www.journal.spb-niilh.ru
ISSN 2079-6080

DOI 10.21178/2079-6080.2024.2.17
УДК 581.132.2

Количественные оценки суточной динамики секвестрации углерода ювенильными растениями березы, тополя и сосны обыкновенной

© П.М. Евлаков[1], К.В. Жужукин[1], Т.А. Гродецкая[1], А.В. Константинов[2]

Quantitative estimates of the daily dynamics of carbon sequestration by juvenile plants of birch, poplar and Scots pine

P.M. Evlakov, K.V. Zhuzhukin, T.A. Grodetskaya, A.V. Konstantinov (Voronezh State Forestry University named after G.F. Morozov; Federal Budgetary Institution "St. Petersburg Research Institute of Forestry")

In conditions of increased anthropogenic load and changes in carbon dioxide content, the importance of determining photosynthetic characteristics and selecting the most valuable forest plantations has increased. Carbon assimilation by forest crops is critical for mitigating ongoing climate change, as trees store a significant amount of carbon. This article discusses an experimental study on the daily photosynthetic activity of three woody plants: *Betula pendula* L. var. 'Uglyancheskaya 1', *Populus deltoides* Marsh. × *P. balsamifera* L. 'E.s.-38' ('Voronezh giant') and *Pinus sylvestris* L. To measure the rate of carbon dioxide absorption by leaves in vivo, we used a portable plant gas exchange measurement system, CI-340 (CID Bioscience, USA). This system allows us to evaluate several photosynthetic parameters in real-time. Experiments to study the daily dynamics of carbon dioxide gas exchange were conducted during the growing season in 2023. A comparative analysis of changes in photosynthesis and the flux of photosynthetically active radiation for birch plants revealed their positive correlation. The dependence has a parabolic form with a maximum of photosynthesis at 10 hours (27.1 ± 2.40 μmol $CO_2/m^2/s$). According to the nature of the daily course of photosynthetic assimilation of CO_2 in the intersectional poplar hybrid 'E.s.-38' ("Voronezh giant"), there are no significant differences with similar dynamics in the fast-growing silver birch variety 'Ug.-1'. If in fast-growing tree species such as poplar and birch, the rate of photosynthesis reaches a maximum during morning hours and then decreases, while in a representative coniferous species like Scots pine a different course of daily dynamics is established. During the time period between 7 and 13 hours, the parameters of carbon dioxide gas exchange in the needles of pine trees showed a relatively high level of photosynthesis at 11.9 ± 3.13 μmol $CO_2/m^2/s$, after which a steady decrease was observed. The results obtained thus indicate a different photosynthetic response among woody plants to variations in environmental conditions during the day.

Key words: daily dynamics, intensity of visible photosynthesis, stomatal conductance, transpiration, woody plants

Количественные оценки суточной динамики секвестрации углерода ювенильными растениями березы, тополя и сосны обыкновенной

П.М. Евлаков, К.В. Жужукин, Т.А. Гродецкая, А.В. Константинов

В условиях возросшей антропогоненной нагрузки и изменения содержания углекислого газа в атмосфере повысилась актуальность определения фотосинтетических характеристик и отбора наиболее ценных лесных насаждений. Ассимиляция углерода лесными культурами имеет решающее значение для смягчения продолжающихся климатических изменений в связи с накоплением деревьями значительной части углерода. В статье приведены результаты экспериментального исследования суточной фотосинтетической активности 3-летних саженцев древесных растений: *Betula pendula* L. сорта ‘Углянческая 1’, *Populus deltoides* Marsh. × P. *balsamifera* L. ‘Э.с.-38’ (‘Воронежский гигант’) и *Pinus sylvestris* L. Для определения скорости поглощения углекислого газа листом in vivo использовали портативную систему измерения газообмена растений CI-340 (CID Bioscience, USA), позволяющую оценить ряд фотосинтетических параметров в режиме реального времени. Эксперименты по изучению суточной динамики углекислотного газообмена проводились в течение вегетационного периода 2023 года. Сравнительный анализ изменения фотосинтеза и потока фотосинтетической активной радиации для растений березы обнаруживает их положительную корреляцию. Зависимость имеет параболический вид с максимумом фотосинтеза в 10 часов (27,1 ± 2,40 мкмоль CO_2/м²/с). По характеру дневного хода фотосинтетического усвоения CO_2 у межсекционного гибрида тополя ‘Э.с.-38’ («Воронежского гиганта») не обнаруживается существенных различий с подобной динамикой у быстрорастущей березы повислой сорта ‘Углянческая 1’. Если у быстрорастущих древесных пород – тополя и березы – скорость фотосинтеза достигает максимума в утренние часы, а затем снижается, то у сосны обыкновенной иной ход суточной динамики. Во временной промежуток с 7 до 13 часов параметры углекислотного газообмена хвои сосны показали относительно высокий уровень фотосинтеза (11,9 ± 3,13 мкмоль CO_2/м²/с), а после наблюдалось устойчивое снижение. Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о различной фотосинтетической реакции древесных растений на изменение параметров окружающей среды в течение суток.

Ключевые слова: суточная динамика, интенсивность видимого фотосинтеза, устьичная проводимость, транспирация, древесные растения

Евлаков Петр Михайлович – заведующий лабораторией анализа ПЦР НИИ ИТЛК, канд. биол. наук
E-mail: peter.evlakov@yandex.ru

Жужукин Константин Викторович – ст. преподаватель кафедры химии и биотехнологии, канд. техн. наук
E-mail: kinkon18@yandex.ru

Гродецкая Татьяна Александровна – научный сотрудник лаборатории анализа ПЦР НИИ ИТЛК
E-mail: tatyana.pokusina@yandex.ru

Константинов Артем Васильевич – заместитель директора по научной работе, д-р биол. наук
E-mail:science@spb-niilh.ru

[1]Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова
394036 г. Воронеж, ул. Тимирязева, 8
Телефон: 8 (473) 253-78-47

[2]ФБУ «Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства»
194021 Санкт-Петербург, Институтский пр., 21
Телефон: (812)552-80-21

Введение

Фотосинтез является важным экологическим процессом, который влияет на формирование биосферы [2, 4, 14]. Он имеет ярко выраженную временную динамику и напрямую зависит от различных внешних факторов, таких как освещенность, температура и влажность. Эти факторы определяют эффективность фотосинтеза и его способность к регуляции в различных природных и климатических условиях, которые имеют важное значение для сельского и лесного хозяйства.

Ассимиляция углерода насаждениями, в том числе и лесными культурами, имеет решающее значение для смягчения продолжающихся климатических изменений, в связи с накоплением деревьями значительной части общего углерода [10]. На скорость усвоения и количество поглощенного CO_2 существенное влияние оказывают морфологические и физиологические параметры растений. Деревья большого диаметра составляют около половины биомассы зрелых лесов во всем мире и являются ключом к способности лесов накапливать значительные количества углерода, необходимые для смягчения последствий изменения климата [9]. Деревья, диаметр которых превышает 60 см на высоте груди, составляют ≈41 % мировой надземной живой древесной биомассы [8]. Одно крупное дерево может поглотить столько же углерода за год, сколько содержится в дереве среднего размера того же вида [12].

Показательным примером суточной динамики интенсивности фотосинтеза являются результаты исследования В.А. Давыдова [3], в котором оценивали связь интенсивности фотосинтеза и транспирации яровой пшеницы с освещенностью и температурой. Так, в фазу цветения флаговый лист массой 137 мг и площадью 80 % от максимальной показал высокую интенсивность фотосинтеза, достигающую 65,7 мг CO_2/г сухой массы в 1 час или 9,0 мг/лист/ч. С утра до 19–00 изменение интенсивности фотосинтеза было постепенным, а затем произошло резкое снижение освещенности и фотосинтетической активности. В эту фазу колос массой 267 мг ассимилировал около 100 мг CO_2 за световой день, так же, как и флаговый лист. Максимальная интенсивность фотосинтеза флагового листа – 490 мг H_2O/г сырой массы в час – наблюдалась около полудня и уменьшалась впоследствии. Количество испаренной H_2O на флаговый лист за световой день составило 5 г. Эти результаты указывают на наличие ярко выраженных суточных минимумов и максимумов интенсивности фотосинтеза и транспирации, и связанных с ними метаболических процессов в растении.

Из-за сложности измерения фотосинтеза или дневного дыхания сообществ взаимодействующих организмов, как правило, эти данные получают из измерений чистого обмена CO_2 между экосистемой и атмосферой способом, основанным на предполагаемых реакциях экосистемы на окружающую среду в масштабе всей экосистемы [13]. Отсюда следует, что в лиственных лесах умеренного пояса дыхание экосистемы днем интенсивнее, чем ночью, а эффективность фотосинтеза экосистемы при использовании света достигает максимума после распускания листьев весной, а затем снижается, предположительно из-за старения листьев, нехватки воды и, по-видимому, в связи со снижением интенсивности освещения в течение сезона [6, 7].

Некоторые исследователи [2, 5] полагают, что стандартные методики, которые используются для оценки фотосинтеза экосистем и суточного газообмена, могут преувеличивать эти значения в первой половине вегетативного сезона. Данные методы не отражают точно эффективность использования света в процессе фотосинтеза. В связи с этим нами была выполнены эксперименты по определению суточной динамики фотосинтетической активности ювенильными растениями березы, тополя и сосны обыкновенной.

Объекты и методика исследования

Экспериментальная группа была представлена тремя видами растений, включающими березу повислую, межсекционный гибрид тополя и сосну обыкновенную. Береза повислая *Betula pendula* L. сорта ‘Углянческая1’ (‘У.г.-1’) была создана селекционером, канд. с.-х. наук А.В. Козьминым с соавторами как высокопродуктивная, прямоствольная, засухоустойчивая форма для целей защитного лесоразведения. Тополь ‘Э.с.-38’ (‘Воронежский гигант’), получен М.М. Вересиным от скрещивания тополя дельтовидного с тополем бальзамическим (*Populus deltoides* Marsh. × *P. balsamifera* L.). Семенной материал сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. был любезно предоставлен Воронежским лесным селекционно-семеноводческим центром (ВЛСЦ). Семена получены из шишек сосны обыкновенной популяционного сбора 2021 года. Трехлетние растения тополя и березы представляли собой саженцы с закрытой корневой системой (ЗКС), выращенные из растений, полученных методом клонального микроразмножения *in vitro*. Трехлетние сеянцы сосны обыкновенной с ЗКС были получены из семян в условиях закрытого грунта теплиц.

Измерения проводились в 2023 году на ювенильных древесных растениях в фазу интенсивного роста (август).

Для измерения скорости поглощения углекислого газа листом *in vivo* на экспериментальном калибровочном карбоновом полигоне ВГЛТУ использовали портативную систему CI-340 (CID Bioscience, США), позволяющую оценить ряд фотосинтетических параметров в режиме реального времени. Полученные данные приведены в таблице.

Таблица

Интерпретация параметров фотосинтеза, полученных при помощи установки CI-340

Обозначение параметра и единицы измерения	Интерпретация параметра
CO_2 in, мл/м^3	Количество CO_2 на входе в анализатор
CO_2 out, мл/м^3	Количество CO_2 на выходе из листовой камеры
H_2O in, кПа	Количество H_2O на входе в анализатор
H_2O out, кПа	Количество H_2O на выходе из анализатора
PAR (ФАР), мкмоль/м^2/с	Фотосинтетически активная радиация
W, моль/м^2/с	Молярный поток (массовый расход на площадь листа)
E, ммоль/м^2/с	Скорость транспирации
T воздуха, °C	Температура окружающего воздуха в листовой камере
T листа, °C	Температура листа, измеренная инфракрасным датчиком температуры
ATM, кПа	Атмосферное давление
Pn, мкмоль/м^2/с	Чистая скорость фотосинтеза (нетто)

В конструкции прибора CI-340 предусмотрен воздушный насос, оснащенный датчиком массового расхода воздуха. Встроенный микропроцессор позволяет пользователю самостоятельно регулировать скорость воздушного потока. CI-340 может выполнять измерения в абсолютном, дифференциальном и непрерывном режимах. Инфракрасный газоанализатор измеряет интенсивность поглощения углекислого газа путем сравнения концентрации CO_2 в составе газа на входе в камеру, в которую помещается лист (растение), и концентрацию CO_2 на выходе из камеры. Интенсивность наблюдаемого фотосинтеза *Pn* определяется на основании разницы концентрации CO_2, измеренной с помощью инфракрасного газоанализатора.

Лист, помещенный в камеру, должен находиться в таких же условиях освещения, в каких он был вне камеры, что обеспечивается прозрачностью окошка камеры (рис. 1). Представленная листовая камера предназначена для проведения экспериментов с использованием метода открытой системы и имеет размер окошка 25×25 мм, площадь окна 6,25 см^2. На рисунке показан процесс измерения скорости видимого фотосинтеза и интенсивности транспирации на неотделенном от растения листе межсекционного гибрида тополя ‘Э.с.-38’ и сосны обыкновенной. Параметры газообмена и транспирации были измерены на хвое хорошо освещенных побегов второго года жизни. Листья не отделяли от растения перед проведением измерений. В камере размещали без взаимного перекрытия три пары хвоинок согласно методике [6].

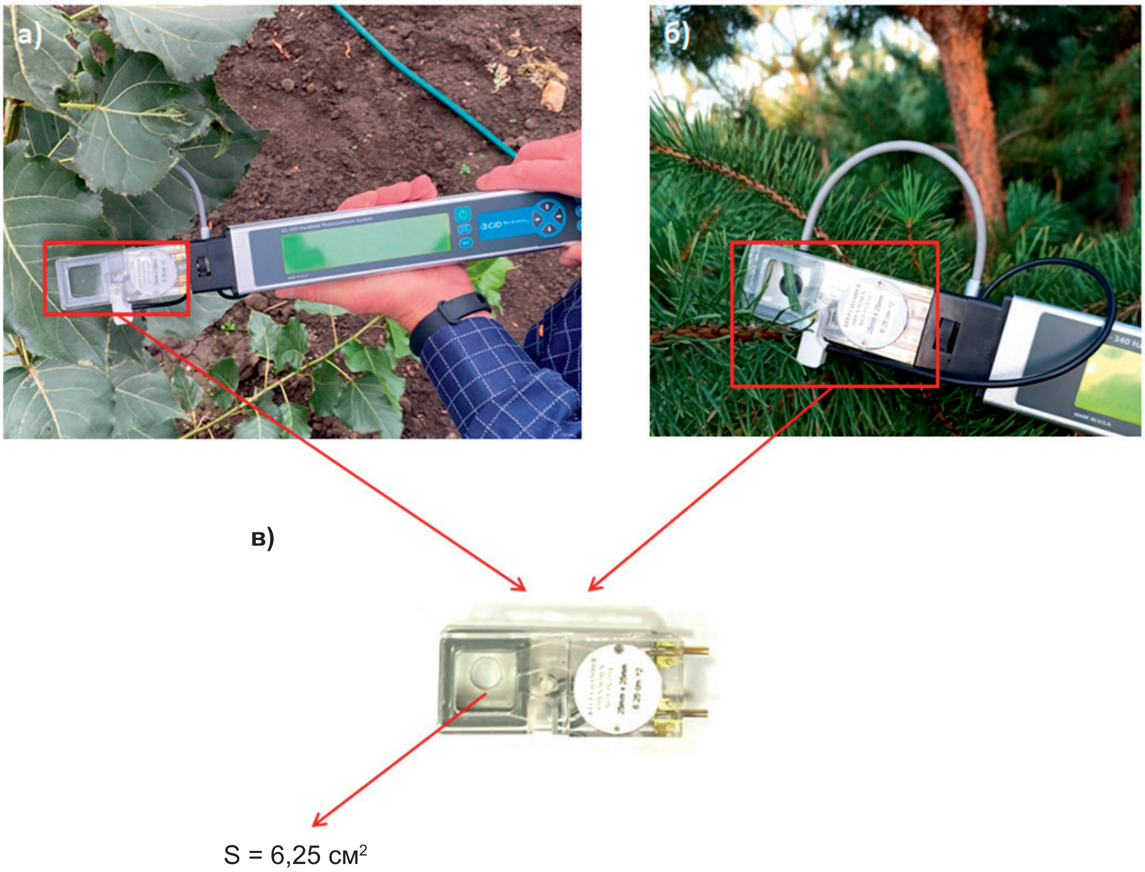

Рис. 1. Измерение параметров газообмена и транспирации листа гибрида тополя ‘Э.с.-38’ (а) и сосны обыкновенной (б) с помощью инфракрасного газового анализатора CI-340 (а); внешний вид листовой камеры для измерения интенсивности фотосинтеза и транспирации у растений (в)

Повторность анализа для каждой точки была 3–5-кратной. Расчет нетто фотосинтеза прибором осуществляли при помощи встроенного программного обеспечения по следующей формуле (1):

$$P_n = -W \times (C_0 - C_i) = -2005.39 \times \frac{V \times P}{T_a \times A} \times (C_0 - C_i)\ (1),$$

где *Pn* – скорость наблюдаемого фотосинтеза для открытых систем, мкмоль/м^2/с;

W – массовый расход молярного потока CO_2 на площадь листа для открытых систем, моль м$^{-2}$ с$^{-1}$;

$C_0(C_i)$ – концентрация CO_2 на входе (выходе) в газоанализатор, мл м$^{-3}$ или мкмоль/моль;

V – скорость потока газа через кювету, л мин$^{-1}$;

P – атмосферное давление, бар;

T_a – температура воздуха, K;

A – площадь листа, см^2.

Статистический анализ проводили с использованием VASSARSTAT (http://vassarstats.net/anova1u.html) для выполнения однофакторного дисперсионного анализа. Все данные выражены в средних значениях ±(СО) SE (стандартное отклонение).

Результаты исследования и их обсуждение

Эксперименты по изучению суточной динамики углекислотного газообмена листа, не отделенного от растения, начинали с 6 часов утра и заканчивали в 18 часов вечера в фазу интенсивного роста. Опыты проводились в середине вегетационного периода 2023 года. Все измерения выполнялись на верхушечных, хорошо освещенных побегах каждого вида древесных растений.

На рисунке 2 представлена суточная динамика видимого фотосинтеза, интенсивности PAR и устьичной проводимости листа растений березы повислой ‘Углянческая 1’.

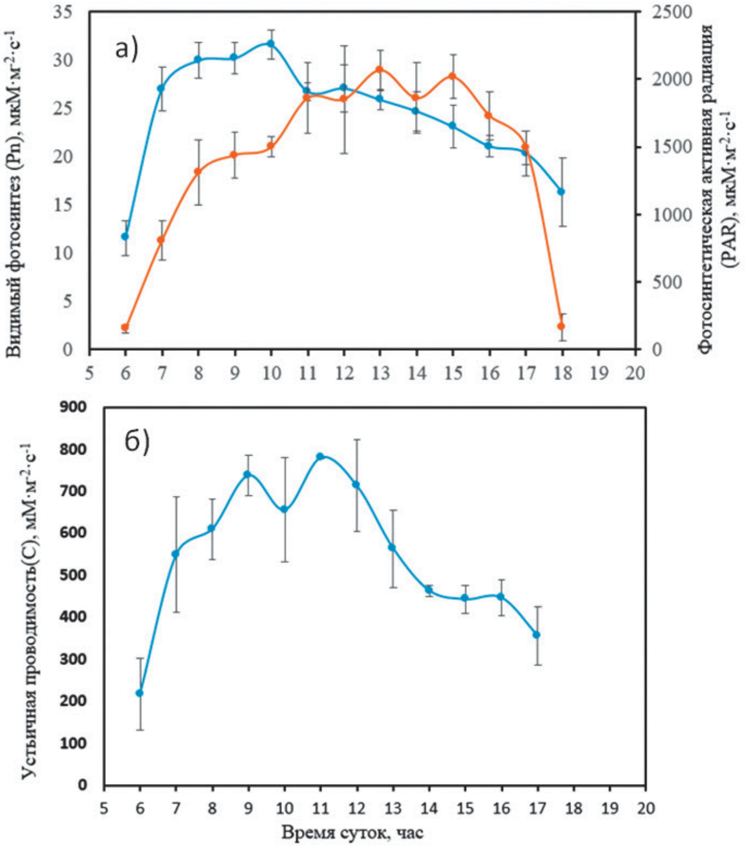

Рис. 2. Дневная динамика видимого фотосинтеза (а, линия синего цвета), интенсивности фотосинтетически активной радиации (а, линия оранжевого цвета) и устьичной проводимости листа (б) у растений березы повислой ’Уг.-1’ (21.08.2023)

Низкий уровень фотосинтетической активности наблюдали в ранние утренние часы с последующим резким возрастанием ассимиляционной активности с 11,6 ± 1,80 до 27,0 ± 2,28 мкмоль CO_2/м^2/с. Максимальные значения *Pn* приходились на 10 часов утра и достигали 31,5 ± 1,50 мкмоль CO_2/м^2/с. В дальнейшем, вплоть до наступления вечернего времени суток, происходило плавное снижение результирующего углекислотного газообмена листа.

Сравнительный анализ суточной динамики *Pn* и потока PAR, представленных на рисунке 2а, обнаруживает их относительное сходство. Очевидно, резкое возрастание показателей видимого фотосинтеза в утренние часы до максимума связано с интенсивным ростом фотосинтетически активной радиации с 154 ± 30,5 до 1498 ± 73,7 мкмоль/м^2/с, то есть поток PAR увеличивался практически в 10 раз. Падение интенсивности солнечного освещения в вечернее время, начиная с 16 часов, сопровождалось аналогичным снижением функциональной активности листа до 16,3 ± 3,51 мкмоль CO_2/м²/с. В середине дня, начиная с 12 и до 16 часов, возрастание потока PAR не приводило к росту видимого фотосинтеза листа у растений березы повислой. Напротив, во второй половине дня происходило плавное ослабление функциональной активности единицы площади листа с 27,1 ± 2,40 до 16,3 ± 3,51 мкмоль CO_2/м²/с. Объяснением такого процесса может являться изменение устьичной проводимости листа потока CO_2, представленное на рисунке 2б.

Как показано на рисунке, начиная с 12 и до 17 часов происходило снижение устьичной проводимости, которое могло приводить к уменьшению снабжения углекислым газом центров карбоксилирования в клетках мезофилла. Кроме того, несмотря на высокий уровень запасов влаги в почве, имеются сведения [11], указывающие на наличие водного дефицита в самих растениях. При этом формирование водного дефицита в растениях происходило в основном в дневное послеполуденное время, когда транспирационные расходы влаги не восполнялись приходом ее из почвы.

Таким образом, суточный ход видимого фотосинтеза у растений березы повислой ‘Уг.-1’ представлен одновершинной кривой с максимумом в утренние часы (31,5 ± 1,50 мкмоль CO_2/м²/с). Среднесуточные значения интенсивности видимого фотосинтеза на 21 августа составляли 24,3 ± 1,88 мкмоль CO_2/м²/с. При этом дневная динамика интенсивности фотосинтеза тесно коррелировала с изменением напряженности комплекса внешних и внутренних факторов.

На рисунке 3а показана дневная динамика результирующего углекислотного газооб-

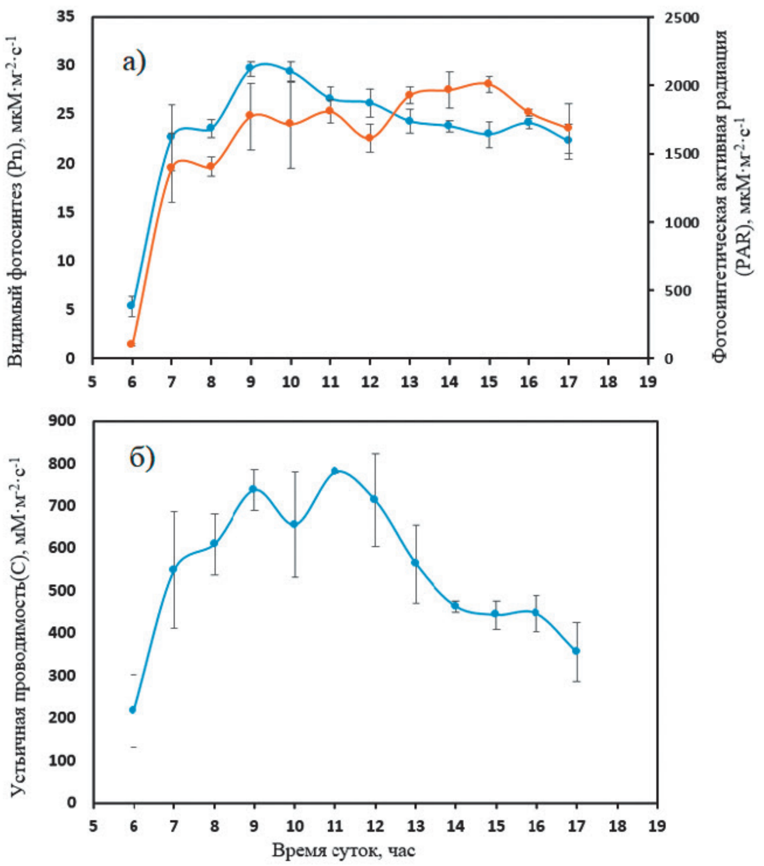

Рис. 3. Суточная динамика видимого фотосинтеза (а, линия синего цвета), интенсивности фотосинтетически активной радиации (а, линия оранжевого цвета) и устьичной проводимости листа (б) у гибрида тополя ‘Э.с.-38’ (10.08.2023)

мена листа у межсекционного гибрида тополя 'Э.с.-38'в середине вегетации.

По характеру дневного хода фотосинтетического усвоения CO_2 у межсекционного гибрида тополя 'Э.с.-38' не обнаруживается существенных различий с подобной динамикой у быстрорастущей березы повислой сорта 'Уг.-1'. Наблюдалось резкое возрастание ассимиляционной активности в утренние часы с максимумом в 10 ч утра (29,4 ± 1,06 мкмоль CO_2/м^2/с) и дальнейшее плавное снижение показателей видимого фотосинтеза во второй половине суток. По данным Ю.Л. Цельникер, средняя эффективность использования PAR на фотосинтез была наиболее высокой и для березы, и для тополя в диапазоне значений интенсивности фотосинтетически активной радиации от 20 до 40 %. В этом диапазоне адаптация фотосинтетического аппарата каждого вида древесных растений к режиму PAR места произрастания наиболее совершенна [5].

В вечерние часы уровень фотосинтетического усвоения CO_2 у гибрида тополя снижался несколько медленнее, чем у березы, и оставался к 17 часам на уровне 22,3 ± 1,80 мкмоль CO_2/м^2/с. Подобный суточный ход показателей *Pn* прежде всего объясняется дневной динамикой потока фотосинтетически активной радиации, которая к концу экспериментального периода практически не отличалась от таковых значений в середине дня и составляла 1683 ± 182,4 мкмоль/м^2/с и не являлась ограничивающим фактором.

Устьичная проводимость листа (*C*) для гибрида тополя 'Э.с.-38' (рис. 3б) напоминает суточный ход анализируемого признака у березы повислой 'Углянческая 1'. У опытных культур березы и тополя выявлена двухвершинная динамика устьичной проводимости листа. При этом первый максимум совпадает с максимальными значениями интенсивности фотосинтеза (9 ч утра), а второй максимум приходится на 11 часов дня. Поскольку взаимосвязь водного режима и фотосинтеза осуществляется прежде всего через устьичную регуляцию, можно предположить, что у березы происходит частичное закрытие устьиц днем, то есть когда «гидравлические соотношения преобладают над фотоактивными реакциями» [5].

Следовательно, результаты, полученные в середине вегетационного периода 2023 года, указывают на однотипный характер суточной динамики видимого фотосинтеза для быстрорастущих древесных пород – березы сорта 'Углянческая 1' и гибрида тополя 'Э.с.-38' в условиях Воронежской области, а их максимальные показатели функциональной активности составляли 31,5 и 29,4 мкмоль CO_2/м^2/с соответственно. Различия между породами наблюдаются лишь по интенсивности и продолжительности нарастания или спада усвоения CO_2 в отдельные периоды суток. Характерно, что для обеих исследуемых пород отмечается высокая идентичность дневных изменений результирующего углекислотного газообмена, хотя измерения были проведены в разные календарные дни (10 и 21 августа).

Если у быстрорастущих древесных пород тополя и березы скорость фотосинтеза достигает максимума рано утром, а затем снижается в ответ на интенсивную транспирацию, то у представителя хвойных пород, сосны обыкновенной, установлен иной ход суточной динамики (рис. 4).

В раннее утреннее время, с 6 до 7 часов, в условиях недостаточной солнечной освещенности параметры углекислотного газообмена хвои сосны показали относительно высокий уровень фотосинтеза (11,9 ± 3,13 мкмоль CO_2/м^2/с), что может указывать на низкий уровень светового насыщения ассимиляционной поверхности хвои у трехлетних растений. В это время суток поток PAR, приходящий на хвоинки в листовой камере, составлял 307 ± 166,5 мкмоль/м^2/с или 13 % от максимальных значений в обеденное время (2332 ± 112,0 мкмоль/м^2/с).

В дальнейшем, к середине дня, происходило интенсивное возрастание функциональной активности до максимальных значений. При этом можно констатировать синхронный рост показателей скорости фотосинтеза и плотности потока PAR, которые увеличивались соответственно на 118 и 629 %. Подобная картина суточной динамики показателей у сосны обыкновенной с максимальными значениями интенсивности фотосинтеза в середине дня получена учеными СИФИБР СО РАН для района Средней Сибири

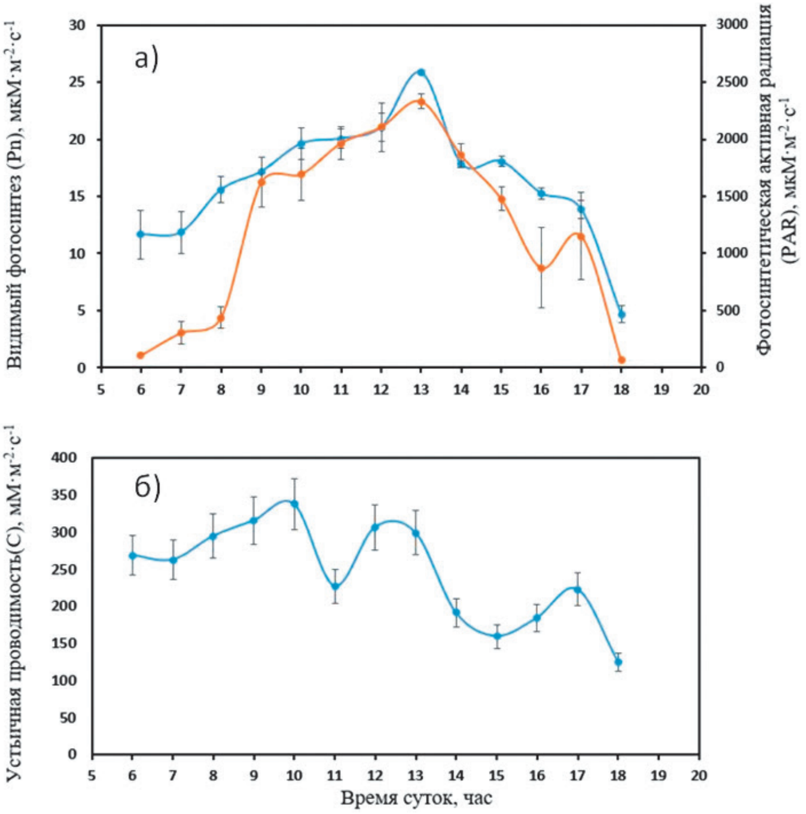

Рис. 4. Параметры суточной динамики видимого фотосинтеза (а, линия синего цвета), интенсивности фотосинтетически активной радиации (а, линия оранжевого цвета) и устьичной проводимости листа (б) у сосны обыкновенной (16.08.2023)

в Иркутской области. При этом суточный ход фотосинтеза оценивался в разные даты сезонных изменений, начиная с ранней весны (20 мая) и заканчивая осенними исследованиями (19 октября) [2].

Сравнительный анализ дневного хода скорости видимого фотосинтеза (рис. 4а) и устьичной проводимости листа потоку углекислого газа (рис. 4б) показал отсутствие коррелятивных связей в суточной динамике анализируемых признаков. Различия между показателями наблюдаются по интенсивности и продолжительности нарастания или спада в отдельные периоды дня. Однако следует выделить утренний период с 6 и до 10 часов, когда дневная динамика *Pn* и потока PAR практически совпадает, то есть устьичное сопротивление поступлению углекислого газа в лист не лимитирует скорость фотосинтеза в утренние часы, когда растения сосны не испытывают водного дефицита.

Выводы

В результате исследований суточной динамики фотосинтетической активности было установлено, что для сосны обыкновенной третьего года жизни в условиях Воронежской области динамика суточных изменений скорости фотосинтеза представлена одновершинной кривой с максимумом функциональной активности (25,9 ± 0,40 мкмоль CO_2/м^2/с) в полдень. Средние значения результирующего углекислотного газообмена единицы площади хвои за световой период составляла 16,3 ± 1,56 мкмоль CO_2/м^2/с. Для растений березы наблюдался низкий уровень фотосинтетической активности в утренние часы с последующим резким возрастанием ассимиляционной активности с 11,6 ± 1,80 до 27,0 ± 2,28 мкмоль CO_2/м^2/с. Максимальные значения *Pn* приходились на 10 часов утра и достигали 31,5 ± 1,50 мкмоль CO_2/м^2/с. В дальнейшем происходило плавное снижение результирующего углекислотного газообмена листа, вплоть до наступления вечернего времени суток. Тополь показал схожую картину суточной динамики фотосинтетической активности с достижением максимума в период 7–10 часов с последующим снижением в ответ на увеличение устьичного сопротивления потоку CO_2 в клетки мезофилла.

Исследование проводилось в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации № 1023013000020–6–4.1.2 «Отбор хозяйственно ценных и устойчивых к изменению климата древесных культур, отличающихся высокой биологической продуктивностью и потенциалом секвестрации углерода с учетом региональных почвенно-климатическим особенностей для реализации лесоклиматических проектов (FZUR-2023–0002)».

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Болондинский, В.К. Исследование влияния абиотических факторов на процессы газообмена сосны обыкновенной / В.К. Болондинский // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – 2018. – Т. 29, № 2. – С. 8–29. – DOI 10.21513/0207-2564-2018-2-08-29. – EDNXVALID.
2. Головко, Т.К. Фотосинтез, дыхание и тепловая диссипация энергии в листьях двух фенотипов *Plantago media* L. в природных условиях / Т.К. Головко, И.Г. Захожий, М.А. Шелякин [и др.] // Физиология растений. – 2022. – Т. 69, № 6. – С. 652–664. – DOI: 10.31857/S0015330322060082. – EDN VFIOVO.
3. Давыдов, В.А. Интенсивность фотосинтеза и транспирации в онтогенезе яровой пшеницы в связи с освещенностью и температурой / В.А. Давыдов // Сельскохозяйственная биология. – 2010. – Т. 45, № 1. – С. 69–74.
4. Сазонова, Т.А. Влияние водного дефицита листа на фотосинтез березы повислой / Т.А. Сазонова, В.К. Болондинский, В.Б. Придача, Е.В. Новичонок // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2016. – № 10 (часть 4). – С. 595–597. – EDN WWRTYZ.
5. Цельникер, Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений / Ю.Л. Цельникер. – М. : Наука, 1978. – 215 с.
6. Falge, E. Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements / E. Falge, D. Baldocchi, J. Tenhunen [et al.] // Agricultural and Forest Meteorology. – 2002. – Vol. 113, no. 1-4. – P. 53–74.
7. Giasson, M.A. Soil respiration in a northeastern US temperate forest: a 22-year synthesis / M.A. Giasson, A.M. Ellison, R.D. Bowden [et al.] // Ecosphere. – 2013. – Vol. 4, no. 11. – P. 1–28.
8. Lutz, J.A. Global importance of large-diameter trees / J.A. Lutz, T.J. Furniss, D.J. Johnson [et al.] // Global Ecology and Biogeography. – 2018. – Vol. 27, no. 7. – P. 849–864. – DOI: https://doi.org/10.1111/geb.12747.
9. Luyssaert, S. Old-growth forests as global carbon sinks / S. Luyssaert, E.D. Schulze, A. Börner [et al.] // Nature. – 2008. – Vol. 455, no. 7210. – P. 213–215. – DOI: 10.1038/nature07276.
10. Mildrexler, D.J. Large trees dominate carbon storage in forests east of the cascade crest in the United States Pacific Northwest / D.J. Mildrexler, L.T. Berner, B.E. Law [et al.] // Frontiers in Forests and Global Change. Sec. Forest Management – 2020. – Vol. 3. – P. 127. – DOI: https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.594274.
11. Sazeides, C.I. Coupling photosynthetic measurements with biometric data to estimate gross primary productivity (GPP) in Mediterranean pine forests of different post-fire age / C.I. Sazeides, A. Christopoulou, N.M. Fyllas // Forests. – 2021. – Vol. 12, no. 9. – P. 1256.
12. Stephenson, N.L. Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size / N.L. Stephenson, A.J. Das, R. Condit [et al.] // Nature. – 2014. – Vol. 507, no. 7490. – P. 90–93.
13. Wehr, R. Seasonality of temperate forest photosynthesis and daytime respiration / R. Wehr, J.W. Munger, J.B. McManus [et al.] // Nature. – 2016. – Vol. 534, no. 7609. – P. 680–683.
14. Zhirenko, N.G. Photosynthetic gas exchange in seedlings of *Hopea odorata* Roxb (South Vietnam) / N.G. Zhirenko, M. Vu, V.T. Nguyen, J.A. Kurbatova // Environmental Dynamics and Global Climate Change. – 2023. – Vol. 14, no. 2. – P. 102–115. – DOI: 10.18822/edgcc429889. – EDN SCRQII.

REFERENCES

1. Bolondinskij V.K. Issledovanie vliyaniya abioticheskix faktorov na processy` gazoobmena sosny` oby`knovennoj [Study of the influence of abiotic factors on gas exchange processes in Scots pine]. *Problemy`*

e`kologicheskogo monitoringa i modelirovaniya e`kosistem [Problems of environmental monitoring and ecosystem modeling], 2018, vol. 29, no. 2, pp. 8–29. DOI 10.21513/0207-2564-2018-2-08-29. – EDNXVALID. (In Russian).

2. Golovko T.K., Zaxozhij I.G., Shelyakin M.A., Silina E.V., Tabalenkova G.N., Malyshev R.V., Dal'ke I.V. Fotosintez, dy`xanie i teplovaya dissipaciya e`nergii v list`yax dvux fenotipov *Plantago media* L. v prirodny`x usloviyax [Photosynthesis, respiration and thermal energy dissipation in leaves of two phenotypes of *Plantago media* L. under natural conditions], *Fiziologiya rastenij [Plant Physiology],* 2022, vol. 69, no. 6, pp. 652–664. DOI: 10.31857/S0015330322060082. EDN VFIOVO. (In Russian).
3. Davy`dov V.A. Intensivnost` fotosinteza i transpiracii v ontogeneze yarovoj pshenicy v svyazi s osveshhennost`yu i temperaturoj [The intensity of photosynthesis and transpiration in the ontogenesis of spring wheat in connection with illumination and temperature]. *Sel`skoxozyajstvennaya biologiya [Agricultural biology]*, 2010, vol. 45. no. 1, pp. 69–74. (In Russian).
4. Sazonova T.A., Bolondinskij V.K., Pridacha V.B., Novichonok E.V. Vliyanie vodnogo deficita lista na fotosintez berezy` povisloj [Effect of leaf water deficiency on silver birch photosynthesis]. *Mezhdunarodny`j zhurnal prikladny`x i fundamental`ny`x issledovanij [International Journal of Applied and Basic Research]*, 2016, no. 10-4, pp. 595–597. EDN WWRTYZ. (In Russian).
5. Cel`niker Yu.L. Fiziologicheskie osnovy` tenevy`noslivosti drevesny`x rastenij [Physiological basis of shade tolerance of woody plants]. Moscow, Science, 1978, 215 p. (In Russian).
6. Falge E., Baldocchi D., Tenhunen J. Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, vol. 113, no. 1-4, p. 53–74.
7. Giasson M.A.,. Ellison A.M, Bowden R.D. Soil respiration in a northeastern US temperate forest: a 22-year synthesis. *Ecosphere*, 2013, vol. 4, no. 11, pp. 1–28.
8. Lutz J.A., Furniss T.J., Johnson D.J. [et al.]. Global importance of large-diameter trees. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, vol. 27, no. 7, pp. 849–864. DOI: https://doi.org/10.1111/geb.12747.
9. Luyssaert S., Schulze E.D., Börner A., Knohl A., Hessenmöller D., Law B.E., Ciais P., Grace J. Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 2008, vol. 455, no. 7210, pp. 213–215. DOI: 10.1038/nature07276.
10. Mildrexler D.J., Berner L.T., Law B.E., Birdsey R.A. Moomaw W.R. Large trees dominate carbon storage in forests east of the cascade crest in the United States Pacific Northwest. *Frontiers in Forests and Global Change*, *Sec. Forest Management,* 2020, vol. 3, p. 127. DOI: https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.594274.
11. Sazeides C.I., Christopoulou A., Fyllas N.M. Coupling photosynthetic measurements with biometric data to estimate gross primary productivity (GPP) in Mediterranean pine forests of different post-fire age. *Forests*, 2021, vol. 12, no. 9, p. 1256.
12. Stephenson N.L., Das A.J., Condit R., Russo S.E. [et al.]. Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature*, 2014, vol. 507, no. 7490, pp. 90–93.
13. Wehr R., Munger J.W., McManus J.B. Seasonality of temperate forest photosynthesis and daytime respiration. *Nature*, 2016, vol. 534, no. 7609, pp. 680–683.
14. Zhirenko N.G., Vu M., Nguyen V.T., Kurbatova J.A. Photosynthetic gas exchange in seedlings of *Hopea odorata* Roxb. (South Vietnam). *Environmental Dynamics and Global Climate Change*, 2023, vol. 14, no. 2, pp. 102–115. DOI: 10.18822/edgcc429889. EDN SCRQII.

Статья поступила в редакцию 31.05.2024