

Сезонная динамика фотосинтетической продуктивности ели европейской в лесных сообществах Валдая

А.К. Юзбеков

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Россия, 119991, г. Москва, Ленинские горы, д.1, стр.12

Адрес для переписки: uak2003@mail.ru

Реферат. Актуальность исследования обусловлена необходимостью мониторинга параметров фотосинтеза и дыхания растительных сообществ в рамках определения составляющих углеродного баланса. Представлены результаты исследований сезонной динамики углекислотного газообмена и фотосинтетической продуктивности ели европейской (*Picea abies* L.) старовозрастного древостоя на территории Валдайского национального парка в полуденные часы в течение теплых сезонов 2019-2021 гг. Интенсивность фотосинтеза и светового дыхания определяли газометрическим методом (метод закрытых камер). В полевых работах использовали портативный полевой анализатор, сконструированный на биологическом факультете МГУ имени М.В. Ломоносова на базе инфракрасного сенсора AZ 7752 (AZ Instrument Corp., Тайвань). Установлена прямая линейная зависимость интенсивности фотосинтеза от температуры воздуха в 2019-2021 гг. (коэффициент корреляции R составил 0.770 ($p < 0.001$); 0.694 ($p < 0.005$); 0.756 ($p < 0.001$), соответственно). Зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности (ФАР) в 2019 г. определялась логарифмической кривой (коэффициент детерминации R^2 равнялся 0.673); в 2020-2021 гг. между показателями существовала прямая линейная зависимость (коэффициент корреляции R составил 0.777 ($p < 0.001$) и 0.841 ($p < 0.001$)). Сезонный ход дыхательного газообмена хвои ели соответствовал изменению интенсивности фотосинтеза. Среднее значение интенсивности фотосинтеза за три сезона превышало уровень светового дыхания более чем в 2 раза. Выявлено существенное изменение величины фотосинтетической продуктивности ели в течение сезона. Максимально высокая продуктивность фотосинтеза наблюдалась в летний период; среднее значение продуктивности за месяц в 2019-2021 гг. составило 0.35; 0.23 и 0.24 т $\text{CO}_2 \text{ га}^{-1} \text{ мес}^{-1}$. Показано, что межсезонное изменение продуктивности зависело от погодных условий и состояния древостоя на экспериментальном полигоне. Суммарное поглощение углекислого газа хвоей за сезон в 2019-2021 гг. равнялось 2.13; 1.15 и 1.45 т $\text{CO}_2 \text{ га}^{-1} \text{ сезон}^{-1}$. Таким образом, старовозрастные ельники имеют существенное значение, сохраняющееся с их возрастом, в углеродном балансе таежных лесов Валдая. Подтверждением служат данные о сезонной продуктивности фотосинтеза ели европейской в наиболее благоприятных условиях освещения и температуры – в полуденные часы, а также положительный углекислотный газообмен.

Ключевые слова. Мониторинг, ель европейская, сезонная динамика, фотосинтез, дыхание, температура, освещенность, продуктивность.

Seasonal dynamics of the photosynthetic productivity of the norway spruce in the forest cenoses of Valday

A.K. Yuzbekov

Lomonosov Moscow State University,
1-12, Leninskie Gory, 119991, Moscow, Russian Federation

Correspondence address: uak2003@mail.ru

Abstract. The present work is of paramount importance in view of the challenging task of monitoring the parameters of photosynthesis and respiration of plant cenoses in connection with the determination of the carbon balance criteria. This work presents the results of research on the seasonal dynamics of carbon dioxide exchange and photosynthetic productivity of the Norway spruce (*Picea abies* L.) of the mature forest of the Valday National Park at midday during the warm seasons of 2019-2021. Photosynthesis and light respiration intensity were determined gasometrically (using the closed chamber technique). In our field studies, portable analyzer manufactured at the Biology School of Moscow State University was employed. It contained an AZ 7752 infrared sensor (AZ Instrument Corp., Taiwan), an E-134-11-20 pump (Hargraves Technologies Corp, USA) with a capacity of about 2 L/min, and a 12 V battery. A direct linear relationship was revealed between photosynthesis rate and air temperature in 2019-2021 (the correlation coefficient R was 0.770 ($p < 0.001$); 0.694 ($p < 0.005$); 0.756 ($p < 0.001$), respectively). The dependence of photosynthesis rate on illumination (FAR) in 2019 was described by a logarithmic curve (coefficient of determination R^2 was 0.673); in 2020-2021, a direct linear relationship was detected between these parameters (the correlation coefficient R was 0.777 ($p < 0.001$) and 0.841 ($p < 0.001$)). The seasonal changes in spruce needle respiratory gas exchange were consistent with the photosynthesis rate dynamics. The average value of photosynthesis rate was more than two times higher than the light respiration level. A significant alteration in the photosynthetic productivity level was detected in the spruce during the tested season. The maximum photosynthesis productivity fell on the summer period; the average productivity value (per month) in 2019-2021 was 0.35; 0.23; and 0.24 t CO₂ ha⁻¹months⁻¹, respectively. It was revealed that the interseasonal productivity changes varied depending on the weather conditions and the state of the trees in the trial area. The total carbon dioxide uptake by the needles during one season in 2019-2021 was 2.13; 1.15; and 1.45 t CO₂ ha⁻¹season⁻¹, respectively. Therefore, mature spruce forests hold significant value (which is not lost with their aging), in terms of the carbon balance of the coniferous forests of Valday. This conclusion is supported by the data on the seasonal productivity of the Norway spruce under the most favorable conditions with respect to illumination and temperature, i.e., at midday, as well as by the positive carbon dioxide exchange balance.

Keywords. Monitoring, Norway spruce, seasonal dynamics, photosynthesis, respiration, temperature, illumination, productivity.

Введение

Бореальные леса занимают около 14% территории суши, покрытой растительностью. В Северном полушарии их общая площадь варьирует от 900 до 1500 млн га (Швиденко и др., 2011). Основная доля бореальных лесов (61%) произрастает в России. Леса имеют большое значение в глобальном углеродном цикле и, тем самым, оказывают регулирующее действие на климат планеты. Роль бореальных лесов в регуляции газового состава атмосферы подтверждается сезонными колебаниями концентрации CO_2 в Северном полушарии, которая следует за динамикой фотосинтеза и дыхания наземных экосистем: в вегетационный период концентрация снижается, а в холодное время начинает расти (Гиляров, 2016). Если учесть, что в растительности и верхнем слое почв бореальных лесов сконцентрировано около четверти глобальных запасов углерода суши, то их вклад в круговорот углерода на планете следует считать существенным (Goodale et al., 2002).

На территории Валдайского национального парка бореальные леса занимают 86% всей площади. Особую ценность в них представляют высокобонитетные сосняки и ельники в возрасте 100 и более лет.

Старовозрастные леса важны, прежде всего, как хранилища большого количества запасенного углерода (Field, Kaduk, 2004). Исследования показали, что в старых лесах углеродный баланс, как правило, положительный, и вероятность их функционирования как источников углерода не увеличивается с возрастом, а определяется изменениями климатических условий (Luysaert et al., 2008).

В связи с актуальностью мониторинговых наблюдений за параметрами фотосинтеза и дыхания растительных сообществ в рамках определения составляющих углеродного баланса, авторами в течение многих лет выполняются работы по изучению сезонной динамики углекислотного газообмена и фотосинтетической продуктивности хвои ели европейской (*Picea abies* L.), одной из лесобразующих пород старовозрастных лесов Валдая (Юзбеков и др., 2014; Юзбеков и др., 2017).

Целью данной работы является оценка потенциальной фотосинтетической продуктивности хвои ели европейской (*Picea abies* L.) старовозрастного древостоя на территории Валдайского национального парка в полуденные часы в течение теплых сезонов 2019-2021 гг.

Методы и материалы

Исследования выполняли на экспериментальном полигоне «Гаежный лог» Валдайского филиала Государственного гидрологического института, расположенном на территории национального парка «Валдайский» Новгородской области. Измерения проводили на постоянной пробной площади (ПП

№1), заложенной в старовозрастном (110-120 лет) ельнике. Средний диаметр древостоя – 37 см, средняя высота – 29 м, бонитет – 1.

Объектами изучения CO_2 -газообмена служили интактные побеги нижней части крон модельных деревьев ели европейской (*Picea abies* L.) на высоте 2 м.

Углекислотный газообмен хвои ели регистрировали в теплый сезон 2019-2021 гг. в течение трех дней третьей декады каждого месяца, в полуденные часы, в трех повторностях, с интервалом 10 минут, в наиболее благоприятных для процесса фотосинтеза условиях освещения и температуры.

Интенсивность фотосинтеза и светового дыхания (выделение CO_2 на свету в результате двух различных типов дыхания – фотодыхания и темнового дыхания) определяли газометрическим методом, модифицированным применительно к объекту исследования (метод закрытых камер). Комплект оборудования для проведения полевых измерений включал 1) портативный полевой анализатор (рис. 1), сконструированный на биологическом факультете МГУ имени М.В. Ломоносова (А.И. Иващенко) на базе инфракрасного сенсора AZ 7752 (AZ Instrument Corp., Тайвань), помпы E134-11-120 мощностью около 2 л мин⁻¹ (Hargraves Technologies Corp., США) и аккумулятора 12 В; 2) камеру из прозрачного пластика объемом 2520 см³ (24см×7см×15см), снабженную воздухопроводными полиуретановыми трубками и вентилятором; 3) термометр Checktemp-1. Анализатор имеет разрешающую способность 1 ppm (млн⁻¹).



Рисунок 1. Портативный полевой анализатор

Figure 1. Portable field analyzer

Измерения выполнялись в последовательности согласно методике авторов (Юзбеков и др., 2014). Длительность экспозиции на каждом побеге составляла 90 с. Показатели интенсивности фотосинтеза и светового дыхания хвои рассчитывали в $\text{мг CO}_2 \text{ г}^{-1}$ сухой массы ч^{-1} , поскольку расчет на сухую массу позволяет сравнивать величины ассимиляции и эмиссии CO_2 , характеризующие эффективность воспроизводства и разложения растениями органического вещества, что весьма важно при оценке продуктивности фитоценозов.

Для расчета изменения массы CO_2 в камере за время экспозиции использовали формулу (1), основанную на уравнении Менделеева – Клайперона:

$$DCO_2 = (44 \times 10^{-6} \times DM \times P \times V) / 8.314T, \quad (1)$$

где DCO_2 – изменение массы CO_2 в камере, $\text{г CO}_2 \text{ мин}^{-1}$; 44 – молярная масса CO_2 , $\text{г CO}_2 \text{ моль}^{-1}$; 10^{-6} – пересчетный коэффициент из ppm в объемные доли, ppm $^{-1}$; DM – изменение концентрации CO_2 в камере, ppm мин $^{-1}$; P – атмосферное давление, Па; V – объем камеры для измерения фотосинтеза, м 3 ; 8.314 – универсальная газовая постоянная, Па м $^3 \text{ }^\circ\text{K}^{-1} \text{ моль}^{-1}$; T – температура воздуха, $^\circ\text{K}$.

При установлении зависимости интенсивности фотосинтеза от освещенности использовали значения фотосинтетически активной радиации (ФАР), рассчитанные согласно методике Д.В. Карелина и др. (Карелин и др., 2013) (формула (2)):

$$\Phi AP = I(-52.1C + 1439), \quad (2)$$

где ΦAP – фотосинтетически активная радиация ($\text{мкЭ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$); I – потенциальная суммарная солнечная радиация (при ясном небе) для метеостанции Валдай (кВт м^{-2}); C – облачность (0-10 баллов).

При расчете продуктивности фотосинтеза применяли значение абсолютно сухой массы хвои модельного дерева (формула (3)) (Уткин и др., 1996):

$$Y = a(d^2h)^b, \quad (3)$$

где Y – масса фракции, кг абсолютно сухого вещества; d – диаметр, см; h – высота, м; a и b – коэффициенты, равные 0.0233 и 0.7211.

Результаты и обсуждение

На основании проведенного анализа нами выявлено существенное изменение величины ассимиляции CO_2 у ели европейской в различные по погодным условиям вегетационные сезоны.

В теплые сезоны 2019-2020 гг. погодные условия имели определенные черты сходства. Для начала сезонов характерны теплые весна и начало летнего периода: среднемесячная температура воздуха в мае и июне составила в

2019 г. – 12.7 и 17.4°C, в 2020 г. – 9.2 и 18.4°C; относительная влажность воздуха – оптимальная (50%). В середине сезонов установилась прохладная влажная погода: среднемесячная температура воздуха в июле составила соответственно 14.5 и 16.2°C, число дней с осадками – 25, отмечалась повышенная относительная влажность воздуха (70%). Осенний период был теплым, с осадками, и продолжался до начала ноября. В октябре среднесуточная температура воздуха превышала 5.0°C (лишь в отдельные дни температура опускалась ниже 0°C). Относительная влажность воздуха высокая – 85-90%. Общая облачность в течение каждого сезона изменялась в пределах 7-9 баллов, что обусловило снижение уровня ФАР.

В весенний период 2021 г. воздух в апреле и мае прогрелся в полуденные часы до 9.3 и 17.3°C, относительная влажность воздуха была оптимальной (60%). В июне-июле отмечалась жаркая и сухая погода со средней максимальной температурой воздуха 25.7 и 27.1°C и низкой относительной влажностью (около 40%). Конец лета и начало осени были дождливыми: число дней с осадками в августе и сентябре составило 25, относительная влажность воздуха – 80%. Средняя температура воздуха в сентябре равнялась 8.6°C, заморозки отсутствовали. Общая облачность в течение сезона изменялась от 7 до 9 баллов.

Таким образом, согласно погодным условиям, теплые сезоны 2019-2021 гг. могут быть охарактеризованы как неблагоприятные для ассимиляции CO₂ у ели европейской.

Результаты исследований интенсивности фотосинтеза и факторов внешней среды в 2019 г. представлены на рис. 2.

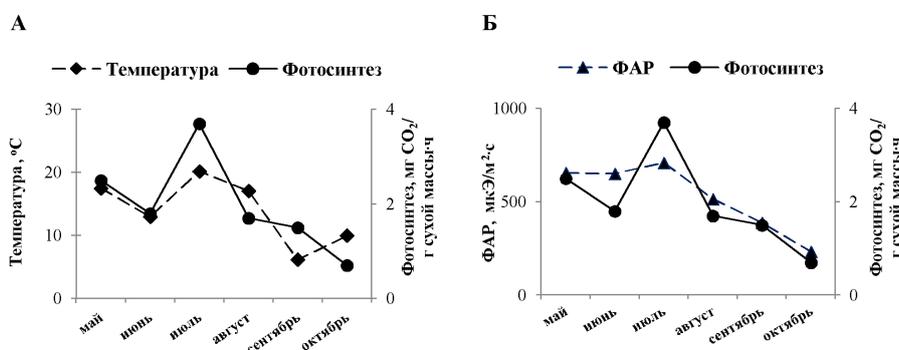


Рисунок 2. Сезонная динамика интенсивности фотосинтеза хвои ели и факторов внешней среды в 2019 г.

A – температуры воздуха; B – освещенности (ФАР)

Figure 2. Seasonal dynamics of photosynthesis rate in spruce needles and environmental factors in 2019

A – air temperature; B – illumination (PAR)

Отсутствие заморозков и теплая погода в мае явились предпосылками для начала фотосинтеза хвои. Сезонный ход интенсивности фотосинтеза имеет вид одновершинной кривой: максимальное значение ассимиляции CO₂, равное 3.7 мг CO₂ г⁻¹ сухой массы ч⁻¹, отмечено в июле при температуре воздуха в полу-

денные часы 20.2°C (рис. 2А). Наблюдаемое снижение интенсивности фотосинтеза в июне по сравнению с маем в 1.4 раза до значения $1.8 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1}$ сухой массы ч^{-1} , очевидно, обусловлено прохладной и дождливой погодой в конце месяца, когда температура воздуха составила 13.0°C , относительная влажность воздуха – 90%. Во вторую половину сезона наблюдалось снижение фотосинтетической интенсивности ели, что согласуется с динамикой температуры воздуха. Теплые погодные условия в осенний период, очевидно, способствовали продлению фотосинтетической активности хвои до ноября. Данные о продлении вегетационного периода хвойных деревьев осенью в связи с потеплением климата получены также другими авторами (Stinziano et al., 2015). При этом, несмотря на повышение температуры воздуха в октябре по сравнению с сентябрем, интенсивность фотосинтеза не увеличилась, что, вероятно, обусловлено осенней перестройкой фотосинтетического аппарата, связанной с переходом растений к состоянию покоя. Согласно автору (Суворова, 2009), в осенний период фотосинтетический аппарат хвойных растений подвергается глубоким ультраструктурным и биохимическим перестройкам, связанным с состоянием покоя и защитой от фотохимического повреждения; в весенний период происходит инверсия структурных перестроек, и фотосинтетический аппарат восстанавливает свою активность. В октябре при температуре 10.0°C зарегистрировано минимальное значение ассимиляции CO_2 , равное $0.7 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1}$ сухой массы ч^{-1} . Среднее значение интенсивности фотосинтеза за сезон составило $2.0 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1}$ сухой массы ч^{-1} .

Регрессионный анализ связи интенсивности фотосинтеза хвои с температурой воздуха выявил прямую линейную зависимость между показателями (коэффициент корреляции R равен 0.770, $p < 0.001$) (рис. 3А).

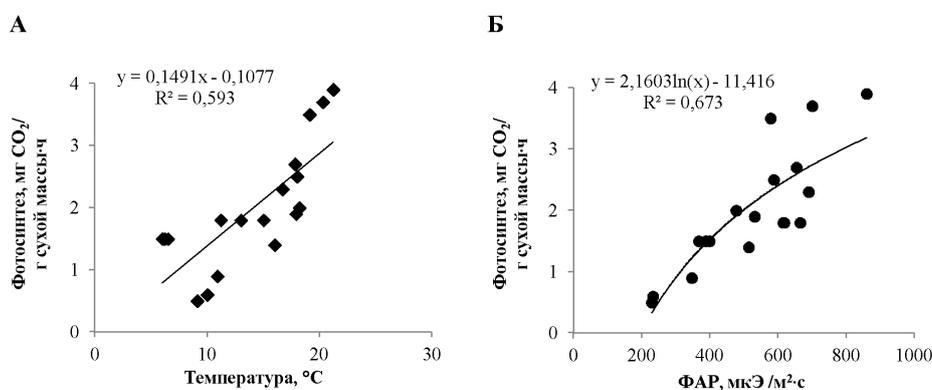


Рисунок 3. Зависимость интенсивности фотосинтеза хвои ели от факторов внешней среды в 2019 г.

А – температуры воздуха; Б – освещенности (ФАР)

Figure 3. Dependence of photosynthesis rate in spruce needles on environmental factors in 2019

A – air temperature; B – illumination (PAR)

Линейный характер зависимости скорости дневного поглощения CO_2 от температуры для коренных еловых лесов севера ранее был установлен другими авторами (Бобкова, Тужилкина, 2006).

Фотосинтетическая интенсивность хвои ели также находилась в прямой зависимости от другого метеорологического фактора – освещенности (ФАР). Динамика ФАР определялась потенциальной суммарной солнечной радиацией (максимум – в июле, минимум – в октябре) и общей облачностью (от 6 до 9 баллов). Как показано на рис. 2Б, максимальному и минимальному значениям ФАР, равным 709.6 и 232.8 мкЭ м⁻² с⁻¹, соответствовали максимум и минимум интенсивности фотосинтеза. В результате регрессионного анализа установили, что зависимость интенсивности фотосинтеза хвои ели от освещенности имеет вид логарифмической кривой; коэффициент детерминации R^2 равен 0.673 (рис. 3Б).

Результаты исследований в 2020 г. представлены на рис. 4.

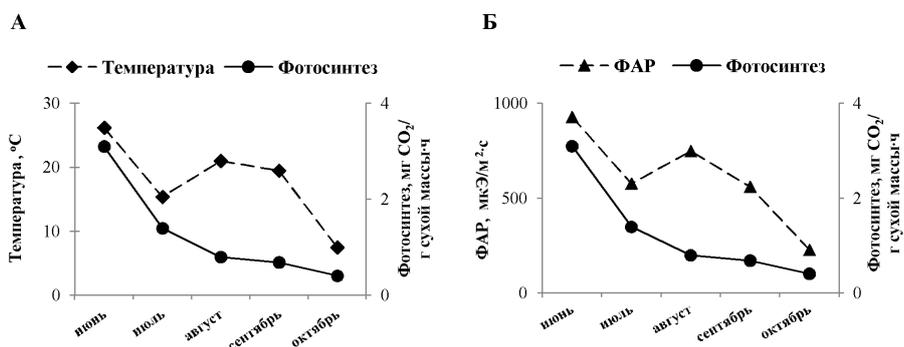


Рисунок 4. Сезонная динамика интенсивности фотосинтеза хвои ели и факторов внешней среды в 2020 г.

A – температуры воздуха; Б – освещенности (ФАР)

Figure 4. Seasonal dynamics of photosynthesis rate in spruce needles and environmental factors in 2020

A – air temperature; B – illumination (PAR)

Максимальная интенсивность фотосинтеза (3.1 мг СО₂ г⁻¹сухой массы ч⁻¹) отмечена в июне при высокой температуре воздуха 26.2°C; минимальное значение показателя, равное 0.41 мг СО₂ г⁻¹сухой массы ч⁻¹, зарегистрировано в октябре при температуре 7.5°C (рис. 4А). Наблюдаемое снижение интенсивности фотосинтеза в июле по сравнению с июнем в 2.2 раза до значения 1.4 мг СО₂ г⁻¹сухой массы ч⁻¹, очевидно, обусловлено прохладной дождливой погодой в конце месяца, когда температура воздуха составила около 15°C, относительная влажность воздуха – 90%. Несмотря на то, что в конце августа и сентября погодные условия характеризовались достаточно высокими значениями температуры воздуха (около 20°C), наблюдалось дальнейшее снижение ассимиляционной деятельности хвои, обусловленное осенней перестройкой фотосинтетического аппарата в связи с переходом растений к состоянию покоя, а также влиянием других метеорологических факторов. Среднее значение интенсивности фотосинтеза за сезон составило 1.3 мг СО₂ г⁻¹сухой массы ч⁻¹. Регрессионный анализ связи интенсивности фотосинтеза хвои с температурой воздуха выявил прямую линейную зависимость между показателями (коэффициент корреляции R равен 0.694, $p < 0.005$).

Анализ динамики фотосинтетически активной радиации (ФАР) показал, что максимальное значение, равное $929.2 \text{ мкЭ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, отмечалось в июне; минимальное ($229.5 \text{ мкЭ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$) – в октябре, что связано с уменьшением потенциальной суммарной солнечной радиации в осенние месяцы, а также увеличением облачности до 10 баллов (рис. 4Б). Следует отметить, что наблюдаемое уменьшение интенсивности фотосинтеза в августе при увеличении освещенности (в последнюю декаду августа отмечалась ясная погода), вероятно, обусловлено особенностями процесса ассимиляции CO_2 в осенний период, а также влиянием на процесс фотосинтеза других метеорологических факторов. В результате регрессионного анализа установили, что зависимость интенсивности фотосинтеза хвои ели от освещенности отличается от классического варианта и имеет линейный характер; коэффициент корреляции R равен 0.777 , $p < 0.001$. Аналогичные результаты были получены в других исследованиях (Бобкова, Тужилкина, 2006).

Изменение интенсивности фотосинтеза и факторов внешней среды в течение теплого сезона 2021 г. показано на рис. 5.

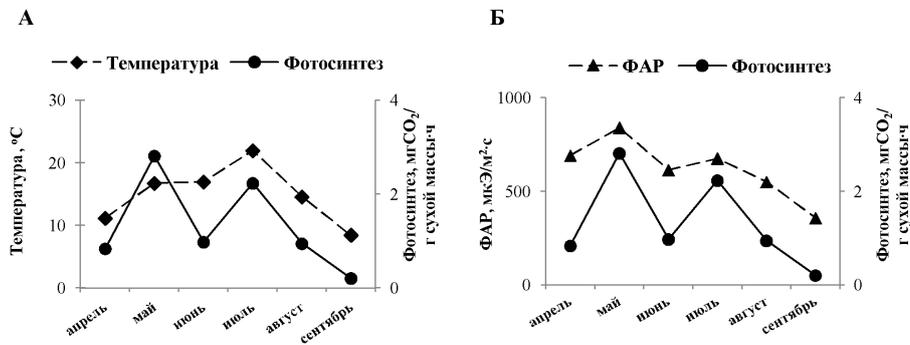


Рисунок 5. Сезонная динамика интенсивности фотосинтеза хвои ели и факторов внешней среды в 2021 г.

A – температуры воздуха; B – освещенности (ФАР)

Figure 5. Seasonal dynamics of photosynthesis rate in spruce needles and environmental factors in 2021

A – air temperature; B – illumination (PAR)

График изменения интенсивности фотосинтеза хвои (рис. 5А) имеет двугорбный характер – пики отмечены в мае и июле (2.82 и $2.24 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1}$ сухой массы ч^{-1}), обусловленные в июле – оптимальной температурой воздуха, в мае – влиянием на процесс фотосинтеза, наряду с температурой, других метеорологических факторов. Наблюдаемый минимум интенсивности фотосинтеза в июне по сравнению с маем и июлем, свидетельствует о том, что процесс ассимиляции CO_2 в большей степени, зависит от других факторов, чем от температуры. В последнюю декаду августа и в дальнейшем в сентябре наблюдалось снижение ассимиляционной деятельности хвои до $0.21 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1}$ сухой массы ч^{-1} , что, вероятно, связано с дождливой погодой и снижением температуры воздуха, а также осенней перестройкой фотосинтетического аппарата. Среднее значение интенсивности фотосинтеза за сезон составило $1.34 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1}$ сухой массы ч^{-1} . Регрессионный анализ связи интенсивности фотосинтеза хвои с температурой

воздуха выявил прямую линейную зависимость между показателями (коэффициент корреляции R равен 0.756, $p < 0.001$).

Как подтвердили исследования, освещенность являлась существенным фактором, влияющим на интенсивность фотосинтеза (рис. 5Б). Максимальное значение ФАР ($840.9 \text{ мкЭ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$), зарегистрировано в мае при облачности 2 балла; минимальное ($358.0 \text{ мкЭ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$) – в сентябре, что связано с уменьшением потенциальной суммарной солнечной радиации в осенние месяцы, а также увеличением облачности до 10 баллов. Следует отметить, что наблюдаемый максимум интенсивности фотосинтеза в мае, очевидно, обусловлен не только температурой, но и высоким уровнем ФАР. Зависимость интенсивности фотосинтеза хвои ели от освещенности имеет линейный характер; коэффициент корреляции R равен 0.841, $p < 0.001$.

Одной из задач при изучении углекислотного газообмена является получение количественной характеристики взаимосвязи между фотосинтезом и дыханием, позволяющей оценить роль ели в углеродном балансе лесных экосистем. Исследования показали, что сезонная динамика дыхательного газообмена хвои ели соответствовала ходу изменения интенсивности фотосинтеза (рис. 6).

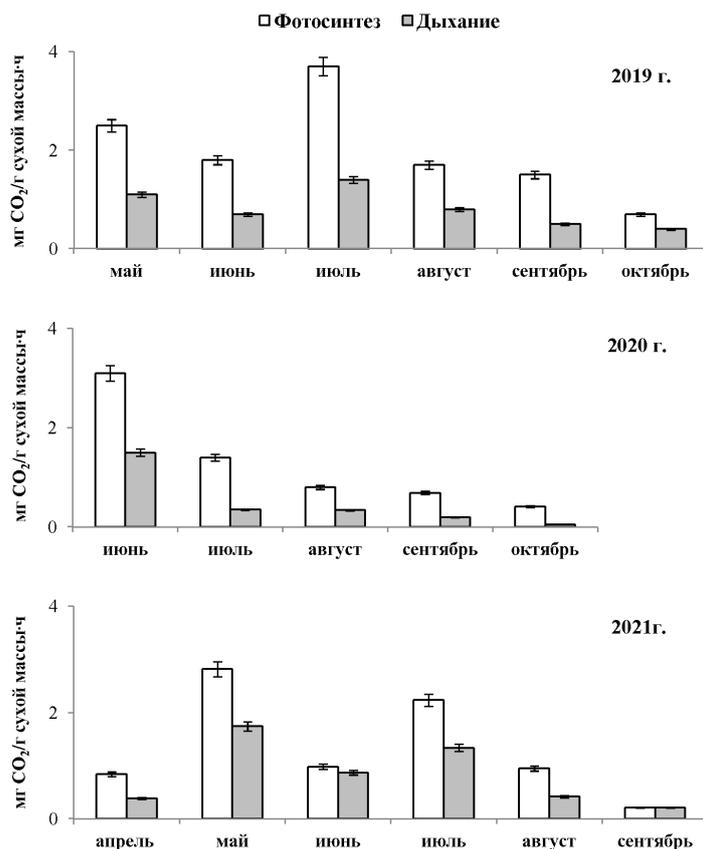


Рисунок 6. Сезонные показатели фотосинтеза и дыхания хвои ели европейской (приведены средние величины и их относительные ошибки)

Figure 6. Seasonal parameters of photosynthesis and respiration in Norway spruce needles (average values and their relative errors are given)

Согласно расчетам, в 2019-2021 гг. среднее значение интенсивности фотосинтеза за сезон превышало уровень светового дыхания соответственно в 2.4; 2.6 и 1.6 раза. Снижение показателя в 2021 г., вероятно, обусловлено усилением дыхательного газообмена в летний период, когда на территории Валдая установилась жаркая и сухая погода. В целом, все полученные показатели свидетельствуют о положительном углекислотном газообмене хвои ели в полуденные часы. Аналогичные данные получены и другими коллегами (Cannell, Thornley, 2000).

При определении роли фотосинтеза в процессе, обеспечивающем сток углерода в глобальном масштабе, большое значение имеет соотношение максимальных значений фотосинтетической интенсивности CO_2 и образования органической массы, которое осуществляется через продуктивность фотосинтеза – поглощение углерода в течение определенного периода времени. Поскольку в работе определяли интенсивность фотосинтеза хвои только в полуденные часы, при расчете дневной фотосинтетической продуктивности ограничились ее значениями в обозначенные часы. С нашей точки зрения, величина продуктивности, рассчитанная на основе значений максимальной интенсивности фотосинтеза (в условиях оптимального освещения и температуры), объективно характеризует степень реализации фотосинтетического потенциала ели европейской при данных условиях внешней среды. В нашей работе для наблюдений за фотосинтезом использовали интактные побеги нижней части кроны модельных деревьев, поэтому при расчете продуктивности всего дерева основывались на исследованиях других авторов. Согласно работе (Сенькина и др., 2007), наибольшей активностью фотосинтеза обладает хвоя в середине кроны дерева, интенсивность фотосинтеза хвои верхней части кроны составляет 70% от максимальной возможной величины. Принимая во внимание, что скорость фотосинтеза в нижней части кроны ниже по сравнению со средней и верхней частью, расчеты провели с учетом абсолютно-сухой массы хвои модельного дерева, без дифференциации его по высоте, и, прогнозируемо получили заниженные, тем не менее значимые показатели дневной фотосинтетической продуктивности.

Фотосинтетическую продуктивность за месяц рассчитывали на основе дневной продуктивности, количества и категории состояния деревьев на площади 1 га. Результаты расчетов представлены на рис. 7.

Максимально высокая и минимальная продуктивность фотосинтеза наблюдалась в 2019 г. – в июле и октябре, в 2020 г. – в июне и октябре, 2021 г. – в мае и сентябре, что вполне согласуется с сезонным ходом интенсивности ассимиляции CO_2 . Среднее значение продуктивности хвои за месяц в 2019-2021 гг. составило 0.35; 0.23 и 0.24 т CO_2 га⁻¹мес⁻¹.

Сезонную продуктивность фотосинтеза хвои определяли как сумму продуктивности за все месяцы наблюдений. Суммарное поглощение углекислого газа хвоей в полуденные часы в течение теплого сезона 2019-2021 гг. равнялось соответственно 2.13; 1.15 и 1.45 т CO_2 га⁻¹сезон⁻¹. Наблюдаемая тенденция к снижению сезонной продуктивности, очевидно, обусловлена

неблагоприятными погодными условиями и ухудшением общего состояния деревьев на территории Валдайского национального парка. При этом старовозрастные ельники Валдая продолжают оказывать существенное влияние, сохраняющееся с их возрастом, на углеродный баланс таежных лесов.

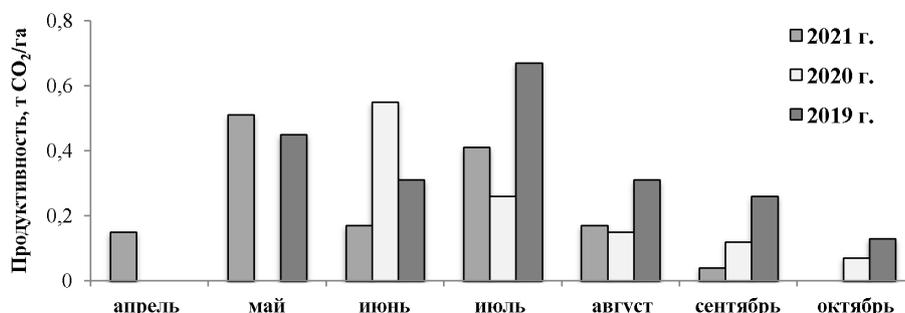


Рисунок 7. Потенциальная продуктивность фотосинтеза хвои ели европейской

Figure 7. Potential photosynthesis productivity of Norway spruce needles

Заключение

Полученные расчетные показатели потенциальной фотосинтетической продуктивности хвои ели европейской (*Picea abies* L.) в полуденные часы на основе исследования сезонной динамики углекислотного газообмена свидетельствуют о существенном вкладе старовозрастных ельников в поглощение углекислого газа из атмосферы, и, следовательно, их значении в углеродном балансе лесных сообществ Валдая. Результаты работы могут быть использованы для моделирования динамики продуктивности фотосинтеза хвойных на территории национального парка «Валдайский».

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность А.С. Маруничу (Валдайский филиал Государственного гидрологического института) за помощь в организации полевых работ и предоставление современной информации по метеостанции Валдай.

Работа выполнена в рамках темы 3.3. Развитие методов и технологий расчетного мониторинга антропогенных выбросов и абсорбции поглотителями парниковых газов и короткоживущих климатически-активных веществ (ЕГИСУ НИОКТР — АААА-А20-120021090098-8), а также при поддержке Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова «Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды».

Список литературы

- Бобкова, К.С., Тужилкина, В.В. (2006) Углеродный цикл в еловых экосистемах, в кн.: *Коренные еловые леса севера: биоразнообразие, структура, функции*, СПб., Наука, с. 265-288.
- Гиляров, А.М. (2016) *Экология биосферы: учебное пособие*, М., Изд-во Московского государственного университета, 160 с.
- Карелин, Д.В., Замолодчиков, Д.Г., Зукерт, Н.В., Честных, О.В., Почикалов, А.В., Краев, Г.Н. (2013) Межгодовые изменения ФАР и влажности почвы в теплый сезон могут быть важнее для направления годового углеродного баланса в тундрах, чем колебания температуры, *Журнал общей биологии*, т. 74, № 1, с. 3-22.
- Сенькина, С.Н., Тужилкина, В.В., Галенко, Э.П. (2007) Эколого-физиологическая характеристика еловых древостоев, как информативный признак оценки биоразнообразия, в кн.: *Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция*, ч. II, Петрозаводск, Карельский научный центр РАН, с. 176-179.
- Суворова, Г.Г. (2009) *Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири*, Новосибирск, Гео, 192 с.
- Уткин, А.И., Замолодчиков, Д.Г., Гульбе, Т.А., Гульбе, Я.И. (1996) Аллометрические уравнения для фитомассы по данным деревьев сосны, ели, березы, и осины в Европейской части России, *Лесоведение*, № 6, с. 36-45.
- Швиденко, А.З., Щепаченко, Д.Г., Ваганов, Е.А., Сухинин, А.И., Максютков, Ш.Ш., МкКаллум, И., Лакида, И.П. (2011) Влияние природных пожаров в России 1998-2010 гг. на экосистемы и глобальный углеродный бюджет, *Доклады Академии Наук*, т. 441, № 4, с. 544-548.
- Юзбеков, А.К., Замолодчиков, Д.Г., Иващенко, А.И. (2014) Фотосинтез ели европейской в лесных экосистемах экспериментального полигона «Лог Таежный», *Вестник Московского университета, сер. 16, Биология*, № 4, с. 32-35.
- Юзбеков, А.К., Иващенко, А.И., Куманяев, А.С. (2017) Оценка углекислотного газообмена ели европейской в лесных сообществах Валдая, *Успехи современного естествознания*, № 6, с. 118-122.
- Cannell, M.G.R., Thornley, J.H.M. (2000) Modelling the components of plant respiration: some guiding principles, *Annals of Botany*, vol. 85, no. 1, pp. 45-54.
- Field, C.B., Kaduk, J. (2004) The carbon balance of an old growth forest: building across approaches, *Ecosystems*, vol. 7, no. 5, pp. 525-533.
- 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. (2002) Forests carbon sinks in the Northern Hemisphere, *Ecological Applications*, vol. 12, no. 3, pp. 891-899.
-

Luyssaert, S., Schulze, E.-D., Borner, A., Knohl, A., Hessenmoller, D., Law, B.E., Ciais, P., Grace, J. (2008) Old-growth forests as global carbon sinks, *Nature*, vol. 455, pp. 213-215.

Stinziano, J.R., Hüner, N.P.A., Way, D.A. (2015) Warming delays autumn declines in photosynthetic capacity in a boreal conifer, Norway spruce (*Picea abies*), *Tree Physiology*, vol. 35, no. 12, pp. 1303-1313.

References

Bobkova, K.S., Tuzhilkina, V.V. (2006) Uglerodnyj cikl v elovyh ekosistemah [Carbon cycle in spruce ecosystems], in: *Korennyye elovye lesa severa: bioraznoobrazie, struktura, funkcii* [Indigenous spruce forests of the north: biodiversity, structure, functions], St. Petersburg, Russia, pp. 265-288.

Gilyarov, A.M. (2016) *Ekologiya biosfery: uchebnoe posobie* [Ecology of the biosphere], Izdatel'stvo moskovskogo gosudarstvennogo universiteta, Moscow, Russia, 160 p.

Karelin, D.V., Zamolodchikov, D.G., Zukert, N.V., Chestnyh, O.V., Pochikalov, A.V., Kraev, G.N. (2013) Mezhhodovye izmeneniya FAR i vlazhnosti pochvy v teplyj sezon mogut byt' vazhnee dlya napravleniya godovogo uglerodnogo balansa v tundrah, chem kolebaniya temperatury [Interannual changes in PAR and soil moisture in the warm season may be more important for the direction of the annual carbon balance in the tundra than temperature fluctuations], *Zhurnal obshchej biologii*, vol. 74, no. 1, pp. 3-22.

Sen'kina, S.N., Tuzhilkina, V.V., Galenko, E.P. (2007) Ekologo-fiziologicheskaya harakteristika elovyh drevostoev, kak informativnyj priznak ocenki bioraznoobraziya [Ecological and physiological characteristics of spruce stands as an informative sign of biodiversity assessment], in: *Aktual'nye problemy geobotaniki. III Vserossijskaya shkola-konferenciya. ch. II* [Actual problems of geobotany. III All-Russian school-conference, part II], Petrozavodsk, Russia, pp. 176-179.

Suvorova, G.G. (2009) *Fotosintez hvojnnyh derev'ev v usloviyah Sibiri* [Photosynthesis of coniferous trees in Siberia], Novosibirsk, Russia, 192 p.

Utkin, A.I., Zamolodchikov, D.G., Gul'be, T.A., Gul'be, Ya.I. (1996) Allometricheskie uravneniya dlya fitomassy po dannym derev'ev sosny, eli, berezy, i osiny v Evropejskoj chasti Rossii [Allometric equations for phytomass according to pine, spruce, birch, and aspen trees in the European part of Russia], *Lesovedenie*, no. 6, pp. 36-45.

Shvidenko, A.Z., Shchepashchenko, D.G., Vaganov, E.A., Suhinin, A.I., Maksyutov, Sh.Sh., MkKallum, I., Lakida, I.P. (2011) Vliyanie prirodnyh pozharov v Rossii 1998-2010 gg. na ekosistemy i global'nyj uglerodnyj byudzhet [Impact of wildfires in Russia 1998-2010 on ecosystems and the global carbon budget], *Doklady Akademii Nauk*, vol. 441, no. 4, pp. 544-548.

Yuzbekov, A.K., Zamolodchikov, D.G., Ivashchenko, A.I. (2014) Fotosintez eli evropejskoj v lesnyh ekosistemah eksperimental'nogo poligona «Log Tayozhnyj» [Photosynthesis of European spruce in forest ecosystems of the Log Tayozhny test area], *Vestnik Moskovskogo universiteta. Ser. 16. Biologiya*, no. 4, pp. 32-35.

Yuzbekov, A.K., Ivashchenko, A.I., Kumanyaev, A.S. (2017) Ocenka uglekislotnogo gazoobmena eli evropejskoj v lesnyh soobshchestvah Valdaiya [Evaluation of carbon dioxide gas exchange of European spruce in the forest communities of Valdai], *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, no. 6, pp. 118-122.

Cannell, M.G.R., Thornley, J.H.M. (2000) Modelling the components of plant respiration: some guiding principles, *Annals of Botany*, vol. 85, no. 1, pp. 45-54.

Field, C.B., Kaduk, J. (2004) The carbon balance of an old growth forest: building across approaches, *Ecosystems*, vol. 7, no. 5, pp. 525-533.

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. (2002) Forests carbon sinks in the Northern Hemisphere, *Ecological Applications*, vol. 12, no. 3, pp. 891-899.

Luyssaert, S., Schulze, E.-D., Börner, A., Knohl, A., Hessenmoller, D., Law, B.E., Ciais, P., Grace, J. (2008) Old-growth forests as global carbon sinks, *Nature*, vol. 455, pp. 213-215.

Stinziano, J.R., Hüner, N.P.A., Way, D.A. (2015) Warming delays autumn declines in photosynthetic capacity in a boreal conifer, Norway spruce (*Picea abies*), *Tree Physiology*, vol. 35, no. 12, pp. 1303-1313.

Статья поступила в редакцию (Received): 26.05.2022.

Статья доработана после рецензирования (Revised): 29.09.2022.

Для цитирования / For citation:

Юзбеков, А.К. (2022) Сезонная динамика фотосинтетической продуктивности ели европейской в лесных сообществах Валдая, *Экологический мониторинг и моделирование экосистем*, т. XXXIII, № 3-4, с. 37-51, doi: 10.21513/0207-2564-2022-3-4-37-51.

Yuzbekov, A.K. (2022) Seasonal dynamics of the photosynthetic productivity of the norway spruce in the forest cenoses of Valdai, *Environmental Monitoring and Ecosystem Modelling*, vol. XXXIII, no. 3-4, pp. 37-51, doi: 10.21513/0207-2564-2022-3-4-37-51.