

УДК 581.132

ЭКОЛОГИЯ ФОТОСИНТЕЗА

Николай Дмитриевич Смашевский
Астраханский государственный университет, г. Астрахань.
Smashevsky@yandex.ru

фотосинтез, экологические факторы, влияние экологических факторов на фотосинтез, климат и фотосинтез, климатический пояс, фотосинтез растений климатического пояса.

В статье изложено понятие экологических факторов фотосинтеза, их классификация, значение, характер действия, пути и механизмы адаптации и устойчивости растений при неблагоприятном действии экологических факторов. Влияние внешних экологических факторов среды на процессы фотосинтеза. В разделе климат и фотосинтез рассмотрены особенности фотосинтеза и его продуктивности растений климатических поясов Земли.

ECOLOGY OF PHOTOSYNTHESIS

Nikolai Smashevsky
Astrakhan State University, Astrakhan
Smashevsky@yandex.ru

photosynthesis , environmental factors , the influence of environmental factors on photosynthesis, photosynthesis and climate , climate zone photosynthesis of plants climatic zone

In the article described the concept of ecological factors photosynthesis, their classification, meaning, character actions, ways and mechanisms of adaptation and resistance of plants under action unfavorable ecological factors. The influence of external ecological factors on the process of photosynthesis. In the section climate and the peculiarities of photosynthesis and plant productivity climatic zones of the Land

Экологические факторы фотосинтеза

Нет более значимого процесса на Земле, проложившего связи между живой и неживой природой – это фотосинтез зеленых растений. Фотосинтезирующие растительные организмы с участием зеленых пигментов хлорофиллов улавливают неограниченную космическую световую энергию солнечных лучей, усваивая неорганические соединения земного происхождения, создают органические вещества, с запасенной в них в химических связях электромагнитную энергию света, которыми питает себя и всё живое на Земле. Без преувеличения можно сказать, что фотосинтез является вечным двигателем и хранителем жизни на Земле. Кроме того фотосинтез играет роль средообразующего фактора в биосфере Земли, обеспечивая газовый гомеостаз атмосферы, поглощая углекислый газ - продукт дыхания всех живых организмов - и выделяет кислород, необходимый для аэробно дышащих живых организмов. Также выделяемый им кислород поддерживает озоновый экран, защищающий все живое от губительного действия ультрафиолетовых лучей. Последнее создало условия для выхода жизни из океана на поверхности суши Земли.

Таким образом, Фотосинтез зеленых растений в прямом и переносном смысле является и фактором, и условием жизни на Земле. Об этом свидетельствуют его колоссальные масштабы продуктивности. Ежегодно за счет фотосинтеза на Земле образуется около 200 млрд. тонн биомассы, что эквивалентно энергии равной $3 \cdot 10^{21}$ Дж или $7,2 \cdot 10^{20}$ кал. Усвоение углекислого газа в результате фотосинтеза в течение года составляет около 260 млрд. тонн, что эквивалентно $7,8 \cdot 10^{10}$ тонн углерода и это связывание углерода компенсируется выделением практически такого же количества CO_2 , вовлекаемого в цикл «фотосинтез-дыхание». А население Земли ежегодно потребляет в виде органического вещества только 1

млрд. тонн продукции или около $15 \cdot 10^{18}$ Дж, что составляет всего 0,5% всей энергии запасенной в результате фотосинтеза, в том числе и сельскохозяйственного производства. Следовательно, практически вся Земля представляет собой прямой или отдаленный результат фотосинтеза растений, которые являются посредником между неиссякаемой энергией Солнца и всем живым миром нашей планеты [7].

Фотосинтез, будучи экологическим средообразующим фактором в биосфере сам, находится в прямой зависимости от внешних факторов среды, т.е. экология самого фотосинтеза есть следствие взаимодействия фотосинтезирующих растений с конкретными условиями окружающей среды, которую нужно отчетливо знать, как путь его регуляции и эффективной продуктивности в различных природно-климатических зонах сельскохозяйственного производства.

Прежде чем приступить к вопросу экологии фотосинтеза есть необходимость познакомиться с общими положениями, определяющими понятие «экологические факторы» фотосинтеза.

Любой организм, в том числе и фотосинтезирующий растительный организм, находится в среде, которая является комплексом окружающих условий, влияющих на жизнедеятельность. Комплекс условий складывается из элементов факторов среды. Такие факторы, которые действуя на организм, вызывают у них приспособительные реакции называются **экологическими факторами**. Экологические факторы могут быть *абиотическими* (химико-физическими) – свет, температура, pH среды, солёность, атмосферное давление, влажность почвы и воздуха, ветер и т.д., т.е. факторы неживой природы, и *биотическими* – воздействие живых существ, и *антропогенными*, связанными с деятельностью человека, приводящими к изменению природы как среды обитания. Действие экологических факторов может быть *стимулирующим* жизненные процессы растений, и *лимитирующими*, замедляющими их. Основными факторами процесса фотосинтеза считаются свет, температура, влага и эдафические (почвенные) факторы.

Свет является одним из важнейших факторов фотосинтеза, так как является источником необходимой лучистой энергии для биохимических процессов, т.е. участвует в образовании органических веществ. В жизни растения важно чтобы света было столько, чтобы в процессе фотосинтеза они продуцировали больше вещества, чем необходимо для протекания расходов на дыхание, т.е. должен быть обязательный положительный баланс, без которого не мыслим рост и существование растения. Для процесса фотосинтеза растений весьма важно то, что *на Земле нет таких зон, где бы растения не могли расти из-за недостатка света*

Температура. Скорость фотосинтеза определяется протеканием тепловых биохимических реакций, поэтому действие температуры проявляется очень отчетливо. Температурный коэффициент Q_{10} равен примерно двум, что соответствует ходу химических реакций процесса фотосинтеза.

Влага. Вода в почве и воздухе имеет огромное значение в жизни растений, уровень которой определяет возможность существования растений. Вода участвует в процессе фотосинтеза как необходимое химическое соединение, дающее водород для восстановления CO_2 , растворитель питательных элементов, сохраняет форму растения, регулирует движение устьиц, является компонентом цитоплазмы клетки, где протекают все жизненные процессы.

Эдафические факторы. Это плодородие почвы, обеспечивающее растение химическими элементами необходимыми для превращения продуктов фотосинтеза в различные химические соединения.

Все факторы, уровень которых приближается к пределу выносливости организма, называют *лимитирующими*. Реакция организма на воздействие фактора обусловлена его дозировкой. Диапазон действия экологического фактора ограничен пороговыми значениями: точками минимума, оптимума и максимума. Минимально и максимально переносимые дозы фактора, за которыми следует смерть. Диапазон благоприятного воздействия называют зоной оптимума или зоной комфорта. Пределы выносливости между критическими точками

называют *экологической валентностью* или *толерантностью* по отношению к конкретному фактору среды. Чем сильнее отклонение от оптимума, тем больше выражено угнетающее действие данного фактора на организм. Этот диапазон получил название зоны пессимума (или зоной угнетения). Надо отметить, что в точке минимума, организм может перейти в анабиоз, в состояние покоя, тогда как в точке максимума наступает деградация и прекращение жизнедеятельности.

В 1840 году немецким химиком Ю. Либихом был установлен закон, получивший название закона минимума, согласно которому нехватка какого-либо единственного элемента не может быть компенсирована другими элементами и, если его концентрация опускается ниже нормы, растение погибает. Такие элементы получили название *лимитирующих факторов*. Экологический фактор играет роль лимитирующего в том случае, когда он находится ниже критического уровня.

Однако ограничивающее значение имеет не только фактор, который находится в минимуме. Впервые представление о лимитирующем влиянии максимального значения фактора наравне с минимумом было высказано в 1913 году американским зоологом В. Шелфордом. Согласно сформированному закону толерантности Шелфорда существование организма определяется как недостатком, так и избытком любого из факторов, имеющих уровень, близкий к пределу переносимости данного организма.

Уровень устойчивости растительного организма, а так же её механизм определяется как интенсивностью действия фактора, скоростью его отклонения от нормы, так и степенью биохимической (молекулярной), физиологической и анатомо-морфологической адаптацией, присущих данному виду растений.

Биохимическая или молекулярная адаптация проявляется в изменении ионного и молекулярного состава клеточного содержимого, мембранных структур, клеток, структуры нуклеиновых кислот и их функциональной активности, приводящих к изменению направленности интенсивности большинства функциональных систем клетки.

Физиологическая адаптация является следствием биохимической и проявляется, например, в изменении интенсивности фотосинтеза, дыхания, роста, развития, которым предшествуют изменение и взаимодействие анаболизма и катаболизма.

Анатомо-морфологическая адаптация проявляется в специальных особенностях анатомического и морфологического строения клеток, тканей, отдельных органов и организма в целом, возникших в процессе эволюции в различных экологических условиях.

Все это в полной мере относится к фотосинтезу при взаимодействии растений с экологическими факторами среды.

Влияние экологических факторов среды на интенсивность фотосинтеза

Основным продуктом, характеризующим процесс фотосинтеза, положенного в основу определения его интенсивности и продуктивности является органическое вещество, скорость и количество его накопления. Поэтому, чтобы определить влияние на фотосинтез того или иного экологического фактора необходимо определить количество образуемого вещества

Однако при определении продуктивности фотосинтеза, надо учитывать то обстоятельство, что органическое вещество, образуемое при фотосинтезе расходуется на дыхание. Поэтому накопление сухой массы составляет разницу между этими процессами. На дыхание, которое не прекращается ни днем, ни ночью растение расходует до 30% ассимилятов. Поэтому для накопления сухой массы фотосинтез должен, по меньшей мере, быть интенсивнее дыхания в 10 раз. Эта разница составляет *видимый фотосинтез*, который определяется количеством образуемого органического вещества в мг(г) единицей поверхности листа дм^2 (м^2) за единицу времени 1 час. Существует метод определения интенсивности фотосинтеза и с учетом расходования органического вещества на дыхание, называемого *истинным фотосинтезом*, который определяется за сутки, учитывая за это время расход органического вещества на дыхание. И чем большая между ними разница, тем

интенсивнее фотосинтез. Интенсивность фотосинтеза также можно определить и по количеству поглощенного CO_2 или выделенного O_2 (мг) на единицу площади листа (дм^2 , м^2) или сырой массы (г) за час.

Используя тот или иной метод определения интенсивности фотосинтеза изучают влияние экологических факторов на этот процесс.

Свет. Среди внешних факторов фотосинтеза свет является основным условием, без которого процесс вообще не идет. Растение поглощает 80-85% энергии фотоактивных лучей (ФАР) солнечного спектра (от 400 до 700 нм) и 25% энергии инфракрасных (тепловых лучей) не участвующих в фотосинтезе, что составляет 51% от общей радиации. Но из всей поглощенной энергии фотоактивных лучей на фотосинтез используется только 1,5-2,0% (у высокопродуктивных селекционных культур может достигать 5-8%), остальная энергия рассеивается: до 10% – отражается, 35% – тепловое излучение, 10% пропускается через лист, 43% идет на транспирацию (испарение воды).

Интенсивность и спектральный состав света во многом зависит от географического положения. На Севере интенсивность света ослаблена, но освещение продолжительно, свет рассеянный, но богат длинноволновыми лучами (красными), которые более полно усваиваются. На Юге, где продолжительность светового периода дня короче, интенсивность света выше, но здесь больше менее эффективных коротковолновых лучей. Поэтому северные растения растут в условиях длинного дня с продолжительным световым периодом, а южные – в условиях короткого светового дня. По этому признаку в 1920 году американцы Гарнер и Аллард экспериментально показали, что для растений важно соотношение дня и ночи, т.е. света и темноты, что получило название *фотопериодизма*. Они разделили растения на 3 фотопериодические группы: *длиннодневные* (северные), которые не зацветают на коротком дне менее 12 часов; *короткодневные* (южные), у которых цветение не наступает на длинном дне более 12 часов, и *нейтральные (промежуточные)*, которые зацветают при любых соотношениях продолжительности дня и ночи, но все же у одних из них продукция цветков и плодов больше при длинном дне, у других – при коротком

Интенсивность фотосинтеза зависит от *интенсивности освещения*. Если графически выразить зависимость фотосинтеза от нарастания интенсивности освещенности, то мы получим «световую кривую» гиперболической формы.

Впервые кривые фотосинтеза в зависимости от нарастания освещения были получены в 1884 году российским физиологом растений К.А. Тимирязевым. В световой кривой он отметил несколько элементов: угол наклона восходящей кривой к оси абсцисс, который характеризует скорость увеличения интенсивности фотосинтеза по мере увеличения освещения (КПД использования света растением), и перегиб кривой, т.е. момент, когда дальнейший рост освещенности не увеличивает фотосинтеза и кривая уровня выходит на плато, этот момент рассматривается как *световое насыщение* фотосинтеза. Световое насыщение показывает уровень освещения, при котором достигается максимум фотосинтеза и которое указывает до какого диапазона интенсивности света фотосинтез нарастает с ростом освещения. Это очень важный показатель, т.к. уровень плато кривой определяет продуктивность фотосинтеза растений при достаточном освещении. Чем дальше и выше наступает насыщение, тем более эффективнее фотосинтез у растений, они более урожайны. Однако этот показатель очень неустойчив и изменяется в зависимости от погодных условий, температуры, концентрации CO_2 , минерального питания и др. Снижение фотосинтеза под действием света приводящего к световому насыщению связано с рядом причин, таких как инактивация ферментов, избыточным перевозбуждением хлорофилла, окислением ряда ферментов, в частности – карбоксилазы. Поэтому его трудно использовать при экологической оценке растений. Для разных растений при прочих равных условиях уровни светового насыщения различны. У растений с C_3 -пути фотосинтеза, световое насыщение всегда наступает на более низкой активности света, чем у растений с C_4 -путем (рис.1) У световых растений насыщение достигается при большей освещенности, чем у теневыносливых. Если у теневых оно наступает при 10% от полного солнечного освещения,

то у световых – при 50%. Это позволяет теневыми растениям существовать в условиях недостаточного освещения. Для этих растений освещенность для фотосинтеза очень мала. В 1880 году русский физиолог С.А. Фамицин установил фотосинтез при свете керосиновой лампы. Поэтому свет вечерней и утренней зари вполне достаточен для фотосинтеза, и даже отмечен фотосинтез при ярком свете полнолуния.

Уровень светового насыщения положен в основу разделения растений по отношению к свету. Вернер и Любименко выделили три экологические группы растений.

Световые виды, гелиофиты (светолюбивые), живущие исключительно на открытых местах, способных усваивать свет почти до 100% светового потока, т.е. до полного солнечного освещения. Это сосна, лиственница, дуб, ива, береза. К этой группе относятся растения наших южных пустынь, виды тундры и высокогорий, однолетники и многолетники каменистых и рудеральных местообитаний, окраин дорог, в лесной зоне первый ярус. Среди них есть и факультативные гелиофиты, которые лучше растут при некотором затенении, и облигатные гелиофиты, которые совсем не могут расти при затенении.

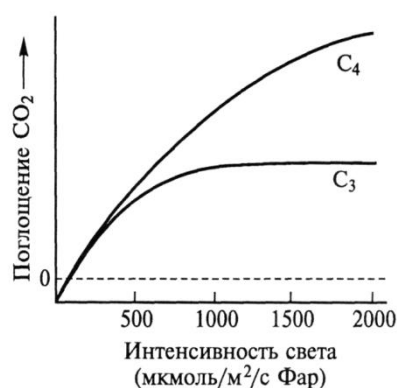


Рис. 1. Световые кривые фотосинтеза C_4 - и C_3 -растений

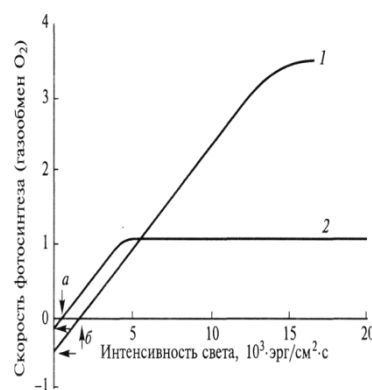


Рис. 2. Световые кривые фотосинтеза светолюбивого (1) и теневыносливого (2) растений (а, б – компенсационные точки)

Теневыносливые виды могут расти при полном дневном свете, но лучше при затенении. Это большинство растений лесной зоны, комнатные растения, в основном тропического происхождения. Теневынослив лесной подрост под пологом материнских растений.

Теневые виды сциофиты (тенелюбивые) растения на полном свете не растут (ель, пихта, клен, липа, бук, тис). Для них нормальная освещенность составляет 10-15% от полного солнечного света. Но и среди них встречаются факультативные и облигатные виды. Есть мнение, что для сциофитов ограничивающим фактором является не столько свет сколько невозможность восстанавливать уровень разрушающегося хлорофилла, нарушение водного режима с сильным обезвоживанием на прямом солнечном свете при отсутствии эффективных механизмов ограничения транспирации.

При снижении освещенности снижается и интенсивность фотосинтеза, продуктивность которого приближается к уровню расходования органического вещества на дыхание, т.е. их величины уравниваются. Такое состояние получило название компенсационного пункта (точки), который изменяется как от уровня освещения, влияющего на интенсивность фотосинтеза, так и от температуры, влияющей на интенсивность дыхания. Это такое состояние, когда растение не прибавляет и не теряет в весе. Компенсационная точка у разных экологических групп растений находится на разных уровнях освещения. У теневыносливых растений она лежит на значительно более низком уровне освещения,

примерно около 1% освещения, а у световых растений – около 3-5% (рис.2). На компенсационной точке наглядно проявляется взаимодействие факторов.

Суточный ход фотосинтеза, имеет параболический ход кривой, увеличиваясь к полудню и снижаясь к вечеру. Такой ход, как правило, наблюдается при оптимальном сочетании всех экологических факторов. В умеренном климате при достаточном водоснабжении фотосинтез в основном соответствует изменению освещения. Начинаясь утром с восходом солнца, фотосинтез достигает максимума в полуденные часы, затем постепенно снижается к вечеру, прекращаясь с заходом солнца. Однако в особо жаркие дни и при недостатке влаги из-за высокой транспирации или недостатка влаги в почве в полуденные часы наблюдается депрессия фотосинтеза с последующим восстановлением при снижении напряженности факторов. В таких условиях дневной ход фотосинтеза имеет двухвершинность.

В жарком климате дневной ход фотосинтеза имеет практически постоянно депрессию фотосинтеза в полуденные часы. В полуденные часы, когда освещение оптимально для фотосинтеза, но из-за высокой температуры и низкой относительной влажности воздуха растение теряет много воды, устьица закрываются, интенсивность фотосинтеза снижается. Он уменьшается тем сильнее, чем выше температура и нередко оказывается даже ниже компенсационной точки. К вечеру при уменьшении температуры и некотором повышении обводненности тканей листа интенсивность фотосинтеза возрастает. В этих условиях кривая дневного хода фотосинтеза четко имеет двухвершинный характер, т.е. имеет два максимума: более высокий утром и менее высокий ближе к вечеру. Так, например, у сахарного тростника первый максимум отмечен между 8 и 10 ч., а второй – между 14-16 ч. В середине дня интенсивность фотосинтеза составляет 20-50% её величины в утренние часы. Так же показательна выявленная О.В. Заленским зависимость дневного хода фотосинтеза от условий на разной высоте от уровня моря (рис.3).

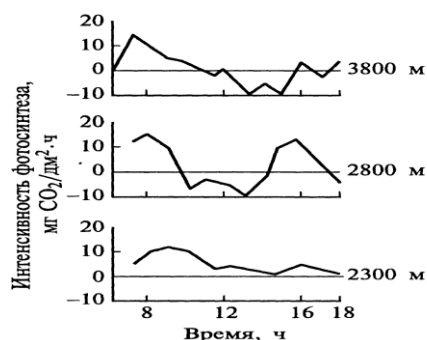


Рис.3 Дневной ход интенсивности фотосинтеза у растений картофеля, выращенного на разной высоте над уровнем моря (по Заленскому, 1964).

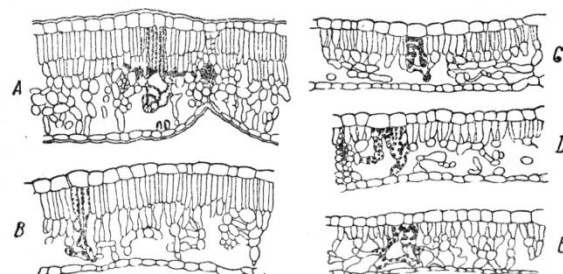


Рис.4. Листья лещины: А и В – солнечные, С, D, Е – теневые

Только в условиях равнины дневной ход фотосинтеза выражается одновершинной кривой. С повышением над уровнем моря меняются условия освещения, температуры, влажности, что приводит к изменению дневного хода фотосинтеза одного и того же растения. Как видим из рис. 3 кривая фотосинтеза на высоте 2300 м у картофеля двухвершинная – видна полуденная депрессия. В это время наблюдаете перегрев листа, обезвоживание тканей, закрытие устьиц, накопление в хлоропластах ассимилятов. На высоте 2800 м в полуденные часы четко выражена двухвершинность, вызванная резкой депрессией из-за высокой интенсивности дыхания, превышающего интенсивность фотосинтеза, и

депрессия фотосинтеза ниже компенсационной точки, а на высоте 3800 м фотосинтез идет в утренние часы очень быстро, достигая максимума. Затем интенсивность падает ниже компенсационной точки и поднимается иногда выше её только к вечеру.

Свет *формативно* влияет на структуру фотосинтетического аппарата и тем самым приводит растение к адаптации к свету, изменяя морфологию и анатомию листа, состав и содержания желтых и зеленых пигментов. Так у теневыносливых растений тонкая и широкая листовая пластинка, отсутствует столбчатая ткань, крупные хлоропласты с повышенным содержанием хлорофилла и большим содержанием вспомогательных пигментов хлорофилла «б» и каротинов. Светолюбивые, напротив, имеют мелкие, часто рассеченные и утолщенные листовые пластинки, с развитой одно или двухслойной столбчатой тканью, с мелкими, но многочисленными хлоропластами с повышенным содержанием хлорофилла «а» и меньше хлорофилла «б» (рис.4).

Фотосинтез зависит от *качества света*, его спектрального состава. При монохроматическом свете количество фотоактивных квантов снижается. По квантовой теории один квант может активировать только одну реакцию. Наиболее интенсивно фотосинтез идет в красных лучах, несущих наибольшее количество квантов близких по энергии к необходимой для фотохимических реакций и почти полностью усваиваемой в процессе фотосинтеза. Вот почему в утренние и вечерние часы интенсивность фотосинтеза уже идет на высоком уровне. Тогда как коротковолновые лучи (сине-фиолетовые) несут меньше квантов, но эти кванты с избыточной энергией и неиспользуемая энергия выделяется в виде тепла.

Спектральный состав влияет и на качество продуктов фотосинтеза. Установлено, что прибавление коротковолновых (сине-фиолетовых) лучей усиливает образование аминокислот и белков, а длинноволновых (красных) – углеводов. Поэтому в северных и средних широтах с преобладанием в световом потоке красных лучей в семенах и плодах накапливается в основном крахмал, а на юге в спектре значительную долю составляют коротковолновые (сине-фиолетовые) и семена и плоды обогащены белками.

Концентрация CO_2 . CO_2 является так же незаменимым компонентом среды для фотосинтеза растений, т.к. является основным субстратом фотосинтеза, который определяет не только сам фотосинтез, но и его интенсивность. В атмосфере CO_2 содержится 0,03%, но при этом содержании растение реализует только 50% потенциальной возможности фотосинтеза. Поэтому, повышение его содержания является резервом повышения фотосинтеза, но далеко не пропорционально. Если повысить концентрацию CO_2 в 10-20 раз, то фотосинтез возрастает только в 3-4 раза. Но это даёт возможность при определенных условиях повышать его содержание и увеличивать продуктивность фотосинтеза. Однако верхний предел его содержания не должен превышать 1-5%. Это широко используется при выращивании с.х. растений в теплицах. Наименьшая концентрация для растений с C_3 -путем фотосинтеза составляет 0,008-0.01%, а у C_4 -растений при прочих равных условиях при содержании CO_2 0,008% снижение фотосинтеза не наблюдается. Общий характер зависимости фотосинтеза от содержания CO_2 у разных растений можно видеть на рис. 5.

Основное поступление CO_2 идет в лист через устьица, которые при полном открытии составляют всего 1-2% площади листа. Поэтому фотосинтез зависит от скорости проникновения CO_2 к хлоропластам через устьица. При этом он должен преодолеть сопротивление атмосферы, устьичной щели, оболочку клетки мезофилла, цитоплазму, наружную мембрану хлоропласта.

Скорость проникновения CO_2 через эти барьеры определяется *скоростью проводимости*. Проводимость – это величина обратная сопротивлению она измеряется см/с.

Наибольшее сопротивление CO_2 испытывает в мезофилле, где оно составляет 0,1-0,5 см/с, тогда как устьичное составляет около 1см/с при полном их открытии. А.Л. Курсанов показал, что в 1 л воздуха содержится всего 0,59 мг CO_2 из которого может образоваться 0,63 мг глюкозы, т.е. чтобы растение синтезировало 1 г ему необходимо переработать 2500 л

воздуха. Как же растение справляется с этой задачей?

Считалось, что CO_2 из воздуха через устьица поступает диффузно по градиенту разницы парциального давления в листе и атмосфере. Затем оно было дополнено эффектом закона Штефана, при котором скорость перемещения частиц через малое отверстие устьиц пропорционально не площади отверстия, а его диаметру, при котором молекулы испытывают меньше сопротивление при столкновении, и поэтому диффундируют быстрее. Но в настоящее время работами З.И. Журбицкого [4, 5] экспериментально установлен механизм сверхпроводимости CO_2 . Им установлен новый фактор – *разность электрохимического заряда листа и атмосферы*. Атмосфера и CO_2 заряжены положительно, а Земля и лист – отрицательно. Поэтому аэроионы CO_2 , имеющие положительный заряд очень легко и быстро из воздуха абсорбируются электрохимически в тканях листа и легко проникают в цитоплазму (рис. 6).

Влияние кислорода. Оказалось, что снижение концентрации кислорода с 21% (концентрация кислорода в атмосфере) до 1-3% фотосинтез активизируется. Это объясняется историческим фактом, что когда 2 млрд. лет назад возник фотосинтез зеленых растений, в атмосфере преобладал CO_2 с небольшим количеством O_2 . Современное содержание кислорода фотосинтетического происхождения в атмосфере составляет 90-95%. Поэтому избыток кислорода тормозит фотосинтез, и этот факт получил название эффекта Варбурга. Эффект Варбурга обнаружен у всех растений, но особенно он проявляется у всех растений с C_3 -путем фотосинтеза, при котором на свету наблюдается выделение CO_2 . Этот процесс получил название *фотодыхания*, так как происходит только на свету в клетках содержащих хлорофилл и осуществляющих процесс фотосинтеза. Оказалось, что избыточный кислород на свету конкурирует с CO_2 и присоединяется вместо него к акцептору РДФ (рибулезодифосфат), с образованием гликолевой кислоты, которая метаболизируясь в глиоксилатном цикле, выделяет до 30% усвоенного CO_2 . У C_4 -растений это не наблюдается, т.к. выделяемый CO_2 ресинтезируется в мезофилле листа ФЭП (фосфоэнолпировиноградная кислота) с образованием яблочной кислоты с фиксированным CO_2 . Химизм этого процесса будет раскрыт чуть далее.

Температура. Процесс фотосинтеза весьма чувствителен к температурному режиму, так как температура способствует протеканию процесса фотофосфорилирования в световой

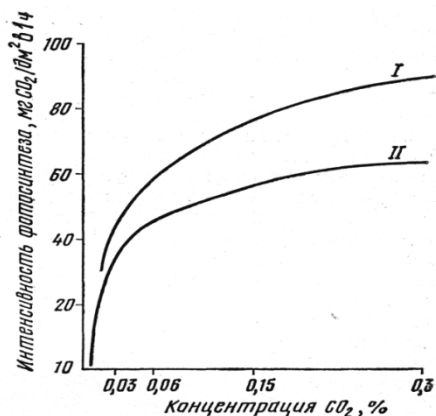


Рис. 5. Зависимость фотосинтеза от концентрации CO_2 в атмосфере: I – тыква, II – бобы

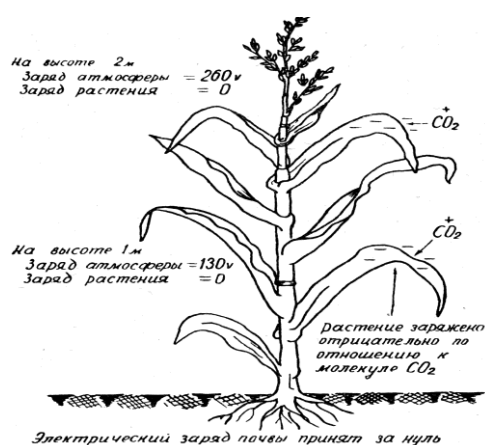


Рис. 6. Электрический потенциал растения усиливает поглощение CO_2 из атмосферы, имеющих разный заряд.

фазе и биохимических реакций темновой фазы метаболического преобразования CO_2 .

Общая зависимость фотосинтеза от температуры выражается одновершинной кривой с четко выраженными тремя кардинальными точками: *минимумом*, *оптимумом* и *максимумом*. Причем для разных по географическому происхождению и экологических групп растений эти точки лежат на разных температурных уровнях (рис.7). Оптимальная температурная область фотосинтеза определяется температурой, при которой наблюдаемый фотосинтез достигает более 90% своей максимальной величины. Обычно для растений умеренной зоны оптимальная температура лежит в пределах 25-30°C. Для тропических и субтропических – в пределах 30-35°C, для фотосинтезирующих цианобактерий оптимум составляет 90°C. За пределами этих температур, как в сторону минимума, так и максимума, фотосинтез резко падает. Максимальная температура обычно около 45°C, при которой большинство растений погибает. Но не редко пустынные растения способны фотосинтезировать при 58°C. Низкие температуры менее губительны. Амплитуда отклонения их от оптимальной значительно растянута. Так у северных растений (сосны, ели) минимум лежит в пределах -0,5-15°C (отмечен фотосинтез у сосны при -25°C), у субтропических 0-+2, у тропических +4-+8°C. Имеются данные, что ранневесенние эфемеры и высокогорные растения могут осуществлять фотосинтез при температуре ниже 0°C, а лишайники при -25°C.

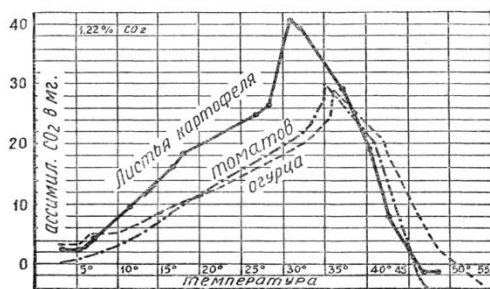


Рис.7. Зависимость фотосинтеза от температуры у листьев картофеля, томатов и огурцов (по Н.А. Максиму)

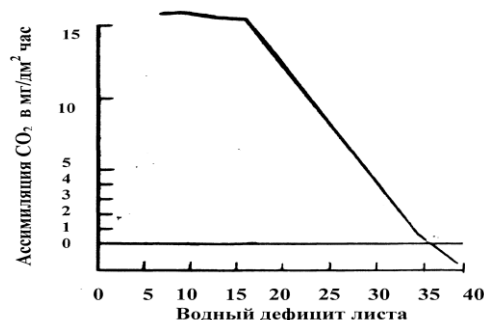


Рис.8. Влияние водного дефицита на фотосинтез (По Поченку, 1965)

В естественных условиях температура листа складывается из комплекса факторов: температуры воздуха, нагрева листа на прямых солнечных лучах, транспирации, охлаждающей лист и др. Поэтому лист может иметь температуру как ниже температуры воздуха (до 10-15° C), так и выше. Отрицательное действие высокой температуры на фотосинтез за пределами оптимума связано с разрушением белков ферментов, нарушением карбоксилирования РДФ, разрушением ультраструктуры хлоропластов, усилением дыхания. Низкие температуры при прямом действии снижают активность ферментов темновых реакций, а косвенно при повреждении органелл.

Обводненность тканей. Содержание воды в тканях листа имеет как прямое, так и косвенное влияние на фотосинтез. Поступление воды из почвы через корневую систему обеспечивает обводненность тканей листа. Вода является субстратом фотосинтеза, является донором протона водорода (H^+) для восстановления CO_2 в процессе фотосинтеза, и как субстрат для выделения кислорода. От обводненности тканей зависит степень открытия устьиц, через которые поступает CO_2 , поддерживаются процессы циклического и нециклического фотофосфорилирования, связанные с запасанием световой энергии. Недостаток воды в листе при водном дефиците вызывает его перегрев, вследствие недостаточной транспирации, изменение коллоидных свойств цитоплазмы, повышения её вязкости, что снижает обмен веществ, следовательно, всех процессов фотосинтеза. Но и полное насыщение тканей водой так же вредно, так как происходит механическое

(гидропассивное) закрывание устьиц под давление разбухших клеток мезофилла. Вот почему не рекомендуется в полуденные часы поливать растения дождеванием. Оптимальное обводнение тканей лежит в пределах 5-15% водного дефицита от полного насыщения тканей листа, ниже которого фотосинтез резко падает, а при 35% водного дефицита полностью прекращается (рис.8).

Минеральное питание. Фотосинтез и минеральное питание это две стороны единого процесса питания, у которого распределены функции по поглощению углерода листьями, как составной части органического вещества, и минеральных веществ – корнями, которые, сочетаясь, вместе обеспечивают процессы фотосинтеза с образованием многочисленных продуктов. Необходимость минеральных веществ для фотосинтеза определяется его зависимостью при синтезе пигментов, пигментных систем, ЭТЦ (электронтранспортная цепь), переноса электрона, физического состояния цитоплазмы и др. Конкретно, такие элементы как **N** и **Mg** необходимы для построения фотосинтетического аппарата. **Mg** входит в состав хлорофилла, участвует при синтезе АТФ, влияет на восстановление НАДФ и усвоение CO_2 в реакции карбоксилирования РДФ (активирует РДФ-карбоксилазу). **N** необходим для формирования азотистых оснований пиридиновых колец порфирина хлорофилла. Fe^+ необходим для образования ферредоксина, цитохрома (компонентов ЭТЦ), без него не образуются ферменты хлорофиллазы, цитохромоксидазы, без которых не образуется хлорофилл. K^+ обеспечивает гидратацию цитоплазмы, участвует в движении устьичного аппарата, поддерживает структуру гран хлоропластов, способствует образованию и транспорту углеводов. Комплекс элементов **Mn**, **Cl** и **Ca** входит в состав белкового комплекса ФС II, осуществляющей фотолиз воды. **Cu** входит в состав пластоцианида, переноса электрон в ЭТЦ. **P** обеспечивает реакции фотофосфорилирования и запасание энергии в АТФ и НАДФН.

Рассмотрев зависимость фотосинтеза от различных экологических факторов следует отметить, что их действие проявляется в комплексе, и они являются незаменимыми в процессе фотосинтеза. Недостаток или избыток одного из них будет оказывать негативное влияние на фотосинтез вплоть до полного его подавления. Поэтому для обеспечения интенсивного фотосинтеза и повышения его продуктивности и урожая растений необходимо оптимальное содержание всех экологических факторов, обеспечивающих жизнедеятельность растения, а значит и максимальный фотосинтез.

Климат и фотосинтез (фотосинтез растений различных климатических поясов)

Климат это средний многолетний режим погоды, а погода это состояние тропосферы в данной местности в данное время. Поэтому климат определяет совокупность растительных организмов на определенной территории, у которых их генетические потребности соответствуют климату этой территории. Каждая территория Земли имеет свои особенности климатических факторов, формирующих климатический пояс. Климатический пояс – это широтная полоса земной поверхности, отличающейся от других интенсивностью нагревания лучами Солнца и особенностями циркуляции атмосферы. На планете насчитывается 7 типов климатических поясов, которые делятся на 2 вида: постоянные (основные) и переходные. Постоянный климатический пояс, это когда в течение года господствует одна воздушная масса. Это арктический, умеренный, тропический и экваториальный. Переходные пишатся с приставкой «суб», это субарктический и субтропический пояса. В них в течение года сменяются две воздушные массы: летом приходит более жаркая та, что ближе к экватору, а зимой – более холодная та, что ближе к полюсу. В декабре-феврале воздушная масса смещается к югу, а в июне-августе – к северу. Т.е. у них в зимнее время происходит наложение погодных условий присущих арктическому поясу, а в летнее время – тропическому.

Арктический пояс (острова и материк Антарктиды) полностью лишен какой либо растительности из-за совершенно неподходящих температурных условия для растительных организмов. В этом поясе только температура определяет существование растительности.

Солнечный свет длится 0,5 года, но температура воздуха практически весь год не поднимается выше 0°C. А ближе к полюсу всегда остается отрицательной.

Фотосинтез растений субарктического пояса. Это самый близкий к полюсу переходный пояс Земли. Преимущественно расположен в Северном полушарии на территории Северной Канады, Аляски, юг Гренландии, север Исландии и Скандинавского полуострова, север Западной и средней Сибири и Дальнего Востока. Лето здесь не продолжительное, температура днем доходит до 20°C. Зимой температура опускается до отрицательной и держится ниже 0°C большую часть года. Осадков немного: от 500 до 250 мм и меньше, но низкая испаряемость способствует заболачиванию многих районов, а так как за короткое лето земля не успевает прогреться, то в ней располагается вечная мерзлота. Весь пояс занят растительностью тундры и лесотундры. Несмотря на круглосуточный летний «день» физиологические процессы у растений имеют суточные ритмы, т.к. освещение в течение суток уменьшается с 55 тыс. в полдень, до 4,5 тыс. лк в «полночь», соответственно и температура составляет с 7,5° до 0,8°C. В таких условиях интенсивность фотосинтеза у растений довольно низкая [9], но у них он идет круглосуточно, поэтому для них типична высокая суточная продуктивность видимого фотосинтеза. Это очень важно. При коротком вегетационном периоде за этот счет у растений Крайнего Севера происходит накопление органического вещества достаточного, чтобы покрыть расходы на дыхание в течение короткого лета и длинной зимы. Интересно, что величина максимальной суточной продуктивности тундровых растений близка к таковой растений жарких пустынь. Для фотосинтеза в таких условиях арктические виды растений имеют ряд специфических приспособлений: листья собраны в розетки и прижаты к почве, что помогает рационально использовать тепло и круглосуточное освещение. При низких ночных температурах они ведут себя как теневые растения, лучше используют малую интенсивность света при низкой температуре, днем же – как солнечные (световые), т.е. хорошо используют высокую интенсивность света. Нижняя температурная граница наблюдаемого фотосинтеза у тундровых растений лежит ниже 0°C, оптимум в области 10-20°C, хотя температура вегетационного периода обычно много меньше.

Фотосинтез растений умеренного климатического пояса. Пояс расположен между 40° и 60° широтными параллелями и граничит с субарктическим и субтропическим поясами. Пояс является постоянным. Ярко выражены все времена года: снежная зима сменяется весной, ей на смену приходит жаркое лето и снова наступает осень. Это самый широкий климатический пояс, северная часть которого в северном полушарии занята природной зоной тайги, более низких широт – смешанные и широколиственные леса, в континентальной части Евразии переходящий в степи и пустыни. Безусловно, в этих подзонах складываются свои природно-экологические условия, обеспечивающие формирование разных фитоценозов со своими особенностями фотосинтеза.

Как показали исследования, характер дневного хода фотосинтеза у древесных пород умеренной зоны имеют общие черты, несмотря на различный уровень интенсивности (рис.9). Как видим у всех отмечается депрессия фотосинтеза в полуденные часы. Это может быть связано с некоторым физиологическим «утомлением» при высоком утреннем пике, частичным замыканием устьиц к полудню, усилением дыхания в полуденные часы при повышении температуры или действием максимального излучения, оказывающего стрессовое воздействие. Общая закономерность фотосинтеза здесь такова: вечнозеленые хвойные ассимилируют слабее, чем лиственные. Ещё важнейшей особенностью вечнозеленых хвойных пород является *зимний фотосинтез* при отрицательной температуре. Наблюдаемое поглощение CO₂ или прирост сухой массы в течение зимы был установлен для сосны ежовой и сосны ладанной на юге США.

У хвойных в районах с холодной зимой интенсивность фотосинтеза наблюдалась вплоть до точки замерзания или даже немного ниже. Так для сосны в Сибири отмечено протекание фотосинтеза в солнечные безветренные дни даже при температуре -25°C . Зимний фотосинтез для хвойных необходим, так как из-за невысокой интенсивности фотосинтеза при низких летних температурах они не успевают накопить достаточного количества органики для жизненных процессов продолжительной зимы.

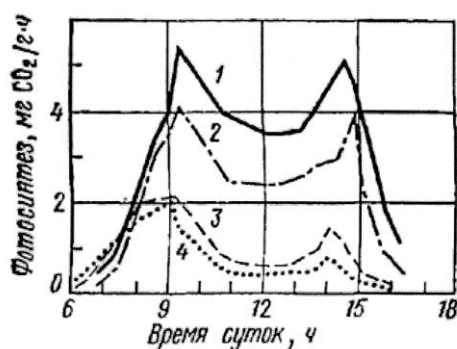


Рис.9. Кривые хода суточного фотосинтеза: 1 — бук; 2 — берёзы; 3 — дугласии (*Pseudotsuga*); 4 — ели; (по Walter, 1960)

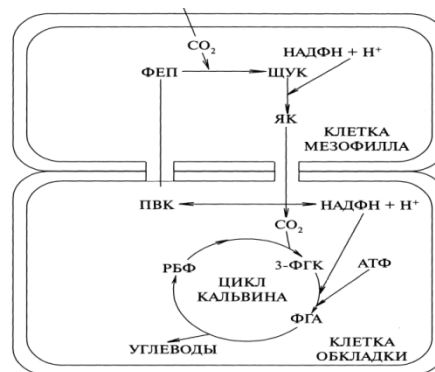


Рис. 10 Фотосинтетический цикл C_4 -пути фотосинтеза уровень интенсивности (рис.9). Как видим у всех отмечается депрессия фотосинтеза в полуденные часы.

Фотосинтез лиственных пород при всех интенсивностях света идет интенсивнее, чем у хвойных. Так береза усваивает $3,8 \text{ мг } \text{CO}_2/\text{г. сырой массы}$, бук — $3,7$, дуб $2,5$, а сосна — $0,9$ и ель — $0,8$. Общая закономерность здесь такова, что хвойные («вечнозеленые») породы ассимилируют слабее, чем лиственные. Отмечено, что обычный лист лучше приспособлен к фотосинтезу, чем хвоя. Несмотря на то, что интенсивность фотосинтеза у березы и ели отличается почти в 5 раз, в общем, они дают одинаковую общую годовую продуктивность. Относительная величина фотосинтеза лиственных пород во многом зависит от погодных условий. Если, например, сравнить фотосинтез теневыносливого бука со светолюбивой березой, то увидим, что при высокой влажности воздуха и слабой освещенности бук фотосинтезирует интенсивнее, а при сухой погоде и сильной освещенности энергичнее фотосинтезирует береза. Дуб ведет себя вообще-то также, как светолюбивая береза, хотя и менее чувствителен к высокой температуре.

Фотосинтез растений степной зоны. Степная зона умеренного пояса является одним из основных биомов суши. Зона степей представлена в Евразии степями, в Северной Америке — прериями, в Южной Америке — пампасами, в Новой Зеландии — туссоками.

Для зоны степей характерен жаркий и засушливый климат в течение большей части года, где растительность более-менее ксероморфна, а весна имеет достаточное увлажнение, что определяет большое количество эфемеров и эфемероидов. Естественный растительный покров характеризуется безлесьем и образован преимущественно многолетними травами, хорошо приспособленными к сухому климату. Это, прежде всего, дерновинные злаки: ковыли, типчак, тонконог, житняки, а также сложноцветные, в меньшей степени крестоцветные, бобовые. В состав степного разнотравья входят гвоздики, вероника,

подмаренник, полыни. Но видовой состав при продвижении на юг претерпевает серьезные изменения.

У трав масса надземной части неассимилирующих тканей сведена к минимуму, но зато поверхность корней преобладает в десятки и даже сотни раз. Величина фотосинтеза непосредственно связана с площадью ассимиляционных органов, т.е. листовой поверхностью.

В аридных (засушливых) условиях климата существует почти линейная зависимость продуктивности растений от количества осадков. При увеличении обеспеченности влагой продуктивность возрастает, при достижении оптимального влагообеспечения она становится постоянной.

В степных условиях эволюционно возникла особая экологическая группа растений, фотосинтезирующих по типу C_4 -фотосинтеза. Это особый альтернативный способ фотосинтеза прекрасно адаптированный к жаркому и засушливому климату. Считается, что такой тип фотосинтеза возник в условиях тропиков у травянистых растений, которые затем путем экспансии распространились в степные регионы. Поэтому такой способ фотосинтеза распространен среди растений тропического происхождения, таких, как: пшеница, кукуруза, сорго, ячмень, просо, сахарный тростник и др. Оказалось, что этот путь присущ не только злакам. Сейчас известно 19 семейств, в состав которых входят представители только 3-х однодольных и 16 двудольных. Очевидно, этот процесс возник независимо в разных филологических группах.

У таких растений специфично анатомическое строение листа, признаки которого могут служить диагностическим признаком для C_4 -растений. У них два типа фотосинтетических клеток: клетки обкладки с агранальными хлоропластами, радиально покрывающих проводящие пучки в листе, и клетки с гранальными хлоропластами мезофилла столбчатой и губчатой тканей. Эти два типа клеток физиологически не равноценны и специализируются на выполнении различных звеньев в превращении поглощенного CO_2 . Клетки обкладки выполняют основную функцию в преобразовании CO_2 в глюкозу в цикл Кальвина. Это очень выгодно, так как образуемые ассимиляты сразу попадают в транспортные системы. Клетки мезофилла осуществляют только вспомогательную роль, подкачку CO_2 для цикла Кальвина, который из них в связанном виде в яблочной кислоте поступает по плазмодесмам к клеткам обкладки. Этот путь был впервые обнаружен и описан советским ученым Карпиловым в 1960 [6] и австралийцами Хетчем и Слэком в 1966. В клетках мезофилла идет процесс первого карбоксилирования ФЭП ферментом ФЭП-карбоксилазой с образованием 4-х углеродного соединения ЩУК (щавелевоуксусная кислота), которая восстанавливается за счет НАДФН до яблочной (малат) или аспарагиновой кислот, у разных растений. Затем, второе карбоксилирование заключается в том, что малат переходит к клеткам обкладки, где в результате окислительного декарбоксилирования высвобождает CO_2 , который включается в цикл Кальвина (рис.10). Двойное (кооперативное) карбоксилирование обеспечивает даже в условиях очень высокой температуры и почти закрытых устьицах, что снижает расходования воды. У этих растений большое преимущество фотосинтеза перед C_3 -растениями: продуктивность при тех же условиях выше 2-2,5 раза, они жаро- и засухоустойчивы, скорость фотосинтеза всегда высока, не наблюдается потеря CO_2 при фотодыхании, т.к. она ресинтезируется в мезофилле листа ФЭП, отсутствует световое насыщение до полного солнечного освещения.

Особенности фотосинтеза растений жарких пустынь. В жарких пустынях продолжительный безоблачный период, особенно в летние месяцы, при высоком солнцестоянии и высокой солнечной радиации. ФАР летом в Каракумах составляет около $0,5 \text{ кал/см}^2/\text{мин}^{-1}$ (22-28% от полной радиации) [1, 2]. Такая высокая радиация в совокупности с большой сухостью и высокой температурой накладывает существенный отпечаток на физиологические процессы растений и, особенно, фотосинтеза. Установлено, что, как правило, у травянистых растений интенсивность фотосинтеза выше, чем у деревьев, у видов с коротким вегетационным периодом (эфмеры) более высокие максимальные интенсивности, чем у длительно вегетирующих. Суточный ход видимого фотосинтеза в

Каракумах характеризуется отсутствием дневной депрессии, с максимумом фотосинтеза утром или в полдень. Измерение фотосинтеза в течение дня через каждые 10 минут у *Pragmatea communis* в долине Смерти (США), падающей радиации, температуры листа, показало, что максимум фотосинтеза достигался в 8 часов и постепенно падал к 18 часам, что объяснялось повышением температуры листа в течение дня, хотя она была ниже на 5-9°C температуры воздуха [10].

Особый интерес представляет специфичные для пустынь кактусы и суккуленты со специфической особенностью фотосинтеза. Как у степных злаков у этих пустынных растений эволюция фотосинтеза пошла по пути C₄-фотосинтеза. Поскольку этот тип фотосинтеза впервые был установлен М.Д. Хетчем у растений семейства толстянковых (*Crassulaceae*), то он назвал этот процесс «кислотный метаболизм толстянковых», по-английски *Crassulaceae acid metabolism*, а в сокращении САМ-путь. В настоящее время он обнаружен у представителей 25 семейств: однодольных *Agavaceae*, *Liliaceae*, *Orchidaceae*, двудольных – *Crassulaceae*, *Compositaceae*, *Chenopodiaceae*, *Portulacaceae* и даже у папоротникообразных семейства *Polypodiaceae* и др.

Днем, когда у обычных растений устьица открываются, у этих растений закрываются и открываются только ночью, как приспособление для уменьшения потери воды и поглощения CO₂, поступающего из атмосферы, а также и выделяемого в процессе дыхания. Если у C₄ растений кооперация двух циклов усвоение и связывание CO₂ происходит в мезофилле листа, а восстановление до органического вещества в цикле Кальвина в клетках обкладок, то у суккулентов эти процессы разделены во времени и протекают в одной клетке. У них ночью при открытых устьицах усваивается CO₂ путем карбоксилирования ФЭП с образованием яблочной C₄ кислоты (малат) и накопление её в вакуолях клетки. Днем на свету при закрытых устьицах малат транспортируется из вакуолей через цитоплазму к хлоропластам и там после декарбоксилирования освобождается CO₂ включается в цикл Кальвина в хлоропластах той же клетки, с образованием сахаров. Хотя такой метаболизм CO₂ не может обеспечить высокую продуктивность пустынных растений, но он позволяет им существовать в экстремальных условиях засушливых мест обитания и обеспечивает биопродуктами пустынные экосистемы [8].

Фотосинтез растений субтропического пояса. Зона субтропического пояса хорошо выражена в обоих полушариях земли между 30°–40° параллелями с. и ю. ш. и располагается на всех континентах: на территории Северной Америки, средиземноморья, Северной Африки, Передней Азии, Северной Индии, юга Китая, юга Японии, в Крыму и на Кавказе, а также в Южной Америке, у Южного окончания Австралии. Субтропический климатический пояс является переходным, на его территории в течение года сменяют друг друга две воздушные массы. Летом – в более жаркий сезон (июнь-август) в северном полушарии, а в декабре-феврале в южном господствует жаркая тропическая масса. Зимой приходит более холодная воздушная масса умеренного пояса, приносящая прохладную погоду и дожди, но температура не снижается ниже 0°C. Температура в течение года равномерная. Среднегодовая температура достигает 15°C, в зимнее время в некоторых районах может снижаться до +5..+7°C, со среднемесячной температурой выше 20°C. При вторжении полярного воздуха зимой может снижаться до –3°C, а возможны и заморозки до –10..–15°C. Субтропики самый комфортный пояс с богатым разнообразием, в основном вечнозеленой растительности, фотосинтезирующей большую часть года.

Количество осадков и распределение их в течение года в разных областях неодинаково. Во влажных субтропиках годовое количество достигает 100-200 см, и распределяется более-менее равномерно. В сухих годовое количество колеблется в среднем 50-100 см и приурочен к холодному времени года.

Растения вегетируют отчасти зимой, а главным образом весной, летом они находятся в покое. Однако полного покоя у лесных растений не бывает, хотя в середине зимы из-за низких температур, а летом из-за засухи рост прекращается. Большая часть растений цветет ранней весной, но есть виды, цветущие как зимой, так и летом. Субтропики отличаются

богатством растительности. Здесь сохранились даже реликты раннего кайнозоя (средний меловой период). Для субтропиков характерно разнообразие подтипов, связанных с различным увлажнением. Леса и кустарники к юго-востоку сменяются субтропическими степями, а на востоке переходят в субтропические полупустыни и пустыни континентального сектора. Поэтому перечислить все виды и породы растений невозможно. Типичные для субтропиков разных регионов встречаются массово: вечнозеленый дуб (каменный, пробковый), бук, сосна, гаррига, иаквис, камфорный лавр, магнолия, бамбуки, лианы, эпифиты, граб, вяз, ясень, липа, клен, лавр, самшит, каштан, иглица. Горными породами кавказских лесов являются бук, дуб, каштан. Мягкая зима и жаркое лето позволяет разводить мандарины, лимоны, бамбук, ливанский кедр, орех и др. субтропические растения.

Фотосинтез многообразных растений субтропиков близок с одной стороны к тропическим видам, с другой к растениям умеренного пояса. В зависимости от климатических и погодных условий он протекает либо по типу растений умеренного пояса, либо по типу растений тропического. Продуктивность, интенсивность, и дневной ход фотосинтеза у них такой же, как растений прилегающих поясов. Здесь встречаются растения с типичным фотосинтезом умеренной зоны C_3 -растений, степным и тропическим C_4 -пути и пустынных растений с САМ-пути, которые были рассмотрены выше, а тропические будут рассмотрены в следующем разделе. Для разнообразной флоры субтропического пояса отмечается общая высокая продуктивность фотосинтеза.

Фотосинтез растений тропического и экваториального поясов.

Тропический пояс располагается в тропических широтах по обе стороны экватора в основном от 20° до 30° с. и ю. ш. От них к экватору располагается экваториальный пояс по обе стороны экватора до 20° широтной параллели, но это единственный пояс, который разорван на 3 ареала трех континентов: Амазонская низменность в Южной Америке, экваториальная Африка и Большие Зондские острова. Это постоянные пояса и над ними круглый год господствует единая тропическая воздушная масса. В тропическом поясе в зависимости от гидрологического режима и территориального расположения в различных секторах сформировались как пустынные, тропические степные (саваны) так и сообщества тропических лесов. Тропические и экваториальные леса имеют общие специфические черты, так как приурочены к местам высокой влажности, одинаково высоких постоянных температур, и высокой относительной влажности воздуха, поэтому они будут рассмотрены как общий тропический лесной покров. Тропические леса развиваются в условиях почти неизменных в течение года условий: среднемесячной температуры ($24-28^\circ\text{C}$), стабильной погодой, большого количества осадков от 2000 до 7000 мм, а некоторых случаях и 12000 мм в год, обилии света от высоко стоящего Солнца. Такие условия обеспечивают тропическим лесам формировать высокорослые многоярусные тропические леса до 5 ярусов, каждый из которых занят многообразными экологическими видами, что позволяет наиболее полно использовать благоприятные световые, температурные и гидрологические условия. В отличие от лесных и травянистых сообществ других климатических поясов, в тропическом лесу происходит круглогодичный фотосинтез с наибольшей интенсивностью и продуктивностью на Земле. Уровень биологической продуктивности тропического леса составляет $3500\text{ г/м}^2/\text{год}$. Покрывая около 6% поверхности суши тропические леса дают до 29% общей продукции органического вещества. Годовая продукция фотосинтеза составляет 80-50 т/га сухой фитомассы. Величины запасов продукции практически одинаковы во всех тропических лесах. В лесах умеренных широт (смешанные леса) она не превышает 10 т/га, год.

Тропические леса содержат самое большое многообразное живых организмов на Земле. Занимая всего 2% поверхности Земли тропические леса служат домом для более чем 50% видов растений и животных на планете. Из 250000 видов растений в тропических лесах произрастает 170000 видов.

Тропические леса нередко называют легкими планеты, имея в виду, что растения, в результате фотосинтеза этих лесов круглый год в атмосферу выделяют огромное количество

кислорода и, соответственно, связывают адекватное количество углекислого газа. Поэтому их уничтожение в настоящее время в больших количества (до 20 млн. га в год) для получения древесины и под сельскохозяйственные угодья, является серьезной проблемой, так как происходит уничтожение вечнозеленых тропических лесов, осуществляющих фотосинтез круглый год, что может привести к глобальным изменениям в биосфере.

Литература

1. Вознесенский В.А. Фотосинтез пустынных растений. // Физиология и биохимия культурных растений. // 1973, т. 5, №2, с. 144-148.
2. Вознесенский В.А. Фотосинтез пустынных растений. Л.: Наука, 1977, 256 с.
3. Заленский О.В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. // Л.: Наука, 1977, с. 56
4. Журбицкий З.И. Электроклимат и растения. // Изв. АН СССР. Сер. Биол. 1969, №2, с.100-1126.
5. Журбицкий З.И. Влияние постоянного электрического поля на абсорбцию CO₂ листьями растений. // ДАН СССР, 1975, т. 223, №5, с.1273-1375.
6. Карпилов Ю.С. Распределение радиоактивного углерода ¹⁴C в продуктах фотосинтеза кукурузы / Труды Казанского сельскохозяйственного института. – 1960, т.41, №1, с.15-24
7. Климов В.В. Фотосинтез и биосфера / Соревский образовательный журнал, 1996, № 8, с.6-13.
8. Смашевский Н.Д. Фотосинтез и экология. Учебное пособие. // Астраханский государственный университет, Издательский дом «Астраханский университет» г. Астрахань, 2012. – 164 с.
9. Тихомиров Б.А. Пути формирования растений к среде Крайнего Севера / Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л.: 1973, с. 288-297.
10. Ptarcy R.W., Derry J.A., Bartholo B. Field measurements of the gas exchange capacities of *Phragmites communis* under summer condition in Deqath Vaqlley. “Carnegie Inst. AQnnu. Rept. Dir4. Dep. Plant Biol., 1971-1972” S. 144 tandfofde, Cflif., 1972, p.161- 144.