

В. В. Журавлева (Барнаул, АлтГУ). **Математическая модель фотосинтеза и фотодыхания C_3 -растений.**

Важным моментом при построении имитационной модели формирования биомассы растений в посеве является адекватное отражение связи интенсивности фотосинтеза с метеофакторами в широком диапазоне значений, включая высокие температуры. Актуальность последнего связана с прогнозируемым повышением максимальных суточных температур летом и увеличением продолжительности высокотемпературного стресса растений.

В работе [1] показан вывод динамической системы уравнений фотосинтеза, квазистационарное решение которой лежит в основе большинства современных комплексных моделей продуктивности посевов. Это решение дает неадекватное поведение моделируемых растений в условиях высокотемпературного стресса [2], так как в модели фотосинтеза не учтено участие кислорода в борьбе за акцептор, а так же участие продуктов фотодыхания в цикле Кальвина.

В данной работе построена и обоснована динамическая система уравнений, определяющих мгновенные интенсивности фотосинтеза и фотодыхания листовой поверхности C_3 -растений с учетом конкуренции углекислого газа и кислорода за активный акцептор рибулозобифосфат (РиБФ), связанный карбоксилазой (К). Вывод уравнений основан на современном представлении о фотосинтезе и фотодыхании [3] и учитывает, что «гликолатный путь» углерода должен входить в описание фотосинтеза C_3 -растений не как маловажное боковое звено, а как составная часть цикла Кальвина [4].

Интенсивности фотосинтеза и фотодыхания определяются скоростями связывания CO_2 и O_2 комплексом РиБФ-К:

$$\Phi_g = \lambda \cdot h_L (k_1[CO_2] + \delta \cdot k_2[O_2])[РиБФ \cdot К], \quad R_l = (1 - \delta)h_L k_2[O_2][РиБФ \cdot К], \quad (1)$$

где h_L — средняя толщина листа; k_j — постоянные скоростей реакций; $[РиБФ \cdot К]$ — концентрация комплекса РиБФ-К; $[CO_2]$ и $[O_2]$ — концентрации CO_2 и O_2 в листе в жидкой фазе; $\lambda = 1/6$ — доля углерода синтезированной ФГК, идущая на образование первичных ассимилятов; $\delta = 0,9$ — доля углерода фотодыхания, попадающая в «гликолатный» путь.

Учтем нелинейную кинетику синтеза РиБФ [4], т.е. $k_0[АТФ][Р5Ф] = Q_\Phi / (1 + Q_\Phi)$, где Q_Φ — фотосинтетически активная радиация, поглощенная единичной площадью поверхности листа, α — наклон световой кривой (линейная кинетика, принятая в [1], верна лишь при малых значениях Q_Φ). Для реакции регенерации акцептора полагаем кинетику первого порядка, т.е. $k_6[B][Z]$, предполагая $[B] = \text{const}$, где $[Z]$, $[B]$ — концентрации комплекса промежуточных продуктов цикла Кальвина и фиктивного фермента. Уравнения динамики комплекса РиБФ-К, РиБФ и комплекса промежуточных продуктов цикла имеют вид:

$$\frac{d[РиБФ \cdot К]}{dt} = k_3[K][РиБФ] - (k_1[CO_2] + k_2[O_2] + k_4)[РиБФ \cdot К], \quad (2)$$

$$\frac{d[РиБФ]}{dt} = \alpha \frac{Q_\Phi}{1 + Q_\Phi} - (k_3[K] + k_5)[РиБФ] + k_4[РиБФ \cdot К] + \Phi_M \frac{[Z]}{\varepsilon}, \quad (3)$$

$$\frac{d[Z]}{dt} = 5 \frac{\Phi_g}{h_L} - \Phi_M \frac{[Z]}{\varepsilon}, \quad (4)$$

где $[K]$, $[РиБФ]$ — концентрации карбоксилазы и акцептора РиБФ, $\Phi_M = k_6 h_L [X_0][B]$, $\varepsilon = h_L [X_0]$ — параметр.

Полагая, что РиБФ находится в равновесии (производная равна нулю) и $[K] + [РиБФ \cdot К] = K_0 = \text{const}$, исключим $[РиБФ]$. При малой обратимости реакции синтеза

РибФ ($k_5/(k_3 K_0) \approx 0$) из уравнений (2), (3) получим:

$$\frac{d[\text{РибФ} \cdot \text{К}]}{dt} = \alpha \frac{Q_\Phi}{1 + Q_\Phi} + \Phi_M \frac{[Z]}{\varepsilon} - (k_1[CO_2] + k_2[O_2])[\text{РибФ} \cdot \text{К}], \quad (5)$$

причем $0 \leq [\text{РибФ} \cdot \text{К}] \leq K_0$.

Дифференцируя выражения (1) и учитывая равенство (5), получим уравнения динамики для мгновенных интенсивностей фотосинтеза и фотодыхания:

$$\begin{aligned} \frac{d\Phi_g}{dt} = \lambda[\text{РибФ} \cdot \text{К}]h_L \left(k_1 \frac{d[CO_2]}{dt} + \delta k_2 \frac{d[O_2]}{dt} \right) \\ + \lambda h_L (k_1[CO_2] + \delta k_2[O_2])Y - \Phi_g(k_1[CO_2] + k_2[O_2]), \end{aligned} \quad (6)$$

$$\frac{dR_l}{dt} = (1 - \delta)k_2[\text{РибФ} \cdot \text{К}]h_L \frac{d[O_2]}{dt} + (1 - \delta)k_2 h_L [O_2]Y - R_l(k_1[CO_2] + k_2[O_2]), \quad (7)$$

где $Y = \alpha Q_\Phi / (1 + Q_\Phi) + \Phi_M [Z] / \varepsilon$.

Добавим описание диффузии CO_2 и O_2 в межклетник из окружающего лист пространства. Учтя очень быстрый характер достижения диффузионными процессами стационарного состояния (характерные времена порядка долей секунды), заменим соответствующие дифференциальные уравнения функциональной статической связью:

$$\begin{aligned} [CO_2] = C_\omega = C_a - \Phi_g(r_m + r_e + r_{st}) + (R_l + R_d)(r_e + r_{st}), \\ [O_2] = O_\omega = O_a - (R_l + R_d)(r_m + r_e + r_{st}) + \Phi_g(r_e + r_{st}), \end{aligned} \quad (8)$$

где C_a и O_a — концентрации CO_2 и O_2 в поседе, r_e , r_{st} и r_m — диффузионные сопротивления в пограничном слое листа, устьицах и клетках мезофилла (зависят от внешних метеоусловий, динамика которых очень медленная по сравнению с динамикой описываемых процессов), R_d — интенсивность митохондриального дыхания на свету.

Учтем динамику устьичного сопротивления:

$$\frac{dr_{st}}{dt} = \frac{1}{\tau_{st}} (F(Q_\Phi, \psi_L) - r_{st}), \quad (9)$$

где τ_{st} — постоянная времени переходного процесса (порядка пяти минут), ψ_L — водный потенциал листа.

Итак, полагая в уравнениях (6), (7) первые слагаемые равными нулю, получим:

$$\begin{aligned} \varepsilon \frac{d\Phi_g}{dt} = \lambda h_L \left(\frac{C_\omega}{r_x} + \delta \frac{O_\omega}{r_y} \right) Y - \Phi_g \left(\frac{C_\omega}{r_x} + \frac{O_\omega}{r_y} \right), \\ \varepsilon \frac{dR_l}{dt} = (1 - \delta) h_L \frac{O_\omega}{r_y} Y - R_l \left(\frac{C_\omega}{r_x} + \frac{O_\omega}{r_y} \right), \end{aligned} \quad (10)$$

где $r_x = (k_1 h_L [X_0])^{-1}$ и $r_y = (k_2 h_L [X_0])^{-1}$ — сопротивления реакций карбоксилирования и оксигенации.

Система уравнений (4), (9), (10) со связями (8) и малым параметром ε представляет сингулярный случай динамической системы, включающей одновременное описание «быстрых» и «медленных» процессов, т.е. является тихоновской системой [5]. Укажем проблемы, связанные с поиском решения данной системы: 1) сложность операторов: нелинейные зависимости относительно переменных; 2) наличие внутренних колебательных процессов, которые навязывают слишком малый шаг интегрирования; 3) существование внутренних пограничных слоев; 4) высокая размерность задачи. По этой причине сначала находится порождающее решение динамической системы.

Вопросы равномерной сходимости порождающего решения к решению «возмущенной» системы и оценки точности разрешаются при использовании теории тихоновских систем [5].

Диапазон условий применимости модернизированной модели: а) модель построена для растений C_3 -пути фотосинтеза (допускается модификация для C_4 -пути); б) исключается стадия прорастания-всходов (для которой существует отдельный класс моделей); в) модель применима к природным условиям, т. е. в тепличных условиях непригодна.

Ряд компьютерных экспериментов с моделью показал ее адекватность в широком диапазоне метеоусловий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Полуэктов Р. А., Смоляр Э. И., Терлеев В. В., Топаж А. Г. Модели продукционного процесса сельскохозяйственных культур. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2006.
2. Гуляев Б. И., Соколовская О. Г., Стасик О. О. Фотодыхание — необходимый компонент устойчивости фотосинтетического аппарата пшеницы к действию повышенной температуры. Доповіді нац. АН України, 2003, № 8, с. 170–184.
3. Кузнецов В. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений. М.: Высшая школа, 2005.
4. Лайск А. Х. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C_3 -растений. М.: Наука, 1977.
5. Моисеев Н. Н. Математические задачи системного анализа. М.: Наука, 1981.