

УДК 581.524.42.001.57

## ОЦЕНКА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ДРЕВОСТОЕВ

© 2009 А.Г. Молчанов

Институт лесоведения РАН, п/о Успенское, Московская обл.;  
e-mail: root@ilan.msk.ru

Предложено рассчитывать фотосинтетическую продуктивность (ФП) на основе поглощенной пологом древостоя солнечной радиации и коэффициента использования поглощенной ФАР на фотосинтез облиственным побегом. Количество ассимилированного  $\text{CO}_2$  слоем полога древостоя при определении этим методом является произведением двух величин: количества поглощенной слоем полога радиации и коэффициента использования поглощенной солнечной радиации на фотосинтез (КПД фотосинтеза) облиственным побегом.

Ключевые слова: *фотосинтетическая продуктивность, поглощенная солнечная радиация, коэффициент использования поглощенной радиации на фотосинтез.*

### ВВЕДЕНИЕ

Наиболее важными параметрами, определяющими углеродный баланс лесных экосистем, а также структуру взаимодействия растительного покрова с окружающей средой служат несколько взаимозависимых показателей: первичная брутто-продуктивность, или гросс-продуктивность (Gross Primary productivity, GPP), первичная нетто-продуктивность (Net Primary productivity, NPP), нетто-продукция экосистемы (NEP), а также дыхание экосистемы (Ecosystem respiration, RE).

Первичная брутто-продуктивность - GPP или фотосинтетическая продуктивность (ФП) характеризует общее продуцирование органического вещества (поглощение  $\text{CO}_2$ ) автотрофами на единице площади за определенный отрезок времени [10]. Эколого-физиологический метод, при комплексном его использовании, дает возможность определять величины гросс-продуктивности (GPP) (фотосинтетической продуктивности (ФП)), нетто-продуктивности (NPP) и продуктивности экосистемы (NEP).

Измерение газообмена ведется на отдельном листе или побеге в разных частях полога древостоя в течение короткого промежутка времени и рассчитывается по отношению к единице поверхности или массы листа. Для получения конечного результата - суммарного количества  $\text{CO}_2$ , поглощенного древостоем за год, полученные в течение сезона данные складываются (или усредняются) и умножаются на поверхность или массу листьев в древостое (или в различных его слоях). Таким образом, количество  $\text{CO}_2$  является суммой многих компонентов, каждый из которых измеряемый с невысокой точностью (в лучшем случае 5-10%). Однако метод имеет то пре-

имущество, что позволяет оценить вклад отдельных компонентов экосистемы в общий круговорот  $\text{CO}_2$  за короткие промежутки времени, его динамику, а также оценить влияние отдельных показателей структуры и функции растений, в частности, вклад фотосинтеза и дыхания разных органов (листьев, стволов, ветвей и корней) в суммарный газообмен  $\text{CO}_2$  древостоя.

В настоящее время оценка ФП определяется по той или иной степени улучшенной методике Монси и Саеки [15], которая основана на световых кривых фотосинтеза, обычно получаемых в первой половине дня, на разных вертикальных уровнях, и на пропускании солнечной радиации на каждом из уровней. В последнее время зависимость фотосинтеза от окружающих факторов определяется на основе биохимической модели Фаркухара [12], в сочетании с той или иной моделью устьичной проводимости [1].

При оценке ФП древостоев экофизиологическим методом наиболее сложной задачей является переход от листа или охвоенного побега, на котором определяли интенсивность фотосинтеза, к определению ФП всего древостоя. Для решения этой проблемы обычно решаются следующие задачи: 1. Определяется масса или площадь листьев по слоям полога древостоя. 2. Определяется поступление и распределение солнечной радиации к каждому слою в пологе древостоя. 3. Изучается зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности у листьев, выросших в разных условиях светового довольствия (световые и теневые листья). 4. Определяется изменчивость интенсивности фотосинтеза в течение дня, в разных условиях окружающей среды.

Такая методика исследования является очень трудоемкой. Кроме того, отдельные ее слагае-

мые не могут быть определены с достаточной точностью, и поэтому суммарная ошибка метода оказывается очень большой. В связи с этим нам представляется целесообразным использовать для определения ФП принципиально другой метод, основанный на расчете фотосинтеза не по падающей, а по поглощенной радиации. Мы предлагаем рассчитывать ФП на основе поглощенной пологом древостоя солнечной радиации и коэффициента использования поглощенной ФАР на фотосинтез облиственным побегом. Тем самым метод позволяет избежать основной сложности, которая встречается при таких исследованиях – он позволяет перейти от уровня листа к уровню древостоя. При определении ФП по поглощению солнечной радиации пологом древостоя не требуется определение площади листы в насаждении, так как поглощенная радиация непосредственно зависит от индекса листовой поверхности.

Количество ассимилированного  $\text{CO}_2$  пологом древостоя, при определении этим методом, является произведением двух величин: количества поглощенной слоем полога радиации и коэффициента использования поглощенной солнечной радиации на фотосинтез (КПД фотосинтеза).

Точность определения ФП по предлагаемому нами методу в большой степени зависит от того, в какой степени зависимость КПД фотосинтеза от окружающих факторов, полученная на отдельном облиственном (охвоенном) побеге соответствует зависимости КПД фотосинтеза слоя полога древостоя.

Настоящая статья посвящена исследованию зависимости КПД фотосинтеза от внешних условий, функционального состояния листа в двух древостоях – дубраве, растущей в зоне недостаточного увлажнения, и в сосняке, растущем в зоне южной тайги. Мы также попытаемся показать в какой степени КПД фотосинтеза, полученный на отдельном охвоенном побеге, соответствует КПД фотосинтеза слоя полога древостоя.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в дубравах юго-восточной лесостепи в Воронежской области и в сосняке южной тайги в Ярославской области.

В лесостепной зоне исследования проводились в 60-летней осоко-снытевой дубраве II бонитета на темно-серой лесной, глинистой почве с уровнем грунтовых вод около 13 м и в 220-летней полево-кленовой дубраве IV бонитета на южном склоне с уровнем грунтовых вод около 8-9 м [5]. В южной тайге в 50-летнем сосняке кислотно-черничном Ia бонитета на дерново-подзолистой

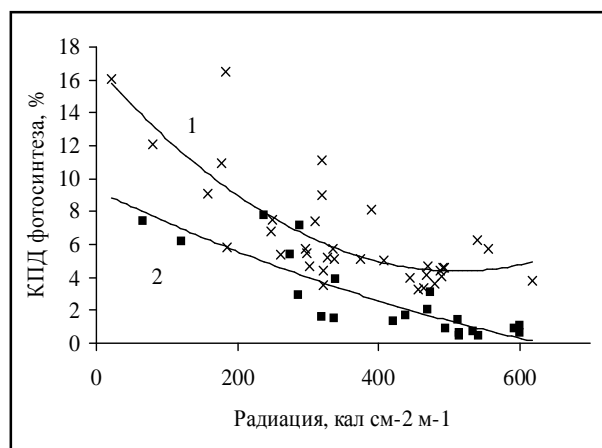
песчаной почве с уровнем грунтовых вод около 1,5-2 м [2].

Для учета взаимозатенения листьев на облиственных побегах, угла наклона листовой пластинки в естественных условиях измерение фотосинтеза проводили на облиственных побегах, и кроме поверхности листьев, также определяли площадь проекции облиственного побега на горизонтальную поверхность.

Газообмен  $\text{CO}_2$  в дубовом древостое определяли на интактных облиственных побегах с площадью листьев 7-12  $\text{дм}^2$  и площадью горизонтальной проекции побега 3-6  $\text{дм}^2$ , а в сосновом древостое у охвоенных побегах с хвоей 2-5 г с площадью горизонтальной проекции охвоенного побега 15-30  $\text{см}^2$ . Концентрацию  $\text{CO}_2$  измеряли инфракрасным газоанализатором типа ГИП-10МБ с точностью 0,002  $\text{мг CO}_2 \text{ л}^{-1}$  или 1 ppm. Более подробная методика определения фотосинтеза опубликована в предыдущих работах [2, 4, 5].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

КПД фотосинтеза, как и фотосинтез не является постоянным. Он меняется в зависимости от времени дня и окружающих факторов (водообеспеченности, температуры воздуха, от интенсивности падающего света, а также от функционального состояния листа (у световых и теневых листьев) [2, 4, 5, 13, 14]. На рис. 1 мы приводим данные о зависимости КПД фотосинтеза листьев дуба от интенсивности падающей радиации в разных условиях водообеспеченности.



**Рис. 1.** Зависимость коэффициента использования поглощенной солнечной радиации на фотосинтез от падающей радиации у листьев дуба светового типа при предрасветном водном потенциале листа (ПВПЛ) равном от -0,2 до -0,9 (1) и при ПВПЛ равном от -1,0 до -1,6 МПа (2)

Чтобы учесть изменение КПД фотосинтеза в течение дня мы использовали в расчетах интенсивность фотосинтеза за весь световой день.

ФП слоя полого насаждения за световой день рассчитывали по формуле:

$$GPP_{\text{слой}} = h_{\text{слой}} \cdot Q_{\text{слой}} \cdot b_{\text{слой}} / 2.54 \quad (1)$$

где  $GPP_{\text{слой}}$  - количество  $CO_2$ , поглощенное одним слоем или всем пологом древостоя, в  $kg\ CO_2\ га^{-1}\ день^{-1}$ ;  $h_{\text{слой}}$  - КПД фотосинтеза в зависимости от суммы прихода ФАР к слою полого и других факторов окружающей среды;  $Q_{\text{слой}}$  - сумма прихода ФАР к насаждению или к слою полого в исследуемый день, в  $кал\ га^{-1}\ день^{-1}$  ( $Дж\ га^{-1}\ день^{-1}$ );  $b_{\text{слой}}$  - коэффициент поглощения ФАР слоем полого или всем пологом насаждения; 2.54 (10.63) – энергетический эквивалент поглощенной  $mg\ CO_2$  к кал или ( $mg\ CO_2$  к J).

КПД фотосинтеза рассчитывали по общеизвестной формуле [9]

$$h = P \cdot 2.55 / Q \cdot b \cdot S, \quad (2)$$

где: P - интенсивность фотосинтеза облиственного побега за световой день,  $mg\ CO_2\ см^{-2}\ листы\ день$ ; 2.54 (10.63) – энергетический эквивалент поглощенной  $CO_2$ ; Q - падающая ФАР на исследуемый побег,  $кал\ см^{-2}\ день$ ; b – коэффициент поглощения ФАР побегом; S - площадь проекции облиственного побега на единицу площади листы.

Интенсивность фотосинтеза листьев или облиственных побегов в пологе древостоя значительно различается. Это обусловлено тем, что в естественных условиях в течение дня на фотосинтез влияют изменяющиеся факторы окружающей среды (свет, температура и влажность воздуха и в результате обеспеченность водой листа) [3]. Наиболее изменчивым фактором окружающей среды в пологе древостоя является солнечная радиация. Поэтому основные различия фотосинтеза в пологе зависят от поступающей к листьям солнечной радиации. В исследуемом дубовом насаждении солнечная радиация в трех слоях сильно различалась, в верхнем слое интенсивность радиации свыше 30% от максимальной величины, когда фотосинтез выходит на уровень светового насыщения, встречалась 80% случаев, тогда как в среднем слое 44% и в нижнем только в 14% случаях [7]. В сосновом древостое солнечная радиация свыше 30% от максимальной величины встречалась в верхнем слое полого в 58%, в среднем 34% и в нижнем в 26% случаев. Таким образом, для определения более точной величины поглощения  $CO_2$  пологом древостоя его необходимо разделить на горизонтальные слои. В каждом из них необходимо проводить исследования по поглощению радиации слоем полого.

На основе полученных данных по фотосинтезу за световой день, в дни с разными условиями окружающей среды и разным водообеспечением для дуба были рассчитаны значения КПД фотосинтеза по формуле (2). Используя полученные значения КПД фотосинтеза и показания окружающей среды в эти дни было рассчитано уравнение зависимости КПД фотосинтеза  $\eta(h)$  от солнечной радиации за день (Q), среднесуточной температуры воздуха (T) и предрассветного водного потенциала листа ( $\psi$ ) отдельно для световых и для теневых листьев [4, 5]. Ниже приводится формула для расчета зависимости КПД фотосинтеза световых (уравнение 3) и теневых (уравнение 4) листьев дуба от окружающих факторов.

$$\eta = 1,37 \cdot 10^{-5} \cdot Q^2 + 0,0053 \cdot T^2 - 1,013 \cdot \psi^2 - 0,021 \cdot Q - 0,40 \cdot T + 17,67 \quad R^2 = 0,61 \quad n = 61 \quad (3)$$

$$\eta = -4,2 \cdot 10^{-7} \cdot Q^3 + 4,67 \cdot 10^{-4} T^2 - 2,64 \cdot \psi + 6,257 \quad R^2 = 0,40 \quad n = 25. \quad (4)$$

Используя эти зависимости, по формуле (1) рассчитывали фотосинтетическую продуктивность верхнего, светового и нижнего, теневого слоев полого дубового насаждения. Таким образом, для расчета ФП дубового насаждения, кроме этих зависимостей необходимо знать только поглощенную солнечную радиацию конкретным древостоем в разных слоях полого по вертикали и условия окружающей среды.

Для расчета ФП в сосняке мы допустили, что в формулах (1) и (2) коэффициент поглощения солнечной радиации облиственного побега, на котором определяли фотосинтез в слое полого древостоя, примерно одинаков для всех побегов растущих в этом слое полого. Рассмотрим, в какой степени это подтверждается.

По нашим данным [2], в сосновом насаждении на основании исследования 13 модельных деревьев получено, что удельная поверхность 1 г хвои (площади поверхности хвои на единицу массы) в верхнем слое полого равна  $46\ см^2\ г^{-1}$ , среднем  $58\ см^2\ г^{-1}$  нижнем  $63\ см^2\ г^{-1}$  (табл.).

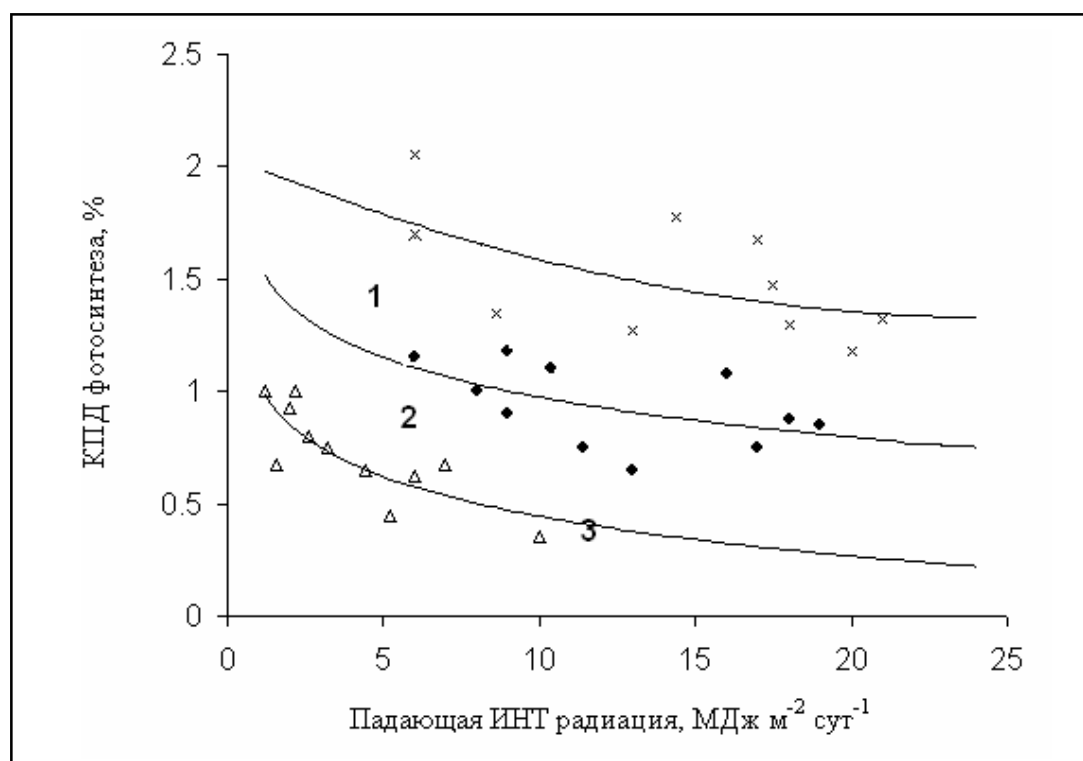
**Таблица.** Удельная поверхность хвои сосны (в расчете на 1 г свежей хвои) в трех слоях полого с учетом возраста хвои (хвоя текущего года / хвоя 1-го года) [2]

Слой полого	Среднеарифметическое (M), $см^2\ г^{-1}$	Среднеквадр. отклонение ( $\pm \sigma$ )	Коэффициент вариации (V), %	Точность опыта (P), %
Верхний	50.2/46.0	7.70/5.28	15.34/11.48	4.84/3.62
Средний	60.6/58.1	6.40/6.55	10.56/11.27	3.04/3.39
Нижний	71.7/63.2	8.21/10.93	11.45/17.29	3.45/5.21

Определение зависимости фотосинтеза от света, поглощения света побегами и КПД фотосинтеза велось отдельно для побегов каждого уровня. Экспериментальные охвоенные побеги, на которых проводили определение фотосинтеза, имели удельную поверхность для верхнего слоя 49, 40, 41, 41, 44, 41  $\text{см}^2 \text{г}^{-1}$  (в среднем 42,7), для среднего слоя - 54, 53, 56,  $\text{см}^2 \text{г}^{-1}$  (в среднем 54,3), для нижнего - 59, 62  $\text{см}^2 \text{г}^{-1}$  (в среднем 60,5). Таким образом, экспериментальные охвоенные побеги имели меньшую удельную поверхность, чем среднестатистические, полученные по модельным деревьям: для верхнего слоя на 7%, для среднего слоя на 6% и для нижнего на 4%, т.е. хвоя во всех слоях полога была более светового типа.

Для определения изменчивости коэффициента поглощения ФАР побегами в пологе соснового древостоя провели определение коэффициента поглощения ФАР охвоенными побегами в горизонтальной и вертикальной плоскости полога. В этой работе [8] мы взяли по 9 охвоенных побегов из трех горизонтальных слоев полога древо-

стоя. Определение коэффициента поглощения ФАР охвоенными побегами (b) проводили в фотоинтегрирующей сфере диаметром 45 см. Различие в поглощении ФАР охвоенными побегами между слоями полога составляло меньше 15%. Так в верхнем слое поглощение ФАР охвоенными побегами 1-го года было 78%, в среднем - 65% и 54% в нижнем слое полога соснового древостоя. Коэффициент вариации поглощения ФАР охвоенными побегами в верхнем слое составлял 9,5%, в среднем - 15,2%, в нижнем - 16,0%. Кроме того, в этой же работе было показано, что поглощение ФАР зависит от густоты охвоения побега и от удельной поверхности хвои. Используя полученные данные интенсивности фотосинтеза за световой день и поступление к исследуемому побегу солнечной радиации в трех слоях полога соснового древостоя, была получена зависимость коэффициента использования поглощенной солнечной радиации на фотосинтез от поступающей радиации к побегу у хвои 1-го года в верхнем, среднем и нижнем слоях полога соснового древостоя (рис. 2).



**Рис. 2.** Зависимость коэффициента использования поглощенной солнечной радиации на фотосинтез от поступающей радиации к побегу у хвои 1-го года в верхнем (1), среднем (2) и нижнем (3) слоях полога соснового древостоя

Для хвои первого года уравнение зависимости КПД фотосинтеза от падающей радиации в верхнем слое получилось равным  $y = 0,018x^2 - 0,37x + 4,54$   $R^2 = 0,98$  при стандартной ошибке = 0.1. Различие между зависимостями КПД фотосинтеза от падающей ФАР из разных слое поло-

га около 20%. Отклонение КПД фотосинтеза, используемой при расчете, от действительной не будет превышать более 10%. Различие поглощенной ФАР охвоенными побегами между слоями полога, как было показано выше, около 15%. Таким образом, отклонение, используемой при рас-

чете КПД фотосинтеза, от действительной не будет значительной.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, точность определения продуктивности зависит от полученной зависимости КПД фотосинтеза от падающей на исследуемый побег солнечной радиации. Эти зависимости различаются в разных частях полога древостоя.

Предложенный нами метод оценки ФП, в отличие от других эколого-физиологических методов, учитывает распределение фотосинтетических органов, их взаимозатенение в пологе древостоя, естественную ориентацию листьев в пространстве. Используя этот метод, не требуется определения площади листы в древостое. Для расчета ФП древостоя использовалась зависимость среднедневного КПД фотосинтеза от количества солнечной радиации поглощенной за день и других факторов окружающей среды, и таким образом учитывалось изменение дневного хода фотосинтеза в разных условиях, в частности в зависимости от недостатка или избытка влаги, от влияния облачности (суммы прихода солнечной радиации за день).

На основе наших исследований и литературных данных [6] мы пришли к выводу, что величины интенсивность фотосинтеза, при световом насыщении в оптимальных условиях, хотя и изменяются в течение сезона и в зависимости от внешних условий, но мало зависят от географического места произрастания, поэтому могут служить функциональной характеристикой в частности для таких древесных пород, как сосна *Pinus sylvestris* (L.), береза *Betula pendula* (Roth.) и дуб *Quercus robur* (Roth.). Следовательно, зная зависимость КПД фотосинтеза от окружающих факторов для определенной породы, и поглощение солнечной радиации конкретным древостоем можно рассчитать фотосинтетическую продуктивность этого конкретного древостоя в заданных или естественных условиях окружающей среды.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Корзухин М.Д., Выгодская Н.Н., И.М. Милюкова, Татаринцев Ф. А., Цельникер Ю.Л. Применение объединенной модели фотосинтеза и устьичной проводимости к анализу ассимиля-

- ции елью и лиственницей в лесах России // Физиология растений. 2004. Т. 51, № 3. С. 341-354.
2. Молчанов А.Г. Экофизиологическое изучение продуктивности древостоев. М.: Наука, 1983. 135 с.
3. Молчанов А.Г. Изменчивость интенсивности фотосинтеза дуба черешчатого от факторов окружающей среды // Лесоведение. 2002. № 6. С. 13-22.
4. Молчанов А.Г. Фотосинтетическая продуктивность дубового древостоя в различных условиях водообеспеченности // Физиология растений. 2005. Т. 52, № 4. С. 522-531.
5. Молчанов А.Г. Баланс CO<sub>2</sub> в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. Тула: Гриф и К., 2007. 284 с.
6. Молчанов А.Г. Функциональная характеристика фотосинтетического аппарата сосны, березы и дуба // 2009 (в печати).
7. Молчанов А.Г., Молчанова Т.Г. Распределение солнечной радиации в пологе дубового насаждения // Лесоведение. 2005. № 1. С. 52-62.
8. Молчанов А.Г., Хазанов В.С. Измерение и расчет поглощения ФАР побегами сосны // Лесоведение. 1975. № 2. С. 75-79.
9. Тооминг Х. О. теоретически возможном КПД фотосинтеза с учетом дыхания // Вопросы эффективности фотосинтеза. Тарту: Ротапринт ТГУ, 1969. С. 5-25.
10. Уткин А.И. Биологическая продуктивность лесов. (Методы изучения и результаты) // Лесоведение и лесоводство. Т. 1. Итоги науки и техники. М.: ВИНТИ, 1975. С. 9-190.
11. Цельникер Ю.Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 216 с.
12. Farquhar G.D., von Caemmerer S., Berry J.A. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species // Planta. 1980. V. 149 P. 78-90.
13. Molchanov A.G. Photosynthetic utilization efficiency of absorbed photosynthetically active radiation by Scots pine and birch forest stands in the southern Taiga // Tree Physiology. 2000. V. 20. № 17. P. 1137-1148.
14. Molchanov A.G. Estimation of photosynthetic productivity of a forest stands using the efficiency in the utilization of absorbed radiation by a stand for photosynthesis // Monitoring of Energy-Mass Exchange between Atmosphere and Forests Ecosystems. Gotttingen, 2002. P. 31-42.
15. Monsi M., Saeki T. Uber den Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung fur die Stoffproduktion // Jap. J. Bot. 1953. V. 14, № 1. P. 22-52.

## ESTIMATION OF PHOTOSYNTHETIC EFFICIENCY OF FOREST STANDS

© 2009 A.G. Molchanov

Institute of Forest Science, v. Uspenskoe, Moscow region; e-mail: root@ilan.msk.ru

It is offered to count photosynthetic efficiency (FP) on the basis of absorbed by bed curtains of a forest stand of solar radiation and operating ratio absorbed HEADLIGHTS on photosynthesis overdeciduous runaway. The quantity assimilated CO<sub>2</sub> a layer of bed curtains of a forest stand at definition by this method is product of two sizes: quantities absorbed by a layer of bed curtains of radiation and operating ratio of absorbed solar radiation on photosynthesis (photosynthesis EFFICIENCY) overdeciduous runaway.

Keywords: *photosynthetic efficiency, absorbed solar radiation, operating ratio of absorbed radiation on photosynthesis.*