

УДК 551.521+58.03

*В.В. Журавлева***Математическая модель дыхания C_3 -растений
во время фотосинтеза**

Рост антропогенной нагрузки на окружающую среду во второй половине XX века привел к обострению многих экологических проблем. Возможные перспективы их решения связаны с реализацией концепции «устойчивого развития» – стабильного сосуществования человечества и природы. Важные элементы данной концепции – сохранение и воспроизводство ресурсной базы сельского хозяйства, улучшение структуры землепользования на основе объективной характеристики агроэкологической ситуации. Для этого необходимо: а) изучение закономерностей динамики агроэкосистем, б) разработка алгоритмов оценки устойчивости агроэкосистем, в) совершенствование методики воздействия на окружающую среду, включающей агроэкологический прогноз. Ведущая роль в перечисленных исследованиях принадлежит количественным методам (в первую очередь – системному анализу и математическому моделированию как основным инструментам исследования экологических систем различного уровня), так как проведение широкомасштабных натурных исследований и экспериментов зачастую невозможно или затруднено. В течение последних 25 лет интерес к этим вопросам постоянно возрастает.

Комплексные имитационные модели призваны повысить адекватность агроэкологических прогнозов за счет качественно более полного использования эмпирических данных. Основной целью построения таких моделей является решение ряда практических задач, главной из которых является разработка эффективных и экологически безопасных стратегий управления продукционным процессом сельскохозяйственных растений.

Имитационная модель продуктивности агроценоза должна учитывать основные факторы, оказывающие влияние на урожай, охватывать широкий диапазон их значений, должна максимально соответствовать реальным биологическим закономерностям.

Развитые модели включают в себя описание совокупности физических, физико-химических и биологических процессов, протекающих в агроэкосистеме. Включение в прикладные модели новых описаний отдельных процессов, отража-

ющих их содержательную основу, не только расширяет область применимости модели, но и делает их более адекватными природе. В первую очередь, это касается биологических процессов, поскольку для большинства из них до настоящего времени используются полуэмпирические методы.

Главным процессом, с которого начинается превращение минеральных элементов в органические соединения в агроэкосистеме, является процесс фотосинтеза зеленых растений. Параллельно с фотосинтезом в листьях C_3 -растений, к которым относится ряд основных сельскохозяйственных культур (пшеница, рожь), протекает процесс фотодыхания. Одной из основных реакций фотосинтеза можно считать реакцию карбоксилирования, при которой углекислый газ в полости листа связывается с акцептором РибФ. С этим же акцептором может реагировать и кислород, в результате чего катализируется реакция оксигенации. Причем, побочным продуктом реакции карбоксилирования является O_2 , а реакции оксигенации – CO_2 . Кроме того, дополнительным источником углерода для фотосинтеза является CO_2 , выделяемый в процессе темнового (митохондриального) дыхания на свету.

Ниже приведена схема (рис. 1), описывающая динамику углекислого газа и кислорода в процессах фотосинтеза, фотодыхания и темнового дыхания на свету и отражающая основные факторы, влияющие на эти процессы.

Условные обозначения, принятые в диаграмме:

C_A – концентрация углекислого газа в атмосфере;

C_i – концентрация углекислого газа в газовой фазе в межклетнике;

C_o – концентрация углекислого газа в жидкой фазе;

O_A – концентрация кислорода в атмосфере;

O_i – концентрация кислорода в газовой фазе в межклетнике;

O_o – концентрация кислорода в жидкой фазе;

A – продукты фотосинтеза (первичные ассимилянты);

Π – продукты фотодыхания;

Φ – фонд ассимилятов;

u – скорость ветра в посевах;

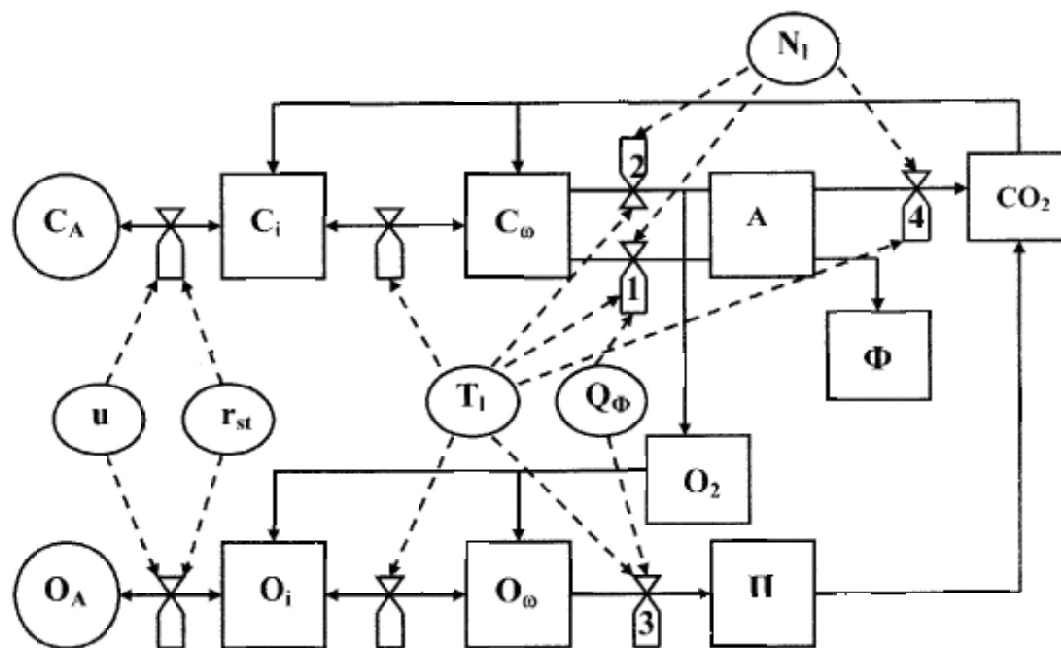


Рис. 1. Поточная диаграмма фотосинтеза, фотодыхания и темного дыхания листа

r_{st} – устьичное сопротивление;
 T_l – температура листовой поверхности;
 Q_{Φ} – интенсивность поглощенной ФАР;
 N_l – содержание азота в листьях.

Цифрами обозначены основные моделируемые процессы: 1 – световая стадия фотосинтеза, 2 – темновая стадия фотосинтеза, 3 – фотодыхание, 4 – темновое дыхание листьев на свету.

Несмотря на сравнительно невысокую интенсивность процесса фотодыхания, в результате конкуренции CO_2 и O_2 в борьбе за акцептор РиБФ интенсивность процесса фотосинтеза может значительно снижаться.

Повышенная температура воздуха является одним из наиболее важных климатических факторов, снижающих интенсивность фотосинтеза, и, следовательно, продуктивность сельскохозяйственных культур. Температурный оптимум для фотосинтетической ассимиляции CO_2 у растений пшеницы составляет около $25^\circ C$ и достаточно часто превышает максимальными дневными температурами в летние месяцы на территории Алтайского края. Важно отметить, что повышение интенсивности фотодыхания является одним из наиболее существенных факторов снижения фотосинтеза у C_3 -растений именно в условиях высокотемпературного стресса.

В данной работе рассмотрена базовая динамическая модель формирования урожая яровой пшеницы при недостаточной влагообеспеченности в условиях полноценного минерального питания (второй уровень продуктивности). За ос-

нову взята разработанная в Агрофизическом НИИ прикладная модель продуктивности посевов AGROTOOL [1, 2]. Модель разделена на блоки, включающие описание различных процессов, имеющих место в системе «почва – растительный покров – приземный слой воздуха».

Моделирование процессов фотосинтеза и фотодыхания в системе AGROTOOL выполнено на основе модели Рабиновича, описывающей упрощенную схему цикла Кальвина [1, 2]. При этом величина интенсивности видимого фотосинтеза листа Φ_n определяется как разность интенсивностей истинного фотосинтеза Φ_g и дыхания листа R :

$$\Phi_n = \Phi_g - R. \quad (1)$$

Под дыханием в данном случае подразумевается сумма фотодыхания и темного (митохондриального) дыхания на свету. Для определения величины интенсивности дыхания листа в системе AGROTOOL используется формула, предложенная Тоомингом [3]:

$$R = c_1 \Phi_{\max}, \quad (2)$$

где c_1 – коэффициент затрат, характеризующий эффективность работы фотосинтетического аппарата листа и изменяющийся в пределах 0,1–0,3.

Φ_{\max} находится по формуле

$$\Phi_{\max} = \Phi_0 F_{Str}(t). \quad (3)$$

Здесь Φ_0 – максимальная интенсивность фотосинтеза при световом насыщении и нормальной концентрации CO_2 , а функция стресса по температуре t (рис. 2) задается следующей формулой:

$$F_{Str}(t) = \begin{cases} 0 & \text{при } t < 0^\circ C \text{ и } t > 45^\circ C; \\ 1 - \left(\frac{t-20}{20}\right)^2 & \text{при } 0^\circ C \leq t \leq 20^\circ C; \\ 1 & \text{при } 20^\circ C \leq t \leq 30^\circ C; \\ 1 - \left(\frac{t-30}{45-30}\right)^2 & \text{при } 30^\circ C \leq t \leq 45^\circ C. \end{cases} \quad (4)$$

При всех своих достоинствах эта модель, к сожалению, не описывает влияния концентрации кислорода на величину интенсивностей фотодыхания и фотосинтеза. Другой недостаток модели в том, что температурный оптимум процесса темнового дыхания листа задается той же функцией стресса, что и для фотосинтеза (формула (4)).

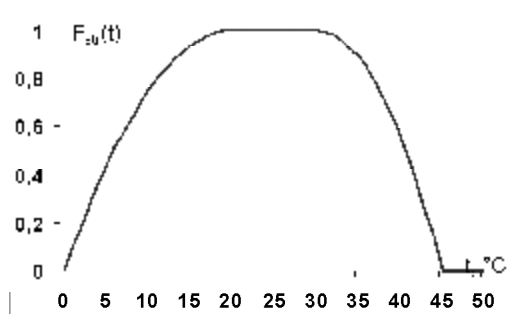


Рис. 2. Функция стресса по температуре для фотосинтеза

Поясним, почему изложенные замечания можно считать существенными.

При невысоких температурах (10–30 °C) фотосинтетический цикл работает как стабильная химическая система с постоянными коэффициентами скоростей реакций. По этой причине соотношение между интенсивностями потенциального (O_2 -насыщенного) фотодыхания и потенциального фотосинтеза остается неизменным при различных условиях освещения и вариации температур в указанных пределах. В обширном ряде экспериментов, поставленных с различными видами C_3 -растений в температурном диапазоне 10–30 °C [6], получено значение отношения интенсивности фотодыхания к фотосинтезу, приближенно равное 0,25. На эти результаты опирается большинство современных моделей фотосинтеза и фотодыхания.

Иначе дело обстоит при неоптимальных температурах, которые нарушают стабильность работы фотосинтетического аппарата C_3 -растений и даже могут привести к серьезным повреждениям. Результаты экспериментов с различными сортами пшеницы [4] показывают, что при

высокотемпературном стрессе интенсивность фотодыхания резко возрастает по отношению к интенсивности фотосинтеза даже при низких концентрациях O_2 в прилистном воздухе. В поставленных авторами опытах величина интенсивности фотодыхания для высокозасухоустойчивого сорта пшеницы составляла 15–20% от интенсивности фотосинтеза при оптимальной температуре и увеличивалась до 39% при воздействии на растения высокой температурой (до 40 °C); для низкозасухоустойчивого сорта интенсивность фотодыхания составляла 20–30% от интенсивности фотосинтеза при оптимальной температуре и увеличивалась до 54% при воздействии высокой температурой. Такое поведение растений обусловлено исключительно высокой чувствительностью к повышенной температуре акцептора РиБФ. В экспериментах показано, что активация РиБФ сильнее снижается в условиях низкой концентрации кислорода, при которых она становится фактором, наиболее существенно лимитирующим фотосинтез C_3 -растений. С другой стороны, авторы экспериментов показали, что повышение активности процесса фотодыхания защищает фотосинтетический аппарат C_3 -растений от повреждения интенсивным светом в условиях засухи.

Что касается темнового дыхания листовой поверхности на свету, то, по литературным данным, затраты на этот процесс не превышают 10–15% от ассимилированного углерода за день, а с учетом темнового дыхания ночью составляют 25–30% от фотосинтеза. Это не противоречит формуле (2), если применять ее непосредственно к темновому дыханию. Однако для построения детальной модели фотосинтеза необходимо определение величины интенсивности темнового дыхания листовой поверхности на каждом шаге (в модели AGROTOOL временной шаг в подмодели фотосинтеза составляет 1 ч.). Для достижения определенной точности при этом следует учитывать, что температурный оптимум для темнового дыхания листьев злаковых растений составляет 40–45 °C и функция стресса по температуре t для темнового дыхания имеет несколько иной характер, чем описываемый формулой (4) [5]. Кроме того, в работе Лайска [6] описаны опыты, доказывающие влияние светового режима на процесс темнового дыхания: интенсивность митохондриального дыхания быстро падает при переходе из темноты на свет и достигает стабильного значения уже при плотности поглощенной ФАР 1–2 мВт/см².

Модель фотосинтеза листа, учитывающая раздельное влияние фотодыхания и темнового (митохондриального) дыхания, а также влияние

кислорода, была построена Чарльзом Эдвардсом и Людвигом [7, 8]. Согласно модели, видимую скорость фотосинтеза Φ_n можно записать в виде суммы трех компонент:

$$\Phi_n = \Phi_g - R_l - R_d, \quad (5)$$

где Φ_g – истинный фотосинтез, R_l – интенсивность фотодыхания, R_d – интенсивность темнового дыхания листьев. Полагается, что R_d – постоянно и что брутто-фотосинтез выражается в традиционной форме:

$$\Phi_g = \frac{\alpha I \tau C}{\alpha I + \tau C}, \quad (6)$$

где I – плотность ФАР, C – концентрация CO_2 , α , τ – константы.

Важным элементом модели Чарльза Эдвардса и Людвига является фотодыхание R_l , которое описывается формулой

$$R_l = \frac{\beta \alpha I}{\alpha I + \tau C}, \quad (7)$$

где параметр β соответствует интенсивности фотодыхания при очень малых концентрациях CO_2 . Приведенное уравнение описывает прямоугольную гиперболу с горизонтальной асимптотой $R_l = \beta$, которая не зависит от концентрации CO_2 . В явном виде кислород в уравнении (7) не фигурирует; однако можно предположить, что β является гиперболической функцией концентрации O_2 :

$$\beta = \frac{c_2 O}{1 + c_3 O}, \quad (8)$$

где O – концентрация кислорода, а c_2 , c_3 – константы, характеризующие чувствительность растения к изменению концентрации кислорода.

Подставив уравнения (6) и (7) в формулу (5), получим выражение для видимого фотосинтеза:

$$\Phi_n = \frac{\alpha I (\tau C - \beta)}{\alpha I + \tau C} - R_d. \quad (9)$$

Заметим, что начальный наклон данной кривой становится бесконечно большим при $C \rightarrow 0$. Такое нефизиологическое поведение отражено в уравнении (9), где Φ_n не определено при одновременном стремлении I и C к нулю. Кроме того, уравнение (6) уступает по точности описания процесса фотосинтеза модели Рабиновича, взятой за основу в системе AGROTOOL. Эти особенности модели Чарльза Эдвардса и Людвига делают ее мало удовлетворительной, и она не имеет существенной практической ценности.

Итак, предлагается поступить следующим образом. Используем формулы (7), (8) интенсивности фотодыхания для построения детальной модели фотосинтеза листа. Для определения интенсивности истинного фотосинтеза Φ_g

применим соотношения, принятые в модели AGROTOOL, разделив при этом дыхание на две компоненты:

$$R = R_l + R_d. \quad (10)$$

Интенсивность фотодыхания определим по формуле

$$R_l = \beta(O) \cdot \frac{I}{I + \tau C} \cdot F_{Str1}(t), \quad (11)$$

где функцию стресса фотодыхания (рис. 3) по температуре $F_{Str1}(t)$ зададим формулой, аналогичной (4), а величину $\beta(O)$ формулой (8).

Для определения интенсивности темнового дыхания листьев ночью используем формулы, аналогичные (2) и (3), заменив R на R_{d0} :

$$R_{d0} = c_1 \Phi_0 F_{Str2}(t), \quad (12)$$

а функцию стресса темнового дыхания по температуре зададим в виде

$$F_{Str2}(t) = \begin{cases} 0 & \text{при } 0^\circ \text{C} \leq t \leq 30^\circ \text{C}; \\ \frac{2}{3} \cdot \left(\frac{t}{30}\right)^2 & \text{при } 0^\circ \text{C} \leq t \leq 30^\circ \text{C}; \\ 1 - \frac{1}{3} \cdot \left(\frac{t-40}{40-30}\right)^2 & \text{при } 30^\circ \text{C} \leq t \leq 40^\circ \text{C}; \\ 1 - \frac{1}{3} \cdot \left(\frac{t-40}{50-40}\right)^2 & \text{при } 40^\circ \text{C} \leq t \leq 50^\circ \text{C}; \end{cases} \quad (13)$$

Замечание: для формул (4) и (12) взяты приближенные значения критических температур и температур активации фотосинтеза и дыхания для яровой пшеницы (согласно литературным данным, [5]).

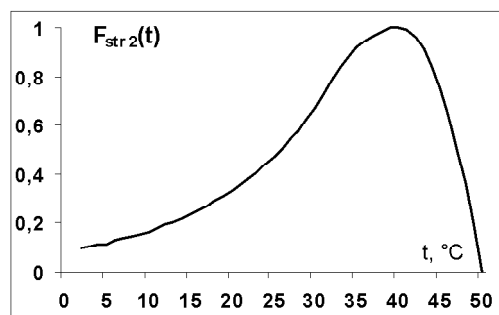


Рис. 3. Функция стресса по температуре для темнового дыхания листа на свету

Темновое дыхание листовой поверхности на свету определим следующим образом (согласно экспериментам Лайска, [6–7]):

$$R_d = R_{d0} \cdot \frac{1 + 3c_4 I}{1 + 10c_4 I}. \quad (14)$$

При дополнении модели фотосинтеза полученной моделью дыхания (формулы (8), (10)–(14)) и внедрении в общую модель посева возникла

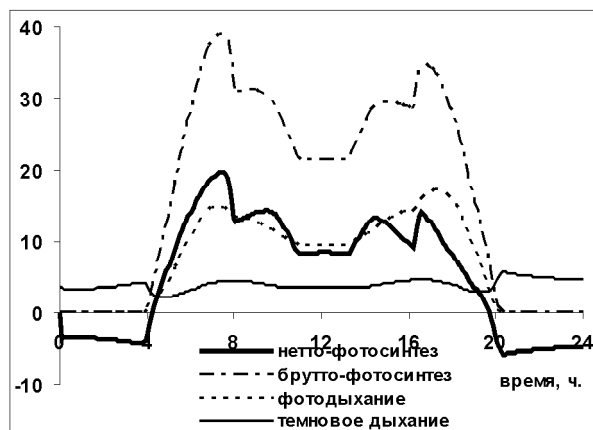


Рис. 4. Суточный ход процессов фотосинтеза, фотодыхания и темнового дыхания при условии высокотемпературного полуденного стресса. Интенсивности всех процессов выражены в $\text{мкг CO}_2/\text{см}^2\cdot\text{с}$

необходимость в построении дополнительной модели диффузии кислорода в посевах. Решение этой задачи аналогично построению блока диффузии углекислого газа в посевах. Эта, простая

на первый взгляд, задача связана с определенной трудностью — необходимостью задания нижнего граничного условия в виде функции поглощения кислорода почвой (эта функция должна состоять из двух слагаемых: скорости минерализации подстилки и интенсивности дыхания корневой системы).

Приведем результат (в форме графика) компьютерного эксперимента, отражающий качественную адекватность построенной модели фотосинтеза и дыхания посева пшеницы (рис. 4).

Для эксперимента был выбран стандартный ясный летний день со следующими исходными метеоданными: длина дня 16,5 ч; температура воздуха минимальная 12,3 °С, максимальная 40,9 °С; скорость ветра средняя 1,3 м/с, максимальная 10 м/с; относительная влажность воздуха 42%.

Такой детальный подход к моделированию процессов фотодыхания и темнового дыхания на свету обеспечивает возможность более качественного исследования явления полуденной депрессии фотосинтеза (в результате которой снижается скорость образования новых ассимилятов).

Литература

1. Полуэктов Р.А. Динамические модели агроэкосистемы. — Л., 1991.
2. Полуэктов Р.А. Модели продукционного процесса сельскохозяйственных культур / Р.А. Полуэктов, Э.И. Смоляр, В.В. Терлеев, А.Г. Топаж. — СПб., 2006.
3. Тооминг Х.Г. Солнечная радиация и формирование урожая. — Л., 1977.
4. Гуляев Б.И. Фотодыхание — необходимый компонент устойчивости фотосинтетического аппарата пшеницы к действию повышенной температуры / Б.И. Гуляев, О.Г. Соколовская, О.О. Стасик // Доповіді національної АН України. — 2003. — №8.
5. Головки Т.К. Дыхание растений: Физиологические аспекты. — СПб., 1999.
6. Лайск А.Х. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C_3 -растений. — М., 1977.
7. Лайск А.Х. Кинетика фотосинтеза C_3 -растений. — М., 1991.
8. Торнли Дж.Г.М. Математическое моделирование в физиологии растений. — Киев, 1982.