко снижалось с глубиной стебля, в области флоэмы и живых клеток ксилемы (клетки лучей, околосердцевинная область) оставалось лишь несколько хлоропластов на клетку [Wittmann, Pfanz, 2008].

Фотосинтез тканей коры и древесины может поставлять значительное количество кислорода в растущие ткани растения, что позволяет избегать локальной гипоксии и стимулировать в молодых стеблях под действием света метаболические реакции [Wittmann, Pfanz, 2014].

У древесных видов вплоть до начала плодоношения толщина коры на уровне груди в норме не превышает 2 мм. У березы при диаметре ствола 15 см толщина коры меньше 1 мм [Боровиков, Уголев, 1989, с. 10]. Этот важный морфологический показатель имеет большое значение для функционирования и нормального роста дерева. Выполняя защитную, транспортировочную, накопительную и другие функции, сравнительно тонкая кора обеспечивает прохождение света, достаточного для осуществления фотосинтеза во внешних (проводящих) слоях ксилемы молодых побегов древесных растений [Pfanzen et al., 2002].

Авторы подробного обзора [Pfanzen et al., 2002] в главе, посвященной пропусканию света феллемой и корой разных древесных пород, указывают, что проникновение света не останавливается на уровне внутренней коры. Некоторое количество света проникает глубже и достигает древесины и даже сердцевины внутри побегов. Однако интенсивность света, достигающего древесины, невысока – максимальные величины, которые были измерены, составляют 0,2–5 % от падающего света. 5–1 % проходит через перидерму и внешние

части коры, 1–0,2 % – через феллему и хлоренхиму кортекса, 0,2–0,01 % достигает внешней ксилемы и несколько не доходит до центра стебля. В молодых стеблях перидермальное пропускание света составляет у *Betula pubescens* до 20 %. Измерения пропускания фотосинтетически активной радиации (ФАР) показали, что интенсивность света, достигающего древесины, невысока – в среднем 6 % ФАР проходит сквозь внешнюю и внутреннюю кору стеблей текущего года у бука (*Fagus sylvatica* L.) и 3 % у дуба (*Quercus robur* L.). При падающей ФАР около 2000 мкмоль м⁻² с⁻¹ до 60 мкмоль м⁻² с⁻¹ может быть использовано в фотосинтезе древесной ткани. Такую радиацию получает лист при низкой облачности.

У карельской березы на определенном этапе роста наблюдается избыточное количество транспортных сахаров в камбиальной зоне и происходит аномальное увеличение объема запасающей паренхимы, сахароза оттекает в периферийные слои коры [Новицкая, 2008]. У деревьев березы с ярко выраженной узорчатостью толщина коры может быть во много раз больше, чем у обычной березы повислой [Новицкая, 2008; Ветчинникова и др., 2013]. Такая особенность карельской березы в значительной мере связана с запасающей функцией коры, и это начинает проявляться уже на ранних этапах роста.

Наши предыдущие исследования [Болондинский, Виликайнен, 2015] показали, что у карельской березы без проявлений признаков узорчатости толщина коры побегов была достоверно больше, чем у березы повислой, уже в двухлетнем возрасте, когда внешний диаметр составлял всего 4–6 мм. В трехлетнем возрасте кора толще в среднем на 0,3 мм. С увеличением возраста и, соответственно, диаметра ветвей эта разница постепенно росла, и при диаметре ветвей около 3 см она уже была у карельской березы на 1 мм больше, чем у березы повислой.

Несмотря на значительное количество исследований пропускания ФАР феллемой и корой и фотосинтеза ствола древесных растений, для карельской березы такие исследования отсутствуют. В данной работе поставлена задача изучить особенности пропускания ФАР феллемой и корой в зависимости от диаметра ствола у деревьев березы повислой (*Betula pendula* Roth) и карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti).

Материалы и методы

Исследования проводили на экспериментальном участке Агробиологической станции

Карельского научного центра РАН в окрестностях города Петрозаводска (N61°45', E34°20'). Объектами исследований были 13-летние деревья березы повислой (*Betula pendula* Roth) и карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merclín) Hämet Ahti).

Определение коэффициентов пропускания ФАР проводили в основном на лидирующих побегах и стволах березы повислой и карельской березы начиная с диаметра 6–7 мм. Обычно это были побеги, сформировавшиеся в прошлом году. Береза повислая и карельская береза произрастали в 7 м друг от друга, и высота их составляла соответственно 9 и 7,5 м. Карельская береза имела слабовыраженные утолщения ствола и другие признаки «карелистости». Толщину коры измеряли штангенциркулем, толщину бересты – микрометром.

Для определения величин фотосинтетически активной радиации нами использовался датчик ФАР, входящий в систему LI-6200 (Licor). Измеряли ФАР, проходящую через кору или феллему, и определяли коэффициент пропускания (Tr) – безразмерную величину, равную отношению потока излучения (Φ), прошедшего через среду, к потоку излучения, упавшему на ее поверхность (Φ_0):

$$Tr = \Phi / \Phi_0$$

В общем случае значение коэффициента пропускания тела зависит как от свойств самого тела, так и от угла падения, спектрального состава и поляризации излучения. Для определения Tr вырезался квадрат коры размером 20×20 мм и прислонялся к датчику ФАР. Сначала измерялась ФАР, проходящая через кору, затем – через отделенную феллему. Перед этими измерениями определяли падающую на объект ФАР. Повторность измерений 10-кратная. Измерения проводили при безоблачном небе датчиком, направленным на солнце. При толщине коры до 2 мм погрешность измерений не превышала 5%. С увеличением толщины погрешность росла и при 4 мм достигала 10%.

Содержание хлорофиллов и суммы каротиноидов в ацетоновой вытяжке определяли на спектрофотометре СФ-2000 (ЛОМО, Россия) согласно общепринятым методикам [Гавриленко, Жигалова, 2003]. Расчет пигментов проводили по формулам Lichtenthaler [1987]. Расчет содержания пигментов производили в мг на грамм сырого веса. Аналитическая погрешность трехкратная.

Проверку статистических гипотез и оценку существенных различий между средними величинами осуществляли с помощью критерия Стьюдента при 5%-м уровне значимости.

Результаты и обсуждение

Ткани коры, содержащие значительное количество хлорофилла, находятся под слоем покровной ткани – феллемы. На начальном этапе роста побегов иногда используется термин «эпидерма» – полупрозрачная покровная ткань, содержащая устьица. За эпидермой находится хлоренхима, имеющая насыщенный зеленый цвет, содержащая значительное количество хлорофилла. По мере увеличения возраста побега феллема приобретает белый цвет, связанный с появлением в ней бетулина [Hordyjewska et al., 2019], и общепринятое название – береста. Бетулина в бересте может быть до 44%. Именно этот пигмент, обладающий высокой отражательной способностью, защищает растение от вредоносного воздействия грибков и паразитов, а также от перегрева. По всей вероятности, бетулин выполняет еще ряд важных функций, до конца пока не установленных. Помимо березовой пробки бетулин содержится в более низких концентрациях в корнях и листьях белого ясеня (*Fraxinus americana*), а также в листьях и коре американской рябины (*Sorbus americana*).

В начальный период роста побегов эпидерма березы повислой обладает большой пропускающей способностью. Через нее проходит 50–60% падающей радиации. После фенофазы опробковения побегов проницаемость для ФАР феллемы начинала значительно уменьшаться, их газообмен (без листьев) становился отрицательным [Болондинский, Виликайнен, 2015]. На этой фазе увеличивалась и отражательная способность бересты. У карельской березы при диаметре лидирующих побегов 8–9 мм пропускание ФАР феллемой было ниже, чем у березы повислой, примерно на 36% (рис. 1).

По мере увеличения диаметра ветвей у березы повислой с 10 до 13 мм коэффициент пропускания феллемы медленно уменьшался с 28 до 24%. У карельской березы падение Tr при таких диаметрах было гораздо более значительным – с 19 до 6%. У березы повислой значительное падение Tr началось с диаметра 12 мм. К 15 мм Tr достигло уровня 14%. Затем, по мере утолщения ветви с 16 до 20 мм пропускание ФАР уменьшилось с 15 до 10%. Далее снова наступила некоторая стабилизация вплоть до диаметра 45 мм. Tr колебался на уровне 10–11%. Коэффициент пропускания у карельской березы также в интервале диаметров ствола от 18 до 40 мм был относительно стабильным (2–3%). Очередное сильное уменьшение Tr у березы повислой наступило при диаметре 45 мм (до 3%), и далее вплоть

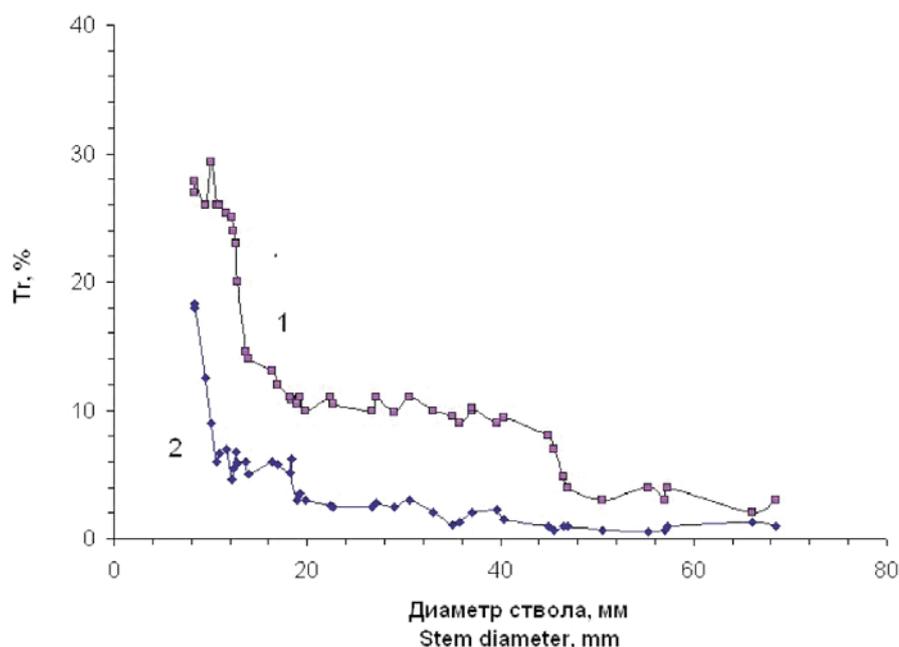


Рис. 1. Коэффициент пропускания ФАР (Tr) феллемой у *Betula pendula* Roth (1) и у *B. pendula* Roth var. *carelica* (2) в зависимости от диаметра ствола

Fig. 1. PhAR transmission coefficient (Tr) for phellem in *Betula pendula* Roth (1) and *B. pendula* Roth var. *carelica* (2) in relation to the stem diameter

до корневой шейки (место перехода корневой системы растения в ствол) он медленно уменьшался с увеличением диаметра ствола до 2% (рис. 1).

Таким образом, зависимость коэффициента пропускания от толщины ствола у карельской березы и березы повислой существенно различалась начиная с однолетних побегов. Даже одно-двухлетние зеленые побеги имели эпидерму с разной пропускаемостью ФАР. Структурные различия феллемы, в значительной мере определяющие коэффициент пропускания, вероятно, имели место уже на самых ранних этапах роста побегов. Побурение побегов, связанное с опробковением, у карельской березы происходило при меньшем диаметре, чем у березы повислой. Уже у 8-мм побегов карельской березы наблюдалось сильное снижение проникновения света к хлорофиллоносной ткани. У березы повислой значительное снижение Tr начиналось только с 12–13 мм (рис. 1).

Второй этап снижения Tr у березы повислой связан с образованием плотной бересты, обладающей сильной отражательной способностью. Медленное нарастание бересты (с 0,2 до 0,3 мм) в какой-то мере стабилизировало изменения процесса пропускания ФАР у березы повислой. Скачкообразное уменьшение Tr (более чем в два раза) наблюдалось только при диаметре 45 мм. У карельской березы та-

кого рода скачков не обнаружено. Коэффициент пропускания у нее и так был уже очень мал: 1–2%. У березы повислой пропускание ФАР наблюдалось и сквозь толстую бересту (0,9 мм) в 10 см от корневой шейки, что визуально подтверждалось наличием хлоренхимы с очень малым количеством пигментов. У карельской березы в 50 см от корневой шейки хлоренхима уже отсутствовала, а за берестой находился 10-мм слой омертвевшей коры.

Даже у молодых лидирующих побегов дерева до хлоренхимы у карельской березы проходило на 60–70% меньше ФАР, чем у березы повислой. У двух-трехлетних побегов диаметром 12–18 мм значения ФАР были почти в два раза меньше, чем у таких же побегов березы повислой. В результате, с учетом более толстой коры у карельской березы по сравнению с березой повислой, уже при этих диаметрах доходило до ксилемы ствола менее 1% ФАР. При перпендикулярном падении солнечных лучей на поверхность коры ФАР у ксилемы не превышала 20 мкмоль $m^{-2} c^{-1}$ (рис. 2). Такие значения ФАР часто наблюдались под пологом леса, и фотосинтез у листьев нижних ветвей был еще возможен [Болондинский, Виликайнен, 2015]. При снижении пропускания феллемы до 1–2%, что у карельской березы имело место при диаметре 35–40 мм, до ксилемы доходило ФАР на порядок меньше (рис. 2).

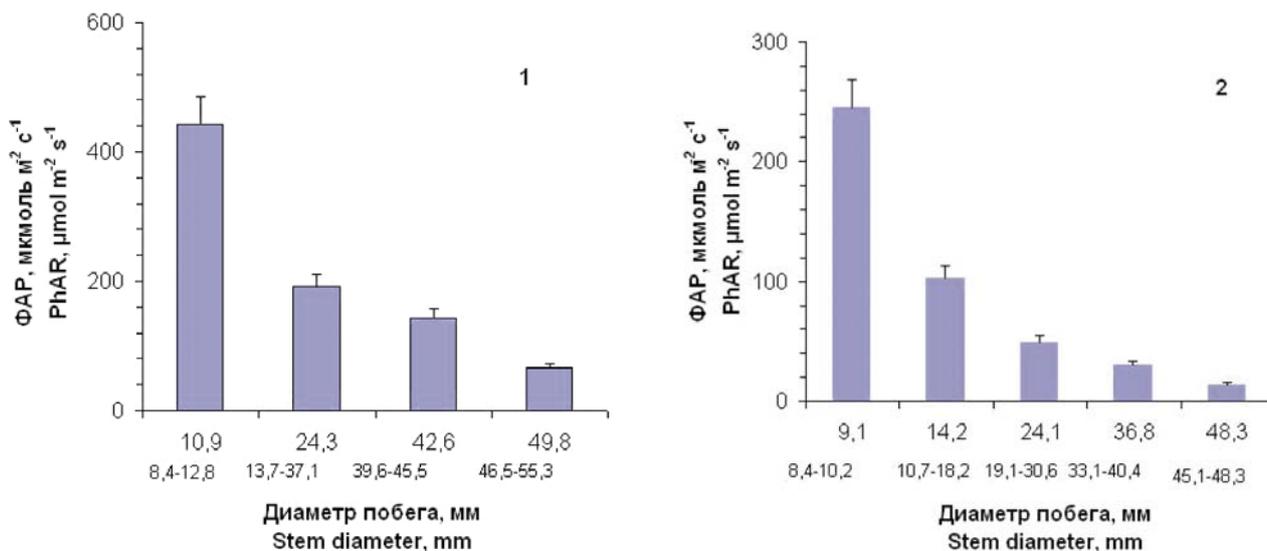


Рис. 2. Изменение средних величин ФАР на хлоренхиме, на участках ствола с относительно стабильным T_r у березы повислой (1) и у карельской березы (2). Солнечные лучи падали перпендикулярно, и интенсивность ФАР составляла 1660–1780 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$. Нижняя строка под осью абсцисс – интервалы величин диаметров, где пропускание ФАР изменялось сравнительно медленно

Fig. 2. Mean values of PhAR on chlorophyllous tissue for intervals where T_r is comparatively stable in silver birch (*Betula pendula* Roth) (1) and Karelian birch (*B. pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti) (2). These intervals are shown on X-axis in the lower line. Sun rays were perpendicular to the surface of the tested specimens. PhAR of incident sunlight was in range of 1660–1780 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$

Свет, прошедший через феллему, частично поглощается хлоренхимой и более глубоко лежащими тканями. Ряд клеток флоэмы, по литературным данным, также содержит хлорофилл. У некоторых древесных пород (мангровые виды *Rhizophora apiculata* L., *Ceriops decandra* L., *Xylocarpus granatum* L.) и меристематическая ткань содержит хлоропласты [Schmitz et al., 2012].

Кора гораздо сильнее задерживает солнечные лучи, чем береста. У двухлетних побегов березы повислой коэффициент пропускания коры составлял 3–3,5%. В солнечные дни на ксилему попадало до 60–70 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$ ФАР. Такие значения ФАР наблюдаются на открытом месте при низкой облачности. В средней части ствола березы повислой (диаметр ствола 40 мм) были получены величины ФАР, не превышающие 10 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$. Толщина коры с берестой составляла при этом около 1,5 мм. По мере увеличения толщины коры и у березы повислой количество входящей до ксилемы ФАР постепенно сходило на нет. Точных данных пропускания света корой в нижней части ствола получить не удалось, но они не превышали 3–4 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$.

Пропускание света корой у карельской березы существенно отличалось от измеренного у березы повислой. У 1–3-летних побегов

карельской березы значительное количество ФАР (до 50 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$) попадало на первый слой ксилемы. У терминальных побегов карельской березы коэффициент пропускания коры составлял всего 1%, а при диаметре ствола в верхней части кроны 20 мм он не превышал 0,5%. При диаметре 30 мм на ксилему попадало менее 3 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$ (рис. 2). Если здесь еще могло наблюдаться очень слабое поглощение углекислоты, то в средней части ствола (40 мм) таковое отсутствовало. Кора карельской березы была более чем в два раза толще коры березы повислой. У карельской березы уже за 50 см от корневой шейки коэффициент пропускания был равен нулю. Толщина ее коры на этом участке составляла 5 мм. У некоторых 2-летних побегов карельской березы при толщине коры 0,3–0,4 мм до поверхности ксилемы доходило 60–70 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$ ФАР. Поверхностные слои ксилемы таких побегов содержат хлорофилл. После снятия коры побеги имели светло-зеленую окраску. В силу того, что феллема и кора у карельской березы пропускают меньше света, чем у березы повислой, можно предположить, что количество хлорофилла в ксилеме 2-летних побегов у первой, скорее всего, будет меньше, чем у второй. Достоверных данных по

концентрации хлорофилла в ксилеме нами получено не было. Судя по литературным данным [Berveiller et al., 2007], у 1–2-летних побегов *Betula pendula* содержание Хл (*a+b*) в ксилеме составляло $0,66 \pm 0,07$ мг на грамм сырого веса.

В работе [Wittmann, Pfanz, 2014] фотосинтетическая активность, определяемая по флюоресценции хлорофилла на поперечных сечениях стеблей текущего года бука (*Fagus sylvatica* L.) и дуба (*Quercus robur* L.), была наибольшей во внешней части. При освещении 189 мкмоль фотонов $\text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$ величины выхода снижались постепенно от внешнего кортекса к камбию и ксилеме, а в сердцевине стеблей подавлялись почти до нуля. Но всегда имелись «островки активности», то есть следы хлорофилла обнаруживались даже в сердцевине.

Значительное уменьшение концентрации хлорофилла в коре и ксилеме как у березы повислой, так и у карельской березы началось, когда диаметр побегов достигал 10–12 мм. В хлоренхиме содержание хлорофилла коррелировало ($r = 0,6–0,7$) с величиной пропускания ФАР. Хотя экспериментальное дерево карельской березы имело слабую узорчатость древесины и кору умеренной толщи-

ны (до 3 мм на высоте 3 м), уже при диаметре ствола 40–45 мм хлорофилл в коре практически отсутствовал (табл.).

На высоте 7 м от поверхности земли кора у карельской березы была более чем в два раза толще коры березы повислой (табл.). Это соотношение оставалось довольно стабильным до высоты 3 м. На уровне 2 м кора у карельской березы была уже в три раза толще, чем у березы повислой. Заметно толще была и береста, составляющая на высоте 3 м у карельской березы и березы повислой соответственно 0,9 и 0,6 мм. Это сказалось на коэффициентах пропускания ФАР (*Tr*), которые в верхней части дерева (7 м) различались почти в три раза. И в хлоренхиме содержание хлорофилла не превышало 0,2 мг/г. Малое содержание хлорофилла в хлоренхиме и коре в верхней части ствола карельской березы (5–7 м) и невысокая ФАР заставляют предположить, что процессы фотосинтеза у нее были значительно снижены по сравнению с березой повислой. Возможно, в определенные моменты кора и ствол карельской березы могли испытывать гипоксию, которая оказывает влияние на метаболические реакции. Поскольку процесс дыхания стволов и ветвей у карельской березы носит более ин-

Параметры стволов *Betula pendula* Roth и *B. pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti в зависимости от высоты

Stem parameters for *Betula pendula* Roth and *B. pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti in relation to distance from the ground

<i>h</i>	<i>D</i>	<i>Th</i>	<i>Tr</i>	Хл (<i>a+b</i>) в хлоренхиме chlorophyll <i>a</i> and <i>b</i> in chlorenchyma	Хл (<i>a+b</i>) в коре chlorophyll <i>a</i> and <i>b</i> in bark
м m	мм mm	мм mm	%	мг/г mg/g	
<i>Betula pendula</i> Roth var. <i>carelica</i>					
1,3	60	3,6	0,9	$0,02 \pm 0,01$	0
3	45	2,4	1,2	$0,1 \pm 0,02$	0
5	30	1,7	2,6	$0,17 \pm 0,03$	$0,05 \pm 0,03$
7	20	1,1	3,1	$0,31 \pm 0,04$	$0,12 \pm 0,05$
<i>Betula pendula</i> Roth					
1,3	53	1,4	2,1	$0,08 \pm 0,04$	0
3	40	1,1	7,2	$0,27 \pm 0,07$	$0,07 \pm 0,03$
5	27	0,8	9,8	$0,69 \pm 0,13$	$0,23 \pm 0,04$
7	17	0,5	11,3	$1,03 \pm 0,17$	$0,32 \pm 0,08$

Примечания. *h* – расстояние от земли, *D* – диаметр ствола, *Th* – толщина коры, *Tr* – коэффициент пропускания ФАР феллемой. В пятой и шестой колонке приведены средние величины и стандартное отклонение содержания хлорофилла Хл (*a+b*) в хлоренхиме и коре.

Note. *h* – distance from the ground, *D* – stem diameter, *Th* – thickness of bark, *Tr* – PhAR transmission coefficient for phellem. Mean values and standard deviations for chlorophyll *a* and *b* in chlorenchyma and in bark are shown in the 5th and 6th column.

тенсивный характер, чем у березы повислой [Болондинский, Виликайнен, 2015], помимо недостатка кислорода возможны значительные скопления углекислого газа в ксилеме и внутренних слоях коры. Однако, скорее всего, этот процесс носил локальный характер и требует дополнительных исследований.

Через 7 лет после посадки толщина коры у березы повислой в 10 см от корневой шейки не превышала 2 мм. У карельской березы вплоть до 1 м от земли она составляла 3,5–4 мм и на ксилему попадало не более 1–2 мкмоль $\text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$ ФАР. Именно в это время у дерева начали проявляться признаки карельской березы: замедлился рост верхушечных побегов, в нижней части ствола появились слабовыраженные утолщения, нижние ветви не отмирали, активизировался их рост. Дерево начало отставать в росте от березы повислой, а диаметр ствола, напротив, увеличивался. Ствол начал отклоняться в сторону области наибольшей освещенности. К 13-летнему возрасту все эти признаки имели ярко выраженный характер.

В некоторых работах выдвинута гипотеза, что хлоропласты в ксилеме молодых побегов наряду с предотвращением гипоксии живых древесных тканей [Wittmann, Pfan, 2014] играют роль поставщика энергии (АТФ) для процессов, связанных с восстановлением водных тяжей, прерванных в результате эмболии [Schmitz et al., 2012]. При водном стрессе в периоды засухи водный потенциал побегов березы достигал величин $-1,5$ МПа [Сазонова др., 2012]. При таких значениях, как показано на некоторых видах березы [Sperry, Rockman, 1993], может происходить частичная эмболия – закупорка проводящих сосудов газом. При этом закрываются устьица, значительно снижается фотосинтез, прекращается рост побегов. Далее водный потенциал начинает увеличиваться и включаются механизмы для быстрого выхода из этого состояния. Процессы восстановления водных тяжей энергозатратны. Возможно, для этого и необходимы хлоропласты в проводящих слоях ксилемы. Такая частичная кратковременная эмболия проявляется в период засухи у многих древесных растений [Martin-StPaul et al., 2017]. Период восстановления достаточно быстрый и приводит лишь к некоторому замедлению роста. Полная эмболия, ведущая, как правило, к гибели растения, наблюдается сравнительно редко и происходит у березы при водном потенциале около -2 МПа [Sperry, Sullivan, 1992].

Не исключено, что отсутствие хлоропластов в ксилеме в нижней части ствола карельской

березы замедляло восстановление водных тяжей в периоды засухи, в связи с чем интенсивный рост верхушечных побегов замедлялся. Поток ассимилятов шел не к верхушечным побегам, а потреблялся ветвями в нижней и средней частях кроны. Нижние ветви не отмирали, как это наблюдалось у березы повислой, а росли и утолщались.

Уже в 7–8-летнем возрасте во время засухи наблюдалось замедление роста терминальных побегов у карельской березы и происходило, скорее всего, увеличение концентрации сахарозы в камбиальной зоне с последующим нарушением процессов ксилогенеза. Стимулировалось дальнейшее нарастание коры, которая со временем перестала пропускать свет и в средней части ствола. У березы повислой кора только к 12-летнему возрасту выросла у корневой шейки до 4 мм и ксилема лишилась хлоропластов лишь у основания ствола. Таким образом, полное прекращение фотосинтеза в ксилеме средней и нижней частей ствола в 12-летнем возрасте у карельской березы совпадает со значительным замедлением роста терминальных побегов и часть ассимилятов с кроны идет в нисходящий поток. Увеличение концентрации сахаров в прикамбиальной зоне способствовало аномальному морфогенезу ствола. Именно в этом возрасте, как правило, у деревьев начинают проявляться признаки «карелистости» [Курносов, 1998; Барсукова, 2006].

Заключение

Изучено пропускание света разными слоями коры, уровни ФАР, попадающие на хлоропласты и ксилему. Пропускание света феллемой у карельской березы, по сравнению с березой повислой, уменьшалось начиная с двухлетних побегов и продолжалось с образованием бересты, где разница между двумя формами становилась особенно существенной (более чем в 5 раз). Отчасти это обусловлено увеличением толщины бересты у карельской березы по сравнению с березой повислой (примерно в 1,5 раза). Вероятно, имеются и структурные различия феллемы у двух пород, которые и привели к столь большой разнице.

Пропускание ФАР феллемой ветвей и стволов у березы повислой оставалось высоким (25–30%) до диаметра побегов 15–18 мм. При диаметре 20 мм у побегов повышалась их отражательная способность. Цвет феллемы становился белым. При этом коэффициент пропускания ФАР падал до 10%, а у карельской березы до 2–2,5%. У 10-метровой березы повислой

в солнечный день на уровне 130 см сквозь бересту проходило до 50 мкмоль м⁻² с⁻¹, а в верхней части кроны – 150–200 мкмоль м⁻² с⁻¹ – ФАР, которую получают листья при высокой облачности. Для карельской березы эти показатели были значительно ниже. На расстоянии 1,3 м от земли через бересту проходило не более 10 мкмоль м⁻² с⁻¹, но в верхней части ствола величины ФАР под берестой составляли у ствола 15–20 мкмоль м⁻² с⁻¹, что в принципе достаточно для осуществления фотосинтеза.

Высокие значения ФАР, достигающие хлоренхимы у молодых побегов как березы повислой, так и карельской березы, и высокие концентрации хлорофилла в этой ткани приводят к поглощению значительной части углекислоты, выделяющейся с поверхности побегов. При увеличении возраста и диаметра ветвей более низкие значения ФАР на хлоренхиме и внутренних частях коры у карельской березы отчасти объясняют повышенные величины потока СО₂ с поверхности ее ветвей по сравнению с березой повислой [Болондинский, Виликайнен, 2015].

На разных участках ствола при одной и той же толщине коры у карельской березы в хлоренхиме, внутренней коре содержалось меньше Хл (a+b), чем у березы повислой. Это проявляется уже на 2–3-летних побегах и далее вплоть до нижней части ствола. Одна из основных причин этого явления заключается в большой разнице пропускания ФАР феллемой. Хлорофиллоносный слой коры у березы повислой более насыщен пигментами, чем у карельской березы. Наряду с меньшим количеством ФАР, падающей на него, следует ожидать, что фотосинтез коры у карельской березы будет меньше, чем у березы повислой. В какой-то мере это подтверждают наши исследования СО₂-газообмена стволов на свету и в темноте, проводящиеся в настоящее время.

В последнее десятилетие исследователи пытаются найти доказательства того, что продукты фотосинтеза в ксилеме играют определенную роль при выходе тонких (10–20 мм) побегов из состояния эмболии. В некоторых работах показано, что фотосинтез в ксилеме ускоряет процессы восстановления водных тяжей и способствует возобновлению транспирационных потоков. Быстрая ликвидация закупорки сосудов газом может предотвратить приостановку роста побегов. У карельской березы из-за малой пропускной способности коры данный процесс может быть нарушен.

Литература

- Барсукова Т. Л. Культуры березы карельской в Беларуси // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2006. Вып. 15. С. 3–4.
- Болондинский В. К., Виликайнен Л. М. Исследование дыхания ветвей и стволов карельской березы и березы повислой // Труды КарНЦ РАН. 2015. № 12. С. 66–79. doi: 10.17076/eb249
- Боровиков А. М., Уголев Б. Н. Справочник по древесине. М.: Лесн. пром-ть, 1989. 296 с.
- Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Кузнецова Т. Ю. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 312 с.
- Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Большой практикум по фотосинтезу. М.: Академия, 2003. 256 с.
- Курносов Г. А. Селекция и семеноводство березы карельской // Лесной вестник. 1998. № 1. С. 124–126.
- Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 143 с.
- Сазонова Т. А., Позднякова С. В., Придача В. Б. Особенности водного режима *Betula pendula* (BETULACEAE) с нормальной и аномальной древесиной ствола в онтогенезе // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 11. С. 1435–1447.
- Berveiller D., Kierzkowski D., Damesin C. Interspecific variability of stem photosynthesis among tree species // Tree Physiol. 2007. Vol. 27. P. 53–61. doi: 10.1093/treephys/27.1.53
- Hordyjewska A., Ostapiuk A., Horecka A., Kurzepa J. Betulin and betulinic acid: triterpenoids derivatives with a powerful biological potential // Phytochem. Rev. 2019. Vol. 18. P. 929–951. doi: 10.1007/s11101-019-09623
- Lendzian K. Survival strategies of plants during secondary growth: barrier properties of phellements and lenticels towards water, oxygen, and carbon dioxide // J. Exp. Bot. 2006. Vol. 57. P. 2535–2546. doi: 10.1093/jxb/erl014
- Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic membranes // Methods Enzymol. 1987. Vol. 148. P. 350–382. doi: 10.1016/0076-6879(87)48036-1
- Martin-StPaul N., Delzon S., Cochard H. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure // Ecol. Lett. 2017. Vol. 20, iss. 11. P. 1437–1447. doi: 10.1111/ele.12851
- Pfanz H., Aschan G., Langenfeld-Heyser R., Wittmann C., Loose M. Ecology and ecophysiology of tree stems: corticular and wood photosynthesis // Naturwissenschaften. 2002. Vol. 89. P. 147–162. doi: 10.1007/s00114-002-0309-z
- Schmitz N., Egerton J. J. G., Lovelock C. E., Ball M. C. Light-dependent maintenance of hydraulic function in mangrove branches: do xylary chloroplasts play a role in embolism repair? // New Phytologist. 2012. Vol. 195. P. 40–46. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04187
- Sperry J. S., Pockman W. T. Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis* // Plant, Cell and Environ. 1993. Vol. 16. P. 279–287.
- Sperry J. S., Sullivan J. E. Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous,

diffuse-porous, and conifer species // *Plant Physiol.* 1992. Vol. 100. P. 605–613. doi: 10.1104/pp.100.2.605

Steppe K., Saveyn A., McGuire M. A., Lemeur R., Teskey R. O. Resistance to radial CO₂ diffusion contributes to between-tree variation in CO₂ efflux of *Populus deltoides* stems // *Funct. Plant Biol.* 2007. Vol. 34, no. 9. P. 785–792. doi: 10.1071/FP07077

Wittmann C., Pfanz H. Antitranspirant functions of stem periderms and their influence on cortical photosynthesis under drought stress // *Trees.* 2008. Vol. 22 (2). P. 187–196. doi: 10.1007/s00468-007-0194-3

Wittmann C., Pfanz H. Bark and woody tissue photosynthesis: A means to avoid hypoxia or anoxia in developing stem tissues // *Funct. Plant Biol.* 2014. Vol. 41, no. 9. P. 940–953. doi: 10.1071/FP14046

References

Barsukova T. L. Karelian birch culture in Belarus. *Aktual'nye probl. lesnogo kompleksa = Topical Issues of the Forest Complex.* 2006;15:3–4. (In Russ.)

Berveiller D., Kierzkowski D., Damesin C. Interspecific variability of stem photosynthesis among tree species. *Tree Physiol.* 2007. Vol. 27. P. 53–61. doi: 10.1093/treephys/27.1.53

Bolondinskii V. K., Vilikainen L. M. Research of respiration of twigs and stems in Karelian birch and silver birch. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS.* 2015;12:66–79. doi: 10.17076/eb249 (In Russ.)

Borovikov A. M., Ugolev B. N. Wood reference guide. Moscow: Lesn. prom-t'; 1989. 296 p. (In Russ.)

Gavrilenko V. F., Zhigalova T. V. A big tutorial on photosynthesis. Moscow: Akademiya; 2003. 256 p. (In Russ.)

Hordyjewska A., Ostapiuk A., Horecka A., Kurzepa J. Betulin and betulinic acid: triterpenoids derivatives with a powerful biological potential. *Phytochem. Rev.* 2019. Vol. 18. P. 929–951. doi: 10.1007/s11101-019-09623

Kurnosov G. A. Selection and seed production of Karelian birch. *Lesnoi vestnik = Forestry Bull.* 1998;1:124–126. (In Russ.)

Lenzian K. Survival strategies of plants during secondary growth: barrier properties of phellements and lenticels towards water, oxygen, and carbon dioxide. *J. Exp. Bot.* 2006. Vol. 57. P. 2535–2546. doi: 10.1093/jxb/erl014

Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic membranes.

Methods Enzymol. 1987. Vol. 148. P. 350–382. doi: 10.1016/0076-6879(87)48036-1

Martin-StPaul N., Delzon S., Cochard H. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecol. Lett.* 2017. Vol. 20, iss. 11. P. 1437–1447. doi: 10.1111/ele.12851

Novitskaya L. L. Karelian birch: mechanisms of growth and development of structural anomalies. Petrozavodsk: Verso; 2008. 143 p. (In Russ.)

Pfanz H., Aschan G., Langenfeld-Heyser R., Wittmann C., Loose M. Ecology and ecophysiology of tree stems: cortical and wood photosynthesis. *Naturwissenschaften.* 2002. Vol. 89. P. 147–162. doi: 10.1007/s00114-002-0309-z

Sazonova T. A., Pozdnyakova S. V., Pridacha V. B. Water regime features of *Betula pendula* (BETULACEAE) with normal and abnormal trunk wood in the ontogeny. *Bot. zhurn.* 2012;97(11):1435–1447. (In Russ.)

Schmitz N., Egerton J. J. G., Lovelock C. E., Ball M. C. Light-dependent maintenance of hydraulic function in mangrove branches: do xylary chloroplasts play a role in embolism repair? *New Phytologist.* 2012. Vol. 195. P. 40–46. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04187

Sperry J. S., Pockman W. T. Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and Environ.* 1993. Vol. 16. P. 279–287.

Sperry J. S., Sullivan J. E. Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous, diffuse-porous, and conifer species. *Plant Physiol.* 1992. Vol. 100. P. 605–613. doi: 10.1104/pp.100.2.605

Steppe K., Saveyn A., McGuire M. A., Lemeur R., Teskey R. O. Resistance to radial CO₂ diffusion contributes to between-tree variation in CO₂ efflux of *Populus deltoides* stems. *Funct. Plant Biol.* 2007. Vol. 34, no. 9. P. 785–792. doi: 10.1071/FP07077

Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Kuznetsova T. Yu. Karelian birch: biological characteristics, resource dynamics, and reproduction. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2013. 312 p. (In Russ.)

Wittmann C., Pfanz H. Antitranspirant functions of stem periderms and their influence on cortical photosynthesis under drought stress. *Trees.* 2008. Vol. 22(2). P. 187–196. doi: 10.1007/s00468-007-0194-3

Wittmann C., Pfanz H. Bark and woody tissue photosynthesis: A means to avoid hypoxia or anoxia in developing stem tissues. *Funct. Plant Biol.* 2014. Vol. 41, no. 9. P. 940–953. doi: 10.1071/FP14046

Поступила в редакцию / received: 27.10.2021; принята к публикации / accepted: 15.11.2021.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Болондинский Виктор Константинович

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: bolond@krc.karelia.ru

Виликайнен Людмила Матвеевна

физик

e-mail: vilikainen@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Bolondinskii, Viktor

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Vilikainen, Ludmila

Physicist