

**ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ВЗРОСЛОГО ДЕРЕВА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PINUS SYLVESTRIS* L.) В ЛЕСОСТЕПНОМ ПРЕДБАЙКАЛЬЕ**

**G.A. Zabuga, V.F. Zabuga**

**PHOTOSYNTHETIC PRODUCTIVITY OF ADULT SCOTS PINE TREE (*PINUS SYLVESTRIS* L.) IN THE BAIKAL FOREST-STEPPE**

**Забуга Г.А.** – д-р биол. наук, проф. каф. техносферной безопасности Иркутского государственного университета путей сообщения, г. Иркутск. E-mail: zabuger@rambler.ru

**Забуга В.Ф.** – член Нью-Йоркской академии наук, г. Иркутск. E-mail: zabuger@rambler.ru

**Zabuga G.A.** – Dr. Biol. Sci., Prof., Chair of Technosphere Safety, Irkutsk State University of Means of Communication, Irkutsk. E-mail: zabuger@rambler.ru

**Zabuga V.F.** – Member of the New York Academy of Sciences, Irkutsk. E-mail: zabuger@rambler.ru

Определение фотосинтетической продуктивности кроны (ФПК) древесных растений необходимо для характеристики приходной статьи углеродного баланса и последующего сопоставления ее с расходными статьями: дыханием и ростом. В лесостепном Предбайкалье в 80 км к северо-востоку от г. Иркутска в вегетации 1976–1986 гг. методом инфракрасного газового анализа исследовали  $\text{CO}_2$ -газообмен разновозрастной хвои взрослых деревьев сосны обыкновенной. Одновременно с этим регистрировали экологические факторы тепло- и влагообеспеченности среды и биомассу хвои. По интенсивности видимого поглощения  $\text{CO}_2$  определяли дневную продуктивность фотосинтеза (ДПФ, мг  $\text{CO}_2/\text{г}_{\text{а.с.м}}$ ); по результатам 30–70-дневных измерений ДПФ представляли сезонную динамику продуктивности фотосинтеза двулетней хвои. Изменения ДПФ увязывали с прохождением сосной обыкновенной этапов сезонного развития: фенофаз набухания почек, роста побегов, роста хвои, летней вегетации. По среднедневной скорости фотосинтеза двулетней хвои в зависимости от ориентации по сторонам света зонировали крону модельного дерева сосны по фотосинтетической активности. Алгоритм расчета ФПК включал в себя данные о ДПФ двулетней хвои в средней, верхней и нижней части кроны, коэффициенты для определения ДПФ хвои 1-го, 3–6-го года жизни и данные по биомассе разновозрастной хвои во всех частях кроны сосны. Согласно результатам, полученным с помощью данного алгоритма, ФПК модельных деревьев сосны в годы периода регистрации  $\text{CO}_2$ -газообмена различалась более чем в 2 раза. Для последующих лет, когда видимый фотосинтез хвои не измеряли, в алгоритме расчета ФПК сосны использовали расчетную величину ДПФ двулетней хвои средней части кроны сосны, найденную по зависимости ДПФ от запаса доступной почвенной влаги в

50-сантиметровом, наиболее корнеобитаемом, слое почвы или от коэффициента увлажнения.

**Ключевые слова:** сосна обыкновенная, разновозрастная хвоя, биомасса хвои, биогоризонты кроны, фотосинтетическая продуктивность дерева.

The investigation of crown photosynthesis productivity (CPP) of woody plants is necessary for characterizing the receipt of carbon balance and its subsequent comparison to the items of expenditure: breath and growth. In the Baikal forest-steppe zone, near 80 km to the northeast of Irkutsk, between 1976 and 1986 by the method of infrared gas analysis,  $\text{CO}_2$ -exchange of the needles of adult pine trees was studied. At the same time, ecological factors of heat and moisture supply of the environmental and the needles' biomass were recorded. Day productivity of photosynthesis (DPP, mg  $\text{CO}_2/\text{g}$ ) was determined from the intensity of visible  $\text{CO}_2$  input; according to the results of 30–70 DPP measurements represented seasonal dynamics of two-year-old needles photosynthetic productivity. The changes in DPP were due to the passage stages of seasonal development by Scots pine trees: phenophases of bud buds swelling, shoots growth, needles growth, summer vegetation. By finding average daily photosynthesis rate of two-year needles depending on the orientation along the sides of the light, model pine trees crown was zoned according to photosynthetic activity. The algorithm for calculating CPP included the data on DPP of two-year-old needles in the middle, upper and lower parts of the crown, coefficients for determining DPP of the needles of the 1-st, 3-rd–6-th year of life and the data of different-aged needles biomasses in all parts of pine crown. According to obtained results, CPP of model pine trees in the years of the registration of  $\text{CO}_2$ -gas exchange differed more than twofold. For the following years, when visible photosynthesis of the needles was not measured, in the algorithm for the determination of pine

*CPP were calculated DPP of two-year-old needles of middle part of pine crown using the dependence of DPP from available soil moisture in root layer 50-centimeter or moisture coefficient.*

**Keywords:** *Pinus sylvestris L., different-aged needles, needles' biomass, crown levels, tree photosynthetic productivity.*

**Введение.** Согласно литературным данным [5, 7, 8], фотосинтез деревьев хвойных пород исследуется в связи с влиянием условий внешней среды, положением ассимилирующих органов в разных частях кроны, их возрастом и фактором времени. В этих подходах к изучению фотосинтеза заложена реальная возможность определения фотосинтетической продуктивности кроны (ФПК) целого дерева. Однако, даже оперируя понятиями «суточная продукция фотосинтеза» хвои [7], авторы не всегда переходят к расчету ФПК. При этом в настоящее время методом вихревой ковариации характеризуют фотосинтетическую деятельность целого насаждения. Но даже в этом случае сохраняется интерес к параметрам фотосинтеза, как на уровне ассимилирующих органов, так и кроны древесного растения в целом [6].

**Цель работы.** Разработать алгоритм расчета фотосинтетической продуктивности кроны сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris L.*), растущей в лесостепном Предбайкалье, используя результаты измерения видимого фотосинтеза (газообмена  $\text{CO}_2$ ), факторные его зависимости и биомассу хвои.

**Объект и методы исследований.** Экспериментальный материал был получен в 1976–1986 гг. на опытном участке в 80 км северо-восточнее г. Иркутска, в высокополнотном мертвопокровном сосняке с таксационными показателями в начале периода наблюдений (1976 г.). Класс возраста – II, бонитета – I, состав 9С1Л, средний диаметр – 18 см, средняя высота – 12,1 м. Климат района наблюдений, характеристика опытного участка и соснового насаждения, методика измерения видимого фотосинтеза и факторов внешней среды более подробно описаны авторами ранее [4].

В течение периода исследований видимый фотосинтез регистрировали методом инфракрасного газового анализа с помощью 12-канальной установки на 3–5 модельных деревьях сосны, используя специально построенные для этого вышки. Измерения фотосинтетического газообмена  $\text{CO}_2$  проводили непрерывно в течение двух-трех суток с периодичностью через 7–10 дней. В экспериментах, в зависимости от цели, использовали хвою 1–5-го года жизни

неотделенных побегов интактных ветвей, расположенных в верхней, средней и нижней части, чаще с южной и юго-восточной стороны кроны модельных деревьев сосны, выдерживая при этом трехкратную повторность.

Интенсивность фотосинтеза, по которой определяли дневные его изменения, выражали в  $\text{мг CO}_2/\text{г}_{\text{а.с.м}}\cdot\text{ч}$ , ее же использовали для представления дневной продуктивности фотосинтеза (ДПФ) – в  $\text{мг CO}_2/\text{г}_{\text{а.с.м}}$ . ДПФ служила основой определения сезонной продуктивности фотосинтеза. При построении сезонных динамик отбирали те дни, погодные условия которых были характерными для соответствующей пентады или декады каждой фенологической фазы развития сосны, которые определяли по [2]. Каждую сезонную кривую фотосинтеза хвои сосны в годы наблюдений строили используя результаты 30–70-дневных опытов по измерению  $\text{CO}_2$ -газообмена.

Температуру и относительную влажность воздуха, осадки регистрировали общепринятыми методами, датчиками для измерения интегральной солнечной радиации служили пиранометры Янишевского с выходом на потенциометр. По метеоданным, полученным в период наблюдений непосредственно на опытном участке, рассчитывали коэффициент увлажнения ( $K_{\text{увл}}$ ) [1, 4]. Влажность почвы определяли термостатно-весовым методом и выражали ее в миллиметрах водного столба. Запас доступной влаги в почве рассчитывали по разности между величинами общей влажности и влажности устойчивого завядания, которую определяли по максимальной гигроскопичности с применением коэффициента 1,40.

Учет биомассы хвои проводили в конце каждого вегетационного периода на трех, реже пяти модельных деревьях сосны (вторая половина сентября – октябрь), так как к этому времени в основном заканчивался опад мертвой хвои. Среднюю пробу оципанной хвои взвешивали и высушивали при  $105\text{ }^\circ\text{C}$  до постоянной массы и определяли абсолютно сухую массу (а.с.м.) хвои в верхней, средней и нижней части кроны. Точность определения биомассы хвои составляла 3,0–9,5 %. При обработке результатов использовали программу Statistica v5.5.

**Результаты исследований и их обсуждение.** Статистические данные по основному изучаемому показателю ДПФ двулетней хвои в разные периоды сезонного развития сосны и разновозрастной хвои кроны в первую половину вегетации до 20 июля представлены в таблицах 1–2.

Описательные статистики ДПФ двулетней хвои сосны, мг CO<sub>2</sub>/г<sub>а.с.м.</sub>

Фенофаза	Valid N	Mean	Confid. -95,000%	Confid. +95,000%	Median	Min	Max	Lower Quartile	Upper Quartile
Рост побегов	21	39,4	32,8	45,9	39,0	21,0	57,0	22,0	56,0
Рост хвои		49,0	46,1	51,9	48,0	42,0	57,0	42,0	57,0
Летняя вегетация		19,1	13,9	24,2	17,0	6,0	34,0	7,0	32,0

Продолжение табл. 1

Фенофаза	Range	Quartile Range	Variance	Std. Dev.	Standard Error	Skewness	Std.Err. Skewness	Kurtosis	Std.Err. Kurtosis
Рост побегов	36,0	34,0	206,6	14,4	3,1	-0,053	0,501	-1,577	0,972
Рост хвои	15,0	15,0	39,9	6,3	1,3	0,258	0,508	-1,579	0,974
Летняя вегетация	28,0	25,0	127,9	11,3	2,5	0,200	0,500	-1,570	0,981

Выборка таблицы 1 сформирована по данным измерения ДПФ в 1981–1985 гг., а таблицы 2 – по данным, полученным в 1967–1979 гг. Как видим (табл. 1), степень смещения вариационного ряда относительно среднего значения по величине и на-

правлению оказалась малой (менее 0,5); судя по эксцессу, кривая распределения данных близка к плосковершинной, т.е. является более пологой по сравнению с нормальным распределением.

Таблица 2

Описательные статистики ДПФ разновозрастной хвои кроны сосны в первую половину вегетационного периода, мг CO<sub>2</sub>/г<sub>а.с.м.</sub>

Часть кроны	Возраст хвои	Mean	Mini	Max	Std. Dev.
Верхняя	2	3,20	2,80	3,60	0,40
	3	2,50	2,10	2,90	0,40
	4	1,77	1,40	2,10	0,35
	5-6	1,20	1,00	1,40	0,20
Средняя	2	3,80	3,20	4,40	0,60
	3	2,97	2,40	3,50	0,55
	4	2,20	1,90	2,50	0,30
	5-6	1,40	1,20	1,60	0,20
Нижняя	2	1,50	1,30	1,70	0,20
	3-4	1,03	0,70	1,30	0,31
	5-6	0,50	0,40	0,60	0,10

Расчет коэффициента корреляции по данным таблицы 2 показал, что изменчивость ДПФ разновозрастной хвои в верхней и средней части кроны оценивалась как средняя, так как колебалась в пределах 12,5–19,8 %. Напротив, в нижней части кроны изменчивость ДПФ хвои могла быть сильной, так как коэффициент вариации был более 25 %.

На рисунке 1 представлен сезонный ход ДПФ двулетней хвои сосны средней части кроны. По своему характеру сезонные изменения ДПФ хвои сосны в течение вегетационного периода отличались че-

редующимися между собой спадами и подъемами величины фотосинтеза. Ранее нами было показано [4], что в условиях лесостепи Предбайкалья фактором, лимитирующим скорость видимого фотосинтеза хвои сосны, выступало содержание доступной влаги в наиболее корнеобитаемом слое почвы (0–50 см). Хотя сезонные изменения ДПФ хвои во многом определялись условиями увлажнения, тем не менее прямолинейная корреляция между ДПФ хвои и содержанием доступной влаги оказалась слабой.

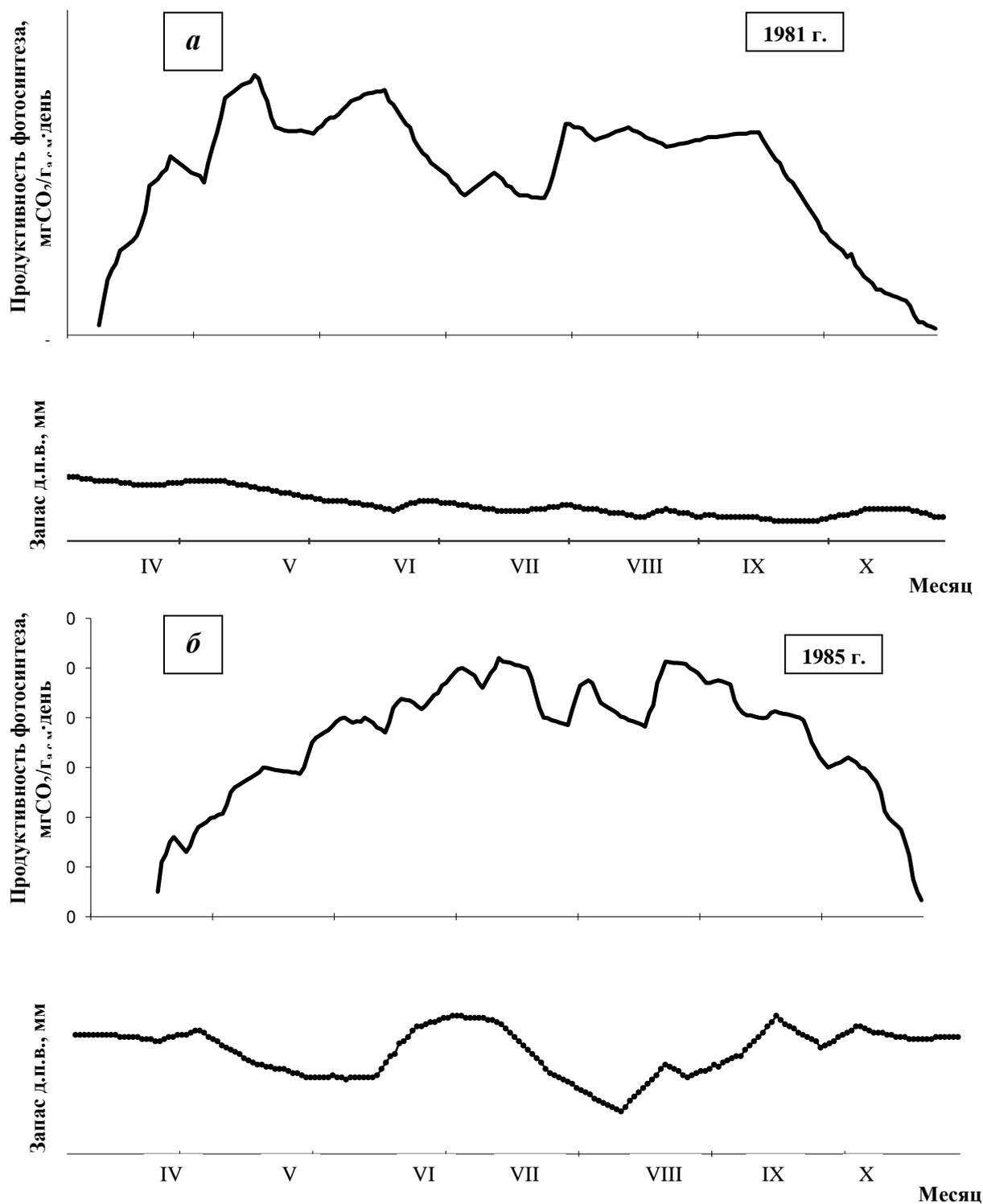


Рис. 1. Сезонный ход видимого фотосинтеза (д.п.в. – доступная почвенная влага в слое 0–50 см) двухлетней хвои средней части кроны сосны обыкновенной

Устойчивую фотосинтетическую деятельность сосны отмечали в начале вегетации в фазу набухания почек, которую по времени фиксировали либо в третьей декаде апреля (рис. 1, а), либо в

первой декаде мая (рис. 1, б). Для фазы набухания почек наиболее характерны были следующие параметры теплообеспеченности: в верхнем 20-сантиметровом слое почвы температура не опус-

калась ниже 2,0 °С, а температура воздуха в дневные часы суток поднималась до 20–23 °С. Суммарная продуктивность фотосинтеза двухлетней хвои в рассматриваемую фенофазу составляла 320–380 мг (рис. 1, а), или 370–400 мг CO<sub>2</sub>/г (рис. 1, б).

В первую половину фенофазы роста побегов сосны (вторая половина мая – начало июня) отмечалось увеличение ДПФ сосны относительно предыдущего периода ее сезонного развития. В годы, показанные на рисунке 1, погодные условия были относительно благоприятными для фотосинтетической активности сосны. Температура и относительная влажность воздуха редко достигали подавляющих процесс видимой ассимиляции CO<sub>2</sub> хвоей величин, а верхний 50-сантиметровый слой почвы прогревался до 8–15 °С и имел оптимальные или близкие к оптимуму запасы влаги.

Во вторую половину фенофазы роста побегов и фенофазу роста хвои, а также в первую половину фенофазы летней вегетации ДПФ хвои сосны имела значительные колебания (22–57 мг CO<sub>2</sub> /г в день). Именно в этот период вегетации растений наблюдались максимальные за вегетационный период величины ДПФ хвои сосны. В фенофазу роста хвои сосны и летней вегетации фотосинтетическая активность хвои в вегетацию (рис. 1, а) была ниже по сравнению с аналогичным периодом наблюдений, представленным на рисунке 1, б.

Во второй половине сентября, с понижением температуры воздуха и почвы, фотосинтетическая активность сосны заметно снижалась. Прекращение фотосинтетической деятельности сосны определялось главным образом температурой воздуха. Глубокой осенью после ночной температуры воздуха минус 13–16 °С фотосинтетическая активность сосны в течение дня не регистрировалась даже при наличии положительной температуры воздуха. Несмотря на то, что в вегетационный период, представленный на рисунке 1, а, отмечались относительно высокие величины ДПФ двухлетней хвои, тем не менее продуктивность фотосинтеза за вегетационный период оказалась существенно меньше по сравнению с ее величиной в вегетацию, представленную на рисунке 1, б (4,83 против 6,16 г CO<sub>2</sub>/г<sub>а.с.м.</sub>).

Исследовали изменение средневенной интенсивности видимого фотосинтеза хвои в зависимости от ориентации кроны по сторонам света. Максимальная скорость фотосинтеза отмечалась по всему вертикальному профилю полого кроны на южной его

стороне, минимальная скорость – на северной, а на восточной и западной стороне кроны интенсивность фотосинтеза была примерно одинакова.

Анализ результатов расчета средневенных интенсивностей фотосинтеза двухлетней хвои, расположенной в различных частях вертикального профиля полого кроны модельных деревьев сосны с диаметром на высоте 1,3 м 18 см, показал, что крона может быть разбита на статистически достоверные зоны фотосинтетической активности (рис. 2). Эти зоны были выделены по степени уменьшения величины средневенной интенсивности видимого фотосинтеза. Зона I (с самой высокой ДПФ) включала ветви 5–10-х мутовок средней части кроны. Двухлетняя хвоя этих ветвей имела наиболее высокую средневенную интенсивность и продуктивность видимого фотосинтеза. Зона II (с высокой ДПФ) располагалась в верхней части вертикального профиля полого кроны и включала ветви 2–4-х мутовок. Она характеризовалась меньшей по сравнению со средней, но значительно большей по сравнению с нижней частью вертикального профиля полого кроны фотосинтетической активностью. Зона III (с низкой ДПФ) включала в себя ветви 11–15-х мутовок, расположенных в нижней части кроны. Хвоя ветвей этой зоны имела наименьшую скорость ассимиляции CO<sub>2</sub>.

По мере увеличения количества мутовок в кроне фотосинтетическая активность средней части кроны (зона II) оставалась наиболее высокой. При диаметре средней модели 24 см и количестве мутовок в кроне, равном 27, зона I включала в себя мутовки с 10-й по 18-ю, зона II – с 1-й по 9-ю и зона III – с 19-й по 27-ю.

Поскольку ассимиляционный аппарат сосны обыкновенной состоит из хвои разного возраста, то при оценке ФПК учитывали это обстоятельство. Дневные и вегетационные изменения интенсивности фотосинтеза разновозрастной хвои в целом имели сходный характер. Чем выше была напряженность условий среды, тем более отчетливо было выражено сходство между характером хода интенсивности и продуктивности фотосинтеза у хвои разного возраста независимо от ее местоположения в кроне [3]. С увеличением возраста хвои скорость фотосинтеза снижалась [5, 8]. Самые высокие скорости видимого фотосинтеза регистрировали у зрелой хвои текущего года на южной стороне кроны между зонами полного солнечного света и постоянного затенения. Самые низкие – в нижней части кроны у самой старой хвои.

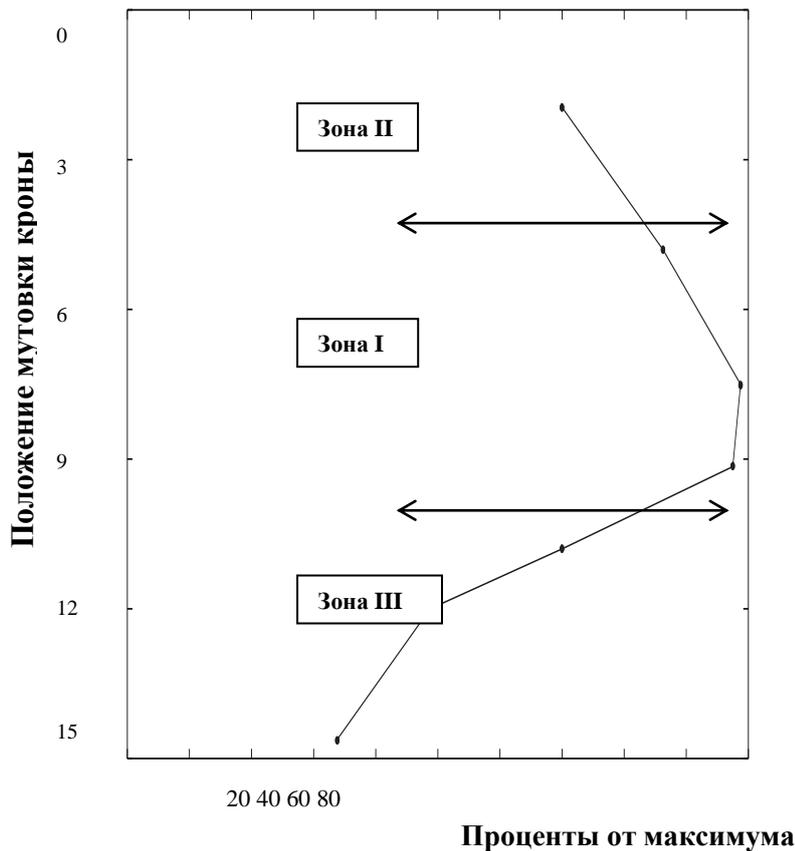


Рис. 2. Изменение фотосинтетической активности кроны сосны обыкновенной. Каждая точка является средней 7–10 опытов, проведенных за вегетацию на двухлетней хвое кроны; ошибка среднего арифметического изменялась от 4 до 29 %

По результатам непрерывной многодневной регистрации углекислотного газообмена в течение 1976–1979, 1981–1982 гг. была рассчитана среднесуточная скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$  у хвои текущего (1-го), 3-го, 4-го, 5-го и 6-го года жизни, которая составляла 118, 78, 53, 36 и 18 % от интенсивности видимого фотосинтеза двухлетней хвои верхней и средней части кроны соответственно. Для разновозрастной хвои нижней части кроны эти соотношения составляли 118 (1-го), 64 (3–4-го) и 28 % (хвоя остальных лет жизни) от интенсивности ассимиляции  $\text{CO}_2$  двухлетней хвои этой же части (уровня) кроны. Установленные экспериментально соотношения среднесуточной скорости фотосинтеза разновозрастной хвои в дальнейшем учитывали при расчете ФПК сосны.

При расчете ФПК сосны использовали ДПФ хвои разного возраста в верхней, средней и нижней части кроны и ее биомассу. Поскольку размеры ассимиляционного аппарата сосны в течение сезона существенно изменялись, поэтому ФПК рассчитывали для периода, когда еще не сформировалась новая хвоя, и периода, когда она закончила свой рост. В качестве временной границы между двумя этими периода-

ми брали 20 июля. Как показали многолетние наблюдения, в наших условиях именно к этому сроку хвоя текущего года заканчивала свой интенсивный рост и уже имела высокую скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$ . Кроме того, после 20 июля, как правило, начиналось массовое пожелтение старой хвои, продуктивность фотосинтеза которой практически уже не влияла на ее общую величину. Поэтому при расчете ФПК сосны за любую вегетацию в первый период (до 20 июля) использовали биомассу разновозрастной хвои, определенную осенью прошлого года, а во второй период (после 20 июля) – сухую массу хвои, полученную осенью данного года. В общем виде ФПК сосны находили как сумму фотосинтетической продуктивности верхней ( $P_B$ ), средней ( $P_C$ ) и нижней части кроны ( $P_H$ ), используя следующие формулы:

$$P_B = \text{ДПФ}'_{2B} \cdot [m'_{2B} + a \cdot m'_{3B} + b \cdot m'_{4B} + c \cdot (m'_{5B} + m'_{6B})] + \text{ДПФ}''_{2B} \cdot [m''_{2B} + d \cdot m''_{1B} + a \cdot m''_{3B} + b \cdot (m''_{4B} + m''_{5B})], \quad (1)$$

$$P_C = \text{ДПФ}'_{2C} \cdot [m'_{2C} + a \cdot m'_{3C} + b \cdot m'_{4C} + c \cdot (m'_{5C} + m'_{6C})] + \text{ДПФ}''_{2C} \cdot [m''_{2C} + d \cdot m''_{1C} + a \cdot m''_{3C} + b \cdot m''_{4C} + c \cdot (m''_{5C} + m''_{6C})], \quad (2)$$

$$P_H = \text{ДПФ}'_{2H} \cdot [m'_{2H} + e \cdot (m'_{3H} + m'_{4H}) + f \cdot (m'_{5H} + m'_{6H})] + \text{ДПФ}''_{2H} \cdot [m''_{2H} + d \cdot m''_{1H} + e \cdot (m''_{3H} + m''_{4H}) + f \cdot (m''_{5H} + m''_{6H})], \quad (3)$$

где ДПФ<sub>2в(с,н)</sub> – дневная продуктивность фотосинтеза за вегетацию в верхнем (в), среднем (с) и нижнем уровне кроны (н), г СО<sub>2</sub>/г<sub>а.с.м.</sub>; m – масса хвои, г; 1–6 – нижние индексы, обозначающие возраст хвои; a, b, c, d, e, f – коэффициенты, показывающие долю от ДПФ двулетней хвои среднего уровня кроны; (') – верхний индекс показателя до и после 20 июля.

Расчеты по формулам (1)–(3) показали, что в годы, представленные на рисунке 1, фотосинтетическая продуктивность кроны составляла 41,8 и 64,7 кг СО<sub>2</sub>. За период регистрации видимого фотосинтеза минимальная величина ФПК сосны была зафиксирована в год с почвенной засухой (1979 г.), составляя 29,1 кг СО<sub>2</sub>.

Для тех лет, когда непосредственной регистрации фотосинтетического газообмена СО<sub>2</sub> не проводили, но учитывали биомассу хвои кроны сосны и регистрировали факторы внешней среды, расчет ФПК опирался на графическую зависимость ДПФ хвои от запаса доступной почвенной влаги (рис. 3, а) и К<sub>увл</sub> (рис. 3, б). К зависимостям, представленным на рисунке 3, были подобраны эмпирические уравнения, по которым рассчитывали ДПФ хвои. При этом по критерию Пирсона сравнили расчетные величины ДПФ за период наблюдений с величинами, определенными в эти же годы экспериментально. Как оказалось, суммы χ<sup>2</sup> (0,0953 и 0,167) были меньше своего критического значения (χ<sup>2</sup><sub>кр.</sub>=9,5) и свидетельствовали о статистической близости полученных с помощью этих уравнений результатов.

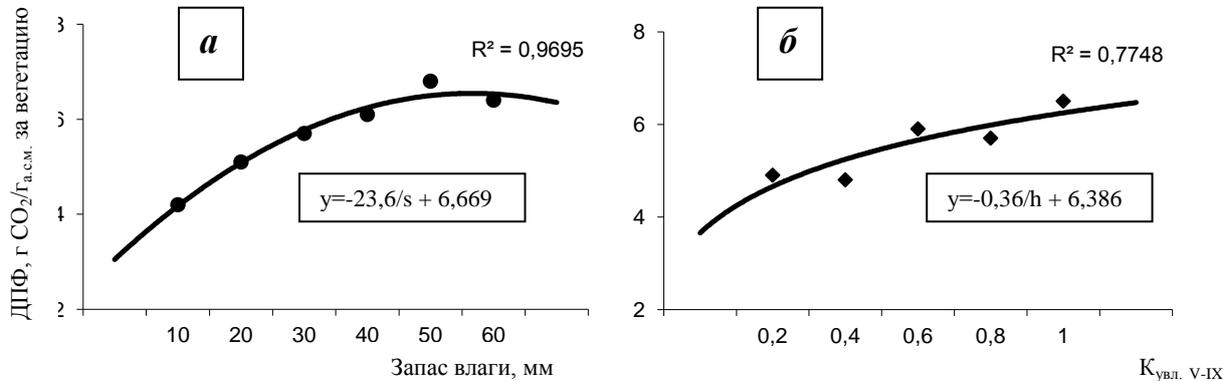


Рис. 3. Зависимость фотосинтетической продуктивности двулетней хвои сосны обыкновенной от запаса д.п.в. (а) и коэффициента увлажнения (б):

R<sup>2</sup> – коэффициент аппроксимации; в прямоугольниках даны эмпирические уравнения, выражающие зависимость ДПФ двулетней хвои средней части кроны за вегетацию от запаса влаги (s) и К<sub>увл</sub> (h)

**Заключение.** По результатам 11-летнего периода регистрации в лесостепи Предбайкалья видимого фотосинтеза хвои сосны обыкновенной был разработан алгоритм расчета ФПК, включающий в себя следующие основные элементы. Во-первых, определение ДПФ за вегетацию двулетней хвои в средней части кроны и ее соотношения с ДПФ двулетней хвои в верхней и нижней части кроны. Во-вторых, расчет с помощью экспериментально установленных коэффициентов ДПФ хвои 1-го, 3–6-го года жизни и измерение на модельных деревьях биомассы разновозрастной хвои во всех исследуемых частях кроны сосны. Согласно результатам, полученным с помощью данного алгоритма, ФПК модельных деревьев сосны в годы периода регистрации СО<sub>2</sub>-газообмена могла различаться более чем в 2 раза.

Для тех лет, когда видимый фотосинтез хвои не измеряли, но продолжали регистрировать ее биомассу в кроне и факторы внешней среды, алгоритм

расчета ФПК сосны был видоизменен. При этом ДПФ за вегетацию двулетней хвои средней части кроны сосны определяли по ее зависимости либо от запаса доступной почвенной влаги в 50-сантиметровом слое почвы, либо от К<sub>увл.</sub>, учитывая характер изменения фотосинтетической активности хвои в верхней, средней и нижней части кроны сосны. Следует отметить, что для вычисления К<sub>увл.</sub> использовали температуру и влажность воздуха, осадки, получить которые, в отличие от запаса доступной почвенной влаги, возможно путем менее трудоемких измерений или прибегнув к метеоданным ближайшей метеостанции.

### Литература

1. Атлас Иркутской области. – М.; Иркутск, 2004. – 90 с.
2. Елагин И.Н. Сезонное развитие сосновых лесов. – Новосибирск: Наука, 1976. – 230 с.

3. Забуга В.Ф., Забуга Г.А. Фотосинтез хвои разного возраста сосны обыкновенной // Лесоведение. – 1991. – № 1. – С. 20–30.
4. Забуга Г.А., Забуга В.Ф. Зависимость фотосинтеза сосны обыкновенной от экологических факторов в лесостепном Предбайкалье // Вестн. КрасГАУ. – 2016. – № 10. – С. 99–106.
5. Cheng X.B., Wu J., Han S.J. [et al.]. Photosynthesis, leaf morphology and chemistry of *Pinus koraiensis* and *Quercus mongolica* in broadleaved Korean pine mixed forest // Photosynthetica. – 2012. – Vol. 50 (1). – P. 56–66.
6. Jiabing W., Dexin G., Xiaomin S. [et al.]. Photosynthetic characteristics of dominant tree species and canopy in the broadleaved Korean pine forest of Changbai Mountains // Science in China Series D: Earth Sciences. – 2006. – Vol. 49 (2). – P. 89–98.
7. Korpela M., Pekka N., Hollmén J. [et al.]. Photosynthesis, temperature and radial growth of Scots pine in northern Finland: identifying the influential time intervals // Trees. – 2011. – Vol. 25 (2). – P. 323–332.
8. Wyka T.P., Żytkowiak R., Oleksyn J. Seasonal dynamics of nitrogen level and gas exchange in different cohorts of Scots pine needles a conflict between nitrogen mobilization and photosynthesis // European Journal of Forest Research. – 2016. – Vol. 135 (3). – P. 483–493.

#### Literatura

1. Atlas Irkutskoj oblasti. – М.: Irkutsk, 2004. – 90 s.
2. Elagin I.N. Sezonnoe razvitie osnovnyh lesov. – Novosibirsk: Nauka, 1976. – 230 s.
3. Zabuga V.F., Zabuga G.A. Fotosintez hvoi raznogo vozrasta sosny obyknovennoj // Lesovedenie. – 1991. – № 1. – С. 20–30.
4. Zabuga G.A., Zabuga V.F. Zavisimost' fotosinteza sosny obyknovennoj ot jekologicheskikh faktorov v lesostepnom Predbajkal'e // Vestn. KrasGAU. – 2016. – № 10. – С. 99–106.
5. Cheng X.B., Wu J., Han S.J. [et al.]. Photosynthesis, leaf morphology and chemistry of *Pinus koraiensis* and *Quercus mongolica* in broadleaved Korean pine mixed forest // Photosynthetica. – 2012. – Vol. 50 (1). – P. 56–66.
6. Jiabing W., Dexin G., Xiaomin S. [et al.]. Photosynthetic characteristics of dominant tree species and canopy in the broadleaved Korean pine forest of Changbai Mountains // Science in China Series D: Earth Sciences. – 2006. – Vol. 49 (2). – P. 89–98.
7. Korpela M., Pekka N., Hollmén J. [et al.]. Photosynthesis, temperature and radial growth of Scots pine in northern Finland: identifying the influential time intervals // Trees. – 2011. – Vol. 25 (2). – P. 323–332.
8. Wyka T.P., Żytkowiak R., Oleksyn J. Seasonal dynamics of nitrogen level and gas exchange in different cohorts of Scots pine needles a conflict between nitrogen mobilization and photosynthesis // European Journal of Forest Research. – 2016. – Vol. 135 (3). – P. 483–493.

