УДК 581.13

ОЦЕНКА УГЛЕКИСЛОТНОГО ГАЗООБМЕНА ЕЛИ ЕВРОПЕЙСКОЙ В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ ВАЛДАЯ

Юзбеков А.К., Иващенко А.И., Куманяев А.С.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, e-mail: uak2003@mail.ru

В статье представлены результаты исследований сезонной динамики интенсивности нетто-фотосинтеза и светового дыхания хвои ели европейской (Picea abies L.) старовозрастного древостоя на территории Валдайского национального парка и факторов внешней среды. Установлено наличие прямой линейной зависимости интенсивности фотосинтеза от температуры воздуха и освещенности (коэффициенты корреляции 0,860 и 0,704). Показано, что сезонный максимум нетто-фотосинтеза при температуре, равной 23–25 °C, и уменьшение уровня интенсивности ассимиляции CO_2 с понижением оптимума температуры обусловлены чувствительностью реакции карбоксилирования к действию температуры. На основе разработанной многофакторной модели воздействий метеорологических условий на углекислотный газообмен рассчитаны величины фотосинтетической продуктивности хвои ели в полуденные часы в течение трех сезонов. Полученные результаты свидетельствуют о положительном углекислотном газообмене хвои ели европейской в лесных экосистемах Валдая.

Ключевые слова: ель европейская, нетто-фотосинтез, дыхание, температура, освещенность, углекислотный газообмен

ASSESSMENT OF CARBON DIOXIDE EXCHANGE IN THE COMMON SPRUCE IN VALDAY FOREST COMMUNITIES

Yuzbekov A.K., Ivaschenko A.I., Kumanyaev A.S.

Lomonosov Moscow State University, Moscow, e-mail: uak2003@mail.ru

This work presents the results of research on the seasonal dynamics of net phosynthesis and light-dependent respiration intensity in the needles of the common spruce (***Picea abies L.***) of the old-age forest stand of the Valday National Park in relation to the impact of environmental factors. A direct linear dependence of phosynthesis intensity on air temperature and illumination (with correlation coefficients of 0,860 and 0,704) was established. The seasonal maximum of net photosynthesis attainable at 23–23 °C and the decrease in CO_2 assimilation intensity caused by lowering the temperature optimum level were due to the sensitivity of the carboxylation process to temperature changes. Based on our new multi-factor model of the impact of meteorological conditions on carbon dioxide exchange, the midday values of the photosynthetic productivity of spruce needles were calculated during the course of three consecutive seasons. The results obtained testify to a positive carbon dioxide exchange in spruce needles in the forest ecosystems of Valday.

Keywords: common spruce, net photosynthesis, respiration, temperature, illumination, carbon dioxide exchange

В последние годы изучение углекислотного газообмена древесных пород вызывает повышенный интерес, поскольку леса, по мнению многих исследователей, имеют существенное значение в изменении климата за счет способности поглощения в процессе фотосинтеза углерода и его длительного депонирования [1].

В регуляции газового состава атмосферы значительная роль принадлежит бореальным лесам: в их растительности и верхнем слое почв сосредоточено более 22 % глобальных запасов резервуара углерода суши [2].

На территории Валдайского национального парка, который относится к одной из наиболее крупной ООПТ европейской части России, бореальные леса занимают 86 % всей площади. Особую ценность представляют высокобонитетные сосняки и ельники в возрасте 100 и более лет. Исследования ряда авторов показали, что старовозрастные леса являются хранилищем большого количества углерода, и углеродный баланс в них, как правило, положительный [3, 4].

В связи с этим изучение углекислотного газообмена ели европейской (*Picea abies*), одной из основных лесообразующих пород старовозрастных лесов Валдая, является актуальным, результаты могут быть использованы для количественной оценки поглощения углерода таежными лесами.

Материалы и методы исследования

Исследования CO_2-газообмена проводили на экспериментальном полигоне, расположенном на территории национального парка «Валдайский» Новгородской области, – пробной площади ПП1 (размером 25 м×40 м), заложенной в старовозрастном (110–120 лет) ельнике, в течение тёплых сезонов 2013–2015 гг. Средний диаметр ели

составлял 37 см, средняя высота – 31 м, бонитет – 1, формула древостоя – 9Е 1С.

Сезон наблюдений 2013 г. оказался наиболее теплым из трех сезонов – средняя температура за сезон составила 15,5 °С. Самым теплым месяцем в 2013 г. был июнь – среднесуточная и максимальная температура воздуха равнялись 18,6 и 24,2 °С.

Температурный режим 2014 г. характеризуется жарким июлем – средняя за сутки и максимальная температура воздуха – 19,5 и 25,4 °С, средняя температура за сезон – 15,2 °С.

Для более холодного сезона наблюдений в 2015 г., когда средняя температура за сезон равнялась 14,4 °С, пик показателей температуры пришелся на август – 16,3 и 21,8 °С.

Минимум температуры, в районе 6,5 °С, отмечен в зависимости от сезона в разные месяцы: в 2013 и 2014 г. – в сентябре; в 2015 г. – в мае.

По количеству осадков 2013 г. являлся наиболее дождливым годом, количество осадков в 1,5 раза превысило показатели 2014 и 2015 г. При этом максимум осадков в 2013 и 2015 г. наблюдался в июле, в 2014 г. – в июне и августе.

Облачность в наблюдаемые месяцы каждого сезона варьировала в пределах от 6 до 8 баллов. Средняя величина облачности и фотосинтетически активной радиации (ФАР) за сезон от года к году изменялась незначительно и составила 7,5 баллов и 235 мкЭ/м^2·с.

Наблюдения проводили в полуденные часы в течение трех дней последней декады каждого месяца, в трёх повторностях с интервалом 10 мин. Объектами изучения углекислотного газообмена ели служили интактные побеги нижней части крон модельных деревьев.

Интенсивность нетто-фотосинтеза и светового дыхания определяли газометрическим методом, модифицированным применительно к объекту исследования (метод закрытых камер). Комплект оборудования, специально сконструированный для полевых измерений на биологическом факультете МГУ имени М.В. Ломоносова, включал:

1) портативный инфракрасный газоанализатор CO_2, смонтированный на базе инфракрасного сенсора AZ 7752 с разрешающей способностью 1 ppm (AZ Instrument Corp., Тайвань), и помпу E 134-11-120 (Hargraves Thechnologies Corp., США);

2) камеру из прозрачного пластика объемом 5100 см^3 (34×10×15 см), снабженную воздуховодными полиуретановыми трубками и вентилятором;

3) крышку для создания герметизации камеры;

4) термометр Chektemp1.

Прибор и корпус камеры образовывали замкнутую систему. Измерения выполнялись в последовательности согласно методике авторов [5]. Для получения величин светового дыхания камеру затемняли с помощью чехла из светонепроницаемой ткани. Длительность экспозиции на каждом побеге составляла 30–60 с. Интенсивность фотосинтеза и дыхания хвои ели рассчитывали по уравнению Менделеева – Клапейрона [6].

Дополнительно с исследованиями углекислотного газообмена проводили наблюдения за температурой воздуха окружающей среды и температурой воздуха в камере (значения отличались между собой не более чем на 1–2 °С), определяли общую облачность. Значения фотосинтетически активной радиации рассчитывали как функцию потенциальной суммарной солнечной радиации и облачности [7].

При обработке данных использовали корреляционный и регрессионный методы анализа.

Цель исследования

Цель наших исследований состояла в оценке углекислотного газообмена старовозрастного древостоя ели европейской (*Picea abies L.*) на территории национального парка «Валдайский».

Результаты исследования и их обсуждение

Исследование сезонной динамики интенсивности фотосинтеза хвои ели европейской в зависимости от факторов внешней среды (температуры воздуха и освещенности) проводили как отдельно для каждого года наблюдений, так и по средним значениям за три года. Анализ данных показал наличие прямой зависимости между показателями для всех временных периодов.

Согласно нашим расчетам, в 2013 г. максимальные и минимальные значения сезонной интенсивности нетто-фотосинтеза у ели наблюдались в июне и сентябре при температуре воздуха 25 и 11 °С и составили 9,4 и 3,4 мг CO_2/г сухой массы·ч соответственно.

В 2014 г. максимум интенсивности фотосинтеза – 8,4 мг CO_2/г сухой массы·ч – приходился на наиболее теплый месяц – июль, когда температура воздуха составила 24 °С; сезонный минимум интенсивности, равный 3,6 мг CO_2/г сухой массы·ч, отмечен в сентябре при 10 °С.

В 2015 г. максимальное значение интенсивности нетто-фотосинтеза у ели, равное 9,0 мг CO_2/г сухой массы·ч, зарегистрировано в августе при 23 °С. Понижение температуры воздуха в сентябре до 14 °С привело к снижению интенсивности фотосинтеза до 4,1 мг CO_2/г сухой массы·ч.

Следует отметить, что более теплая погода в последней декаде сентября в 2015 г. способствовала увеличению интенсивности фотосинтеза по сравнению с предыдущими годами.

Анализ сезонной динамики интенсивности фотосинтеза хвои по средним значениям показателя за три года подтвердил результаты, полученные для каждого года: зависимость фотосинтеза ели от температуры имеет одновершинный характер – в июле отмечается пик, приуроченный к периоду высокой температуры воздуха; минимальное значение показателя зарегистрировано в сентябре (рис. 1, А).

В результате выполненного корреляционного анализа связи интенсивности фотосинтеза хвои ели и температуры воздуха также выявлена прямая линейная зависимость между показателями (коэффициент корреляции равен 0,860) [6].

Таким образом, температура воздуха является одним из основных факторов внешней среды, определяющих процесс фотосинтеза ели европейской в природных условиях.

Другим фактором, оказывающим существенное влияние на процесс фотосинтеза, является освещенность. Согласно полученным результатам, интенсивность фотосинтеза хвои ели находилась в прямой зависимости от ФАР, значения которой варьировали в диапазоне от 300 мкЭ/м^2·с в сентябре до 600–640 мкЭ/м^2·с в мае-июле каждого сезона.

Аналогичная связь между показателями отмечена для их среднегодовых величин (рис. 1, Б). Повышение интенсивности фотосинтеза в июле при одновременном снижении освещенности, вероятно, обусловлено превалирующим влиянием на процесс фотосинтеза температуры воздуха. Коэффициент корреляции между фотосинтетической активностью хвои и ФАР в сезонной динамике равен 0,704 [6].

Полученные нами данные согласуются с результатами ряда исследователей. Так, линейный характер зависимости скорости дневного поглощения CO_2 от солнечной радиации и температуры для коренных еловых лесов Севера установлен К.С. Бобковой и В.В. Тужилкиной [8]. Согласно Г.Г. Суворовой и др., сезонный максимум фотосинтеза у ели в условиях Предбайкалья наблюдался в июле при температуре 20–25 °С, в сентябре с понижением температуры интенсивность фотосинтеза снижалась [9].

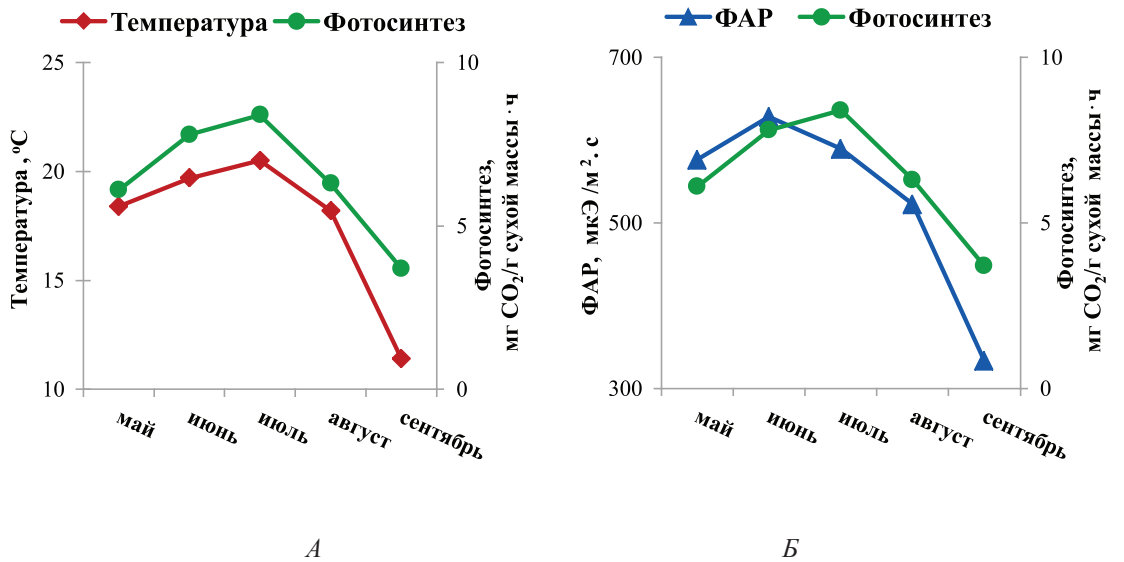

Рис. 1. Сезонная динамика интенсивности фотосинтеза хвои ели и факторов внешней среды: А – температуры воздуха; Б – освещенности (ФАР – фотосинтетически активная радиация) (средняя величина показателей за три года)

Вероятно, что такая зависимость между показателями обусловлена чувствительностью к действию температуры реакции карбоксилирования. Ранее нами было установлено, что диапазон оптимальных температур для проявления максимальной активности ключевых ферментов фотосинтетического углеродного метаболизма (рибулозо-1.5-бисфосфаткарбоксилазы и глицеральдегидфосфатдегидрогеназы) составляет 22–25 °C [10].

Результаты исследования интенсивности CO_2-ассимиляции модельных деревьев были применены для построения многофакторной модели воздействий метеорологических условий на способность хвои ели поглощать CO_2 (коэффициенты множественной корреляции и детерминации равны 0,906 и 0,820 соответственно) [6], которая послужила основой для расчета ежедневных с апреля по сентябрь каждого сезона значений интенсивности фотосинтеза в полуденные часы и, как следствие, для оценки ежедневной продуктивности фотосинтеза. При этом абсолютно сухую биомассу хвои ели определили с помощью аллометрического уравнения, в зависимости от диаметра и высоты деревьев [11], и приняли равной (с учетом категории состояния древостоя) 10,75 т на 1 га.

Фотосинтетическую продуктивность хвои за месяц рассчитывали как сумму полуденной продуктивности за все дни в каждом месяце (рис. 2).

Анализ сезонной динамики продуктивности хвои показал, что ее максимальные значения отмечены в июне 2013 г., июле 2014 г. и августе 2015 г., что вполне соотносится с сезонным ходом полуденной температуры воздуха, максимум которой приходится на обозначенные месяцы периода исследований. В сентябре для всех сезонов наблюдается уменьшение температуры воздуха и ФАР, что ведет к снижению продуктивности до минимальных значений. В целом продуктивность фотосинтеза за месяц в течение 2013–2015 гг. изменяется в пределах от 1,23 до 2,92 т CO_2 /га.

Сезонную продуктивность хвои определяли как сумму продуктивности фотосинтеза за все месяцы наблюдений. Как показал анализ данных, в зависимости от метеорологических условий сезона существенных колебаний фотосинтетической продуктивности за исследуемый период не отмечается: ее показатель составляет 11,05 ± 0,26 т CO_2 /га.

Таким образом, ель европейская, имеющая абсолютно сухую массу хвои 10,75 т на 1 га, синтезирует за сезон 11 т CO_2 /га.

Одной из основных задач при изучении углекислотного газообмена является получение количественной характеристики взаимосвязи между фотосинтезом и дыханием, позволяющей оценить роль ели в углеродном балансе лесных экосистем. Как показали исследования, сезонный ход дыхательного газообмена хвои ели соответствует изменению интенсивности нетто-фотосинтеза: максимальные и минимальные величины дыхания, равные 3,1 и 1,6 мг CO_2/г сухой массы·ч, отмечены в июле и сентябре соответственно (рис. 3). По нашим расчетам, среднее значение фотосинтеза за сезон по данным за три года, равное 6,5 мг CO_2/г сухой массы·ч, в 2,7 раза превышает световое дыхание, что свидетельствует о положительном углекислотном газообмене хвои ели европейской нижней части полога старовозрастного древостоя в лесных системах Валдая.

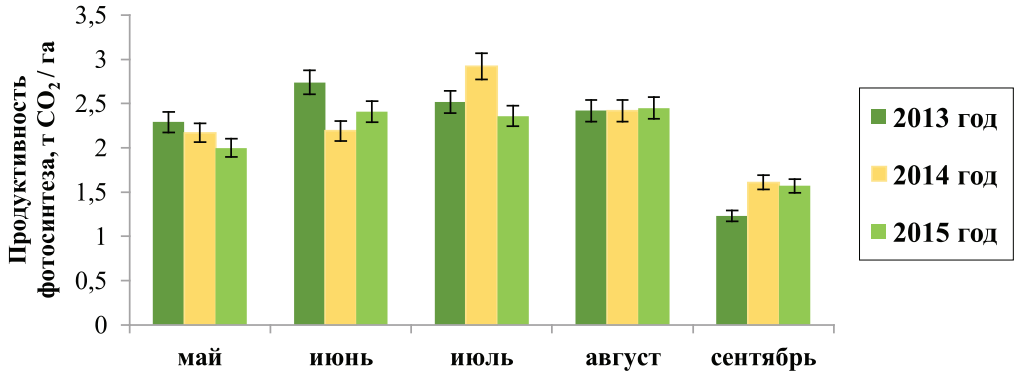

Рис. 2. Продуктивность нетто-фотосинтеза хвои ели европейской

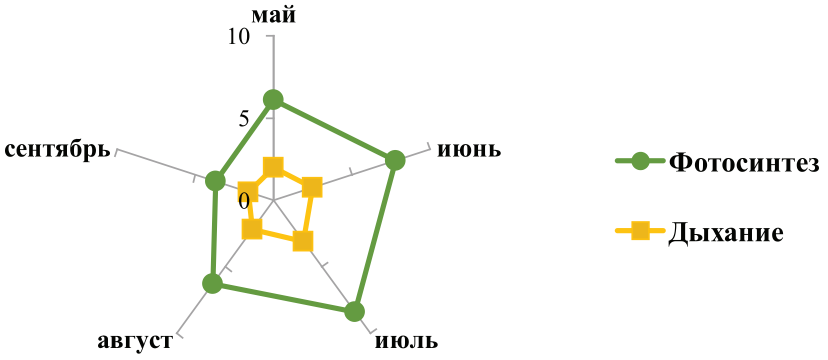

Рис. 3. Сезонные показатели фотосинтеза и дыхания хвои ели европейской (средняя величина показателей за три года, мг CO_2/г сухой массы·ч)

Заключение

Полученные результаты свидетельствуют о том, что температура воздуха и освещенность являются основными метеорологическими факторами, определяющими процесс фотосинтеза ели европейской старовозрастного древостоя таежных лесов Валдая. Линейный коэффициент корреляции между интенсивностью фотосинтеза и температурой и ФАР, равный 0,860 и 0,704 соответственно, свидетельствует о тесной связи между показателями.

Сезонный максимум нетто-фотосинтеза хвои ели европейской при температуре воздуха 23–25 °C и уменьшение поглощения CO_2 из атмосферы с понижением оптимума температуры обусловлены чувствительностью реакции карбоксилирования к действию температуры.

Старовозрастные ельники Валдая имеют существенное значение, сохраняющееся с их возрастом, в углеродном балансе таежных лесов европейской части России. Подтверждением служат данные о сезонной продуктивности нетто-фотосинтеза ели европейской в наиболее благоприятных условиях освещения и температуры – в полуденные часы, а также положительный углекислотный газообмен в течение теплых сезонов 2013–2015 гг.

Авторы благодарны 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 биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова № 01200117369 «Оценка состояния экосистем по данным экологического мониторинга» и при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 16-17-00123).

Список литературы

1. Dixon R.K., Solomon A.M., Brown S., Houghton R.A., Trexler M.C. and Wisniewski J. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. // Science. – 1994. – Vol. 263, № 5144. – P. 185–190.

2. Goodale C.L., Apps M.J., Birdsey R.A., Field C.B., Heath L.S., Houghton R.A., Jenkins J.C., Kohlmaier G.H., Kurz W., Liu S., Nabuurs G.-J., Nilsson S., Shvidenko A.Z. Forests carbon sinks in the Northern Hemisphere // Ecol.Appl. – 2002. – Vol. 12, № 3. – P. 891–899.

3. Field C.B, Kaduk J. The carbon balance of an oldgrowth forest: building across approaches // Ecosystems. – 2004. – Vol. 7, № 5. – P. 525–533.

4. Luyssaert S., Schulze E.-D., Borner A., Knohl A., Hessenmoller D., Law B.E., Ciais P., Grace J. Old-growth forests as global carbon sinks // Nature. – 2008. – Vol. 455, № 7210. – P. 213–215.

5. Yuzbekov A.K., Zamolodchikov D.G., and Ivashchenko A.I. Spruce Fir Photosynthesis in the Forest Ecosystems of the Log Tayezhnyi Test Area // Moscow University Biol. Sci. Bull. – 2014. – Vol. 69, № 4. – P. 169–172.

6. Юзбеков А.К., Замолодчиков Д.Г. Углекислотный газообмен хвои ели европейской в южнотаёжном ельнике / А.К. Юзбеков, Д.Г. Замолодчиков // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. – 2017. – Т. 72, № 2. – С. 106–112.

7. Межгодовые изменения ФАР и влажности почвы в теплый сезон могут быть важнее для направления годового углеродного баланса в тундрах, чем колебания температуры / Д.В. Карелин [и др.] // Журнал общей биологии. – 2013. – Т. 74, № 1. – С. 3–22.

8. Бобкова К.С., Тужилкина В.В. Углеродный цикл в еловых экосистемах // Коренные еловые леса севера: биоразнообразие, структура, функции / Под. ред. К.С. Бобковой, Э.П. Галенко. – СПб.: Наука, 2006. – С. 265–288.

9. Максимальная интенсивность фотосинтеза сосны обыкновенной и ели сибирской в Предбайкалье / Г.Г. Суворова [и др.] // Сиб. экол. журн. – 2005. – № 1. – С. 97–108.

10. Юзбеков А.К., Магомедов И.М. Влияние температуры на синтез карбоксилирующих ферментов в этиолированных листьях растений с С3 – и С4 – путем фотосинтеза на свету // Фотосинтез, дыхание и органические кислоты / Под ред. А.А. Землянухина, В.В. Полевого. – Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1980. – С. 37–42.

11. Аллометрические уравнения для фитомассы по данным деревьев сосны, ели, березы, и осины в Европейской части России / А.И Уткин [и др.] // Лесоведение. – 1996. – № 6. – С. 36–45.