

О моделировании фотосинтеза растений в условиях глобального изменения климата

В.В. Журавлева, В.В. Казазаев

Алтайский государственный университет (Барнаул, Россия)

On the Modeling of Plant Photosynthesis in the Context of Global Climate Change

V.V. Zhuravleva, V.V. Kazazayev

Altai State University (Barnaul, Russia)

Наиболее важными среди внешних факторов, влияющих на процессы фотосинтеза и фотодыхания, являются температура, фотосинтетически активная радиация, водный режим, режим минерального питания растения, а также содержание в окружающем пространстве углекислого газа и кислорода. В последние десятилетия наблюдается рост концентрации углекислого газа в атмосфере и изменение теплового режима в масштабах планеты. В связи с этим актуальной является задача прогнозирования изменения интенсивности фотосинтеза растений, обусловленного изменением концентрации атмосферного углекислого газа и температуры. Соответствующие математические модели могут служить основой для прогноза последствий глобального изменения климата. Объектом анализа послужила модель фотосинтеза и фотодыхания C_3 -растений Журавлевой, учитывающая основные лимитирующие факторы. Особенность модели заключается в зависимости интенсивности фотосинтеза от отношения атмосферных концентраций *углекислый газ/кислород*. Нами проведено исследование поведения моделируемых растений в различных условиях по содержанию углекислого газа и кислорода в атмосфере, в том числе критических.

Ключевые слова: моделирование, фотосинтез, фотодыхание, углекислый газ, C_3 -растение.

DOI 10.14258/izvasu(2017)4-18

Одной из наиболее острых проблем современности является сохранение озонового слоя, который образовался в атмосфере сотни миллионов лет назад за счет накопления кислорода, выделяемого при фотосинтезе. Благодаря наличию озонового слоя (т.е. фотосинтетической деятельности растений) стало возможным существование высокоорганизованных форм жизни [1].

Углекислый газ атмосферы (CO_2) является источником углерода для фотосинтеза. Подавляющее большинство известных видов растений относят к типам

Among external factors affecting the processes of photosynthesis and photorespiration, the most important are temperature, photosynthetically active radiation, water regime, the regime of mineral nutrition of the plant, and the content of carbon dioxide and oxygen in the surrounding space. In recent decades, there has been an increase of carbon dioxide concentration in the atmosphere and a change in the thermal regime at the scale of the planet.

Considering this, the problem of predicting changes in the intensity of plant photosynthesis due to changes of atmospheric carbon dioxide concentration and temperature is topical. Appropriate mathematical models can serve as a basis for predicting the consequences of global climate change. The object of analysis is the model of photosynthesis and photorespiration of C_3 plants (by Zhuravleva) that takes into account the main limiting factors. The peculiarity of the model lies in the dependence of photosynthesis intensity on the ratio of atmospheric concentrations: carbon dioxide / oxygen. In this paper, a study of simulated plants behavior under different carbon dioxide and oxygen concentrations in the atmosphere, including critical ones, has been conducted.

Key words: modeling, photosynthesis, photorespiration, carbon dioxide, C_3 -plant.

C_3 и C_4 , которые различаются механизмом фиксации углерода (причем к первым относят большую часть известных видов растений). Повышение концентрации CO_2 по сравнению с естественным (до определенной величины) вызывает прямо пропорциональное возрастание интенсивности фотосинтеза, затем процесс фотосинтеза выходит на плато: при концентрации CO_2 около 400 ppm для C_4 -типа растений и более 1000 ppm для C_3 -типа [2].

На интенсивность фотосинтеза растений оказывают значительное влияние также световой, тепловой, водный и режим минерального питания [3, 4].

Из обзора, проведенного П. В. Акатовым, следует, что «прогнозируемый и уже наблюдаемый рост концентрации углекислого газа в атмосфере может оказывать влияние на растительный покров не только косвенно, изменяя климат, но и непосредственно воздействуя на скорость роста, размер и биомассу растений, биохимический состав их тканей» [2]. В результате все это должно отразиться на состоянии окружающей среды и хозяйственной деятельности человека.

Итак, актуальной является задача прогнозирования изменения интенсивности фотосинтеза, связанного с изменением концентрации атмосферного углекислого газа и температуры. Соответствующие комплексные модели продуктивности растений [5, 6] могут служить основой для прогноза последствий глобального изменения климата. Де Вит определил цель создания таких моделей «в связывании отдельных ярусов биологической иерархии в виде математических выражений ... Если полученная математическая модель обладает теми же свойствами, что и природный объект, то мы можем предположить, что взаимосвязи элементов нижнего уровня нами правильно поняты» [7].

Множество математических моделей фотосинтеза листовой поверхности, разработанных к настоящему времени, включает как одно- и двухфакторные эмпирические зависимости, так и сложные полуэмпирические модели, в разной степени учитывающие различные факторы [7–16]. Подавляющее большинство моделей адекватно отражают влияние фотосинтетически активной радиации (ФАР) на интенсивность фотосинтеза. Однако при этом влияние некоторых факторов либо вообще не учитывается (связь фотосинтеза

с минеральным питанием и атмосферным содержанием кислорода отражена в небольшом количестве моделей), либо учитывается косвенно (в полуэмпирических моделях водный режим влияет на фотосинтез через устьичное сопротивление) [11, 14].

Влияние температуры в квазистатической модели Полуэктова, в модели Журавлевой и ряде других моделей учтено через функцию стресса. Основным параметром этих моделей является интенсивность реакции карбоксилирования при насыщающих значениях CO_2 и ФАР, которая определяется выражением [11, 16]

$$\Phi_M = \Phi_0 F_{1str}(T),$$

$$F_{1str}(T) = \begin{cases} e^{-(T-12)^2/9}, & \text{при } T \leq 12^\circ C, \\ 1, & \text{при } 12^\circ C \leq T \leq 25^\circ C, \\ e^{-(T-25)^2/25}, & \text{при } 25^\circ C \leq T, \end{cases} \quad (1)$$

где T — температура листовой поверхности; Φ_0 — максимальная интенсивность при благоприятных условиях (параметры функции приведены для яровой пшеницы [11]). При температурном стрессе данная зависимость дает стремление параметра Φ_M к нулю (одинаковая реакция на высокотемпературный и низкотемпературный стресс) и, как следствие, приводит к стремлению к нулю интенсивности фотосинтеза, что хорошо согласовано с экспериментальными данными.

Объектом дальнейшего анализа послужила модель фотосинтеза и фотодыхания C_3 -растений, учитывающая основные факторы и дающая удовлетворительные результаты при пересчете на суточный прирост биомассы растений [14–16]. В работах В.В. Журавлевой найдено приближенное решение следующего вида:

$$\hat{X} = \frac{B - \sqrt{B^2 - 4AC}}{2A}, \quad \hat{Y} = 4p_1(Q_{PhAR}) - \frac{2}{3}\hat{X}, \quad \hat{Z} = \frac{\hat{X} + \delta\hat{Y}}{6}. \quad (2)$$

Коэффициенты A, B, C задаются выражениями

$$\begin{aligned} A &= \Phi_{MC}(1,782 + 171,89S), \\ B &= 2 + 3O_{ac} + \Phi_{MC}c_d(159,857S - 1,086) + \Phi_{MC}p_1(1114,108S + 10,692), \\ C &= p_1(12 + \Phi_{MC}S(976,8c_d + 390,72p_1)), \end{aligned} \quad (3)$$

где $S = (1,6r_{st} + r_e)/r_0$ — безразмерная переменная, учитывающая комбинацию сопротивлений проникновению углекислого газа в полость листа (устьичное и сопротивление прилистного слоя воздуха); c_d — коэффициент темнового дыхания. Относительные безразмерные величины

$$\Phi_{MC} = \frac{\Phi_M}{C_a}, \quad O_{ac} = \frac{O_a}{60,3C_a} \quad (4)$$

определяются через O_a и C_a , которые обозначают концентрации CO_2 и O_2 в атмосфере. Влияние на фото-

синтез поглощенной листом фотосинтетически активной радиации Q_{PhAR} отражено через функцию

$$p_1 = p_1(Q_{PhAR}) = \frac{\alpha Q_{PhAR}}{\Phi_M + \alpha Q_{PhAR}}.$$

В итоге мгновенные интенсивности процессов фотосинтеза и фотодыхания C_3 -растений можно определить по формулам

$$\begin{aligned} \Phi_g &= \frac{1}{6}\Phi_M\hat{X} + 0,15\Phi_M\hat{Y} = \frac{1}{15}\Phi_M(\hat{X} + 9p_1); \\ R_L &= 0,1\Phi_M\hat{Y} = 0,1\Phi_M\left(4p_1 - \frac{2}{3}\hat{X}\right). \end{aligned} \quad (5)$$

Особенность рассматриваемой модели заключается в зависимости интенсивности фотосинтеза от соотношения атмосферных концентраций CO_2/O_2 . Проведем исследование поведения моделируемых растений в различных условиях по содержанию угле-

кислого газа и кислорода в атмосфере, в том числе критических.

Влияние на фотосинтез концентрации углекислого газа в модели отражено через два параметра Φ_{MC} и O_{aC} . Заметим, что при снижении до нуля концентрации CO_2 значения величин Φ_{MC} и O_{aC} неограниченно возрастают, а определение решения по формулам (2)–(3) становится невозможным. Предложение: вместо уравнения $AX^2 - BX + C = 0$ рассмотреть аналогичное уравнение $\frac{A}{B}X^2 - X + \frac{C}{B} = 0$, коэффициенты которого

$$\begin{aligned} \frac{A}{B} &= \frac{\Phi_{MC}(1,782 + 171,89S)}{2 + 3O_{aC} + \Phi_{MC}c_d(159,857S - 1,086) + \Phi_{MC}p_1(1114,108S + 10,692)} = \\ &= \frac{\Phi_M(1,782 + 171,89S)}{(2C_a + 3O_a) + \Phi_M(159,857S - 1,086) + \Phi_M p_1(1114,108S + 10,692)}, \\ \frac{C}{B} &= \frac{12p_1 + \Phi_{MC}p_1S(976,8c_d + 390,72p_1)}{2 + 3O_{aC} + \Phi_{MC}c_d(159,857S - 1,086) + \Phi_{MC}p_1(1114,108S + 10,692)} = \\ &= \frac{12p_1C_a + \Phi_M p_1S(976,8c_d + 390,72p_1)}{(2C_a + 3O_a) + \Phi_M c_d(159,857S - 1,086) + \Phi_M p_1(1114,108S + 10,692)}. \end{aligned}$$

В этом случае можно заметить следующие особенности решения.

При стремлении к нулю концентрации углекислого газа либо кислорода коэффициенты A/B и C/B ограничены и существует ненулевое решение соответствующего уравнения. Как следствие, из уравнений (5) получим ненулевые интенсивности фотосинтеза и фотодыхания. Этот результат объясняется так: при отсутствии кислорода в воздухе фотодыхание идет за счет кислорода, выделяемого при фотосинтезе, и наоборот.

При неограниченном увеличении C_a : $A/B \rightarrow 0$ и $C/B \rightarrow 6p_1$, отсюда следует, что $X = 6p_1 = X_{\max}$ и $R_L = 0$. Это означает максимизацию интенсивности фотосинтеза и полное подавление фотодыхания.

При неограниченном увеличении O_a : $A/B \rightarrow 0$ и $C/B \rightarrow 0$, отсюда следует, что $X = 0$ и $R_L = R_{L\max}$. Это означает максимизацию интенсивности фотодыхания, но при этом фотосинтез идет на минимальной интенсивности.

Проведем сравнение с другими моделями. Простейшие однофакторные модели не учитывают влияния на фотосинтез концентраций CO_2 и O_2 . В двухфакторных моделях при снижении концентрации углекислого газа интенсивность фотосинтеза стремится к нулю. В том случае, если концентрация

CO_2 бесконечно увеличивается, фотосинтез протекает согласно формуле, зависящей от ФАР.

В модели Farquhar [12] при снижении до нуля концентрации CO_2 либо при неограниченном возрастании концентрации O_2 есть только фотодыхание, интенсивность фотосинтеза равна нулю. И, наоборот, при снижении до нуля концентрации O_2 либо при неограниченном возрастании концентрации CO_2 есть только фотосинтез, интенсивность фотодыхания равна нулю.

В модели Полуэктова [11] реакция интенсивности фотосинтеза на изменение концентрации CO_2 также не противоречит закономерностям, наблюдаемым в экспериментах, но в этой модели нет зависимости интенсивности фотосинтеза от концентрации O_2 .

Заключение. Модель фотосинтеза Журавлевой наилучшим образом отражает закономерности в поведении моделируемых растений при стрессовых условиях по концентрациям CO_2 и O_2 . Довольно близка к этому и модель Farquhar. В дальнейшем предполагается исследовать поведение моделей фотосинтеза при комбинации стрессовых условий по температуре и концентрациям CO_2 и O_2 и провести расчет прироста биомассы растений для различных стрессовых условий с использованием указанных моделей фотосинтеза.

Библиографический список

1. Глобальное потепление ускорило рост деревьев [Электронный ресурс]. — URL: <http://www.membrana.ru/particle/3667>.
2. Акатов П. В. Реакция растений на рост концентрации углекислого газа в атмосфере // Живые и биокосные системы. — 2013. — № 5 [Электронный ресурс]. — URL: <http://www.jbks.ru/archive/issue5/article-14>.
3. Экология : учебник / под ред. Г.В. Тягунова. — 2-е изд., перераб. и доп. — М., 2005.
4. Дмитриева Г.А. Физиология растений. — М., 2005.
5. Хворова Л.А., Топаж А.Г. Динамическое моделирование и прогнозирование в агрометеорологии. — Барнаул, 2010.
6. Хворова Л.А., Брыксин В.М., Гавриловская Н.В., Топаж А.Г. Математическое моделирование и информационные технологии в экологии и природопользовании. — Барнаул, 2013.
7. De Wit C.T. Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. — Wageningen, 1978.
8. Бихеле З.Н., Молдау Х.А., Росс Ю.К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. — Л., 1980.
9. Penning de Vries F.W.T., Van Laar H.H. Simulation of plant growth and crop production. — Wageningen, 1982.
10. Лайск А.Х. Кинетика фотосинтеза C_3 -растений. — М., 1991.
11. Полуэктов Р.А., Смоляр Э.И., Терлеев В.В., Топаж А.Г. Модели продукционного процесса сельскохозяйственных культур. — СПб., 2006.
12. Bernacchi C.J., Singaas E.L., Pimentel C., Portis A.R., Long S.P. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis // Plant, Cell and Environment. — 2001. — V. 24.
13. Журавлева В.В. Математическая модель дыхания C_3 -растений во время фотосинтеза // Известия Алтайского гос. ун-та. — 2007. — №1(53).
14. Журавлева В.В. Математическое моделирование процессов накопления биомассы C_3 -растений в процессе вегетации : дис. ... канд. физ.-мат. наук. — Барнаул, 2008.
15. Журавлева В.В. Качественный анализ модели фотосинтеза и фотодыхания C_3 -растений // Известия Алтайского гос. ун-та. — 2009. — №1(61).
16. Журавлева В.В. Моделирование процессов фотосинтеза и фотодыхания C_3 -растений // Математическая биология и биоинформатика. — 2015. — Т. 10. Вып. 2. DOI: 10.17537/2015.10.482.