

В.В. Журавлева

**Качественный анализ модели фотосинтеза и фотодыхания  $C_3$ -растений**

Разработана математическая модель фотосинтеза и фотодыхания  $C_3$ -растений [1–2], которая включает:

- конкуренцию углекислого газа и кислорода за акцептор рибулозобифосфат (РибФ);
- «гликолатный» путь углерода;
- нелинейную кинетику синтеза РибФ;
- влияние концентрации азота в листьях растений на концентрацию карбоксилазы и на поглощение фотосинтетически активной радиации, регулирующей подвижность устьиц и скорость синтеза РибФ. Таким образом, отражено влияние азотного дефицита на интенсивности процессов фотосинтеза и фотодыхания.

Проведем анализ адекватности построенной модели по суточной динамике интенсивности этих процессов. Для этой цели была разработана «суточная модель» фотосинтеза посева с учетом взаимовыянного влияния метеофакторов, реализованная в виде комплекса программ на языке Turbo Pascal. «Суточная модель» включает блоки микроклимата посева, в которых вычисляются профили определяющих факторов внутри посева с учетом архитектуры; модели для соответствующих блоков описаны в работе [3]. При численном решении задач теплопереноса, влагопереноса, диффузии  $CO_2$  и  $O_2$  в посевах использован метод прогонки; для определения водного потенциала растения из условия равенства суммарной транспирации и корневого поглощения воды использован метод итераций.

**1. Интегрирование интенсивности фотосинтеза.** При построении блока фотосинтеза возникает задача интегрирования полученного соотношения для мгновенного фотосинтеза элементарной листовой площадки по времени (шагу модели) и по пространству (всей надземной биомассе). Если принять за основу динамическую модель агроэкосистемы с суточным шагом, то результатом работы фотосинтетического блока будут являться суточные суммы накопленных ассимилятов, выраженные в массе углеродного субстрата. В качестве входных переменных этого блока выступают погодные условия в данные сутки и характеристики текущего состояния посева. Получаемые при этом интегральные кривые фотосинтеза могут отличаться от соответствующих кривых отдельного листа, что связано с неоднородностью динамики фотосинтеза по слоям посева. Изменчивость по времени определяется естественным суточным ходом солнечной радиации в течение дня с учетом динамики облачности. Пространственная изменчивость вытекает из факта ослабления приходящей радиации по мере ее проникновения

в глубь посева, вследствие чего наибольший вклад в фотосинтез вносят листья верхних ярусов. В то же время для сильно загущенных посевов листья нижних ярусов могут даже паразитировать – вносить вследствие дыхания отрицательный вклад в суммарный фотосинтез посева.

Суммарный прирост первичных ассимилятов за сутки определяется путем интегрирования интенсивности газообмена по времени и пространству:

$$\Phi_s = \int_T \int_V \Phi_n(Q_\Phi(\bar{R}, t)) \cdot dv \cdot dt, \quad (1)$$

где  $V$  – объем посева, приходящийся на единицу поверхности почвы;  $\Phi_n$  – интенсивность нетто-фотосинтеза;  $Q_\Phi(\bar{R}, t)$  – интенсивность ФАР, поглощенной элементарной листовой площадкой, координаты которой определяются радиус-вектором  $\bar{R}$ .

Необходимо выбрать достаточно точный способ численного интегрирования выражения (1) в динамической модели и сформулировать требования к детализации описываемых процессов по времени и пространству.

Согласно общепринятому подходу к моделированию агроэкосистем, будем рассматривать посев как мутную среду, свойства которой однородны и изотропны в горизонтальной плоскости. Для загущенных посевов это предположение не вызывает серьезных возражений. Что же касается ранних стадий развития (когда растения не полностью покрывают поверхность почвы), то можно при расчетах пользоваться эффективными свойствами среды, получаемыми осреднением характеристик оголенной почвы и посева по единице площади подстилающей поверхности. При этом вклад каждой из составляющих определяется текущим коэффициентом проективного покрытия – долей поверхности почвы под растениями.

При сделанных предположениях пространственная неоднородность фотосинтетической активности посева наблюдается лишь в вертикальном направлении:

$$\Phi_s = \int_0^T \int_0^{H_c} \Phi_n(Q_\Phi(\bar{R}, t)) \cdot dx \cdot dt, \quad (2)$$

где  $x$  – вертикальная координата выделенного слоя посева, отсчитываемая от верхней кромки посева;  $H_c$  – высота посева;  $\Phi_s$  – суточный прирост первичных ассимилятов, отнесенный к единице площади поля.

Используем в качестве пространственной переменной интегрирования не вертикальную координату, а суммарный листовой индекс  $L$ .

Интенсивность ФАР, поглощаемой тонким слоем, определяется как разность потоков радиации, до-

ходящих до его верхней и нижней границ, или в пределе:

$$Q_{\Phi}(L, t) = -Q_{\Phi}(0, t) \cdot \frac{\partial}{\partial L} A_{PAR}(L, t), \quad (3)$$

где  $Q_{\Phi}(0, t)$  – интенсивность ФАР на верхней границе посева;  $A_{PAR}(L, t)$  – функция пропускания ФАР.

Тогда выражение (2) с учетом формулы (3) примет вид

$$\Phi_S = \int_0^T \int_0^{LAI} \Phi_n \left( Q_{\Phi}(0, t) \cdot \frac{\partial}{\partial L} A_{PAR}(L, t) \right) \cdot dL \cdot dt. \quad (4)$$

Учитывая дискретный характер модели, реализуемой на компьютере, в соотношении (4) следует перейти к дискретному описанию. Разобьем посев по высоте на  $NL$  расчетных слоев (это разбиение производим по величине листового индекса, отчитываемого сверху). Определим также в явном виде временной шаг модели, равный  $\Delta t_i$ . Тогда (4) переписывается в виде

$$\Phi_S = \sum_{i=1}^{NT} \sum_{j=1}^{NL} \Phi_n \left( \overline{Q_{\Phi}}(0, t) \cdot (A_{PAR}(L_{j-1}, t_i) - A_{PAR}(L_j, t_i)) \right) \cdot \Delta L_j \cdot \Delta t_i, \quad (5)$$

где  $\Delta L_j$  – дискретный шаг по листовому индексу;  $\overline{Q_{\Phi}}(0, t)$  – средняя за промежуток времени  $[t_i, t_i + \Delta t_i]$  интенсивность приходящей к верхнему ярусу посева ФАР;  $NT$  – общее количество шагов по времени в течение светового дня. Формулы для определения величин  $\overline{Q_{\Phi}}(0, t)$  и  $A_{PAR}(L, t)$  имеются в работе [4].

Приведенные соотношения позволяют полностью определить интенсивность фотосинтеза посева в зависимости от распределения поглощаемой ФАР по времени и пространству.

**2. Влияние пространственной и временной дискретизации на точность интегрирования интенсивности фотосинтеза.** В первую очередь нужно ответить на вопрос: какой уровень пространственной и временной дискретизации необходимо использовать в данной модели, чтобы сохранить приемлемую точность интегрирования для интенсивности процесса фотосинтеза. Численные эксперименты, поставленные для разработанной «суточной модели», дали следующие результаты.

Таблица 1  
Расчетные значения суточной суммы ассимилятов ( $\text{г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ ) для разных вариантов интегрального листового индекса и пространственной дискретизации

Точное значение	25,87	42,56	48,39	52,98	63,52
$N_L$ , кол-во слоев	$LAI = 1$	$LAI = 2$	$LAI = 2,5$	$LAI = 3$	$LAI = 5$
3	25,74	27,69	–	–	–
4	25,91	36,65	34,29	–	–
5	25,89	40,76	41,88	40,36	–
6	–	42,58	45,71	47,12	–
7	–	–	48,14	49,60	–
8	–	–	–	51,50	45,13
10	–	–	–	52,81	56,31
11	–	–	–	–	62,45

**Влияние временной дискретизации.** Выражение (5) суточного интеграла интенсивности фотосинтеза интегрировалось с разными шагами по времени – 6 мин, 12 мин, 30 мин, 1 и 2 часа (табл. 2). Вычисления производились при различных значениях листового индекса посева и условиях освещенности в течение суток. При этом оказалось, что для условий максимальной освещенности влияние временной дискретизации оказывается незначительным (для периода 2 часов относительное отклонение вычисленной суммы суточных ассимилятов от эталонного значения не превосходит 2–3%). Для условий полной облачности увеличение временного разрешения оказывается более критичным. Так, для временного шага, равного двум часам, относительная ошибка достигает уже 40–50%. Однако в случае получасового шага эта величина не превышает 4–5% (при подходящей дискретизации по слоям). Указанные результаты слабо варьируют при изменении величин  $LAI$  и влагообеспеченности посева.

Таблица 2  
Расчетные значения суточной суммы ассимилятов ( $\text{г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ ) для разных вариантов временной и пространственной дискретизации

Временная дискретизация					
$N_L$ , кол-во слоев	6 мин.	12 мин.	30 мин.	1 час	2 часа
3	15,40	15,93	16,65	15,37	11,03
4	25,92	26,69	28,98	26,57	27,30
5	38,98	39,26	39,40	38,53	36,81
6	45,27	45,52	45,66	44,71	42,94
8	51,95	52,11	52,22	51,25	49,39
10	53,99	54,07	54,15	53,17	51,25
14	54,46	54,50	54,56	53,57	51,62
20	54,44	54,48	54,54	53,55	51,60

**Влияние пространственной дискретизации.** В качестве исследуемых вариантов разбиения посева на вертикальные слои использовались следующие подходы: равномерное разбиение на 3, 4, 5, 6, 8, 10, 14 и 20 слоев. Как и следовало ожидать, выбор пространственной дискретизации оказывает наибольшее влияние на конечный результат для сильно загущенных посевов, характеризующихся значительной величиной интегрального листового индекса ( $LAI$ ). Для ранних стадий развития посева различие в выборе пространственного описания мало ощутимо. Так, при  $LAI = 1$  относительное отклонение вычисленной суточной суммы ассимилятов от эталонного варианта составляет 0,5% для трех слоев и 0,2% для четырех слоев дискретизации. Причем указанные величины практически не зависят от условий освещенности. Иная картина наблюдается, например, для случая  $LAI = 3,2$ . Удовлетворительное согласие с эталонным вариантом достигается лишь при разбиении посева на семь одинаковых слоев: относительное отклонение составляет 2–4% для произвольных условий освещенности. Кроме того, наблюдается значительное увеличение абсолютной ошибки интегрирования с уменьшением

облачности. В таблице 1 приведены некоторые результаты расчетов при различных величинах листового индекса и получасовом временном шаге.

Получаем соотношение между необходимым для удовлетворительной точности количеством слоев и суммарным листовым индексом посева:

$$N_L = \begin{cases} 3 & \text{при } 1 \leq LAI < 1,5, \\ 4 & \text{при } 1,5 \leq LAI < 2, \\ 5 & \text{при } 2 \leq LAI < 2,5, \\ 6 & \text{при } 2,5 \leq LAI < 3, \\ \dots & \dots \end{cases} \quad (6)$$

Результаты анализа совместного влияния временной и пространственной дискретизации на определение суточной суммы ассимилятов посева по разработанной модели фотосинтеза и фотодыхания для варианта  $LAI = 3,2$  и абсолютно безоблачного дня сведены в таблице 2 (при точном значении  $54,54 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ ).

В целом проведенный анализ позволяет сделать вывод, что для широкого класса внешних условий и характеристик состояния культуры удовлетворительным (в смысле сохранения точности расчетов суточного фотосинтеза посева) оказывается выбор получасового шага по времени и пространственного разбиения посева на одинаковые по величине значений листового индекса слои при  $LAI : N_L = 0,4$ .

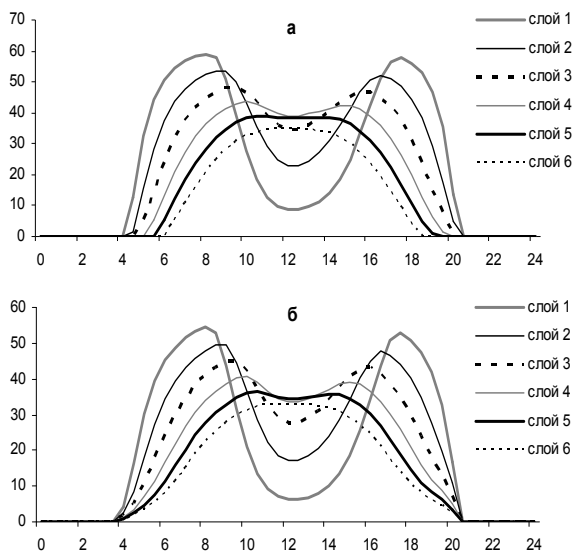


Рис. 1. Динамика нетто-фотосинтеза ( $\text{нг} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ) по слоям посева в течение суток

Итак, полученная в результате дискретная модель фотосинтеза может быть с уверенностью использована в качестве фотосинтетического блока комплексной модели продукционного процесса посевов  $C_3$ -растений. Кроме того, она представляет собой и самостоятельный инструмент научного исследования, позволяя имитировать реакцию посевов (изменение их фотосинтетической активности) в зависимости от своего текущего состояния на раз-

личные внешние раздражения. Так, в качестве примера можно привести исследование того, какой вклад листья разных ярусов вносят в суммарный суточный фотосинтез посева.

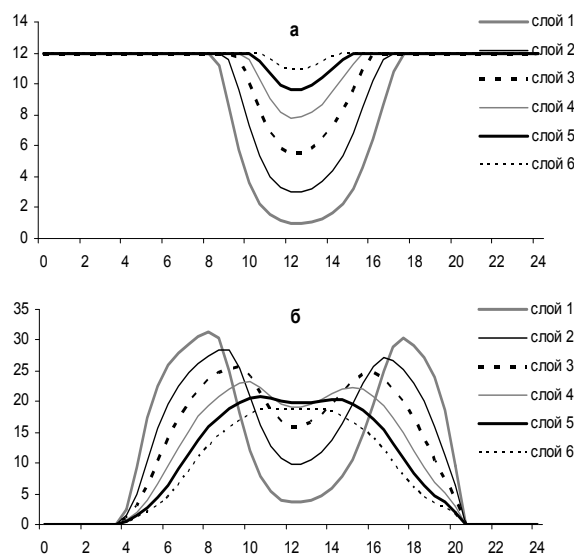


Рис. 2. Динамика фотодыхания ( $\text{нг} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ) по слоям посева в течение суток

**3. Суточная динамика фотосинтеза и фотодыхания  $C_3$ -растений.** Численные эксперименты с построенной моделью фотосинтеза и фотодыхания  $C_3$ -растений проводились по реальным погодным данным (база данных Гидрометеоцентра) за 1977–1998 гг. для широты г. Барнаула. Характеристики посева (интегральный листовый индекс, высота посева) были заданы константами, так как динамика этих величин в течение суток незначительна. Также постоянными величинами в течение дня задавались скорость ветра и облачность (средние значения). Такое допущение оправдано при оценке характера влияния температурного, водного и радиационного режимов на суточный ход фотосинтеза. При постановке численных экспериментов по «суточной модели» временной шаг был принят равным 30 минут, выбрано пространственное разбиение посева на шесть одинаковых по толщине слоев (для  $LAI = 2,4$ ).

В результате многократного прогона «суточной модели» при различных метеоусловиях был сделан вывод об адекватной реакции моделируемых растений. Некоторые результаты приведены на рисунках 1–4, где для сравнения приведены соответствующие графики по модели фотосинтеза, используемой в имитационной динамической системе AGROTOOL (Агрофизический НИИ). Значения суммы суточных ассимилятов, вычисленные по двум сравниваемым моделям фотосинтеза, для благоприятных метеоусловий различаются не более чем на 1%, при стрессовых ситуациях различия составляют более 10%.

Необходимо заметить, что получаемые интегральные кривые фотосинтеза и фотодыхания посева (рис. 3–4) могут качественно отличаться от соответствующих кривых для отдельного листа, что обусловливается временной и пространственной неоднородностью динамики фотосинтеза.

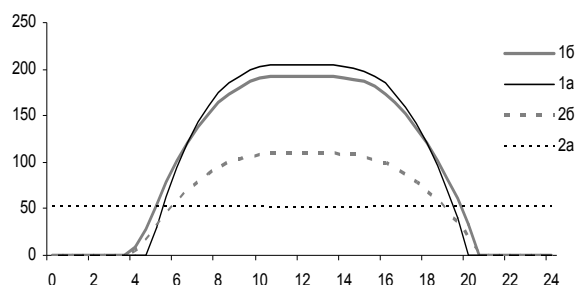


Рис. 3. Динамика суммарных нетто-фотосинтеза (1а, 1б) и фотодыхания (2а, 2б) посева ( $\text{мкг}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ ) при нормальном температурном фоне

**Выводы:**

1. Удовлетворительным (в смысле сохранения точности расчетов суточного прироста ассимилятов) для блока фотосинтеза является выбор получасового

шага по времени и пространственное разбиение посева на одинаковые слои (по величине значений листового индекса), так что отношение суммарного листового индекса к количеству слоев равно 0,4.

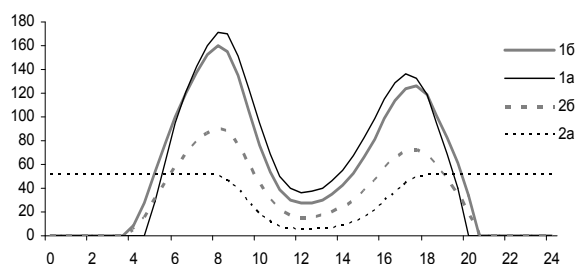


Рис. 4. Динамика суммарных нетто-фотосинтеза (1а, 1б) и фотодыхания (2а, 2б) посева ( $\text{мкг}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ ) при высокотемпературном стрессе  
Примечание: а – по модели системы AGROTOOL; б – по разработанной модели

2. Численные эксперименты с «суточной моделью» фотосинтеза показали адекватность разработанной модели фотосинтеза и фотодыхания C<sub>3</sub>-растений при различных сценариях погодных условий.

**Библиографический список**

1. Журавлева, В.В. Математическая модель фотосинтеза и фотодыхания C<sub>3</sub>-растений / В.В. Журавлева // Обозрение прикладной и промышленной математики. – М., 2008. – Т. 15, вып. 3.
2. Журавлева, В.В. Моделирование влияния азотного дефицита на процесс фотосинтеза / В.В. Журавлева // Обозрение прикладной и промышленной математики. – М., 2008. – Т. 15, вып. 4.
3. Полуэктов, Р.А. Модели продукционного процесса сельскохозяйственных культур / Р.А. Полуэктов, Э.И. Смоляр, В.В. Терлеев, А.Г. Топаж. – СПб., 2006.
4. Сукачева, В.В. Моделирование радиационного режима / А.А. Гриценко, Л.Н. Рудова, В.В. Сукачева, Л.А. Хворова // Известия АлтГУ. – Барнаул, 1999. – №1(11).