

Фотосинтез и фотодыхание лиственницы сибирской при низких концентрациях CO₂

*Институт леса и древесины им. В. Н. Сукачева
СО АН СССР*

Из выделяемой различными источниками углекислоты около 1/5 усваивается лесными сообществами. В то же время нет сведений о влиянии концентрации CO₂ на интенсивность ассимиляционных процессов у древесных растений. Особенно слабо в этом отношении изучена лиственница сибирская, хотя она является одной из главных лесообразующих пород в Сибири. Лиственницу считают светолюбивой породой. Редкая, ажурная крона, быстрое и совершенное очищение ствола от сучьев, быстрое изреживание древостоя, отсутствие подроста под пологом других древесных пород, мелкие хлоропласти, преобладающее развитие палисадной паренхимы — таковы основные свидетели очень высокого требования к свету сибирской лиственницы [1].

Объектами исследования служили 4—5-летние саженцы лиственницы, выращенные вегетационным методом в сосудах объемом 15 дм³. Исследования проводились с помощью инфракрасного газоанализатора марки ОА 5501 на установке замкнутого типа [2, 3]. Прекращение подачи углекислоты в замкнутую систему приводило к падению концентрации CO₂ в системе за счет фотосинтеза. В конечном итоге наступало равновесное состояние — углекислотный компенсационный пункт. Фотодыхание определяли по выбросу CO₂ в темноте в течение 5—7 мин после достижения системой компенсационной концентрации углекислоты. Использовалась хвоя с двухлетних побегов лиственницы. Для выравнивания индивидуальной изменчивости в анализ бралась средняя проба с 30 деревьев. Работа проводилась в трехкратной повторности. Проредена статистическая обработка полученного материала.

В ходе наблюдений были получены углекислотные кривые, показывающие прямую зависимость фотосинтеза лиственницы сибирской от концентрации CO₂ в воздухе. Углекислотные кривые не выходили на плато, так как концентрация CO₂ не достигала насыщающих величин (рис. 1, 2). Для характеристики световых и углекислотных кривых значительный интерес представляет угол наклона кривой [4], который определяет активность фотоассимиляционного процесса.

При рассмотрении углекислотных кривых фотосинтеза в июне обнаружен максимальный фотосинтез для освещенности 40 тыс. люксов (рис. 1). Дальнейшее повышение активности радиации вызвало снижение фотосинтеза. В июле максимальный фотосинтез был обнаружен при освещенности 60 тыс. люксов, минимальный — при 20 тыс. люксов. В августе положение углекислотных кривых становится сходным с июня: максимальная активность фотосинтеза определяется снова при освещенности 40 тыс. люксов. Увеличение интенсивности фотосинтеза в июле, также как и насыщающей интенсивности света, объясняется усилением ростовых процессов у лиственницы сибирской. Анализ углекислотных кривых фотосинтеза лиственницы сибирской, полученных при различных температурах, позволил установить температурный оптимум фотосинтеза, который определился при 25° С (рис. 2).

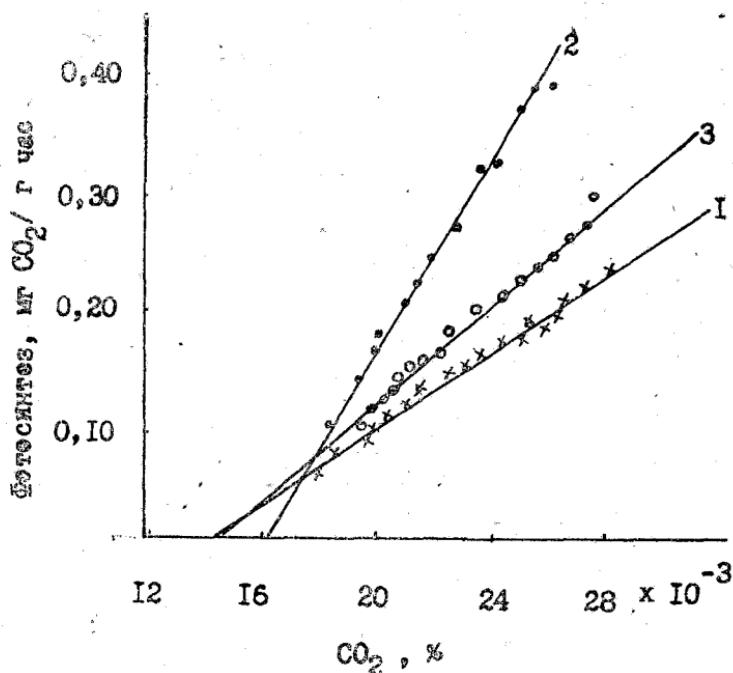


Рис. 1. Углекислотные кривые фотосинтеза лиственницы сибирской при различных освещенностях (ионъ, температура 25°C): 1—30 тыс. люксов; 2—40 тыс. люксов; 3—50 тыс. люксов

При характеристике углекислотных кривых фотосинтеза значительный интерес представляет углекислотный компенсационный пункт (УКП). Это та минимальная концентрация CO₂, которая устанавливается в замкнутой системе с освещенными зелеными листьями. При этой концентрации углекислоты происходит уравновешивание скорости ассимиляции скоростью дыхания. К. Менц [5] использовал этот показатель как диагностический при отборе растений с высокой продуктивностью фотосинтеза. Он заметил, что растения с высокой интенсивностью фотосинтеза имеют низкий компенсационный пункт, а растения с низким фотосинтезом — высокий. В настоящее время углекислотный компенсационный пункт установлен для целого ряда растений [6]. Для большинства растений величина УКП близка к 0,01% CO₂, однако, у некоторых

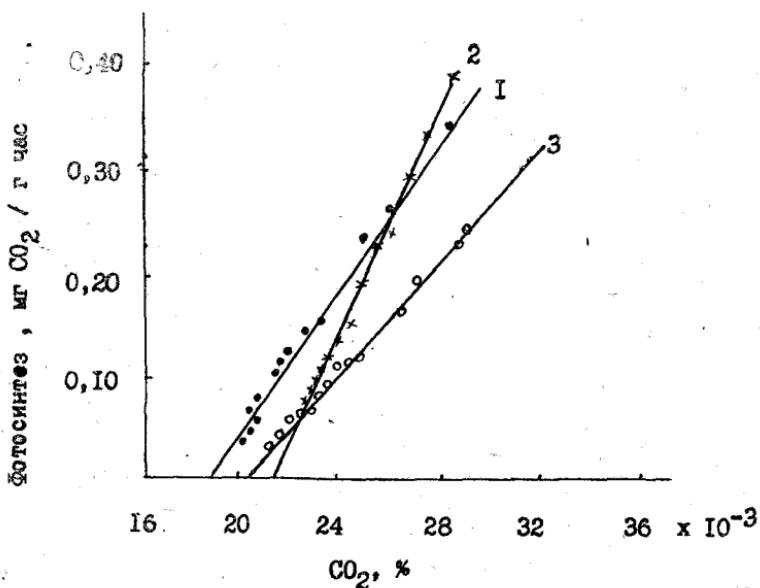


Рис. 2. Углекислотные кривые лиственницы сибирской при различных температурах (освещенность 40 тыс. люксов, июнь): 1—20°C; 2—25°C; 3—30°C

рых представителей растительного мира УКП имеет очень малую величину. Это так называемые растения C₄—типа кукуруза, сахарный тростник. Для некоторых древесных растений, например, клена остролистного, величина УКП равна 0,0147% CO₂. Величина УКП лиственницы сибирской несколько выше, чем у травянистых растений и близка в период активной вегетации к УКП клена остролистного при насыщающих интенсивностях света и $t=25^{\circ}\text{C}$ (табл. 1).

Значительное влияние на величину углекислотного компенсационного пункта оказывают освещенность и температура воздуха. Для низких интенсивностей света характерны более высокие значения УКП. Так, при 5 тыс. люксов и оптимальной температуре у лиственницы компенсация наступает даже при обычной концентрации углекислоты в воздухе (табл. 1).

Близки к критическим также освещенности 10 000 и 20 000 люксов. При этих освещенностях УКП близок к естественным

Таблица 1

Влияние освещенности на углекислотный компенсационный пункт лиственницы сибирской (температура 25° С)

| Освещенность, люксы | Углекислотный компенсационный пункт, % CO ₂ | | | |
|---------------------|--|--------|--------|------------------|
| | Июнь | Июль | Август | Средняя за сезон |
| 5000 | 0,0264 | 0,0279 | 0,0300 | 0,0281±0,0010 |
| 10000 | 0,0261 | 0,0266 | 0,0290 | 0,0272±0,0004 |
| 20000 | 0,0220 | 0,0260 | 0,0238 | 0,0239±0,0011 |
| 30000 | 0,0150 | 0,0200 | 0,0237 | 0,0195±0,0029 |
| 40000 | 0,0163 | 0,0125 | 0,0235 | 0,0174±0,0030 |
| 60000 | 0,0143 | 0,0139 | 0,0153 | 0,0145±0,0003 |

концентрациям CO₂. Такой световой режим характерен для затененной части кроны деревьев в течение всего периода вегетации. Возможно, что для затененной хвои в кроне дерева при концентрациях CO₂, близких к естественным, создается неблагоприятный баланс между фотосинтезом и дыханием, что может привести к исключению большей части затененной хвои из общего баланса ассимиляции и отрицательно сказаться на приросте биомассы дерева.

Значительное влияние на УКП оказывает температура воздуха (табл. 2). Минимальные значения УКП получены при температурах +15° С и +20° С.

Таблица 2

Влияние температуры воздуха на величину углекислотного компенсационного пункта фотосинтеза лиственницы сибирской (освещенность 40 тыс. люксов)

| Температура, ° С | Углекислотный компенсационный пункт, % CO ₂ | | | |
|------------------|--|--------|--------|------------------|
| | Июнь | Июль | Август | Средняя за сезон |
| 15 | 0,0177 | 0,0102 | 0,0096 | 0,0125±0,003 |
| 20 | 0,0190 | 0,0112 | 0,0153 | 0,0151±0,002 |
| 25 | 0,0216 | 0,0173 | 0,0237 | 0,0208±0,001 |
| 30 | 0,0206 | 0,0300 | 0,0297 | 0,0267±0,009 |

Для хвои в кроне дерева более благоприятный баланс фотосинтеза и дыхания устанавливается при низкой температуре воздуха. При температуре 30° и освещенности 40 тыс.

люксов наблюдается отсутствие ассимиляции, т. е. компенсация происходит уже при естественной концентрации CO_2 равной 0,03 %. Можно предположить, что при более низких освещенностях углекислотная компенсация произойдет при гораздо низких температурах, чем 30° С. Изменение положения углекислотного компенсационного пункта связано с активностью двух процессов: фотосинтеза и фотодыхания. Известно, что на свету темновое дыхание заменяется механизмами выделения CO_2 , названными фотодыханием [7]. Поэтому рассмотрение уровня фотодыхания в этой работе представляет интерес. Фотодыхание большей частью определяется по выбросу CO_2 после выключения света в атмосфере с низким содержанием CO_2 [8, 9]. Считается, что величина фотодыхания, определенная по выбросу CO_2 , занижена на 20 % вследствие рефиксации CO_2 дыхания на свету [10].

При изучении выброса CO_2 в темноте у лиственницы сибирской мы наблюдаем один пик выброса в первые две минуты после выключения света, затем в течение 10 мин происходит плавный выход на стационарный уровень темнового дыхания. Причем, уровень темнового дыхания коррелировал с высотой пика (рис. 3). Нами изучалось влияние на

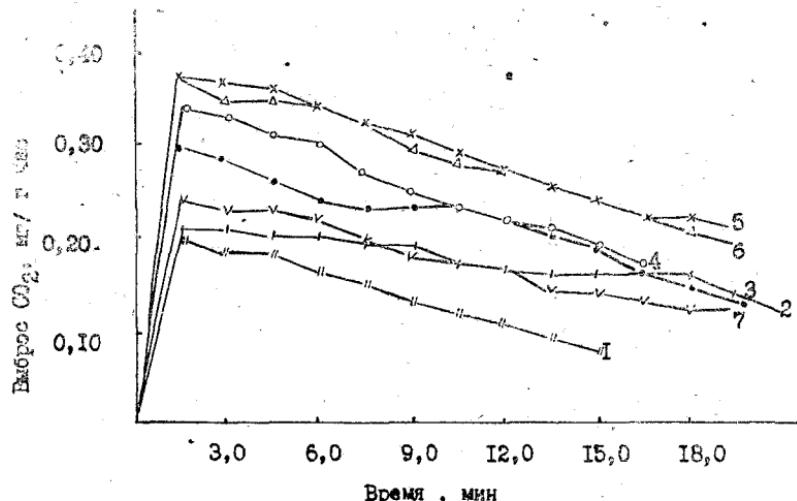


Рис. 3. Выброс CO_2 в темноте у лиственницы сибирской при различных освещенностях (температура 25° С, июль): 1—5 тыс. люков; 2—10 тыс. люков; 3—30 тыс. люков; 4—40 тыс. люков; 5—50 тыс. люков; 6—60 тыс. люков; 7—20 тыс. люков.

величину выброса двух факторов: освещенности и температуры в ходе вегетационного сезона. Анализ полученного материала свидетельствует, что с увеличением освещенности в период активного роста усиливается фотодыхание хвои лиственницы (табл. 3). Активация фотодыхания с увеличением освещенности в период вегетации может быть объяснена стимулиющей синтеза субстрата фотородыхания [11]. Активация фотодыхания определяется не только освещенностью, но и фенологическим состоянием лиственницы. Если в период активного роста пределом увеличения фотодыхания оказалась освещенность 50—60 тыс. люксов, то в период затухания ростовых процессов, в августе, он определился 30 тыс. люксов.

Таблица 3

**Влияние освещенности на фотодыхание лиственницы сибирской
в ходе вегетационного периода (температура 25° С)**

| Освещенность, люксы | Фотодыхание, мг СО ₂ /г в час | | | Средняя за сезон |
|------------------------|--|------|--------|---------------------|
| | Июнь | Июль | Август | |
| 5000 | 0,21 | 0,20 | 0,22 | 0,21±0,005 |
| 10000 | 0,17 | 0,21 | 0,23 | 0,20±0,017 |
| 20000 | 0,25 | 0,24 | 0,26 | 0,25±0,005 |
| 30000 | 0,24 | 0,30 | 0,37 | 0,30±0,034 |
| 40000 | 0,23 | 0,34 | 0,30 | 0,29±0,028 |
| 50000 | 0,35 | 0,37 | 0,21 | 0,31±0,046 |
| 60000 | 0,28 | 0,37 | 0,28 | 0,31±0,028 |

С ростом освещенности увеличивается фотосинтез и фотодыхание. Так как УКП — такое состояние газообмена, когда фотосинтез равен фотодыханию, то можно предположить, что при одновременном возрастании фотодыхания и фотосинтеза с УКП могут происходить такие изменения:

- УКП не будет изменяться, если фотосинтез увеличивается пропорционально фотодыханию;
- УКП уменьшается, если скорость увеличения фотосинтеза выше скорости увеличения фотодыхания;
- УКП увеличивается, если скорость увеличения фотосинтеза ниже скорости изменения фотодыхания.

С увеличением освещенности выполняется второе условие

-- УКП уменьшается. Вероятно, скорость увеличения фотосинтеза у лиственницы выше, чем скорость увеличения фотодыхания.

Наблюдаемый нами факт, что УКП увеличивается с температурой даже при высоких значениях интенсивности света говорит о более низкой величине коэффициента Q_{10} для фотосинтеза по сравнению с фотодыханием. Все это свидетельствует о том, что фотосинтетический аппарат лиственницы сибирской находится в условиях сильного лимитирования концентрацией углекислоты.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дылис Н. В. Сибирская лиственница. М., «Наука», 1947.
2. Крылов Ю. В. Автоматическая установка для учета фотосинтеза в системе малого объема замкнутого цикла.— Физиология растений, 1969, № 4.
3. Быков О. Д. Методы измерения константы скорости фотосинтеза и скорости фотодыхания по данным инфракрасного газового анализа.— В сб.: Методы комплексного изучения фотосинтеза, ВИР, Л., 1973, № 2.
4. Хайн Х. Я., Ничипорович А. А. Измерение световых кризисов фотосинтеза интактных листьев радиометрическим методом.— Физиология растений, т. 17, 1970, № 6.
5. Menz K. et al. Screening for photosynthetic efficiency Crop Sci., 1969, № 9.
6. Хит О. Фотосинтез. М., «Мир», 1972.
7. Эгле К., Фок Г., Беккер И. и др. Фотодыхание.— В сб.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М., «Наука», 1972.
8. Moss D. N. Photorespiration. Crop. Sci., 1966, № 6.
9. Heath O. V. S., Meidner H. Compensation points and carbon dioxide enrichment for lettuce grown under glass in winter J. Exp. Bot., 1967, № 18.
10. Bulley N. R., Tregunna E. B. Photorespiration and the postillumination CO₂ burst. Can. J. Bot., 1971, № 8.
11. Cornic Gabriel. Influence de la lumiere sur la photorespiration. C. r. Acad. sci., 1970, № 5.