

Сезонные изменения фотосинтетической активности и зеленых пигментов у сосны обыкновенной и ели сибирской в оптимуме и экстремальных условиях увлажнения

Г. Г. СУВОРОВА, М. В. ОСКОРБИНА, Л. Д. КОПЫТОВА, Л. С. ЯНЬКОВА, Е. В. ПОПОВА

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132, а/я 317
E-mail: suvorova@sifibr.irk.ru

АННОТАЦИЯ

Исследованы сезонные изменения фотосинтетической активности и концентрации зеленых пигментов в хвое сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. и ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. в зависимости от факторов среды. При экстремально засушливых условиях дневные максимумы фотосинтеза регулируются уровнем оводненности хвои и концентрацией зеленых пигментов. При оптимальном увлажнении содержание пигментов зависит от температуры почвы. Эффективность работы хлорофилла при оптимальном увлажнении в 2–6 раз выше, чем в условиях засухи.

Ключевые слова: хвойные, нетто-фотосинтез, хлорофилл, факторы среды.

Проблема исследования регуляции фотосинтетического поглощения CO₂ активностью фотохимических реакций имеет несколько подходов – от описания зависимости нетто-фотосинтеза от количества поступающей солнечной радиации в виде световых кривых [1, 2] до выявления зависимости годового прироста древостоев от уровня поступающей радиации [3, 4] и расчета радиации приспособления [5]. Продуктивные поиски проводятся при исследовании биологической продуктивности растительного сообщества в связи с плотностью хлорофилла, выраженной через хлорофилльный индекс [6–8]. Один из подходов, реализованный в этом направлении для агроэкосистем, – это выявление связи между величиной “работающего” хлорофилла,

выраженной в “хлорофиллоднях”, и биологической продуктивностью посевов [9]. На более детальном уровне исследований выявлена связь динамики зеленых пигментов с изменением активности фотосинтетических единиц в годовом цикле при лимитирующем воздействии климатических факторов [2, 10–12]. Выявлена связь максимальной потенциальной интенсивности фотосинтеза с содержанием зеленых пигментов [13, 14]. Эти исследования направлены на выявление эндогенной регуляции нетто-фотосинтетической и биологической продуктивности фотохимической активностью пигментной системы растений. Решение этого вопроса открывает пути для понимания регуляции биологической продуктивности фитоценозов в природных условиях.

Цель данной работы – изучение зависимости фотосинтетической активности от содержания зеленых пигментов при экстремальном и оптимальном почвенном увлажнении у двух доминирующих видов хвойных

Суворова Галина Георгиевна
Оскорбина Мария Владимировна
Копытова Лидия Дмитриевна
Янькова Людмила Сергеевна
Попова Екатерина Владимировна

Восточной Сибири – сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* (L.) и ели сибирской *Picea obovata* (Ledeb.).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Климат региона проведения исследований резко континентальный, с высоким уровнем солнечной радиации, летними засухами и глубоким промерзанием почвенного слоя. По температурному режиму почвы исследуемого региона относятся к длительно сезонно-мерзлым [15].

На территории Восточной Сибири и Забайкалья сосна обыкновенная способна осваивать широкий спектр почв, но лучше всего развивается на свежих гумусированных песчаных и супесчаных почвах с хорошим дренажем [16]. Корневая система сосны более теплолюбива, чем других сибирских хвойных. Глубокое проникновение корней сосны на песчаных почвах и редкая встречаемость сосны на северных склонах, в затененных долинах верховий рек, на моховых болотах обусловлены ограничением температурного режима почв [17, 18]. Ель сибирская, напротив, более холодоустойчива. Это свойство позволяет ей развивать относительно глубокую корневую систему даже на почвах с длительной сезонной мерзлотой [19, 20].

Наблюдения проведены в насаждении хвойных пород, заложенном на окраине г. Иркутска в 1983 г. Экспериментальное насаждение расположено на пологом склоне (2–3°) восточной экспозиции. Почва серая лесная неоподзоленная, суглинистая. Грунтовые воды залегают на значительной глубине (11–50 м) и не оказывают заметного влияния на режим влажности почв.

СО₂-газообмен охвоенных побегов второго (прошлого) года жизни измеряли стационарной установкой на базе инфракрасного газоанализатора “Infralyt-4” [21]. Цилиндрические полиэтиленовые ассимиляционные камеры с каркасами из алюминиевой проволоки устанавливали с южной стороны средней части трех крон деревьев каждого вида. Параллельно с измерением интенсивности фотосинтеза регистрировали факторы среды, определяли доступную почвенную влагу и осадки, описывали погодные условия. Темпера-

туру в ассимиляционных камерах и вне их определяли медными термодатчиками с регистрацией на КСМ-4. Влажность воздуха регистрировали недельным гигрографом, ежедневно проверяя психрометром Ассмана. Интенсивность солнечной радиации определяли пиранометрами Янишевского с регистрацией на КСП-4. Температуру верхних слоев почвы измеряли термометрами Савинова. Запасы доступной почвенной влаги определяли ежедекадно в трех повторностях через 10 см до глубины 100 см термостатно-весовым методом [22, 23]. Величину продуктивной влаги в верхнем (50 см) слое рассчитывали как разницу между количеством общей и физиологически недоступной влаги. Расчет площади поверхности помещенной в ассимиляционную камеру хвои проводили по таблицам Ю. Л. Цельникер [24, 25]. Значения видимого фотосинтеза за каждый час дня рассчитывали для светлого периода всех суток, в течение которых проводили наблюдения по методу [26]. Максимальное за день значение скорости фотосинтеза отбирали по кривым дневного хода фотосинтеза. Оптимальными диапазонами считали ту область факторов среды, при которой значения дневных максимумов фотосинтеза достигали не менее 80 % от абсолютного сезонного максимума [27]. Фотосинтетическую продуктивность хвои за месяц рассчитывали умножением величины среднедневной фотосинтетической продуктивности (определяемой по числу экспериментальных дней за месяц) на количество дней в месяце. Годичную фотосинтетическую продуктивность определяли как сумму показаний за все месяцы вегетации. Хвою для определения содержания зеленых пигментов отбирали ежедекадно с трех деревьев близкого возраста и физиологического состояния. Концентрацию хлорофиллов *a* и *b* определяли спекрофотометрически в трехкратной аналитической повторности в 100%-й вытяжке с ацетоном [28]. Эффективность работы хлорофилла (*a+b*) оценивали как отношение фотосинтетической продуктивности за месяц к количеству “хлорофиллоидней”, определяемых как произведение среднемесячной концентрации хлорофилла в хвое на количество дней в месяце [9].

Климатическая характеристика вегетационных периодов 2003 и 2004 гг.

Показатель	Год	Апр.	Май	Июнь	Июль	Август	Сент.	Окт.	Сумма
Осадки	2003	5	14	33	106	203	57	25	443
	2004	11	69	152	133	127	45	26	563
	Ср. многолетнее	16	32	70	92	85	44	21	360
Среднемесячная температура воздуха, °С	2003	4,3	11	17	19	16,3	10,3	1	–
	2004	2,9	9,3	17,9	18,5	15,2	10,3	3,9	–
	Ср. многолетнее	1	8,4	14,8	17,6	15	8,1	0,5	–
Суммарная солнечная радиация за месяц, моль м ⁻²	2003	–	2500	2670	2499	1871	1443	1031	–
	2004	–	2954	3101	2730	2394	1076	1197	–
	Ср. многолетнее	2150	2720	2808	2637	2219	1647	1076	–

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ результатов проводили, сравнивая экспериментальные данные за 2003 и 2004 гг., различающиеся по влаго- и теплообеспеченности (табл. 1). Вегетационный период 2003 г. был засушливым и жарким. Из-за частых лесных пожаров уровень суммарной солнечной радиации был ниже среднееголетней нормы в течение всех летних месяцев. Высокая температура воздуха, по месячным значениям превысившая на 2–3 °С среднееголетние показатели, способствовала развитию почвенной засухи во время первой половины вегетации (рис. 1). Усиление экстремальных условий увлажнения было предотвращено выпадением в июле и августе 309 мм осадков вместо 177 мм по среднееголетней нор-

ме, что обеспечило существенное пополнение запаса почвенной влаги, однако не восстановило высокого уровня фотосинтетической активности сосны и ели до окончания вегетации. Вегетационный период 2004 г. был дождливым, теплым, с уровнем солнечной радиации, значительно превышавшим среднееголетнюю норму. При благоприятных для фотосинтеза условиях этого года уровень годичной CO₂-ассимиляции превысил в 5 раз у ели и в 2,5 раза у сосны уровень фотосинтетической продуктивности предыдущего года (см. рис. 1).

Сравнение фотосинтетической активности хвойных в эти годы позволило выявить, что при благоприятном увлажнении 2004 г. увеличение годичного поглощения CO₂ про-

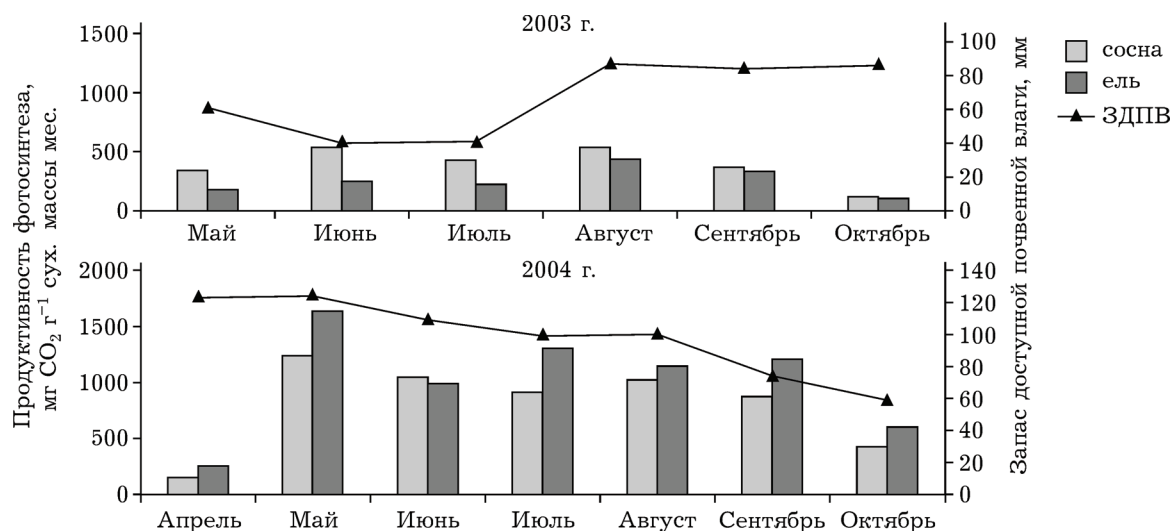


Рис. 1. Сезонные изменения дневной фотосинтетической продуктивности сосны и ели и запаса доступной почвенной влаги (ЗДПВ в слое 0–50 см) в условиях экстремального (2003 г.) и оптимального (2004 г.) увлажнения

Т а б л и ц а 2

**Продолжительность периодов высокого уровня фотосинтеза хвойных
при разных условиях увлажнения вегетации**

Хвойные	2003 г. (засуха)	2004 г. (оптимум увлажнения)
Сосна	21 мая – 28 августа	18 мая – 23 сентября (до I декады октября)
Ель	6 августа – 3 сентября	13 мая – 23 сентября

Т а б л и ц а 3

**Оптимальные для фотосинтеза хвойных диапазоны факторов среды при засухе (2003 г.)
и благоприятном увлажнении (2004 г.)**

Фактор среды	Сосна		Ель	
	2003 г.	2004 г.	2003 г.	2004 г.
$A_{\text{макс}}$, мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2}\text{с}^{-1}$	2,54 (1196*)	4,03 (2126*)	1,81 (975*)	5,67(2126*)
Освещенность, мкмоль $\text{м}^{-2}\text{с}^{-2}$	1196–2791	2126–4341	532–3101	1019–2880
Температура воздуха, °С	15,0–21,0	10,5–22,0	14,0–19,0	7,5–21,5
Температура почвы, °С	11,4–20,5	7,0–17,4	14,0–16,0	4,5–16,5
Влажность воздуха, %	78–97	29–98	66–98	60–98
Запас влаги в почве, мм	44–64	66–126	91–103	60–134

* Уровень освещенности, при котором зарегистрирован максимум фотосинтеза.

исходило при более продолжительном периоде высокой активности фотосинтеза и расширения оптимальных диапазонов факторов среды (табл. 2, 3).

Период высоких дневных максимумов фотосинтеза, определяемых по методике, изложенной ранее [29], у ксерофильной сосны в 2003 г. продолжался более 3 мес., а в благоприятный по увлажнению 2004 г. увеличился на 25 дней (см. табл. 2). Высокие скорости процесса сохранялись до первой декады октября. Максимумы фотосинтеза ели в 2003 г. поддерживались после восстановления оптимальной влажности в течение 27 дней, при оптимуме увлажнения 2004 г. стабильно сохранялись в течение 4,5 мес.

При оптимизации почвенного увлажнения 2004 г. увеличились абсолютные сезонные максимумы фотосинтеза и оптимальные диапазоны дневных максимумов (см. табл. 3), причем у сосны – всех факторов, кроме температуры почвы, у ели – температуры воздуха, температуры и влажности почвы. При этом диапазон оптимальной освещенности у светолюбивой сосны увеличился в сторону более высоких значений, чем у ели. В свою очередь, нижняя граница диапазона оптимальной температуры у холодостойкой ели смес-

тилась в сторону более низких по сравнению с сосной значений этого фактора.

Таким образом, высокий уровень годичной фотосинтетической продуктивности хвойных при оптимальном увлажнении вегетации 2004 г. формировался за счет увеличения продолжительности периода высокой скорости ассимиляции CO_2 и расширения оптимальной области факторов среды.

Для выявления зависимости фотосинтетической продуктивности от содержания пигментов проанализированы изменения эффективности работы хлорофилла, выраженной в “хлорофиллоднях” (описание расчетов приведено в методическом разделе). Ранее показано, что уровень хлорофилла в посевах злаковых коррелирует с их биологической продуктивностью [9].

Из анализа данных табл. 4 следует, что наиболее эффективно хлорофилл обеспечивал фотосинтетическое поглощение CO_2 в мае, наименее – при засухе (июль) и с наступлением осени. При оптимальном увлажнении 2004 г. эффективность работы хлорофилла у сосны в 2–2,5 и у ели в 4–6 раз была выше показаний экстремального периода. При восстановлении оптимального почвенного увлажнения после засухи во

Изменение эффективности работы хлорофилла [$\text{г CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ хл. (a+b)}$] у хвойных при засухе (2003 г.) и оптимальном увлажнении (2004 г.)

Год	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
<i>Сосна</i>							
2003	–	13,05	7,15	5,44	5,77	4,97	2,28
2004	14,30*	30,24	13,78	10,25	12,17	11,21	6,98
<i>Ель</i>							
2003	–	6,48	3,49	2,51	4,20	3,53	1,29
2004	12,14*	24,06	11,27	11,64	12,33	14,03	7,15

*По данным с 16 апреля до конца месяца.

второй половине вегетации 2003 г. эффективность работы хлорофилла у влаголюбивой ели оставалась на низком уровне (см. табл. 4). Таким образом, эффективность CO_2 -ассимиляции в расчете на “хлорофиллодней” у сосны выше в условиях засухи, у ели – при оптимуме увлажнения (август–октябрь 2004 г.). Отношение фотосинтетической продуктивности хвои за месяц к величине “хлорофиллодней” изменяется в течение вегетации, имеет видоспецифические различия и зависит от водного статуса хвойного дерева.

Известно, что у хвойных снижение нетто-фотосинтеза в условиях экстремального увлажнения и высокой температуры воздуха обусловлено лимитированием истинного фотосинтеза и возрастанием дыхательной активности хвои [30]. У многих видов дневной ход CO_2 -ассимиляции ограничивается снижением устьичной и мезофильной проводимости [31]. При сочетании высоких уровней температуры и освещенности [31, 32] и при резкой смене освещенности [33, 34] в природных условиях может возникать транзитное фотоингибирование CO_2 -ассимиляции.

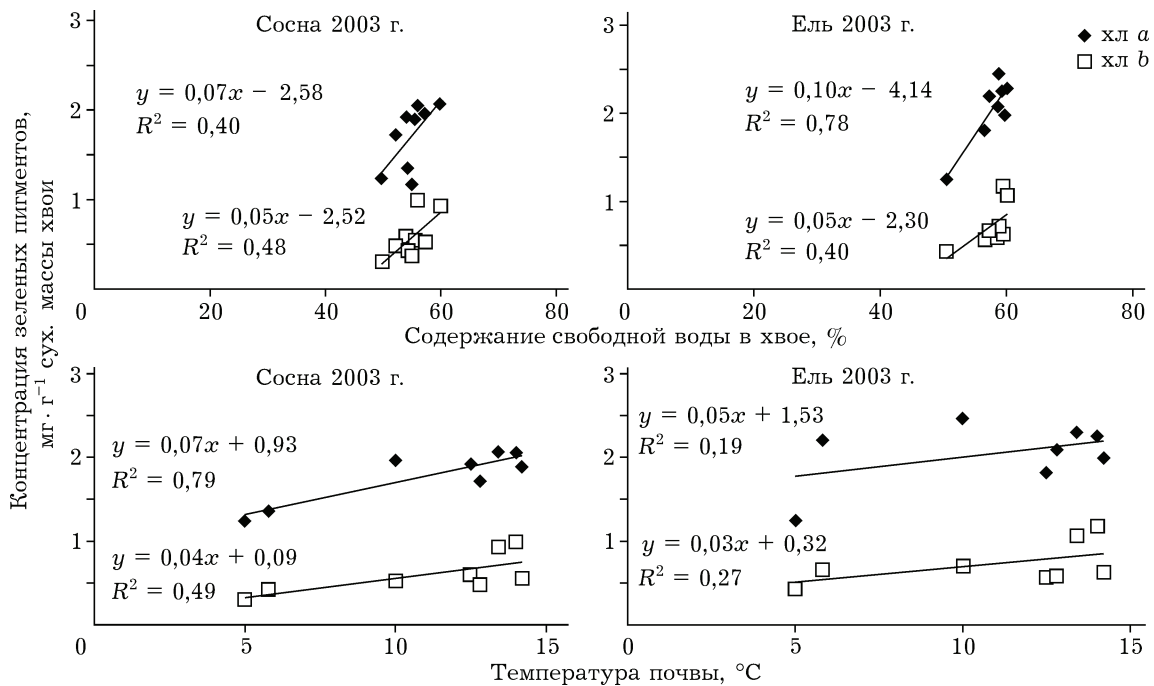


Рис. 2. Зависимость содержания хлорофилла *a* и *b* у сосны и ели от общего содержания воды в хвое и температуры почвы при засухе 2003 г.

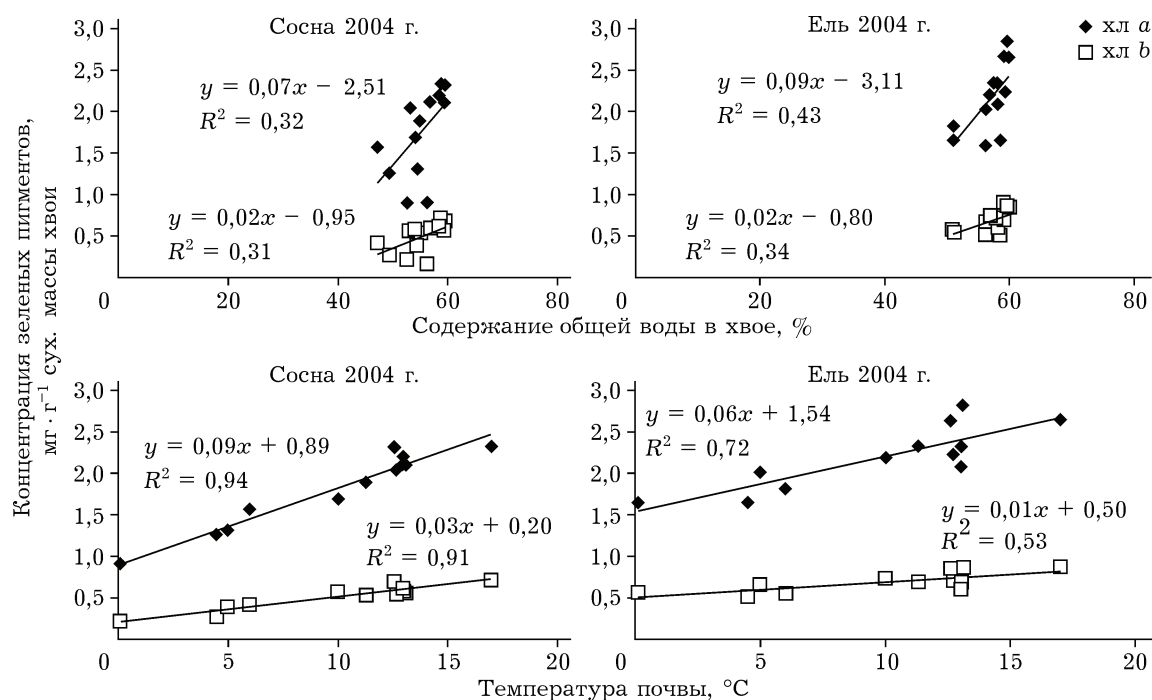


Рис. 3. Зависимость концентрации хлорофилла *a* и *b* у сосны и ели от содержания воды в хвое и температуры почвы при оптимальном увлажнении 2004 г.

Для исследования предположения, что в течение вегетации регуляция максимальной ассимиляции CO_2 может осуществляться напрямую уровнем фотохимических реакций хвои, вначале проведен анализ зависимости изменения содержания зеленых пигментов от факторов среды и водного статуса хвои (рис. 2).

Оказалось, что при экстремально низком увлажнении 2003 г. динамика зеленых пигментов была линейно связана только с изменением температуры почвы и общего содержания воды в хвое. Содержание хлорофилла *a* у ели в большей степени зависело от оводненности хвои, у сосны – от температуры почвы.

При оптимальном почвенном увлажнении 2004 г. концентрация зеленых пигментов в хвое достоверно определялась динамикой температуры почвы. Наиболее тесная связь выявлена для хлорофиллов *a* и *b* сосны и хлорофилла *a* ели (рис. 3). Зависимость динамики пигментов от водного статуса хвои отсутствовала.

Результаты этого анализа показывают, что у хвойных, произрастающих на холодных и подвергающихся летней засухе почвах Сибири, уровень содержания зеленых пигментов в хвое регулируется непосредственно динамикой температуры почвы и опосредованно, через оводненность хвои – динамикой

влагообеспеченности почвы.

Судя по величине коэффициента корреляции (R^2), у ели существует два механизма регуляции пула зеленых пигментов: при засухе – водным статусом дерева, при оптимальном увлажнении – температурными условиями зоны корней. У сосны при любом типе увлажнения пул хлорофиллов регулируется температурными условиями корневой системы. «Сенсорными» в условиях оптимума увлажнения у хвойных являются оба зеленых пигмента, при засухе – только хлорофилл *a*.

При анализе зависимости максимальной дневной скорости фотосинтеза (как показателя реализации фотосинтетического потенциала) от содержания зеленых пигментов в хвое (рис. 4) оказалось, что при экстремальном почвенном увлажнении эти показатели у сосны и ели изменяются однонаправленно. Динамика максимумов фотосинтеза более согласована с хлорофиллом *a*. При оптимальном увлажнении почвы корреляция фотосинтетической активности с содержанием зеленых пигментов в хвое отсутствует.

Из анализа данных следует, что при дефиците почвенного увлажнения максимальное фотосинтетическое поглощение CO_2 ли-

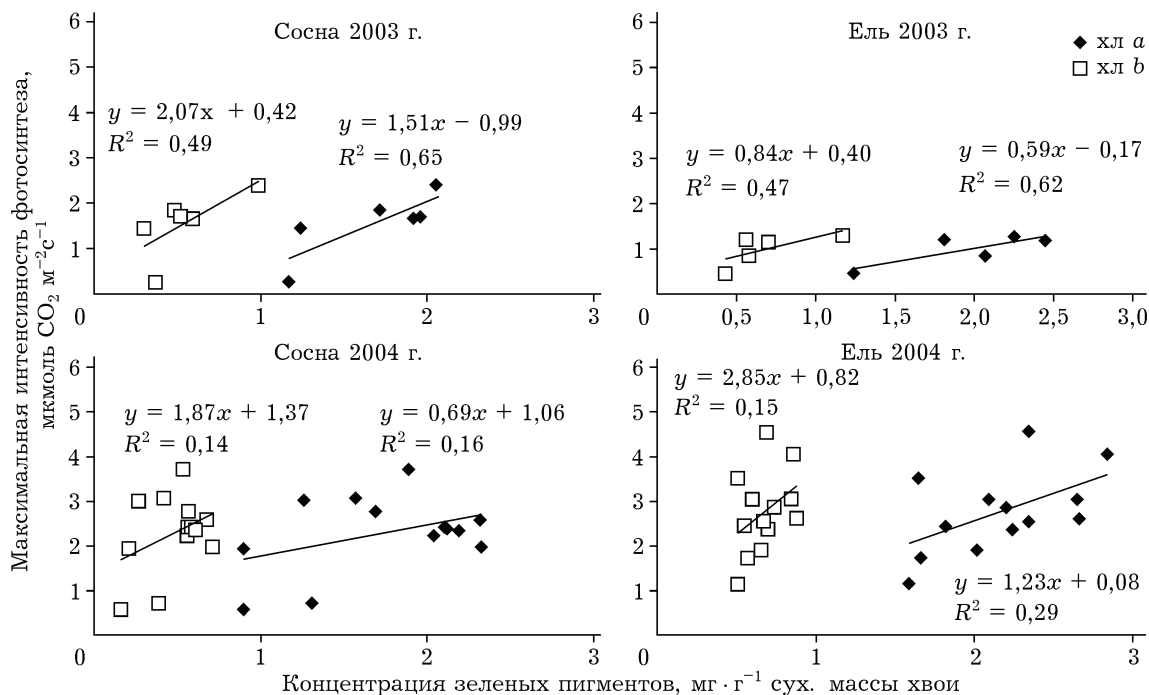


Рис. 4. Зависимость максимальной дневной интенсивности фотосинтеза от содержания зеленых пигментов у сосны и ели в условиях экстремального (2003 г.) и оптимального (2004 г.) увлажнения

митируется уровнем зеленых пигментов и, следовательно, снижением активности фотохимических реакций, что подтверждается установленным ранее фактом параллельного изменения у хвойных пула зеленых пигментов и активности фотохимических реакций [35]. Это позволяет утверждать, что реализация фотосинтетического потенциала и фотосинтетическая продуктивность у изучаемых хвойных в экстремальных условиях регулируются уровнем фотохимических реакций хвои.

При оптимальном увлажнении почвы ограничение максимального фотосинтеза динамической пигментной фонда отсутствует.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На обширных пространствах Азиатской России преобладают лесные экосистемы с участием хвойных видов. В условиях современного повышения содержания CO_2 в атмосфере и возрастания антропогенного пресса на природные комплексы актуальность изучения экзо- и эндогенной регуляции фотосинтеза доминирующих видов, активно ассимилирующих CO_2 биосферы и обеспечивающих устойчивость и продуктивность наземных экосистем, не вызывает сомнений.

Нами проанализировано изменение дневных максимумов нетто-фотосинтеза и содержания зеленых пигментов в хвое сосны обыкновенной и ели сибирской при разных уровнях почвенного увлажнения. Ранее для Забайкалья и лесостепного Предбайкалья показано увеличение продолжительности периода роста и размеров годичного прироста апикальных побегов а также оптимальных для фотосинтеза диапазонов факторов среды у хвойных при оптимуме увлажнения вегетации [36–38]. Из анализа представленных данных следует, что высокая годичная фотосинтетическая продуктивность хвойных в условиях Восточной Сибири достигается при более широких оптимальных для фотосинтеза диапазонах факторов среды и более продолжительном периоде высокого уровня фотосинтеза, чем при экстремальном увлажнении.

Выявлено, что содержание зеленых пигментов хвои теплолюбивой сосны регулируется температурным режимом корневой системы. В условиях засухи «сенсорным» пигментом является хлорофилл *a*, при оптимальном увлажнении – оба зеленых пигмента. Уровень хлорофилла *a* холодостойкой и влаголюбивой ели при засухе зависит через водный статус хвои от колебаний почвенного увлажнения,

при оптимальном увлажнении пулы хлорофилла *a* и *b*, как и у сосны, зависят от температуры в зоне корневой системы. В этом у ели проявляется смена двух эндогенных механизмов, регулирующих концентрацию зеленых пигментов при разном воздействии внешних факторов. В частности, зависимость от температуры почвы указывает на регуляцию пигментов кроны гормональным статусом корневой системы. Известно, что при прогревании верхнего почвенного слоя в корнях усиливается образование цитокининов, стимулирующих синтез пигментов и ассимиляционную активность хлоропластов [39]. Для Сибири показана зависимость дневных максимумов нетто-фотосинтеза сосны обыкновенной в ранневесенний период от температуры верхнего слоя почвы [40].

Ранее установлено, что в аридных условиях у древесных и травянистых видов содержание зеленых пигментов коррелирует с максимальной потенциальной интенсивностью фотосинтеза [13]. Представленные в статье данные свидетельствуют, что в течение вегетации максимумы нетто-фотосинтеза сосны и ели при дефиците увлажнения лимитированы динамикой зеленых пигментов и в большей степени – хлорофилла *a*, который, по-видимому, является “сенсорным” и одновременно “регуляторным” пигментом, быстро реагирующим на изменение внешних условий и непосредственно связанным с динамикой фотосинтеза. Этот факт может свидетельствовать о прямом лимитировании реализации фотосинтетического потенциала активностью фотохимических реакций. Поскольку считается, что весь хлорофилл *a* ассоциирован в светособирающих комплексах [12], то корреляция с хлорофиллом *a* может указывать на фотохимическую регуляцию максимального нетто-фотосинтеза через изменение действующих реакционных центров ФС I и II, содержащих молекулы этого пигмента. При оптимальном увлажнении регуляторная роль хлорофилла не проявляется.

Эффективность работы хлорофилла, рассчитанная по фотосинтетическому поглощению CO₂, в условиях почвенной засухи снижается в несколько раз и в большей степени у ели. Из этого следует, что лимитирование реализации фотосинтетического потенциала

в течение вегетации видоспецифично и может происходить главным образом за счет сокращения хлорофилла, заключенного в ассимилирующих тканях хвои.

ЛИТЕРАТУРА

1. Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 215 с.
2. Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев А. Г., Чмора С. М., Мамаев В. В., Молчанов А. Г. Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. 256 с.
3. Jarvis P. G., Leverenz J. W., 1983. Цит. по: Niinemets U., Kull O. // Tree Physiol. 1995. Vol. 15. P. 1791–1798.
4. Linder S. 1985. Цит. по: Niinemets U., Kull O. // Tree Physiol. 1995. Vol. 15. P. 1791–1798.
5. Тооминг Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 199 с.
6. Тужилкина В. В., Бобкова К. С., Мартынюк З. П. // Физиол. раст. 1988. Т. 45, № 4. С. 594–600.
7. Цельникер Ю. Л., Малкина И. С. // Там же. 1994. Т. 41, № 2. С. 225–230.
8. Воронин П. Ю., Кайбияйнен Л. К., Болондинский В. К., Коновалов П. В., Хейн Х. Я., Мокроносков А. Т. // Проблемы региональной экологии. 2000. № 6. С. 5–17.
9. Андрианова Ю. А., Тарчевский И. А. Хлорофилл и продуктивность растений. М.: Наука, 2000. 135 с.
10. Кривошеева А. А., Шавнин С. А. // Физиол. раст. 1988. Т. 35, № 6. С. 1064–1070.
11. Софронова В. Е., Сайто Х. Изучение параметров флуоресценции хлорофилла в хвое *Pinus sylvestris* L., произрастающей в условиях криолитозоны // Физико-химические основы структурно-функциональной организации растений: тез. докл. годич. собр. ОФР и Междунар. науч. конф. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2008. С. 383–384.
12. Маслова Т. Г., Мамушина Н. С., Шерстнева О. А., Буболо Л. С., Зубко Е. К. // Физиол. раст. 2009. Т. 56, № 5. С. 672–681.
13. Слемнев Н. Н. Экология фотосинтеза в связи с закономерностями жизнедеятельности растений степей и пустынь Монголии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1990. 36 с.
14. Головкин Т. К., Далькэ И. В., Бачаров Д. С. // Физиол. раст. 2008. Т. 55, № 5. С. 671–680.
15. Прокушкин С. Г. Минеральное питание сосны (на холодных почвах). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. 188 с.
16. Шиманюк А. П. Сосновые леса Сибири и Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 187 с.
17. Скорин В. А. 1963. Цит. по: Попов Л. В. Южно-таежные леса Средней Сибири. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1982. 330 с.
18. Попов Л. В. Южно-таежные леса Средней Сибири. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1982. 330 с.
19. Дадькин В. П. Особенности поведения растений на холодных почвах. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 276 с.
20. Уткин А. И. 1958. Цит. по: Попов Л. В. Южно-таежные леса Средней Сибири. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1982. 330 с.
21. Щербатюк А. С. Многоканальные установки с CO₂-газоанализаторами для лабораторных и полевых

- исследований // Инфракрасные газоанализаторы в изучении газообмена растений. М.: Наука, 1990. С. 38–54.
22. Николаев И. В. Почвы Иркутской области. Иркутск: ОГИЗ, 1948. 404 с.
 23. Федоровский Д. В. Определение водных и физических свойств почвы при проведении вегетационных опытов // Агрохимические методы исследования почв. М.: Наука, 1975. С. 296–330.
 24. Цельникер Ю. Л. Упрощенный метод определения поверхности хвои сосны и ели // Лесоведение. 1982. № 4. С. 85–88.
 25. Цельникер Ю. Л., Ельчина Л. М. Упрощенный метод определения площади поверхности хвои лиственницы // Там же. 1996. № 3. С. 86–91.
 26. Лонг С. П., Холлгрэн Д. Е. Измерение ассимиляции CO₂ растениями в полевых и лабораторных условиях // Фотосинтез и биопродуктивность: методы определения / под ред. А. Т. Мокроносова. М.: ВО Агропромиздат, 1989. С. 115–165.
 27. Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 382 с.
 28. Шлык А. А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев // Биохимические методы в физиологии растений. М.: Наука, 1971. С. 154–169.
 29. Суворова Г. Г. Фотосинтетическая активность хвойных деревьев в условиях юга Средней Сибири: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Иркутск, 2006. 38 с.
 30. Щербатюк А. С., Русакова Л. В., Суворова Г. Г., Янькова Л. С. Углекислотный газообмен хвойных Предбайкалья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. 135 с.
 31. Pons T. L., Welschen R. A. M. Midday depression of net photosynthesis in the tropical rainforest tree *Eperua grandiflora*: contribution of stomatal and interal conductances, respiration and Rubisco functioning // Tree Physiol. 2003. Vol. 23, N 14. P. 937–947.
 32. Yu Q., Goudrian J., Wang T. D. Modelling diurnal courses of photosynthesis and transpiration of leaves on the basis of stomatal and nonstomatal responses, including photoinhibition // Photosynthetica. 2001. Vol. 39. P. 43–51.
 33. Ramalho J. C., Pons T. L., Groeneveld H. W., Nunes M. A. Photosynthetic responses of *Coffea arabica* leaves to a short-term high light exposure in relation to N availability // Physiol. Plant. 1997. Vol. 101. P. 229–239.
 34. Mohotti A. J., Lawlor D.W. Diurnal variation of photosynthesis and photoinhibition in tea: effects of irradiance and nitrogen supply during growth in the field // J. Exp. Bot. 2002. Vol. 53. P. 313–322.
 35. Шавнин С. А. Морфофизиологическая диагностика состояния древостоев хвойных в экологическом мониторинге: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 1994. 32 с.
 36. Верхунов П. М. Прирост запаса разновозрастных сосняков. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979. 246 с.
 37. Суворова Г. Г. Фотосинтез и рост хвойных лесостепного Предбайкалья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1992. 19 с.
 38. Суворова Г. Г., Щербатюк А. С., Янькова Л. С., Копытова Л. Д. Максимальная интенсивность фотосинтеза ели сибирской и лиственницы сибирской в Прибайкалье // Лесоведение. 2003. № 6. С. 58–65.
 39. Letham D. S., Palni L. M. S. The biosynthesis and metabolism of cytokinins // Ann. Rev. Plant Physiol. 1983. Vol. 34. P. 163–197.
 40. Суворова Г. Г., Щербатюк А. С., Янькова Л. С., Копытова Л. Д. Фотосинтетическая продуктивность *Pinus sylvestris*, *Picea obovata* и *Larix sibirica* // Ботан. журн. 2002. Т. 87, № 9. С. 99–109.

Seasonal Changes of the Photosynthesis Activity and Green Pigments in Common Pine and Siberian Spruce under the Optimal and Extremal Wetting Conditions

G. G. SUVOROVA, M. V. OSKORBINA, L. D. KOPYTOVA, L. S. YAN'KOVA, E. V. POPOVA

*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS
664033, Irkutsk, Lermontov str., 132, p.b. 317
E-mail: suvorova@sifibr.irk.ru*

Seasonal changes of the photosynthesis activity and the concentration of green pigments in the needles of common pine *Pinus sylvestris* L. and Siberian spruce *Picea obovata* Ledeb. depending on the environmental factors are studied. Under the extremely dry conditions, the daily maximal of photosynthesis are regulated by the level of water content in needles and the concentration of green pigments. Under optimal watering, the concentration of pigments depends on soil temperature. The efficiency of chlorophyll functioning under optimal watering is 2–6 times higher than under the dry conditions.

Key words: conifers, net photosynthesis, chlorophyll, environmental factors.