

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*581.12/14:630:161.32

**ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ
ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В УСЛОВИЯХ НЕДОСТАТОЧНОГО
УВЛАЖНЕНИЯ***

© 2012 г. А. Г. Молчанов

*Институт лесоведения РАН
143030 Московская обл., Одинцовский р-н, с. Успенское
E-mail: a.georgievich@gmail.com
Поступила в редакцию 20.10.2011 г.*

Объекты исследований – полево-кленовая дубрава с преобладанием деревьев поздно распускающейся формы (ПФ) и солонцовая дубрава с преобладанием деревьев рано распускающейся формы (РФ) дуба черешчатого (Воронежская обл.) Исследования проводили в условиях недостаточной влагообеспеченности, с предрассветным водным потенциалом листьев -1.6 МПа. На основе дневного хода интенсивности фотосинтеза и световых кривых фотосинтеза, полученных в облачные и малооблачные дни, сделан вывод, что РФ значительно лучше переносит недостаток влагообеспечения, чем ПФ. Этим объясняется приуроченность деревьев дуба РФ к сухим и очень сухим местообитаниям. В более благоприятных условиях РФ дуба не может конкурировать с ПФ, так как чаще подвергается повреждениям ранними весенними заморозками и филлофагами ранневесеннего комплекса.

Рано распускающаяся форма дуба, поздно распускающаяся форма дуба, фотосинтез, недостаток влаги, южная лесостепь.

Исследования насаждений дуба в различных условиях произрастания показали значительное влияние фенологических форм на продуктивность древостоев. Дуб характеризуется широкой изменчивостью морфологических признаков и биоэкологических особенностей, обусловленных совместным действием среды и наследственностью.

Период времени от начала раскрытия почек у рано распускающихся форм (РФ) и у поздно распускающихся форм (ПФ) дуба, в зависимости от метеорологических факторов, весной составляет 15–32 дней [4]. Чем интенсивнее происходит повышение температуры, тем короче становится этот период, и наоборот. Для наступления распускания листьев на деревьях РФ требуется сумма эффективных температур 200–250 °С, ПФ – 500–600 °С [5]. РФ и ПФ дуба различаются между собой не только по времени распускания листьев и цветения. ПФ дуба более устойчива к воздействиям отрицательных факторов окружающей среды,

чем РФ. Это связано с меньшей повреждаемостью распускающейся и молодой листы ПФ весенними заморозками. Как правило, деревья ПФ меньше повреждаются филлофагами ранневесеннего комплекса [17].

В преобладающем большинстве случаев склоны южных, восточных и юго-восточных экспозиций занимает дуб РФ, а на плато располагается дуб ПФ [6]. По данным Ю.П. Ефимова [7], дуб РФ приурочен к сухой и очень сухой дубраве, а с улучшением условий произрастания повышается участие ПФ. На солонцеватой почве прирост древесины деревьев ПФ сильно отстает от РФ. Так, прирост ПФ на солонцеватой почве составляет только 53% прироста РФ. Поздно распускающийся дуб на солонцеватых почвах, вследствие более позднего начала вегетации, испытывает больший недостаток в воде, чем ранний [2].

Лесные культуры, созданные из желудей разных форм в экотопах рано- и поздно распускающихся форм вполне различаются. Каждая из фенологических форм лучше сохраняется в свойственном ей экотопе [15].

* Работа поддержана программой РАН “Биологические ресурсы”.

По данным М.Г. Романовского и В.В. Мамаева [14], корневая система РФ дуба отличается мочковатой структурой, тогда как у ПФ дуба – стержневой. В конце вегетационного периода, в условиях юго-восточной лесостепи, как правило, наблюдается дефицит влаги. К этому времени верхние слои почвы обычно иссушаются, вследствие чего запас доступной влаги в них значительно уменьшается. Вследствие этого, РФ дуба, имеющая более развитую мочковатую корневую систему, испытывает некоторый дефицит влаги. ПФ дуба имеет стержневую корневую систему, которая достигает капиллярной каймы грунтовых вод. В этом горизонте почвы ПФ дуба имеет около 10% сосущих корней и может потреблять воду из более глубоких слоев почвы, тем самым поддерживая необходимый водный баланс дерева.

Если с точки зрения лесохозяйственного значения различные фенологические формы дуба изучены достаточно хорошо [1, 2, 6 и др.], то с точки зрения физиологии растений и, в частности, водного обмена, исследовательских работ очень мало. Известными автору работами, отображающими особенности водного обмена деревьев дуба различных феноформ, являются исследования А.А. Силовой [18], изучавшей транспирацию РФ и ПФ дуба в условиях лесостепи, и Н.Г. Жиренко [8, 16], изучавшего ток пасоки дуба.

На основе изучения тока пасоки теплоэлектрическим методом постоянного нагрева [8] интенсивность потока пасоки у дуба РФ во время роста листы увеличивается, тогда как водопотребление дубом ПФ значительно отстает. В период формирования листы ПФ дуба его водопотребление увеличивается и становится близким по величине к водопотреблению деревьев РФ дуба, у которых листва находится уже в конечной стадии формирования. Таким образом, по данным Н.Г. Жиренко [8], в начале вегетационного периода большим водопотреблением отличаются деревья РФ. Это связано с более ранним началом транспирационных процессов у деревьев данной феноформы. Однако при относительно невысоких температурах воздуха в начальных стадиях вегетационных периодов, интенсивность водопотребления дубом ранней феноформы составляла, приблизительно только 7% от величин интенсивностей водопотребления дубом в более поздние сроки вегетационных периодов [8]. Данные результаты подтверждаются исследованиями суточного расхода влаги на транспирацию в зависимости от температуры воздуха, проведенными А.А. Молчановым [9]. Так как водопотребление РФ дуба в начале вегетационного периода, до раскрытия почек ПФ, незначительно, то в нашем случае можно конста-

тировать, что возможность использования запасов осенне-зимней влаги дубом РФ для его полноценного развития в нагорных дубравах решающего значения не имеет. По этой причине в нагорных дубравах РФ дуба практически отсутствует, зато доминирует в сухой и очень сухой дубравах.

Для раскрытия причины, почему РФ дуба преобладает в условиях недостаточного влагообеспечения, нами предлагается рассмотреть зависимость фотосинтеза обеих форм дуба от солнечной радиации в условиях водного дефицита. В основу оценки фотосинтетической реакции деревьев дуба на недостаток влагообеспечения положены изменения суточной динамики газообмена ветвей и определения световых кривых, фотосинтеза дуба разных феноформ в малооблачные и облачные дни, т.е. в течение дня в разных условиях облачности.

Сравнительных исследований динамики интенсивности фотосинтеза в условиях недостаточного влагообеспечения различных феноформ дуба юго-восточной лесостепи до настоящего времени не проводилось.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования выполнены в Теллермановском опытном лесничестве Института лесоведения РАН (Воронежская обл.) в 250-летней полево-кленовой дубраве III класса бонитета на склоне южной экспозиции, где преобладают деревья дуба ПФ. Корни деревьев этой феноформы достигают капиллярной каймы грунтовых вод, которая находится на глубине 9–10 м. В то же самое время параллельно проводились исследования в солонцовой дубраве Vб класса бонитета, где преобладают деревья РФ, корни которых осваивают в основном неглубокий поверхностный слой почвы (10–40 см), образуя мощные утолщения, и легко срываются, что уменьшает ветровальность деревьев. Деревья дуба на солонцах имеют значительно большую массу корневой системы по отношению к надземной ствольной массе, чем на темносерой почве [3].

Газообмен CO_2 определяли на интактных облиственных побегах с площадью листьев 7–12 дм² и площадью проекции побега 3–6 дм² [10]. В обоих насаждениях определения газообмена проводились одновременно и по одинаковой методике. Камеру для измерения фотосинтеза устанавливали в южной верхней части кроны. Побеги помещались в экспозиционную камеру (полиэтиленовые пакеты), в которые компрессором нагнетался воздух, а из камеры воздух насосом отбирался в

Таблица 1. Уравнения зависимости скорости газообмена облиственных побегов рано и поздно распускающихся форм дуба от солнечной радиации

Параметр	Уравнение	<i>N</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>R</i> ²
За день для РФ	$y = -0.2953x + 222.11$	12	3.04	<0.01	0.66
За день для ПФ	$y = -0.0378x + 61.926$	15	1.24	<0.05	0.11
Малооблачно					
РФ с 5 ч 30 м до 11 ч	$y = -16,655x^2 + 23.71x + 0.4924$	32	1.11	<0.05	0.90
ПФ с 5 ч 30 м до 11 ч	$y = -5.6124x^2 + 8.3989x + 0.6517$	32	1.19	<0.05	0.84
РФ с 16 ч до 21 ч	$y = 0.4266 \ln x + 2.75$	31	1.68	<0.05	0.59
ПФ с 16 ч до 21 ч	$y = 0.4141 \ln x + 1.562$	31	1.58	<0.05	0.63
Облачно					
РФ с 5 ч 30 м до 11 ч	$y = -8.5107x^2 + 16.821x + 1.3508$	5	1.62	0.05	0.85
ПФ с 5 ч 30 м до 11 ч	$y = -4.8358x^2 + 9.7552x + 0.0528$	35	1.15	<0.05	0.86
РФ с 16 ч до 21 ч	$y = 1.3923 \ln x + 7.8871$	26	1.06	<0.05	0.81
ПФ с 16 ч до 21 ч	$y = 0.7811 \ln x + 2.8524$	26	1.42	<0.05	0.70
Эффективность фотосинтеза					
РФ	$y = 3E-05x^2 - 0.0346x + 11.019$	14	1.04	<0.05	0.94
ПФ	$y = 3E-05x^2 - 0.0327x + 9.5164$	15	1.01	<0.05	0.94

Примечание: *N* – количество точек в эксперименте, *F* – критерий Фишера, *P* – уровень значимости, *R*² – коэффициент детерминации.

газоанализаторы со скоростью 60 л ч⁻¹. В дневное время в камеру нагнетался воздух со скоростью 1000–2000 л ч⁻¹. В камере за счет нагнетания воздуха создавалось небольшое избыточное давление, и она приобретала шарообразную форму: из камеры воздух выходил через неплотности крепления камеры у основания ветки. Перегрев воздуха в камерах не превышал 2–4 °С по сравнению с окружающим воздухом. Газообмен определяли по разности концентрации СО₂ в воздухе, поступающем в экспозиционную камеру (контроль), и выходящем из нее (опыт). Концентрацию СО₂ измеряли инфракрасным газоанализатором ГИП-10МБ. Полученные данные газообмена регистрировали на электронном потенциометре. Определение газообмена проводилось непрерывно в течение трех недель. Переключения контрольной и опытной порций воздуха проводились автоматически каждые 5 мин., таким образом, взяв среднюю за 5 мин для опытного и контрольного показателей, в течение часа получали 6 точек газообмена. Более подробная методика изучения газообмена изложена ранее [10]. Одновременно с определением газообмена регистрировали падающую на горизонтальную поверхность солнечную радиацию, температуру и влажность воздуха, влагообеспеченность деревьев дуба. Показателем влагообеспеченности служил предрассветный водный потенциал листьев. По нашему мнению, в условиях, когда верхние горизонты почвы часто пересыхают, и влажность почвы по глубине про-

филя значительно различается, этот показатель является оптимальным для диагностики влагообеспеченности и гораздо лучше характеризует водный режим деревьев дуба, чем влажность или запас влаги в почве, даже если его определение производится в слое почвы до большой глубины (в нашем древостое до 5 м) [10]. Водный потенциал листьев определяли с помощью камеры давления [13, 19]. Солнечную радиацию регистрировали термоэлектрическими пиранометрами, запись показаний проводили на электронный потенциометр (КСП-4). Датчики устанавливали в непосредственной близости от экспозиционной камеры. Температуру воздуха измеряли медными термометрами сопротивления.

Зависимость интенсивности фотосинтеза от солнечной радиации выравняли по регрессионным уравнениям, представленным в табл. 1. Для построения уравнений использовали пакет Excel. Оценку уровня значимости уравнений (*P*) проводили по критерию Фишера.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Световые кривые фотосинтеза, полученные в первой половине дня, значительно изменяются в зависимости от предрассветного потенциала листа. Так, для сеянцев ПФ дуба, выращенных в лизиметре, при световом насыщении, когда предрассветный водный потенциал листа (ПВПЛ)

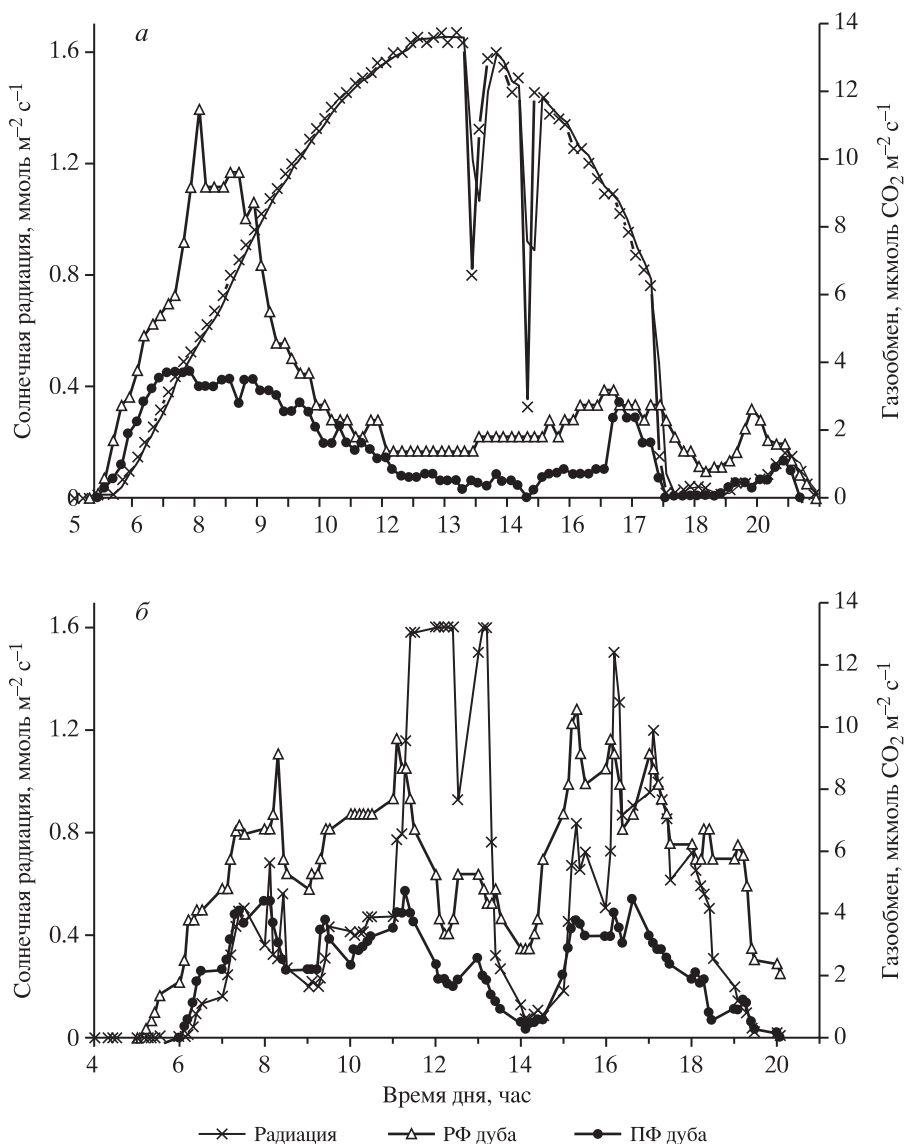


Рис. 1. Дневной ход фотосинтеза РФ и ПФ дуба в малооблачный день 25.07.1998 г. (а) и в день с переменной облачностью 27.07.1998 г. (б) при предрассветном водном потенциале листа = -1.6 МПа.

был -0.9 МПа, интенсивность фотосинтеза была $12 \text{ мкмоль } \text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ ($19 \text{ мг } \text{CO}_2 \text{ дм}^{-2} \text{ ч}^{-1}$), при ПВПЛ = -2.2 МПа интенсивность фотосинтеза упала до $4 \text{ мкмоль } \text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, а если предрассветный потенциал листа становился -3.3 МПа, интенсивность фотосинтеза при световом насыщении снижалась до $2 \text{ мкмоль } \text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Кроме того, депрессия фотосинтеза с увеличением дефицита почвенной влажности наступает в меньшем интервале времени и при более низкой интенсивности солнечной радиации. Так, при ПВПЛ -0.9 МПа депрессия начинает развиваться при 50% от максимальной интенсивности света, при -2.2 МПа при 40% света, а при -3.3 МПа уже при 20% света [11].

Большое влияние на световые кривые фотосинтеза оказывает состояние облачности в день

исследования, особенно при значительном дефиците влаги в почве. Световые кривые фотосинтеза у РФ и у ПФ дуба, полученные в малооблачный день и в день с переменной облачностью, когда ПВПЛ был -1.5 МПа, значительно различаются (рис. 1). В малооблачный день, когда прямые солнечные лучи попадают на листву, лист очень быстро перегревается и интенсивность фотосинтеза резко падает. В этих условиях у ПФ дуба интенсивность фотосинтеза достигает лишь $4 \text{ мкмоль } \text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, тогда как у РФ дуба интенсивность фотосинтеза была свыше $12 \text{ мкмоль } \text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Однако как у РФ, так и у ПФ дуба уже к 9 ч утра интенсивность фотосинтеза резко падает, но у ПФ дуба снижение фотосинтеза происходит сильнее. У РФ интенсивность фотосинтеза в полуденные

Таблица 2. Значения газообмена, солнечной радиации за световой день (с 5 ч 10 м до 21 ч 00 м) и предрассветного водного потенциала у РФ и ПФ дуба

Дата	Радиация, кал см ⁻² день ⁻¹	Предрассветный потенциал листа, МПа	Газообмен, мг СО ₂ дм ⁻² день ⁻¹	
			ПФ	РФ
24.07.1998	600.8	-1.52	37.8	78.6
25.07.1998	515.2	-1.53	33.7	73.1
26.07.1998	495.4	-1.55	45.9	61.4
27.07.1998	337.4	-1.60	52.7	138.3
28.07.1998	438.9	-1.60	75.8	135.7
30.07.1998	534.3	-1.62	42.0	40.3
03.08.1998	542.5	-1.62	16.2	31.1
04.08.1998	513.4	-1.62	15.4	34.0
05.08.1998	320.4	-1.45	38.1	95.6
06.08.1998	421.6	-1.40	41.4	132.2
07.08.1998	120.4	-1.54	54.1	169.8
08.08.1998	285.9	-1.57	60.8	161.2
09.08.1998	512.6	-1.59	53.5	176.9

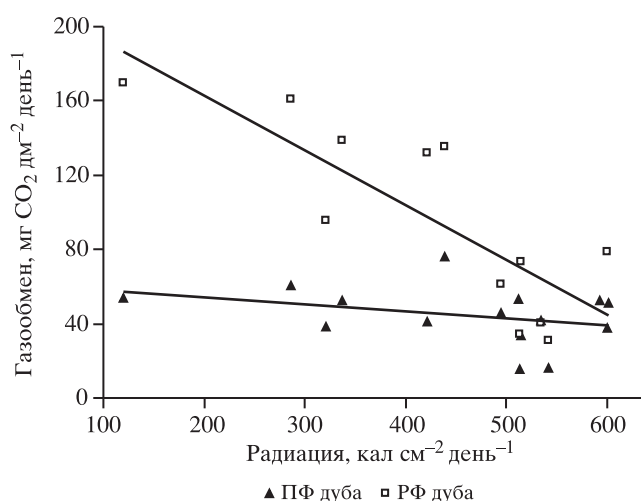
часы была около 2 мкмоль СО₂ м⁻²с⁻¹, тогда как у ПФ была даже ниже 1 мкмоль СО₂ м⁻²с⁻¹. В послеполуденные часы, когда солнечная радиация несколько ослабла, интенсивность фотосинтеза увеличилась и максимально достигла 3 мкмоль СО₂ м⁻²с⁻¹ у РФ и только 2.5 мкмоль СО₂ м⁻²с⁻¹ у ПФ. При этом очень низкие значения наблюдались у ПФ дуба большой период времени. В результате в такие дни интенсивность фотосинтеза за световой день у ПФ дуба (табл. 2) была в 2.5–3 раза ниже, чем у РФ. В день с переменной облачностью интенсивность фотосинтеза за день при такой же водообеспеченности значительно выше, чем в малооблачный день, у обеих форм дуба, при этом довольно четко следуя за изменениями поступления солнечной радиации. Тем не менее, за световой день, как малооблачный, так и с переменной облачностью, интенсивность фотосинтеза у РФ была значительно выше, чем у ПФ (табл. 2, рис. 2). У обеих феноформ с увеличением солнечной радиации за световой день интенсивность фотосинтеза снижается (рис. 2).

Средние уровни газообмена за период измерений у ранней и поздней форм дуба значительно различаются (табл. 2, *t*-тест, *P* = 0.00027).

Световые кривые фотосинтеза в течение дня не остаются постоянными у обеих форм дуба. В утренние часы малооблачного дня (рис. 3) интенсивность на световом плато у РФ дуба составляет около 8.5 мкмоль СО₂ м⁻²с⁻¹, тогда как у ПФ дуба только около 3.5 мкмоль СО₂ м⁻²с⁻¹. В послеполуденные часы параметры световых кривых сильно изменились. У РФ дуба интенсивность фотосинтеза на плато составила только около 3.5 мкмоль СО₂ м⁻²с⁻¹, а у ПФ только 2.0 мкмоль СО₂ м⁻²с⁻¹.

В день с переменной облачностью (рис. 4) световые кривые фотосинтеза в течение дня изменяются меньше. Так, у РФ дуба в утренние часы интенсивность фотосинтеза была 8.7 мкмоль СО₂ м⁻²с⁻¹, в послеполуденные часы она снизилась всего до 8.2 мкмоль СО₂ м⁻²с⁻¹, у ПФ дуба – 4.7 и 3.3 мкмоль СО₂ м⁻²с⁻¹, соответственно.

У изучаемых форм дуба эффективность использования поглощенной солнечной радиации на фотосинтез (КПД фотосинтеза) в зависимости от интенсивности поступающей суточной солнечной радиации, во всех случаях у РФ была выше, но с увеличением прихода солнечной радиации различия несколько сглаживаются. В малооб-

**Рис. 2.** Зависимость дневного газообмена РФ и ПФ дуба от суммы прихода солнечной радиации за день при предрассветном водном потенциале листа = -1.6 МПа.

лачные дни КПД фотосинтеза у обеих форм дуба снизилась по сравнению с облачным днем (рис. 5). Так в пасмурный день, когда суточная величина солнечной радиации составляла $150 \text{ кал см}^{-2} \text{ день}^{-1}$ у РФ КПД фотосинтеза составила 7%, а у ПФ дуба – 6%, с увеличением поступления солнечной радиации в малооблачный день до $500 \text{ кал см}^{-2} \text{ день}^{-1}$ КПД фотосинтеза составила соответственно 1.25% и 0.75%.

Заключение. Таким образом, на основе дневного хода интенсивности фотосинтеза и световых кривых фотосинтеза, полученных в облачные и малооблачные дни, пришли к выводу, что РФ дуба черешчатого, по сравнению с ПФ значительно лучше переносит недостаток влаги и это объясняет то, что дуб ранней формы приурочен к сухим и очень сухим местообитаниям. В более благоприятных условиях увлажнения эта форма дуба не может конкурировать с поздней формой, так как чаще повреждается ранними весенними заморозками и филлофагами ранневесеннего комплекса [14, 17]. Кроме того, корневая система поздней формы дуба – стержневая, и в Теллермановском лесничестве в нагорных дубравах дости-

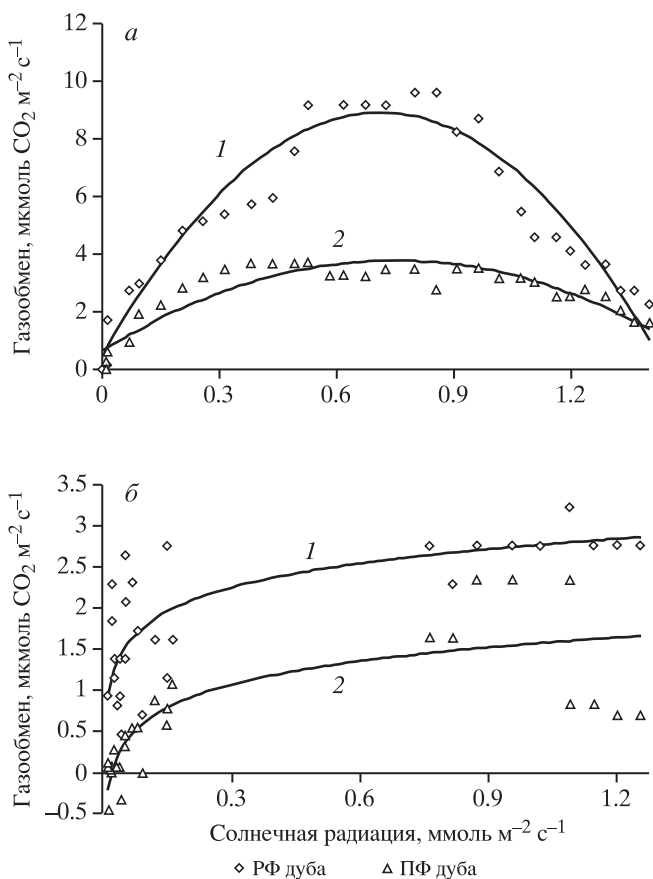


Рис. 3. Световые кривые фотосинтеза РФ и ПФ дуба в малооблачный день при предрассветном водном потенциале листа = -1.6 МПа в период до 11 ч (а) и после 16 ч (б).

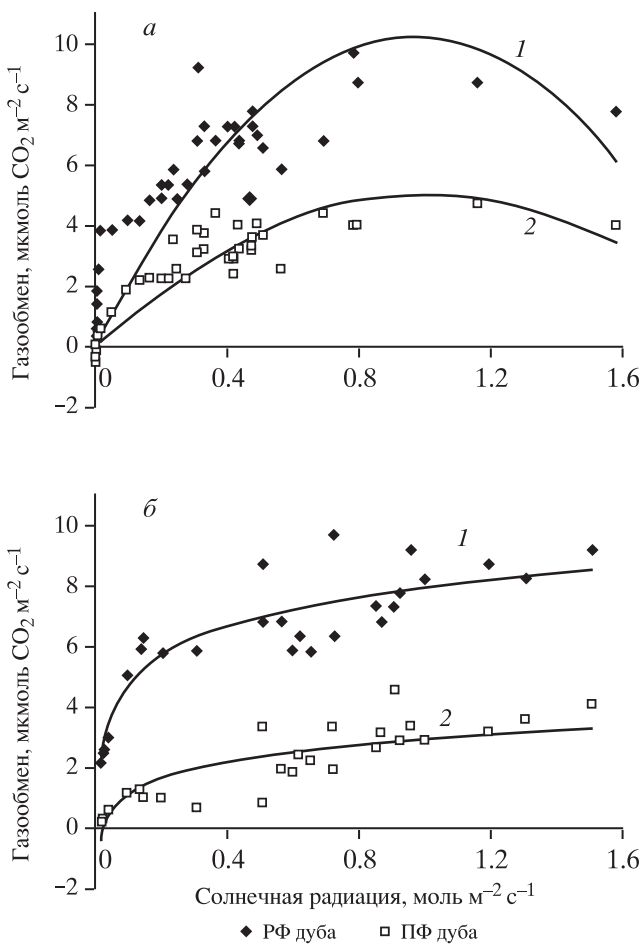


Рис. 4. Световые кривые фотосинтеза РФ и ПФ дуба в день с переменной облачностью при предрассветном водном потенциале листа = -1.6 МПа в период до 11 ч (а) и после 16 ч (б).

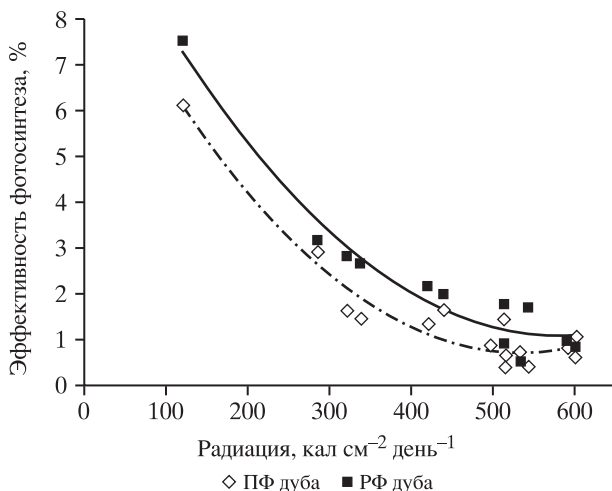


Рис. 5. Эффективность использования поглощенной солнечной радиации на фотосинтез у РФ и ПФ дуба в зависимости от поступления солнечной радиации за день.

гает капиллярной каймы грунтовых вод [12], используя влагу в большем объеме почвы. Тогда как РФ дуба, имея мочковатую корневую систему, не может конкурировать с ПФ, по этой причине РФ дуба практически нет в нагорных дубравах. В солонцовых дубравах, где корни не могут развивать глубокую корневую систему, имеет преимущество РФ, как более устойчивая к недостатку влаги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Вихров В.Е.* Строение и физико-механические свойства древесины дуба в связи с условиями произрастания. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1950. 112 с.
2. *Вихров В.Е., Енькова Е.И.* Динамика вегетационного прироста древесины рано- и позднезрелых форм дуба в связи с условиями произрастания // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1953. Т. 9. С. 5–29.
3. *Елагин И.Н., Мина В.Н.* Строение корневых систем дуба на темносерых почвах и солонцах // Тр. Ин-та леса АН СССР. 1953. Т. 12. С. 151–170.
4. *Енькова Е.И.* Влияние температуры воздуха на набухание и раскрытие листовых почек черешчатого дуба // Науч. зап. ВЛТИ. Т. XXI. Воронеж, 1960. С. 71–85.
5. *Енькова Е.И.* Теллермановский лес и его восстановление. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1976. 214 с.
6. *Енькова Е.И., Ширнин В.К.* Влияние условий произрастания на физико-механические свойства древесины дуба рано- и позднезрелых форм // Лесоведение. 1970. № 2. С. 59–73.
7. *Ефимов Ю.П.* К вопросу о территориальном размещении фенологических форм дуба черешчатого // Генетика, селекция и интродукция лесных пород. Сб. науч. тр. Вып. 2. Воронеж, 1955. С. 37–45.
8. *Жиренко Н.Г.* Динамика потока пасоки дуба черешчатого в юго-восточной лесостепи в зависимости от факторов окружающей среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. М.: ИЛАН, 2006. 18 с.
9. *Молчанов А.А.* Научные основы ведения хозяйства в дубравах лесостепи. М.: Наука, 1964. 255 с.
10. *Молчанов А.Г.* Изменчивость интенсивности фотосинтеза дуба черешчатого от факторов окружающей среды // Лесоведение. 2002. № 6. С. 13–22.
11. *Молчанов А.Г.* Баланс CO₂ в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. Тула: Гриф и К, 2007. 284 с.
12. *Молчанов А.Г., Молчанова Т.Г.* Предрасветный водный потенциал листьев дуба как показатель влагообеспеченности растений // Лесоведение. 2000. № 2. С. 72–74.
13. *Рахи М.О.* Аппаратура для исследований компонентов водного потенциала листьев // Физиология растений. 1973. Т. 20. С. 215–221.
14. *Романовский М.Г., Мамаев В.В.* Грунтовые воды нагорных дубрав Теллермановского леса // Лесоведение. 2002. № 5. С. 6–11.
15. *Романовский М.Г., Мамаев В.В., Селочник Н.Н., Гопиус Ю.А., Жиренко Н.Г., Кондрашева Н.К., Рубцов В.В., Уткина И.А.* Экосистемы Теллермановского леса. М.: Наука, 2004. 340 с.
16. *Рубцов В.В., Жиренко Н.Г., Уткина И.А.* Интенсивность тока пасоки у разных фенологических форм дуба в южной лесостепи // Лесоведение. 2007. № 5. С. 44–50.
17. *Рубцов В.В., Уткина И.А.* Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Гриф и К, 2008. 302 с.
18. *Силина А.А.* Транспирация рано- и позднезрелых форм дуба в условиях лесостепи // Тр. Ин-та леса АН СССР. М.: 1958. Т. 41. С. 104–110.
19. *Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D., Hemmingsen E.A.* Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants // Science. 1965. V. 148. P. 339–346.

Intensity of Photosynthesis in *Quercus robur* Phenological Forms under Moisture Deficit

A. G. Molchanov

The studies were conducted at the Tellerman Forestry of the Institute of Forestry, Russian Academy of Sciences (Voronezh region). The sample plots were located in a 250-year-old oak forest (quality class III) on the south-facing slope with a groundwater table of about 8–9 m, where the late-leafing form of oak trees predominated. The roots of this form reach the groundwater capillary fringe. At the same time, the studies were carried out in a solonetz oak forest of quality class III with the early-leafing form of oak trees whose roots were mainly spread in the shallow soil layer (10–40 cm). The investigations were carried out under insufficient humidity when the water potential of leaves was 1.6 MPa. Based on the daily course of photosynthesis and light curves of photosynthesis obtained in cloudy and fair with some cloud days, it was concluded that the early-leafing oak form endured a water deficit more easily as compared to the late-leafing form did. This circumstance explains the fact that the early-leafing form of oak is restricted to dry and very dry sites. In more favorable sites, this form cannot compete with the late-leafing one, since it is more often damaged by early spring frosts and phyllophages of the early spring complex.