

Оптимальные факторы среды и интенсивность фотосинтеза сосны обыкновенной и лиственницы сибирской в Предбайкалье

Г. Г. СУВОРОВА, Л. С. ЯНЬКОВА, Л. Д. КОПЫТОВА, А. К. ФИЛИПОВА

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033 Иркутск, а/я 1243

АННОТАЦИЯ

Исследованы изменения максимальной интенсивности фотосинтеза сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в зависимости от интенсивности радиации, температуры воздуха и почвы, влажности воздуха и запасов доступной почвенной влаги верхнего полуметрового слоя. Показано, что оптимальные диапазоны факторов среды, в пределах которых реализуются наивысшие значения фотосинтетической активности, изменяются как в течение вегетационного периода, так и в различные по тепло- и влагообеспеченности годы. Видоспецифичность диапазонов проанализирована с учетом особенностей водного режима и составляющих углекислотного газообмена – истинного фотосинтеза и дыхательной активности каждого вида. Анализ ассимиляционной активности в “аномальные” сезоны позволяет конкретизировать представления об особенностях реализации фотосинтетического потенциала хвойных в природных условиях.

Изучение влияния температуры и других факторов среды на фотосинтетическую активность хвойных в условиях Сибири является актуальной проблемой: исследования в этой области приблизят нас к пониманию особенностей пространственной и временной адаптации хвойных растений на обширных территориях этого региона. Реакция растений на воздействие температуры в течение вегетационного развития не остается постоянной. Изучение особенностей фотосинтетической способности [1–3] и интенсивности ассимиляции CO₂ разными видами хвойных в природных условиях [4–11] показало, что в сезоне происходит изменение температурного оптимума, необходимого для проявления высоких значений фотосинтеза.

Целью проведенных нами исследований стал анализ видоспецифичного изменения в течение вегетации и в разные годы оптимальных диапазонов температуры воздуха и

почвы, интенсивности радиации, влажности воздуха и запасов доступной почвенной влаги, наблюдаемых при изучении фотосинтетической активности двух видов хвойных – сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.). Анализ проведен на основе оптимумов максимальной дневной интенсивности фотосинтеза этих видов. В соответствии с рядом теоретических положений, изложенных в работах [12–14], мы рассматриваем максимальную дневную интенсивность фотосинтеза как меру реализации фотосинтетического потенциала (максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза) вида в данных условиях при конкретном сочетании факторов среды.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

В течение 1995–1999 гг. в лесном питомнике, заложенном на окраине Иркутска в

1985 г., исследовали особенности фотосинтетической активности сосны обыкновенной и лиственницы сибирской. Углекислотный газообмен интактных охвоенных побегов прошлого года жизни анализировали с помощью установки, смонтированной на основе ИК-газоанализатора “Инфралит-4” [15]. Полиэтиленовые, с цилиндрическим каркасом ассимиляционные камеры устанавливали в средней части крон с южной стороны. В опытах использовали по три дерева каждого вида. В течение экспериментов, наряду с показателями углекислотного газообмена побегов, автоматически регистрировались определяемая с помощью пиранометра над пологом насаждения интенсивность солнечной радиации, а также температура в одной ассимиляционной камере, температура наружного воздуха и почвы на разной глубине. Для этого использовались медные термодатчики. Получаемые с помощью гигрографа показания относительной влажности воздуха ежедневно проверяли психрометром Ассмана. В течение всех периодов наблюдений ежедекадно термостатно-весовым методом определяли содержание влаги в почве. При этом запас доступной влаги верхнего полуметрового слоя почвы определяли как разницу между ее общим запасом и количеством физиологически недоступной для растения влаги [16, 17]. С учетом этих данных вегетационные сезоны 1995 и 1999 гг. охарактеризованы как засушливые, а 1996–1998 гг. – как влажные. За вегетацию (с 1 апреля по 10 ноября) проводили 25–30 трехдневных опытов. Таким образом получали и анализировали 75–90 значений максимальной за день интенсивности фотосинтеза и соответствующих параметров среды: температуры и влажности воздуха, интенсивности радиации в данный момент, а также температуры почвы на глубине 5 см (в 13 часов) и запасов доступной почвенной влаги. Оптимальные параметры выбраны для значений интенсивности фотосинтеза, входящих в 20%-й диапазон относительно сезонного максимума [18]. Распределение точек в поле “функция–фактор” оценивали с позиций метода огибающих кривых, в соответствии с которым воздействию того или иного фактора подчиняются лишь те значения исследуемой функции, которые располагаются в непосредственной близости к кривой,

огибающей область экспериментальных значений [19–22]. В качестве дополнительных характеристик фотосинтетической активности хвойных учитывались равномерность распределения значений ассимиляции на графике, смещение значений вдоль оси фактора, разбиение их на группы в соответствии с периодами: 1 апреля – 15 мая (ранневесенний период), 16 мая – 15 июня (весна), 16 июня – 31 августа (лето), 1 сентября–первая декада ноября (осень). Зависимость максимальной интенсивности фотосинтеза от температуры почвы в ранневесенний период проанализирована методом регрессионного анализа по программе Microsoft Excel. Выбор температуры почвы на глубине 5 см обусловлен ее наибольшей сопряженностью с изучаемым процессом. Площадь поверхности помещенной в ассимиляционную камеру хвои определяли с использованием таблиц Ю. Л. Цельникер [23, 24]. Единицы измерения интенсивности фотосинтеза – $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$, интенсивности радиации – $\mu\text{кмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ [25]. Более подробно используемые в исследовании экспериментальные методы и приемы анализа описаны ранее [26, 27].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сосна обыкновенная и лиственница сибирская – светолюбивые породы, эффективно использующие для фотосинтеза высокие значения солнечной радиации. Вместе с тем они различаются по характеру использования ресурсов среды на разных стадиях онтогенеза.

Сосна, произрастающая на территории Средней Сибири, в молодом возрасте светолюбива, чистые сосняки подвержены сильному изреживанию. С возрастом ее отношение к свету существенно не меняется. Ее корневая система отличается большой пластичностью, что свидетельствует о способности сосны произрастать на почвах различного механического состава и плодородия. Однако корни сосны требовательны к температурному режиму почв: они проникают на большую глубину на почвах легкого и среднего механического состава, для которых характерно быстрое весенне-летнее протаивание. Очевидно, поэтому сосна избегает северных склонов и затененных долин с медленно

оттаивающими суглинистыми и глинистыми почвами [28–30]. Для сосны характерно отчетливое разграничение фенологических фаз в течение сезона вегетации: цветения, роста побегов и развертывания хвои.

Лиственница в молодом возрасте может выносить значительное затенение, произрастая под пологом древостоев [31, 32]. Листопадность кроны и холодостойкость корней обеспечивают устойчивость лиственницы к суровым климатическим условиям. Распространение лиственницы сибирской в районах с сухим климатом может быть обусловлено наличием сезонной и многолетней мерзлоты, постепенное оттаивание которой сохраняет и поддерживает оптимальную влажность почвы [33]. Молодая хвоя брахибластов лиственницы подвержена действию заморозков. Эта порода менее ксерофильна по сравнению с сосной [31, 34]. В районе проведения исследований в спелом возрасте, как правило, присутствует в составе смешанных насаждений, тяготея (при отсутствии мерзлотных

почв) к западным склонам с тяжелыми влажными почвами [35].

Весной начало фотосинтеза сосны в большей степени, чем у лиственницы, обусловлено интенсивностью оттаивания почвы. Первые признаки положительного углекислотного газообмена сосны регистрируются в конце первой – начале второй декады апреля при температуре верхнего пятисантиметрового слоя почвы $+2 - +6$ °С. Быстрый рост интенсивности фотосинтеза и дневной фотосинтетической продуктивности [36] совпадает у сосны в этот период с активным прогреванием верхнего слоя почвы (рис. 1, А). Оптимальная температура почвы для нее, как правило, ниже 10 °С.

У лиственницы начало роста хвои брахибластов и одновременное возрастание интенсивности фотосинтеза происходят в середине второй декады мая. Температура верхнего пятисантиметрового слоя к этому периоду достигает $+6$ °С. Последующее увеличение фотосинтетической активности так-

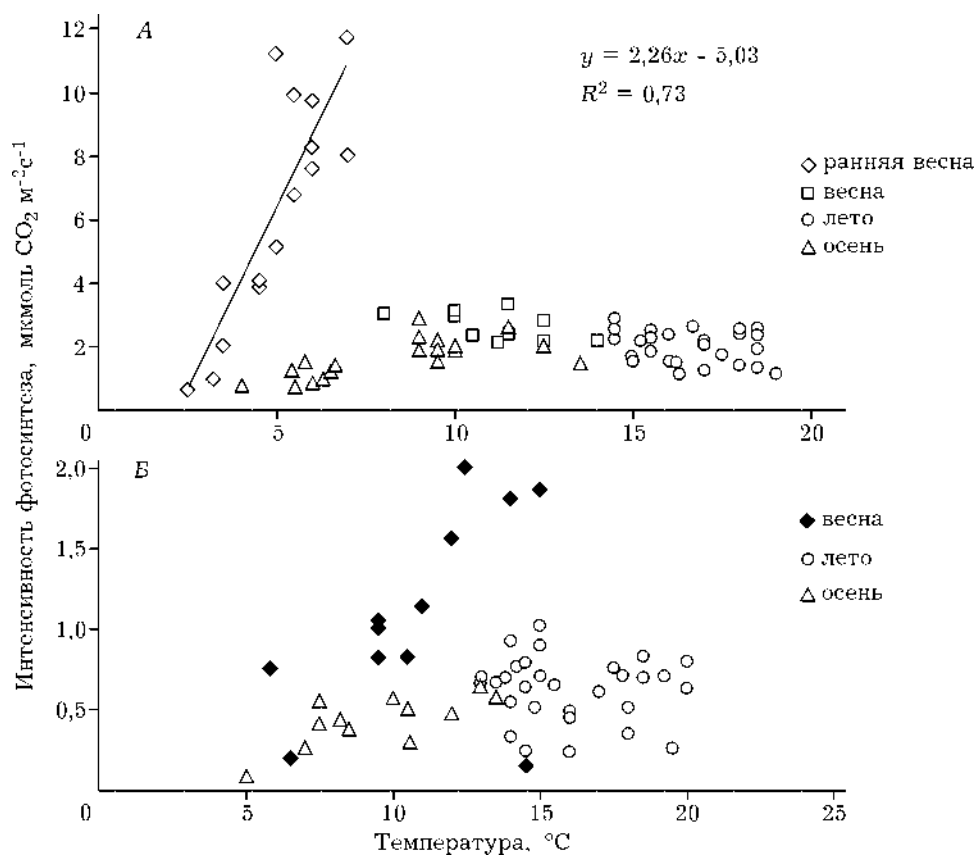


Рис. 1. Зависимость максимальной интенсивности фотосинтеза сосны (А) и лиственницы (Б) от температуры почвы.

Максимальные значения интенсивности фотосинтеза и соответствующие им оптимальные диапазоны факторов среды в отдельные периоды сухого вегетационного сезона 1995 г.

Период	A_{\max} , мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$	Интенсивность радиации, мкмоль $\text{м}^{-2} \text{ с}^{-1}$	Относительная влажность воздуха, %	Температура, °С		Запас доступной почвенной влаги (0–50 см), мм
				воздуха	почвы	
<i>Сосна</i>						
Весна	2,97–3,71*	1373–1879 1639*	48–91 48*	10,0–16,6 16,6*	5,0–16,2 11,5*	104,0–116,1 104,0*
Лето	2,98–3,73*	1816–4297 2304*	46–83 83*	16,2–21,5 17,5*	12,0–16,6 12,6*	62,9–123,0 70,7*
Осень	2,14–2,68*	1063–3367 2525*	60–94 94*	7,5–16,5 12,1*	9,1–12,8 11,7*	58,9–68,5 58,9*
<i>Лиственница</i>						
Весна	1,42–1,77*	1329–2026 2026*	64–81 81*	12,7–18,7 16,0*	15,3–16,2 15,3*	105,0–109,4 109,4*
Лето	1,30–1,63*	665–3101 3101*	56–92 85*	15,9–22,0 22,0*	12,6–21,5 20,1*	37,2–78,0 49,6*
Осень	0,73–0,91*	1595–3588 1595*	83–91 91*	8,0–15,0 9,9*	10,3–12,8 10,3*	61,0–65,9 61,0*

П р и м е ч а н и е. Наблюдения в ранневесенний период не проводились. Звездочкой отмечены максимумы интенсивности фотосинтеза (A_{\max}) и соответствующие им параметры среды.

же находится под температурным контролем (рис. 1, Б).

Изменения оптимальных диапазонов исследуемых параметров у сосны и лиственницы проанализированы нами по результатам экспериментов, проведенных в течение жаркого, сухого вегетационного сезона 1995 г. и теплого, влажного 1998 г. Сухой 1995 г. отличался запаздыванием весеннего прогревания. Вместе с тем этот год характеризовался очень высоким запасом доступной влаги в весенний период – более 120 мм в верхнем полуметровом слое. Условия влажного 1998 г. отмечены активным прогреванием воздуха и почвы в ранневесенний период, частым выпадением небольших осадков и высокими (до 20 °С) ночными температурами воздуха летом.

Анализ экспериментальных данных показывает, что как в засушливый, так и во влажный год границы температурных диапазонов изменяются – начиная с ранневесеннего периода повышаются к лету и, постепенно снижаясь к осени, следуют за изменением теплообеспеченности в течение вегетации (табл. 1, 2). При этом в периоды высокой влажности воздуха и почвы диапазоны опти-

мальной температуры воздуха и почвы становятся существенно шире. Так, широкий диапазон температуры почвы наблюдался для сосны весной 1995 г. Широкие диапазоны температуры воздуха как для сосны, так и для лиственницы отмечены летом 1998 г. Оптимумы для сосны расположены в области более низких значений температуры.

Диапазоны относительной влажности воздуха в течение сезона также изменяются в зависимости от характера увлажнения. Широкие диапазоны относительной влажности воздуха отмечались для сосны в период высокого запаса почвенной влаги весной 1995 г., а для лиственницы – в период оптимальной атмосферной влажности летом 1998 г. (см. табл. 1, 2). При засухе происходит сдвиг всех значений интенсивности фотосинтеза в область высоких значений относительной влажности воздуха (рис. 2, А, Б). Из этого следует, что фотосинтетический аппарат может быть защищен от перегрева в широком диапазоне температур как за счет эффективного охлаждения кроны в процессе транспирации, так и адаптивного сдвига максимальных значений интенсивности фотосинтеза в область более высокой атмос-

Максимальные значения интенсивности фотосинтеза и соответствующие им оптимальные диапазоны факторов среды в отдельные периоды влажного вегетационного сезона 1998 г.

Период	A_{\max} , мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$	Интенсивность радиации, мкмоль $\text{м}^{-2} \text{ с}^{-1}$	Относительная влажность воздуха, %	Температура, °С		Запас доступной почвенной влаги (0–50 см), мм
				воздуха	почвы	
<i>Сосна</i>						
Ранняя весна	1,82–2,28*	1240–3721 1240*	17–48 39*	5,0–11,0 5,0*	0,0–5,5 0,0*	68,0–84,0 78,0*
Весна	2,32–2,90*	1240–3766 1905*	78–92 92*	10,5–15,5 15,5*	7,0–13,0 13,0*	32,0–45,0 45,0*
Лето	2,08–2,54*	1108–3101 1108*	74–99 99*	9,5–21,5 16,5*	10,0–17,5 17,5*	61,0–83,0 48,0*
Осень	1,30–1,63*	1108–3234 2924*	56–94 92*	8,5–21,5 21,5*	6,5–15,0 15,0*	38,0–56,0 53,0*
<i>Лиственница</i>						
Весна	2,25*	4253*	26*	15,0*	6,0*	49,0*
Лето	1,76–2,20*	1772–3411 3101*	37–93 68*	10,0–30,0 11,5*	10,0–17,5 10,0*	47,0–74,0 65,0*
Осень	1,79–2,03*	3101–3455 3455*	40–63 63*	18,0–24,0 24,0*	10,0–15,0 15,0*	53,0–56,0 53,0*

П р и м е ч а н и е. Обозначения как в табл. 1.

ферной влажности. В таком случае наблюдаемое проявление высоких значений интенсивности фотосинтеза у обоих видов при уровне запасов почвенной влаги, близком к критическому (30 мм), может быть объяснено как наличием существенных стволовых запасов влаги [20], так и способностью хвойных эффективно использовать оптимальную относительную влажность воздуха для сохранения стабильной активности фотосинтетического аппарата.

Таким образом, в течение вегетации широкие оптимальные диапазоны температуры воздуха, почвы и относительной влажности воздуха приурочены у сосны и лиственницы к периодам высокой влажности воздуха и почвы. Особый интерес представляет анализ сезонных оптимальных для фотосинтеза хвойных диапазонов факторов среды.

По данным 1995–1999 гг., приуроченность к периодам оптимального почвенного увлажнения прослеживается у хвойных и при анализе абсолютных сезонных максимумов фотосинтетической активности. У сосны он изменяется параллельно с максимальным за сезон уровнем почвенной влаги. У лиственницы прослеживается отрицательная корреляция абсолютного сезонного максимума фо-

тосинтеза с шириной диапазона оптимальных запасов почвенной влаги (рис. 3, А, Б).

При анализе влияния света в целом за сезон на фотосинтез хвойных вся шкала интенсивности радиации условно поделена на три части: область низких ($0-1000 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$), средних ($1000-3000 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$) и высоких ($3000-4300 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$) значений. Из данных табл. 3 видно, что максимальная интенсивность фотосинтеза сосны из 20%-го диапазона наблюдается при интенсивности радиации выше области низких значений. Напротив, у лиственницы в благоприятные по увлажненности годы (1996–1998) максимально высокие значения интенсивности фотосинтеза распространены по всей шкале интенсивности радиации, включая низкие и высокие пределы (табл. 4).

Существенные различия сосны и лиственницы выявлены и в отношении к температуре воздуха. У сосны, как правило, в 20%-й диапазон оптимальных за год температур не включены высокие значения этого фактора ($>25 \text{ °С}$). В основном максимальные значения интенсивности фотосинтеза сосны наблюдаются в диапазоне средних температур (см. табл. 3). Исключением был прохладный, влажный вегетационный сезон 1996 г., когда

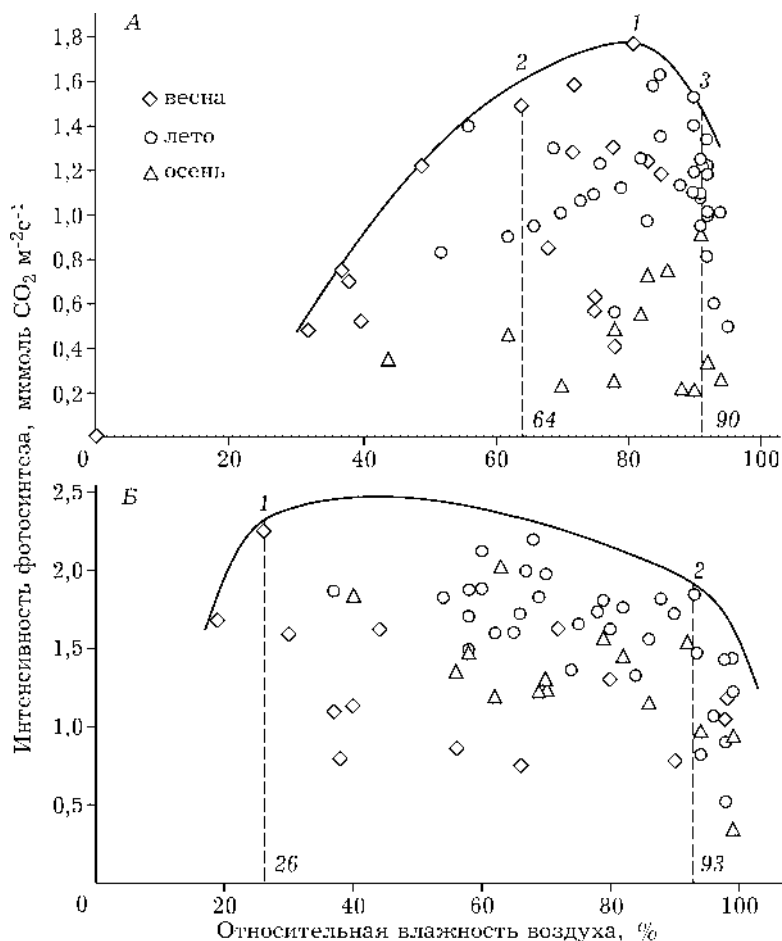


Рис. 2. Зависимость максимальной интенсивности фотосинтеза лиственницы от относительной влажности воздуха в засушливый (А) и оптимальный (Б) по влажности год. 1 – абсолютный сезонный максимум интенсивности фотосинтеза, 2, 3 – 80%-ные максимальные значения интенсивности фотосинтеза.

верхняя граница ее температурного оптимума достигла 26,2 °С. У лиственницы диапазоны оптимальной температуры шире и сдвинуты в область высоких значений. Наибольшего размаха диапазон температуры достигает в благоприятный для фотосинтеза лиственницы теплый и влажный вегетационный сезон 1998 г. – 20 °С. Сезонный диапазон оптимальной температуры почвы для лиственницы выше 10° и в целом по размаху несколько уже, чем для сосны (см. табл. 4).

Нижняя граница сезонного диапазона относительной влажности, как правило, располагается у сосны в пределах 30–40 %, в то время как у лиственницы – 50–60 %. В ранневесенний период 1998 г. высокие значения интенсивности фотосинтеза сосны наблюдались при относительной влажности <20 % (см. табл. 1).

Наконец, определенных закономерностей при сравнении диапазонов оптимальной влаж-

ности почвы для сосны обыкновенной и лиственницы сибирской нами не выявлено. Но тот факт, что эти диапазоны различались во все годы исследований, указывает на наличие видоспецифичных избирательных реакций корней на изменение этого фактора. Известно, что оптимальные для роста корней сосны и лиственницы параметры температуры и влагообеспеченности почвы различны: оптимум роста корней лиственницы располагается в зоне более низких температур и относительно более высокой влажности почвы [36].

Широкие диапазоны температуры воздуха и интенсивности солнечной радиации как у сосны, так и у лиственницы свидетельствуют об эффективном охлаждении кроны в процессе транспирации в условиях оптимальной влажности почвы. По наблюдениям, проведенным в лаборатории экологии фотосинтеза СИФИБР СО РАН, транспирацион-

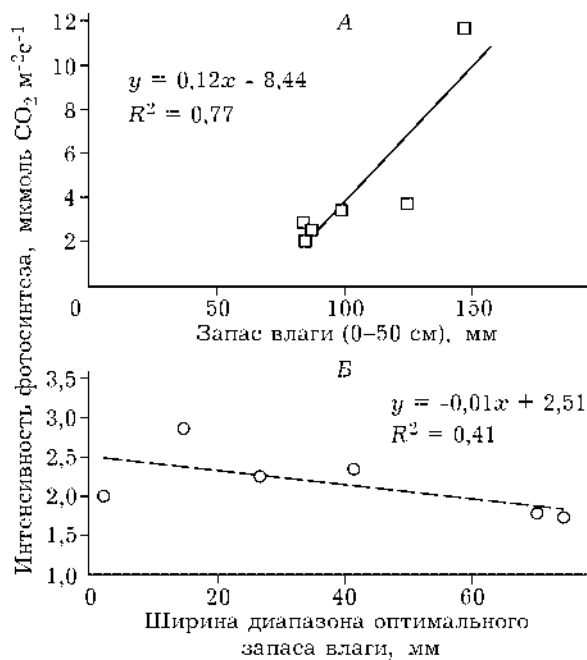


Рис. 3. Зависимость абсолютного сезонного максимума интенсивности фотосинтеза сосны (А) от максимального за сезон запаса доступной почвенной влаги и лиственницы (Б) от ширины диапазона оптимального запаса доступной почвенной влаги.

ный расход воды в расчете на массу хвои у лиственницы сибирской выше, чем у сосны обыкновенной [38]. По данным из литературы [18, 20, 39–41] известно, что сосущая сила корней, а также линейная скорость движе-

ния воды в стволовой части лиственницы выше, чем у вечнозеленых хвойных. Ранее нами выявлены высокие значения фотосинтетической продуктивности у лиственницы в дни с переменной облачностью и порывами холодного ветра. Обнаружен также высокий уровень ее сезонной продуктивности фотосинтеза в холодные влажные и теплые влажные годы, но в большей степени в годы теплые умеренно влажные, без признаков атмосферной засухи [42]. Отмечено также в весенний период и осенью быстро развивающееся завядание ее хвои, помещенной в воду. Для нее характерна и нестабильная в течение вегетационного сезона зависимость истинного фотосинтеза от температуры воздуха [43].

Все перечисленные факты свидетельствуют о чувствительности листового аппарата лиственницы к перегреву и требовательности к атмосферному охлаждению. Отмечена и отрицательная корреляция абсолютного сезонного максимума лиственницы с увеличением ширины диапазона оптимальных для нее запасов почвенной влаги (см. рис. 2, Б). То есть абсолютные максимумы у лиственницы не столь высоки в годы, когда происходят колебания от обильного увлажнения почвы к иссушению и наоборот. В то же время, судя по величине оптимума температу-

Т а б л и ц а 3

Оптимальные диапазоны факторов среды для фотосинтетической активности сосны обыкновенной

Год	A _{макс} , мкмоль CO ₂ м ⁻² с ⁻¹	Интенсивность радиации, мкмоль м ⁻² с ⁻¹	Относительная влажность воздуха, %	Температура, °С		Запас продуктивной почвенной влаги (0–50 см), мм
				воздуха	почвы	
1995	3,73*–2,98	1373–4297 2304*	46–83 83*	12,1–23,7 17,5*	5,0–20,1 12,6*	62,9–123,0 70,7*
1996	3,37*–2,70	2658–4430 4209*	30–86 70*	13,1–26,2 18,3*	8,4–18,4 11,1*	39,0 – 97,6 71,6*
1997	11,69*–9,35	1418–4253	42–98	8,5–16,0	5,0–7,0	104,0–124,5
Ранняя весна		1418*	42*	11,0*	7,0*	104,0*
Весна – осень	3,31*–2,65	797–3943 3943*	48–98 48*	6,3–20,0 20,0*	8,0–14,5 14,5*	42,0–89,0 75,0*
1998	2,90*–2,30	1108–3776 1905*	74–99 92*	9,5–21,5 15,5*	7,0–17,5 13,0*	32,0–74,0 45,0*
1999	2,01*–1,61	1285–3145 1683*	62–97 82*	7,0–22,0 16,5*	5,8–17,8 13,5*	39,6–84,3 47,3*

П р и м е ч а н и е. В 1995 и 1996 гг. наблюдения начаты с 15 мая. Звездочкой обозначены абсолютные сезонные максимумы фотосинтеза и соответствующие им параметры среды.

Оптимальные диапазоны факторов среды для фотосинтетической активности лиственницы сибирской

Год	A _{max} , мкмоль CO ₂ м ⁻² с ⁻¹	Интенсивность радиации, мкмоль м ⁻² с ⁻¹	Относительная влажность воздуха, %	Температура, °С		Запас продуктив- ной почвенной вла- ги (0–50 см), мм
				воздуха	почвы	
1995	1,42–1,77*	1196–3101 2026*	64–90 81*	12,7–22,0	15,3–21,0	38,9–109,4
				16,0*	15,3*	109,4*
1996	1,87–2,34*	665–3854 2437*	55–98 96*	11,8–27,5	12,8–20,8	55,9–97,6
				18,1*	17,1*	91,0*
1997	2,39–2,86*	665–3367 2658*	70–98 74*	13,0–29,0	11,5–18,0	38,0–53,0
				18,5*	17,5*	46,0*
1998	1,80–2,25*	1172–4253 4253*	26–93 26*	10,0–30,2	6,0–17,5	47,0–74,0
				15,0*	6,0*	49,0*
1999	1,61–2,01*	2791–2968 2924*	32–53 32*	20,0–25,0	12,5–15,0	45,6–48,0
				20,0*	12,5	48,0*

П р и м е ч а н и е. Обозначения как в табл. 3.

ры почвы, лиственнице необходимо прогревание верхнего пятисантиметрового слоя почвы. Этот показатель характеризует как доступность почвенной влаги для растения [44], так и гормональную активность его корневой системы [45]. Приуроченность лиственницы в природных условиях к экотопам с влажными холодными почвами соответствует потребности ассимилирующих тканей ее листового аппарата прежде всего в транспирационном охлаждении и, очевидно, в меньшей степени – в высоком уровне гормональной активности ее корневой системы.

Итак, для наиболее полной реализации фотосинтетического потенциала лиственнице сибирской необходимо оптимальное почвенное увлажнение, обеспечивающее охлаждение кроны. Ограничивающими для нее являются низкая водоудерживающая способность и чувствительность к высокой температуре воздуха ее хвои.

Для сосны, как и для лиственницы, характерно эффективное использование почвенной влаги. Корни сосны чувствительны к прогреванию верхнего слоя почвы в ранневесенний период. В условиях оптимального почвенного увлажнения это свойство обеспечивает сосне высокий уровень реализации фотосинтетического потенциала (см. рис. 1, А).

В условиях водного стресса у сосны проявляется высокая водоудерживающая способность хвои [37]. Ранее уже отмечено, что в условиях развития засухи дневная фотосинтетическая продуктивность ее хвои снижалась очень медленно и это снижение не за-

висело от колебаний температуры воздуха [41]. Исследования составляющих углекислотного газообмена хвойных показали, что у сосны обыкновенной высокий уровень истинного фотосинтеза, независимо от температуры, стабильно сохраняется в течение большей части вегетационного сезона [42].

Таким образом, благодаря особенностям водного режима и составляющих углекислотного газообмена, фотосинтетический аппарат сосны устойчив к действию температурного и водного стресса. Но сосна отличается быстрым ростом и высокими дыхательными затратами. В периоды интенсивного роста дыхание всех структурных частей кроны возрастает [42]. В условиях температурного стресса расходы на дыхание также значительно увеличиваются. Эксперименты в факторостатных условиях при высоком уровне освещения (600 Вт · м⁻²) показали, что при увеличении температуры от 10 до 30 °С темновое дыхание хвои сосны увеличивается в 7 раз, в то время как у лиственницы – в 3 раза. То есть в общем углекислотном газообмене охвоенного побега при температурном стрессе начинает преобладать относительно истинного фотосинтеза дыхательная составляющая. Это и является причиной нешироких диапазонов температуры и интенсивности радиации нетто-фотосинтеза сосны в оптимуме и особенно в условиях стресса.

Итак, для сосны характерно эффективное использование воды в условиях оптимального увлажнения и экономное ее расходование при нарастании засухи, что обеспе-

чивает устойчивость фотосинтетического аппарата к действию температурного и водного стресса. Сосна отличается высоким уровнем дыхательных затрат.

Результаты проведенного анализа позволяют объяснить различия в результатах исследований температурных оптимумов фотосинтеза хвойных [46–48], зарегистрированных в диапазоне от 11 до 24 °С. Основная причина, на наш взгляд, заключается в видоспецифическом соотношении фотосинтетического и дыхательного газообмена хвойного растения, обусловленном ростовыми процессами и особенностями водного режима при определенном уровне тепло- и влагообеспеченности.

В процессе исследований выделены аномальные по изменению фотосинтетической активности хвойных годы. Для них характерны быстрое прогревание воздуха и почвы в ранневесенний период, отсутствие возврата холодов, высокая влажность почвы, оптимальный уровень атмосферной влажности. Такие сезоны могут быть наиболее благоприятными для фотосинтетической активности одного, а иногда двух видов хвойных. При этом у одного вида проявляются черты, присущие фотосинтетической активности других видов. В результате такого “расширения” свойств вид способен использовать ресурсы среды в значительно более широких диапазонах температуры и интенсивности радиации, чем те, в которых он максимально фотосинтезирует в обычных условиях. Так, в аномально ранний теплый вегетационный сезон 1997 г. у сосны выявлена способность к использованию высокого уровня влажности почвы и быстрых темпов прогревания верхнего почвенного слоя для достижения значительной интенсивности фотосинтеза, в 2,5–3 раза превосходящих абсолютные максимумы прошлых лет (см. рис. 1, А). Если бы сосна сохраняла максимальную интенсивность фотосинтеза на обычном для нее уровне, она использовала бы весь спектр интенсивности радиации – от низких значений, присущих ели, до самых высоких, характерных для лиственницы (см. табл. 3).

В теплый, влажный вегетационный сезон 1998 г. лиственница продемонстрировала свойства, присущие сосне – более низкие, чем обычно, оптимумы температуры почвы и

относительной влажности воздуха (см. табл. 4). В этих же условиях у сосны отмечены свойства ели – высокий уровень ранневесеннего фотосинтеза при температуре почвы на глубине 5 см, близкой к нулю (см. табл. 1).

Этот факт указывает на существование у хвойных широкой нормы реакции фотосинтеза на изменение условий среды. Известно, что она включает в себя генотипическую (наследственно закрепленную) компоненту [49], а также модификационную, обусловленную наличием широкого спектра специфических и неспецифических реакций растительного организма [50, 51]. В условиях Предбайалья, как мы полагаем, модификационные изменения интенсивности фотосинтеза исследуемых хвойных в значительной степени подавляются воздействием климатических условий.

Анализ экспериментальных данных за все годы наблюдений позволяет заключить, что только в условиях нелимитирующего увлажнения почвы расширяются границы оптимальных для фотосинтеза диапазонов температуры, причем у лиственницы – в сторону самых высоких, а у сосны – средних значений этого фактора. У лиственницы при этом наблюдаются диапазоны интенсивности радиации, захватывающие все три области – низкую, среднюю и высокую. Для сосны характерно стабильное использование средней и высокой областей солнечного света. Смещение и изменение размеров оптимальных диапазонов температуры воздуха, интенсивности радиации, относительной влажности и температуры почвы происходят как в течение вегетации, так и в различные по погодным условиям годы. Это свидетельствует о постоянной саморегуляции фотосинтетической функции, направленной на более полную реализацию фотосинтетического потенциала хвойных растений. Вместе с тем видоспецифичность оптимальных для ассимиляции CO₂ параметров среды свидетельствует о согласованности выявленных свойств фотосинтетического аппарата сосны и лиственницы с особенностями их биологии. Способность к реализации фотосинтетического потенциала в различных по ширине диапазонах интенсивности радиации согласуется с отношением сосны и лиственницы к свету в онтогенезе. Различие оптимальных для фотосинтеза температурных диапазонов связа-

но с чувствительностью их листового аппарата к воздействию факторов среды и пластичностью или избирательностью их корневых систем к условиям почвенного увлажнения. В более общем плане, на наш взгляд, изменчивость оптимальных для фотосинтеза диапазонов среды (в течение вегетации, в различные по условиям годы, в “аномальные” сезоны) – это проявление механизма, обеспечивающего способность хвойных произрастать в широком спектре экологических условий. Видоспецифичность оптимумов фотосинтеза, напротив, может определять преимущественную приуроченность каждого вида к конкретным экотопам.

ЛИТЕРАТУРА

1. Л. М. Лукьянова, Т. М. Булычева, *Лесоведение*, 1983, 3, 80–83.
2. А. С. Щербатюк, Л. С. Янькова, Л. В. Русакова, Оперативные информационные материалы СИФИБР, Иркутск, 1987, 39–41.
3. A. Pisek, E. Winkler, *Planta*, 1958, 51: 4, 518–543.
4. А. С. Щербатюк, Р. И. Баирова, Г. Г. Суворова, Стабильность и продуктивность лесных экосистем, Тарту, 1985, 161–163.
5. R. E. Neilson, M. M. Ludlow, P. G. Jarvis, *J. Appl. Ecol.*, 1972, 9: 3, 721–745.
6. P. P. Pharis, H. Hellmers, E. Schuurmans, *Plant Physiol.*, 1967, 42: 4, 525–531.
7. D. A. Rook, N. Zel, *J. Bot.*, 1969, 7: 1, 43–55.
8. D. Scott, N. Zel, *Ibid.*, 1970, 8: 2, 369–379.
9. F. C. Sorensen, W. C. Ferrel, *Canad. J. Bot.*, 1973, 51: 9, 1689–1698.
10. B. R. Strain, K. O. Higginbotham, J. C. Mulroy, *Photosynthetica*, 1976, 10: 1, 47–53.
11. N. C. Turner, P. G. Jarvis, *J. Appl. Ecol.*, 1975, 12: 3, 561–576.
12. В. Л. Вознесенский, Фотосинтез пустынных растений, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1977.
13. О. В. Заленский, Тез. докл. сессии общего собрания отделения биол. наук АН СССР, посвящ. косм. биологии, М., 1961.
14. Н. Н. Слемнев, Автореф. дис. ... д-ра биол. наук, 1990.
15. А. С. Щербатюк, Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений, М., Наука, 1990, 38–54.
16. И. В. Николаев, Почвы Иркутской области, Иркутск, ОГИЗ, 1948.
17. Д. В. Федоровский, Агрохимические методы исследования почв, М., Наука, 1975, 296–330.
18. В. Лархер, Экология растений, М., Мир, 1978.
19. В. К. Болондинский, Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях, Иркутск, 1983, 27–37.
20. Л. К. Кайбияйнен, Т. А. Сазонова, Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях, Иркутск, 1983, 110–124.
21. E. Cartellieri, *Sitzungsb. Acad. Wissensch. Wien*, 1940, 149: 1, 3, 95–143.
22. R. A. Webb, *J. Hort. Sci.*, 1972, 47, 52–60.
23. Ю. Л. Цельникер, *Лесоведение*, 1982, 4, 85–88.
24. Ю. Л. Цельникер, Л. М. Ельчина, Там же, 1996, 3, 86–91.
25. С. П. Лонг, Д. Е. Холлгрэн, Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения, М., ВО Агропромиздат, 1989, 115–165.
26. А. С. Щербатюк, Г. Г. Суворова, Л. С. Янькова и др., *Лесоведение*, 1999, 5, 41–49.
27. Г. Г. Суворова, А. С. Щербатюк, Л. С. Янькова, Л. Д. Копытова, *Ботан. журн.*, 2002, 87: 9, 99–109.
28. В. Н. Городков, Материалы комитета по изучению производительных сил при АН СССР, 1930, 80, 135–156.
29. Л. В. Попов, Труды ВСФ СО АН. Сер. биол., Иркутск, 1961, 39.
30. В. А. Ссорин, Труды Ин-та леса и древесины СО АН СССР, 1963, 57, 67–101.
31. Н. В. Дылис, Сибирская лиственница, М., Изд-во МОИП, 1947.
32. И. Ю. Коропачинский, Древесные растения Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1983.
33. Л. В. Попов, Южно-таежные леса Средней Сибири, Иркутск, Изд-во Иркут. ун-та, 1982.
34. Н. Д. Нестерович, Т. Ф. Дерюгина, А. И. Лучков, Структурные особенности листьев хвойных, Минск, Наука и техника, 1986.
35. Н. П. Поликарпов, Н. М. Чебакова, Д. И. Назимова, Климат и горные леса Южной Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1986.
36. Г. Г. Суворова, А. С. Щербатюк, Л. С. Янькова, Иркутск, Деп. ВИНТИ, 3858-В99, 1999.
37. Л. А. Коротаев, *Лесоведение*, 1991, 4, 54–63.
38. Р. И. Баирова, Фотосинтез в жизнедеятельности и продуктивности хвойных (заключительный отчет лаборатории экологии фотосинтеза СИФИБР), шифр 2.28.6.1, Иркутск, 1986, 45–71.
39. Г. И. Гирс, Физиологическая характеристика древесных пород Средней Сибири, Красноярск, 1965, 59–76.
40. П. Крамер, Т. Козловский, Физиология древесных растений, М., Гослесбумиздат, 1963.
41. Х. Лир, Г. Польстер, Г. И. Фидлер, Физиология древесных растений, М., Лесн. пром-сть, 1974.
42. Г. Г. Суворова, А. С. Щербатюк, Л. С. Янькова, Иркутск, Деп. ВИНТИ, 3534-В99, 1999.
43. А. С. Щербатюк, Л. В. Русакова, Г. Г. Суворова, Л. С. Янькова, Углекислотный газообмен хвойных Предбайкалья, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1991.
44. F. Ronko, *Forest Science*, 1970, 16: 2, 331–339.
45. D. S. Letham, L. M. S. Palni, *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1983, 34, 163–197.
46. Г. М. Голомазова, Физиолого-биохимические процессы у хвойных растений, Красноярск, 1978, 24–34.
47. Л. К. Кайбияйнен, Проблемы физиологии и биохимии древесных растений, Красноярск, 1982, 89.
48. P. Hari, L. Kaipianen, E. Korpiolahti et al., Structure Radiation and Photosynthetic Production in Coniferous Stands, Helsinki, Yliopistopaino, 1985.

49. J. H. Fryer, F. T. Ledig, *Canad. J. Bot.*, 1972, **50**: 6, 1231–1235.
50. Н. Е. Судаchkова, И. В. Шеин, Л. И. Романова и др., Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений, Новосибирск, Наука, Сиб. предприятие РАН, 1997.
51. П. Хочачка, Дж. Сомеро, Биохимическая адаптация, М., Мир, 1988.

Optimal Environmental Factors and Photosynthesis Intensity of Scots Pine and Siberian Larch in the Baikal Region

G. G. SUVOROVA, L. S. YANKOVA, L. D. KOPYTOVA, A. K. FILIPPOVA

Changes of maximal intensity of photosynthesis of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) and Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) depending on the radiation intensity, air and soil temperature, air humidity and reserves of accessible soil humidity of the upper half-meter layer were studied. It is shown that optimal ranges within whose limits the highest values of photosynthetic activity are realized change both during the vegetation period and in years of various heat and moisture-providing levels. The species specificity of ranges is analyzed taking into account the peculiarities of water regime and components of carbon dioxide exchange - the true photosynthesis and respiratory activity of each species. The analysis of assimilation activity in "abnormal" season makes it possible to specify the notions of peculiarities of realization of the photosynthetic potential of conifers under natural conditions.