УДК 551.521+58.03

В.В. Журавлева

Построение асимптотики в модели фотосинтеза и фотодыхания C_3-растений

Ключевые слова: фотосинтез, фотодыхание, модель, асимптотическое разложение.
Key words: photosynthesis, photorespiration, model, asimptotical decomposition.

Для определения мгновенных интенсивностей фотосинтеза и фотодыхания C_3-растений получена следующая сингулярно возмущенная задача на временном отрезке $0 \le t \le T$ [1]:

$$\varepsilon \cdot \frac{dX}{dt} = \frac{C_\omega}{r_x} \cdot \left(p\left(Q_\Phi\right) + \frac{(1-\lambda)}{\lambda} \varPhi_M \cdot Z \right) - X \cdot \left(\frac{C_\omega}{r_x} + \frac{O_\omega}{r_y} \right),$$

$$\varepsilon \cdot \frac{dY}{dt} = \frac{O_\omega}{r_y} \cdot \left(p\left(Q_\Phi\right) + \frac{(1-\lambda)}{\lambda} \varPhi_M \cdot Z \right) - Y \cdot \left(\frac{C_\omega}{r_x} + \frac{O_\omega}{r_y} \right),$$

$$\varepsilon \cdot \frac{dZ}{dt} = (1-\lambda)\left(X + \delta Y - \lambda^{-1} \varPhi_M \cdot Z \right),$$

$$\frac{dS}{dt} = \frac{1}{\tau_{st}} \cdot \left(S^{cm}(Q_\varPhi) - S \right), \qquad (1)$$

где

$$C_\omega = C_a - X h_L \left(r_{m1} + S \right) + \left((1-\delta) Y h_L + R_d \right) S,$$
$$O_\omega = O_a + \beta h_L \left(X + \delta Y \right) S - \beta \left(3(1-\delta) Y h_L + R_d \right)\left(r_{m2} + S \right). \qquad (2)$$

Начальные условия:
при $t_0 = 0$: $X(t_0) = Y(t_0) = Z(t_0) = 0$, $S(t_0) = S^{cm}(0)$. (3)

Область допустимых решений данной динамической системы ограничена неравенствами:

$$X \ge 0, \quad Y \ge 0, \quad Z \ge 0. \qquad (4)$$

Функция $p(Q_\varPhi) = \dfrac{\alpha Q_\varPhi(t) \varPhi_M}{\varPhi_M + \alpha Q_\varPhi(t)}$ зависит от временной переменной.

«Быстрые» переменные $X = \varPhi_C / h_L$, $Y = R_O / h_L$, Z, где $\varPhi_C$, R_O – мгновенные интенсивности реакций карбоксилирования и оксигенации; h_L – характерный размер листа; Z – вспомогательная переменная.

«Медленная» переменная $S = 1{,}6 r_{st} + r_a + 1{,}3/D_T$ – суммарное сопротивление потоку воздуха при прохождении в полость листа; $\varepsilon = h_L \cdot [K_0]$ – **малый параметр**, определяющий скорость переходных процессов; τ_{st} – постоянная времени переходного процесса; r_{st} – устьичное сопротивление; r_a – сопротивление слоя воздуха над посевом; D_T – проводимость прилистного слоя воздуха; R_d – интенсивность темнового дыхания; r_{m1}, r_{m2} – сопротивления мезофилла растворению CO_2 и O_2 соответственно; β – константа. Для сопротивлений реакций карбоксилирования и оксигенации выполнено постоянное соотношение $r_y/r_x \approx 60{,}3$ мкгO_2/мкгCO_2. Значения переменных R_d, C_a, O_a принадлежат ограниченной области Ω.

Функция $S^{cm}(Q_\varPhi) = 1{,}6 \cdot r_{st}^{cm}(Q_\varPhi, \psi_L) + \ r_a + 1{,}3 / D_T$ – ограниченная убывающая функция очень медленной переменной $Q_\varPhi(t)$, где $r_{st}^{cm}(Q_\varPhi, \psi_L)$ – функция стационарного устьичного сопротивления; ψ_L – водный потенциал листа.

Параметры растения: h_L, α, $\varPhi_M$.

В работе [2] получено приближенное решение данной задачи в виде нулевого члена асимптотики. Показано, что такого приближенного решения достаточно для вычисления суммарной суточной интенсивности фотосинтеза с удовлетворительной точностью в прикладных задачах прогнозирования урожайности зерновых культур.

В данной работе решается задача поиска первого члена асимптотики для мгновенных интенсивностей фотосинтеза и фотодыхания C_3-растений.

Опишем общую постановку сингулярно возмущенных задач.

Рассмотрим систему дифференциальных уравнений

$$\mu \frac{dz}{dt} = F(z, y, t); \quad \frac{dy}{dt} = f(z, y, t); \quad 0 \le t \le T, \quad (5)$$

где z и F – M-мерные вектор-функции; y и f – m-мерные вектор-функции; $\mu > 0$ – малый параметр.

Начальные условия: $z(0, \mu) = z^o$, $y(0, \mu) = y^o$. (6)

Решение задачи (5)–(6) ищется в виде асимптотического разложения по малому параметру [3]:

$$x(t, \mu) = \bar{x}(t, \mu) + \Pi x(\tau, \mu), \qquad (7)$$

где $\tau = t/\mu$, вектор x означает z и y в совокупности, т.е. $x = \{z, y\}$,

$$\bar{x}(t, \mu) = \bar{x}_0(t) + \mu \bar{x}_1(t) + \ldots + \mu^k \bar{x}_k(t) + \ldots \qquad (8)$$

есть регулярная часть асимптотики,

$$\Pi x(\tau, \mu) = \Pi_0 x(\tau) + \mu \Pi_1 x(\tau) + \ldots + \mu^k \Pi_k x(\tau) + \ldots \quad (9)$$

есть погранслойная часть асимптотики.

Теорема Васильевой [3] утверждает, что частичная сумма асимптотического разложения $X_n(t, \mu) = \sum\limits_{k=0}^{n} \mu^k \left[\bar{x}_k(t) + \Pi_k x(\tau) \right]$ является приближенным решением сингулярно возмущенной задачи (5)–(6) с точностью до $O(\mu^{n+1})$.

Опишем кратко общий принцип поиска членов асимтпотики.

Для главного члена $\bar{x}_0(t) = \{\bar{z}_0(t), \bar{y}_0(t)\}$ регулярной части асимптотики получим систему

$$0 = \bar{F}_0 \equiv F\left(\bar{z}_0(t), \bar{y}_0(t), t\right);$$
$$\frac{d\bar{y}_0}{dt} = \bar{f}_0 \equiv f\left(\bar{z}_0(t), \bar{y}_0(t), t\right), \qquad (10)$$

которая, очевидно, совпадает с вырожденной системой.

Для главного члена $\Pi_0 x(\tau)=\{\Pi_0 z(\tau),\Pi_0 y(\tau)\}$ погранслойной части выводим систему

$$\begin{aligned}&\frac{d\Pi_0 z}{d\tau}=\Pi_0 F\equiv F\left(\bar{z}_0(0)+\right.\\&\left.+\Pi_0 z,\bar{y}_0(0)+\Pi_0 y,0\right)-F\left(\bar{z}_0(0),\bar{y}_0(0),0\right)=\\&=F\left(\bar{z}_0(0)+\Pi_0 z,\bar{y}_0(0)+\Pi_0 y,0\right),\\&\frac{d\Pi_0 y}{d\tau}=0.\end{aligned}\tag{11}$$

Для членов асимптотики $\bar{x}_k(t)$, $\Pi_k x(\tau)$ при $k\ge 1$ получим линейные уравнения:

$$\begin{aligned}&\frac{d\bar{z}_{k-1}}{dt}=\bar{F}_k\equiv\bar{F}_z(t)\bar{z}_k+\bar{F}_y(t)\bar{y}_k+F_k(t),\\&\frac{d\bar{y}_k}{dt}=\bar{f}_k\equiv\bar{f}_z(t)\bar{z}_k+\bar{f}_y(t)\bar{y}_k+f_k(t),\end{aligned}\tag{12}$$

$$\begin{aligned}&\frac{d\Pi_k z}{d\tau}=\Pi_k F\equiv F_z(\tau)\Pi_k z+\\&+F_y(\tau)\Pi_k y+G_k(\tau),\\&\frac{d\Pi_k y}{d\tau}=\Pi_{k-1}f,\end{aligned}\tag{13}$$

где функции $f_k(t)$, как и $F_k(t)$, рекуррентно выражаются через $\bar{z}_i(t)$, $\bar{y}_i(t)$, $i<k$, функции $G_k(\tau)$ – через $\Pi_i z(\tau)$, $\Pi_i y(\tau)$, $i<k$, а $\Pi_{k-1}f$ – коэффициент при μ^{k-1} в разложении Πf по степеням μ, аналогичном разложению ΠF.

Начальные условия при этом будут записаны в виде:

$$\bar{z}_0(0)+\Pi_0 z(0)=z^0,\quad \bar{y}_0(0)+\Pi_0 y(0)=y^0,\tag{14}$$

$$\begin{aligned}&\bar{z}_k(0)+\Pi_k z(0)=0,\quad \bar{y}_k(0)+\Pi_k y(0)=0,\\&k=1,2,...\end{aligned}\tag{15}$$

В работе [2] найдено решение задачи (10), (11), (14), т.е. нулевой член асимптотики:

$$\begin{aligned}&\bar{z}_0:\hat{X}=\frac{-B-\sqrt{B^2-4AC}}{2A},\\&\hat{Y}=4p(Q_\Phi)-\frac{2}{3}\hat{X},\ \ \hat{Z}=\lambda\Phi_M^{-1}\left(\hat{X}+\delta\hat{Y}\right),\\&\bar{y}_0=\hat{S}=S^{cm}\left(Q_\Phi\right)-e^{-t/\tau_{st}}\ .\\&\cdot\int_0^t e^{t/\tau_{st}}\frac{d}{dt}\left(S^{cm}\left(Q_\Phi\right)\right)dt,\end{aligned}\tag{16}$$

где обозначено

$$\begin{aligned}&A=10,751+12,733\hat{S},\\&B=-120,6(C_a-0,5427R_d)-3O_a-\\&-118,418\hat{S}R_d-(82,532\hat{S}+64,505)p,\\&C=p(723,6(C_a+R_d\hat{S})+28,944p\hat{S}).\end{aligned}$$

Причем $\Pi_0 z(\tau)\equiv 0,\quad \Pi_0 y(\tau)\equiv 0,\quad \bar{z}_0(0)=0,$ $\bar{y}_0(0)=y^0.$ (17)

Для k = 1 получаем в общем виде следующую задачу:

$$\begin{aligned}&\frac{d\bar{z}_0}{dt}=\bar{F}_z(t)\bar{z}_1+\bar{F}_y(t)\bar{y}_1,\\&\frac{d\bar{y}_1}{dt}=\bar{f}_z(t)\bar{z}_1+\bar{f}_y(t)\bar{y}_1,\end{aligned}\tag{18}$$

$$\begin{aligned}&\frac{d\Pi_1 z}{d\tau}=F_z(\tau)\Pi_1 z+F_y(\tau)\Pi_1 y+G_1(\tau),\\&\frac{d\Pi_1 y}{d\tau}=\Pi_0 f,\end{aligned}\tag{19}$$

$$\bar{z}_1(0)+\Pi_1 z(0)=0,\quad \bar{y}_1(0)+\Pi_1 y(0)=0,\tag{20}$$

где

$$\begin{aligned}&G_1(\tau)=\left(F_z(\tau)-\bar{F}_z(0)\right)\left(\bar{z}_0'(0)\tau+\bar{z}_1(0)\right)+\\&+\left(F_y(\tau)-\bar{F}_y(0)\right)\left(\bar{y}_0'(0)\tau+\bar{y}_1(0)\right)+\\&+\left(F_t(\tau)-\bar{F}_t(0)\right)\tau,\\&\Pi_0 f=f\left(\bar{z}_0(0)+\Pi_0 z(\tau),\bar{y}_0(0)+\Pi_0 y(\tau),0\right)-\\&-f\left(\bar{z}_0(0),\bar{y}_0(0),0\right).\end{aligned}\tag{21}$$

В силу (17) получим $G_1(\tau)\equiv 0$, $\Pi_0 f\equiv 0$. Задача поиска первого члена разложения упрощается. Учтем, что $F_y(\tau)=0,\quad \bar{f}_z(t)=0,\quad \bar{f}_y(t)=-1/\tau_{st}$. Таким образом, необходимо решить две задачи.

Задача 1:
$$\begin{aligned}&\frac{d\bar{y}_1}{dt}=-\frac{1}{\tau_{st}}\bar{y}_1,\\&\frac{d\Pi_1 y}{d\tau}=0,\\&\bar{y}_1(0)=-\Pi_1 y(0).\end{aligned}\tag{22}$$

Решаем задачу 1. Второе уравнение дает $\Pi_1 y(\tau)=const$, при этом $\bar{y}_1(0)=-\Pi_1 y(0)=0$, тогда $\Pi_1 y(\tau)\equiv 0$. Из первого уравнения получаем $\bar{y}_1(t)=c_1 e^{-t/\tau_{st}}$. Учтя начальное условие, получаем $\bar{y}_1(t)\equiv 0$.

Задача 2:
$$\begin{aligned}&\bar{F}_z(t)\bar{z}_1=\frac{d\bar{z}_0}{dt}-\bar{F}_y(t)\bar{y}_1,\\&\frac{d\Pi_1 z}{d\tau}=F_z(\tau)\Pi_1 z,\\&\Pi_1 z(0)=-\bar{z}_1(0).\end{aligned}\tag{23}$$

При $\bar{y}_1(t)\equiv 0$ в задаче 2 линейная система $\bar{F}_z(t)\bar{z}_1=\frac{d\bar{z}_0}{dt}$ с невырожденной матрицей $\bar{F}_z(t)=$ $=F_z(\bar{z}_0(t),\bar{y}_0(t),t)$ имеет единственное решение:

$$\bar{z}_1=\bar{F}_z^{-1}(t)\cdot(\bar{z}_0)_t',\tag{24}$$

где $(\bar{z}_0)_t'$ – вектор производных по времени нулевого члена асимптотики $\hat{X}'(t),\hat{Y}'(t),\hat{Z}'(t)$, а компоненты матрицы $H=\bar{F}_z(t)$ определяются выражениями:

$$H_{11}=\{(100,5(1+\hat{S})-2\beta\hat{S})h_L\hat{X}-$$
$$-(6,03\hat{S}+0,6\beta\hat{S}-9\beta)h_L\hat{Y}+(30+\hat{S})\beta R_d-$$
$$-60,3(\hat{S}R_d+C_a)-O_a-241,2(1+\hat{S})h_L p\}/r_y,$$
$$H_{12}=((9\beta-0,6\beta\hat{S}-4,02\hat{S})h_L\hat{X}+$$
$$+24,12h_L\hat{S}p)/r_y,$$
$$H_{13}=-301,5\Phi_M((1+\hat{S})h_L\hat{X}-0,1\hat{S}h_L\hat{Y}-$$
$$-\hat{S}R_d-C_a)/r_y,$$
$$H_{21}=(0,333\beta\hat{S}h_L\hat{X}+ \quad (25)$$
$$+(60,3(1+\hat{S})-\beta\hat{S})h_L\hat{Y}+4\beta\hat{S}h_L p)/r_y,$$
$$H_{22}=\{(60,3(1+\hat{S})-0,8\beta\hat{S}-3\beta)h_L\hat{X}-$$
$$-(12,06\hat{S}+1,2\beta\hat{S}-18\beta)h_L\hat{Y}+(30+\hat{S})\beta R_d-$$
$$-60,3(\hat{S}R_d+C_a)-O_a+2,4(\hat{S}-15)\beta h_L p\}/r_y,$$
$$H_{23}=\Phi_M(5O_a+5\beta h_L\hat{S}\hat{X}+3(\hat{S}-15)\beta h_L\hat{Y}-$$
$$-5\beta(\hat{S}+30)R_d)/r_y,$$
$$H_{31}=5/6,\quad H_{32}=3/4,\quad H_{33}=-5\Phi_M.$$

Подставляя выражения для $\hat{X},\hat{Y}$, получаем при $t=0$ (учтем, что $p(0)=0$) невырожденную числовую матрицу $H^0=\bar{F}_z(0)=F_z(\tau)$:

$$H_{11}^0=0{,}0207\left((21{,}818-59{,}573y^0)R_d-60{,}3C_a-O_a\right),$$
$$H_{12}^0=0,$$
$$H_{13}^0=-6{,}25\Phi_M\left(y^0R_d-C_a\right),$$
$$H_{21}^0=0, \quad (26)$$
$$H_{22}^0=0{,}0207\left((21{,}818-59{,}573y^0)R_d-60{,}3C_a-O_a\right),$$
$$H_{23}^0=0{,}0207\Phi_M\left(5O_a-3{,}635(y^0+30)R_d\right),$$
$$H_{31}^0=5/6,\quad H_{32}^0=3/4,\quad H_{33}^0=-5\Phi_M,$$

где $y^0=\hat{S}(0)=S_0$; Φ_M, R_d – параметры растения; C_a, O_a – параметры окружающей среды.

Итак, получаем систему линейных уравнений $\frac{d\Pi_1 z}{d\tau}=H_0\Pi_1 z$, где вектор погранслойных функций $\Pi_1 z=\left(\Pi_1 X,\Pi_1 Y,\Pi_1 Z\right)^T$, т.е. СЛУ

$$\frac{d\Pi_1 X}{d\tau}=H_{11}^0\cdot\Pi_1 X+H_{13}^0\cdot\Pi_1 Z,$$
$$\frac{d\Pi_1 Y}{d\tau}=H_{22}^0\cdot\Pi_1 Y+H_{23}^0\cdot\Pi_1 Z, \quad (27)$$
$$\frac{d\Pi_1 Z}{d\tau}=H_{31}^0\cdot\Pi_1 X+H_{32}^0\cdot\Pi_1 Y+H_{33}^0\cdot\Pi_1 Z,$$

с начальным условием

$$\Pi_1 z(0)=-\left(H^0\right)^{-1}\cdot(\bar{z}_0)'_t\big|_{t=0}, \quad (28)$$

где $(\bar{z}_0)'_t\,|_{t=0}=\left(\hat{X}'(0),\hat{Y}'(0),\hat{Z}'(0)\right)$.

Аналитическое решение этой задачи в общем виде затруднено большим количеством параметров (тем более вектор начальных значений (28) нелинейно зависит от всех параметров). Решение системы (27) сильно зависит от выбора начального значения медленной переменной y^0 (которое в свою очередь зависит от ответной реакции растения на водно-тепловой режим), так как значения других параметров ограничены небольшими интервалами. Причем при некоторых возможных значениях y^0 система упрощается ($H_{13}^0=0$ или $H_{23}^0=0$). Для произвольных допустимых значений параметров легко найти численное решение системы (27), (28).

Итак, при заданных значениях параметров растения и окружающей среды первые члены регулярной части асимптотики для быстрых переменных исходной задачи (1)–(4) описываются формулой (24), а первые члены погранслойной части являются решением системы (27) с начальным условием (28). Определение первых членов асимптотики позволяет находить значения мгновенных интенсивностей фотосинтеза и фотодыхания C_3-растений с точностью до $O(\varepsilon^2)$. Такое приближенное решение можно использовать в задачах, связанных с анализом динамики состояния C_3-растений в ходе вегетации.

Библиографический список

1. Журавлева, В.В. Математическая модель фотосинтеза и фотодыхания C_3-растений / В.В. Журавлева // Обозрение прикладной и промышленной математики. – М., 2008. – Т. 15, вып. 3.

2. Журавлева, В.В. Математическое моделирование процессов накопления биомассы C_3-растений в процессе вегетации: дис. … канд. физ.-мат. наук / В.В. Журавлева. – Барнаул, 2008.

3. Васильева, А.Б. Асимптотические методы в теории сингулярных возмущений / А.Б. Васильева, В.Ф. Бутузов. – М., 1990.