

УДК 574.2: 581.543: 633.877

ИНТЕНСИВНОСТЬ CO₂-ГАЗООБМЕНА КАК ИНДИКАТОР ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ МОЖЖЕВЕЛОВЫХ СООБЩЕСТВ

Максим Сергеевич Ковалев, Светлана Павловна Корсакова

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт. Никита, спуск Никитский, 52
E-mail: komax48@mail.ru

Проведена комплексная оценка сезонной динамики среднесуточных показателей углекислотного газообмена *Juniperus excelsa* M. Bieb. на Южном берегу Крыма в течение вегетационного периода и при различной влагообеспеченности. Определена корреляционная зависимость суточного поглощения CO₂ с интегралом дневного освещения и влажностью почвы. Выявлена тенденция уменьшения величины поглощения CO₂ и нарушении баланса между фото- и темновым дыханием в летние месяцы из-за роста водного дефицита и температур воздуха. Получены оптимальные значения соотношения между темновым и фотодыханием, которые могут быть использованы в качестве индикатора функционирования фотосинтетического аппарата хвои *Juniperus excelsa* M. Bieb. Установлено, что по мере снижения влажности почвы от отметки в 65% от наименьшей влагоёмкости почвы происходит постепенное уменьшение суточного поглощения CO₂, увеличение доли дыхательных затрат от gross-фотосинтеза, а также уменьшение дыхания хвои *Juniperus excelsa* M. Bieb.

Ключевые слова: *Juniperus excelsa*; сезонная динамика; фотосинтез; дыхание; продуктивность; засухоустойчивость; факторы среды

Введение

Леса играют ключевую роль в региональной биотической регуляции углеродного цикла и имеют огромное значение в смягчении климатических колебаний [3]. Интенсивные продолжительные засухи и волны тепла вызывают снижение поглощения углерода лесами и увеличение темпов роста выбросов CO₂ в атмосферу на локальном, региональном и континентальном уровнях по всему Северному полушарию [16].

На фоне глобального потепления, в Крыму значительно обострилась проблема усиления аридизации климата и развития процессов почвенной эрозии [10]. Согласно последним климатическим сценариям, в ближайшие 50-100 лет в южных засушливых регионах России ожидается увеличение частоты и суровости засух из-за изменения режима осадков и роста дефицита влажности воздуха при повышении температуры [7].

Уникальные высокоможжевеловые редколесья являются важным средообразующим компонентом ландшафта приморской зоны Южного побережья Крыма, где расположены ведущие и наиболее популярные курортно-рекреационные комплексы. Реликтовые субсредиземноморские леса из можжевельника высокого (*Juniperus excelsa* M. Bieb) в Крыму находятся на северной границе их распространения и простираются от Севастополя до Кара-Дага. Ареал *J. excelsa* охватывает острова Греческого архипелага, Западное Закавказье, Малую и Переднюю Азию, Иран, Черноморское побережье Кавказа, Крым [9].

Занимая наиболее сухие каменистые и малоплодородные участки, естественные можжевеловые насаждения имеют огромное значение для облесения крутых и скалистых горных склонов, поглощают углекислый газ из атмосферы, способствуя снижению углеродного следа, насыщают воздух фитонцидами [6, 8]. В период продолжительной сильной засухи интенсивность нетто-ассимиляции хвои у можжевельников редко

опускается ниже нулевой точки, что предотвращает углеродное голодание и обеспечивает выживание растений при затяжном водном стрессе [4, 13].

В настоящее время можжевеловые леса функционируют как чистые поглотители углерода, однако прогнозируется, что с повышением температуры и/или уменьшением количества осадков интенсивность поглощения ими углекислого газа будет снижаться [12, 15]. Это обуславливает актуальность мониторинговых исследований параметров фотосинтеза и дыхания *J. excelsa*, одного из лесообразующих видов лесов Крыма, при различных условиях влагообеспеченности.

Целью данной работы является оценка сезонной динамики среднесуточных показателей углекислотного газообмена *J. excelsa* на Южном берегу Крыма в течение вегетационного периода и при различной влагообеспеченности.

Материал и методы исследований

Изучение параметров углекислотного газообмена *J. excelsa* проводили в 2017 г. (апрель-декабрь), 2023 г. (июнь-декабрь) и 2024 г. (апрель-май) на территории Никитского ботанического сада – Национального научного центра РАН. Экспериментальный участок (44°30'52.85" с.ш., 34°15'04.85" в.д.) расположен в центральной части Южного берега Крыма (ЮБК) в окрестностях ООПТ «Мыс Мартыан» на высоте 160 м н.у.м. Для района исследований характерен средиземноморский тип климата: зима умеренно-влажная, а лето жаркое и засушливое. Среднегодовая температура воздуха за последнее 30-летие (1991-2020 гг.) составила 13,1 °С, абсолютный максимум – 39 °С, а абсолютный минимум – минус 12,4 °С. Самыми теплыми месяцами года являются июль и август с температурами 24,2-24,4 °С, самыми холодными – февраль и январь (3,6-3,7 °С). В среднем за год выпадает 609 мм осадков, из них на теплый период (апрель-октябрь) приходится 268 мм или 44% [5].

Объектом изучения углекислотного газообмена служили молодые растения (возраста 6-12 лет) можжевельника высокого (*J. excelsa*). Растения произрастали на экспериментальном участке при атмосферном увлажнении и в контролируемых условиях вегетационного опыта (в наполненных почвой опытного участка 15-литровых сосудах). Почва участка – коричневая, типичная для приморской полосы ЮБК. Наименьшая ее влагоемкость (НВ) составляет 30% от массы абсолютно сухой почвы, а влажность завядания – в пределах 10-11%.

Интенсивность фотосинтеза и дыхания хвои в условиях разной водообеспеченности определяли в теплице с прозрачными стеклами. При этом влажность почвы в сосудах под контрольными растениями поддерживали в пределах оптимальных значений около 70-100% НВ. Условия сильной засухи моделировали путем прекращения поливов опытных растений до тех пор, пока интенсивность нетто-ассимиляции хвои в утренние часы не опускалась ниже нулевой отметки в течение не менее трех суток подряд.

Регистрацию углекислотного газообмена интактной хвои текущей генерации проводили круглосуточно каждые 30 мин в течение от 10 до 20 суток каждого месяца. Естественная концентрация CO₂ в воздухе во время измерений составляла около 0,04%.

Синхронные измерения параметров газообмена и внешней среды проводили с помощью монитора фотосинтеза РТМ-48А и фитомонитора РМ-11z производства Bioinstruments S.R.L., Молдова [1]. В измерения были включены основные параметры газообмена (видимый фотосинтез (A), фотодыхание (R_{PR}) и темновое дыхание (R_{RD})) и окружающей среды (температура и влажность воздуха, влажность почвы, интенсивность фотосинтетически активной радиации (ФАР)). Листовые камеры монитора фотосинтеза самозакрывающиеся и практически не оказывают влияния на условия жизнедеятельности листа, что принципиально важно при длительных измерениях.

Для расчета количества ФАР, которое растение получает в течение светлого времени суток, использован интеграл дневного освещения (ИДО), который является функцией от интенсивности света ($\text{мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$) в течение одного дня (сут^{-1}) и измеряется в $\text{моль м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$ [2]. При расчете месячных сумм, величины солнечной радиации были переведены в систему СИ и выражены в мегаджоулях на квадратный метр (МДж м^{-2}).

Статистическая обработка полученных результатов выполнена с использованием программы Excel 10.

Результаты и обсуждение

Во время проведения измерений средние месячные температуры воздуха были выше климатической нормы преимущественно на 2-3°C (табл. 1). В отдельные месяцы превышение температур достигало 4°C и более (август-сентябрь 2017 г. и апрель 2024 г.). Диапазон температурных экстремумов составлял 39,5°C (от 1,5°C в декабре до 41°C в августе). Среднемесячные значения относительной влажности воздуха, в основном, были близки к средним многолетним показателям. В жаркие летние дни относительная влажность воздуха опускалась до 20-30%, в конце осени она достигала 96%. Интеграл дневного освещения в ясные дни снижался от 35-50 $\text{моль м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$ в мае-июне до 20 $\text{моль м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$ в октябре, вследствие уменьшения потенциальной суммарной солнечной радиации в осенние месяцы.

Таблица 1

Метеорологические показатели в период проведения измерений

Год	Месяц	Температура воздуха, °C				Относительная влажность воздуха, %	Суммарная солнечная радиация, МДж м ⁻²
		Средняя	Отклонение от нормы	Максимальная	Минимальная		
2017	Апрель	11,4	0,7	23,3	4,4	69	223
	Май	16,2	0,2	27,7	6,7	68	279
	Июнь	23,8	2,9	35,5	13,6	63	335
	Июль	26,7	2,5	38,6	17,1	57	210
	Август	28,5	4,1	40,1	15,9	52	225
	Сентябрь	23,3	4,0	37,8	12,1	62	252
	Октябрь	16,9	2,9	34,7	6,8	71	174
	Ноябрь	9,0	0,0	20,1	2,3	77	69
	Декабрь	8,5	3,0	16,3	1,5	80	62
2023	Июнь	23,6	2,7	36,9	15,0	68	226
	Июль	26,4	2,2	40,0	16,8	60	250
	Август	28,2	3,8	41,0	19,5	60	221
	Сентябрь	22,7	3,4	35,1	14,3	62	140
	Октябрь	17,3	3,3	31,3	7,5	71	88
	Ноябрь	11,9	2,9	21,8	3,0	76	32
	Декабрь	8,5	3,0	19,6	1,8	79	18
2024	Апрель	15,8	5,1	28,9	5,6	64	400
	Май	16,0	0,0	27,0	4,8	63	532

Регрессионный анализ зависимости суточного поглощения CO₂ хвоей *J. excelsa* от освещенности и влажности почвы подтвердил тесную корреляционную связь между

данными параметрами. Так, коэффициент детерминации R^2 составил 0,84 для прямой зависимости между суточным поглощением CO_2 хвоей и освещенностью. Взаимосвязь между суточным поглощением CO_2 хвоей и влажностью почвы подчиняется логарифмическому закону, R^2 равен 0,7 (рис. 1).

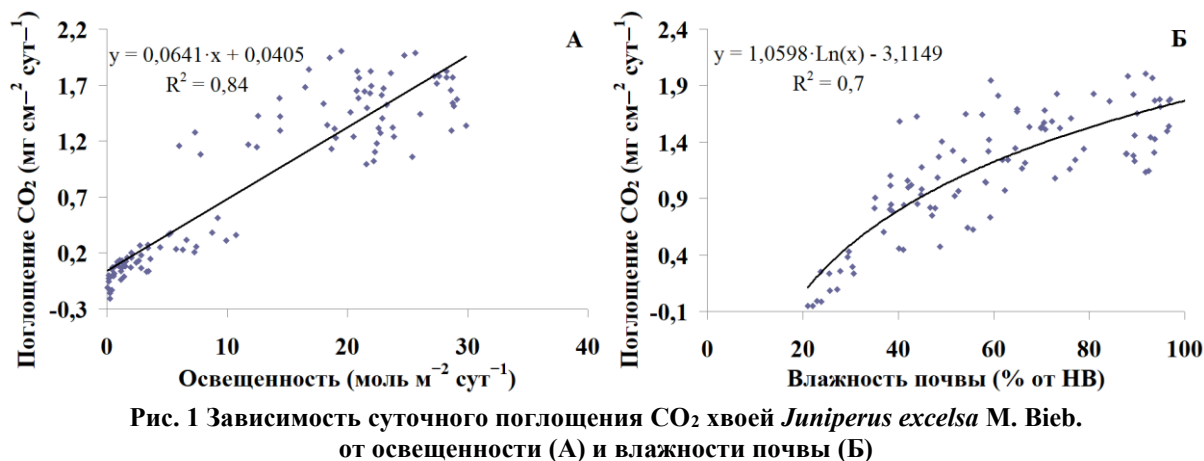


Рис. 1 Зависимость суточного поглощения CO_2 хвоей *Juniperus excelsa* M. Bieb. от освещенности (А) и влажности почвы (Б)

Анализ динамики параметров углекислотного газообмена показал существенное изменение величин ассимиляции CO_2 и дыхания у *J. excelsa* во время вегетационного сезона. В зависимости от сложившихся условий окружающей среды, с апреля по декабрь величины среднемесячного чистого поглощения CO_2 хвоей *J. excelsa* изменялись в 15 раз, а его выделения – в 3,8 раза (рис. 2). Максимум суточного поглощения CO_2 приходился на май месяц (1,64 $\text{мгCO}_2 \text{ см}^{-2} \text{ сут}^{-1}$), чуть меньше – в июне и сентябре (1,33–1,35 $\text{мгCO}_2 \text{ см}^{-2} \text{ сут}^{-1}$). В июле суточная ассимиляция CO_2 сохранялась на уровне 1,19 $\text{мгCO}_2 \text{ см}^{-2} \text{ сут}^{-1}$. Максимальное суточное выделение углекислого газа обратно в атмосферу при дыхании отмечено в апреле (1,52 $\text{мгCO}_2 \text{ см}^{-2} \text{ сут}^{-1}$).

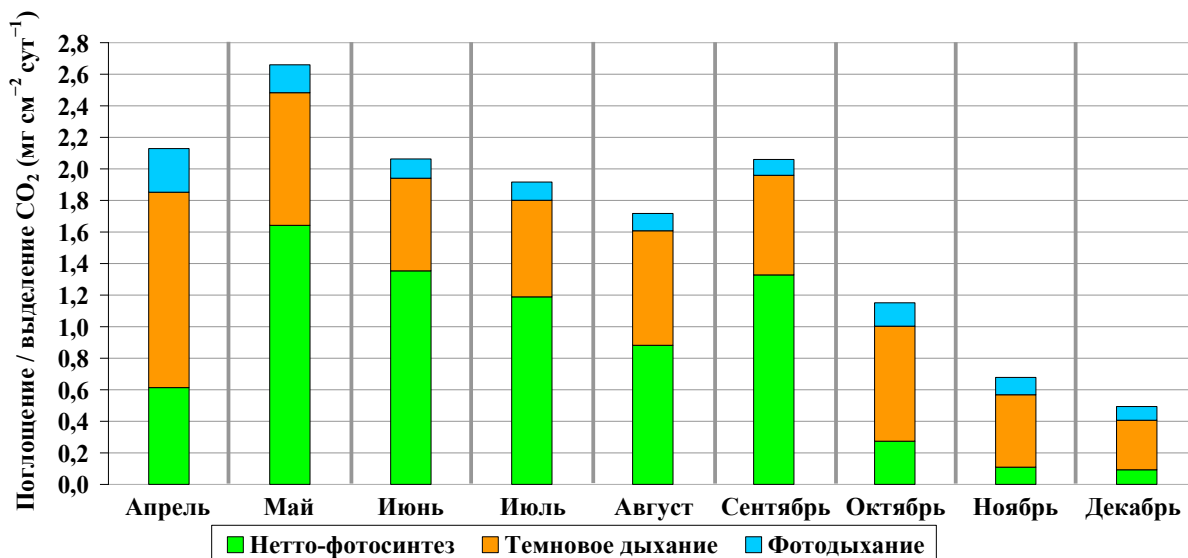


Рис. 2 Динамика показателей углекислотного газообмена хвои *Juniperus excelsa* M. Bieb. в период вегетации с апреля по декабрь (усредненные данные за 2017 и 2023-2024 гг.)

Максимальное суточное выделение углекислого газа хвоей *J. excelsa*, как в результате фотодыхания, так и в результате темнового дыхания приходилось на апрель (1,52 $\text{мгCO}_2 \text{ см}^{-2} \text{ сут}^{-1}$) и май (1,02 $\text{мгCO}_2 \text{ см}^{-2} \text{ сут}^{-1}$), минимальное – на декабрь (0,09 $\text{мгCO}_2 \text{ см}^{-2} \text{ сут}^{-1}$ для фотодыхания и 0,31 $\text{мгCO}_2 \text{ см}^{-2} \text{ сут}^{-1}$ для темнового дыхания).

Наибольшим соотношением между выделением CO_2 в результате темнового дыхания и выделением CO_2 в результате фотодыхания у *J. excelsa* было в августе и сентябре (6,60 и 6,30 соответственно). Общее снижение фотодыхания свидетельствует о существенном влиянии водного дефицита и высоких температур воздуха в эти месяцы на функционирование фотосинтетического аппарата *J. excelsa*, которые приводят к депрессии фотосинтеза, а нарушенный баланс между фото- и темновым дыханием вызывает фотоингибирование [11, 14]. Минимальным данное соотношение было отмечено в декабре (3,60) и ноябре (4,18).

Тот факт, что на май и июнь месяцы приходился максимум суточного поглощения CO_2 , и то, что доля суммарных дыхательных затрат (R_{total}) от гросс-фотосинтеза (P_g) в эти месяцы (в мае – 0,38, июне – 0,34) была близка к оптимальному значению 38-40% [11], свидетельствует о том, что сложившиеся в то время микроклиматические условия были наиболее близки к оптимальным для жизнедеятельности *J. excelsa*, по сравнению с условиями в остальные месяцы. Вместе с тем можно сделать предположение о близости к оптимальным и соотношения между выделением CO_2 в результате темнового дыхания (R_{RD}) и выделением CO_2 в результате фотодыхания (R_{PR}), отмеченного в эти месяцы (4,76-4,81).

За всё время наблюдений минимальное соотношение R/P_g для *J. excelsa* было отмечено в июне и сентябре (34,4% и 35,5% соответственно). Максимальное соотношение данных параметров приходилось на холодные месяцы: ноябрь и декабрь (83,9%, 81,2%), что указывает на разбалансированность основных физиологических процессов у растения (фотосинтеза, дыхания, роста и т. д.) в эти месяцы.

Одним из существенных факторов, оказывающих влияние на потенциал поглощения углекислого газа и прироста фитомассы растений, является засухоустойчивость вида [2]. В ходе проведенных исследований реакции *J. excelsa* на воздействие прогрессирующей засухи нами было установлено, что при световом насыщении фотосинтеза и влажности почвы ниже 65% НВ суммарное за сутки чистое поглощение CO_2 начинает снижаться (рис. 3).

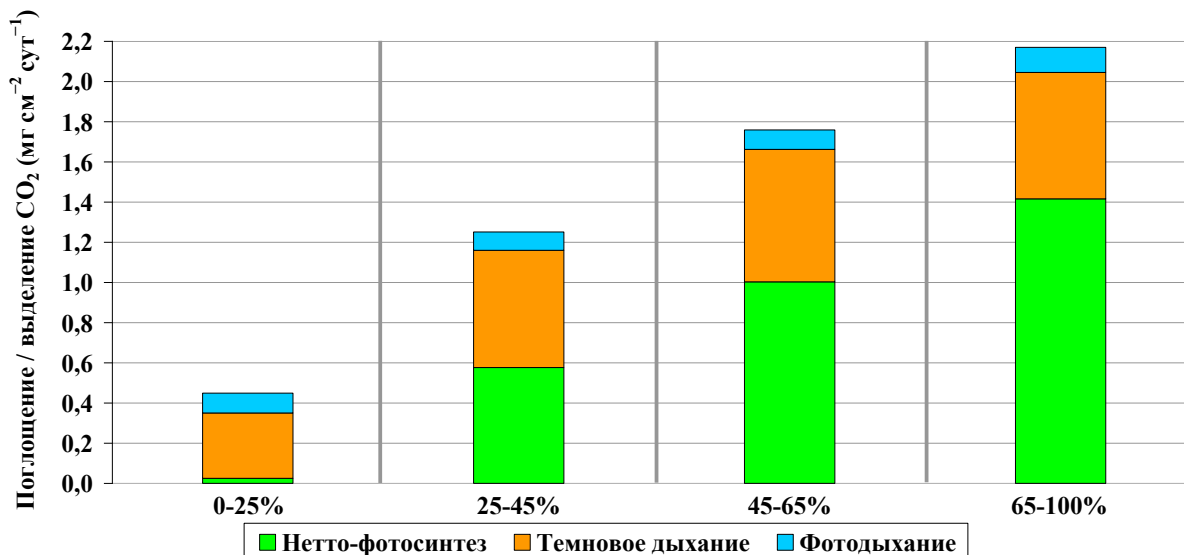


Рис. 3 Среднесуточные значения интенсивности углекислотного газообмена хвоя *Juniperus excelsa* М. Вieb. при разных условиях увлажнения почвы (данные за 2017 и 2023 гг.)

При влажности почвы 45-65% НВ среднесуточное поглощение CO_2 в среднем снижалось до 71%, а при влажности почвы 25-45% НВ составляло менее 41% в сравнении с контролем при оптимальных условиях водообеспеченности 70-100% НВ. В

условиях сильной засухи при влажности почвы ниже 25% НВ среднесуточное поглощение CO_2 в среднем составляло не более чем 2% от контроля.

Анализируя показатели CO_2 -газообмена *J. excelsa* при различной влажности почвы, выявлено, что максимум среднесуточного поглощения CO_2 при влажности почвы 70–100% НВ составил $1,82 \text{ мгCO}_2 \text{ см}^{-2} \text{ сут}^{-1}$, а при влажности почвы 0–25% НВ – $0,25 \text{ мгCO}_2 \text{ см}^{-2} \text{ сут}^{-1}$, что составляет менее 14% от максимума при оптимальном увлажнении.

Соотношение R/P_g по мере уменьшения влажности почвы увеличивалось с 0,35 до 0,94. Вместе с тем, уменьшение влагообеспеченности снижало и суммарное выделение CO_2 в результате дыхания с 0,75–0,76 до 0,42 $\text{мгCO}_2 \text{ см}^{-2} \text{ сут}^{-1}$. Это свидетельствует о том, что низкая влажность почвы напрямую тормозит дыхательные процессы *J. excelsa*. Однако соотношение между выделением CO_2 в результате темнового дыхания и выделением CO_2 в результате фотодыхания максимальным было при влажности почвы 45–65% НВ и составило 6,81, а минимальным (3,29) – при влажности почвы 0–25% НВ. Для влажности почвы 70–100% НВ данное соотношение было равно 5,03. Это достаточно близко к значениям 4,76–4,81, полученным нами для мая и июня, что может служить подтверждением нашего предположения о том, что они достаточно близки к оптимальным, по крайней мере, для данного вида.

Заключение

В результате исследований проведена комплексная оценка особенностей регуляции фотосинтетической активности в течение сезона вегетации *J. excelsa* и влияния на неё различных условий влагообеспеченности. Была выявлена тесная корреляционная связь суточного поглощения CO_2 хвоей *J. excelsa* с интегралом дневного освещения и влажностью почвы.

Анализ динамики параметров углекислотного газообмена показал существенную изменчивость величин ассимиляции CO_2 и дыхания хвои *J. excelsa* во время вегетационного сезона. Оптимальным для жизнедеятельности *J. excelsa* в плане величин суточного поглощения CO_2 оказался май месяц, а с июня по август из-за роста водного дефицита и температур воздуха происходило постепенное снижение суточного поглощения CO_2 и нарушение баланса между фото- и темновым дыханием, который привел к фотоингибированию.

Показателем близости к оптимальным для функционирования фотосинтетического аппарата хвои *J. excelsa* микроклиматических условий, сложившихся в мае 2024 г., помимо фиксируемых в то время максимальных за всё время наблюдений величин суточного поглощения CO_2 и оптимального соотношения доли суммарных дыхательных затрат (R_{total}) от gross-фотосинтеза (P_g), также может служить и соотношение $R_{\text{RD}}/R_{\text{PR}}$.

Нами было установлено, что постепенное уменьшение суточного поглощения CO_2 , увеличение доли дыхательных затрат от gross-фотосинтеза, а также уменьшение суммарного дыхания (в особенности, темнового) происходит по мере снижения влажности почвы от отметки в 65% от НВ почвы. При оптимальной для фотосинтеза влажности почвы 70–100% НВ соотношение R/P_g также оказалось близким к значениям, полученным нами для наиболее фотосинтетически продуктивных мая и июня.

Список литературы

1. Ильницкий О.А., Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П. Методология, приборная база и практика проведения фитомониторинга. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. – 236 с.

2. Ковалев М.С. Эколого-физиологические механизмы адаптации вечнозеленых лиственных древесных растений при интродукции в условиях Южного берега Крыма: дисс. ... канд. биол. наук : 1.5.15 / Ковалев Максим Сергеевич. – Ялта, 2023. – 190 с.
3. Коломыц Э.Г., Шарая Л.С. Биоклиматическая система Волжского бассейна и ее ресурсный потенциал в регуляции углеродного цикла при глобальных изменениях климата (прогнозное эмпирико-статистическое моделирование) // Успехи современной биологии. – 2022. – Т. 142, № 1. – С. 70-89. DOI: 10.31857/S0042132422010045
4. Корсакова С.П., Ильницкий О.А., Паштецкий А.В. Зависимость фотосинтеза *Juniperus excelsa* М. Вieb от факторов среды в оптимальных условиях увлажнения и в условиях почвенной засухи // Труды КубГАУ. – 2018. – Вып. 4(73). – С. 118-122. DOI: 10.21515/1999-1703-73-118-122
5. Корсакова С.П., Корсаков П.Б. Изменение климатических норм на Южном берегу Крыма за последние 90 лет // Биология растений и садоводство: теория, инновации. – 2023. – Вып. 2 (167). – С. 84-95. DOI: 10.25684/2712-7788-2023-2-167-84-95
6. Корсакова С.П., Саркина И.С., Багрикова Н.А. Биология опыления *Juniperus excelsa* и *J. deltoides* (Cupressaceae) на Южном берегу Крыма // Ботанический журнал. – 2019. – Т. 104, № 10. – С. 77-90. DOI: 10.1134/S0006813619100077
7. МГЭИК, 2021: Пресс-Релиз МГЭИК 09.08.2021: Широкомасштабное, быстрое и усиливающееся изменение климата – МГЭИК. – [Электронный ресурс]. – Режим доступа: https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2021/08/IPCC_WGI-AR6-Press-Release_ru.pdf
8. Плугатарь Ю.В. Леса Крыма: Монография. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2015. – 385 с.
9. Плугатарь Ю.В., Багрикова Н.А., Белич Т.В., Костин С.Ю., Крайнюк Е.С., Маслов И.И., Садогурский С.Е., Садогурская С.А., Саркина И.С. Природный заповедник «Мыс Мартыан». – Симферополь: Ариал, 2018. – 104 с.
10. Плугатарь Ю.В., Коренькова О.О., Коба В.П. Сезонный рост побегов *Juniperus excelsa* М.-Vieb. в Горном Крыму // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2022. – № 143. – С. 64-71. DOI: 10.36305/0513-1634-2022-143-64-71
11. Рахманкулова З. Ф. Уровни регуляции энергетического обмена в растениях // Вестник Башкирского университета. – 2009. – Т. 14, № 3-1. – С. 1141-1154.
12. Biederman J.A., Scott R.L., Goulden M.L., Vargas R., Litvak M.E., Kolb T.E., Yezzer E.A., Oechel W.C., Blanken P.D., Bell T.W., Garatuza-Payan J., Maurer G.E., Dore S., Burns S.P. Terrestrial carbon balance in a drier world: the effects of water availability in southwestern North America // Glob Change Biol. – 2016. – Vol. 22. – P. 1867-1879. DOI: 10.1111/gcb.13222
13. Breshears D.D., Myers O.B., Meyer C.W., Barnes F.J., Zou C.B., Allen C.D., McDowell N.G., Pockman W.T. Tree die-off in response to global change-type drought: mortality insights from a decade of plant water potential measurements // Frontiers in Ecology and the Environment. – 2009. – Vol. 7. – P. 185-189. DOI: 10.1890/080016
14. Hurry V., Igamberdiev A. U., Keerberg J., Parnik T., Atkin O., Zaragoza-Castells J., Gardestrom P. Respiration in Photosynthetic Cells: Gas Exchange Components, Interactions with Photorespiration and the Operation of Mitochondria in the Light // Plant Respiration. – 2005. – Vol. 18. – P. 43-61. DOI:10.1007/1-4020-3589-6_4
15. Korsakova S., Plugatar Y., Pashtetsky A., Ilitsky O. Influence of abiotic factors on CO₂-gas exchange of *Pinus pallasiana*, *Juniperus excelsa* and *Arbutus andrachne* // E3S Web of Conferences. – 2020. – Vol. 224. – № 04017. DOI: 10.1051/e3sconf/202022404017

16. Peters W., van der Velde I.R., van Schaik E. et al. Increased water-use efficiency and reduced CO₂ uptake by plants during droughts at a continental scale // Nature Geosci. – 2018. – No. 11. – P. 744-748. DOI: 10.1038/s41561-018-0212-7

Статья поступила в редакцию 11.06.2024 г.

Kovalev M.S., Korsakova S.P. The intensity of CO₂ gas exchange as an indicator of photosynthetic productivity of juniper communities // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2024. – № 153. – P. 13-20

A comprehensive assessment of the seasonal dynamics of average daily indicators of carbon dioxide exchange in *Juniperus excelsa* on the Southern Coast of Crimea during the growing season and with different moisture availability was carried out. A correlation dependence of daily CO₂ absorption with the daily light integral and soil moisture was determined. A tendency towards a decrease in the amount of CO₂ absorption and a disruption of the balance between photo- and dark respiration in the summer months due to an increase in water deficit and air temperatures was revealed. Optimum values of the ratio between dark and photorespiration were obtained, which can be used as an indicator of the functioning of the photosynthetic apparatus of *J. excelsa* needles. It was found that as soil moisture decreases from 65% of the minimum soil moisture capacity, a gradual decrease in daily CO₂ absorption, an increase in the share of respiratory costs from gross photosynthesis, and a decrease in the respiration of *J. excelsa* needles occur.

Key words: *Juniperus excelsa*; seasonal dynamics; photosynthesis; respiration; productivity; drought resistance; environmental factors