

РАДИАЦИЯ И БИОСФЕРА

УДК 535.23; 535.34

**Исследование отклика фотосинтетического аппарата  
ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.)  
на двухлетнее воздействие  
повышенных доз УФ–В-радиации**

**В.В. Зуев, Н.Е. Зуева, Е.М. Короткова, О.Г. Бендер\***

*Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН  
634055, г. Томск, пр. Академический, 10/3*

Поступила в редакцию 27.04.2017 г.

Рассмотрены результаты двухлетнего эксперимента по изучению воздействия повышенных доз ультрафиолетовой радиации на длине волны 308 нм на фотосинтетический аппарат (ФСА) саженцев ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). Установлено, что коротковолновая УФ–В-радиация оказывает существенное негативное влияние на ФСА хвои с явно выраженным кумулятивным эффектом. Показано, что во 2-й год эксперимента наблюдалось более сильное, по сравнению с 1-м, подавление интенсивности фотосинтеза и транспирации ранее подвергавшейся облучению двухлетней хвои, а также однолетней хвои облучаемых растений, формирование зачатков которой происходило в июле–сентябре предыдущего вегетационного периода. Установлено, что водный баланс хвои растений как облучаемой, так и необлучаемой групп соответствовал сезонным нормам, а понижение интенсивности транспирации облучаемых растений обусловлено необходимостью поддержания водного гомеостаза листовых пластин. Показано, что корреляция между интенсивностью фотосинтеза и транспирации растений облучаемой группы ниже, чем необлучаемой; эта корреляция более выражена для двухлетней хвои, ранее подвергавшейся облучению.

*Ключевые слова:* фотосинтетический аппарат, УФ–В-радиация, наблюдаемый фотосинтез, транспирация, водный баланс; photosynthetic apparatus, UV–B radiation, observed photosynthesis, transpiration, water balance.

**Введение**

При изучении проблем глобального изменения климата большое внимание уделяется исследованию потоков углерода в естественных и антропогенных системах. Основную роль в стабилизации углеродного обмена в биосфере играют процессы, происходящие в океане и наземной биоте [1, 2]. В высоких и средних широтах Северного полушария сток CO<sub>2</sub> из атмосферы происходит преимущественно за счет фотосинтеза растительности суши [3]. Благодаря способности аккумулировать углерод в почве и органической массе экосистема бореальных лесов — один из наиболее значимых резервуаров углерода в мире. По оценкам Межправительственной группы экспертов по изменению климата, здесь сконцентрировано более 30% запаса углерода наземных экосистем [4]. Нарушение работы фотосинтетического аппарата (ФСА) древесных растений приводит к ослаблению

стока углекислого газа в процессе фотосинтеза, а при усыхании древостоев происходит эмиссия аккумулированного CO<sub>2</sub> в атмосферу [5].

В настоящее время на обширных территориях зоны бореальных лесов наблюдается их усыхание [6–9]. В качестве причин, способных спровоцировать деградацию хвойных лесов, указываются различные факторы природного и антропогенного происхождения. Обычно усыхание связывают с болезнями леса, воздействием фитопатогенов и атаками насекомых-вредителей [7, 8, 10]. Однако следует учесть, что вероятность поражения дерева прежде всего обусловлена его устойчивостью к воздействию негативных внешних факторов, поскольку ослабленные древостои в большей степени подвержены рискам заболевания и заселения вредителями. Наиболее чувствительными к воздействию как антропогенных, так и природных факторов являются вечнозеленые хвойные деревья, преобладающие в таежных лесах [11].

В средних широтах снижению резистентности темнохвойных пород может способствовать биологически активная ультрафиолетовая радиация на длинах волн  $\lambda \leq 310$  нм (коротковолновая часть УФ–В-радиации). Наибольшую опасность повышенные дозы

\* Владимир Владимирович Зуев (vvzuev@imces.ru);  
Нина Евгеньевна Зуева (vzuev@list.ru); Екатерина Михайловна Короткова (katia\_sova@mail.ru); Ольга Григорьевна Бендер (obender65@mail.ru).

приземной УФ–В-радиации представляют в мае, когда начинается рост побегов, а также в июне – первой половине июля, поскольку в этот период происходит формирование молодой хвои. Длительное, превышающее синоптический период, действие повышенных доз УФ–В-радиации на темнохвойные деревья приводит к изменению состава пигментного комплекса, морфологическим изменениям формирующихся листовых пластинок, росту интенсивности дыхания растений. Последствия аномальных по уровню и продолжительности воздействий коротковолновой УФ–В-радиации на ФСА могут быть значительны и необратимы [12]. В частности установлено, что усыхание хвойных лесов в горных регионах Южной Сибири в 1991–2012 гг. происходило на фоне длительного повышения приземного уровня коротковолновой ультрафиолетовой радиации на длинах волн 295–310 нм вследствие длительной вулканогенной депрессии стратосферного озона [9]. При этом анализ трендов основных метеоэлементов показывает, что в настоящее время в высокогорных районах Южной Сибири для хвойных видов складываются достаточно благоприятные условия [13, 14]. Отрицательные озоновые аномалии существенно увеличивают дозы УФ–В-радиации в наиболее деструктивном диапазоне спектра  $\lambda \leq 305$  нм [15], что провоцирует серьезные нарушения функционального состояния ФСА хвойных растений. По некоторым данным, эти негативные изменения могут накапливаться и усиливаться [16].

## Цели и задачи исследования

Степень влияния УФ–В-радиации на древесные растения обусловлена многоуровневым взаимодействием внутренних и внешних факторов: вида, генотипа, возраста растений, состояния окружающей среды, дозы и спектрального состава излучения. Вероятно, по этой причине, несмотря на многочисленные научные исследования [16–20], единой точки зрения на влияние УФ–В-радиации на ФСА и общее состояние древесных растений, в том числе хвойных, до сих пор не существует.

Стендовый эксперимент позволяет исследовать влияние УФ–В-радиации на функциональное состояние ФСА, регулируя спектральный состав и дозу излучения, ограничивая влияние факторов внешней среды. Цель нашего исследования состояла в изучении длительного влияния повышенных доз УФ–В-радиации узкого спектрального диапазона с максимумом на длине волны 308 нм на функциональное состояние ФСА саженцев ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) – одного из основных видов в таежных лесах. Суточная доза облучения не превышала значений, регистрируемых на данной длине волны в период депрессий стратосферного озона.

Эксперимент проводился в течение двух вегетационных периодов: 01.06–24.08.2015 г. и 31.05–19.08.2016 г. Одной из целей была не только оценка влияния коротковолновой УФ–В-радиации на пара-

метры, характеризующие степень активности ФСА молодой хвои (интенсивность наблюдаемого фотосинтеза и транспирации), но и выявление степени проявления кумулятивного эффекта. Наличие контрольной группы саженцев позволило учесть сезонную динамику исследуемых параметров.

В 1-й год эксперимента (2015) исследовалось влияние УФ–В-радиации на оводненность однолетней и двухлетней хвои, интенсивность фотосинтеза и транспирации. Во 2-й год (2016) изучение влияния УФ–В-радиации на функциональное состояние ФСА и оводненность однолетней и двухлетней хвои ранее подвергавшейся облучению группы растений было продолжено. По окончании работ были проанализированы результаты всего эксперимента.

## Материалы и методы

В качестве объекта исследований были выбраны 7–8-летние саженцы ели сибирской, выращенные в естественных условиях на территории научного стационара ИМКЭС СО РАН «Кедр» в пос. Курлек Томской обл. Отобранные для эксперимента растения были высажены в 2 пластиковых контейнера, по 11 в каждом. В одном из контейнеров располагалась опытная, в другом контрольная группа. Для адаптации к новым условиям за 3 нед до начала эксперимента растения были перенесены в специально оборудованную комнату, разделенную непрозрачной перегородкой на два одинаковых бокса. Уровень фотосинтетически активной радиации (ФАР) (на длинах волн 400–700 нм) в каждом боксе обеспечивался люминесцентными фитолампами Hagen Sun-Glo (Япония), создающими излучение, по своим спектральным характеристикам близкое к мягкому дневному свету (цветовая температура 4200 К). Освещенность менялась от 7000 лк для верхнего яруса елей до 2000 лк на уровне почвы, что практически соответствует распределению в ясный солнечный полдень в лесном массиве на средней географической широте Сибири. Следует отметить, что в спектральном составе излучения фитолампы волновой диапазон, соответствующий ультрафиолетовой радиации, практически отсутствует. Фотопериод составлял 7 ч в сутки (10:00–17:00). Опытная группа растений ежедневно в течение 4 ч (11:00–15:00) подвергалась дополнительному воздействию коротковолновой УФ–В-радиации. В качестве источника использовалась ХеСl-эксиллампа барьерного разряда с максимумом на длине волны 308 нм [21, 22]. Она располагалась на расстоянии 70 см от верхнего яруса растений и обеспечивала уровень облученности  $1 \text{ Вт/м}^2$ . Согласно правилу трех сигм ( $3\sigma$ , где  $\sigma$  – величина среднеквадратичного отклонения), 99,73% излучения ХеСl-эксиллампы распределено в спектральной полосе с шириной по основанию  $302,4 \div 310,8$  нм. При времени экспозиции 4 ч фактическая суточная доза облучения в данном волновом диапазоне составляла  $14,36 \text{ кДж/м}^2$ , что для периода с июня по август на широте Томска соответствует дефициту общего содержания озона 20% [15].

Начало эксперимента было приурочено к окончанию роста молодой хвои. Измерения  $\text{CO}_2$ -газообмена и транспирации хвои осуществлялись с использованием портативного инфракрасного газоанализатора Li-6400XT (LI-COR, США) с открытой системой. Внутри листовой камеры прибора поддерживалась температура  $(24 \pm 2)^\circ\text{C}$ ; освещенность  $200 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ , соответствующая величине ФАР под пологом елового леса [23], обеспечивалась системой светодиодов (6400-02B LED). Камера продувалась атмосферным воздухом со скоростью потока  $400 \text{ мкмоль/с}$ . В течение всего эксперимента для однолетней и двухлетней хвои измерения проводились на одних и тех же побегах первого порядка ветвления с интервалом 5–10 дней. Для расчета интенсивностей наблюдаемого фотосинтеза и транспирации по окончании эксперимента побеги аккуратно срезались, вес хвои пересчитывался на площадь листовой поверхности по методике Ю.Л. Цельникер [24]. На стадии первичной обработки полученные экспериментальные ряды данных прошли тщательную проверку с использованием стандартных методов выявления и исключения аномальных точек. Параллельно с измерениями интенсивности газообмена для определения содержания общей воды в листовых пластинах с 4 саженцев каждой группы отбиралась однолетняя и двухлетняя хвоя. Навески высушивались в сушильном шкафу в течение 48 ч при температуре  $100^\circ\text{C}$ . Оводненность хвои выражалась в процентах по отношению к общей сырой массе образца.

Во время проведения эксперимента регулярно измерялись влажность почвы, температура и влажность воздуха с помощью атмосферно-почвенного измерительного комплекса [25] в автоматическом режиме с периодичностью 1 ч; результаты осреднялись до среднесуточных значений. На начало эксперимента влажность почвы в контейнерах устанавливалась одинаковой и в течение всего эксперимента поддерживалась на уровне 25–45%. Поливы проводились одновременно и в одинаковом объеме после того, как влажность в одном из контейнеров уменьшалась до 25%. Температура воздуха в помещении в период наблюдений менялась в пределах  $(25 \pm 5)^\circ\text{C}$  при средней относительной влажности воздуха ~55 и 52% в 2015 и 2016 гг. соответственно. Для предотвращения накопления озона на протяжении всего эксперимента проводилась естественная вентиляция боксов. По окончании 1-го года эксперимента растения высаживались на полигон ИМКЭС СО РАН и зимовали в естественных условиях.

## Результаты

Необходимым условием для нормального функционирования растений является сохранение водного баланса. В зеленых частях растения вода расходуется не только на транспирацию, она также необходима для фотосинтетического усвоения углерода. Влагосодержание в листьях сильно варьируется и зависит от вида растения, его возраста и состояния. В частности, в естественных насаждениях ели обыкновенной с хорошей влагообеспеченностью почвы в начале вегетационного периода оводненность в однолетней хвое в среднем составляет 67%, двухлетней – 52% [26].

На рис. 1 показана динамика общего содержания воды в хвое саженцев контрольной и экспериментальной групп.

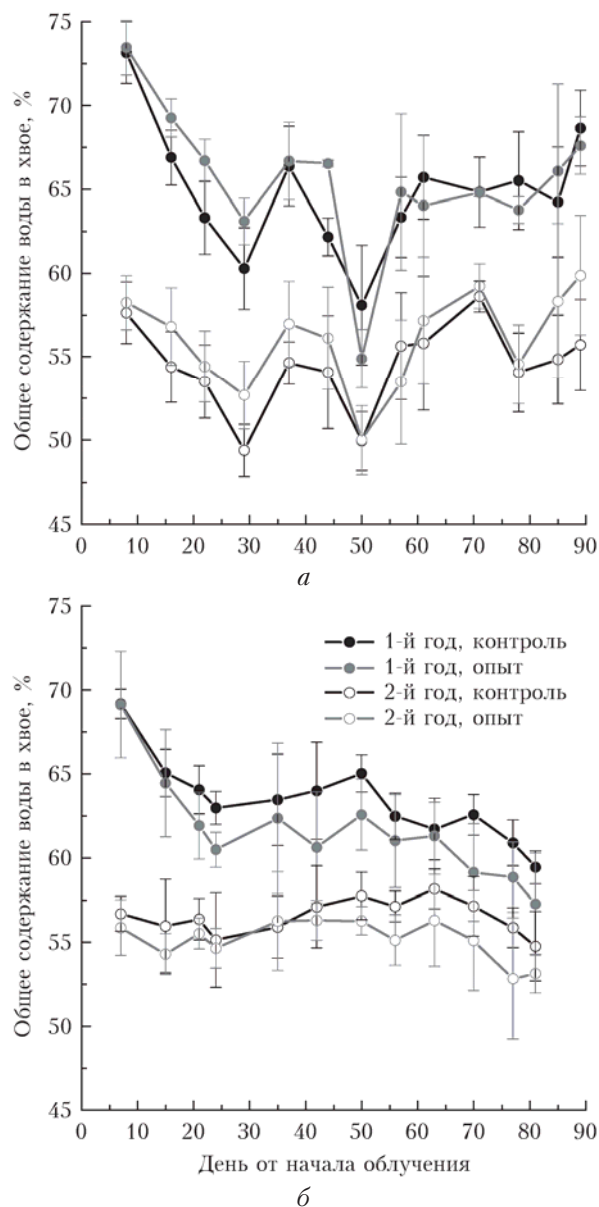


Рис. 1. Динамика оводненности однолетней и двухлетней хвои в контрольной и опытной группах саженцев ели сибирской в 2015 (а) и 2016 гг. (б)

Видно, что внутри вегетационного периода оводненность хвои одного возраста контрольных и опытных групп растений не имеет достоверных различий. Для однолетней хвои характерно более высокое влагосодержание, поскольку в ней наиболее активно протекают метаболические процессы. Наблюдаемое сезонное снижение общего содержания воды на этапе активного роста является естественным процессом [27].

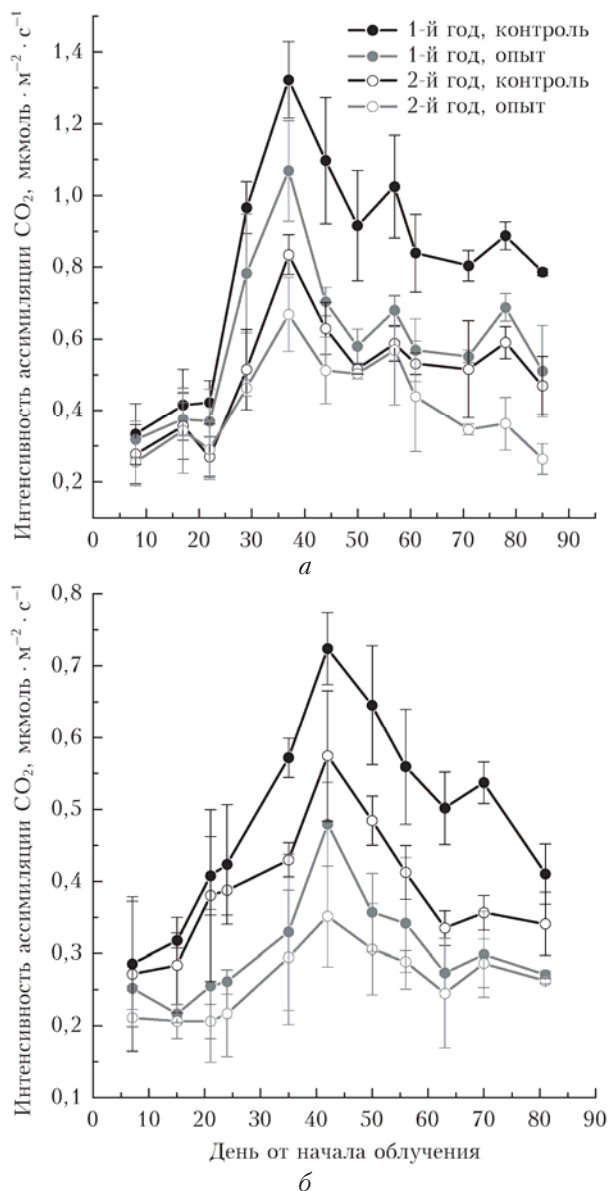


Рис. 2. Динамика интенсивности наблюдаемого фотосинтеза однолетней и двухлетней хвой саженцев в контрольной и опытной группах саженцев ели сибирской в 2015 (а) и 2016 гг. (б)

В период проведения эксперимента в 2015 г. средняя оводненность составила 65,1% для однолетней и 55,3% для двухлетней хвой, в 2016 г. — 62,5 и 55,8% соответственно. Таким образом, водный баланс хвой обеих групп растений в процессе эксперимента соответствовал сезонным нормам. Проявляющиеся минимумы влагосодержания хвой 29.06.2015 г. (29-й день наблюдений) обусловлены высокой температурой (+30 °С) и низкой относительной влажностью воздуха (39%) при оптимуме для лесных растений не менее 60% [28]. Дополнительным фактором снижения оводненности 20.07.2015 г. (50-й день наблюдений) при температуре +28 °С и относительной влажности воздуха 44% стала временно допущенная в рамках эксперимента после регистрации максимальных значений интенсивности фотосинтеза

(37-й день наблюдений) недостаточная увлажненность почвы — 23,7% при среднем значении 30,0% за период наблюдений.

На рис. 2 показана динамика интенсивности наблюдаемого фотосинтеза однолетней и двухлетней хвой саженцев контрольной и опытной групп.

Внутри каждого вегетационного периода явно проявляется синфазность изменений. Максимальные значения интенсивности ассимиляции  $\text{CO}_2$  были зарегистрированы в середине вегетационного периода — в июле, 07.07.2015 г. и 11.07.2016 г., что соответствует особенностям данного биологического вида [29]. В эти же дни наблюдались максимумы интенсивности транспирации. Изменения интенсивности транспирации в течение вегетационных периодов 2015 и 2016 гг. представлено на рис. 3.

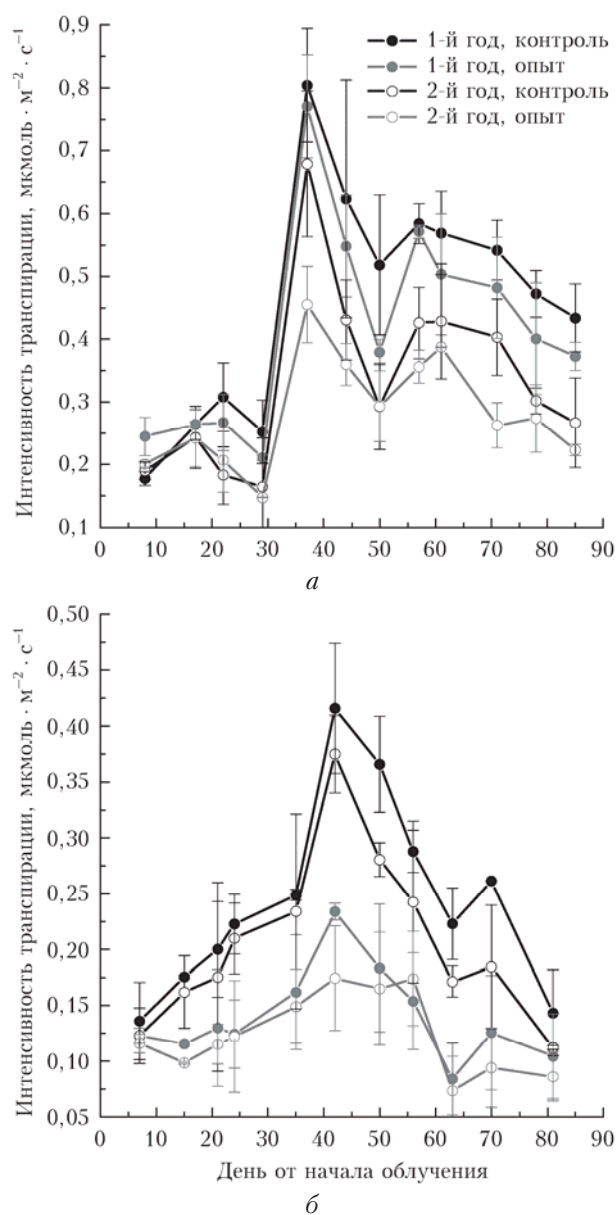


Рис. 3. Динамика интенсивности транспирации однолетней и двухлетней хвой саженцев в контрольной и опытной группах саженцев ели сибирской в 2015 (а) и 2016 гг. (б)

Усвоение CO<sub>2</sub> в процессе фотосинтеза и транспирация опосредованно связаны друг с другом, поскольку как диффузия углекислого газа, так и диффузия водяного пара осуществляются через устьичный аппарат растений. Высокий уровень транспирации, как правило, свидетельствует о достаточной обеспеченности водой хлоропластов и, следовательно, высокой интенсивности фотосинтеза. Анализ полученных данных показал статистически высокий уровень корреляции между интенсивностью наблюдаемого фотосинтеза и транспирацией растений. Коэффициенты линейной корреляции *R* представлены в табл. 1.

Более низкие значения коэффициентов корреляции в 2015 г. по сравнению с 2016 г. (за исключением данных для двухлетней хвои в опыте 2016 г.) связаны с событиями 29.06.2015 г. (29-й день наблюдений), когда на фоне снижения оводненности хвои (см. рис. 1, *a*) при невысоких значениях интенсивности транспирации регистрировался сезонный рост фотосинтетического усвоения CO<sub>2</sub> (см. рис. 2, *a* и 3, *a*). Также следует отметить более низкий уровень корреляции для опытной группы растений по сравнению с контрольной, что особенно явно проявляется в 2016 г. для двухлетней хвои, подвергавшейся воздействию повышенных доз УФ–В-радиации в течение двух вегетационных периодов. Очевидно, что в каждой группе растений фотосинтез более интенсивно протекал в однолетней хвое (см. рис. 2), поскольку по мере ее роста происходит формирование ультраструктуры хлоропластов при интенсивном накоплении хлорофиллов и каротиноидов. С увеличением возраста хвои активность фотосинтеза постепенно уменьшается [26].

## Анализ результатов

В процессе проведения двухлетнего эксперимента установлено подавляющее фотосинтетическую активность влияние повышенных доз УФ–В-радиации на фотосинтез хвои саженцев ели сибирской, причем действие стрессора имело выраженную тенденцию к накоплению. Результаты анализа полученных данных представлены в табл. 2 в виде относительных разностей максимальных значений интенсивности фотосинтеза и транспирации в контрольной и опытной группах.

Так, в 2015 г. интенсивности поглощения CO<sub>2</sub> в течение первых 3 нед эксперимента в опытной и контрольной группах фактически не имели достоверных различий (см. рис. 2, *a*). Подавление интенсивности фотосинтеза однолетней хвои для опытной группы растений было зарегистрировано на 29-й день. При максимальных за период наблюдений значениях параметра (37-й день) негативное воздействие УФ–В-радиации явно проявилось в подавлении фотосинтеза однолетней и двухлетней хвои. В дальнейшем до конца наблюдений скорости ассимиляции CO<sub>2</sub> в опытной группе были ниже, чем для хвои соответствующего возраста в контрольной группе, при этом в целом интенсивность усвоения CO<sub>2</sub> однолетней хвоей была выше, чем двухлетней.

Максимальные значения интенсивности транспирации однолетней хвои в контрольной и опытной группах не имели достоверных различий (рис. 3, *a*). Уровень транспирации двухлетней хвои у растений контрольной группы при максимальном фотосинтезе также был достаточно высоким и составлял 84,5% от максимума для однолетней хвои. В то же время

Таблица 1

### Коэффициент корреляции *R* интенсивностей наблюдаемого фотосинтеза и транспирации

Параметр	Хвоя 1-го года		Хвоя 2-го года	
	контроль	опыт	контроль	опыт
<i>2015 г.</i>				
Коэффициент корреляции	0,837	0,715	0,852	0,749
Уровень значимости	0,0007	0,0090	0,0004	0,0051
Выборка (кол-во измерений)	12	12	12	12
<i>2016 г.</i>				
Коэффициент корреляции	0,937	0,900	0,924	<b>0,630</b>
Уровень значимости	< 0,0001	0,0002	< 0,0001	0,0377
Выборка (кол-во измерений)	11	11	11	11

Таблица 2

### Относительные разности максимальных значений параметров в контрольной и опытной группах, %

Параметр	Год (период наблюдений)	2015 (июнь–август)		2016 (июнь–август)	
		Хвоя			
	1-го года	2-го года	1-го года	2-го года	
Интенсивность фотосинтеза	1-го года	19,2	20,2	33,7	38,8
	2-го года	4,2	33,0	43,8	53,5
транспирации	1-го года	4,2	33,0	43,8	53,5
	2-го года	4,2	33,0	43,8	53,5

в опытной группе растений регистрировалось подавление транспирации двухлетней хвои (см. табл. 2). Минимум интенсивности транспирации, зарегистрированный на 50-й день наблюдений (см. рис. 3, а), был обусловлен спадом оводненности листовых пластинок (см. рис. 1, а) преимущественно вследствие низкой влажности почвы. Наиболее явно недостаточное общее содержание влаги отразилось на процессе транспирации однолетней хвои опытной группы растений — разность данных составила 26,8%.

В 2016 г. опытная группа растений повторно подвергалась воздействию тех же по характеристикам доз УФ–В-облучения. Очевидно усиление негативного влияния стрессора на ФСА в течение второго вегетационного периода. Уже через 15 сут экспозиции интенсивности наблюдаемого фотосинтеза (см. рис. 2, б) и транспирации (см. рис. 3, б) хвои саженцев в опытной группе оказались в среднем на 30 и 37% ниже, чем в контрольной. В период максимума интенсивность поглощения CO<sub>2</sub> в опытной группе оказалась существенно меньше, чем в контрольной. При этом уровень транспирации двухлетней хвои у растений контрольной группы составлял 90,2% от максимума для однолетней хвои. Необходимость поддержания водного гомеостаза листовых пластинок стала фактором, предопределившим низкую интенсивность транспирации облучаемых растений по сравнению с контрольными (см. табл. 2). Сопоставление результатов, полученных в течение двух лет исследований, свидетельствует о том, что действие УФ–В-радиации привело не только к более выраженному подавлению фотосинтеза и транспирации ранее подвергавшейся облучению хвои 2-го года, но и, что особенно важно, хвои текущего года, формирование зачатков которой происходило во второй половине предыдущего вегетационного периода.

### Заключение

По результатам двухлетнего эксперимента было установлено, что коротковолновая УФ–В-радиация оказывает существенное негативное влияние на ФСА саженцев ели сибирской. На первом этапе фактически через месяц после начала облучения было зарегистрировано подавление интенсивности наблюдаемого фотосинтеза однолетней хвои в опытной группе растений. В период достижения максимума фотосинтетической активности явно проявилось угнетающее действие стрессора на процесс поглощения CO<sub>2</sub> однолетней и двухлетней хвоей. При этом в целом процесс усвоения углекислого газа в однолетних иглах протекал более интенсивно, а влияние УФ–В-радиации на интенсивность транспирации фактически не проявлялось. В то же время регистрировалось снижение скорости транспирации двухлетней хвои в опытной группе растений.

В течение второго вегетационного периода проявилось усиление отрицательного воздействия повышенных доз УФ–В-радиации на ФСА опытной группы растений. Интенсивность наблюдаемого фотосинтеза и транспирации хвои саженцев в данной группе оказались существенно ниже, чем в контроль-

ной, уже через 15 сут экспозиции. Действие УФ–В-радиации привело к более глубокому, по сравнению с предыдущим периодом, подавлению интенсивности фотосинтеза и транспирации ранее подвергавшейся облучению двухлетней хвои. Однако наиболее важным проявлением негативного влияния УФ–В-радиации стало угнетение процессов фотосинтеза и транспирации однолетней хвои облучаемых растений, формирование зачатков которой происходило в июле–сентябре предыдущего вегетационного периода.

В ходе эксперимента водный баланс хвои обеих групп растений соответствовал сезонным нормам. Таким образом, низкая интенсивность транспирации облучаемых растений по сравнению с контрольной группой во время 2-го года эксперимента была обусловлена необходимостью поддержания водного гомеостаза листовых пластинок. Вероятно, с этим связано снижение уровня корреляции между интенсивностью наблюдаемого фотосинтеза и транспирацией для растений опытной группы по сравнению с контрольной, что особенно явно проявилось в 2016 г. для двухлетней хвои, подвергавшейся воздействию повышенных доз УФ–В-радиации в течение двух вегетационных периодов.

1. Добровольский Г.В., Куст Г.С. Деградация почв — «тихий кризис планеты» // Природа. 1996. № 5. С. 54–63.
2. Зуев В.В., Белан Б.Д., Зуева Н.Е., Иноше Г., Мачида Т. Связь стока углекислого газа из атмосферы над boreальными лесами Сибири с колебаниями озоносферы // Оптика атмосф. и океана. 2005. Т. 18, № 7. С. 618–620.
3. Global Carbon Project. Science framework and Implementation / J.G. Canadell, R. Dickson, K. Hibbard, M. Raupach, O. Young (eds.). [Electronic resource]. URL: [http://www.globalcarbonproject.org/global/pdf/GCP\\_Framework\\_Final.pdf](http://www.globalcarbonproject.org/global/pdf/GCP_Framework_Final.pdf) (last access: 5.04.17).
4. Climate Change 2007: Synthesis Report / Core writing team, R.K. Pachauri, A. Reisinger (eds.). Switzerland, Geneva: IPCC, 2008. 104 p.
5. Таранков В.И., Степочкин Л.М. Эмиссия углерода при усыхании темнохвойных лесов // Лесные экосистемы Северо-Восточной Азии и их динамика: Материалы Междунар. конф. Владивосток, 22–26 августа, 2006. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 85–86.
6. Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.H., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J., Allard G., Running S.W., Semerci A., Cobb N. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forest // For. Ecol. Manage. 2010. V. 259, N 4. P. 660–684.
7. Жигунов А.В., Семакова Т.А., Шабунин Д.А. Массовое усыхание лесов на Северо-Западе России // Лесобиологические исследования на Северо-Западе таежной зоны России: итоги и перспективы: Матер. науч. конф., посвященной 50-летию Ин-та леса Карельского науч. центра РАН. Петрозаводск, 3–5 октября, 2007. Петрозаводск: Изд-во Карельского науч. центра РАН, 2007. С. 42–52.
8. Павлов И.Н. Биотические и абиотические факторы усыхания хвойных лесов Сибири и Дальнего Востока // Сиб. экол. ж. 2015. № 4. С. 537–554.
9. Зуев В.В., Зуева Н.Е., Короткова Е.М., Павлинский А.В. Влияние истощения озонового слоя на процессы деградации хвойных лесов южных регионов Си-

- бири // Оптика атмосфер. и океана. 2016. Т. 30, № 1. С. 27–34; Zuev V.V., Zueva N.E., Korotkova E.M., Pavlinsky A.V. Impact of ozone depletion on degradation processes of coniferous forests in Southern Region of Siberia // Atmos. Ocean. Opt. 2017. V. 30, N 4. P. 342–348.
10. Кривец С.А., Керчев И.А. Уссурийский полиграф – новый опасный вредитель хвойных лесов Томской области // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2011. Т. 3, № 2. С. 211–215.
  11. Кондратьев К.Я., Крапивин В.Ф. Моделирование глобального круговорота углерода. М.: Физматлит, 2004. 336 с.
  12. Зуев В.В., Зуева Н.Е., Зотикова А.П., Бендер О.Г., Правдин В.Л. Комплексные исследования отклика фотосинтетического аппарата ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на воздействие УФ–В-радиации // Журнал СФУ. Биология. 2010. Т. 3, № 4. С. 391–406.
  13. Бажина Е.В. О факторах усыхания пихтовых лесов в горах Южной Сибири // Изв. Иркутск. гос. ун-та. Серия: Биология. Экология. 2010. № 3. С. 20–25.
  14. Parfenova E.I., Tchebakova N.M. Conifer trees of South Siberia mountains in a changing climate of XXI century // Beyond 4 degrees. Int. Climate Conference. 20–30 Sept., 2009. Oxford, 2009. P. 91–94.
  15. Зуев В.В., Зуева Н.Е., Короткова Е.М. Сравнительный анализ рядов наблюдения общего содержания озона и УФ–В-радиации в зонах произрастания boreальных лесов // Оптика атмосфер. и океана. 2015. Т. 28, № 10. С. 914–920; Zuev V.V., Zueva N.E., Korotkova E.M. Comparative analysis of observational series of total ozone content and UV–B radiation in boreal forest zones // Atmos. Ocean. Opt. 2016. V. 29, N 1. P. 67–72.
  16. Šprtová M., Marek M.V., Netbal L., Prášil O., Kalina J. Seasonal changes of photosynthetic assimilation of Norway spruce under the impact of enhanced UV–B radiation // Plant Sci. 1999. V. 142, N 1. P. 37–45.
  17. Naidu S.L., Sullivan J.H., Teramura A.H., De Lucia E.H. The effects of ultraviolet–B radiation on photosynthesis of different aged needles in field-grown loblolly pine // Tree Physiol (Oxford, U.K.). 1993. V. 12, N 2. P. 151–162.
  18. Bassman J.H., Edwards G.E., Robberecht R. Long-term exposure to enhanced UV–B radiation is not detrimental to growth and photosynthesis in Douglas-fir // New Phytol. 2002. V. 154, N 1. P. 107–120.
  19. Brzezińska E., Kozłowska M., Stachowiak J. Response of tree conifer species enhanced UV–B radiation; consequences for photosynthesis // Pol. J. Environ. Stud. 2006. V. 15, N 4. P. 531–536.
  20. Sedej T.T., Rupar D. Deciduous and evergreen tree responses to enhanced UV–B treatment during three years // Acta biologica Slovenica. 2013. V. 56, N 2. P. 35–50.
  21. Ломаев М.И., Соснин Э.А., Тарасенко В.Ф., Шитц Д.В., Скакун В.С., Ерофеев М.В., Лисенко А.А. Эксилампы барьерного и емкостного разрядов и их применение (обзор) // Приборы и техн. эксперим. 2006. № 4. С. 1–22.
  22. Тарасенко В.Ф., Соснин Э.А. Эксилампы барьерного разряда: история, принцип действия, перспективы // Оптич. ж. 2015. Т. 79, № 10. С. 58–65.
  23. Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
  24. Целыникер Ю.Л. Упрощенный метод определения поверхности хвой сосны и ели // Лесоведение. 1982. № 4. С. 85–88.
  25. Зуев В.В., Суторихин И.А., Шелехов А.П., Кураков С.А., Залаева У.И. Измерительный комплекс для регистрации параметров окружающей среды на водном объекте // Ползуновский вестн. 2014. № 2. С. 188–190.
  26. Овсянникова Н.В., Феклистов П.А., Волкова Н.В., Мочалов Б.А., Мелехов В.И., Дроздов И.И. Показатели водного режима хвой ели в черничном типе леса // Вестн. Моск. гос. ун-та леса – Лесной вестн. 2012. № 3. С. 24–29.
  27. Сенькина С.Н. Влага в продукционном процессе растений // Вестн. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. 2002. № 11. С. 2–5.
  28. Робакидзе Е.А., Патов А.И. Рост хвой ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в зависимости от экологических факторов // Изв. вузов. Лесной ж. 2011. № 3. С. 7–14.
  29. Ладанова Н.В., Тужилкина В.В. Структурная организация и фотосинтетическая активность хвой ели сибирской. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 1992. 97 с.

V.V. Zuev, N.E. Zueva, E.M. Korotkova, O.G. Bender. **The response of Siberian spruce (*Picea obovata* Ledeb.) photosynthetic apparatus to enhanced UV–B radiation effect.**

The action of enhanced UV radiation at the 308 nm wavelength on the photosynthetic apparatus of Siberian spruce seedlings (*Picea obovata* Ledeb.) from June to August has been studied in two-year experiment. The negative effect on the photosynthetic apparatus of spruce needles is ascertained, with a pronounced cumulative effect. The suppression of the photosynthesis rate and transpiration intensity in the radiation-exposed two-year spruce needles and current-year spruce needles, primordia formed in July–September of the previous vegetation period, is shown to be deeper during the second vegetation period as compared to the first one. We revealed that the water balance of spruce needles corresponded to seasonal norms in the both groups during the experiment. The decrease of the transpiration intensity in the spruce seedlings exposed to radiation as compared to the control group is conditioned by a need in maintaining the water homeostasis in the needles. The experimental group of spruce seedlings showed a weaker correlation between the photosynthesis rate and transpiration intensity than the control group, which is clearly pronounced in the two-year needles exposed to the radiation.