

ЭКОЛОГИЯ

УДК 630*161.32:582.47

ФОТОСИНТЕЗ У ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ПОЛИГОНА “ЛОГ ТАЕЖНЫЙ”

А.К. Юзбеков, Д.Г. Замолотчиков, А.И. Иващенко

(кафедра общей экологии; e-mail: uak2003@mail.ru)

Исследована сезонная динамика максимальной интенсивности нетто-фотосинтеза и темнового дыхания ели европейской (*Picea abies* L.), отражающая воздействие комплекса внешних факторов и представляющая собой данные, необходимые для оценки фотосинтеза древостоя ели. Выявлено отсутствие в июне внутрисезонной депрессии фотосинтеза. Установлена зависимость между максимальными значениями интенсивности фотосинтеза и температурой воздуха: сезонный максимум нетто-фотосинтеза у ели наблюдался в июле при температуре около 20 °С; в августе и сентябре с понижением оптимума температуры отмечено уменьшение уровня интенсивности ассимиляции CO₂. Положительный фотосинтетический углекислотный баланс свидетельствует о том, что древостой старовозрастных ельников в лесных экосистемах экспериментального полигона “Лог Таежный” является резервуаром для стока углерода.

Ключевые слова: сезонная динамика, ель европейская, нетто-фотосинтез, дыхание, температура, лесные экосистемы.

В последние годы в связи с проблемой глобального изменения климата изучение стоков и эмиссий парниковых газов в природных ландшафтах представляется весьма актуальным: если размеры углеродных пулов в лесной экосистеме увеличиваются, то создается сток углекислого газа из атмосферы, если уменьшаются, то в конечном итоге образуются источники парниковых газов. Согласно Рамочной конвенции ООН об изменении климата (РКИК ООН), лесам, как основным поглотителям парниковых газов, уделяется особое внимание. Сток углерода в леса России в начале 1990-х гг. возрос на 100—150 Мм С/год в связи с резким сокращением объема лесозаготовок, и как следствие это выразилось в снижении глобальной концентрации углекислого газа на 1,1 ppm. Из углеродных пулов главным поглотителем углерода является фитомасса (71,8%); на долю мертвой древесины, подстилки и почвы приходится 7,2; 3,6 и 17,4% соответственно [1—2].

Сток углерода определяется способностью фитоценозов поглощать CO₂ в процессе фотосинтеза. При этом углекислый газ атмосферы преобразуется в органическое вещество.

Суммарную величину образовавшегося при фотосинтезе органического вещества называют валовой первичной продукцией (GPP). Часть этого вещества разлагается при метаболизме самих растений, при этом углекислый газ высвобождается в атмосферу. Этот поток именуется дыханием автотрофов (Ra) и варьирует в пределах 40—70% от GPP. Разность между GPP и Ra характеризует количество органического веществ-

ва, пополняющего пул фитомассы, и называется чистой первичной продукцией (NPP).

Цель наших исследований состояла в исследовании сезонной динамики максимальной интенсивности фотосинтеза ели европейской (*Picea abies* L.) в лесных сообществах экспериментального полигона “Лог Таежный”.

Материалы и методы

Исследования проводили в теплый сезон 2010—2012 гг., с мая по сентябрь, на экспериментальном полигоне “Лог Таежный” Валдайского филиала Государственного гидрологического института (ВФ ГГИ). Экспериментальный полигон характеризуется мелкохолмистым рельефом. Относительное превышение холмов над заболоченными понижениями составляет 6—8 м. Древостой представлен ельником-кисличником, также на возвышенных участках встречаются сосняки орляково-кисличные, а на заболоченных участках — сосняки сфагновые.

Измерения проводили на постоянной пробной площади (ПП № 1), заложенной в перестойном (110—120 лет) мелкотравно-зеленомошном ельнике. Средний диаметр древостоя — 37 см, средняя высота — 31 м, бонитет — 1. Ярус подроста и подлеска имеет сомкнутость 0,3; доминирующие позиции в ярусе занимают ель и рябина, участие других видов (береза пушистая и повислая, крушина ломкая, ива козья) незначительно. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 60%. В ярусе доминируют бореальные виды: вейник тростни-

ковидный, майник двулистный и кислица. Характерной особенностью травяного покрова является сочетание бореальных (черника, брусника, ожика волосистая, седмичник европейский) и неморальных (зеленчук желтый, сныть, звездчатка жестколистная и др.) видов. В моховом ярусе, проективное покрытие которого достигает 70%, доминируют зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*).

Из-за сложности разделения фотосинтетического и дыхательного газообмена на свету мы не измеряли величину истинного фотосинтеза. Интенсивность видимого (нетто-) фотосинтеза определяли газометрическим методом, модифицированным применительно к объекту исследования (метод закрытых камер).

Комплект оборудования, использованный при полевых измерениях, включал: 1) портативный инфракрасный газоанализатор CO_2 , смонтированный на биологическом факультете МГУ имени М.В. Ломоносова на базе инфракрасного сенсора AZ 7752 с разрешающей способностью 1 ppm (AZ Instrument Corp., Тайвань), и помпу E 134-11-120 (Hargraves Technologies Corp., США); 2) камеру из прозрачного пластика объемом 5100 см³ (34 × 10 × 15 см), снабженную воздухопроводными полиуретановыми трубками и вентилятором; 3) крышку для создания герметизации камеры; 4) термометр Chektemp1. Собственно прибор и корпус камеры образовывали замкнутую систему.

Объектами изучения углекислотного газообмена служили интактные побеги модельных деревьев. При выборе объекта исследования мы основывались на том, что охвоенный побег может служить моделью фотосинтезирующей кроны и отражать физиологическое состояние дерева [3]. Для измерения интенсивности фотосинтеза и темнового дыхания камеру располагали на побегах нижней части крон деревьев. Исследования проводили в третьей декаде каждого месяца, в полуденные часы.

Последовательность измерений выглядела следующим образом. Газоанализатором измеряли концентрацию CO_2 в окружающей среде (атмосфере) — 380—400 ppm. Затем газоанализатор подсоединяли к прозрачной камере (с расположенным в ней побегом ели) с помощью полиуретановых трубок. При этом одна из трубок оставалась открытой для прокачивания атмосферного воздуха через систему. Для этого включали помпу. Когда концентрация углекислого газа в камере становилась примерно равной концентрации CO_2 атмосферы (через 20—30 с), подсоединяли вторую трубку и записывали начальное значение концентрации CO_2 . Значения считывали визуально с дисплея прибора, отмечая секундомером точное время достижения каждого следующего уровня концентрации CO_2 с шагом 10—15 с. Последнее по сравнению с предыдущим резкое изменение концентрации CO_2 считалось конечным значением цикла измерений. Помпа продолжала прокачивать воздух через замкнутую систему в течение всего цикла

измерения. Для измерения темнового дыхания камеру затемняли с помощью чехла из светонепроницаемой ткани. Длительность экспозиции (измерения) на каждом побеге составляла 30—60 с. Интенсивность фотосинтеза и темнового дыхания рассчитывали по уравнению Клайперона—Менделеева, используя значения объема камеры, температуры и давления воздуха. Дополнительно при каждом измерении определяли температуру окружающего воздуха и освещенность. Показатели интенсивности фотосинтеза и темнового дыхания приведены в мг CO_2 /г сухой массы хвои, так как расчет на сухую массу позволяет сравнивать величины ассимиляции и эмиссии CO_2 , характеризующие эффективность воспроизводства и разложения растениями органического вещества, что весьма важно для характеристики продуктивности фитоценозов. Сухую массу хвои определяли путем высушивания в термостате при 105 °С в течение 8 ч. Масса считалась постоянной, если расхождение в массе образцов двух последовательных взвешиваний не превышало 0,1%. Сезонную фотосинтетическую продуктивность определяли как сумму максимальных значений интенсивности нетто-фотосинтеза за все месяцы сезона.

Результаты и обсуждение

Сезонная динамика максимальной интенсивности фотосинтеза ели европейской отражала воздействие комплекса внешних факторов и представляла собой данные, необходимые для оценки фотосинтеза древостоя ели.

Как видно на рис. 1, минимальные значения сезонного максимума интенсивности нетто-фотосинтеза у ели наблюдались в мае, максимальные — в июле. Интенсивность фотосинтеза в июле увеличилась по сравнению с маем на 56% и составила 173,0 мг CO_2 /г сухой массы × день. В дальнейшем наблюдалось снижение показателя фотосинтеза: в августе интенсивность ассимиляции CO_2 уменьшилась по сравнению с июлем на 27% и составила 127,0 мг CO_2 /г сухой мас-

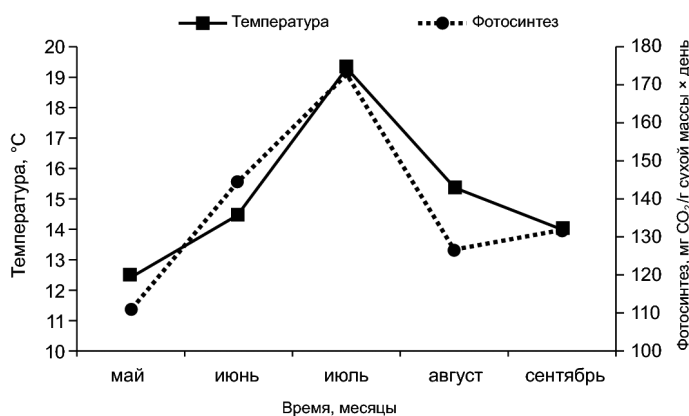


Рис. 1. Сезонная динамика максимальных значений интенсивности фотосинтеза в ельнике-кисличнике экспериментального полигона "Лог Таежный" за теплый сезон 2010—2012 гг.

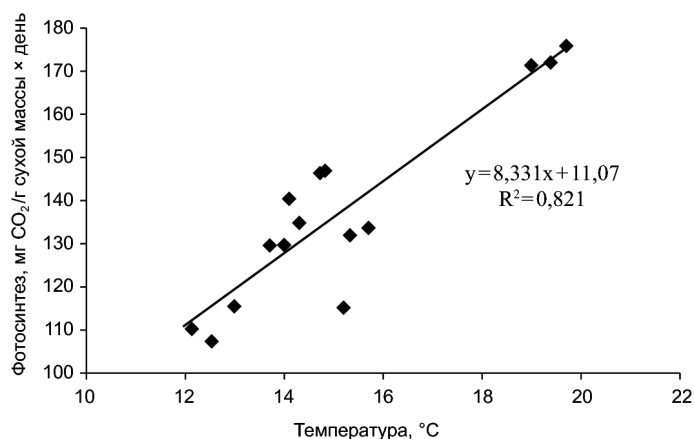


Рис. 2. Зависимость интенсивности ассимиляции CO₂ хвои ели от температуры воздуха

сы × день. При этом интенсивность фотосинтетического газообмена изменялась в зависимости от температуры воздуха.

В работе был выполнен корреляционный анализ связи интенсивности фотосинтетического газообмена хвои с температурой воздуха (рис. 2).

Уравнение регрессии за период наблюдений имеет вид $Y = 8,331X + 11,070$.

Значение коэффициента (8,331), связанного с температурой воздуха, свидетельствует о наличии прямой связи между сезонной фотосинтетической способностью хвои и изменением температурного режима. Линейный коэффициент корреляции (r) составил 0,906, т.е. связь между показателями была высокой. Расчеты показали, что долевого вклада температуры воздуха в процесс фотосинтеза в общем воздействии всех факторов внешней среды составил около 40%; следовательно, на долю других факторов приходилось 60%.

Линейный характер зависимости скорости дневного поглощения CO₂ от солнечной радиации и температуры, а также практическое ее отсутствие от влажности воздуха и содержания CO₂ в воздухе для коренных еловых лесов севера ранее был установлен и другими авторами [4]. Низкие значения линейных коэффициентов корреляции, полученные К.С. Бобковой и Э.П. Галенко, по-видимому, обусловлены более суровыми климатическими условиями в северной тайге по сравнению с южнотоежной подзоной.

Согласно данным А.С. Щербатюка и др. [5], зависимость фотосинтеза ели от температуры в течение вегетации имеет двухвершинный характер: отмечаются два пика, приуроченные к периодам невысокой температуры воздуха и оптимального почвенного увлажнения — в мае (поздняя весна) и июле (период дождей). Максимальная интенсивность фотосинтеза зарегистрирована в мае при температуре 10 °C, при этом все температуры выше этого значения вызывали резкое снижение фотосинтеза, обусловленное, по мнению авторов, адаптацией фотосинтетического аппарата в этот период вегетации к низкой темпе-

ратуре воздуха. В отличие от отмеченной коллегами внутрисезонной депрессии фотосинтеза в июне нами подобного явления для ели не выявлено. Одновершинный характер сезонной динамики максимальных значений интенсивности фотосинтеза в ельнике-кисличнике экспериментального полигона “Лог Таежный” свидетельствует об отсутствии перегрева фотосинтетического аппарата древостоя в период исследований.

Вероятно, снижение фотосинтетической способности хвои после максимума, наблюдавшегося в середине сезона, связано не с потерей хвои, а со снижением ассимиляционной активности фотосинтетического аппарата у существовавшей хвои, обусловленным изменением температурного режима. Средняя температура воздуха в августе и сентябре снизилась и составила 15,4° и 14° соответственно, против 19,4° в июле. Ранее нами было установлено, что для проявления максимальной активности ключевых ферментов углеродного метаболизма (рибулозобисфосфат-карбоксилазы и глицеральдегидфосфатдегидрогеназы) диапазон оптимальных температур составляет 20–25° [6]. Сезонный максимум нетто-фотосинтеза в наших исследованиях у ели наблюдался в июле при температуре около 20 °C; в августе и сентябре с понижением оптимума температуры отмечено уменьшение уровня интенсивности ассимиляции CO₂. Аналогичные данные получены и другими авторами [7]. Суммарная величина максимальной интенсивности нетто-фотосинтеза за весь сезон составила 687,1 мг CO₂/г сухой массы × день. Следует отметить, что уровень темнового дыхания не претерпевает заметных изменений, исключение составляет незначительное увеличение дыхательного газообмена в июле и августе (рис. 3). Суммарная величина темнового газообмена хвои за весь сезон составила 191,6 мг CO₂/г сухой массы × день (27,9% от суммарного нетто-фотосинтеза), что свидетельствует о положительном фотосинтетическом углекислотном газообмене хвои древостоя старовозрастных ельников. Согласно данным литературы [6], доля дыхания у древесных растений в среднем за сезон в зоне хвойных смешанных лесов составляет 20–30% истинного фотосинтеза [8].

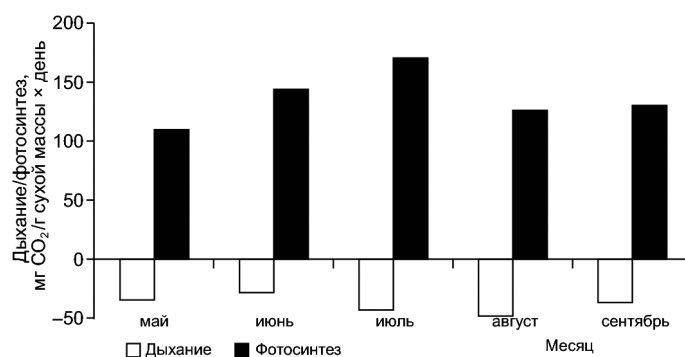


Рис. 3. Внутрисезонные показатели фотосинтеза и темнового дыхания хвои ели

Таким образом, положительный фотосинтетический баланс углерода хвой позволяет заключить, что древостой старовозрастных ельников в лесных экосистемах экспериментального полигона “Лог Таяжский” является резервуаром для стока углерода.

* * *

Работа выполнена в рамках плана научно-исследовательских работ Росгидромета и при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 11-05-00328).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Замолодчиков Д.Г. Системы оценки и прогноза запасов углерода в лесных экосистемах // Устойчивое лесопользование. 2011. Т. 29. № 4. С. 15—22.
2. Замолодчиков Д.Г. Углеродный бюджет лесов России как фактор глобальной динамики парниковых газов атмосферы // Глобальное экологическое процветание / Отв. ред. В.В. Снакин. М.: Academia, 2012. С. 39—45.
3. Михайлова Т.А., Бережная Н.С., Русакова Л.В. и др. Показатели состояния пигментного комплекса сосны обыкновенной, угнетенной аэропромвыбросами // Сиб. экол. журн. 2000. № 6. С. 693—697.
4. Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / Под ред. К.С. Бобковой, Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
5. Щербатюк А.С., Русакова Л.В., Суворова Г.Г., Янькова Л.С. Углекислотный газообмен хвойных Предбайкалья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1991. 135 с.
6. Юзбеков А.К., Магомедов И.М. Влияние температуры на синтез карбоксилирующих ферментов в этилированных листьях растений с C_3 - и C_4 - путем фотосинтеза на свету // Фотосинтез, дыхание и обмен органических кислот. Воронеж, 1980. С. 37—42.
7. Суворова Г.Г., Янькова Л.С., Копытова Л.Д., Филиппова А.К. Максимальная интенсивность фотосинтеза сосны обыкновенной и ели сибирской в Предбайкалье // Сиб. экол. журн. 2005. № 1. С. 97—108.
8. Иванов Л.А., Гулидов И.В., Цельникер Ю.Л. и др. Фотосинтез и транспирация древесных пород в разных климатических зонах. Водный режим. М.: Наука, 1963. С. 121—126.

Поступила в редакцию
09.09.13

SPRUCE FIR PHOTOSYNTHESIS IN THE FOREST ECOSYSTEMS OF THE TEST AREA “LOG TAYEZHNYI”

A.K. Yuzbekov, D.G. Zamolodchikov, A.I. Ivashchenko

The seasonal dynamics of the maximum intensity of net photosynthesis and dark respiration in the spruce fir (*Picea abies* L.) was investigated. It reflects the impact of a complex of external factors and provides data that are required for monitoring the photosynthesis of the spruce fir stand. It was established that no intraseasonal decrease in photosynthesis occurred in June. A relationship between maximum photosynthesis intensity and air temperature was revealed: the seasonal maximum of the net photosynthesis of the spruce fir was reached in July at a temperature of ca. 20 °C. In August and September, a decrease in temperature optimum was accompanied by a reduction in CO_2 assimilation. A positive photosynthesis carbon dioxide balance indicates that old spruce forests in the forest ecosystems of the test area “Log Tayezhnyi” serve as a carbon sink.

Key words: seasonal dynamics, spruce fir, net photosynthesis, respiration, temperature, forest ecosystems.

Сведения об авторах

Юзбеков Ахмед Кадималиевич — докт. биол. наук, вед. науч. сотр. кафедры общей экологии биологического факультета МГУ. Тел.: +7-926-733-19-44; e-mail: uak2003@mail.ru

Замолодчиков Дмитрий Геннадьевич — докт. биол. наук, зав. кафедрой общей экологии биологического факультета МГУ. Тел.: +7-916-128-27-51; e-mail: dzamolod@mail.ru

Иващенко Андрей Иванович — мл. науч. сотр. кафедры общей экологии биологического факультета МГУ. Тел.: +7-916-120-45-41; e-mail: carbonflux@mail.ru