**На правах рукописи**

**Суворова Галина Георгиевна**

**ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ХВОЙНЫХ ДЕРЕВЬЕВ  
В УСЛОВИЯХ ЮГА СРЕДНЕЙ СИБИРИ  
03.00.12 - физиология и биохимия растений  
диссертация на соискание ученой степени  
доктора биологических наук**

**Научный консультант: чл.-корр. РАН**

**Пре зидиум ВАК России $аляев Рюрик Константинович**

**(решение от"** *£&" Уб~ йш.* **г., № присудил ученую степень ДОКТОРА**

**наук**

**іачальник управления ВАК России**

& ‘

**Иркутск, 2006**

J 3 МАР 2006

ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

ВВЕДЕНИЕ 6

Глава 1. ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ОСНОВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА (ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР)

1. Освещенность 12
2. Морфологическая адаптация фотосинтетического

аппарата к условиям освещения 12

1. Фотосинтез хвойных в зависимости от

освещенности местообитания 16

1. Температура 22
2. Сохранение фотосинтетического аппарата в

зимних условиях 22

1. Влияние низкой температуры на фотосинтетическую активность 24
2. Изменение ультраструктуры хлоропластов под

воздействием низкой температуры 27

1. Реакция ассимиляционного аппарата на

температурные условия летней вегетации 30

1. Влажность воздуха и почвы 34
2. Взаимосвязь структуры и функции

водопроводящей системы хвойного растения 34

1. Осмотическая и устьичная регуляция водного режима побега 37
2. Гидравлическая проводимость ствола 39
3. Связь водного режима древесного растения с фотосинтетической фиксацией углерода 43
4. Современные представления о координации

46

47

48

51

59

60

62

67

**68**

69

70

71

73

73

74

76

**з**

транспирационных потерь воды и роста

1. Фотоингибирование в условиях засухи
2. Молекулярные механизмы устойчивости

фотосинтетического аппарата к засухе

Глава 2. ОСОБЕННОСТИ ПРОИЗРАСТАНИЯ ХВОЙНЫХ В УСЛОВИЯХ ДЛИТЕЛЬНО СЕЗОННО-МЕРЗЛОТНЫХ ПОЧВ

1. Эволюционное происхождение и экологические

особенности сосны обыкновенной, ели сибирской и лиственницы сибирской

1. Характеристика природно-климатических условий района

исследований

1. Геоботаническое описание района исследований
2. Погодные условия в годы наблюдений

Глава 3. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Характеристика экспериментального насаждения
2. Исследование углекислотного газообмена хвойных

растений в полевых условиях

1. Регистрация факторов среды
2. Расчеты экспериментальных значений

фотосинтетической активности

1. Определение истинного фотосинтеза
   1. Оптимизационные методы в исследовании экологических

особенностей фотосинтеза хвойных

* + 1. Графический метод выделения оптимальных

диапазонов фотосинтетической активности

* + 1. Метод расчета максимально возможной

ассимиляции

* + 1. Метод сглаживающих поверхностей

Глава 4. СЕЗОННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА

1. Межсезонные изменения фотосинтетической

продуктивности 79

1. Внутрисезонные изменения фотосинтетической

продуктивности 86

1. Максимально возможная фотосинтетическая

продуктивность 92

Глава 5. ДНЕВНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И МАКСИМАЛЬНАЯ ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА

1. Лиственница 105
2. Ель 109
3. Сосна 111
4. Связь фотосинтетической продуктивности с реализацией

фотосинтетического потенциала 114

1. Графические максимумы интенсивности фотосинтеза

[хвойных 121](#bookmark30)

Глава 6. ДИАПАЗОНЫ ОПТИМАЛЬНЫХ ПАРАМЕТРОВ МАКСИМАЛЬНОЙ ДНЕВНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА ХВОЙНЫХ

1. Изменение оптимальных диапазонов в зависимости от

увлажнения (на примере ели и лиственницы) 131

1. Внутри- и межсезонные изменения оптимальных

диапазонов (на примере сосны и лиственницы) 141

1. Диапазоны оптимальных параметров фотосинтеза хвойных

[в аномальные годы 154](#bookmark17)

1. Нетипичные оптимальные диапазоны фотосинтетической

активности хвойных (на примере сосны и ели) 156

1. Соотношение механизмов, определяющих динамику

оптимальных для фотосинтеза диапазонов среды 163

Глава 7. ОБУСЛОВЛЕННОСТЬ ЛОКАЛИЗАЦИИ МАКСИМУМОВ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

1. Температурные кривые истинного фотосинтеза хвойных с

несколькими оптимумами 171

1. Коэффициент использования ресурсов среды (КИРС) и

[показатели фотосинтетической активности хвойных 180](#bookmark19)

1. База данных фотосинтеза и климатических показателей

хвойных 190

1. [Адаптивная стратегия фотосинтеза хвойных деревьев 194](#bookmark31)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 198

ВЫВОДЫ 204

ЛИТЕРАТУРА 207

ПРИЛОЖЕНИЯ 237

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данной работе представлены результаты многолетних исследова­ний особенностей фотосинтеза основных лесообразующих видов Средней Сибири - сосны обыкновенной *{Pinus sylvestris* L.), ели сибирской *(Picea obovata* Ledeb.) и лиственницы сибирской *{Larix sibirica* Ledeb.). Выявлены адаптивные черты фотосинтетической активности этих видов в климатиче­ских условиях, характеризующихся холодными почвами, дефицитом ув­лажнения и высоким уровнем инсоляции.

В процессе исследований установлено, что при чередовании кон­трастных погодных условий в следующие один за другим вегетационные сезоны получают преимущество для фотосинтеза разные виды хвойных. Колебания сезонной фотосинтетической продуктивности в природных условиях могут достигать 2,5, 3 и 5 раз у лиственницы, сосны и ели соот­ветственно. Столь значительные колебания сезонной фотосинтетической продуктивности в терминах баланса углерода нами показаны впервые.

Нами выявлены значительные внутрисезонные колебания фото­синтетической продуктивности. У вечнозеленых хвойных происходит пе­рераспределение высокого уровня фотосинтетической продуктивности с неблагоприятного летнего периода, когда из-за засухи и высоких темпера­тур потери углерода за месяц достигают 65%, на весну и осень. В сумме в течение весны и осени (4,5 мес.) сосной и елью ассимилируется около 75% годичного углерода. У лиственницы такое количество фотосинтетически усвоенного углерода приходится на летнее время (2,5 мес.).

Способность к значительным межсезонным и внутрисезонным ко­лебаниям фотосинтетической продуктивности позволяет объяснить неко­торые фитоценотические особенности хвойных, и в частности, длительное существование ели под пологом листопадных видов, сохранение реликто­вых сообществ с участием хвойных в нехарактерных условиях, сосущест­вование хвойных и листопадных видов в смешанных сообществах и т.д.

Это позволяет сделать вывод, что меж- и внутрисезонные колебания фото­синтетической продуктивности обеспечивают адаптацию хвойных Сибири на экосистемном уровне.

р Определены характерные для каждого вида изменения дневной фо­

тосинтетической продуктивности. У вечнозеленых сосны и ели выявлено две различных стратегии фотосинтетической продуктивности - весенняя и летне-осенняя. Весенняя стратегия ели характеризуется способностью дос­тигать высоких значений фотосинтетической продуктивности за счет оби­лия почвенной влаги и высокого уровня освещенности, у сосны - за счет быстрого прогревания верхнего слоя почвы. При летне-осенней стратегии высокие значения фотосинтетической продуктивности у сосны проявля- *Ш* ются в условиях высокой освещенности и слабой ксерофитности, у ели —

при оптимальной почвенной увлажненности в сочетании с умеренной ос­вещенностью или низкой температурой воздуха.

У лиственницы максимальная за вегетацию дневная фотосинтети­ческая продуктивность отмечается в условиях оптимальной влажности почвы и в широких диапазонах температуры воздуха и освещенности. В холодные сезоны выражена линейная зависимость фотосинтеза от температуры почвы.

Анализ литературных сведений по экологии коренных лесных эко- # систем, доминантами и эдификаторами в которых являются изучаемые

нами хвойные, позволил установить определенное соответствие в избира­тельности условий среды, обеспечивающих максимальную продуктив­ность фотосинтеза хвойных, и комплекса условий среды (экологии) харак- ► терных для растительных сообществ с их участием. На основании этого

можно утверждать, что в регионе проведения исследований дневная про­дуктивность фотосинтеза обеспечивает стабилизацию экологической ниши вида.

Максимальную дневную интенсивность видимого фотосинтеза мы определяем как меру реализации фотосинтетического потенциала данного вида в конкретных условиях и одновременно как показатель изменчивости фотосинтетической способности данного вида.

Нами графически выявлены разные типы максимумов интенсивности фотосинтеза, наблюдаемые в течение вегетации. Первый тип максимумов, оптимальный, характерен для влажных лет. Второй, аномальный тип максимумов фотосинтеза, характерен для уникального ранневесеннего сочетания высокой влажности почвы и активного прогревания. Последний тип максимумов - экстремальный, проявляется в вегетационные периоды с продолжительной летней засухой. По конфигурации и приуроченности к определенным значениям факторов среды выявленные максимумы видоспецифичны.

Результаты этого исследования привели нас к необходимости про­анализировать оптимальные диапазоны факторов среды отдельно как са­мостоятельные характеристики фотосинтетического потенциала каждого вида хвойных. Принято, что оптимальные диапазоны характеризуют степень использования ресурсов среды для реализации самых высоких за вегетацию значений интенсивности фотосинтеза.

Было установлено, что оптимальные диапазоны факторов среды у хвойных могут быть широкими, узкими, «ложно-широкими» и «перекры­вающимися». Широкие оптимумы характерны для периодов оптимального увлажнения, а узкие и ложно-широкие - для экстремально-засушливых условий. Широкие диапазоны видоспецифичны: у лиственницы они захва­тывают область высокой температуры воздуха (до 30 °С) и всю шкалу ос­вещенности, у ели - область низкой температуры воздуха (до 0 °С), всю шкалу освещенности и высокой влажности почвы, у сосны - высокой и средней освещенности и достаточно высокой температуры почвы.

«Перекрывающиеся» оптимальные диапазоны - это в определен­ном смысле уникальное в условиях Сибири явление, когда в аномально теплые и влажные годы оптимальные диапазоны становятся широкими как у нескольких видов одновременно. Это позволяет всем видам повышать не только реализацию фотосинтетического потенциала, но и фотосинтетическую продуктивность за день и в целом за сезон. «Перекрывающиеся» широкие диапазоны свидетельствуют о фото­синтетических адаптивных свойствах межвидового уровня.

Привлечение результатов проведенных в СИФИБР СО РАН исследований А.С. Щербатюка и коллег (Щербатюк и др., 1991) позволяет с уверенностью утверждать, что динамика оптимальных диапазонов факторов среды, в которых проявляются наивысшие значения фотоситнте- тической активности, в условиях Сибири в значительной степени определяется видоспецифическим изменением истинного фотосинтеза и дыхательной активности хвои.

**і**

В целом можно с определенностью утверждать, что разноообразие и динамичность оптимальных диапазонов, в которых реализуется фото­синтетический потенциал хвойных, обеспечивают широкую амплитуду их экологической пластичности в природных условиях.

Основное свойство оптимальных диапазонов - динамичность, по­ложено нами в основу разработки комплексного показателя, характери­зующего суммарное использование ресурсов среды на фотосинтез - КИРС (коэффициент использования ресурсов среды). Численное значение коэф­фициента - это область, ограниченная на пятилепестковой диаграмме мак­симальными и минимальными концами оптимальных нормированных диа­пазонов освещенности, температуры воздуха, температуры почвы, влажно­сти почвы и влажности воздуха.

Выявлена корреляционная зависимость от величины КИРС макси­мальной за сезон дневной фотосинтетической продуктивности, сезоннойфотосинтетической продуктивности, абсолютного сезонного максимума интенсивности фотосинтеза. Приведенные данные свидетельствуют, что в годы с ограниченным почвенным увлажнением все основные показатели фотосинтеза определяются суммарным использованием ресурсов среды, и эта связь может быть выражена в виде линейных регрессионных уравнений. С введением данных за оптимальные годы выявленная связь «КИРС-фотосинтез» становится нелинейной и описывается в другом виде.

На основе всего систематизированного объема экспериментальных данных, включающего часовые значения интенсивности фотосинтеза, соответствующие значения интенсивности радиации, температуры и влажности воздуха, температуры и почвы, запасов влаги и описаний погодных условий, сформирована база данных (более 40 тыс. числовых значений), позволяющая исследовать проблемы регуляции фотосинтеза, роста, депонирования углерода и распространения видов хвойных на северо-востоке Азии.

Результаты проведенных исследований позволили выявить основные черты адаптивной стратегии фотосинтеза хвойных. В целом, адаптивная стратегия фотосинтетической активности хвойных видоспецифична, проявляется в оптимальных диапазонах факторов среды и направлена на реализацию наиболее высоких значений интенсивности и продуктивности фотосинтеза, а следовательно, на поддержание наиболее высокого для суровых условий Сибири уровня биологической продуктивности и сохранения хвойных в составе многокомпонентных растительных сообществ.

Вероятнее всего, эволюция современных видов хвойных в северных районах Азии была направлена одновременно на отбор форм, устойчивых к определенному спектру экологических условий и к сосуществованию разных видов хвойных и покрытосеменных растений в смешанных сообществах, т.е. на приобретение видоспецифичных как

экологических, так и фитоценотических свойств. При этом очевидно, отбор шел одновременно через совершенствование и структуры, и особенностей функционирования фотосинтетического аппарата. В р результате такого направления эволюции были выработаны формы, у

которых фотосинтез имеет видоспецифичные преимущества в определенном спектре экологических условий. В то же время, виды, входящие в состав растительных сообществ, подбираются по принципу дополнительности, иначе говоря, таким образом, чтобы спектры использования ресурсов среды для фотосинтеза существенно не пе­рекрывались. Именно поэтому растительные сообщества Средней Сибири, где хвойные являются доминантами и эдификаторами, приурочены к ком- *Ш* плексу соответствующих их экологии природных условий, а по составу

являются смешанными, включающими большое количество покрытосе­менных видов.