

УДК 582.475.7:581.1:630\*181

## ОСОБЕННОСТИ МОДЕЛИ ФОТОСИНТЕЗА ПИХТЫ СИБИРСКОЙ КАК РЕЗУЛЬТАТ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЯ К УСЛОВИЯМ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

© 2024 г. С. И. Тарасов\*, Н. В. Герлинг\*\*

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН  
ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

\*E-mail: tarasov@ib.komisc.ru

\*\*E-mail: gerling@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 04.05.2023 г.

После доработки 16.09.2023 г.

Принята к публикации 10.12.2023 г.

Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) входит в категорию основных лесообразующих пород северо-востока европейской части России. По сравнению с другими лесообразующими породами пихта сибирская изучена слабо, целостных моделей, которые описывают динамику фотосинтеза пихты в зависимости от факторов среды и условий произрастания, не существует. Моделирование интенсивности фотосинтеза пихты в зависимости от факторов среды по вертикальным градиентам и анатомо-морфологической структуры хвои пихты сибирской, изменяющейся от расположения внутри растительного полога по высоте, — цель настоящего исследования. Исследование проводили в средней подзоне тайги Республики Коми в ельнике чернично-сфагновом на двух высотных уровнях. Объекты исследования представлены двумя деревьями пихты сибирской, занимающими в структуре древостоя разное положение, одно входящее в состав основного яруса, другое — в состав второго яруса. В кронах выбранных деревьев на неотрезанных побегах измеряли скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$  хвоей пихты, интенсивность падающей фотосинтетически активной радиации, температуру воздуха, относительную влажность воздуха и концентрацию  $\text{CO}_2$  в атмосфере; изучали анатомо-морфологическую структуру хвои пихты в зависимости от расположения по высоте в структуре древостоя. На основе экспериментальных данных получено регрессионное уравнение, моделирующее зависимость скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  хвоей пихты сибирской от факторов окружающей среды. Валидация показала адекватность и статистическую значимость модели. Выявлена специфика модели и анатомо-морфологических особенностей хвои пихты в зависимости от высоты расположения в древостое.

DOI: 10.31857/S0044459624020032, EDN: vvuwmy

На бореальные леса приходится 38% площади, занимаемой растительностью в планетарном масштабе, что свидетельствует о значимости вклада бореальных лесов в обмен углеродом и водой между растительностью и атмосферой (Soja et al., 2007; Olsson, 2009). Одна из основных лесообразующих пород бореальной зоны — пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), являясь участником глобального круговорота веществ, она оказывает непосредственное влияние на окружающую среду на всех уровнях организации лесных экосистем. Однако, по сравнению с другими лесообразующими породами, вклад пихты в обмен энергией и веществом с атмосферой практически не изучен.

Биологов, как правило, интересует не собственно взаимовлияние среды и растения,

а воздействие экологических факторов на продуктивность растений. Это объясняется практическим интересом: модельные оценки интенсивности ассимиляции могут заменить оценки поглощения углекислого газа древостоем, сделанные на основании длительных и трудоемких мониторинговых измерений (например, методом модельных деревьев). Для оценки влияния факторов среды на жизненный цикл растительных сообществ используют различные экспериментальные подходы и математические модели (Korpilahti, 1988; Mäkelä et al., 2000; Цельникер и др., 2002; Hari, Mäkelä, 2003; Hari et al., 2009). Широкое распространение получила теоретическая модель Фаркухара с соавт. (Farquhar et al., 1980).

Традиционно основным фактором, определяющим продуктивность растений, считается

интенсивность падающей фотосинтетически активной радиации (ФАР). При оценке продукции фотосинтеза у хвойных растений выделяют “световую” и “теневую” хвою (Цельникер и др., 2002), но, принимая во внимание наличие вертикального градиента интенсивности ФАР в лесных экосистемах, определяемого высотой солнца над горизонтом, а также горизонтальный градиент, обусловленный азимутальным эффектом, такое деление условно. Более того, для древостоев характерны не только вертикальные градиенты интенсивности ФАР, но и градиенты других факторов среды, в частности относительной влажности воздуха и концентрации  $\text{CO}_2$ . При этом значения факторов среды не постоянны и, как правило, отклоняются от оптимума для конкретного вида. Известно, что повышение устойчивости растительного организма в изменяющихся условиях среды осуществляется через механизм адаптации. Адаптация включает в себя все процессы и приспособления: анатомические, морфологические, физиологические и др. В контексте изучения влияния факторов среды на продуктивность пихты сибирской можно полагать, что скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$  хвоей пихты, а также анатомо-морфологические особенности строения хвои должны зависеть от ее расположения в структуре полога по вертикали.

Таким образом, в общей проблеме изучения влияния факторов среды на фотосинтез пихты сибирской были выделены две задачи:

- 1) исследование зависимости скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  хвоей пихты сибирской от факторов окружающей среды и высоты расположения ассимиляционного аппарата в естественных условиях;
- 2) исследование анатомо-морфологических особенностей строения хвои пихты сибирской в зависимости от места расположения хвои в структуре растительного полога.

Первая задача может быть решена с использованием инфракрасного газоанализатора на основе открытой системы газообмена, позволяющего синхронизировать измерение многих факторов среды с измерением скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$ . Конечная цель поставленной задачи — построение регрессионной модели, связывающей множество значений входных переменных (факторов среды) с множеством значений выходной переменной (скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$ ). Для регрессионной модели логичным будет применение системного подхода. Опираясь на базовую модель “черного ящика” и используя известные корреляции входных и выходных величин, можно получить теоретическую модель

внутренней структуры и причинных механизмов, позволяющую перейти к модели “серого ящика” и количественно выразить суммарное влияние нескольких факторов среды на скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$ .

Вторая задача решается методами световой и электронной микроскопии.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа выполнена в лесном насаждении с участием пихты сибирской, расположенном в бореальной зоне северо-востока европейской части России, а именно в Княжпогостском административном районе Республики Коми.

Исследования проводили с мая по октябрь 2020, 2021 и 2022 гг. в ельнике чернично-сфагновом ( $62^{\circ}16'03''$  с.ш.,  $50^{\circ}41'07''$  в.д.) на территории Ляльского лесоэкологического стационара Института биологии Коми НЦ УрО РАН, расположенного в подзоне средней тайги. Характеристика фитоценоза приведена в работе “Коренные еловые леса Севера...” (2006).

Объектами исследования были выбраны два дерева пихты. Дерево 1: высота 18 м, диаметр ствола на высоте 1.3 м равен 20 см; Дерево 2: высота 4 м, диаметр ствола на высоте 1.3 м равен 6 см. В древостое была установлена вышка, с которой проводились измерения в средней части кроны Дерева 1 (высота измерения 15 м); высота, на которой проводились измерения в кроне Дерева 2, равна 1.5 м. Фотосинтез измеряли на неотрезанных побегах (хвоя 2-го года жизни) с помощью инфракрасного газоанализатора LI-COR LI-6400 и непрозрачной камеры для хвойных типа 6400-22 (LI-COR Inc., США). В процессе управляемого эксперимента измерялись и контролировались: температура воздуха, интенсивность падающей ФАР, концентрация углекислого газа в камере с образцом (побегом пихты), скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$  и относительная влажность воздуха в камере с образцом.

С каждого дерева было отобрано по пять охвоенных побегов 2-го года развития. Длину хвоинок ( $L$ ) измеряли линейкой, погрешность измерения  $\pm 0.5$  мм.

Поперечные и продольные срезы хвои готовили на микротоме МЗП-01 (“ТЕХНОМ”, Россия). Готовые препараты просматривали в световом микроскопе Axiovert 200 M (Carl Zeiss, Германия) и фотографировали. Фотосъемку производили цифровой камерой AxioCam ERc 5s (Carl Zeiss, Германия). Измерение морфометрических параметров (ширины ( $W$ ), толщины ( $T$ ),

периметра ( $P$ ) и площади поперечного сечения ( $S$ ) в средней части хвои) проводили на полученных фотоснимках с использованием программы Carl Zeiss Vision (Carl Zeiss, Германия), погрешность измерения длины  $\pm 0.05$  мкм.

Для ультраструктурных исследований хвою пихты сибирской фиксировали в 2.5%-ном растворе глутарового альдегида, далее — в 1%-ном растворе осмиевой кислоты. После дегидратации в серии растворов этилового спирта и ацетона объекты заливали в смолу Epon. Срезы готовили на ультрамикротоме PowerTome PC (Boeckeler Instruments, США) и просматривали с помощью электронного микроскопа Tesla BS-500 (Tesla, Чехия). Число гран на срез хлоропласта принимали за среднее число гран в хлоропласте клетки мезофилла. Суммарное количество тилакоидов на срез принимали за среднее число тилакоидов в хлоропласте клетки мезофилла.

Для определения содержания пигментов навеску хвои фиксировали в кипящем ацетоне. Концентрацию пигментов в ацетоновых вытяжках определяли на спектрофотометре UV-1700 (Shimadzu, Япония) (Маслова и др., 1986). Содержание хлорофилла в светособирающем комплексе определяли по Лихтенталеру (Lichtenthaler, 1987).

Среднее число устьиц, приходящееся на единицу длины хвоинки, измеряли с использованием стереоскопического микроскопа МБС-10 (АО “ЛЗОС”, Россия) и окуляр-микрометра (квадрат измерительной сетки —  $2 \times 2$  мм, увеличение — 15-кратное). Устьица пихты сибирской располагаются только на абаксиальной стороне хвоинки в двух устьичных полосах. Отношение суммарного числа устьиц в двух полосах к длине стороны квадрата окуляр-микрометра принимали за оценку среднего числа устьиц, приходящихся на единицу длины хвоинки. Измерение размеров надустьичной ямки проводили на продольных и поперечных срезах хвои. Диффузное сопротивление устьиц рассчитывали согласно методике А.Т. Коппель и К.Х. Ваииико (1988).

Оценку количества клеток мезофилла в единице объема хвоинки производили по следующей методике. Оценивали среднее количество клеток мезофилла на поперечном срезе хвоинки; измеряли площадь поперечного среза хвоинки. По формуле объема цилиндра определяли объем слоя поперечного сечения хвоинки высотой, равной толщине клетки мезофилла. Разделив количество клеток мезофилла в слое поперечного сечения на объем слоя поперечного сечения,

оценивали количество клеток мезофилла в единице объема хвоинки.

По этой же методике на продольном и поперечном срезах клетки мезофилла оценивали среднее количество хлоропластов в клетке. Окончательно за среднее количество хлоропластов в единице объема клетки мезофилла принимали отношение среднего полученных величин к объему клетки.

Клетку палисадного мезофилла хвои пихты сибирской моделировали эллипсоидом с полуосями  $a$ ,  $b$ ,  $c$ . Объем палисадной клетки мезофилла рассчитывали по формуле эллипсоида:

$$V_m = \frac{4}{3} \pi abc, \quad (1)$$

где  $a$  — половина длины клетки мезофилла на продольном срезе хвоинки,  $b$  — половина ширины клетки мезофилла на продольном сечении хвоинки,  $c$  — половина ширины клетки мезофилла на поперечном сечении хвоинки.

Хлоропласт моделировали эллипсоидом вращения с полуосями  $a$  и  $b$ . Объем хлоропласта рассчитывали по формуле эллипсоида вращения:

$$V_{ch} = \frac{4}{3} \pi ab^2, \quad (2)$$

где  $a$  — половина длины хлоропласта на продольном срезе клетки мезофилла,  $b$  — половина ширины хлоропласта на продольном срезе клетки мезофилла.

Среднюю площадь поверхности хвоинки определяли по методике, изложенной в работе С.И. Тарасова и Н.В. Герлинг (2021), которую затем использовали для определения средней площади хвоинок на побеге в эксперименте. Объем хвоинки определяли как произведение площади  $S$  сечения хвоинки в средней части на длину хвоинки  $L$ .

Световые кривые, характеризующие зависимость скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  от факторов среды, получали с помощью портативной системы измерения фотосинтеза LI-6400XT стандартным методом, описанным в руководстве (LI-COR, Inc., 2003). Погрешность измерения скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  во всем диапазоне значений больше либо равна 15% (Тарасов, Герлинг, 2022). Побег пихты помещали в непрозрачную камеру для хвойных типа 6400-22 (LI-COR: Interfacing..., 2016). Измерения проводили при значениях интенсивности ФАР 50, 100, 200, 400, 600, 800, 1000 моль квантов  $\cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$  при молярном расходе воздуха  $F$ , равном 300 моль  $\cdot \text{с}^{-1}$ . Время измерения одного

значения скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  задавали равным 5 мин. Температуру хвои задавали в диапазоне от 6 до 30 °С. При измерениях концентрация углекислого газа в воздухе задавалась равной 400 ppm с помощью смесителя 6400-01  $\text{CO}_2$  Injector System (<https://www.licor.com/env/pdf/photosynthesis/6400-01Installation.pdf>).

Оптимизация параметров модели осуществлялась методом наименьших квадратов, оценка параметров проводилась для уровня значимости  $\alpha = 0.05$  с использованием программного продукта *KuPlot 6.0, version 6.0.2*. Для анализа использовали 5 световых кривых, полученных на Дереве 1, и 23 – на Дереве 2.

Валидацию модели проводили методом регрессии Деминга, т.е. линейной регрессии с ошибками в независимых переменных и данных замеров (<https://www.ncss.com/>).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Структурная модель ассимиляции  $\text{CO}_2$  хвоей пихты сибирской.** В рамках системного подхода моделирование взаимодействия пихты сибирской с факторами среды осуществляли по следующей методике. На побеге пихты, находящемся в камере газового анализатора, выделяли отдельную хвоинку и рассматривали ее как открытую систему ( $S$ ), которая взаимодействует со средой, представляющей собой пространство камеры образца (Росс, 1959; Severance, 2009; Тарасенко, 2015). Поток вещества (поток  $\text{CO}_2$ , поглощаемый хвоинкой в процессе фотосинтеза) рассматривали как вход системы, за наблюдаемый отклик системы на воздействия среды принимали изменение скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  ( $A(t)$ ). Так как поток  $\text{CO}_2$  направлен в систему, для удобства рассматривали  $A(t)$  не как выходную переменную, а как входную или контролируемый вход. В свою очередь, переменные среды, такие как температура листа  $T(t)$ , интенсивность ФАР  $I(t)$ , концентрация  $\text{CO}_2$  в воздухе  $C(t)$ , рассматривали как управляемые входы (параметры), а относительную влажность воздуха  $W(t)$  – как наблюдаемый вход (параметр). Здесь и далее  $t$  означает время. Таким образом, хвоинка как биологический объект с учетом параметров среды, поддающихся измерению и контролю, сводится к открытой системе с пятью входами. Схематично это показано на рис. 1.

Свойство функциональности любой системы предполагает, что состояние выходов системы функционально зависит от состояния ее входов (Severance, 2009). В данном случае

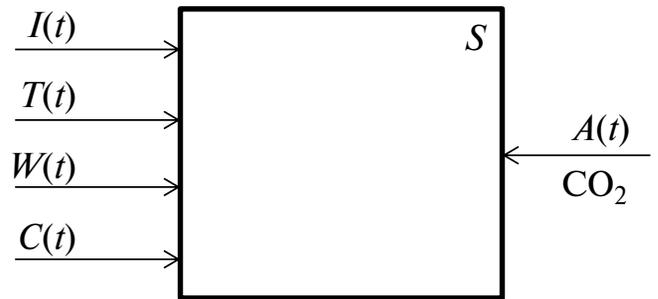


Рис. 1. Схематичное представление хвоинки как открытой системы (обозначения см. в тексте).

состояние входа  $A(t)$  зависит от состояния входов  $I(t), T(t), C(t), W(t)$ . То есть входы системы связаны между собой некоторым соотношением, которое в общем случае не известно, а в символическом виде представляет собой преобразование входов оператором системы  $S$ :

$$A(t) = S[I(t), T(t), C(t), W(t)]. \quad (3)$$

Тогда всякому заданному управляющему воздействию  $I^*(t), T^*(t), C^*(t)$  и  $W^*(t)$  соответствует определенное состояние  $A^*(t)$  контролируемого входа системы:

$$A^*(t) = S[I^*(t), T^*(t), C^*(t), W^*(t)]. \quad (4)$$

Оператор  $S$  неизвестен, но может быть реализован в виде некоторой модели  $S_m$  взаимодействия системы (хвоинки) с факторами среды. Обозначив состояние входа системы как  $A(t)$ , можно записать:

$$\hat{A}(t) = S_m[I^*(t), T^*(t), C^*(t), W(t)]. \quad (5)$$

Очевидно, модель тем лучше описывает взаимодействие системы с окружающей средой, чем ближе  $\hat{A}(t)$  к  $A^*(t)$ .

В эксперименте состояние входов системы задается в дискретной форме; соответственно, эти состояния обозначаем  $A_i^*, \hat{A}_i, I_i, T_i, W_i$  и  $C_i$ , где индекс  $i$  соответствует значению параметра в момент времени  $t_i$ .

Если выбрать метод наименьших квадратов в качестве базового метода, то “мерой близости” эмпирического и модельного состояний выхода системы будет сумма квадратов разностей  $A_i^* - \hat{A}_i$ . Таким образом, задача изучения влияния выбранных факторов среды на скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$

хвоей пихты заключается в подгонке модели таким образом, чтобы выполнялось следующее соотношение:

$$\sum_i [A_i^* - \hat{A}_i]^2 \rightarrow \min_i. \quad (6)$$

Чтобы перейти к построению математической модели взаимодействия хвоинки со средой, необходимо детализировать внутреннюю структуру системы  $S_m$ .

Примем основную гипотезу, описывающую взаимодействие хвоинки с окружающей средой: при любом значении параметров среды значение входа системы не может превысить некоторую заданную величину, которая определяется внутренними свойствами системы. Иными словами, для хвоинки пихты сибирской существует предельное значение скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  — обозначим его  $A_m$ . Тогда влияние, например, интенсивности ФАР на скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$  хвоинкой можно выразить в виде следующей структурной модели, которая схематично представлена на рис. 2.

Солнечная радиация в диапазоне ФАР ( $I_i$ ) поступает на вход операторного блока, отображающего значения входной переменной в выходное значение, которое описывается функцией  $f_1(I_i)$  — *частной функцией отклика* переменной  $I_i$ , — изменяющейся в диапазоне от 0 до 1 при любых значениях  $I_i$ ,  $0 \leq f_1(I_i) \leq 1, \forall I_i$  (Ризниченко, 2003). Выход операторного блока преобразования соединен с входом операторного блока умножения  $\times A_m$ , осуществляющего умножение на  $A_m$ . На другой вход этого блока поступает входная переменная  $\hat{A}_i$ , скорость поступления которой в систему зависит от  $f_1(I_i)$  и определяется выражением  $\hat{A}_i = A_m f_1(I_i)$ . На входе операторного блока умножения (и, соответственно,

на контролируемом входе системы) при любых значениях входного сигнала  $I_i$  будет некоторая величина  $\hat{A}_i$ , принимающая значение в диапазоне от 0 до  $A_m$ , т.е.  $0 \leq \hat{A}_i \leq A_m, \forall I_i$ . Преобразование входной переменной  $I_i$  во входную переменную  $\hat{A}_i$  можно формально записать как:

$$\hat{A}_i = S_m [I_i] = A_m f_1(I_i), \text{ где } 0 \leq f_1(I_i) \leq 1, \forall I_i. \quad (7)$$

Аналогичные структурные модели можно использовать для описания влияния температуры, относительной влажности воздуха и концентрации углекислого газа в атмосфере на скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$ :

$$\hat{T}_i = S_m [T_i] = A_m f_2(T_i), \text{ где } 0 \leq f_2(T_i) \leq 1, \forall T_i; \quad (8)$$

$$\hat{W}_i = S_m [W_i] = A_m f_3(W_i), \text{ где } 0 \leq f_3(W_i) \leq 1, \forall W_i; \quad (9)$$

$$\hat{C}_i = S_m [C_i] = A_m f_4(C_i), \text{ где } 0 \leq f_4(C_i) \leq 1, \forall C_i. \quad (10)$$

Совместное влияние внешних факторов на скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$  может быть описано с помощью обобщенной функции, представляющей собой результат отображения частных функций отклика управляемых и наблюдаемых входных переменных. Очевидно, что значение обобщенной функции при любых значениях входных параметров также не должно превышать 1. Данное положение проще всего реализуется при использовании мультипликативного преобразования частных функций отклика. Логичным обобщением частных структурных моделей в этом случае будет общая структурная модель, представленная в виде схемы на рис. 3.

Входные переменные поступают на входы подсистем  $S_{m,1}$ ,  $S_{m,2}$ ,  $S_{m,3}$  и  $S_{m,4}$ , осуществляющих отображение входных переменных в частные функции отклика соответствующих входных переменных, изменяющиеся в диапазоне от 0 до 1 при любых значениях входной переменной. Выходы подсистем  $S_{m,1}$ ,  $S_{m,2}$ ,  $S_{m,3}$  и  $S_{m,4}$  соединены с входами подсистемы  $S_{m,5}$ , осуществляющей умножение входных частных функций отклика. Результатом умножения является обобщенная функция отклика  $f_5(I_i, T_i, W_i, C_i)$ , которая далее умножается на  $A_m$ . На другой вход подсистемы  $S_{m,5}$  поступает входная переменная  $\hat{A}_i$ , значение которой теперь определяется как  $\hat{A}_i = A_m f_5(I_i, T_i, W_i, C_i) = A_m f_1(I_i) f_2(T_i) f_3(W_i) f_4(C_i)$ . Таким образом, величина  $\hat{A}_i$  на входе подсистемы  $S_{m,5}$  (или на контролируемом входе системы) при любых значениях входных сигналов будет

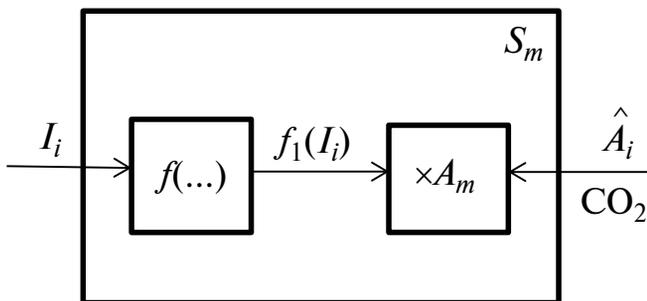


Рис. 2. Структурная модель влияния интенсивности ФАР на скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$ :  $f(\dots)$  — операция отображения,  $\times$  — операция умножения (обозначения см. в тексте).

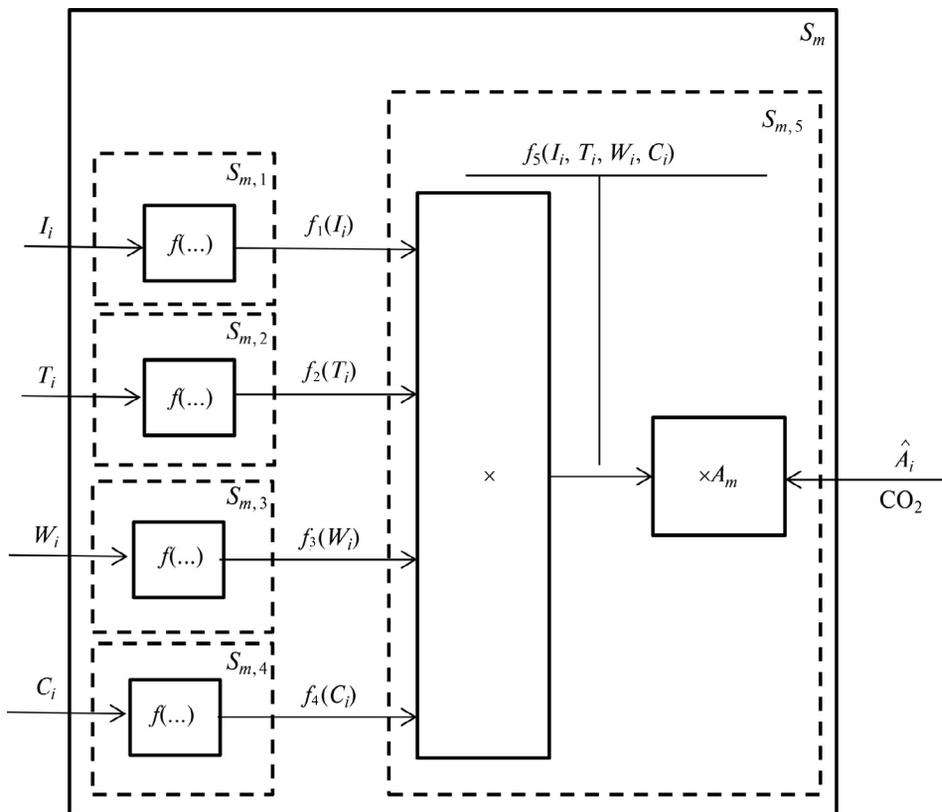


Рис. 3. Обобщенная структурная модель влияния факторов среды на скорость ассимиляции CO<sub>2</sub> (обозначения см. в тексте).

принимать значение в диапазоне от 0 до  $A_m$ , т.е.  $0 \leq \hat{A}_i \leq A_m, \forall I_i, T_i, W_i, C_i$ .

Согласно общей структурной модели, преобразование входных переменных  $I_i, T_i, W_i$  и  $C_i$  во входную переменную  $\hat{A}_i$  формально может быть записано как:

$$\begin{aligned} \hat{A}_i &= S_m [I_i, T_i, W_i, C_i] = A_m S_{m,5} [S_{m,1} [I_i] \cdot \\ &\cdot S_{m,2} [T_i] \cdot S_{m,3} [W_i] \cdot S_{m,4} [C_i]] = \\ &= A_m f_1(I_i) f_2(T_i) f_3(W_i) f_4(C_i), \end{aligned} \tag{11}$$

где  $0 \leq f_1(I_i) \leq 1, \forall I_i, 0 \leq f_2(T_i) \leq 1, \forall T_i, 0 \leq f_3(W_i) \leq 1, \forall W_i, 0 \leq f_4(C_i) \leq 1, \forall C_i$ , откуда следует  $0 \leq f_1(I_i) f_2(T_i) f_3(W_i) f_4(C_i) \leq 1, \forall I_i, T_i, W_i, C_i$ .

Полученная общая структурная модель (11) может быть распространена на  $n$ -е количество хвоинок и является основой для выбора конкретного вида функций  $f_1(I_i), f_2(T_i), f_3(W_i)$  и  $f_4(C_i)$ .

**Математическая модель частной функции отклика переменной  $I_i$ .** Для описания зависимости скорости ассимиляции CO<sub>2</sub> ( $A$ ) от интенсивности ФАР наиболее часто применяется уравнение Михаэлиса–Ментен (Korpilahti, 1988; Hari et al.,

2009) или уравнение прямоугольной гиперболы (Торнли, 1982):

$$A = A_m \frac{I}{I + b}, \tag{12}$$

где  $I$  – интенсивность ФАР,  $A_m$  и  $b$  – специфические параметры для единицы площади хвои.

Однако результаты моделирования (здесь и далее под моделированием при подборе частных функций отклика подразумевается аппроксимация зависимости скорости ассимиляции CO<sub>2</sub> от температуры и относительной влажности воздуха, интенсивности ФАР, концентрации CO<sub>2</sub>) с использованием экспериментальных данных показывают, что фотосинтетическую реакцию хвои пихты лучше, чем прямоугольная гипербола, описывает уравнение, имеющее следующий вид (Торнли, 1982):

$$A = A_m \left(1 - e^{-(\alpha I / A_m)}\right), \tag{13}$$

где  $A_m$  – максимальное значение скорости ассимиляции CO<sub>2</sub>,  $I$  – интенсивность ФАР,  $\alpha$  – коэффициент масштаба.

Принимая во внимание результаты моделирования, в качестве частной функции отклика переменной  $I_i$  выбираем функцию вида:

$$f_1(I_i) = 1 - e^{-(\alpha I_i)}, \quad (14)$$

где  $I_i$  — интенсивность ФАР,  $\alpha$  — коэффициент масштаба.

**Математическая модель частной функции отклика переменной  $T_i$ .** Температура воздуха влияет на фотосинтез через биохимические реакции: повышение температуры воздуха стимулирует фотосинтез, однако превышение температурой воздуха некоторого оптимального значения угнетает фотосинтез. В настоящее время зависимость скорости фотосинтеза от температуры, как правило, описывается колоколообразной функцией (June et al., 1997; Cмmerer, 2000). За основу частной функции отклика переменной  $T_i$ , как и в работе Джун соавт. (June et al., 1997), нами была взята функция Гаусса. В процессе моделирования функция была преобразована к виду:

$$f_2(T_i) = \exp\left(-\frac{(T_i - T_{opt})^2}{\beta^2}\right), \quad (15)$$

$T_{opt}$  — оптимальная температура среды, °C;  $T_i$  — температура листа, принимаемая равной температуре среды (Korpilaht, 1988), °C;  $\beta$  — коэффициент масштаба, °C. В графическом виде данная зависимость представлена на рис. 4. Выражение (15) применяется в диапазоне температур, встречающихся в естественных условиях исследуемой территории.

**Математическая модель частной функции отклика переменной  $W_i$ .** Устьица реагируют как на факторы внешней среды, такие как свет, температура, атмосферная влажность, так и на условия внутри листа, включая концентрацию  $\text{CO}_2$  в мезофилле, состоян водного режима эпидермиса (Gutschick, Simonneau, 2002; Schulze et al., 2005; Gaëlle et al., 2010). Реакция устьиц на изменение всех этих факторов, как правило, носит нелинейный характер и часто имеет противоположные тенденции.

Принимая во внимание сложность подбора функции, зависящей от стольких факторов, частную функцию отклика переменной  $W_i$  выбирали, опираясь на следующие базовые предположения. Относительная влажность воздуха влияет на фотосинтез через взаимодействие с замыкающими клетками устьица. Стопроцентная

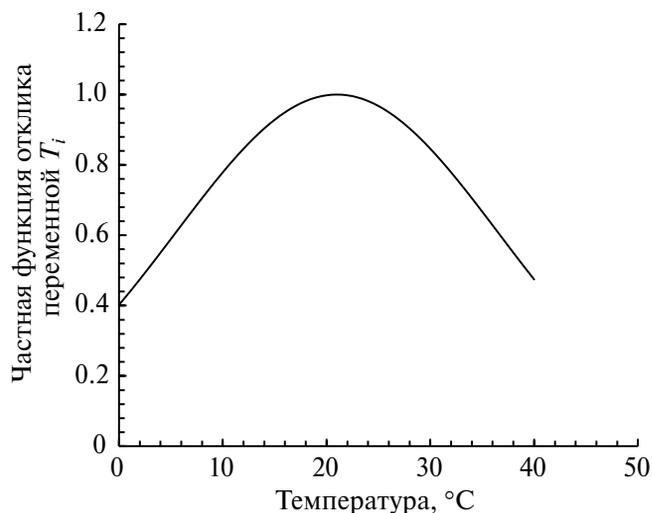


Рис. 4. Зависимость частной функции отклика переменной  $T_i$  от текущей температуры листа при заданных параметрах:  $T_{opt} = 21$  °C,  $\beta = 22$  °C.

относительная влажность воздуха способствует полному раскрытию устьиц; при относительной влажности, стремящейся к минимуму, устьица имеют тенденцию закрываться. Размер устьичной щели регулирует расход входящих и выходящих потоков газов (Schulze et al., 2005).

В качестве частной функции отклика переменной  $W_i$  в процессе моделирования была выбрана функция вида:

$$f_3(W_i) = 0.01 \cdot W_i, \quad (16)$$

где  $W_i$  — относительная влажность среды. Коэффициент 0.01 соответствует 1/100%.

**Математическая модель частной функции отклика переменной  $C_i$ .** В диапазоне концентраций  $\text{CO}_2$  в атмосфере от 350 до 450 ppm зависимость скорости ассимиляции углекислого газа  $\text{C}_3$ -растениями от концентрации может быть принята линейной (Schulze et al., 2005). Прогноз средней концентрации  $\text{CO}_2$  в атмосфере Земли на 2022 г., согласно работе Волк (Volk, 2010), составляет 410 ppm. При моделировании полагали, что концентрация  $\text{CO}_2$  в атмосфере изменяется от 350 до 450 ppm. С учетом вышесказанного в качестве частной функции отклика переменной  $C_i$  была выбрана линейная функция вида:

$$f_4(C_i) = 0.01C_i - 3.5, \quad (17)$$

где  $C_i$  — концентрация углекислого газа в окружающей среде. Коэффициент 3.5 соответствует 350 ppm/100.

**Общая модель.** Подстановка полученных математических моделей частных функций

отклика в выражение (9) дает следующую общую математическую модель:

$$\begin{aligned} \hat{A}(t_i) &= \hat{A}_i = A_m f_1(I_i) f_2(T_i, W_i) f_4(C_i) = \\ &= A_m \cdot [1 - e^{-(\alpha I_i)}] \cdot \exp\left(-\frac{(T_i - T_{opt})^2}{\beta^2}\right) \cdot \\ &\cdot 0.01 \cdot W_i \cdot [0.01 C_i - 3.5], \end{aligned} \quad (18)$$

где  $I_i$  – интенсивность ФАР, моль квантов  $\cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ;  $\alpha$  – коэффициент масштаба, моль квантов  $^{-1} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$ ;  $T_{opt}$  – оптимальная температура среды, °C;  $T_i$  – температура листа, °C;  $W_i$  – относительная влажность среды, %;  $\beta$  – коэффициент масштаба, (°C)<sup>2</sup>;  $C_i$  – концентрация углекислого газа в окружающей среде, ppm.

Уравнение (18) рассматривали как модель, описывающую взаимодействие хвои пихты и факторов окружающей среды. Модель может быть экстраполирована на любое количество хвоинок, в частности на хвою побега.

**Проверка качества модели.** Результаты нелинейной регрессии зависимости скорости ассимиляции от интенсивности ФАР, температуры, влажности и концентрации приведены в табл. 1–2. Для анализа использовали 5 световых кривых (40 значений скорости ассимиляции), полученных в верхней части кроны (Дерево 1), и 23 световых кривых (184 значения скорости ассимиляции) – в нижней части кроны (Дерево 2).

Анализ результатов показывает, что предлагаемая модель адекватна, статистически значима и хорошо описывает зависимость скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  хвоей пихты от внешних факторов как в кроне деревьев первого яруса, так и под пологом древостоя. Сравнение параметров модели для верха (Дерево 1) и для низа (Дерево 2) обнаруживает близость параметров  $A_m$  и  $\alpha$ , однако параметры  $T_{opt}$  и  $\beta$  значимо различаются.

Валидация подобных моделей проводится, как правило, путем сравнения суточных изменений скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$ , измеренной газовым анализатором в естественных условиях, со скоростью ассимиляции  $\text{CO}_2$ , оцененной с помощью модели при тех же условиях (Korpilahti, 1988). Однако однозначное соответствие измеренной скорости и ее оценки можно получить только при выполнении определенных условий. Газовые анализаторы являются инерционными приборами, имеющими значительное время задержки. Время реакции газового анализатора

зависит от молярного расхода воздуха (скорости прокачки) и объема системы и характеризуется постоянной времени системы  $\tau$  (LI-COR, Inc., 2003; Weiss et al., 2009). Например, для портативной системы измерения фотосинтеза LI-6400XT и непрозрачной камеры для хвойных типа 6400-22 при молярном расходе воздуха  $F$ , входящего в камеру образца, равном  $300 \text{ моль} \cdot \text{с}^{-1}$ , время, необходимое для установления равновесия в системе, составляет приблизительно 5 мин, т.е.  $\tau \approx 1.7$  мин (Weiss et al., 2009).

В управляемом эксперименте измерительный интервал (время между последовательными значениями ФАР) выбирается экспериментатором равным по крайней мере  $3\tau$ . При измерении скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  в естественных условиях интенсивность ФАР меняется произвольным образом в зависимости от изменения прозрачности атмосферы, высоты солнца над горизонтом (Биопродукционный процесс..., 2002). В этом случае ситуация, когда  $\tau$  превышает длительность импульса ФАР определенной амплитуды, является вероятным событием.

Для газового анализатора превышение длительности входного импульса ФАР постоянной времени системы приводит к появлению постоянной составляющей в выходном сигнале. Фактически кривая зависимости скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  от времени будет смещена относительно нуля на некоторую величину. Соответственно, такая кривая будет смещенной оценкой истинной зависимости скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  от времени (подробно, на основе электрического аналога, это рассматривается в работе Ю.А. Браммера и И.Н. Пащук (1976)). Как следствие, кривые, полученные опытным путем, и кривые, полученные с помощью модели, могут не совпадать (Korpilahti, 1988), что, в свою очередь, ведет к принятию решения о неадекватности модели.

Учитывая вышеизложенное, валидацию модели предпочтительнее проводить на стандартных световых кривых, которые получают с учетом инерционности измерительной системы. Практически валидация модели осуществлялась с использованием регрессии Деминга ( $Y = \beta_0 + \beta_1 \cdot X$ ) (<https://www.ncss.com/>), которая позволяет оценить, насколько значения световых кривых, полученные прямым измерением ( $Y$ ), отличаются от значений световых кривых, рассчитанных с помощью модели ( $X$ ). Результаты валидации модели для Дерева 1 приведены в табл. 3, 4 и на рис. 5, для Дерева 2 – в табл. 5, 6 и на рис. 6.

Для Дерева 1 результаты парной проверки гипотез для общей гипотезы ( $Y = X$ ) показывают,

**Таблица 1.** Показатели качества и параметры регрессионной модели для Дерева 1

Критерии качества					
стандартная ошибка	$R^2$		нормированный $R^2$	$R$	
0.0889	0.95038		0.9462	0.9749	
Оценка параметров			$t(36; 0.05) = 2.0281$		
параметр	оценка	t-критерий Стьюдента	p-значение	нижний асимптотический 95%-ный доверительный интервал	верхний асимптотический 95%-ный доверительный интервал
$A_m$	3.8294	35.3686	0	3.6098	4.0490
$\alpha$	0.0057	11.8146	0	0.0047	0.0067
$T_{opt}$	20.6731	6.0674	0	13.7629	27.5833
$\beta$	21.8966	2.2066	0	1.7715	42.0216

**Таблица 2.** Показатели качества и параметры регрессионной модели для Дерева 2

Критерии качества					
стандартная ошибка	$R^2$		нормированный $R^2$	$R$	
0.096702	0.942263		0.941301	0.970702	
Оценка параметров			$t(180; 0.05) = 1.973231$		
параметр	оценка	t-критерий Стьюдента	p-значение	нижний асимптотический 95%-ный доверительный интервал	верхний асимптотический 95%-ный доверительный интервал
$A_m$	3.9471	68.2490	0	3.8329	4.0612
$\alpha$	0.0076	22.7309	0	0.0069	0.0082
$T_{opt}$	14.8851	68.7448	0	14.4579	15.3124
$\beta$	11.6234	28.6341	0	10.8224	12.4244

что наклон ( $\beta_1$ ) статистически не отличается от единицы ( $H_0$  с  $p$ -значением, равным 0.2566, не отвергается), параметры местоположения равны ( $H_0$  с  $p$ -значением, равным 0.4351, не отвергается). Это, в свою очередь, указывает на отсутствие систематического различия между двумя переменными.

Для Дерева 2 результаты парной проверки гипотез для общей гипотезы ( $Y = X$ ) также показывают, что наклон ( $\beta_1$ ) статистически не отличается от единицы ( $H_0$  с  $p$ -значением, равным 0.8095, не отвергается), параметры местоположения равны ( $H_0$  с  $p$ -значением, равным 0.6238, не отвергается).

Таким образом, валидация предлагаемой модели показывает, что измеренные значения скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  статистически не отличаются от модельных оценок как для Дерева 1, так и Дерева 2. Следовательно, модель может использоваться для оценки скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  хвоей пихты сибирской по значениям внешних факторов без прямого измерения скорости ассимиляции с помощью газового анализатора.

**Анализ структуры хвои.** Исследование анатомо-морфологического строения хвои пихты выявило следующие особенности в ее структуре.

**Таблица 3.** Показатели регрессии Деминга для Дерева 1

Регрессионный коэффициент	Оценка	Стандартная ошибка	Число степеней свободы	Нижний 95%-ный доверительный интервал	Верхний 95%-ный доверительный интервал
$\beta_0$	-0.0346	0.0193	39	-0.0735	0.0044
$\beta_1$	1.0345	0.0300	39	0.9739	1.0951

**Таблица 4.** Результаты проверки нулевой гипотезы  $H_0: Y = X$  для Дерева 1

	Оценка параметра	Стандартная ошибка	Число степеней свободы	$p$ -значение	Нижний 95%-ный доверительный интервал	Верхний 95%-ный доверительный интервал
$H_0: \beta_1 = 1$ vs. $H_1: \beta_1 \neq 1$	-0.0345	0.0300	39	0.2566	-0.1044	0.0354
$H_0: \bar{Y} - \bar{X} = 0$ vs. $H_1: \bar{Y} - \bar{X} \neq 0$	-0.0106	0.0134	39	0.4351	-0.0418	0.0207

**Таблица 5.** Показатели регрессии Деминга для Дерева 2

Регрессионный коэффициент	Оценка	Стандартная ошибка	Число степеней свободы	Нижний 95%-ный доверительный интервал	Верхний 95%-ный доверительный интервал
$\beta_0$	-0.0003	0.0097	183	-0.0195	0.0188
$\beta_1$	0.9953	0.0194	183	0.9571	1.0335

**Таблица 6.** Результаты проверки нулевой гипотезы  $H_0: Y = X$  для Дерева 2

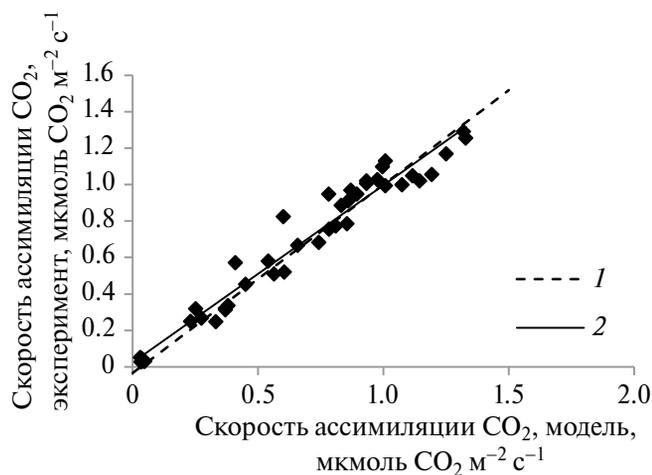
Гипотеза	Оценка параметров	Стандартная ошибка	Число степеней свободы	$p$ -значение	Нижний 95%-ный доверительный интервал	Верхний 95%-ный доверительный интервал
$H_0: \beta_1 = 1$ vs. $H_1: \beta_1 \neq 1$	0.0047	0.0194	183	0.8098	-0.0391	0.0484
$H_0: \bar{Y} - \bar{X} = 0$ vs. $H_1: \bar{Y} - \bar{X} \neq 0$	-0.0035	0.0071	183	0.6236	-0.0194	0.0125

Измерение линейных размеров хвои показало, что средняя толщина и ширина хвои Дерева 1 и Дерева 2 отличий не имеют, так же как и площадь поперечного сечения хвоинки. Длина хвои достоверно различается (табл. 7).

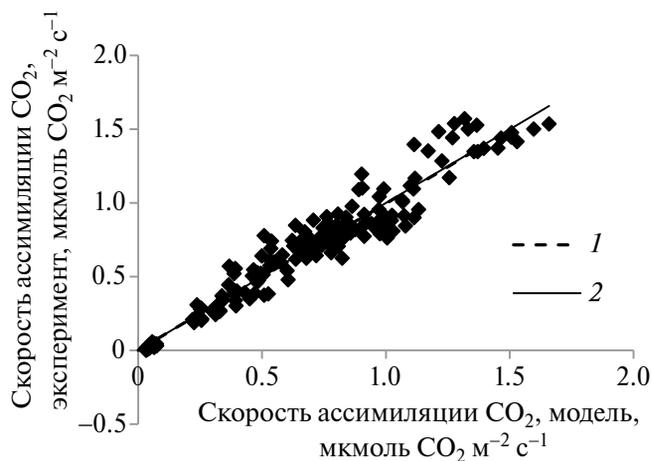
Хвоинка имеет толстостенную эпидерму с мощной кутикулой и глубоко погруженными устьицами. Устьица расположены в два ряда на абаксиальной стороне хвоинки. Оценка диффузного сопротивления надустыичной полости хвои пихты сибирской проводили по методике,

изложенной в работе А.Т. Коппель и К.Х. Ваиико (1988). Различий в диффузном сопротивлении устьиц у хвои в верхней и нижней части кроны не выявлено. Количество устьиц на единицу длины хвоинки значимо различается (табл. 7): большее количество устьиц приходится на единицу длины хвоинки в верхней части кроны.

Мезофилл пихты сибирской дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму (Эзау, 1980), клеткам палисадного мезофилла приписывают наибольший вклад в фотосинтетическую



**Рис. 5.** Диаграмма рассеяния регрессии Деминга:  $1 - y = 1.0345x - 0.0346$ , линия регрессии Деминга;  $2 - y = 0.952x + 0.0434$ , линейная регрессия ( $R^2 = 0.9536$ ).



**Рис. 6.** Диаграмма рассеяния регрессии Деминга:  $1 - y = 0.9953x - 0.0003$ , линия регрессии Деминга;  $2 - y = 0.9848x + 0.0137$ , линейная регрессия ( $R^2 = 0.9426$ ).

**Таблица 7.** Анатомо-морфологические показатели хвои пихты сибирской

Показатель	Дерево 1			Дерево 2		
	значение	стандартная ошибка	<i>n</i>	значение	стандартная ошибка	<i>n</i>
Длина хвои, мм	19.2	2.5	27	29.5	3.6	28
Ширина хвои, мм	1.23	0.08	24	1.28	0.04	30
Толщина хвои, мм	0.41	0.03	24	0.40	0.03	30
Число устьиц на единицу длины, шт.·мм <sup>-1</sup>	81	2	20	64	2	20
Объем клетки мезофилла, 10 <sup>3</sup> мкм <sup>3</sup>	29	1.3	30	20	0.8	30
Число клеток мезофилла в единице объема хвоинки, шт.·мкм <sup>-3</sup>	1900	105	10	2200	148	10
Число хлоропластов в единице объема клетки, 10 <sup>3</sup> шт.·мм <sup>3</sup>	380	18	38	680	23	30
Объем хлоропласта, мкм <sup>3</sup>	52	4	18	160	20	18
Число гран на срез хлоропласта, шт.	17	1	7	34	2	7
Число тилакоидов в грани, шт.	6	1	9	12	1	10

активность хвои (Мокронос и др., 1973). Объем клеток палисадного мезофилла больше в верхней части кроны (табл. 7). Вышесказанное является проявлением ксероморфных черт организации структуры ассимиляционного аппарата Дерева 1.

В структуре самих клеток палисадного мезофилла имеются отличия в зависимости от места хвои в структуре кроны. Число хлоропластов в единице объема клетки мезофилла в хвое Дерева 2 больше, при этом они крупнее, и в них наблюдается большая плотность мембранных структур (табл. 7). Это проявляется в повышенном количестве пигментов в хвое Дерева 2. По нашим данным, содержание зеленых

пигментов в хвое Дерева 2 на 53% больше, чем в хвое Дерева 1. Светособирающий комплекс (ССК) более развит у хвои Дерева 2, что является реакцией на недостаток ФАР в данных условиях произрастания (табл. 8).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сравнение построенных регрессионных моделей ассимиляции CO<sub>2</sub> хвоей пихты сибирской для Дерева 1 (верх) и Дерева 2 (низ) выявило следующие особенности.

Для оценки совместного влияния факторов среды на суточные изменения скорости

**Таблица 8.** Содержание пигментов в хвое пихты сибирской ( $n = 5$ )

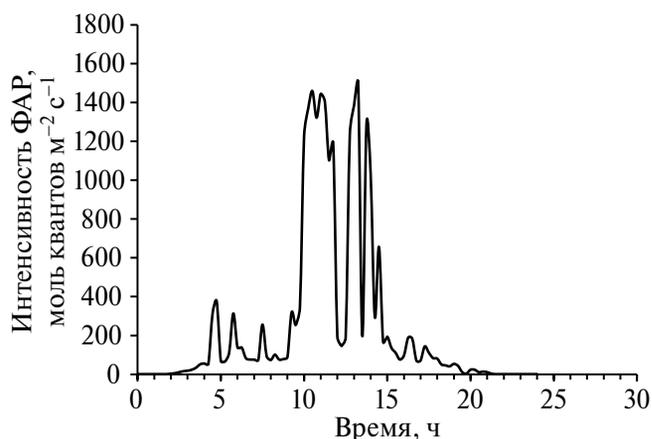
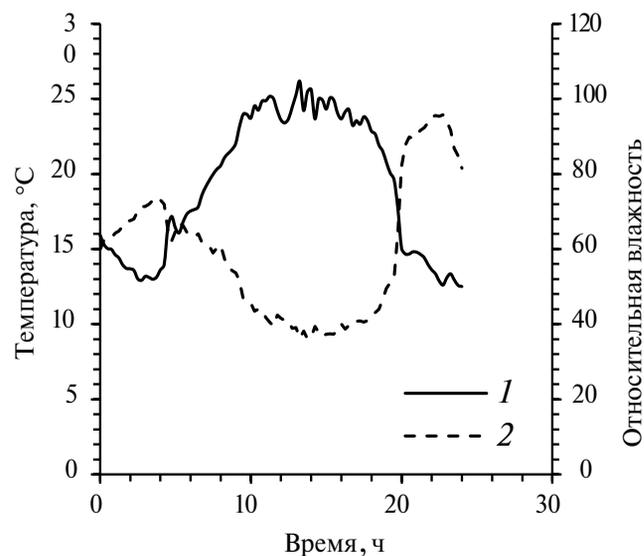
Показатель	Дерево 1		Дерево 2	
	значение	стандартная ошибка	значение	стандартная ошибка
Хлорофилл <i>a</i> , мг·г <sup>-1</sup> сухой массы	1.1	0.05	1.7	0.02
Хлорофилл <i>b</i> , мг·г <sup>-1</sup> сухой массы	0.4	0.02	0.6	0.01
Доля хлорофилла в ССК, %	55.3	1.0	57.7	0.6

ассимиляции  $\text{CO}_2$  хвоей пихты были использованы натурные значения интенсивности ФАР, температуры среды и относительной влажности, измеренные 06.06.2021 на высоте 15 м (рис. 7, 8). Температуру воздуха в верхней и нижней части кроны полагали одинаковой, также принимали, что относительная влажность внизу превышает относительную влажность вверху в 1.7 раз (Галенко, 1983; Биопродукционный процесс..., 2001). Интенсивность ФАР в нижней части кроны принимали в 3 раза меньше, чем в верхней (Галенко, 1983; Биопродукционный процесс..., 2001). Концентрация  $\text{CO}_2$  в нижней части кроны была принята равной 400 ppm, концентрация  $\text{CO}_2$  вверху была уменьшена на 5 ppm (Биопродукционный процесс..., 2001). Суточные изменения скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  при данных значениях внешних факторов в графическом виде представлены на рис. 9.

Как следует из графиков, представленных на рис. 7 и 9, при больших (400 моль квантов·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup> и более) интенсивностях ФАР скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$  внизу может превышать скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$  вверху, что, по-видимому, обусловлено повышенной относительной влажностью воздуха внизу, обеспечивающей максимальное открытие устьиц. Однако при небольших значениях интенсивности ФАР скорость ассимиляции  $\text{CO}_2$  вверху превышает скорость ассимиляции внизу, так как интенсивность ФАР внизу значительно снижается. Очевидно, что приведенные оценки скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  вверху и внизу растительного полога будут зависеть от точности оценки отношения значений факторов среды.

Анатомо-морфологическая структура хвои пихты сибирской в зависимости от расположения внутри пологового пространства древостоя также имеет свои особенности.

Так, у хвои, расположенной на высоте 15 м, отмечаются ксероморфные черты строения, что является ее реакцией на высокую инсоляцию, низкую относительную влажность воздуха, а также более низкую концентрацию  $\text{CO}_2$  в атмосфере.

**Рис. 7.** Динамика интенсивности ФАР, 06.06.2021.**Рис. 8.** Динамика температуры воздуха (1) и относительной влажности воздуха (2), 06.06.2021.

Адаптация выражается в укорочении хвои, увеличении плотности устьиц, уменьшении объема хлоропластов и количества гран на срезе хлоропласта, а также уменьшении концентрации пигментов в хвое.

Под пологом леса структура хвои проявляет сциоморфные признаки, а именно: большие линейные размеры хвои, крупные хлоропласты, большое количество фотосинтезирующих

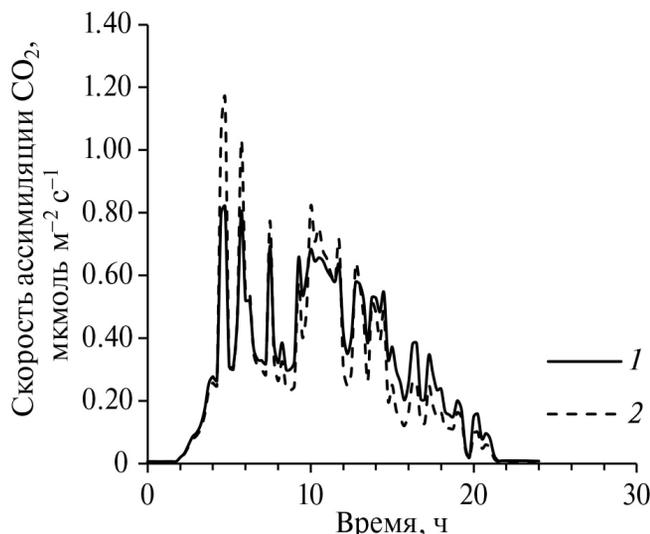


Рис. 9. Суточная динамика скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  (06.06.2021): 1 – Дерево 1; 2 – Дерево 2.

мембран, большой пул пигментов, а также большая доля хлоропластов в составе светособирающего комплекса в хвое. Выявленные особенности являются следствием адаптации ассимиляционного аппарата пихты сибирской к затенению хвои.

Таким образом, анализ модели фотосинтеза показывает, что ассимиляция  $\text{CO}_2$  хвоей пихты сибирской существенно меняется по вертикальным градиентам факторов окружающей среды, которые имеют место в хвойных древостоях таежной зоны, т.е. фактически зависит от расположения хвои в кроновом пространстве. Анатомо-морфологические показатели структуры хвои также изменяются в зависимости от расположения хвои по высоте в пространстве растительного полога. Сопоставляя полученные результаты, можно полагать, что отмеченные различия в скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  хвоей пихты и структуре хвои пихты сибирской обусловлены адаптацией к вертикальному градиенту факторов окружающей среды.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложена и апробирована нелинейная регрессионная модель фотосинтеза пихты сибирской, связывающая множество значений входных переменных с множеством значений выходной переменной. Модель может быть представлена уравнением вида:

$$\hat{A}_i = A_m \cdot [1 - e^{-(\alpha I_i)}] \cdot \exp\left(-\frac{(T_i - T_{opt})^2}{\beta^2}\right) \cdot 0.01 \cdot W_i \cdot [0.01 C_i - 3.5], \quad (19)$$

где  $\hat{A}_i$  – мгновенное значение скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$ ,  $A_m$  – максимальное значение скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$ ,  $I_i$  – интенсивность ФАР,  $\alpha$  и  $\beta$  – коэффициенты масштаба,  $T_{opt}$  – оптимальная (или максимальная) температура среды,  $T_i$  – температура листа (принимается равной температуре среды),  $W_i$  – относительная влажность среды,  $C_i$  – концентрация углекислого газа в окружающей среде.

Полученное уравнение может быть принято в качестве практической модели для оценки скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  хвоей пихты сибирской в зависимости от внешних факторов среды.

Максимальное значение скорости ассимиляции  $\text{CO}_2$  хвоей пихты сибирской и масштабирующий коэффициент  $\alpha$  в диапазоне значений факторов окружающей среды, наблюдаемых в естественных условиях, остаются постоянными и, вероятно, могут рассматриваться как видовой признак.

Другие параметры модели, соответственно, оценка продуктивности пихты сибирской, как и анатомо-морфологические параметры структуры хвои, зависят от расположения ассимилирующих органов по вертикали во внутривидовом пространстве древостоя. С практической точки зрения это означает, что экстраполяция модели на древостой должна проводиться с учетом выявленных особенностей.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках темы НИР “Зональные закономерности динамики структуры и продуктивности первичных и антропогенно измененных фитоценозов лесных и болотных экосистем Европейского Северо-Востока России” (№ 122040100031-8).

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Биопродукционный процесс в лесных экосистемах Севера, 2001. СПб.: Наука. 278 с.
- Браммер Ю.А., Пащук И.Н., 1976. Импульсная техника. М.: Высш. шк. 319 с.
- Галенко Э.П., 1983. Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса Европейского Севера. Л.: Наука. 129 с.

- Коппель А.Т., Ваушко К.Х.*, 1988. Изменчивость и экофизиологическая роль предварительных двориков устьиц хвой ели европейской // Лесоведение. № 4. С. 11–16.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функция, 2006. СПб.: Наука. 337 с.
- Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф.*, 1986. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов // Физиология растений. Т. 33. № 3. С. 615–619.
- Мокронос А.Т., Багаутдинов Р.И., Бубнова Е.А., Кобелева И.В.*, 1973. Фотосинтетический метаболизм в палисадной и губчатой тканях листа // Физиология растений. Т. 20. № 6. С. 1191–1197.
- Ризниченко Г.Ю.*, 2003. Математические модели в биофизике и экологии. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований. 184 с.
- Росс Э.У.*, 1959. Введение в кибернетику. М.: Изд-во Иностранной литературы. 432 с.
- Тарасенко Ф.П.*, 2015. Прикладной системный анализ. М.: КНОРУС. 220 с.
- Тарасов С.И., Герлинг Н.В.*, 2021. Новый подход к оценке площади поверхности хвой пихты сой // Лесоведение. № 2. С. 217–224.
- Тарасов С.И., Герлинг Н.В.*, 2022. Измерение потоков CO<sub>2</sub> и H<sub>2</sub>O между средой и растениями с использованием инфракрасных газоанализаторов на основе открытых систем газообмена: инструментальная ошибка // Науч. приборостроение. Т. 32. № 3. С. 75–103.
- Торнли Дж.Г.М.*, 1982. Математические модели в физиологии растений. Киев: Наукова думка. 312 с.
- Цельникер Ю.Л., Выгодская Н.Н., Милюкова И.М., Корзухин М.Д.*, 2002. Влияние условий погоды на фотосинтез ели (*Picea abies*). Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. XVIII. СПб.: Гидрометеиздат. С. 337–357.
- Эзю К.*, 1980. Анатомия семенных растений. М.: Мир. Т. 2. 558 с.
- Caemmerer S., von*, 2000. Biochemical Models of Leaf Photosynthesis. Collingwood: CSIRO Publishing. 165 p.
- Farquhar G.D., Caemmererand S., von, Berry J.A.*, 1980. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C3 species // Planta. V. 149. P. 78–90.
- Gaëlle D., Thierry S., Hervé C., Laurent U.*, 2010. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level // Plant Cell Environ. V. 33. P. 1419–1438. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02181.x>
- Gutschick V.P., Simonneau T.*, 2002. Modelling stomatal conductance of field-grown sunflower under varying soil water content and leaf environment: Comparison of three models of stomatal response to leaf environment and coupling with an abscisic acid based model of stomatal response to soil drying // Plant Cell Environ. V. 25. P. 1423–1434.
- Hari P., Hänninen H., Berninger F., Kolari P., Nikinmaa E., Mäkelä A.*, 2009. Predicting boreal conifer photosynthesis in field conditions // Boreal Environ. Res. V. 14 (suppl. A). P. 19–28.
- Hari P., Mäkelä A.*, 2003. Annual pattern of photosynthesis in Scots pine in the boreal zone // Tree Physiol. V. 23. P. 145–155.
- June T., Farquhar G.D., Evans J.R.*, 1997. Short term effects of temperature on electron transport capacity as determined by whole leaf fluorescence measurement // Annual Report Research School of Biological Sciences, Institute of Advanced Studies, Australian National University / Eds Ball M., Clark-Walker G.D., Farquhar G.D., Gunning B.E.S., Morgan I.G., Osmond C.B. Canberra: Australian National University. 99 p.
- Korpilahti E.*, 1988. Photosynthetic production of Scots pine in the natural environment // Acta Forestalia Fennica. № 202. Art. 7649. <https://doi.org/10.14214/aff.7649>
- LI-COR, Inc., 2003. Using the LI-6400. Portable photosynthesis system. OPEN Software version 5.1. 1998–2003. 846 p.
- LI-COR: Interfacing custom chambers to the LI-6400 sensor head, 2016. <https://www.licor.com/env/support/LI-6400/topics/custom-chamber.html>
- Lichtenthaler H.K.*, 1987. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes // Method Enzymol. V. 148. P. 350–382.
- Mäkelä A., Landsberg J., Ek A.R., Burk T.E., Ter-Mikaelian M., et al.*, 2000. Process-based models for forest ecosystem management: Current state of the art and challenges for practical implementation // Tree Physiol. V. 20. P. 289–298.
- Olsson R.*, 2009. Boreal Forest and Climate Change. AirClim report 23. Göteborg: Air Pollution and Climate Secretariat. 32 p.
- Schulze E.-D., Beck E., Müller-Hohenstein K.*, 2005. Plant Ecology. Berlin; Heidelberg: Springer. 702 p.
- Severance F.L.*, 2009. System Modeling and Simulation: An Introduction. N.-Y.: Wiley. 520 p.
- Soja A.J., Tchepakova N.M., French N.H.F., Flannigan M.D., Shugart H.H., et al.*, 2007. Climate-induced boreal forest change: Predictions versus current observations // Global Planet. Change. V. 56. P. 274–296.
- Volk T.*, 2010. CO<sub>2</sub> Rising: The World's Greatest Environmental Challenge. Cambridge: MIT Press. 240 p.
- Weiss I., Mizrahi Y., Raveh E.*, 2009. Chamber response time: A neglected issue in gas exchange mments // Photosynthetica. V. 47. № 1. P. 121–124.

## **Peculiarities of Siberian fir photosynthesis model as a result of plant adaptation to environmental conditions**

**S. I. Tarasov\*, N. V. Gerling\*\***

*Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch, RAS  
Kommunisticheskaya st., 28, Syktyvkar, Komi Republic, 167982 Russia*

*\*E-mail: tarasov@ib.komisc.ru*

*\*\*E-mail: gerling@ib.komisc.ru*

Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.) is one of the main forest-forming species of northeastern European Russia. Compared to other forest-forming species, Siberian fir is poorly studied and there are no integral models describing the dynamics of fir photosynthesis depending on environmental factors and growing conditions. Modeling of intensity of fir photosynthesis depending on vertical gradients of environmental factors and anatomo-morphological structure of Siberian fir needles varying from the location within the vegetation canopy by height is the purpose of the present study. The study was conducted in the middle taiga subzone of the Komi Republic in a bilberry-sphagnum spruce forest at two altitudinal levels. The objects of the study are represented by two Siberian fir trees occupying different positions in the stand structure, one being a part of the main tier, the other being a part of the second tier. The CO<sub>2</sub> assimilation rate of fir needles, the intensity of incident photosynthetically active radiation, air temperature, relative air humidity, and atmospheric CO<sub>2</sub> concentration were measured in the crowns of selected trees on uncut shoots; the anatomical and morphological structure of fir needles depending on their height position in the stand structure was studied. A regression equation modeling the dependence of CO<sub>2</sub> assimilation rate by Siberian fir needles on environmental factors was obtained on the basis of experimental data. Validation showed the adequacy and statistical significance of the model. Specificity of the model and anatomo-morphological features of Siberian fir needles depending on their height in the stand was revealed.