

=====МАТЕРИАЛЫ ВТОРОЙ НАЦИОНАЛЬНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ=====  
=====«МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГИИ»=====

УДК: 581.524.42.001.57

## Простая модель оценки влияния водообеспеченности на дневную изменчивость световых кривых фотосинтеза

© 2012 Молчанов А.Г.\*

*Институт лесоведения РАН, с. Успенское, Одинцовский район, Московская обл.,  
143030, Россия*

**Аннотация:** Световые кривые фотосинтеза в течение дня изменяются от множества факторов, однако практически во всех моделях этот факт не учитывается. Мы предлагаем для расчетов использовать данные фотосинтеза, полученные за световой день, и не на отдельном листе, а на облиственном побеге. Интенсивность фотосинтеза облиственного побега за день также изменяется в зависимости от интенсивности солнечной радиации за день, условий водоснабжения и температуры воздуха. Рассчитано уравнение зависимости интенсивности фотосинтеза от этих трёх факторов.

**Ключевые слова:** световые кривые фотосинтеза, водообеспеченность, предрассветный водный потенциал, дневной ход фотосинтеза.

### ВВЕДЕНИЕ

Для оценки фотосинтетической продуктивности древостоев в естественных условиях необходимо иметь показатель, который может служить в качестве характеристики фотосинтетической деятельности, а также для сравнения данных, полученных разными авторами у различных видов растений. Такими показателями при эколого-физиологическом определении фотосинтеза являются световые кривые фотосинтеза [1–4]. На основании такой кривой и данных о приходе солнечной радиации в безоблачный день в данном пункте на определенную дату вегетационного периода может быть построена кривая «идеального» (то есть зависящего только от интенсивности света) дневного хода фотосинтеза, и рассчитано максимально возможное суммарное поглощение  $\text{CO}_2$  на  $1\text{ м}^2$  листовой поверхности за день. Но поскольку в естественных условиях другие внешние факторы могут быть далеки от оптимальных, реальная дневная динамика фотосинтеза может в той или иной степени отличаться от вычисленной по световой кривой. По этой причине желательно получить зависимость фотосинтеза от всех факторов окружающей среды.

Экофизиологическая модель должна предсказать, как будут вести себя закономерности физиологических процессов в растениях в различных экологических условиях. Одной из первых таких работ была работа М. Monsi, Т. Saeki [5], которая основана на зависимости интенсивности фотосинтеза от солнечной радиации, полученной в первой половине дня, когда неблагоприятные погодные еще не повлияли на снижение фотосинтеза. В дальнейшем было много работ, в которых учитывались угол наклона листовой пластинки, температура воздуха, сезонный ход фотосинтеза,

---

\*a.georgievich@gmail.com

изменение концентрации  $\text{CO}_2$  [6–9], но все они также были основаны на световых кривых, полученных в первой половине дня.

В настоящее время в исследованиях фотосинтеза стали разрабатываться и широко применяться математические модели, основанные на представлениях о биохимическом механизме этого процесса. Наиболее распространенной в настоящее время является модель Фаркухара [10,11] и её модификации, описывающие зависимость интенсивности фотосинтеза от основных факторов среды.

В большинстве экофизиологических моделей анализируется зависимость фотосинтеза от трех факторов среды: интенсивности ФАР, температуры воздуха и дефицита давления водяных паров в воздухе [12]. Влияние водного и температурного режима почвы учитываются редко. В работе Ю.Л.Цельникер и др. [13] экофизиологическая модель фотосинтеза хвойных основана на зависимости фотосинтеза от пяти факторов среды: интенсивности ФАР, температуры воздуха и почвы, дефицита давления водяных паров в воздухе и запаса доступной влаги в почве. Однако до сих пор в моделях фотосинтеза не учитывается изменчивость световых кривых в течение дня от окружающих условий и водообеспеченности. Значительно меньше изучена изменчивость световых кривых фотосинтеза в течение дня. С.Н. Чмора [14] показала, что у кукурузы они являются функцией времени дня. Для древесных растений этот вопрос был изучен нами [15,16]. Таким образом, выше сказанное свидетельствует о сложности и многообразии влияния окружающих факторов не только на фотосинтез, но и на другие процессы, от которых зависит поглощение  $\text{CO}_2$  и продуктивность растений. По существу, изучение этого вопроса сейчас еще далеко не завершилось.

В настоящей работе будут показаны изменения световых кривых фотосинтеза в течение дня при различных сценариях условий окружающей среды, а также представлено уравнение зависимости фотосинтеза за весь световой день от влияния водообеспеченности, солнечной радиации за день и среднедневной температуры воздуха.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в Воронежской области в дубравах юго-восточной лесостепи: в полево-кленовой 200 летней дубраве III класса бонитета и в осоко-снытевой 60 летней дубраве II класса бонитета, а также на 5-летних сеянцах дуба, выращенных в лизиметре и для контроля рядом с ним. В наших исследованиях измерение фотосинтеза и дыхания проводили с помощью инфракрасного газоанализатора ГИП–10МБ (Москва). Газообмен  $\text{CO}_2$  в дубовом древостое определяли на интактных облиственных побегах с площадью листьев 7–12  $\text{дм}^2$  и площадью проекции побега 3–6  $\text{дм}^2$ . Экспозиционные камеры в полево-кленовой и осоко-снытевой дубравах устанавливались в верхней южной части кроны дерева и в нижней теневой части. Обычно в экспозиционной камере находился облиственный побег. В полево-кленовой и осоко-снытевой дубравах листья верхнего слоя располагались на высоте более 20 м, теневые на высоте ниже 15 м. Поверхность листьев в верхнем слое древостоя составляла 50%, в среднем 30% и в нижнем – 20% от всей поверхности листьев древостоя. Удельная (односторонняя) поверхность листьев равнялась в верхнем слое 56.7, в среднем – 67.8, в нижнем – 70.1  $\text{см}^2/\text{г}$  свежей массы. Более подробная методика определения фотосинтеза опубликована в предыдущих работах [16–18]. Влагодобеспеченность в условиях лесостепи для дуба определяли по предрассветному давлению воды в листе (ПДВЛ) [19] с помощью камеры давления [20,21] или по давлению воды в почве с помощью криоскопического метода [22].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Интенсивность фотосинтеза в течение дня изменяется в зависимости от интенсивности солнечной радиации, расположения листа на побеге, условий водоснабжения и температуры воздуха. Световые кривые фотосинтеза, полученные в первой половине дня, значительно изменяются в зависимости от предрасветного давления воды в листьях. Так, для сеянцев дуба, выращенных в лизиметре, интенсивность фотосинтеза при световом насыщении (рис. 1), когда ПДВЛ было  $-0.9$  МПа, была  $12$   $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ , при ПДВЛ  $-2.2$  МПа интенсивность фотосинтеза упала до  $4$   $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ , а если давление в листе становится  $-3.3$  МПа, интенсивность фотосинтеза снижается до  $2$   $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ . Кроме того, депрессия фотосинтеза с увеличением дефицита почвенной влажности наступала в более ранние часы и при более низкой солнечной радиации. Так, при  $-0.9$  МПа депрессия начинала развиваться при 50% от максимальной интенсивности света, при  $-2.2$  МПа – при 40%, а при  $-3.3$  МПа – при 20% света [23].

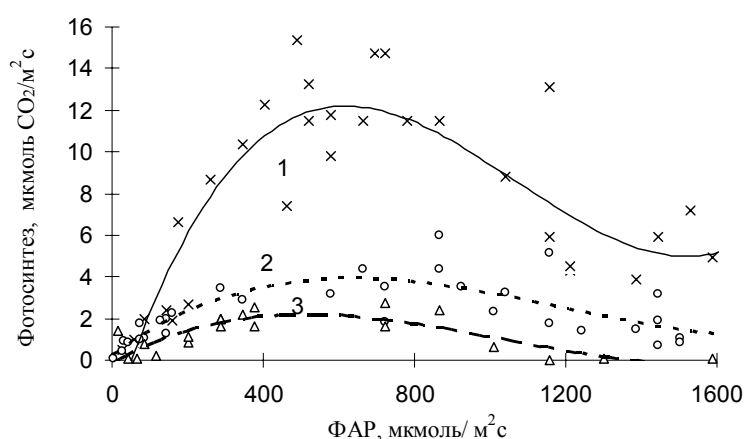
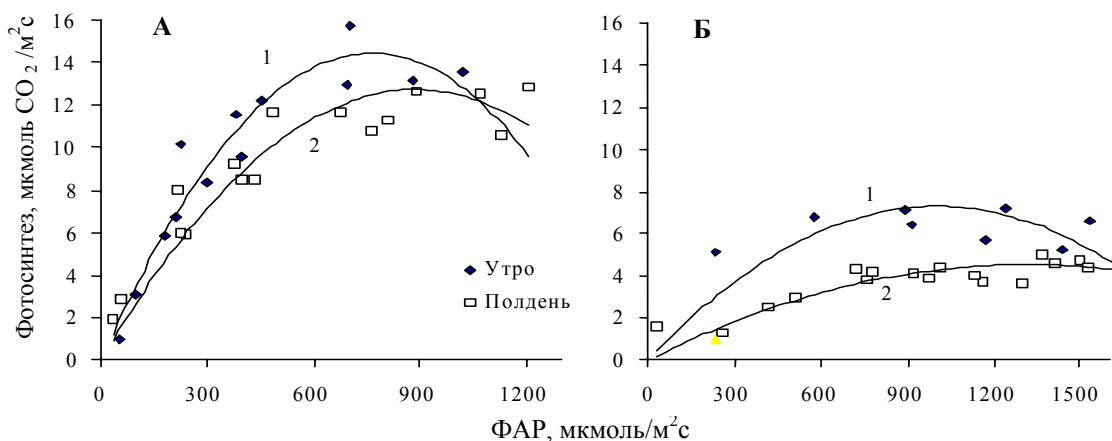


Рис 1. Световые кривые фотосинтеза сеянцев дуба в лизиметре в различных условиях водообеспечения, при ПДВЛ:  $-0.9$  МПа (1);  $-2.2$  МПа (2);  $-3.3$  МПа (3).

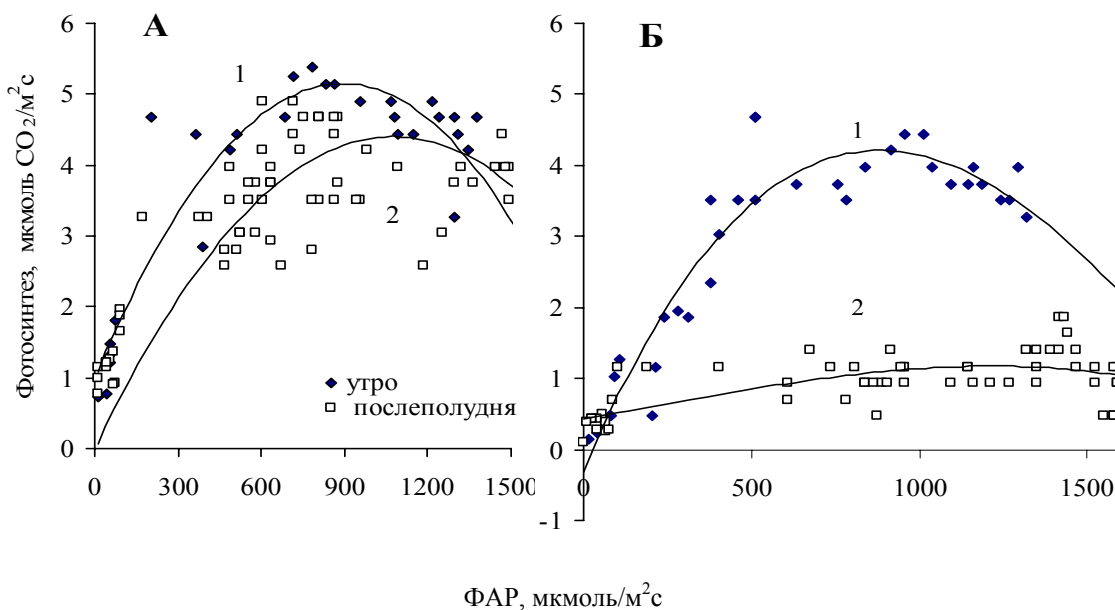
Подобная картина наблюдается и у взрослых деревьев, растущих в естественных условиях. Так, в полево-кленовой дубраве при оптимальных условиях водообеспечения, в малооблачные дни, когда ПДВЛ было  $-0.6$  МПа (рис. 2А), интенсивность фотосинтеза в утренние и послеполуденные часы различалась незначительно, в утренние часы была  $14.5$   $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ , а в послеполуденные часы  $12.5$   $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ . В условиях значительного водного дефицита, когда ПДВЛ был  $-1.6$  МПа в малооблачный день (рис. 2Б), интенсивность фотосинтеза даже в утренние часы снизилась в два раза и интенсивность фотосинтеза при световом насыщении стала около  $7.5$   $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ , а в послеполуденные часы составило всего  $4$   $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ . По данным О. Roupsard и др. [24], интенсивность ассимиляции у дуба сидячецветного с изменением ПДВЛ от  $-1.0$  до  $-2.5$  МПа падала с  $8$  до  $2$   $\mu\text{моль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ . У других пород зависимость фотосинтеза от недостатка влаги была несколько иная. Так, у сосны ладанной [25] интенсивность фотосинтеза начинала резко падать при ксилемном водном потенциале ниже  $-1.0$  МПа, а при потенциале  $-2.0$  МПа приближалась к нулю.

Зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности у 60-летних деревьев в осоко-снытевой дубраве в течение дня в разных условиях влажности почвы также значительно изменяется [16], при этом наблюдается значительное различие в световых кривых фотосинтеза в дни с различной облачностью, особенно в условиях дефицита влаги. В облачный день (рис. 3А) в условиях дефицита влаги, когда ПДВЛ составляло

–1.6 МПа, интенсивность фотосинтеза различалась в утренние часы и послеполуденные незначительно, примерно на 20%, тогда как при таком же дефиците влаги, но в малооблачные дни, световые кривые фотосинтеза в утренние и послеполуденные часы различались в четыре раза (рис. 3Б). Так, если в облачный день интенсивность фотосинтеза при световом насыщении в послеполуденные часы была около 4 мкмольСО<sub>2</sub>/м<sup>2</sup>с, то в малооблачный день в это же время только около 1 мкмольСО<sub>2</sub>/м<sup>2</sup>с. Кроме того, в условиях дефицита влаги в облачный день интенсивность фотосинтеза при световом насыщении даже в утренние часы была выше, чем в утренние часы в малооблачные дни.



**Рис. 2.** Световые кривые фотосинтеза облиственных побегов дуба в малооблачные дни в утренние часы (1) и в послеполуденные (2) при ПДВЛ = –0.6 МПа (А) и при ПДВЛ = –1.6 МПа (Б).

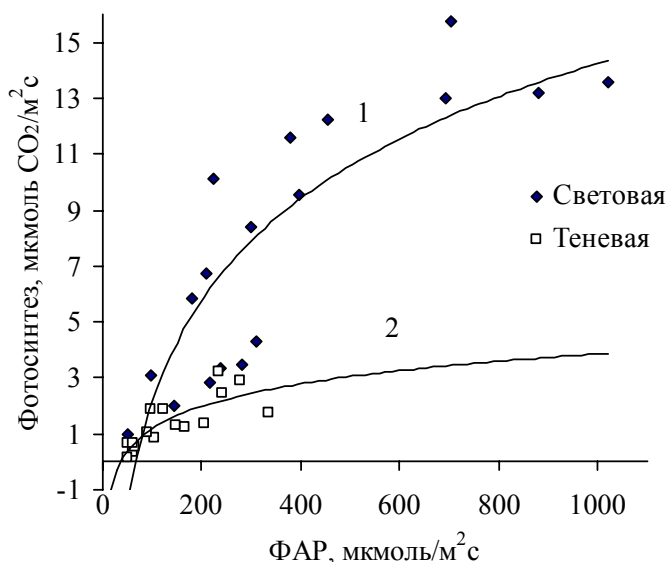


**Рис. 3.** Световые кривые фотосинтеза листьев дуба в утренние часы (1) и в послеполуденные (2) при ПДВЛ = –1.6 МПа в облачный (А) и в малооблачный (Б) дни.

Подобную картину изменения в дневном ходе фотосинтеза у сеянцев дуба черешчатого показали французские исследователи [26]. У хорошо обводненных листьев интенсивность фотосинтеза с 10 до 14 ч изменилась с 15.5 до 13.7, а у необводненных листьев – с 14.8 до 11.0 мкмольСО<sub>2</sub>/м<sup>2</sup>с.

Световые кривые фотосинтеза, полученные на листьях из световой и теневой частей кроны, различаются (рис. 4). Интенсивность фотосинтеза при световом насыщении

тенивых листьев более чем в два раза меньше, чем интенсивность фотосинтеза световых листьев. Интенсивность солнечной радиации при световом насыщении у тенивых листьев меньше. Если у тенивых листьев максимальная интенсивность фотосинтеза наступает при ФАР около 300–400 мкмоль/м<sup>2</sup>с, то у световых листьев, насыщение фотосинтеза наступает при радиации около 600–800 мкмоль/м<sup>2</sup>с. У дуба красного интенсивность фотосинтеза изменяется в зависимости от расположения листы в пологе, тенивые листья имеют интенсивность фотосинтеза в два раза ниже, чем световые [26].



**Рис. 4.** Световые кривые фотосинтеза световых (1) и тенивых (2) облиственных побегов дуба при ПДВЛ = -0.6 МПа

На побеге листва находится к горизонтальной поверхности под разными углами и, кроме того, взаимозатеняются. Так, по нашим данным у горизонтально расположенных листьев интенсивность фотосинтеза за день равна 240 мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>день, у листьев, обращенных на восток интенсивность фотосинтеза составляет 190 мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>день, а обращенных на запад – 100 мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>день. В разных условиях недостатка влаги в почве листья с разной экспозицией ведут себя по-разному. В оптимальных условиях водоснабжения вертикально расположенные листья имеют большую интенсивность фотосинтеза за день по сравнению с горизонтально расположенными листьями и, наоборот, в более жестких условиях водоснабжения горизонтально ориентированные листья имеют более высокую продуктивность. Если принять интенсивность фотосинтеза за день при горизонтальной экспозиции листа за 100%, что равно 240 мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup>день, то лист, обращенный на восток, имел 80% интенсивность фотосинтеза, обращенный на запад – 40%. Основные различия наблюдались в дневном ходе фотосинтеза. У горизонтально расположенных листьев максимум фотосинтеза наблюдался в 10 ч утра, а затем постепенно снижался, у листа, обращенного на восток, интенсивность была максимальной уже в 8 ч, при этом максимальная величина фотосинтеза была примерно на 60% выше, чем у горизонтально расположенного листа. Снижение фотосинтеза наблюдалось раньше, уже к 11 ч. утра.

Световые кривые фотосинтеза для таких листьев также различаются (рис. 5). Световое насыщение фотосинтеза у этих листьев было также неодинаково. В разных условиях недостатка влаги в почве листья с разной экспозицией ведут себя по-разному. Таким образом, при оценке фотосинтетической продуктивности древостоев необходимо учитывать угол наклона листьев, который по-разному в течение дня

изменяет фотосинтетическую продуктивность в различных условиях дефицита влаги в почве. Поэтому мы считаем целесообразным определять интенсивность фотосинтеза у дуба также как у сосны, не на отдельных листьях, а сразу на облиственных побегах. При определении фотосинтеза на облиственном побеге учитывается и экспозиция листа, и взаимозатенение листьев друг другом. На рис. 5 показаны световые кривые фотосинтеза, полученные в одно и то же время на облиственном побеге и отдельном листе, ПВДЛ был равен  $-1.0:-1.2$  МПа. Побег занимал объем около  $4 \text{ дм}^3$ , а площадь листьев составляла  $18 \text{ дм}^2$ , тогда как площадь проекции облиственного побега на горизонтальную поверхность составляла около  $4 \text{ дм}^2$ . Как видно из рисунка, световые кривые фотосинтеза, полученные на облиственном побеге и на отдельном листе, по форме довольно похожи. Однако интенсивность фотосинтеза при световом насыщении у облиственного побега составляет примерно среднюю величину между вертикально и горизонтально ориентированными листьями.

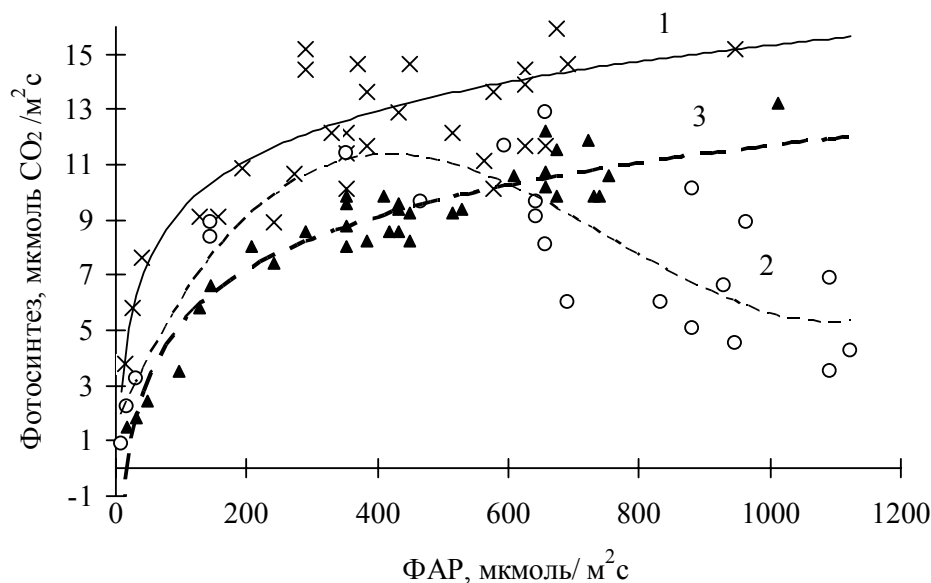


Рис. 5 Световые кривые фотосинтеза листьев дуба с вертикальным (1) и с горизонтальным (2) расположением листьев на побеге и облиственного побега (3).

Таким образом, мы пришли к выводу, что для учета факторов, влияющих на фотосинтез, лучше использовать зависимость интенсивность фотосинтеза за день, полученную на облиственных побегах от солнечной радиации за день, среднедневной температуры воздуха и ПДВЛ.

На основе экспериментальных данных фотосинтеза и показателей окружающей среды, полученных в течение около 50 дней, было рассчитано уравнение зависимости интенсивности фотосинтеза за день ( $Ph$ ) у облиственного побега дуба черешчатого от окружающих факторов:

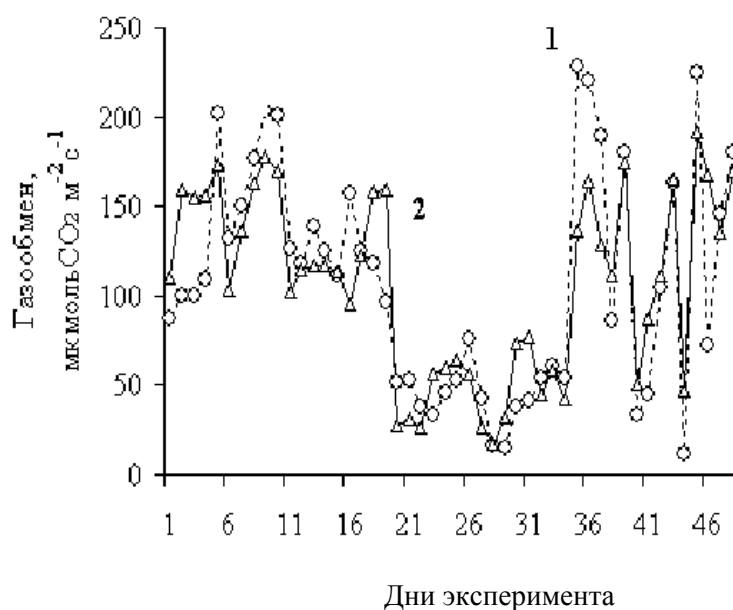
$$Ph = -0.001 \times Q^2 + 0.672 \times Q - 113.6 \times P^2 + 102.07 \times P - 0.271 \times T^2 + 15.42 \times T - 138.6,$$

$$R^2 = 0.77,$$

где  $Q$  – интегральная солнечная радиация, кал / $\text{см}^2$  день,  $P$  – предрастворное давление воды в листе, МПа;  $T$  – средняя за дневное время температура воздуха,  $^{\circ}\text{C}$ .

Полученные расчетные данные по этому уравнению и экспериментальные данные в дни с разными условиями окружающей среды представлены на рис. 6. Как видно из рисунка, расчетные данные и экспериментальные близки. Основным ингибитором фотосинтеза является водообеспеченность. Так, в дни с высокой солнечной инсоляцией

(в среднем около  $450 \text{ кал/см}^2\text{день}$ ) и высоким дефицитом влаги ( $\text{ПДВЛ} = -1.6$ ), интенсивность фотосинтеза за день составила около  $50 \text{ мг CO}_2 \text{ дм}^2/\text{день}$ . В дни с оптимальным водообеспечением ( $\text{ПДВЛ} = -0.2 \text{ МПа}$ ) и суммой солнечной радиации, равной около  $300 \text{ кал/см}^2\text{день}$ , интенсивность фотосинтеза была в три раза выше.



**Рис. 6.** Экспериментальные (1) и расчетные (2) данные газообмена облиственных побегов за день в разных условиях окружающей среды.

Таким образом, световые кривые меняются в течение дня в зависимости от внешних условий и ориентации к горизонтальной плоскости. Модель, разработанная на основе световых кривых, полученных в первой половине дня, и не учитывающая их изменение в течение дневного периода, особенно в условиях недостаточного водообеспечения, может значительно отличаться от реальных величин. Поэтому при использовании световых кривых фотосинтеза для построения модели необходимо учитывать их изменчивость или использовать данные, полученные за весь световой день, и не на отдельном листе, а на облиственном побеге. К сожалению, в настоящее время, экофизиологических моделей, учитывающих изменчивость световых кривых в течение дня, практически нет.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Рабинович Е. *Фотосинтез*. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1953. Т. 2. 648 с.
2. Заленский О.В. Обзор методов изучения фотосинтеза наземных растений. В: *Полевая геоботаника*. Под ред. Лавренко Е.М., Корчагина А.А. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1. С. 245–311.
3. Заленский О.В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. В: *37-е Тимирязевское чтение*. М.: Наука, 1977. 57 с.
4. Вознесенский В.Л. Некоторые методологические основы исследований углекислотного газообмена растений. В: *Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхания растений*. Под ред. Семихатовой О.А. Л.: Наука, 1989. С. 5–13.
5. Rouspard O., Gross P., Dreyer E. Limitation of photosynthetic activity by CO<sub>2</sub> availability in the chloroplasts of oak leaves from different species and during drought. *Ann. Sci. For.* 1996. V. 53. P. 243–254.
6. Wit C.T. de. Photosynthesis of leaf canopies. *Agr. Res. Repts.* 1965. № 663. P. 1–57.

7. Kuroiwa S. A new calculation method for total photosynthesis of plant community under illumination consisting of direct and diffused light. In: *Functioning terrestrial ecosystems at the primary production level*: Proc. Copenhagen Symp. P.: UNESCO, 1968. P. 391–398.
8. Росс Ю.К., Бихеле З.Р. Расчет фотосинтеза растительного покрова I. *Фотосинтез и продуктивность растительного покрова*. Тарту: Ротапринт АН ЭССР, 1968. С. 75–110.
9. Росс Ю., Бихеле З. Расчет фотосинтеза растительного покрова II. *Фотосинтез и продуктивность растительного покрова*. Тарту: Ротапринт АН ЭССР, 1969. С. 5–43.
10. Farquhar G.D., von Caemmerer S., Berry J.A. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of c3 species. *Planta*. 1980. V. 149. P. 78–90.
11. Farquhar G.D., von Caemmerer S., Berry J.A. Model of photosynthesis. *Plant Physiol*. 2001. V. 125. P. 42–45.
12. Корзухин М.Д., Выгодская Н.Н., Милюкова И.М., Татарин Ф.А., Цельникер Ю.Л. 2003. Применение комбинированной модели фотосинтеза и устьичной проводимости для анализа ассимиляции ели и лиственницы в лесах России. *Физиология Растений*. 2004. Т. 51. № 4. С. 341–354.
13. Цельникер Ю.Л., Корзухин М. Д., Суворова Г.Г., Янькова Л.С., Копытова Л.Д., Филиппова А.К. Анализ влияния факторов среды на фотосинтез хвойных Прибайкалья. *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. 2007. Т. 21. С. 265–292.
14. Чмора С.Н. Световые кривые фотосинтеза в посевах кукурузы. В: *Фотосинтетические системы высокой продуктивности*. Под ред. Ничипоровича А.А. М.: Наука, 1966. С. 142–148.
15. Молчанов А.Г. *Экофизиологическое изучение продуктивности древостоев*. М.: Наука, 1983. 135 с.
16. Молчанов А.Г. Изменчивость интенсивности фотосинтеза дуба черешчатого от факторов окружающей среды. *Лесоведение*. 2002. № 6. С. 13–22.
17. Молчанов А.Г. Фотосинтетическая продуктивность дубового древостоя в различных условиях водообеспеченности. *Физиология растений*. 2005. Т. 52. № 4. С. 522–531.
18. Молчанов А.Г. *Баланс CO<sub>2</sub> в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах*. Тула: Гриф и К., 2007. 284 с.
19. Молчанов А.Г., Молчанова Т.Г. Предрасветный водный потенциал листьев дуба, как показатель влагообеспеченности растений. *Лесоведение*. 2000. № 2. С. 72–74.
20. Scholander P.F., Hammel H.T., Bradstreet E.D., Hemmingsen E.A. Sap pressure in vascular plants. *Science*. 1965. V. 148. P. 339–346.
21. Рахи М.О. Аппаратура для исследований компонентов водного потенциала листьев. *Физиология растений*. 1973. Т. 20. № 1. С. 215–221.
22. Судницын И.И. *Новые методы оценки водно-физических свойств почв и влагообеспеченности леса*. М.: Наука, 1966. 94 с.
23. Молчанов А.Г., Молчанова Т.Г., Мамаев В.В. Физиологические процессы у сеянцев дуба черешчатого при недостатке влаги. *Лесоведение*. 1996. № 1. С. 54–64.
24. Rouspard O., Gross P., Dreyer E. Limitation of photosynthetic activity by CO<sub>2</sub> availability in the chloroplasts of oak leaves from different species and during drought. *Ann. Sci. For.* 1996. V. 53. P. 243–254.
25. Teskey R.J., T.M. Ninckley. Moisture: Effects of water stress on trees In: *Stress Physiology and Forest Productivity*. Eds: Hennissey T.C., Dougherty P.M., Dossuth S.V., Johnson J.D. Martinus Nijhoff Publishers, 1986. P. 9–34.



26. Gross K., Homlicher A., Weinreich A., Wagner E. Effect of shade on stomatal conductance, net photosynthesis, photochemical efficiency and growth of oak sapling. *Ann. Sci. For.* 1996. V. 53. P. 279–290.

Материал поступил в редакцию 12.11.2011, опубликован 13.03.2012.