

Максимальная интенсивность фотосинтеза сосны обыкновенной и ели 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

В течение нескольких сезонов вегетации исследована зависимость максимальной дневной интенсивности фотосинтеза сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) от интенсивности солнечной радиации, температуры и влажности воздуха, а также от температуры и влажности почвы. Показано, что диапазоны оптимальных параметров, в пределах которых проявляются наивысшие за сезон значения фотосинтетической активности, изменяются в зависимости от погодных условий периода вегетации. Диапазоны могут быть широкими, узкими и «ложно-широкими». Различия величин диапазонов обусловлены фазой вегетационного развития хвойных растений, соотношением истинного фотосинтеза и дыхательного газообмена, а также особенностями их водного режима.

Реализация фотосинтетического потенциала растительного организма в природных условиях определяется его физиологическим состоянием и адаптацией к окружающим условиям – температурному стрессу, засухе, похолоданию, загрязнению и т.д. В этом заключаются индикаторные свойства фотосинтеза. Вместе с тем все характеристики фотосинтеза видоспецифичны, и анализ его изменения на экологическом фоне дает возможность выявить эколого-физиологические свойства вида по отношению к условиям обитания и таким образом подойти к пониманию экологической и фитоценотической роли фотосинтеза в жизнедеятельности растений.

В представленном сообщении рассматриваются результаты анализа максимальной дневной интенсивности фотосинтеза у двух видов хвойных – сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). На основании положений, выработанных в исследованиях [1–3], этот показатель оценивается нами как мера реализации фо-

тосинтетического потенциала (максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза) в конкретных условиях при данном сочетании факторов среды. Цель данного исследования состояла в изучении динамики диапазонов оптимальных параметров максимальной интенсивности фотосинтеза у сосны обыкновенной и ели сибирской, выявлении их видоспецифичности и связи с основными экологическими факторами.

МЕТОДИКА

В течение 1995–1999 гг. в питомнике, заложенном в 1985 г. на окраине г. Иркутска, изучали особенности углекислотного газообмена сосны обыкновенной и ели сибирской.

Питомник расположен на пологом склоне восточной экспозиции. Почва серая лесная суглинистая. Грунтовые воды залегают на значительной глубине. Измерения видимого (нетто-) фотосинтеза интактных ветвей прошлого года жизни сосны и ели проводили с

использованием специально смонтированной установки на основе ИК-газоанализатора "Инфралит-4" [4]. Трехдневные еженедельные эксперименты начинали с появлением положительного CO_2 -газообмена в апреле и продолжали до окончания фотосинтетического процесса в первой декаде ноября. Полиэтиленовые, с жестким каркасом ассимиляционные камеры устанавливали (по одной на дерево) с южной – юго-восточной стороны в средней части крон трех деревьев каждого вида. При помощи автоматического переключателя CO_2 -газообмен определялся последовательно в каждой ассимиляционной камере. Результаты анализа непрерывно регистрировались на самописце ЭПП-09. С учетом паспортных данных, номинального значения шкалы прибора и диапазона изменения определяемой величины [5] ошибка показаний прибора не превышала 10 %. В течение экспериментов постоянно следили за изменением факторов среды. При этом температуру в одной ассимиляционной камере и наружного воздуха, а также температуру почвы на разной глубине, начиная с 5 см, измеряли медными термодатчиками с регистрацией на самописце КСМ-4. Относительную влажность воздуха в средней части крон определяли гигрографом с ежедневной проверкой его показаний психрометром Ассмана. В зависимости от температуры воздуха ошибка показаний гигрографа в интервале относительной влажности 20–100 % равна 2–11 %. Интенсивность радиации над пологом насаждения (в пределах длин волн 300–1000 нм) измеряли пиранометром Янишевского с непрерывной регистрацией показаний на КСП-4. Ошибка показаний пиранометра не превышает 5 %. Ежедекадно термостатно-весовым методом определяли запас доступной почвенной влаги в верхнем полуметровом слое почвы [6]. Необходимую для этого величину недоступной почвенной влаги рассчитывали по максимальной гигроскопичности с применением коэффициента 1,5 [7].

По количеству осадков, ежедекадным изменениям запасов почвенной влаги и максимальной дневной температуры характеризовали влаго- и теплообеспеченность текущего периода и сезона вегетации в целом. 1995 и 1999 гг. охарактеризованы нами как жаркие и засушливые, 1996 г. – как прохладный

и влажный, 1998 – теплый и влажный, 1997 – теплый и умеренно влажный. По динамике в течение вегетации климатических показателей и этапов сезонного развития хвойных (начала дыхательной активности ствола сосны, начала регистрации у каждого вида видимого фотосинтеза, распускания почек, роста побегов и хвои, роста ствола, осеннего расцветивания хвои) выделены периоды: 1 апреля – 15 мая – ранневесенний период, 16 мая – 15 июня – весна, 16 июня – 31 августа – лето, 1 сентября – ноябрь – осень. Анализ зависимости фотосинтеза от факторов среды проведен с учетом этих сроков.

При описании особенностей ранневесеннего и осеннего фотосинтеза использовали температуру почвы на глубине 5 см (измеренную в 13 часов), учитывая наибольшую ее сопряженность с изучаемым процессом в эти периоды. Расчеты интенсивности фотосинтеза проведены на каждый час ± 10 мин светового времени всех экспериментальных дней в соответствии с [8]. Единицы измерения интенсивности фотосинтеза – $\text{мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$, интенсивности радиации – $\text{мкмоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$. Площадь поверхности хвои в ассимиляционной камере определяли по таблицам Ю. Л. Цельникер [9, 10]. В диапазон максимальных значений фотосинтеза включали все значения дневных максимумов ассимиляции, которые достигали более 80 % от максимальной сезонной величины (абсолютного сезонного максимума) [11].

Для графического определения оптимального диапазона каждого из исследуемых факторов использовали метод огибающих кривых [12, 13], в соответствии с которым воздействию данного фактора подчиняются лишь те значения функции (фотосинтеза), которые располагаются в непосредственной близости к кривой, огибающей все ее значения. Перпендикуляры, опущенные от показателей ассимиляции, входящих в 20 % диапазон максимальных значений, на ось x (фактора), образовывали крайние точки оптимального диапазона изучаемого фактора среды.

Использованные в обсуждении данные по истинному фотосинтезу, световому и темновому дыханию хвои получены авторами статьи ранее [14] в факторостатных условиях по методу О. Д. Быкова [15, 16]. Напомним, что световое дыхание – это выделение CO_2 на свету в результате фото- и темнового дыхания.

При изучении углекислотного газообмена интактного побега принимали во внимание, что охвоенный побег отражает физиологическое состояние дерева и может служить моделью его фотосинтезирующей кроны [17].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сосна и ель – зимнезеленые виды, различающиеся отношением к солнечной радиации и влагообеспеченности. Период их вегетации продолжительнее, чем у листопадной лиственницы, на 70–80 дней и равен 210–220 дням. Переход от зимнего покоя к активной ассимиляции ранней весной сопряжен с активацией светособирающих комплексов пигментной системы, синтезом ферментов восстановительного пентозофосфатного цикла,

восстановлением работы устьичного аппарата. Эти процессы находятся под контролем факторов среды. В зависимости от готовности их к работе увеличивается максимальная дневная интенсивность фотосинтеза.

Установлено, что ранней весной быстрое увеличение ассимиляционной активности сосны происходит при высоком уровне доступной почвенной влаги и активном прогревании почвы. Начало фотосинтеза ели наблюдается в среднем на 10 дней раньше, чем у сосны, при обилии талой влаги на поверхности почвы и температуре почвы на глубине 5 см 0 °С. Как отмечалось ранее [18], ель проявляет в этот период признаки светолюбивого растения: регистрируемый нетто-фотосинтез отмечается у нее на освещенных прямыми солнечными лучами побегах при высоких значениях интенсивности радиации (рис. 1). Устой-

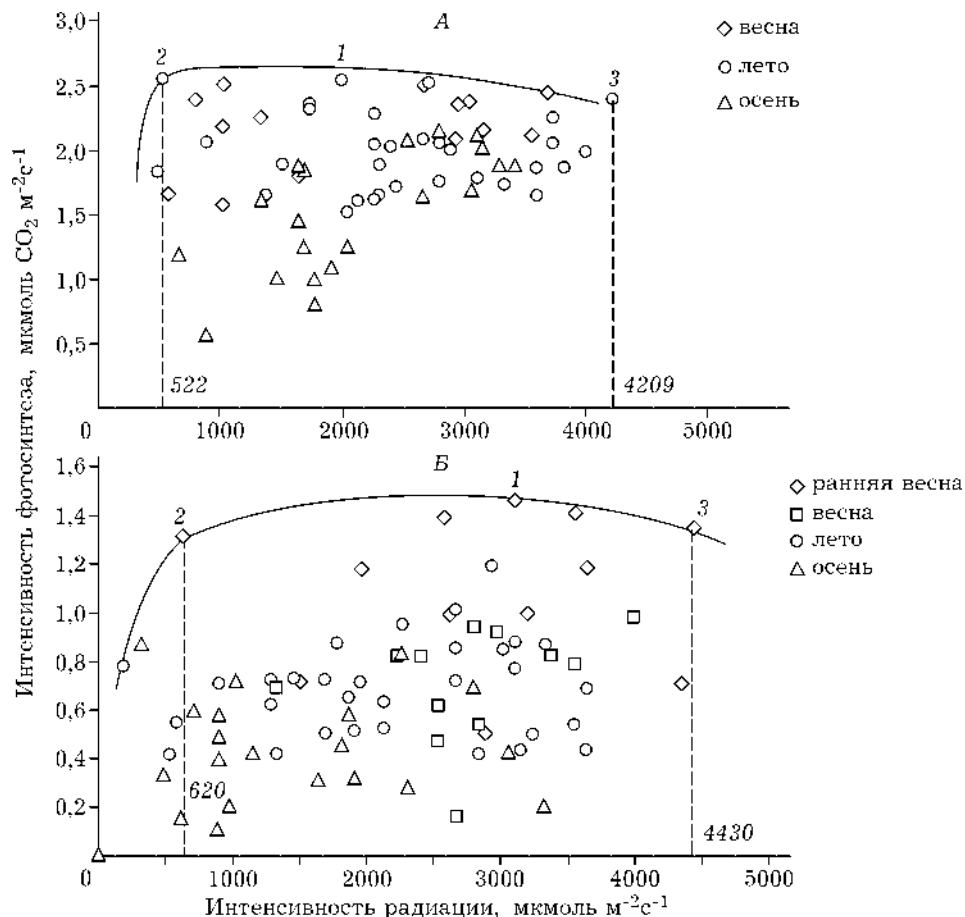


Рис. 1. Зависимость максимальной интенсивности фотосинтеза ели от интенсивности радиации: А – во влажный (1996 г.) и Б – в засушливый (1999 г.) сезоны вегетации. 1 – абсолютный сезонный максимум интенсивности фотосинтеза (100 %), 2, 3 – 80%-е максимальные значения интенсивности фотосинтеза, определяющие нижний и верхний пределы диапазона. Ранневесенний период – 1 апреля – 15 мая, весна – 16 мая – 15 июня, лето – 16 июня – 31 августа, осень – 1 сентября – 10 ноября.

Диапазоны оптимальных параметров максимальной интенсивности фотосинтеза ели сибирской

Год	A _{max} , мкмоль CO ₂ м ⁻² с ⁻¹	Интенсивность радиации, мкмоль м ⁻² с ⁻¹	Относительная влажность воздуха, %	Температура, °С		Запас продукт. почв. влаги, (0–50 см), мм
				воздуха	почвы	
1995	2,57–3,21*	665–3943	62–99	11,6–17,3	12,0–20,2	55,0–124,5
		1329*	92*	13,5*	16,6*	55,0*
1996	2,05–2,56*	522*–4209	36–98	9,0–25,8	7,9–17,2	46,5–99,0
		1994*	52*, 65*	16,0*, 20,1*	11,8*, 13,9*	55,9*, 88,0*
1997	3,05–3,81*	1949–3101*	60–98	6,5–18,5	5,0–11,5	42,0–144,5
		3101*	60*	18,5*	11,5*	86,0*
1998	1,99–2,49*	576–3455	40–99	4,0–26,0	0,0–17,5	32,0–84,0
		1196*	99*	14,5*	14,0*	53,0*
1999	1,18–1,47*	620–4430	28–92	6,0–16,6	0,0–15,0	39,6–84,3
		3101*	43*	11,2*	2,0*	58,7*

Примечание. Звездочкой обозначены параметры, соответствующие абсолютному сезонному максимуму (A_{max}). Наблюдения в 1995 и 1996 гг. начаты с 15 мая.

чивая приуроченность этого свойства к определенному времени и сочетанию внешних условий указывает на его филогенетическую обусловленность.

В течение многолетних наблюдений выявлено характерное для ели свойство: значения ее максимальной интенсивности фотосинтеза из 20%-го сезонного диапазона захватывали область низкой (менее 1000 мкмоль м⁻²с⁻¹), средней (1000–3000 мкмоль м⁻²с⁻¹) и высокой (более 3000 мкмоль м⁻²с⁻¹) интенсивности радиации (см. таблицу). Широкие диапазоны интенсивности радиации отмечались в сезоны с оптимальным почвенным и атмосферным увлажнением (рис. 1, А). В некоторых случаях в условиях экстремально засушливого вегетационного сезона отмечался “ложно-широкий” диапазон, когда ранневесенние значения максимальной интенсивности фотосинтеза оказывались самыми высокими за сезон и располагались по всей шкале интенсивности радиации (рис. 1, Б).

У сосны обыкновенной во все годы наблюдений значения из 20%-го диапазона максимальной интенсивности фотосинтеза не наблюдались ниже 1000 мкмоль м⁻²с⁻¹. Во влажный прохладный 1996 г. сезонный максимум фотосинтеза и наибольшая плотность точек располагались в области средних и самых высоких значений (рис. 2, А). В засушливый

1999 г. эти показатели смещались в нижнюю часть средней (1000–3000 мкмоль м⁻²с⁻¹) области значений (рис. 2, Б). При этом и в том, и в другом варианте наблюдалось изменение характеристик диаграммы, но диапазоны интенсивности радиации оставались неширокими. Причины, обуславливающие проявление нешироких оптимальных диапазонов, были различными. В условиях прохладного влажного сезона с преобладанием пасмурных дней нетто-фотосинтез сосны лимитировался дефицитом интенсивности радиации. В условиях засухи сокращение диапазона интенсивности радиации происходило в результате стрессового усиления дыхательной активности хвои и ствольной части побега [14]. Напротив, широкие диапазоны интенсивности радиации отмечались у сосны в оптимальные для ее фотосинтетической продуктивности годы – теплые или жаркие, умеренно влажные или с высоким уровнем ранневесеннего увлажнения почвы [18].

Различия в реакции на температурный фактор у хвойных заключались в следующем. Нижняя граница температурного диапазона ели в среднем за 1995–1999 гг. была равна 7°, сосны – 10 °С. Высокие пределы температуры, равные 26 °С, как у ели, так и у сосны наблюдаются во влажные годы. В засушливые годы оптимальные температур-

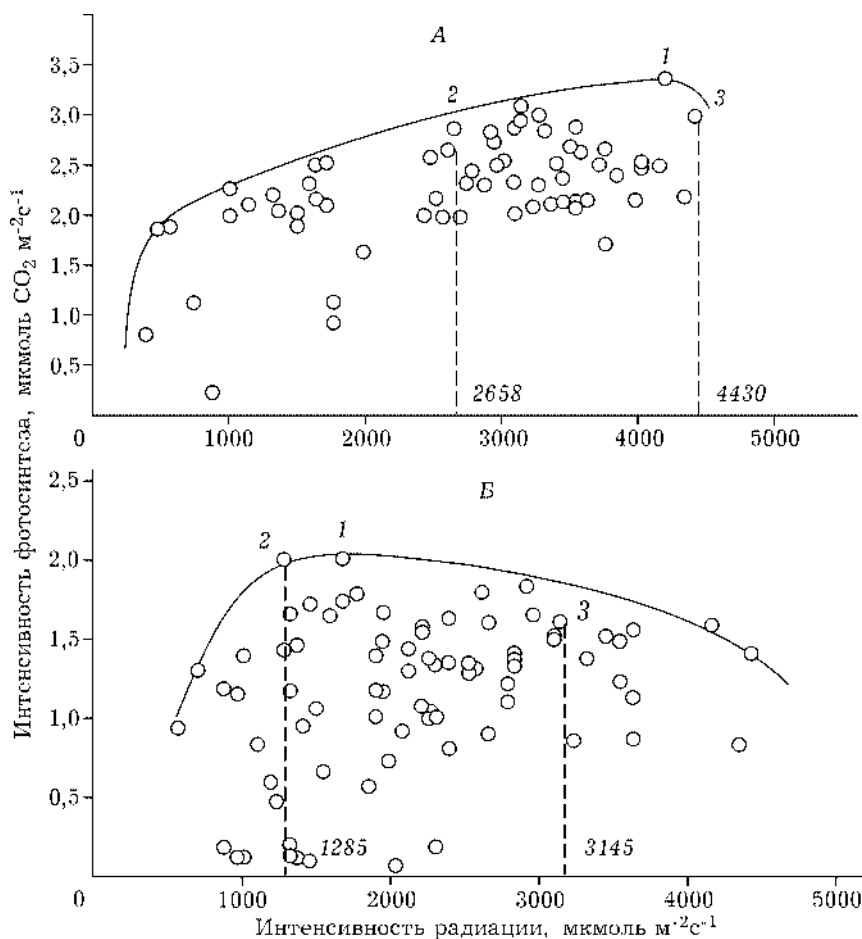


Рис. 2. Зависимость максимальной интенсивности фотосинтеза сосны от интенсивности радиации: А – во влажный (1996 г.) и Б – в засушливый (1999 г.) сезоны вегетации. 1–3 – как на рис. 1.

ные диапазоны ели становятся узкими. Так, размах диапазона, равный 22 °С во влажный сезон 1998 г., уменьшился до 10 °С в условиях засухи 1999 г. (см. таблицу).

В условиях засухи у сосны выявлен “ложно-широкий” температурный диапазон: наиболее благоприятными для ее фотосинтетической активности за вегетацию 1999 г. были невысокие температуры умеренного по увлажнению весеннего периода и средние температуры засушливого летнего периода (рис. 3, А). В целом, попадание ранневесенних значений максимальной интенсивности ее фотосинтеза в 20%-й интервал – редкое явление, характерное лишь для аномальных лет. Напротив, у ели ранневесенние значения максимальной интенсивности фотосинтеза могли быть в засушливый сезон определяющими 20%-й диапазон оптимальной темпе-

ратуры (рис. 3, Б) и относительной влажности воздуха (рис. 3, В).

Оптимум температуры почвы захватывал область нулевых значений только у ели (см. таблицу). Это подтверждает ее способность эффективно поглощать углекислоту в условиях низкой температуры и согласуется с приуроченностью в природных условиях к местоположениям с умеренным температурным режимом.

По результатам наблюдений 1997–1999 гг., оптимальная температура почвы сосны бывает выше, чем у ели, на 7 °С. Этот параметр, характеризующий всасывающую активность корневой системы [19], наполняет новым содержанием данные о теплолюбии корневой системы сосны: в условиях быстрого прогревания почвы высокая активность корневой системы обеспечивает более пол-

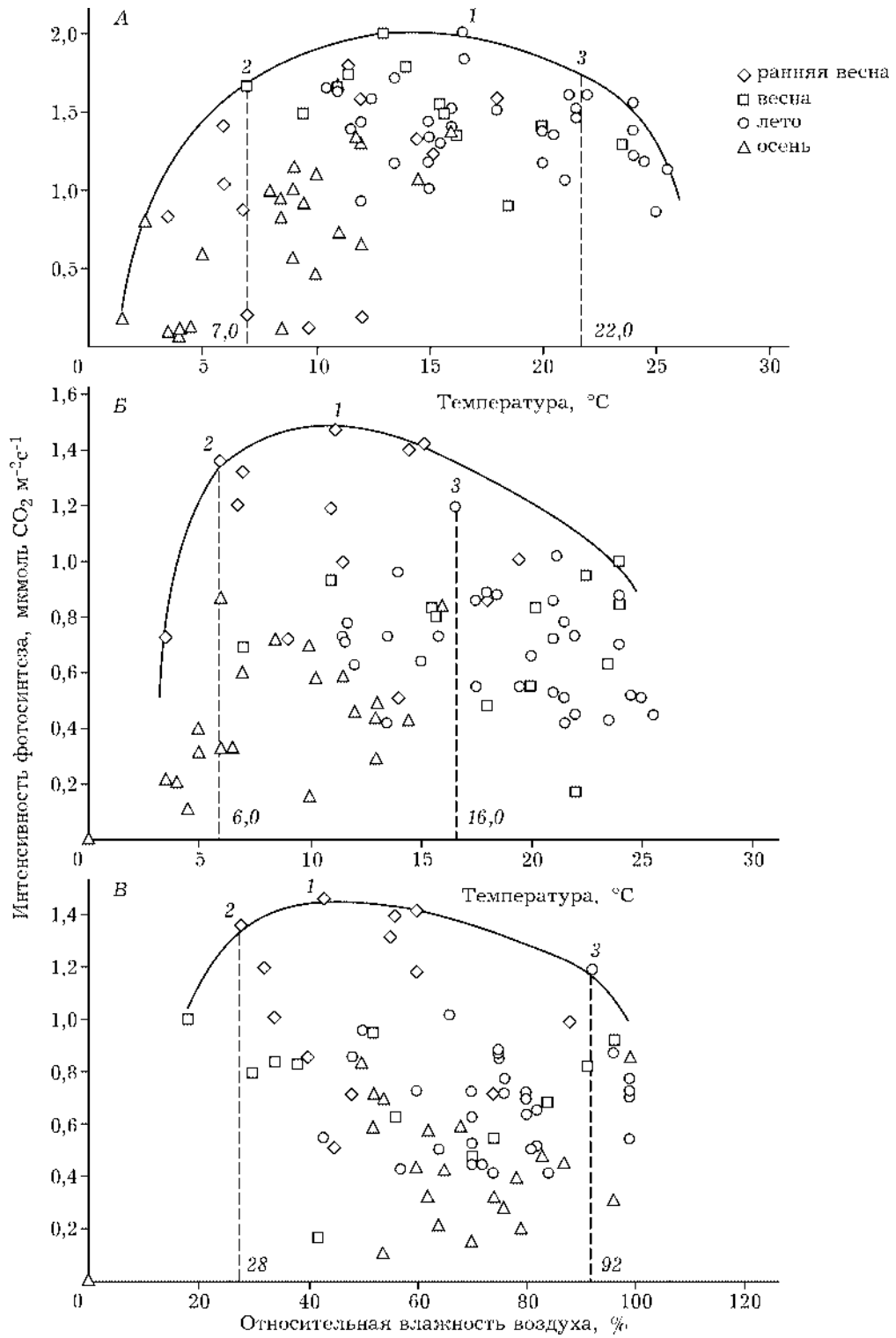


Рис. 3. Зависимость максимальной интенсивности фотосинтеза сосны (А) и ели (Б) от температуры воздуха, а также ели (В) от относительной влажности воздуха в засушливый (1999 г.) сезон вегетации. 1-3 – продолжительность периодов как на рис. 1.

ную реализацию фотосинтетического потенциала этого вида.

Оценивая динамику диапазонов запасов продуктивной почвенной влаги, нужно учитывать, что древесные способны запастись значительное количество влаги в стволе. В периоды критического почвенного увлажнения влага внутренних резервов используется для оводненности тканей. Исследованиями на проростках и молодых древесных растениях показано, что максимальные значения нетто-фотосинтеза и относительной скорости роста в некоторых случаях могут наблюдаться при небольшом дефиците почвенного увлажнения [11, 20]. В наших исследованиях нижние пределы оптимальной влажности почвы у обоих видов в отдельные годы приближались к критическому уровню – 30 мм. У ели верхние пределы влажности почвы выше, что может говорить о ее способности эффективно использовать периоды высокого почвенного увлажнения для увеличения интенсивности фотосинтеза.

Итак, в разные по условиям сезоны вегетации наблюдались широкие, узкие и “ложно-широкие” диапазоны оптимальных параметров интенсивности фотосинтеза. Широкие диапазоны характеризовали оптимальные для данного вида периоды влагообеспеченности и температурного режима. Узкие диапазоны указывали на лимитирование изучаемого процесса каким-либо фактором: в засушливые годы – недостатком влаги, в прохладные – низким уровнем интенсивности радиации. Существование “ложно-широких” диапазонов не опровергало выявленной закономерности, а, напротив, подтверждало ее, указывая на способность растения избирательно повышать интенсивность фотосинтеза в отдельные короткие благоприятные для данного вида периоды.

Известно, что в условиях нарастания водного стресса изменение водного потенциала листа приводит через падение тургора замыкающих клеток устьиц к увеличению устьичного сопротивления. Это вызывает снижение интенсивности нетто-ассимиляции и транспирации. Сигнал на замыкающие клетки устьиц передается посредством АБК [21]. После прекращения транспирации температура листа на прямом солнечном свете поднимается выше оптимальной на 3–5 °С [22].

По мере последовательного понижения водного потенциала почвы происходит понижение ксилемного потенциала ствола, побегов и хвой. У нескольких видов сосен, пихт, елей и лиственниц вследствие этого отмечалось уменьшение нетто-фотосинтеза и скорости транслокации ассимилятов в корни [23, 24]. Состояние водного стресса продолжается до тех пор, пока дерево, насыщаясь влагой, не восстановит до оптимального уровня водный потенциал ствола, ветвей, хвой [22].

У видов-ксерофитов состояние водного стресса развивается при более низких значениях водного потенциала листа по сравнению с мезофитами [25]. В некоторых случаях хвойные испытывают состояние водного стресса при оптимальном почвенном увлажнении, но при температуре корнеобитаемого слоя ниже оптимальной, ограничивающей всасывающую активность корневой системы. Такое явление отмечается в лесах с близким залеганием мерзлоты и в хвойных лесах высокогорий [26].

В некоторых случаях показано [27, 28], что в условиях почвенной засухи у древесных и кустарниковых видов высокий дефицит давления паров воды и температура воздуха совместным воздействием определяют интенсивность нетто-ассимиляции. У хвойных эти факторы изменяли устьичную и в незначительной степени мезофильную проводимость хвой [29, 30].

По мнению некоторых исследователей, ведущая ингибирующая роль в изменении фотосинтеза древесного растения, подверженного влиянию водного стресса, принадлежит температурному фактору [27, 31, 32]. При этом отмечается отрицательная реакция устьиц на воздействие высоких температур. В солнечные дни с высокой температурой воздуха понижение нетто-фотосинтеза происходит в результате увеличения выделения CO_2 за счет активации фотодыхания [33–35] и увеличения компенсационного пункта фотосинтеза [34, 36]. Для лжетсуги Мензиса показано, что при насыщающей плотности светового потока температура листа была супероптимальной для мезофильной проводимости [30].

В отношении воздействия солнечной радиации на ассимилирующую клетку известно, что в период водного и температурного

стресса в ней наблюдаются множественные нарушения на стадии световых реакций фотосинтеза [37, 38]. В результате возникает дефицит образования АТФ, вследствие чего происходит изменение в направлении метаболизма углерода. По образному выражению И. А. Тарчевского [39], для ассимилирующей клетки, подвергающейся воздействию водного стресса, свет как бы меркнет. Изучая влияние водного стресса на световую и темновую реакции устьиц ряда древесных растений в соответствии с их экологией, Дэвис и Козловский [40] пришли к выводу, что толерантность видов зависит от устьичной реакции на интенсивность радиации, которая в свою очередь определяется водным статусом растения.

Из вышесказанного следует, что поглощение ассимилирующими органами высоких доз лучистой энергии определяется оптимальным для растения режимом температуры и влажности. Более того, считается [41], что оптимумы температуры и влажности фотосинтеза являются наиболее важными эколого-физиологическими характеристиками отдельных видов растений. Неблагоприятное воздействие отдельных факторов или их совокупности приводит к изменению механизмов, регулирующих реализацию фотосинтетического потенциала на разных уровнях организации – от субклеточного до целого организма. В результате изменяются истинный фотосинтез, дыхательный газообмен и устьичная проводимость хвои.

В зависимости от фазы сезонного развития и погодных условий соотношение активности этих трех основных механизмов в отдельные периоды вегетации различно. Так, ранней весной хвойные выходят из состояния вынужденного покоя адаптированными к невысокой температуре и низкой (= 20 %) относительной влажности воздуха, поскольку это типичные условия ранневесеннего периода Восточной Сибири [42]. В этих условиях температурный оптимум истинного фотосинтеза низок, а дыхание ствольной части побега и хвои невелико, поэтому в суммарном газообмене доля истинного фотосинтеза значительна (рис. 4). Ростовая компонента дыхательного газообмена ствола и побегов, которая летом вносит основной вклад в дыхательный газообмен кроны, в этот период отсутствует [43].

Итак, причиной высоких значений ранневесеннего нетто-фотосинтеза вечнозеленых хвойных можно считать низкие температуры, доступную почвенную влагу верхнего горизонта, отсутствие ростовой компоненты дыхания ствола, небольшое, вследствие низких температур, дыхание хвои.

Уже в мае направленность воздействия основных факторов среды и соотношение составляющих углекислотного газообмена – истинного фотосинтеза и дыхания, существенно изменяются. Если весеннее прогревание задерживается (“поздняя весна”), то наблюдаемое в апреле увеличение фотосинтеза смещается на майский период. Высокие дневные температуры воздуха приводят к возникновению дефицита почвенного увлажнения как в условиях холодной почвы, так и при быстром прогревании и иссушении небольших ее запасов осенне-зимнего периода. У сосны начинается рост побегов и ствола. С началом роста увеличивается запрос на ассимилянты со стороны апикальных и латеральных меристем. Дыхательная активность ствольной части побега при этом постепенно возрастает.

Зависимость истинного фотосинтеза от температуры воздуха также не остается постоянной. По данным А. С. Щербатюка и коллег [14], у ели в течение вегетации отмечается два пика истинного фотосинтеза, приуроченных к периодам невысокой температуры воздуха и оптимального почвенного увлажнения – в мае (поздняя весна) и июле (период дождей). Максимальная интенсивность в мае зарегистрирована при температуре 10 °С, причем все температуры выше этого предела вызывали устойчивое понижение истинного фотосинтеза (см. рис. 4). Следовательно, фотосинтетический аппарат в этот период был адаптирован к низкой температуре воздуха.

Исследованиями, проведенными в июне, у ели выявлен широкий температурный оптимум истинного фотосинтеза, равный 10–35 °С. При этом уровень интенсивности процесса был в 2 раза ниже, чем максимальный в мае. Июньское понижение уровня истинного фотосинтеза не снималось помещением хвои в воду в течение двух часов и сохранялось на протяжении всех экспериментов при разных уровнях температуры. Это обстоятельство

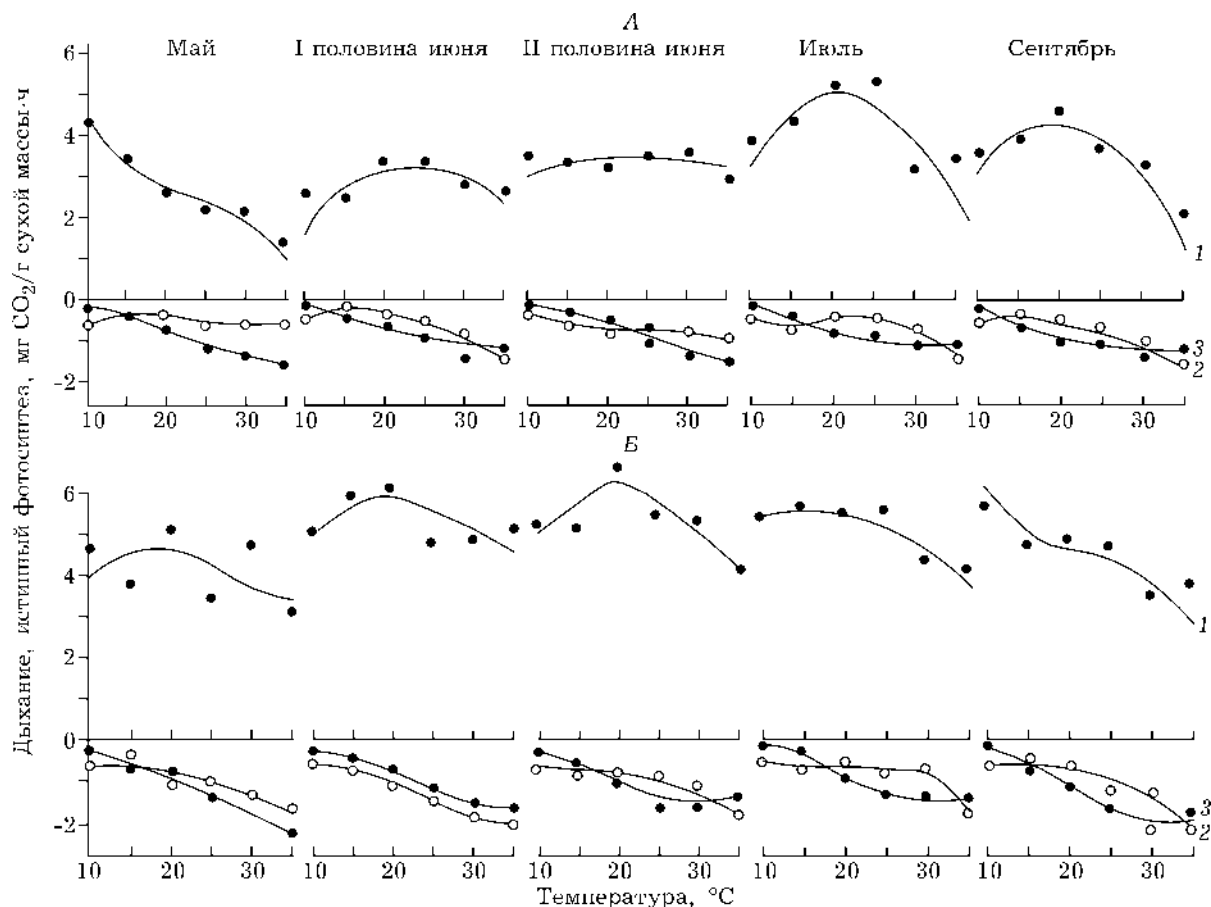


Рис. 4. Зависимость истинного фотосинтеза (1), светового (2) и темнового (3) дыхания от температуры в течение вегетации. А – ель, Б – сосна. Цит по [4].

свидетельствует о глубоком блокировании активности хлоропластов, которое вызвано не условиями эксперимента, а, вероятно, экстремально жаркой, сухой погодой, регулярно отмечающейся в июне на территории Предбайкалья.

Сезонный максимум истинного фотосинтеза у ели отмечен в июле при температуре 20–25 °С. В сентябре уровень ее интенсивности фотосинтеза и температурный оптимум вновь понижались.

Итак, характерные особенности истинного фотосинтеза ели в летнюю вегетацию – стабильное соответствие уровню воздействия температуры во влажные периоды вегетации и слабая или невыраженная реакция на этот фактор в период засухи.

У сосны изменение истинного фотосинтеза в течение вегетации происходит иначе. Первая характерная особенность сосны – это сохранение стабильно высоких и средних значений процесса (5–5,5 мг CO_2 г⁻¹ сухой массы

хвои) при всех уровнях температуры. Вторая особенность – повышение активности фотосинтеза в ответ на температуру, к которой фотосинтетический аппарат в большей степени адаптирован в данный период вегетации: 20 °С в мае–июле и 10 °С в сентябре.

Одновременно с изменением истинного фотосинтеза при повышении температуры возрастает уровень светового и темнового дыхания. В среднем за сезон скорость выделения CO_2 на свету в интервале температур 10–25° составляла у ели 9–17 %, у сосны – 10–21 %, а скорость темнового дыхания при тех же температурах у ели 6–25 % и у сосны 4–27 % от величины истинного фотосинтеза. При увеличении температуры до 35 °С доля как светового, так и темнового дыхания от истинного фотосинтеза достигала 40–50 % [14].

Данные о соотношении истинного фотосинтеза и дыхательного газообмена при изменении режимов тепло- и влагообеспечен-

ности позволяют объяснить динамику диапазонов оптимальных параметров среды у изучаемых хвойных.

Благоприятные для фотосинтеза хвой условия создаются за счет оптимальной влажности почвы, которая гарантирует необходимую оводненность тканей и высокий уровень транспирации, обеспечивающей охлаждение кроны [44]. Широкий температурный диапазон складывается из двух составляющих – нижнего предела, обусловленного низким температурным оптимумом истинного фотосинтеза в ранневесенний и весенний периоды, и верхнего предела, отражающего оптимальную температуру, которая достигается за счет эффективного охлаждения кроны в процессе транспирации. Если влажность почвы близка к критической, то высокие значения нетто-фотосинтеза проявляются в утренние часы, для которых характерна высокая влажность воздуха, снимающая лимитирование со стороны устьиц. В природных условиях периоды с высоким уровнем интенсивности радиации сопровождаются высокой температурой воздуха. Поэтому диапазон оптимальной интенсивности радиации определяется физическими (низкая температура, оптимальная влажность воздуха и почвы) и физиологическими (транспирационное охлаждение) параметрами системы “растение–окружающая среда”.

На эту схему взаимодействия фотосинтетического аппарата и факторов среды накладываются видоспецифические свойства объекта – устойчивость или пластичность тканей и органов к воздействию факторов среды: ксероморфная структура хвой как защита от засухи, теплолюбие или холодостойкость корневой системы и т.д. Так, в условиях водного и температурного стресса определяющей успешную ассимиляцию сосны становится большая, чем у ели, устойчивость истинного фотосинтеза к повышению температуры. Сосна обладает ксероморфной структурой хвой [45, 46] с высокой водоудерживающей способностью в условиях водного и температурного стресса [47]. Фотосинтетическая активность ее хвой в расчете на единицу ассимилирующей поверхности выше, чем у ели. Пластичная корневая система сосны способна эффективно всасывать воду в условиях дефицита почвенного увлажнения [48]. Кро-

ме того, видоспецифичность сосны заключается в стабильности проявления высоких значений углекислотного газообмена в различные по погодным условиям вегетационные сезоны. При этом сосна использует относительно неширокие диапазоны ресурсов среды. Сосна обладает также уникальной способностью повышать в ранневесенний период аномально теплых и влажных сезонов вегетации максимальную интенсивность фотосинтеза и дневную фотосинтетическую продуктивность в 2,5–3 раза в сравнении с максимумами летнего периода [18]. Очевидно, эффективное поглощение ею почвенной влаги [47] в значительной степени предотвращает лимитирование оттока ассимилятов. В обычные годы наивысшие за сезон значения истинного фотосинтеза у сосны наблюдаются во второй половине июня (см. рис. 4) – в период активного роста побегов и ствола [49]. Можно предположить, что сосна, как быстрорастущая порода, обладает более совершенной системой донорно-акцепторных отношений с высоким уровнем запроса на ассимиляты со стороны развивающихся органов и тканей.

У ели соотношение механизмов, определяющих эффективность реализации фотосинтетического потенциала, по-видимому, несколько иное. В условиях дефицита почвенной влаги всасывающая сила ее корневой системы невелика. Параллельный ход видимого фотосинтеза и транспирации указывает в этих условиях на устьичное ограничение процесса поглощения CO_2 [47]. Кроме того, исходя из особенностей истинного фотосинтеза ели (см. рис. 4), можно заключить, что в условиях высокой летней температуры воздуха и почвенной засухи истинный фотосинтез понижается в большей степени, чем у сосны. Увеличение дыхательной активности как хвой, так и ствольной части побега часто приводит к появлению отрицательных величин углекислотного газообмена ее ветвей [50, 51]. Таким образом, существенное снижение уровня реализации фотосинтетического потенциала ели в экстремальных условиях обусловлено ограничением всасывающей активности корневой системы, увеличением устьичного сопротивления, возрастанием дыхательной активности хвой, глубокой депрессией истинного фотосинтеза.

При оптимальном увлажнении у нее, очевидно, в меньшей степени, чем у сосны, скорость ферментативных реакций лимитируется энергетическими эквивалентами, поступающими из световых реакций фотосинтеза [39]. Ель характеризуется высоким содержанием хлорофилла. Некоторая “избыточность” зеленых пигментов, очевидно, необходима этому растению как плата за существование в условиях стресса – определенная доля хлорофилла при этом может разрушаться. Возможно, в условиях стресса пигменты выполняют протекторную функцию, а в оптимальных условиях обеспечивают нелимитирующее поступление энергетических продуктов в темновые реакции фотосинтеза. Очевидно, поэтому во влажные годы диапазоны оптимальной интенсивности радиации ели шире, чем у сосны. За счет использования области низких температур воздуха норма реакции на этот фактор у ели в оптимальном состоянии также несколько шире, чем у сосны. То же можно сказать в отношении температуры почвы. Таким образом, несмотря на относительно невысокую интенсивность фотосинтеза, в оптимальных условиях ель использует ресурсы среды в более широких пределах, чем сосна.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обширные лесные территории, охватывающие центральные и южные районы Красноярского края, Иркутскую и Читинскую области, а также Якутию и Бурятию, находятся в зоне воздействия резко континентального климата, для которого характерны неблагоприятно низкие температуры зимнего периода, засушливость, неравномерность атмосферного увлажнения и высокие температуры непродолжительного лета. Фотосинтетическую активность хвойных Предбайкалья можно в определенной степени считать показательной для обозначенного региона. В этих условиях особенности реализации фотосинтетического потенциала сосны и ели в оптимальном и ограничении его при экстремальном воздействии факторов среды различны. В зависимости от увлажнения диапазоны оптимальных параметров среды у хвойных могут быть широкими, узкими и “ложно-широкими”. У сосны диапазоны оптималь-

ной интенсивности радиации, температуры воздуха и температуры почвы уже, чем у ели, но стабильнее. Сосна отличается также более высоким уровнем реализации фотосинтетического потенциала как в оптимальных, так и в стрессовых условиях. Напротив, ель в большей степени адаптирована к умеренной температуре воздуха и температуре почвы. Во влажные годы ель использует факторы среды для повышения фотосинтеза в более широких диапазонах, чем сосна.

ЛИТЕРАТУРА

1. О. В. Заленский, Тез. докл. сессии Общего собрания Отделения биол. наук АН СССР, посвящ. косм. биологии, М., 1961, 23–24.
2. В. Л. Вознесенский, Фотосинтез пустынных растений, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1977.
3. Н. Н. Слемнев, Экология фотосинтеза в связи с закономерностями жизнедеятельности растений степей и пустынь Монголии, Автореф. дис... д-ра. биол. наук, Л., 1990.
4. А. С. Щербатюк, Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений, М., Наука, 1990, 38–54.
5. В. И. Киприн, С.-х. биология, 1972, 7, 285–290.
6. Д. В. Федоровский, Агрохимические методы исследования почв, М., Наука, 1975, 296–330.
7. И. В. Николаев, Почвы Иркутской области, Иркутск, ОГИЗ, 1948.
8. С. П. Лонг, Д. Е. Холлгрэн, Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения, Москва, ВО “Агропромиздат”, 1989, 115–165.
9. Ю. Л. Цельникер, Лесоведение, 1982, 4, 85–88.
10. Ю. Л. Цельникер, Л. М. Ельчина, Там же, 1996, 3, 86–91.
11. В. Лархер, Экология растений, М., Мир, 1978.
12. В. К. Болондинский, Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях, Иркутск, 1983, 27–37.
13. E. Cartellieri, *Standort. Sitzungsab. Acad. Wissensch.*, Wien, 1940, **149**: 1, 3, 95–143.
14. А. С. Щербатюк, Л. В. Русакова, Г. Г. Суворова, Л. С. Янькова, Углекислотный газообмен хвойных Предбайкалья, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1991.
15. О. Д. Быков, *Физиология растений*, 1962, **9**: 4, 408–414.
16. О. Д. Быков, Там же, 1963, **9**: 3, 325–333.
17. Т. А. Михайлова, Н. А. Бережных, Л. В. Русакова, Л. С. Янькова, *Сиб. экол. журн.*, 2000, 6, 693–697.
18. Г. Г. Суворова, А. С. Щербатюк, Л. С. Янькова, Экологическая специфичность изменений фотосинтетической продуктивности у хвойных, 1999, Иркутск, Деп. в ВИНТИ, 3858-В99.
19. Х. Лир, Г. Польстер, Г. И. Фидлер, Физиология древесных растений, М., Лесн. пром-сть, 1974.
20. P. G. Jarvis, M. S. Jarvis, *Physiol. Plant.*, 1963, **16**: 2, 215–235.

21. K. Raschke, *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1975, 26, 309–340.
22. P. M. Dougherty, T. Hinckley, *Canad. J. Bot.*, 1981, 59: 3, 335–341.
23. C. P. P. Ried, *Plant Physiol.*, 1974, 54: 1, 44–49.
24. J. L. Strong, G. H. La Roi, *Canad. J. Forest Res.*, 1986, 16: 2, 346–351.
25. V. Lopushinsky, *Botanical Gazette*, 1969, 130: 2, 258–263.
26. F. Ronko, *Forest Science*, 1970, 16: 2, 331–339.
27. P. Hari, O. Luukkanen, *Physiol. Plant*, 1973, 29: 1, 45–53.
28. E.-D. Schuize, O. L. Lange, U. Buschbom et al., *Planta*, 1972, 108: 3, 259–270.
29. K. S. Bennet, D. A. Rook, *Austr. J. Plant Physiol.*, 1978, 5: 3, 231–238.
30. J. W. Leverenz, *Canad. J. Bot.*, 1981, 59: 3, 349–356.
31. C. L. Coulson, A. S. Peel, *Ann. Bot.*, 1971, 35: 39, 3–15.
32. S. Ford, A. S. Peel, *J. Exp. Bot.*, 1967, 18: 56, 406–415.
33. D. A. Charles-Edwards, S. Charles-Edwards, *Planta*, 1970, 94: 2, 140–151.
34. W. A. Jackson, R. I. Volk, *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1970, 21, 385–432.
35. C. J. Pearson, L. A. Hunt, *Canad. J. Bot.*, 1972, 50: 9, 1925–1930.
36. R. E. Neilson, M. M. Ludlow, P.G. Jarvis, *J. Appl. Ecol.*, 1972, 9: 3, 721–745.
37. J. M. Emmet, D. A. Walker, *Biochem. Biophys. Acta*, 1969, 180: 2, 424–425.
38. R. M. Smillie, *Austral. J. Plant Physiol.*, 1979, 6: 1, 121–133.
39. И. А. Тарчевский, Физиология фотосинтеза, М., Наука, 1982, 118–145.
40. W. S. Davies, T. T. Kozlowski, *Forest Sci.*, 1975, 21: 2, 129–133.
41. Н. Н. Слемнев, Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1989.
42. Климат Иркутска, Л., Гидрометеиздат, 1981.
43. Г. А. Забуга, Дыхательный газообмен CO₂ растущего ствола сосны обыкновенной: Автореф. дис... канд. биол. наук, Иркутск, 1985.
44. Р. И. Насрудинова, А. С. Щербатюк, Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях, Иркутск, 1983, 102–110.
45. И. Ю. Коропачинский, Древесные растения Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1983.
46. Н. Д. Нестерович, Т. Ф. Дерюгина, А. И. Лучков, Структурные особенности листьев хвойных, Минск, Наука и техника, 1986.
47. Р. И. Баирова, Фотосинтез в жизнедеятельности и продуктивности хвойных (Заключительный отчет лаборатории экологии фотосинтеза СИФИБР), Шифр 2.28.6.1, Иркутск, 1986, 45–71.
48. Л. В. Попов, Южно-таежные леса Средней Сибири, Иркутск, Изд-во Иркут. ун-та, 1982.
49. Г. Ф. Антонова, Рост клеток хвойных, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1999.
50. А. С. Щербатюк, Г. Г. Суворова, Л. С. Янькова и др., *Лесоведение*, 1999, 5, 41–49.
51. А. С. Щербатюк, Л. В. Русакова, Г. Г. Суворова и др., *Ботан. журн.*, 1999, 84: 11, 117–124.

Maximal Photosynthesis Intensity in Scots Pine and Siberian Spruce in Baikal Region

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

During several vegetation seasons, the dependence of the maximal diurnal intensity of photosynthesis of Scots pine (*Pinus silvestris* L.) and Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) on the intensity of solar radiation, air temperature and humidity, and on the soil temperature and humidity was studied. It is demonstrated that the ranges of optimal parameters within whose limits the seasonal highest values of photosynthetic activity are manifested vary depending on weather conditions of the vegetation period. The ranges can be wide, narrow and “pseudo-wide”. The differences of the range values are determined by the phase of the vegetation development of coniferous plants, the ratio of true photosynthesis to respiratory gas exchange, and by the peculiarities of their water regime.