

ЭКОЛОГИЯ

УДК 581.13

УГЛЕКИСЛОТНЫЙ ГАЗООБМЕН ХВОИ ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ
В ЮЖНОТАЁЖНОМ ЕЛЬНИКЕ

А.К. Юзбеков*, Д.Г. Замолдчиков

Кафедра общей экологии, биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12
*e-mail: uak2003@mail.ru

Путём анализа динамики углекислотного газообмена хвои ели европейской (*Picea abies* L.) и факторов внешней среды в течение нескольких сезонов установлена прямая линейная зависимость интенсивности фотосинтеза от температуры воздуха и освещённости (коэффициенты корреляции составили 0,860 ($p < 0,001$) и 0,704 ($p < 0,001$), соответственно). Выявлено, что сезонный максимум нетто-фотосинтеза наблюдается при температуре 23–25°C; с понижением оптимума температуры отмечено уменьшение интенсивности ассимиляции CO₂. На основе разработанной модели воздействий внешних факторов на интенсивность фотосинтеза показано, что в совокупности колебания температуры и освещённости позволяют объяснить 82% вариации интенсивности фотосинтеза; при этом температура воздуха оказывает наиболее сильное влияние на этот процесс. Согласно расчётам, величина нетто-фотосинтеза превышала уровень светового дыхания в три раза, что свидетельствует о положительном углекислотном балансе хвои ели европейской.

Ключевые слова: сезонная динамика, ель европейская, нетто-фотосинтез, дыхание, температура, освещённость

Исследование углекислотного газообмена древесных пород — эдификаторов лесных сообществ в последние годы привлекает пристальное внимание не только потому, что газообмен — интегральный показатель физиологического состояния дерева, но и благодаря значительной роли лесных экосистем в смягчении изменений климата, обусловленных ростом атмосферных концентраций диоксида углерода (CO₂) и других парниковых газов [1]. При этом, 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. Из углеродных пулов главным поглотителем углерода является фитомасса (71,8%); на долю мёртвой древесины, подстилки и почвы приходится 7,2%, 3,6% и 17,4%, соответственно [2]. Роль бореальных лесов в регуляции газового состава наглядно подтверждается сезонными колебаниями концентрации CO₂ в северном полушарии: в вегетационный период она снижается, а в холодное время начинает расти. Если учесть, что в растительности и верхнем слое почв бореальных лесов сосредоточено более 22% глобальных запасов резервуара углерода суши, то их вклад в круговорот углерода на планете должен быть существенным [3]. Важным элементом глобального углеродного бюджета являются леса России [2,4].

Объём и динамика резервуара углерода лесных экосистем обусловлены соотношением продукции и деструкции органического вещества. При этом

сток углерода определяется способностью фитоценозов поглощать CO₂ в процессе фотосинтеза. Старовозрастные леса важны как хранилища большого количества запасенного углерода [5]. Исследования показали, что в старых лесах углеродный баланс, как правило, положительный, и вероятность их функционирования как источников углерода не увеличивается с возрастом, а определяется изменением климатических условий [6].

Цель наших исследований состояла в изучении динамики углекислотного газообмена хвои ели европейской (*Picea abies* L.) старовозрастного древостоя южнотаёжного ельника и выявлении его связи с факторами внешней среды.

Материалы и методы

Исследования проводили на экспериментальном полигоне “Таёжный лог” Валдайского филиала Государственного гидрологического института, расположенном на территории национального парка “Валдайский” Новгородской области.

CO₂-газообмен регистрировали в тёплый сезон 2013–2015 гг. в течение трёх дней третьей декады каждого месяца, в полуденные часы, в трёх повторностях с интервалом 10 мин, в наиболее благоприятных для процесса фотосинтеза условиях освещения и температуры.

По своему ботанико-географическому положению район полевых работ находится на границе зон южной тайги и хвойно-широколиственных лесов; согласно лесорастительному делению он от-

носится к району хвойно-широколиственных лесов Европейской части РФ.

Измерения проводили на пробной площади, заложенной в старовозрастном (110–120 лет) 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 (*Picea abies* L.) и рябина (*Sorbus aucuparia* L.), участие других видов незначительно. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет 60%; в нём преобладают вейник тростниковидный (*Calamagrostis arundinacea* L.), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* L.) и кислица (*Oxalis acetosella* L.). Для травяного покрова характерно произрастание таких видов, как черника (*Vaccinium myrtillus* L.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), ожика волосистая (*Luzula pilosa* L.), зеленчук жёлтый (*Galeobdolon luteum* Huds), сныть (*Aegopodium podagraria* L.), звездчатка ланцетолистная (*Stellaria holostea* L.). В моховом ярусе, проективное покрытие которого достигает 70%, доминируют зеленые мхи — плевроциум Шребера (*Pleurozium schreberi*) и гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens*).

Объектами изучения углекислотного газообмена ели служили интактные побеги нижней части крон модельных деревьев на высоте 2–2,5 м. При выборе объекта исследования основывались на том, что побег может служить моделью фотосинтезирующей кроны и отражает физиологическое состояние дерева.

Интенсивность нетто-фотосинтеза и светового дыхания определяли газометрическим методом, модифицированным применительно к объекту исследования (метод закрытых камер), с использованием специально сконструированного на биологическом факультете МГУ имени М.В. Ломоносова комплекта оборудования. Длительность экспозиции на каждом побеге составляла 30–60 с [7].

Для расчета изменения массы углерода (в форме CO_2) в камере за время экспозиции использовали выражение, основанное на уравнении Менделеева–Клайперона:

$$DC = (12 \cdot 10^{-6} \cdot DM \cdot P \cdot V) / (8,314 (t + 273)), \quad (1),$$

где DC — изменение массы углерода в камере, г С; 12 — молярная масса углерода, г С • моль⁻¹; 10^{-6} — пересчетный коэффициент из ppm в объёмные доли, ppm⁻¹; DM — изменение концентрации CO_2 в камере, ppm; P — атмосферное давление, Па; V — объем камеры, м³; $8,314$ — универсальная газовая постоянная, Па • м³ • °К⁻¹ • моль⁻¹; t — температура воздуха, °С; 273 — параметр для пересчета температуры в °К.

Показатели интенсивности фотосинтеза и дыхания хвой ели приведены в мг CO_2 /г сухой массы • ч, так как расчёт 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.

Для выявления зависимости углекислотного газообмена от факторов внешней среды при каждом измерении определяли температуру воздуха окружающей среды и температуру воздуха в камере (показатели отличались между собой не более, чем на 1–2°С) и общую облачность.

В работе использовали значения фотосинтетически активной радиации (ФАР), рассчитанные согласно методике Д.В. Карелина и др. [8] как функция потенциальной суммарной солнечной радиации (при ясном небе) и облачности:

$$\text{ФАР} = I (-52,1C + 1439) \quad (2),$$

где ФАР — фотосинтетически активная радиация (мкЭ/м² • с); I — потенциальная суммарная солнечная радиация для метеостанции Валдай (кВт • м⁻²); C — облачность (0–10 баллов).

Математическую обработку данных проводили с использованием корреляционного и регрессионного методов анализа.

Результаты и обсуждение

Сезонная динамика интенсивности фотосинтеза ели европейской (*Picea abies* L.) отражала воздействие комплекса внешних факторов и представляла собой данные, необходимые для оценки углекислотного газообмена хвой древостоя ели.

Интенсивность фотосинтетического газообмена находилась в прямой зависимости от температуры воздуха (рис. 1).

По нашим наблюдениям, в 2013 г. самым тёплым месяцем был июнь, самым холодным — сентябрь, соответственно максимальные значения сезонной интенсивности нетто-фотосинтеза у ели наблюдались в июне, минимальные — в сентябре. Интенсивность фотосинтеза в июне увеличилась по сравнению с маем в 2 раза и составила 9,4 мг CO_2 /г сухой массы • ч. В дальнейшем наблюдалось снижение показателя фотосинтеза: в сентябре интенсивность ассимиляции CO_2 уменьшилась по сравнению с июнем в 2,7 раза до 3,4 мг CO_2 /г сухой массы • ч.

В 2014 г. наиболее теплыми месяцами являлись май и июль: температура воздуха составила чуть меньше 25°С. На эти месяцы приходятся максимумы интенсивности фотосинтеза — 8,3 и 8,4 мг CO_2 /г сухой массы • ч, им на графике соответствуют два пика — “весенний” и “летний”. При этом в последней декаде июня наблюдалась прохладная погода, которая способствовала ослаблению процесса фотосинтеза по сравнению с маем в 1,4 раза. Сезонный минимум интенсивности фотосинтеза, в 2,3 раза ниже июльских значений, отмечался в сентябре при температуре воздуха, равной 11°С.

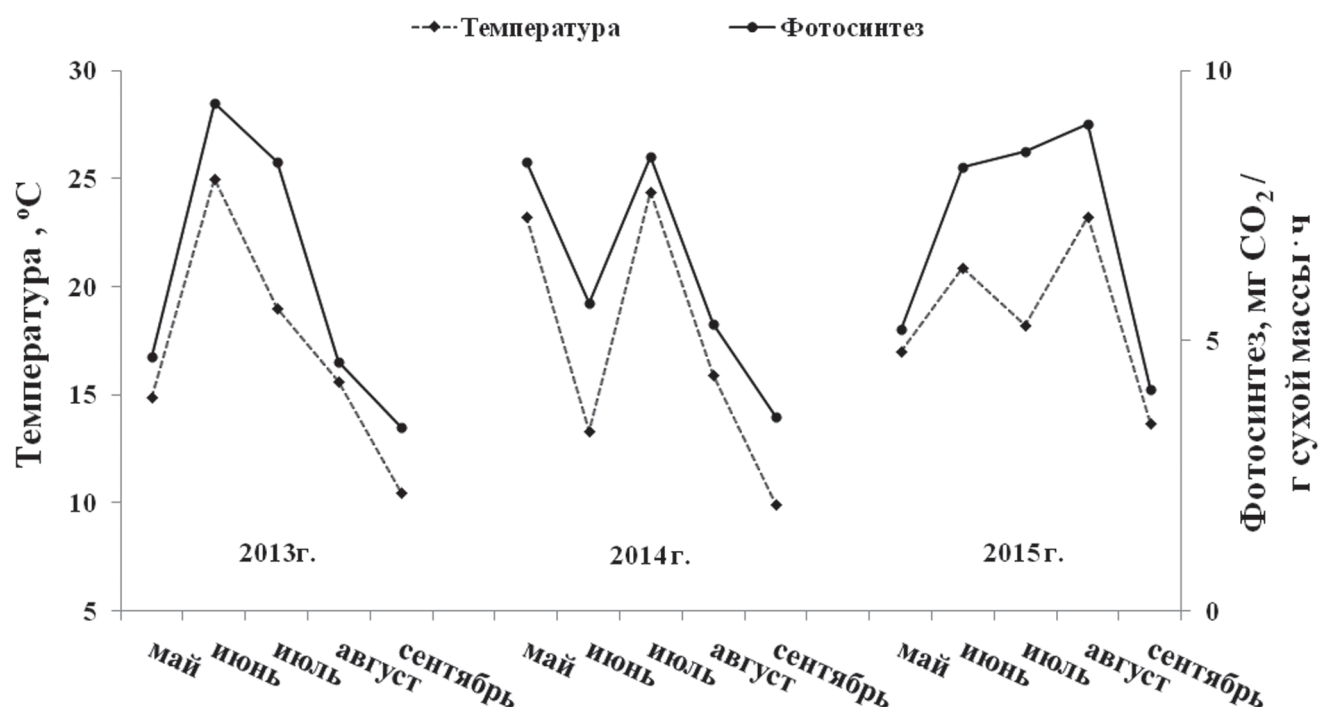


Рис. 1. Сезонная динамика интенсивности фотосинтеза хвои ели и температуры воздуха (средняя величина показателей за три дня измерений)

В 2015 г. максимальное значение интенсивности нетто-фотосинтеза у ели, равное 9,0 мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сухой массы \cdot ч, наблюдалось в августе, когда воздух прогрелся до 23°C . Понижение температуры воздуха в сентябре до 14°C привело к снижению интенсивности фотосинтеза в 2,2 раза по сравнению с предыдущим месяцем.

Корреляционный анализ связи интенсивности фотосинтеза хвои с температурой воздуха выявил прямую линейную зависимость между показателями (коэффициент корреляции R равен 0,860, $p < 0,001$) (рис. 2, А).

Анализ полученных нами данных свидетельствует о том, что температура воздуха является одним из основных факторов, определяющих в природных условиях реализацию потенциальных возможностей фотосинтетического аппарата ели.

Другим существенным фактором, оказывающим влияние на интенсивность фотосинтеза, является освещённость. В работе исследовали зависимость процесса фотосинтеза от ФАР (рис. 3). Максимальные значения ФАР, равные 600–640 $\text{мкЭ}/\text{м}^2 \cdot \text{с}$, отмечены в мае–июле каждого сезона; минимальные, около 300 $\text{мкЭ}/\text{м}^2 \cdot \text{с}$, – в сентябре, что связано

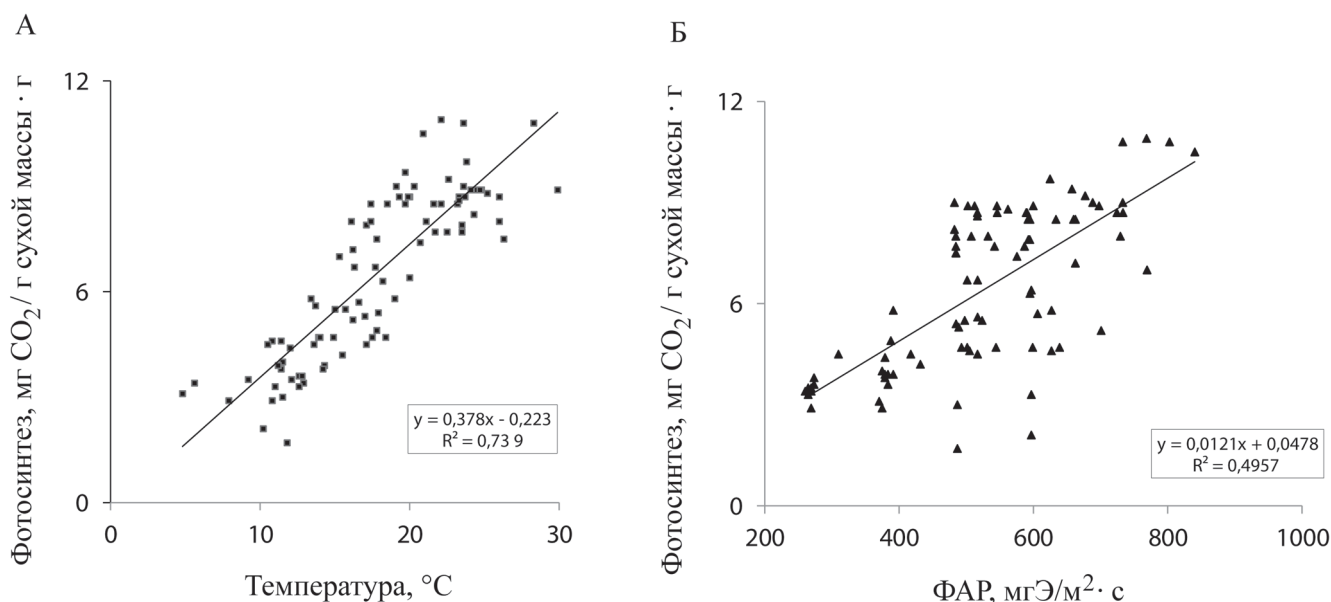


Рис. 2. Зависимость интенсивности ассимиляции CO_2 у ели от факторов внешней среды: А – от температуры; Б – от освещённости (ФАР – фотосинтетически активная радиация)

с уменьшением потенциальной суммарной солнечной радиации в осенние месяцы. Согласно полученным результатам, интенсивность фотосинтеза хвои ели находилась в прямой зависимости от ФАР. Наблюдаемое изменение интенсивности фотосинтеза при постоянных значениях освещённости в период с мая по июль 2014 г., по-видимому, обусловлено доминирующим влиянием на процесс фотосинтеза температуры воздуха. Увеличение интенсивности фотосинтеза при уменьшении освещённости в июле 2015 г., очевидно, с учетом отсутствия прямой зависимости между фотосинтезом и температурой воздуха, можно объяснить превалированием влияния на процесс фотосинтеза других факторов среды, которые в данной работе не исследовались.

Следует отметить, что в классическом варианте зависимость фотосинтеза от света выражается световой кривой фотосинтеза, имеющей вид гиперболы, и, условно, её можно считать линейной лишь в диапазоне изменения освещённости 0–40 Вт/м².

Однако прямая линейная зависимость интенсивности фотосинтеза от освещённости в исследуемом интервале ФАР была подтверждена в результате выполненного нами корреляционного анализа. Коэффициент корреляции R , равный 0,704 ($p < 0,001$), свидетельствует о наличии высокой связи между показателями (рис. 2Б). Аналогичные результаты получены К.С. Бобковой и В.В. Тужилкиной [12]: линейный характер зависимости фотосинтеза от освещённости отмечен в диапазоне изменения освещённости 0–600 Вт/м².

Для изучения множественной корреляционной зависимости интенсивности фотосинтеза от метеорологических условий в модель включили температуру воздуха и освещённость. Окончательные результаты представлены в уравнении множественной регрессии:

$$Y = -1,885 + 0,298 X_1 + 0,006 X_2, \quad (3),$$

где Y – интенсивность фотосинтеза, мг CO_2 /г сухой массы • ч; X_1 – температура воздуха, °С; X_2 – ФАР, мкЭ/м² • с.

Регрессионный анализ показал, что исследуемые нами параметры оказывают самостоятельное воздействие на изменчивость показателя фотосинтеза. Все регрессионные коэффициенты оказались статистически значимыми (табличное значение t -критерия Стьюдента для 5%-ного уровня значимости составило 1,987).

Проверка нулевой гипотезы о статистической незначимости построенной модели с помощью F -критерия Фишера, равного 198,9, показала, что связь между результативным и факторными признаками существенна (табличное значение F -критерия Фишера для доверительной вероятности 0,95 равно 3,1).

Одним из показателей качества модели традиционно считается коэффициент множественной корреляции. В нашем случае он равен 0,906, что характеризует очень тесную связь между зависимой переменной и двумя факторами. При оценке степени совокупного влияния температуры и освещённости

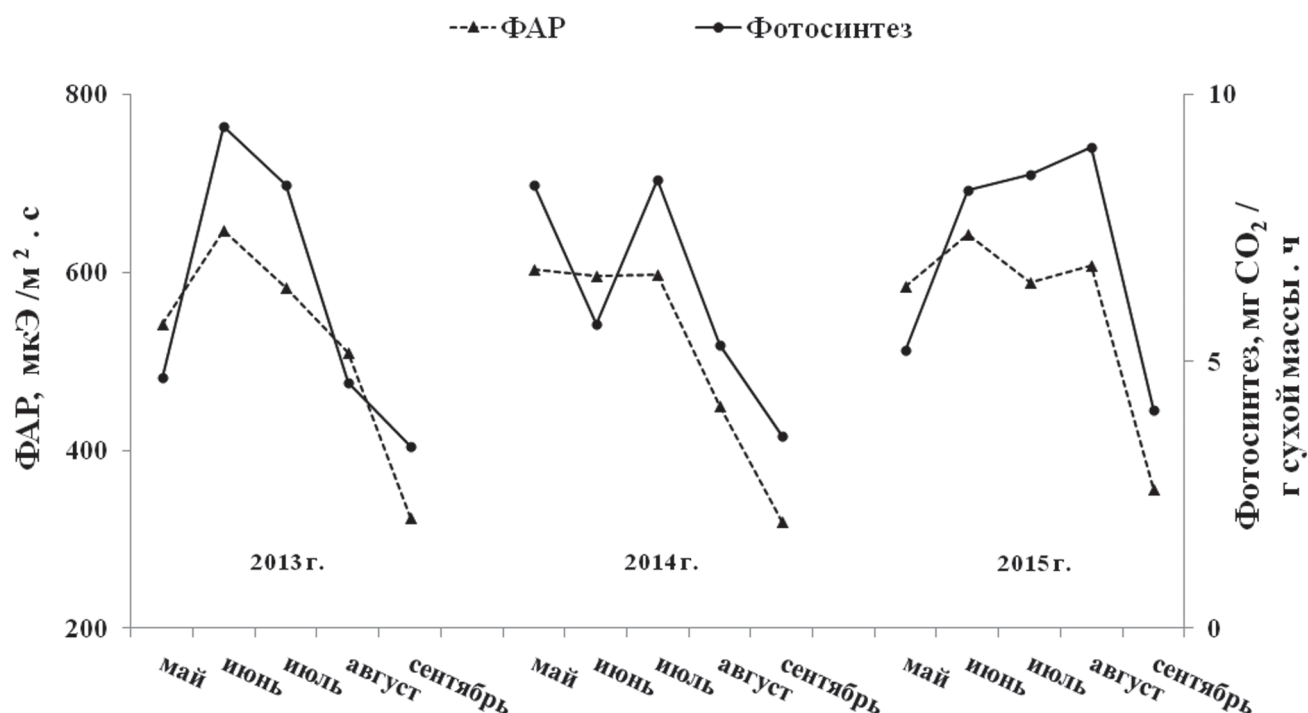


Рис. 3. Сезонная динамика интенсивности фотосинтеза хвои ели и освещённости (средняя величина показателей за три дня измерений)

щенности на интенсивность фотосинтеза хвой ели получили коэффициент детерминации R^2 , равный 0,820. Таким образом, в совокупности вариация независимых переменных, включенных в модель, позволяет объяснить 82% вариации зависимой переменной. Очевидно, что остальную часть изменчивости вызывали факторы, не включенные нами в рассмотрение.

Анализ уравнения регрессии в стандартизированном виде показал, что наиболее сильное влияние на процесс фотосинтеза оказывает температура воздуха.

В ряде работ по изучению фотосинтеза ели констатируется факт влияния на него факторов внешней среды [9–11]. Линейный характер зависимости скорости дневного поглощения CO_2 от солнечной радиации и температуры, а также практическое её отсутствие — от влажности воздуха и содержания CO_2 в воздухе, для коренных еловых лесов Севера ранее был установлен в исследованиях К.С. Бобковой и В.В. Тужилкиной [12]. Максимальные скорости ассимиляции ели в условиях средней тайги отмечены в июле при наиболее благоприятном сочетании температурных и световых условий. Коэффициент корреляции между фотосинтетической активностью хвой и температурой воздуха в сезонной динамике равен 0,74.

Согласно данным А.С. Щербатюка и др. [13], 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 интенсивности фотосинтеза, обусловленное, по мнению авторов, адаптацией фотосинтетического аппарата в период вегетации к низкой температуре воздуха. Перегрев фотосинтетического аппарата древостоя в период исследований обусловил внутрисезонную депрессию фотосинтеза в июне.

В наших наблюдениях подобная закономерность не выявлена: как отмечено выше, интенсивность фотосинтеза хвой ели возрастала пропорционально повышению температуры до оптимальных значений, что согласуется с результатами, полученными рядом исследователей [14]. Как отмечают Г.Г. Суворова и др. [15], сезонный максимум фотосинтеза у ели в условиях Предбайкалья наблюдался в июле при температуре $20\text{--}25^\circ\text{C}$. В сентябре с понижением температуры интенсивность фотосинтеза снижалась.

Вероятно, это обусловлено чувствительностью к действию температуры реакции карбоксилирования. Ранее нами было установлено, что для проявления максимальной активности ключевых ферментов фотосинтетического углеродного метаболизма

(рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы и глицеральдегидфосфатдегидрогеназы) диапазон оптимальных температур составляет $22\text{--}25^\circ\text{C}$. [16]. В связи с этим в наших исследованиях сезонный максимум нетто-фотосинтеза у ели наблюдался в июне 2013 г., июле 2014 г. и августе 2015 г. при температуре 25°C , 24°C и 23°C , соответственно; с понижением оптимума температуры отмечено уменьшение уровня интенсивности ассимиляции CO_2 .

Одновременно с изменением интенсивности нетто-фотосинтеза в зависимости от температуры повышается или понижается уровень дыхания. Следует отметить, что средняя за период наблюдений величина дыхательного газообмена хвой ели варьировала в интервале от 1,6 мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сухой массы $\cdot \text{ч}$ при температуре воздуха 11°C в сентябре до 3,1 мг $\text{CO}_2/\text{г}$ сухой массы $\cdot \text{ч}$ в июле, когда температура воздуха составила 21°C (рис. 4).

По нашим расчетам, среднее значение нетто-фотосинтеза за сезон в три раза превышало уровень светового дыхания, что свидетельствует о положительном углекислотном балансе хвой ели нижней части полога старовозрастного древостоя. Аналогичные данные получены и другими авторами [17].

Таким образом, в результате исследования воздействий внешних факторов среды — температуры воздуха и освещенности — на интенсивность фотосинтеза хвой нижней части полога ели европейской (*Picea abies* L.) на полигоне “Таёжный лог” в тёплый сезон 2013–2015 гг. установлена прямая линейная зависимость между показателями: коэффициенты корреляции составили 0,860 ($p < 0,001$) и 0,704 ($p < 0,001$), соответственно.

На основе разработанной модели множественной регрессии выявлено, что в совокупности вариация температуры и ФАР позволяет объяснить 82% вариации интенсивности фотосинтеза; при этом из двух факторов наиболее сильное влияние на процесс оказывает температура воздуха.

С нашей точки зрения, наблюдаемый максимум нетто-фотосинтеза при температуре, равной $23\text{--}25^\circ\text{C}$, а также уменьшение уровня интенсивности ассимиляции CO_2 с понижением оптимума температуры обусловлены чувствительностью реакции карбоксилирования к действию температуры.

Положительный углекислотный газообмен хвой ели европейской (*Picea abies* L.) нижней части полога старовозрастного древостоя свидетельствуют о существенном вкладе фотосинтетического аппарата в углеродный баланс (сток углерода) южнотайжного ельника.

Работа выполнена в рамках темы биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова № 01200117369 “Оценка состояния экосистем по данным экологического мониторинга” и при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 16-17-00123).

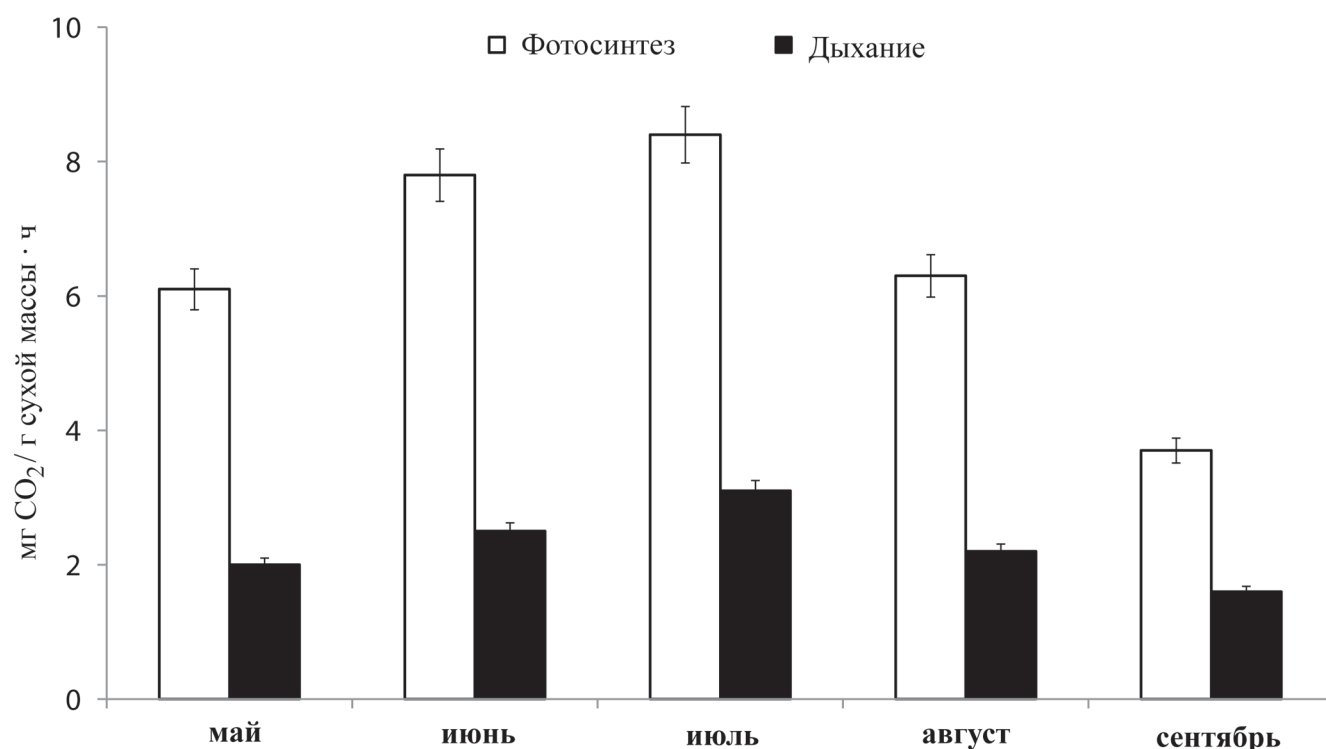


Рис. 4. Сезонные показатели фотосинтеза и дыхания хвои ели европейской (средняя величина показателей за три года измерений)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Dixon R.K., Solomon A.M., Brown S., Houghton R.A., Trexler M.C., Wisniewski J. Carbon pools and flux of global forest ecosystems // Science. 1994. Vol. 263. N 5144. P. 185–190.
- Zamolodchikov D.G., Grabovskii V.I., Kraev G.N. A twenty year retrospective on the forest carbon dynamics in Russia // Contemp. Probl. Ecol. 2011. Vol. 4. N 7. P. 706–715.
- Goodale C.L., Apps M.J., Birdsey R.A., Field C.B., Heath L.S., Houghton R.A., Jenkins J.C., Kohlmaier G.H., Kurz W., Liu S., Nabuurs G.-J., Nilsson S., Shvidenko A.Z. Forests carbon sinks in the Northern Hemisphere // Ecol. Appl. 2002. Vol. 12. N 3. P. 891–899.
- Pan Y., Birdsey R.A., Fang J. et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests // Science. 2011. Vol. 333. N 6045. P. 988–993.
- Field C.B., Kaduk J. The carbon balance of an old-growth forest: building across approaches // Ecosystems. 2004. Vol. 7. N 5. P. 525–533.
- Luyssaert S., Schulze E.-D., Bonner A., Knohl A., Hessenmoller D., Law B.E., Ciais P., Grace J. Old-growth forests as global carbon sinks // Nature. 2008. Vol. 455. N 7210. P. 213–215.
- Yuzbekov A.K., Zamolodchikov D.G., Ivashchenko A.I. Spruce fir photosynthesis in the forest ecosystems of the log Tayezhnyi test area // Moscow Univ. Biol. Sci. Bull. 2014. Vol. 69. N 4. P. 169–172.
- Karelin D.V., Zamolodchikov D.G., Zukert N.V., Chestnykh O.V., Pochikalov A.V., Kraev G.N. Interannual changes in PAR and soil moisture during warm season may be more important than temperature fluctuations in directing annual carbon balance in Tundra // Biol. Bull. Rev. 2013. Vol. 3. N 5. P. 371–387.
- Gaumont-Guay D., Margolis H.A., Bigras F.J., Raulier F. Characterizing the frost sensitivity of black spruce photosynthesis during cold acclimation // Tree Physiol. 2003. Vol. 23. N 5. P. 301–311.
- Saunders M., Tobin B., Black K., Gioria M., Nieuwenhuis M., Osborne B.A. Thinning effects on the net ecosystem carbon exchange of a Sitka spruce forest are temperature-dependent // Agr. Forest Meteorol. 2012. Vol. 157. N 5. P. 1–10.
- Stinziano J.R., Hüner N.P.A., Way D.A. Warming delays autumn declines in photosynthetic capacity in a boreal conifer, Norway spruce (*Picea abies*) // Tree Physiol. 2015. Vol. 35. N 12. P. 1303–1313.
- Бобкова К.С., Тужилкина В.В. Углеродный цикл в еловых экосистемах // Коренные еловые леса севера: биоразнообразие, структура, функции / Под ред. К.С. Бобковой, Э.П. Галенко. СПб: Наука, 2006. С. 265–288.
- Шербатюк А.С., Русакова Л.В., Суворова Г.Г., Янькова Л.С. Углекислотный газообмен хвойных Предбайкалья. Новосибирск: Наука, 1991. 135 с.
- Way D.A., Sage R.F. Thermal acclimation of photosynthesis in black spruce [*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.] // Plant Cell Environ. 2008. Vol. 31. N 9. P. 1250–1262.
- 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.
- Юзбеков А.К., Магомедов И.М. Влияние температуры на синтез карбоксилирующих ферментов в этилированных листьях растений с C₃ и C₄ путем фотосинтеза на свету // Фотосинтез, дыхание и органические кислоты / Под ред. А.А. Землянухина, В.В. Полевого. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1980. С. 37–42.
- Cannell M.G.R., Thornley J.H.M. Modelling the components of plant respiration: some guiding principles // Ann. Bot. 2000. Vol. 85. N 1. P. 45–54.

Поступила в редакцию
22.11.2016
Принята к печати
02.03.2017

ECOLOGY

CARBON DIOXIDE EXCHANGE IN THE NEEDLES OF THE COMMON SPRUCE
OF SOUTHERN TAIGA SPRUCE FORESTS

A.K. Yuzbekov*, D.G. Zamolodchikov

*Department of General Ecology, School of Biology, Lomonosov Moscow State University,
Leninskie Gory, 1-12, Moscow, 119234, Russia***e-mail: uak2003@mail.ru*

The dynamics of carbon dioxide exchange in the common spruce (*Picea abies* L.) in relation to environmental factors was monitored for several seasons. A direct linear dependence of photosynthesis intensity on the levels of air temperature and illumination was established (the correlation coefficient was 0,860 ($p < 0.001$) and 0,704 ($p < 0.001$)). It was revealed that the seasonal maximum of net photosynthesis production was attained at temperatures of 23–25°C. A decrease in temperature optimum was associated with a reduced level of CO₂ assimilation intensity. The impact of environmental factors on photosynthesis intensity was considered in terms of a model developed by us. Using the model, we demonstrated that the temperature and illumination dynamics *in toto* accounts for 82% of changes in photosynthesis intensity. It is the air temperature that exerts the strongest influence on the process of photosynthesis. According to our calculations, the net photosynthesis level was three times higher than the respiration level. This is indicative of a positive carbon dioxide balance in the needles of the common spruce.

Key words: *the seasonal dynamics, spruce fir, net photosynthesis, respiration, temperature, illumination*

Сведения об авторах

Юзбеков Ахмед Кадималиевич — докт. биол. наук, проф. кафедры общей экологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. Тел.: 8-495-939-52-54; e-mail: uak2003@mail.ru.

Замолодчиков Дмитрий Геннадьевич — докт. биол. наук, зав. кафедрой общей экологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. Тел.: 8-495-939-52-54; e-mail: dzamolod@mail.ru.