

ФОТОСИНТЕЗ И БИОПРОДУКТИВНОСТЬ СУБАЛЬНИЙСКОГО ВЫСОКОТРАВЬЯ В РАЗЛИЧНЫХ МИКРОКЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Г.Р. СААКЯН

*Ванадзорский Государственный педагогический институт
им. Ов. Туманяна, 377202*

Микроклиматические условия верхней опушки и порубленного участка леса, а также ложины склона существенным образом влияют на интенсивность и чистую продуктивность фотосинтеза и биопродуктивность субальпийского высокоотравья. Выявленные различия в этих показателях обсуждаются с точки зрения влияния факторов среды, особенно влажности почвы, а также интенсивности оттока фотоассимилянтов из листьев в органы потребления.

Անտառի վերին եզրի, հատված անտառահանդակի և լանջի զոզավոր մասի միկրոկլիմայական պայմաններն էականորեն ազդել են ենթալպյան բարձրախոտերի ֆոտոսինթեզի ինտենսիվության ու մաքուր արդյունավետության և կենսարդյունավետության վրա: Այդ ցուցանիշների վերաբերյալ հայտնաբերված տարբերությունները քննարկվում են շրջապատի գործոնների, հատկապես հողի խոնավության ազդեցության, ինչպես նաև տեղևներից դեպի սպառող օրգանները ֆոտոասիմիլյանտների առհուսքի ինտենսիվության տեսակետից:

The microclimatic conditions of forest upper border, slope hollow and forest-offencing part essentially have an influence on intensity, pure productivity of photosynthesis and bioproductivity of high-grasses. The shown up differences in these indices are discussed from point of view environment factors influence, particularly of soil humidity, as well as intensity of photoassimilates transport from leaves to consumers organs.

Субальпийское высокоотравье - микроклиматические условия - фотосинтез - биопродуктивность

В процессе фотосинтеза растения, поглощая и трансформируя энергию солнечного света, синтезируют органические вещества, которые используются в дальнейшем обмене веществ, росте, развитии и формировании биомассы. Причем, интенсивность ассимиляции CO_2 строго обусловлена видовыми особенностями растений и условиями их обитания.

С этой точки зрения особенно выделяются субальпийские высокоотравные растения, которые отличаются гигантским ростом, формируют густую и развитую травяную массу, прорастают в самых различных участках рельефа – вдоль верхней опушки леса, в балках, ложинах, оврагах, западинах, на срубленных участках, спускаются далеко вглубь леса и т.д. [3, 4, 10].

Исследованиями, проведенными в различных фитоценозах [8], выявлено, что высотой наземных органов определяется объем используемой

среды, где листья занимают сравнительно большую поверхность. Причем, как рост в высоту и формирование листовой поверхности, так и активность их функционирования зависят от условий жизни растений.

Следовательно, можно было бы полагать, что в различных условиях обитания представители субальпийского высокогорья характеризуются неодинаковой способностью ассимиляции CO_2 и формирования биомассы.

Это положение нами проверялось в опытах с рядом высокогорных видов, произрастающих в Лорийском марзе Армении.

Материал и методика. Объектом исследований служили борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi*), колокольчик широколистный (*Campanula latifolia*), борец восточный (*Aconitum orientale*), головчатка гигантская (*Cephalaria gigantea*), живокость извилистая (*Delphinium flexuosum*), лилия армянская (*Lilium armenianum*), произрастающие на верхней опушке леса, в долине склона и на порубленном участке буково-грабового леса. Эти местопроизрастания имели северо-западную экспозицию (2000-2600 м над ур. моря), на склонах этой экспозиции влажность и температура почвы более благоприятны для роста и развития высокогорья [5].

Опыты проводили в фазе бутонизации и цветения растений.

Интенсивность фотосинтеза определяли колориметрическим методом, чистую продуктивность фотосинтеза по приросту сухой массы на единицу листовой поверхности за сутки [6], надземную и подземную массу растений по методике, принятой в геоботанических исследованиях [9]. Повторность определений 3-5-кратная.

Результаты и обсуждения. Исследования показали, что в фазе бутонизации влажность почвы верхней опушки леса составляла 77,4%, долины склона 80,2%, а порубленного участка леса 68,7% от полной ее влагоемкости.

Достаточная влажность почвы на верхней опушке леса обусловлена обильностью перегноя, способного поглощать и удерживать влагу, в долине склона — активным накоплением под снеготаяния и осадков, в то время как на порубленном участке леса отсутствие древостоя, повышенная интенсивность света, формирование сухого микроклимата и сравнительно активное испарение воды с поверхности почвы приводят к уменьшению ее запаса в последней.

Несмотря на то что в фазе цветения из-за уменьшения осадков влажность почвы тоже уменьшалась на 4-5%, различия между опытными участками по этому показателю сохранялись с той же закономерностью, что и в фазе бутонизации. В период последней на верхней опушке леса температура воздуха в 12 часов дня составляла 19°, относительная влажность воздуха 71%, в долине склона 21° и 68%, на порубленном участке леса — 22° и 63% соответственно.

В фазе цветения температура воздуха соответственно составляла 21, 23, 26°, а относительная влажность 64, 62 и 58%.

Освещенность опытных участков колебалась незначительно: в фазе бутонизации 84-86, цветения — 93-97 клк.

В зависимости от микроклиматических условий субальпийское высокогорье проявляли различную способность ассимиляции CO_2 (табл. 1).

Данные табл. 1 свидетельствуют, что как в фазе бутонизации, так и в период цветения для фотосинтеза субальпийского высокогорья наиболее благоприятным оказались условия верхней опушки, наименьшим — порубленного участка леса. При этом, среди исследованных видов высокой

способностью ассимиляции CO_2 отличались *A. orientale* и *C. gigantea*, низкой – *C. latifolia* и *D. flexuosum*.

Таблица 1. Интенсивность фотосинтеза субальпийского высокоотравья в зависимости от местопрорастания, $\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \text{ч}^{-1}$

Виды	Бутонизация			Цветение		
	верхняя опушка леса	лощина склона	порубленный участок леса	верхняя опушка леса	лощина склона	порубленный участок леса
<i>H. sosnowskyi</i>	16,8	13,4	12,8	23,9	18,1	17,3
<i>C. latifolia</i>	15,7	13,9	12,4	22,4	17,7	14,9
<i>A. orientale</i>	19,3	17,8	15,2	26,1	22,6	19,4
<i>C. gigantea</i>	20,8	15,7	14,8	26,3	21,3	20,1
<i>D. flexuosum</i>	15,4	14,2	12,7	20,4	17,8	16,2
<i>L. armenum</i>	18,9	16,3	14,6	22,1	19,4	17,6

Вероятно, сравнительно низкая влагообеспеченность почвы и относительная влажность воздуха порубленного участка леса не создавали гармоничных условий, при которых высокоотравья проявляют наибольшую фотосинтетическую способность.

С другой стороны, на основании более ранних [1] и поздних [12 и др.] исследований, проведенных с систематически различными растениями в сложном комплексе экологических условий, сложилось единое мнение о том, что ассимиляция CO_2 растениями активизируется при определенном уровне влажности почвы, с чем согласуются также результаты наших опытов.

С переходом к цветению, независимо от местопрорастания, интенсивность фотосинтеза изученного высокоотравья значительно возросла. Это естественно, поскольку развивающиеся генеративные органы предъявляют большой запрос фотоассимилянтов листовому аппарату [2, 11], тем самым активируя его функциональную активность.

Примечательно, что обнаруженные в фазе бутонизации межвидовые различия в интенсивности фотосинтеза сохранились также в фазе цветения: высокими данными этого показателя выделялись *A. orientale* и *C. gigantea*, низкими – *C. latifolia* и *D. flexuosum*.

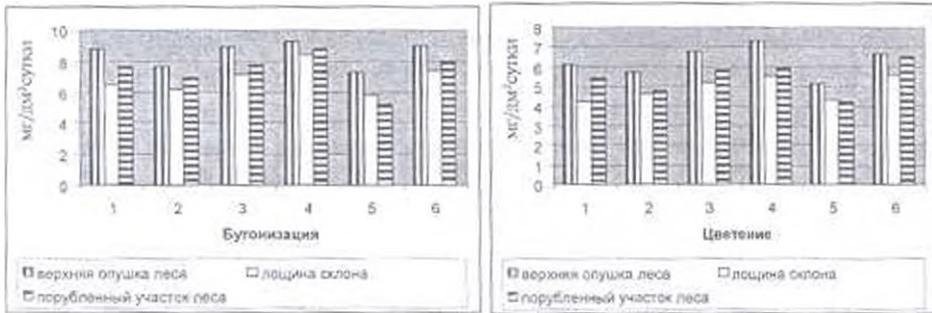
Это позволяет заключить, что при произрастании в определенных условиях жизни видовые особенности растений относительно функциональной активности листьев проявляются в течение всего вегетационного периода.

В накоплении органической массы растений важная роль принадлежит чистой продуктивности фотосинтеза.

Проведенные в этом направлении наши исследования показали, что подопытные высокоотравья различаются по этому показателю (рис. 1).

Как видно из рисунка, в фазе бутонизации наибольшей чистой продуктивностью фотосинтеза отличался *C. gigantea*, и наименьшей *D. flexuosum*. Эта закономерность нарушалась в фазе цветения. Теперь уже на верхней опушке леса данный показатель преваляровал у *C. gigantea* и был наименьшим у *D. flexuosum*, в лошине склона – соответственно у

L. armenum и *H. sosnowskyi*, на срубленном участке леса – у *L. armenum* и *D. flexuosum*.



1. *H. sosnowskyi*, 2. *C. latifolia*, 3. *A. orientalis*, 4. *C. gigantea*, 5. *D. flexuosum*, 6. *L. armenum*

Рис. Чистая продуктивность фотосинтеза в различных микроклиматических условиях, мг/дм²/сут

Результаты опытов показали также, что чистая продуктивность фотосинтеза в фазе цветения у всех исследуемых видов уменьшалась, степень ее зависела от условий их жизни. Так, на верхней опушке леса это уменьшение колебалось от 21,5 (*C. gigantea*) до 30,7% (*H. sosnowskyi*), в ложнине склона от 24,2 (*C. latifolia*) до 35,4% (*H. sosnowskyi*), на порубленном участке леса от 18,8 (*L. armenum*) до 33% (*C. gigantea*).

При активации фотосинтеза субальпийского высокоотравья в фазе цветения факт снижения его чистой продуктивности свидетельствует об усилении аттрагирующей способности генеративных органов и быстром оттоке ассимилятов к ним.

Известно, что в фазе вегетации возможно даже отрицательное значение чистой продуктивности фотосинтеза [7].

При рассмотрении данных с точки зрения местопрорастания растений выявлено, что чистая продуктивность фотосинтеза повышается на верхней опушке леса и намного уменьшается в ложнине склона (кроме *D. flexuosum*).

Поскольку опытные участки в данной фазе вегетации незначительно различались по освещенности, то следует полагать, что обнаруженные различия в чистой продуктивности фотосинтеза скорее всего обусловлены влажностью почвы.

Изменения в фотосинтетической деятельности субальпийского высокоотравья в зависимости от микроклиматических и эдафических факторов оставили свой отпечаток на их биопродуктивности (табл. 2).

Представленные в табл. 2 данные показывают, что по всех микроклиматических условиях сухая масса листьев, стеблей и корней преобладает у *H. sosnowskyi*, цветков – у *D. flexuosum*, низкие показатели сухой массы листьев обнаружены у *C. latifolia*, стеблей – у *D. flexuosum*, цветков и корней – у *L. armenum*.

Сравнение органической массы подопытных растений в изучаемых микроклиматических условиях показало, что надземная и подземная масса преобладает в ложнине склона, а самые низкие данные констатированы на порубленном участке леса.

Таблица 2. Биомасса надземной и подземной частей субальпийского высокоотравья в различных микроклиматических условиях, г абс. сух. в-ва/м² (M±m)

Виды	Листья	Стебли	Цветки	Всего надземная часть	Корни	Общая биомасса	Участие в биомассе, %	
							надземная часть	корни
Верхняя опушка леса								
<i>H. sosnowskyi</i>	532,3±24,4	34,6±1,37	5,3±0,27	572,2	713,6±46,0	1285,8	44,5	55,5
<i>C. latifolia</i>	333,6±21,9	14,8±0,85	2,7±0,11	351,1	325,2±17,4	676,3	51,9	48,1
<i>A. orientale</i>	439,4±30,2	25,6±0,79	5,7±0,26	470,7	558,3±31,4	1029,0	45,7	54,3
<i>C. gigantea</i>	349,3±17,1	12,7±0,44	3,8±0,20	365,8	417,7±23,8	780,5	46,8	53,2
<i>D. flexuosum</i>	336,1±20,7	10,2±0,51	8,0±0,37	354,3	425,8±26,3	780,1	45,4	54,6
<i>L. armenum</i>	440,8±28,4	15,3±0,61	2,4±0,19	458,5	206,8±11,9	665,3	68,9	31,1
Лощина склона								
<i>H. sosnowskyi</i>	574,1±31,8	38,5±1,28	5,7±0,28	618,1	756,4±51,9	1374,5	44,9	55,1
<i>C. latifolia</i>	363,6±21,6	14,6±0,76	2,6±0,18	380,8	343,7±24,3	724,5	52,5	47,5
<i>A. orientale</i>	508,7±31,6	28,7±1,22	6,9±0,24	544,3	598,1±38,6	1142,4	47,6	52,4
<i>C. gigantea</i>	369,6±18,7	13,4±0,92	4,2±0,13	387,2	425,8±18,4	813,0	47,6	52,4
<i>D. flexuosum</i>	373,4±20,8	10,9±0,43	8,6±0,41	392,9	438,6±25,2	831,5	47,2	52,8
<i>L. armenum</i>	476,2±33,1	19,4±0,97	2,6±0,17	498,2	211,8±12,6	710,0	70,0	30,0
Порубленный участок леса								
<i>H. sosnowskyi</i>	458,8±22,7	32,7±1,74	4,3±0,21	495,8	681,4±37,1	1177,2	42,1	57,9
<i>C. latifolia</i>	272,2±23,1	12,2±1,07	2,1±0,14	286,5	308,3±15,8	594,8	48,1	51,9
<i>A. orientale</i>	383,9±26,1	24,4±1,41	5,7±0,32	414,0	532,4±30,4	946,4	43,7	56,3
<i>C. gigantea</i>	303,1±22,6	11,3±0,67	3,7±0,22	318,1	389,7±18,7	707,8	44,9	55,1
<i>D. flexuosum</i>	305,7±11,5	8,2±0,31	8,1±0,51	322,0	399,6±19,4	721,6	44,6	55,4
<i>L. armenum</i>	382,5±31,6	14,5±0,86	2,1±0,12	399,1	204,4±10,6	603,5	66,1	33,9

Сопоставление данных чистой продуктивности фотосинтеза и сухой массы отдельных органов приводит к убеждению, что продукты ассимиляции CO₂ более интенсивно расходуются на рост и накопление большей органической массы листьев, стеблей, цветков и корней в лощине склона, в результате чего регистрировались низкие значения чистой продуктивности фотосинтеза высокоотравья именно на этом опытном участке.

В этом плане расчеты, проведенные на основании средних данных, показали, что сухая масса листьев высокоотравья в лощине склона - 10%, стеблей - 10,6%, цветков - 9,6%, всей надземной части - 12% и корней - 4,9% и всего растения на 7,2% больше, чем на верхней опушке леса.

Аналогичные, однако более выраженные различия получены в отношении порубленного участка леса.

Из этих расчетов становится очевидным, что с переходом от более влажных условий к сухим биопродуктивность субальпийского высокоотравья падает. Причем, изменения в накоплении органической массы в различных микроклиматических условиях носят коррелятивный характер.

Это выражалось в том, что сухая масса листьев, стеблей, цветков и корней в лощине склона возрастала, а на порубленном участке леса параллельно уменьшалась.

Привлекает внимание то обстоятельство, что в зависимости от микроклиматических условий менялась доля надземных органов и корневой системы в общей биомассе высокотравья.

В этой связи следует, во-первых, отметить, что у *L. armenum* во всех местопроизрастаниях надземная часть составляла почти 2/3 общей биомассы, на втором месте оказалась *C. latifolia* (48-52%), а самая низкая доля обнаружена у *H. sosnowskyi*.

В отношении корневой системы получена обратная закономерность.

Во-вторых, с переходом от более влажной ложины склона к сравнительно сухому участку порубленного леса доля листьев в общей биомассе высокотравья сократилась, а корневой системы возросла.

Это логично, поскольку в сухих условиях для удовлетворения потребности растений в воде, несомненно, усилился рост корневой системы.

Таким образом, результаты исследований позволяют прийти к выводу, что биопродуктивность субальпийского высокотравья строго зависит от микроклиматических условий местопроизрастания, в которых значительная роль принадлежит влажности воздуха и почвы.

Будучи влаголюбивыми растениями и обладая большой высотой и мощной корневой системой и, следовательно, атмосферными и почвенными ресурсами, субальпийское высокотравье успешно сочетают эти качества в обеспеченных достаточной влажностью местопроизрастаниях. Это приводит к повышению их биопродуктивности, что в свою очередь является свидетельством продуктивного использования влаги окружающей среды.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бадалян В.С. Изв. АН Арм.ССР, сер. биол. и сельхоз.н., 29, 5, 15-25, 1956.
2. Курсаков А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. Изд-во "Наука", М., 1976.
3. Магакян А.К. Растительность Армянской ССР. Изд. АН СССР, М., 1941
4. Морозов В.Л., Белая Г.А. Экология дальневосточного крупнотравья. Изд-во "Наука", М., 1988.
5. Нахуришвили Г.Ш. Проблемы ботаники, 14, 2. Экология и биология высокогорных растений. Изд-во "Наука" СО. Новосибирск, 1979.
6. Ничипорович А.А., Строгонова Л.Е., Чмора С.П., Власова М.П. Фотосинтетическая деятельность в посевах. Изд. АН СССР, М., 1961.
7. Ничипорович А.А. В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений, 1. Изд-во Моск. ун-та, 1967.
8. Работнов Т.А. Фитопенология. Изд-во Моск. ун-та, 1978.
9. Родин Л.Е., Ремезов П.П., Базилевич П.И. Методические указания к изучению динамики и биологического крутоворота в фитопенозах. Л., 1968.
10. Тахтаджян А.Л. Тр. БИН АН Арм.ССР, 4, 51-107, 1946.
11. Vobadjanova M.D., Abdullaev Kh.A., Karimov Kh.Kh., Solieva B.A., Kasparova I. Photoassimilates partitioning in *Gossypium hirsutum* L. during vegetation period. XVI Inter. Bot. Cong. Abstract. St.Louis (USA), p.626, 1999.
12. Slavtcheva T. Photosynthetica, 24, 1, 182-185, 1990.

Поступила 09 XII.2003