


На правах рукописи



БОЛОНДИНСКИЙ ВИКТОР КОНСТАНТИНОВИЧ

**ДИНАМИКА CO_2 -ГАЗООБМЕНА ПОБЕГОВ
СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ
СРЕДНЕТАЕЖНОЙ ЗОНЫ**

03.00.12 — физиология и биохимия растений

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Петрозаводск

2004

Работа выполнена в лаборатории физиологии и цитологии
древесных растений Института леса Карельского НЦ РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук,
старший научный сотрудник
Кайбияйнен Лев Константинович

Официальные
оппоненты: доктор биологических наук,
профессор
Курец Владимир Константинович
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник,
Тужилкина Валентина Васильевна

Ведущая организация: Институт Лесоведения РАН

Защита диссертации состоится 21 декабря 2004 г. в
14.15 часов на заседании Диссертационного совета К 002.035.01
в Институте биологии Карельского научного центра РАН
по адресу: 185910. Петрозаводск, Пушкинская, 11.
факс (8142) 769810

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Карельского
научного центра

Автореферат разослан "____" ноября 2004 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Л.В. Топчиева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

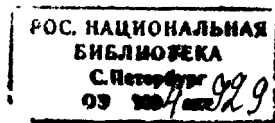
Актуальность темы. Интерес к биогенному циклу углерода обусловлен глубокой озабоченностью мирового сообщества ростом концентрации углекислого газа в атмосфере и угрозой изменения климата. Поэтому получение новых и уточнение существующих оценок компонентов глобального цикла углерода является актуальной задачей (Исаев и др., 1993). Измерения СОг-газообмена позволяют не только оценить депонирование углекислоты в лесных ценозах в результате фотосинтеза, но и с помощью моделирования провести прогнозирование стока СО₂ в связи с глобальным повышением температуры и концентрации СО₂ (Мокроносов, 1994).

Сосна обыкновенная является основной лесообразующей породой Европейского севера. Несмотря на большое количество исследований до сих пор нет однозначного ответа насколько леса могут сбалансировать мощные промышленные выбросы углекислого газа в атмосферу. Одна из причин этого — недостаточность наших знаний о поглощении углекислоты деревьями в естественных условиях и влиянии на этот процесс основных факторов среды.

Цели и задачи исследований. Цель работы - исследовать динамику СО₂-газообмена побегов сосны в течение вегетационного периода в условиях южной Карелии.

В задачи работы входило:

1. Исследовать суточную динамику СОг-газообмена побегов сосны обыкновенной и влияние на нее внешних и внутренних факторов.
2. Создать модель потенциального СОг-газообмена побега как функцию факторов внешних среды.
3. Изучить эколого-физиологические особенности СОг-газообмена сосны обыкновенной и определить оптимальные для фотосинтеза сосны обыкновенной интервалы освещенности и температуры воздуха в сезонном ходе вегетации.
4. Исследовать сезонный ход СОг-газообмена на протяжении вегетации в различных типах леса. Дать оценку годового стока углерода на модельное дерево в сосняке черничном свежем в условиях южной Карелии.



Научная новизна. Впервые для условий северо-запада средней подзоны европейской тайги проведены длительные непрерывные исследования CO_2 -газообмена у побегов сосны обыкновенной в различных типах леса.

Произведена оценка потенциальных возможностей фотосинтеза как функции факторов внешней среды при естественной концентрации CO_2 .

Осуществлены синхронные измерения CO_2 -газообмена в течение вегетации в 3 типах леса и рассчитан сток CO_2 на протяжении летних и осенних месяцев.

Дана оценка чистого поглощения CO_2 и расхода на ночное дыхание за вегетацию у однолетних побегов и текущего прироста в сосняке черничном свежем для двух лет.

Практическая значимость работы. Результаты комплексного изучения CO_2 -газообмена могут быть положены в основу концептуальных и функционально-динамических моделей продукционного процесса.

Результаты по годовому стоку CO_2 требуются для составления регионального баланса углерода.

Ряд методических приемов, опробованных в работе, может быть применен как при измерении CO_2 -газообмена, так и при математической обработке материала.

Данные о сезонной динамике CO_2 -газообмена, о влиянии на него низких температур, взаимосвязи фотосинтеза и водного режима могут быть использованы при преподавании спецкурсов в ВУЗах.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены на международных конференциях: Проблемы физиологии растений Севера (Петрозаводск, 2004)., V Съезд о-ва физиологов растений и международная конференция «Физиология растений - основа фитобиотехнологии» (Пенза, 2003), Стационарные лесоэкологические исследования: методы, итоги, перспективы (Сыктывкар, 2003), Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии (г. Пушино, Московская область 2003), Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке (Сыктывкар, 2001), Лесные стационарные исследования:

Методы, результаты, перспективы (Москва, 2001), Годичное собрание Всероссийского общества физиологов растений (Уфа, 2001), Реакция растений на глобальные и региональные изменения природной среды (Иркутск, 2000), Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии (Пушино, 2000), Физиология растений - наука III тысячелетия (Москва, 1999), Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии (Петрозаводск, 1999), а также на других Всесоюзных и региональных конференциях 1980-1990 годов.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 50 научных работ, включая 12 статей.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 274 источника, в том числе 128 на иностранных языках. Работа изложена на 199 страницах, содержит 43 рисунка, 24 таблицы, приложение.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы.

История изучения фотосинтеза и дыхания древесных растений насчитывает более 100 лет. С 1891 по 1981 г.г. опубликовано свыше 600 статей по CO_2 -газообмену хвойных (binder, 1979, 1981). За последние 20 лет это количество возросло более чем в 3 раза. Анализ литературных данных по CO_2 -газообмену сосны и других хвойных пород показал, что сравнительно мало работ выполнены в полевых условиях длительное время (Polster, Fuchs, 1963; Tranquillini, 1959a, 1959b; Neuwirth, 1974; Kunstle, Mitscherlich, 1975, 1976; Troeng, binder, 1982a, 1982b, Korpilahi, 1988, Hari et al., 1999). Подавляющее большинство исследований последнего десятилетия проводились при повышенной концентрации CO_2 (Ceulemans, Mousseau, 1994; Tissue et al, 1997, Jach, Ceulemans, 2000). В России длительные комплексные исследования CO_2 -газообмена сосны проводились в Ярославской и Иркутской областях (Молчанов, 1983, 1993, Щербатюк и др., 1991, Суворова и др., 2002), в республике Коми (Бобкова и др., 1993, Тужилкина и др., 1998, Загирова, 1999,2003).

За малым исключением результаты исследований CO_2 -газообмена фрагментарны и трудно сопоставимы. Недостаток сведений о суточной и сезонной динамике фотосинтеза сосны обыкновенной и других видов в значительной мере вызван сложностью проведения длительного автоматизированного эксперимента, дающего наиболее полную и достоверную информацию (Кайбияйнен, 1979). Влияние внешних и внутренних факторов на динамику CO_2 -газообмена сосны в растительном сообществе остается до сих пор слабо изученным вопросом, как и общая картина углеродного баланса на уровне лесного фитоценоза.

Глава 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКИ ИССЛЕДОВАНИЯ.

Исследования проводились на базе полевого стационара Института леса КНЦ РАН, расположенного в 50 км к северу от г. Петрозаводска ($62^{\circ}13'$ с.ш. и $34^{\circ}10'$ в.д.). Район исследований относится к средней подзоне европейской тайги и имеет следующие климатические характеристики (Романов, 1961): среднегодовая температура воздуха $+2,4^{\circ}\text{C}$, 105 дней имеют температуру выше $+10^{\circ}\text{C}$. Годовое количество осадков 680 мм.

Изучение CO_2 -газообмена проводилось в сосняках, входящих в экологический ряд сосновых древостоев с различным уровнем залегания грунтовых вод (Казимиров и др., 1977). Сосняк черничный свежий по производительности относится ко П-Ш классу бонитета. Уровень грунтовых вод (h) колебался от 0,9 м (май) до 1,9 м (август-сентябрь). Средний возраст, высота и диаметр составляют соответственно 60 лет, 16 м и 18 см. Исследуемое 55-летнее дерево имело высоту 14 м, диаметр 16 см, хорошо развитую корневую систему с якорными корнями, достигающими водоносных слоев. Сосняк вересковый по производительности относится к IV классу бонитета. Средний возраст 35 лет, $h=2,3-2,5$ м. Экспериментальное дерево имело возраст 20 лет, высоту 2,3 м, диаметр 4 см и поверхностную корневую систему в слое почвы 0-30 см. Сосняк кустарничково-долгомошный относится к IV классу бонитета. Средний возраст 80 лет, $h=0.4-0.8$ м. Экспериментальное дерево имело возраст 55 лет, высоту 7 м, диаметр 8 см. Сосняк лишайни-

ковый относится к V классу бонитета. Средний возраст, диаметр и высота составляют соответственно 30 лет, 7,3 см, 5,2 м. Уровень грунтовых вод ниже 6 м. Исследования проводили на 6 деревьях 20-35-летнего возраста, занимающих разное положение в пологе древостоя.

Для непрерывной автоматической регистрации CO_2 -газообмена побегов сосны использовалась 6-канальная автоматическая установка на базе инфракрасного газоанализатора. Для быстрого получения точных газовых смесей для градуировки газоанализатора было сконструировано устройство, представляющее собой упрощенный вариант (Болондинский, 1987) измерительного комплекса В.М. Оя и Б.Х. Расулова (1981). По каждому каналу снималось примерно 10 показаний в час. В 1977 г. рассчитывались средние получасовые значения CO_2 -газообмена. В 1978 г. и последующие годы усреднение осуществлялось за час. Расчет велся на сухую массу хвои в $\text{мг CO}_2/\text{г}^*\text{час}$. Относительная погрешность измерений составляла около 12 %. Ассимиляционные камеры полуоткрытого типа устанавливали с южной стороны кроны на побегах 4-5-ой мутовок, а в сосняке черничном также на побегах 15-16 мутовок. Синхронно с фотосинтезом автоматически регистрировали интенсивность падающей солнечной радиации над пологом леса и на уровнях установленных камер. Микрометеорологические исследования в фитоценозе проводили по стандартным методикам. В 1990-2003 гг. CO_2 -газообмен исследовался в указанных типах леса также с помощью портативной системы LI-6200 (фирма LI-COR, США).

Длительные исследования CO_2 -газообмена побегов сосны обыкновенной проводились нами с 1977 по 1995 гг. Наиболее тщательно с минимальным количеством пропусков, не превышающими 1-2 суток в месяц, CO_2 -газообмен измерялся в 1977 году с 18 апреля по 30 октября, в 1978 году с 4 апреля по 28 ноября и в 1979 году с 20 марта по 20 октября в сосняке черничном свежем, с июня по сентябрь 1982-1984 г.г. - в сосняке лишайниковом. Синхронные измерения в сосняках черничном свежем, вересковом и кустарничково-долгомошном осуществлялись в 1989-1990 г.г. с мая по ноябрь.

Глава 3. Суточная динамика фотосинтеза.

Зависимость CO₂-газообмена от внешних факторов среды

Изучение суточной динамики CO₂-газообмена показало, что суточный ритм фотосинтеза тесно скоррелирован с ритмами освещенности (I), температуры (T) и дефицита водяного пара в воздухе (D). Для анализа зависимости CO₂-газообмена побегов от внешних факторов среды был применен метод огибающей кривой, характеризующей оптимальные возможности фотосинтетического аппарата при различных значениях фактора (Webb, 1972, Вознесенский, 1977).

Моделирование световых кривых фотосинтеза производили методом нелинейного регрессионного анализа с использованием функции Микаэлиса-Ментен (Кайбияйнен и др., 1995):

$$P(I(t)) = R + P_{\max} \cdot I(t)/(I(t) + b) \quad (1)$$

где R — дыхание побега; P_{max} - интенсивность фотосинтеза при насыщающем свете; b - параметр, характеризующий скорость насыщения световой кривой; t - время.

Расчитанные экологические световые кривые характеризуют потенциальную ассимиляционную способность в конкретный период вегетации. В весенний период параметр «b», характеризующий наклон световой кривой, наименьший, т. е. хвоя более эффективно использует свет, особенно в ранние утренние часы.

Таблица 1

Параметры световых кривых фотосинтеза и внешние условия для различных периодов второго года измерений CO₂-газообмена однолетних побегов в сосняке черничном свежем (1978 г).

Период измерений	N	T _{сред} °C	D _m Па	Параметры моделей			
				R	P _{max}	b	r ²
5.04-28.04	304	1,3	940	-0,10	1,47	27,8	0,94
4.05-20.05	182	5,8	1671	-0,21	9,13	33,6	0,96
21.05-8.08	721	13,2	1773	-0,19	15,4	29,7	0,96
9.08-9.09	335	10,8	565	-0,20	10,2	28,1	0,95
10.09-17.10	543	3,7	511	-0,20	5,11	53,6	0,95

Примечание. N - количество отобранных наблюдений для построения модели, D_m - максимальный дефицит водяного пара в воздухе, r² коэффициент детерминации.

Уровень плато (P_{\max}) тесно связан с фенофазами развития сосны и имеет наибольшее значение в период интенсивного роста. Весной и осенью P_{\max} световой кривой снижается (табл. 1). Показано более эффективное использование света побегом в нижней части кроны при низкой освещенности (до 20 Вт/м^2). В диапазоне солнечной радиации $20\text{-}800 \text{ Вт/м}^2$ квантовый выход фотосинтеза выше у световой хвои. Исследование параметров световых кривых у побегов деревьев, разных классов роста в несомкнутом сосняке лишайниковом показало повышение эффективности использования света с ухудшением световых условий побега, что свидетельствует об адаптации фотосинтетического аппарата к условиям произрастания. Средние величины светового компенсационного пункта (КП) у сосны в черничнике свежем составляют в верхней части кроны $3,7\text{-}13,8 \text{ Вт/м}^2$ (ФАР $6,5\text{-}24,3 \text{ мкмоль/м}^2\text{с}$), в нижней части кроны - $3,1\text{-}22,1 \text{ Вт/м}^2$ (ФАР $8,7\text{-}61,9 \text{ мкмоль/м}^2\text{с}$). Величины КП сильно зависят от темнового дыхания. Наименьшие величины утреннего КП у световой и темновой хвои составили $3,5$ и 3 Вт/м^2 соответственно. Период положительного CO_2 -газообмена у световой хвои в зависимости от температуры и фазы развития на $1\text{-}1,5$ часа длиннее, чем у теневой хвои. Характер световых кривых фотосинтеза отражает результат адаптации растений как к условиям обитания, так и существующему режиму солнечной радиации (Цельникер, 1978).

Температурный минимум CO_2 -газообмена зафиксирован в апреле при $-8 \text{ }^\circ\text{C}$. Зависимость фотосинтеза от температуры искали в виде:

$$\begin{aligned}
 P(T) &= 0, \text{ если } T < a_2 \text{ и} \\
 P(T) &= P_{\max} \cdot (1 - \exp(-a_1 \cdot (T - a_2))), \text{ если } T \geq a_2
 \end{aligned}
 \tag{2}$$

Наблюдается сильная зависимость фотосинтеза от температуры в интервале от -5 до $5 \text{ }^\circ\text{C}$. Ночные заморозки оказывают тормозящее воздействие на CO_2 -газообмен. Рассчитанная температурная зависимость CO_2 -газообмена на протяжении всей вегетации имеет вид кривой с насыщением в области высоких для нашего региона температур. Уменьшение фотосинтеза в ряде случаев при температуре $22\text{-}28 \text{ }^\circ\text{C}$ было обусловлено засухой или внутренними факторами.

В экспериментах с контролируруемыми условиями (Korpilahti, 1988) температурная кривая близка к полученной нами.

Исследование ночного дыхания показывает, что его можно описать экспоненциальной функцией от температуры. Параметры зависимости $R(T)$ могут сильно изменяться от фенофазы развития сосны. Наиболее сильное дыхание наблюдается в периоды наиболее интенсивного роста побегов. Коэффициенты корреляции при расчете зависимостей дыхания от температуры составляли 0,64-0,79. Трудно получить приемлемую зависимость даже для несколько суток, что говорит о сильном влиянии на дыхание метаболических процессов.

Метод срезов поверхности бикубической сплайн-функции $P(I,T)$ позволил уточнить температурный и световой оптимумы фотосинтеза у побегов сосны обыкновенной (рис.1). Световой и температурный оптимумы CO_2 -газообмена достаточно широки и изменяются на протяжении вегетации. Для весеннего периода световой оптимум лежит в пределах 180-760 Вт/м², температурный - 5,5-25,5 °С. В летний период происходит некоторое сужение зоны оптимумов. Световой оптимум имеет границы 280-640 Вт/м², температурный — 8,2-24 °С. В осенний период верхняя граница светового оптимума не достигается. У температурного оптимума она составляет 14 °С. Нижняя граница температурного оптимума находится за пределами -2 °С, то есть фотосинтетический аппарат в осенний период эффективно функционирует при низких температурах. Изменение светового и температурного оптимумов на протяжении вегетации свидетельствует об адаптации фотосинтетического аппарата к изменяющимся факторам внешней среды.

В весенний и летний периоды при значениях D более 2000 Па фотосинтез снижался почти в три раза по сравнению с максимальными величинами. Максимальные значения фотосинтеза наблюдаются в весенний период при 350-450 Па, в летний период при 50-150 Па, осенью - при 300-400 Па. Для аппроксимации $P(D)$ мы использовали функцию:

$$P = c_1 / (1 + a_2 \cdot D) \quad (3)$$

$$c_1 = P_{D=0} = P_{max}, \quad c_2 - \text{параметр, имеющий размерность Па}^{-1}.$$

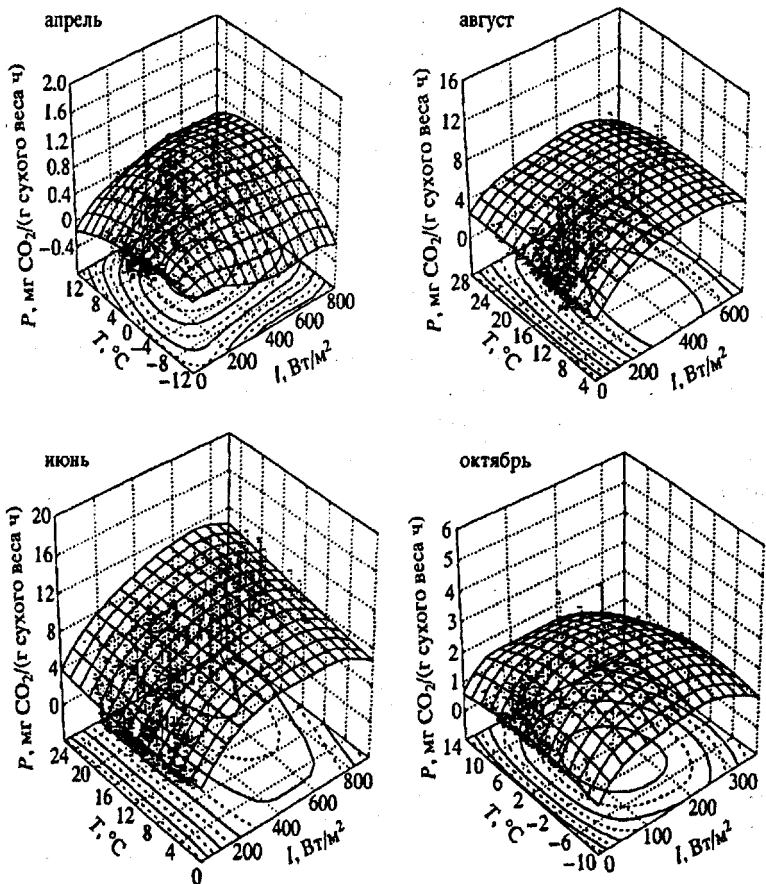


Рис. 1. Экспериментальные значения фотосинтеза, поверхности сплайн-функций $P(I, T)$ и контуры срезов этих поверхностей. Верхний срез - область температуры воздуха (Т) и освещенности (И), в которой фотосинтез (Р) достигает оптимальных значений. Однолетний побег в верхней части кроны в сосняке черничном свежем. Измерения 1978 г.

В сосняке черничном свежем не удалось выявить зависимости CO_2 -газообмена от влажности почвы на протяжении трех сезонов измерений. Влажность почвы в слое 0-20 см до 4% по весу не приводит к явному снижению фотосинтеза, так как снабжение дерева влагой берут на себя корни, находящиеся в водоносных слоях. В сосняках лишайниковом и вересковом у подроста наблюдается сильное снижение CO_2 -газообмена в период почвенной засухи. Избыток влаги в почве (сосняк кустарничково-долгомощный) также отрицательно сказывается на CO_2 -газообмене и ведет к снижению суточной продуктивности фотосинтеза.

На основе полученных экологических зависимостей фотосинтеза от освещенности, температуры и дефицита водяного пара в воздухе для трех периодов вегетации были созданы модели потенциального фотосинтеза (Korpilahti, 1988):

$$P_{\text{пот.}} = f_1(I, t) \cdot f_2(T, t) \cdot f_3(D, t) \quad (4),$$

где $f_1(I, t) \cdot f_2(T, t) \cdot f_3(D, t)$ - функции, описывающие зависимость ассимиляции от солнечной радиации, температуры и дефицита водяных паров воздуха соответственно (уравнения 1-3).

Наблюдаемый фотосинтез описывали уравнением:

$$P = P_{\text{пот.}} * f_4(W(t), T(t)) \quad (5),$$

где $f_4(W(t), T(t))$ - описывает внутреннюю регуляцию (w), которая в наибольшей мере определяется температурой и водным дефицитом в стволе дерева.

Анализ суточной динамики наблюдаемого фотосинтеза на фоне рассчитанного потенциального ($P_{\text{пот.}}$) показал, что эффективное поглощение CO_2 (90-100% от $P_{\text{пот.}}$) имеет место в весенний период (28% от всего периода в 31 день), в летний - 9% (71 день) и в осенний - 12% (56 дней). Причиной значительного снижения наблюдаемого фотосинтеза является воздействие эндогенных факторов, в частности устойчивого ограничения. Оценка внутренней регуляции CO_2 -газообмена ($P_{\text{набл.}}/P_{\text{пот.}}$) на протяжении вегетационного сезона показала, что средняя величина w для весеннего, летнего и осеннего периодов составляет соответственно 0,57, 0,49 и 0,42.

Глава 4. Суточная динамика CO₂-газообмена.

Влияние внутренних факторов.

Анализ временного хода CO₂-газообмена в различных типах леса на протяжении нескольких сезонов вегетации позволил выявить 3 типа суточной динамики. В первом случае наблюдается хорошая корреляция фотосинтеза и освещенности (пасмурные дни, солнечные дни осенью). Второй тип динамики с утренним подъемом и последующим длительным спадом фотосинтеза реализуется при засухе, преимущественно в суходольных сосняках. Третий тип характеризуется появлением новых максимумов после утреннего падения фотосинтеза и фиксировался у высоких деревьев в сосняке черничном свежем большей частью в мае-июне в дни с большими перепадами ночных и дневных температур. Предутренние температуры около 0 °С у сосны относятся к зоне закалки (Курец и др., 2000) Закаливающим температурам свойственно стимулирующее воздействие на метаболизм растения. Оно направлено на повышение устойчивости и усиливает активность аттрагирующих центров (Дроздов и др., 1984). Под воздействием солнечных лучей при переходе в фоновую зону, температура уже не ограничивает скоростей реакций, и увеличение «запроса» стимулирует фотосинтез. Именно в это время наблюдались очень высокие для сосны значения фотосинтеза (15-18 мг). В возникновении колебаний определенную роль может играть и взаимозатенение хвои на побеге (Nagi et al., 1996), при уменьшении освещенности в затененной области, может происходить индуцированная реакция устьиц и у освещенной части листа (Beyschlag, Eckstein, 1998, Kuppers et al., 1999).

Проведенный при исследовании ритмической структуры процесса фотосинтеза спектральный и Фурье анализ показал наличие значимой гармоникой с периодом 12 часов. Так как данная гармоника отсутствует в суточных ритмах освещенности, температуры и относительной влажности воздуха, это говорит об эндогенной природе дневного угнетения фотосинтеза. Для количественной оценки степени согласованности ритмов CO₂-газообмена с ритмами внешней среды по их фазам и амплитудам

мы использовали взаимокорреляционный анализ временных рядов (Бокс, Дженкинс, 1974). Величины текущих коэффициентов взаимной корреляции R и I , R и T , R и N для дней без видимых трендов процессов были довольно высоки и лежали в пределах от 0,7 до 0,85. Анализ текущих коэффициентов взаимной корреляции и акрофаз ритмов показал, что максимум CO_2 -газообмена реализуется в среднем на 2 часа раньше, чем максимум солнечной радиации, на 3-4 часа раньше, чем дневной температурный максимум. Небольшие вариации сдвигов акрофаз во времени у физиологических процессов являются свидетельством циркадности их ритмов (Кайбияйнен, 1979).

Наиболее тесно связан CO_2 -газообмен с водным режимом дерева. Проводилось исследование динамики фотосинтеза и водного потенциала побегов (Ψ). Несмотря на то, что в сосняке черничном свежем в условиях достаточного почвенного увлажнения $\Psi_{\text{почвы}}$ не опускался ниже -0,05 МПа (Кайбияйнен, Сазонова, 1993), во время атмосферной засухи деревья испытывали легкий водный стресс (Ψ_{max} колебался от -0,35 до -0,68 МПа). По мере снижения Ψ_{max} , а так же Ψ_{min} в первый максимум фотосинтеза сдвигается на более ранние часы и уменьшается вероятность появления второго послеполуденного максимума. В первой половине дня обычно наблюдалась достаточно сильная отрицательная корреляционная связь R и Ψ , но начиная с $\Psi = -1,0 \pm 0,1$ МПа происходило устойчивое снижение CO_2 -газообмена. Как правило это было связано с ростом устьичного сопротивления (Веселков, Тихов, 1986). Для наших условий Ψ не опускается во всех типах леса ниже -1,6 МПа (Сазонова, Власкова, 1987, Кайбияйнен, Сазонова, 1993) - величины, за пределами которой у побегов происходит кавитация и значительно возрастает возможность эмболии (Sperry, 2000). Таким образом, устьичное ограничение фотосинтеза начинается задолго до достижения этих критических значений.

Анализ изменений CO_2 -газообмена в дневные часы при малых флуктуациях внешних условий показывает, что далеко не во всех случаях их можно объяснить снижением или увеличением устьичного сопротивления (r_s). Эксперименты по изучению

газообмена у деревьев разного класса роста, внешних и внутренних факторов в сосняке вересковом в конце августа 1990 г. показали, что фотосинтез при освещенностях выше 100 Вт/м^2 в основном определялся величиной и динамикой изменения мезофильного сопротивления (r_m), которое более чем в 5 раз превосходило r_s (табл. 2).

$$r_m = (C_a - C_x)/P - (r_a + r_s), \quad (6),$$

где P - фотосинтез, C_a и C_x - концентрации углекислого газа в атмосфере и в хлоропластах соответственно; r_a - диффузионное сопротивление для молекул CO_2 в пограничном слое хвоинки не превышало $0,5 \text{ с/см}$.

Наблюдается тенденция к постоянству отношений межклеточной концентрации CO_2 к концентрации CO_2 в окружающем воздухе, а также показателя продуктивности транспирации, что подтверждает теорию оптимизации фотосинтеза. При восходе и заходе солнца основную роль играло устьичное сопротивление.

Оценка значений устьичного (r_s) и мезофильного (r_m) сопротивлений при освещенности, близкой к насыщающей, на протяжении вегетации в сосняке черничном свежем показала, что в весенний период доля устьичного сопротивления в общем сопротивлении диффузии CO_2 ($r_s + r_m$) составляет 35%, в летний период - 44% и осенний период - 31%. На протяжении каждого периода встречаются дни, когда среднее значение r_s больше чем среднее значение r_m . В летний период в 25% случаев среднее значение r_s больше чем r_m . Это говорит о том, что устьичная регуляция даже в хорошо снабжаемом влагой сосняке черничном свежем значительную часть времени является основной в управлении процессом фотосинтеза. По мере ухудшения условий водоснабжения (сосняк лишайниковый, вересковый) доля устьичной регуляции увеличивается.

Обнаружена положительная корреляция устьичного и мезофильного сопротивлений на протяжении длительного летнего периода. Коэффициент корреляции растет с уменьшением интервала максимальных значений фотосинтеза. Для величин фотосинтеза, превосходящих $12 \text{ мг } \text{CO}_2/\text{гчас}$ связь r_m и r_s

становится практически линейной ($r^2=0,97$). Характер зависимости устьичной и мезофильной проводимости экспериментально подтверждает модельные расчеты ряда авторов (Лайск, 1977, Цельникер, 1998).

Таблица 2.

Средние значения фотосинтеза, транспирации и внутренних параметров при $\Phi AP > 100 \text{ Вт/м}^2$ у 7 побегов в сосняке вересковом в конце августа 1990 г.

n	N	ФАР	P	C _i	r _s	E	r _m
		Вт/м ²	мг СО ₂ /г·час	ppm	с/см	мг Н ₂ О/г·час	с/см
1	46	254	5,3	240	6,5	590	32,7
2	68	265	3,4	251	7,1	477	51,1
3	66	261	3,5	244	5,6	468	41,2
4	6	270	5,1	234	4,9	722	24,5
5	56	295	3,5	252	4,6	483	36,0
6	36	319	4,2	230	7,4	598	33,9
7	28	263	4,3	221	7,4	672	30,5
все	306	274	3,9	243	6,3	530	39,0

Примечание. n — номер побега, N - количество измерений, ФАР - фотосинтетически активная радиация, P - фотосинтез, E - транспирация, C_i - межклеточная концентрация СО₂ (1 ppm = 1 мкмоль/моль), r_s и r_m - устьичное и мезофильное сопротивление.

Таким образом, метаболическая регуляция процессов СО₂-газообмена при оптимальных факторах внешней среды направлена на поддержание стабильного уровня общего сопротивления диффузии и высокого фотосинтеза.

Глава 5. Сезонная динамика СО₂-газообмена у сосны. Влияние экзогенных и эндогенных факторов.

Фотосинтетическая и дыхательная деятельность у сосны в условиях южной Карелии начиналась почти за месяц до первой фенофазы развития сосны (набухание генеративных и вегетативных почек). В первые дни дыхание превышает фотосинтез настолько, что в некоторые часы даже на свету

наблюдается выделение CO_2 . Уже на третий день после пробуждения от зимнего покоя в нижней части кроны был зафиксирован положительный CO_2 -газообмен - 0,53 мг $\text{CO}_2/\text{г}^*\text{час}$. По мере восстановления фотосинтетического аппарата CO_2 -газообмен в верхнем ярусе устойчиво фиксировался выше, чем в нижнем ярусе (рис. 2, 3). Среднесуточные балансы CO_2 -газообмена в верхней и нижней частях кроны за начальный 40-дневный период близки друг к другу и составляют 1,976 и 1,984 мг $\text{CO}_2/\text{г}^*\text{сутки}$ соответственно.

В весенний период сильным лимитирующим фактором CO_2 -газообмена являются низкие температуры воздуха и почвы. Наряду с прямым воздействием они оказывают тормозящее влияние на скорость восстановления хвои после зимних повреждений (binder, Flower-Ellis, 1992, Ottander et al., 1995). Максимальная суточная продуктивность фотосинтеза приурочена к периоду интенсивного роста дерева и контролируется температурой воздуха. Снижение месячного баланса CO_2 -газообмена в сосняке черничном свежем в августе вызвано в основном факторами эндогенной природы и подтверждает тесную связь фотосинтеза с ростовыми процессами.

В сосняке вересковом почвенная и атмосферная засухи привели к значительному снижению суточных сумм CO_2 -газообмена (табл. 3). Поскольку засуха пришлась на период интенсивного роста, месячные балансы CO_2 -газообмена летом были снижены. Наблюдалось уменьшение приростов побегов, длины хвои, ее сухого веса и поверхности, а также отмирание тонких корней. В период восстановления корневых систем после улучшения водоснабжения в сентябре была зафиксирована значительная среднедекадная величина продуктивности фотосинтеза в сосняке вересковом на фоне снижающегося CO_2 -газообмена в сосняке черничном свежем. Увеличение поглощения CO_2 побегами может быть не обязательно связано с увеличением прироста сухого вещества, если наблюдается высокая гибель тонких корней и последующее их восстановление.

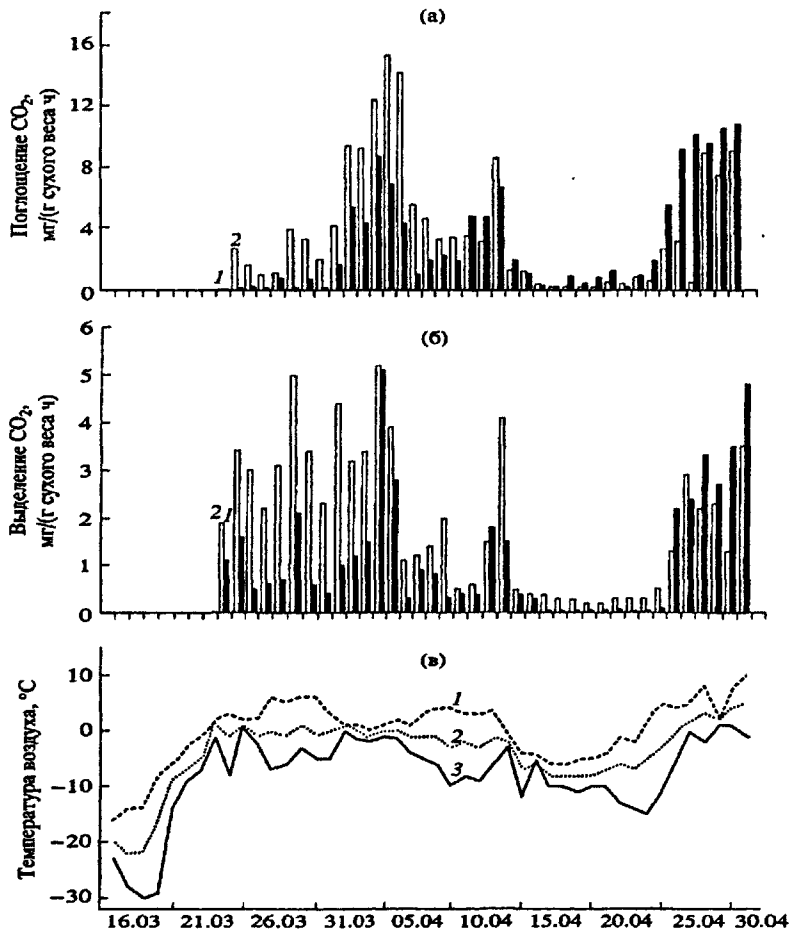


Рис. 2. Суммарные за сутки значения фотосинтеза (а), темнового дыхания (б) и суточная температура воздуха (в) в марте-апреле 1979 г.; а и б: 1 и 2 - CO_2 -газообмен побегов в верхней и нижней части кроны соответственно; в: 1, 2, 3 - максимальная, средняя и минимальная температура воздуха соответственно.

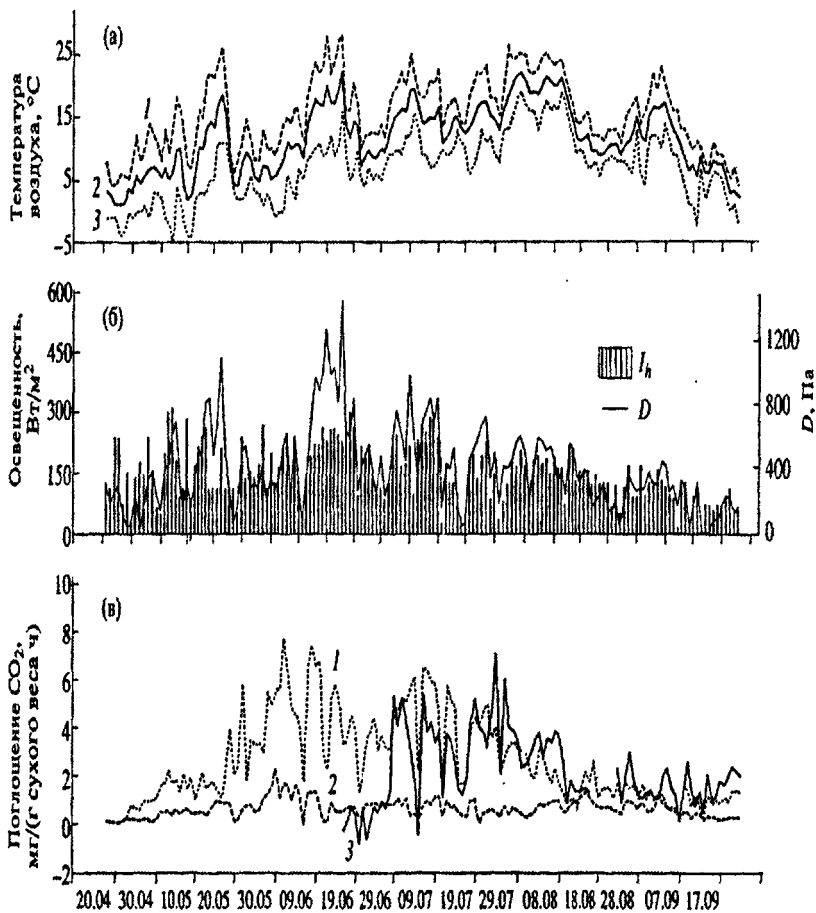


Рис. 3. Сезонный ход среднесуточных величин CO₂-газообмена и внешних факторов среды в сосняке черничном свежем (1977 г.). нижний график: 1, 2 и 3 - CO₂-газообмен в верхней, нижней частях кроны у однолетних побегов и у побега текущего года соответственно; I_h освещенность над кроной; D - дефицит водяных паров в воздухе; верхний график: 1,2 и 3 - максимальная, средняя и минимальная за сутки температура воздуха соответственно.

Таблица 3.

Средние за декады значения суточной фотосинтетической продуктивности однолетних побегов в сосняках вересковом (P_w), кустарничково-долгомошном (P_k), черничном свежем (P_c)

декады	I	T_m	H_m	P_w	P_k	P_c
1989	МДж/м ²	°С	%	мг СО ₂ /г		
11-20.06	18,1	13,4	72,1	69,1	67,6	94,2
21-30.06	18,9	19,9	69,4	28,7	43,3	98,6
1-10.07	18,9	17,5	71,8	91,8	52,3	78,9
11-20.07	12,1	15,5	83	93,3	45,3	85,7
21-30.07	16,8	16,2	74,7	77,1	58,9	87,8
1-10.09	7,9	11,3	82,3	51,2	19,3	17,9
11-20.09	7,0	6,7	74,8	46,6	18,1	15
21-30.09	4,3	13	83,5	33,9	10,6	15,1
1-10.10	2,9	3,8	82,4	26,1	8,1	9,3
21-30.10	8,1	1,8	90,1	13,3	2	4,1

Примечание. I - среднедекадные суточные суммы солнечной радиации; T_m и H_m - среднедекадная температура воздуха и относительная влажность воздуха соответственно. Измерения 1989 г.

Фиксация углерода у сосны обыкновенной в наших условиях происходит на протяжении 7 месяцев - с апреля по октябрь. У хорошо освещенных побегов положительный суточный баланс фотосинтеза регистрируется и в теплые дни ноября, но его доля в обще годовом стоке СО₂ не превышает 0,2%. Основное поглощение СО₂ деревом приходится на четыре месяца (май-август) и составляет более 90% от всего стока СО₂ (Табл. 4). Вечнозеленая сосна обыкновенная, хотя и фотосинтезирует почти на три месяца дольше листопадных деревьев, поглощение СО₂ за этот дополнительный период не превышает 7-8% от годовой продуктивности фотосинтеза.

Таблица 4.

Суммарные за месяцы значения CO_2 -газообмена и ночного дыхания побегов в сосняке черничном свежем.

месяцы	I_h	T	H	R_h	R_n	P_c	R_c	P_l	R_l
1977 г.	МДж/м ²	°С	%	мг/Г					
апрель	371,5	4,1	78,7	250	32	-	-	44	26
май	420,2	8,2	69,0	1887	146	-	-	518	105
июнь	497,7	13,1	66,7	3113	97	400	120	591	86
июль	412,4	16,0	76,0	3035	102	2572	430	449	82
август	357,4	14,3	82,1	1194	44	1306	62	572	32
сентябрь	222,1	9,1	85,4	494	24	1041	87	226	33
октябрь	114,6	2,1	84,5	143	21	150	43	84	21

Примечание. I_h - месячные суммы солнечной радиации над пологом леса. T и H -среднемесячная температура и относительная влажность воздуха. R_h , P_c , P_l - суммарные за месяцы значения CO_2 -газообмена однолетнего, текущего побегов в верхней части кроны и однолетнего побега в нижней части кроны соответственно. R_h , R_c , R_l - суммарные за месяцы значения ночного дыхания однолетнего, текущего побегов в верхней части кроны и побега в нижней части кроны соответственно.

Для 1977 г. чистое поглощение CO_2 за вегетацию в сосняке черничном свежем у побега текущего прироста составило 5,32 г CO_2 /ггод, у однолетних побегов в верхней и нижней частях кроны - 9,88 и 2,40 г CO_2 /ггод соответственно. На ночное дыхание побегов текущего года расходуется 0,70 г CO_2 /ггод и у однолетних побегов в верхней и нижней частях кроны 0,45 и 0,36 г CO_2 /ггод соответственно. В 1978 г. поглощение CO_2 у однолетних побегов в верхней и нижней частях кроны составило 8,4 и 2,4 г CO_2 /ггод соответственно. При пересчете на всю крону средняя за три года величина поглощенного углерода составила 1,54 г С/г-год.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

В результате непрерывной регистрации CO_2 -газообмена побегов сосны на протяжении нескольких сезонов вегетации было установлено, что суточная динамика фотосинтеза достаточно жестко контролируется освещенностью и температурой воздуха,

особенно если эти факторы являются лимитирующими. В диапазоне освещенности 0–20 Вт/м² CO₂-газообмен более эффективен у хвой в нижнем ярусе, что свидетельствует об адаптации ее фотосинтетического аппарата к условиям низкой освещенности. Максимальные суточные значения CO₂-газообмена, параметры световых кривых фотосинтеза, оптимальные интервалы температуры и солнечной радиации изменяются в сезонном развитии дерева и тесно связаны с процессами эпигенеза (Мокроносков, 1981). В черничнике свежем сосна не испытывала недостатка почвенной влаги (Кайбияйнен, Сазонова, 1993) и наблюдались лишь небольшие стрессовые явления во время атмосферных засух. В сосняках лишайниковом и вересковом при экстремальных условиях, когда запасы почвенной влаги в 50-см слое почвы были ниже 30 мм, наблюдалось снижение интенсивности фотосинтеза вплоть до полного его прекращения в дневные часы. Воздействие дефицита влажности воздуха и почвы проявляется по-разному в зависимости от времени сезона и состояния растения.

Моделирование позволило провести оценку внутренней регуляции процесса CO₂-газообмена, средняя величина которой для весеннего периода составила 57%, для летнего – 49% и для осеннего – 42%. Анализ изменений устьичного (r_s) и мезофильного (r_m) сопротивлений при освещенности, близкой к насыщающей, в сосняке черничном свежем показал, что доля устьичного сопротивления в общем сопротивлении диффузии CO₂ ($r_s + r_m$) составляет в весенний, летний и осенний периоды 35%, 44% и 31% соответственно. По мере ухудшения условий водоснабжения (сосняк лишайниковый, вересковый) доля устьичной регуляции увеличивается. Обнаружена положительная корреляция устьичного и мезофильного сопротивлений на протяжении длительного летнего периода. Характер зависимости устьичной и мезофильной проводимости экспериментально подтверждает модельные расчеты (Цельникер и др., 1998). Для величин фотосинтеза, превосходящих 12 мг CO₂/г·час связь r_m и r_s становится практически линейной ($r^2=0,971$), то есть наблюдается стабилизация общего сопротивления диффузии CO₂. Максимальные значения фотосинтеза

Максимальные значения фотосинтеза в сезоне приурочены к периодам интенсивного апикального и радиального роста дерева. В эти ответственные моменты жизни дерева при увеличении r_s метаболические реакции направлены на то, чтобы сохранить высокий уровень фотосинтеза за счет уменьшения r_m . Таким образом, регуляция процесса при меняющихся факторах внешней среды направлена на поддержание оптимальных донорно-акцепторных отношений.

После прекращения активных ростовых процессов в августе в сосняке черничном свежем наблюдалось снижение фотосинтеза при отсутствии существенных изменений внешних условий. Эксперименты при параллельном измерении CO_2 -газообмена в суходольных и увлажненных сосняках при отсутствии дождей в мае-июне показали, что в вересковом типе леса у деревьев низких классов роста такое снижение отсутствовало, что связано с восстановлением: корневых систем, пострадавших во время засухи. Потребность в ассимилятах также была обусловлена и восполнением запасов, израсходованных в период интенсивного роста при сниженном фотосинтезе. Влияние «онтогенетического дрейфа» фотосинтеза (Jach, Ceulemans, 2000) необходимо учитывать при моделировании стока CO_2 в лесные системы.

Балансы CO_2 в сосняках черничном свежем и вересковом за весь период измерений 1989 года оказались достаточно близкими. Несущественна и разница между величинами углекислого газа, поглощенного побегами в верхней части кроны для 1977 и 1978 гг. В нижней части кроны они практически совпали. Наши данные близки к результатам, полученным примерно на той же широте, но в более мягких условиях (Troeng, binder, 1982, Korpilahti, 1988). Все это подтверждает факт, что регулирование фотосинтетической функции осуществляется по заданной генетической программе (Мокроносов, 1981). Быстрое восстановление фотосинтетического аппарата после зимы, высокие интенсивности фотосинтеза во время роста побегов позволяют компенсировать короткий период вегетации и являются важными факторами адаптации сосны к условиям Севера.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ.

1. Суточные изменения фотосинтеза, как физиологической функции живого организма, находящейся под жестким контролем периодически изменяющихся факторов среды, могут рассматриваться как циркадный ритм. Наличие в суточной ритмике фотосинтеза значимой гармонике с 12-часовым периодом, отсутствующей в суточных ритмах освещенности, температуры и влажности воздуха, свидетельствует об эндогенной природе дневного угнетения фотосинтеза.

2. Основным внешним фактором, влияющим на интенсивность фотосинтеза сосны, является солнечная радиация. Параметры световых кривых фотосинтеза изменяются на протяжении вегетационного периода и тесно связаны с фенологическими фазами развития сосны.

3. Температура воздуха лимитирует фотосинтез в интервале — 5 - +5 °С и играет особо важную роль в начале и в конце вегетации. Температурный минимум CO_2 -газообмена составляет -7 °С.

4. Световой и температурный оптимумы CO_2 -газообмена достаточно широки и изменяются на протяжении вегетации. Для весеннего периода световой оптимум лежал в пределах 180-760 Вт/м², температурный - 5,5-25,5 °С. В летний период световой оптимум имел границы 280-640 Вт/м², температурный - 8,2-24 °С. Ширина диапазона температурного оптимума и соответствие его изменяющимся погодным условиям свидетельствует о пластичности фотосинтетического аппарата хвои.

5. В засушливые периоды имеет место отрицательная корреляция между продуктивностью фотосинтеза и максимальными суточными значениями дефицита водяных паров в воздухе. В сосняке черничном свежем не выявлено зависимости CO_2 -газообмена от влажности почвы.

6. Выявлена тесная связь предутренних значений водного потенциала с суточной динамикой CO_2 -газообмена. По мере снижения водных потенциалов максимум фотосинтеза сдвигается на более ранние часы и уменьшается вероятность появления второго послеполуночного максимума.

7. Фотосинтез при освещенности выше 100 Вт/м^2 в основном контролируется величиной и динамикой мезофильного сопротивления. По мере ухудшения условий водоснабжения доля устьичной регуляции фотосинтеза увеличивается.

8. Расчеты на основе модели для потенциального фотосинтеза как функции факторов внешней среды показали, что процесс CO_2 -газообмена хорошо описывается в утренние и вечерние часы. Значительное снижение наблюдаемого фотосинтеза в полуденное время, по сравнению с моделью, подтверждает влияние эндогенных факторов.

9. Максимальные значения фотосинтеза в сезоне приурочены к периодам интенсивного апикального и радиального роста дерева. CO_2 -газообмен сосны находится под постоянным регуляторным воздействием процессов роста и развития дерева.

10. Фиксация углерода сосной в условиях Карелии происходит на протяжении 7 месяцев. Основное поглощение углекислоты (90%) приходится май - август. Для 1977 г. чистое поглощение CO_2 за вегетацию в сосняке черничном свежем у побега текущего прироста составило $5,32 \text{ г CO}_2/\text{ггод}$, у однолетних побегов в верхней и нижней частях кроны - $9,88$ и $2,40 \text{ г CO}_2/\text{ггод}$ соответственно. На ночное дыхание побегов текущего года расходуется $0,70 \text{ г CO}_2/\text{ггод}$ и у однолетних побегов в верхней и нижней частях кроны $0,45$ и $0,36 \text{ г CO}_2/\text{ггод}$ соответственно. В 1978 г. поглощение CO_2 у однолетних побегов в верхней и нижней частях кроны составило $8,4$ и $2,4 \text{ г CO}_2/\text{ггод}$ соответственно. При пересчете на крону модельного дерева, с учетом темнового дыхания, средняя за 2 года величина поглощенного углерода составила $1,54 \text{ г/ггод}$.

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ ДИССЕРТАЦИИ ИЗЛОЖЕНЫ В СЛЕДУЮЩИХ ПЕЧАТНЫХ РАБОТАХ.

1. Болондинский В.К. Система автоматической регистрации процесса CO_2 -газообмена у древесных растений // Биофизические методы исследования в экофизиологии древесных растений. Л.: Наука, 1979. С. 35-49.

2. Болондинский В.К. Экофизиологические исследования динамики фотосинтеза сосны обыкновенной. // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск: Сибирское отделение АН СССР, 1983. С. 27-36.

3. Болондинский В.К., Виликайнен Л.М. Фотосинтез сосны обыкновенной в различных типах леса // Экофизиологические исследования древесных растений. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1987. С. 77-85.

4. Болондинский В.К. К методике измерения CO_2 -газообмена у растений в полевых условиях // Экофизиологические исследования древесных растений. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1987. С. 117-122.

5. Габукова В.В., Ивонис И.Ю., Козлов В.А., Болондинский В.К., Софронова Г.И., Чернобровкина Н.П. Метаболизм сосны в связи с интенсивностью роста // Петрозаводск: Карельский научный центр АН СССР, 1991. 162 с.

6. Болондинский В.К., Ольчев А.В. Исследование кратковременных колебаний фотосинтеза у ели европейской (*Picea abies* L., Karst.) // Экофизиологические исследования древесных растений. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1994. С. 18-28.

7. Болондинский В.К. Временная вариабельность фотосинтеза сосны обыкновенной в различных условиях произрастания // Экофизиологические исследования древесных растений. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1994. С. 3-17.

8. Кайбияйнен Л.К., Болондинский В.К. Фотосинтетическая фиксация CO_2 и биомасса лесных ценозов. К методике оценки стока CO_2 // Физиол. растений. 1995. Т. 42. С. 138-143.

9. Кайбияйнен Л.К., Болондинский В.К., Сазонова Т.А., Софронова Г.И. Водный режим и фотосинтез сосны в условиях промышленного загрязнения среды // Физиол. раст. 1995. Т. 42. С. 451-456.

10. Кайбияйнен Л.К., Болондинский В.К., Софронова, Г.И. Фотосинтетический сток углерода в сосновых древостоях вблизи крупных источников промышленной эмиссии поллютантов // Экология. 1998. № 2. С. 83-88.

11. Болондинский В.К., Кайбияйнен Л.К. Исследование световых кривых фотосинтеза сосны обыкновенной и ели европейской во время засухи. // Экология таежных лесов. Сыктывкар, 1998. С. 120-121.

12. Болондинский В.К. Сезонный ход фотосинтетической фиксации CO_2 у побегов сосны обыкновенной // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 1999. С. 11-12.

13. Болондинский В.К. Фотосинтез и дыхание побегов сосны обыкновенной в различных экологических условиях // Физиология растений - наука III тысячелетия. М., 1999. С. 25.

14. Болондинский В.К., Кайбияйнен Л.К. Экологическая световая кривая фотосинтеза - характеристика процесса CO_2 -ассимиляции // Экологический мониторинг лесных экосистем. Петрозаводск 1999. С. 69.

15. Болондинский В.К., Кайбияйнен Л.К. Фотосинтетическая фиксация CO_2 в сосновых древостоях северо-запада России // Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии. Пушино, 2000. С. 27-28

16. Болондинский В.К., Кайбияйнен Л.К. Исследование световых кривых фотосинтеза у сосны обыкновенной в ходе вегетации // Материалы годичного собрания всероссийского общества физиологов растений. Вестник Башкирского университета. 2001. № 2 (I). С. 13-15.

17. Воронин П.Ю., Кайбияйнен Л.К., Болондинский В.К., Коновалов П.В., Хейн Х.Я., Мокроносов А.Т. Участие экспортных продуктов фотосинтеза в CO_2 газообмене надземных скелетных частей сосны (*Pinus sylvestris* L.) // Физиология растений, 2001. Т.48. С. 172-176.

18. Болондинский В.К., Виликайнен Л.М. Экзогенная и эндогенная регуляция сезонного ритма фотосинтеза сосны обыкновенной // Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке. Сыктывкар, 2001. С. 23-24.

19. В.К. Болондинский. Опыт многолетних эколого-физиологических исследований CO_2 -газообмена в сосняках Каре-

Карелии // Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Тула: Ин-т Лесоведения РАН, 2001. С.330-332.

20. В.К. Болондинский, Л.К. Кайбияйнен. Некоторые итоги многолетних стационарных исследований CO_2 -газообмена в сосняках южной Карелии // Стационарные лесоэкологические исследования: методы, итоги, перспективы. Сыктывкар, 2003. С. 34-35.

21. Болондинский В.К. Исследование световых кривых фотосинтеза у деревьев сосняка лишайникового, занимающих разное положение в пологе древостоя // Физиология растений - основа фитобиотехнологии. Пенза, 2003. С. 24.

22. Болондинский В.К., Кайбияйнен Л.К. Динамика фотосинтеза в сосновых древостоях // Физиология растений. 2003. Т. 50. С. 105-114.

23. Bolondinsky V., Oltchev A., Gravenhorst G. A short-term dynamics of net photosynthesis of one-year old needles of *Picea abies* // Monitoring of Energy-Mass Exchange between Atmosphere and Forest Ecosystems. Berichte des Forschungszentrum Waldkosysteme, Göttingen, 2002. Reihe B. Bd. 66. S. 14-21.

Изд. лиц. № 00041 от 30.08.99. Подписано в печать 11.11.04. Формат 60x84 ¹/₁₆.
Бумага офсетная. Гарнитура «Times». Печать офсетная.
Уч.-изд. л. 1,2. Усл. печ. л. 1,7. Тираж 100 экз. Изд. № 70. Заказ № 452

Карельский научный центр РАН
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50
Редакционно-издательский отдел

#23216