

УДК 551.521+58.03

А.М. Польовий, д.г.н., проф.

Одеський державний екологічний університет

МОДЕЛЮВАННЯ ПРОЦЕСУ ФОТОСИНТЕЗУ ЗЕЛЕНОГО ЛИСТКА

При моделюванні процес фотосинтезу в листку підрозділяється на два етапи – дифузія молекул CO₂ з повітря до центрів карбоксилювання у клітині та біохімічний цикл фотосинтезу в хлоропластах. Оцінюється вплив факторів довкілля на фотосинтез листка.

Ключові слова: фотосинтез, дифузія, устячкова провідність, опір, листок, сонячна радіація, температура повітря, вологість ґрунту.

Вступ. Рослини, поглинаючи листям CO₂ з атмосфери і кореневою системою воду з ґрунту, створюють в процесі фотосинтезу під впливом енергії сонячної радіації органічну речовину у вигляді асимілятів. Одночасно відбувається транспірація, яка відповідальна за постачання рослин водою й елементами мінерального живлення і за регуляцію теплового режиму рослин. В залежності від інтенсивності фотосинтетично активної радіації (ФАР), водного і температурного режимів, швидкості вітру, концентрації CO₂ у повітрі, родючості ґрунту та видових особливостей рослин процес фотосинтезу може відбуватися з більшою або меншою швидкістю.

Основною метою дослідження є оцінка впливу факторів довкілля на інтенсивність фотосинтезу зеленого листка.

Результати дослідження та їх аналіз. При фотосинтезі хлоропласти споживають CO₂, запас якого повинен поповнюватися, і звільняють кисень. Поряд з цим, клітини вдень і вночі поглинають необхідний для дихання кисень і виділяють двоокис вуглецю.

На шляху від зовнішнього повітря до хлоропластів двоокис вуглецю повинен перебороти ряд дифузійних опорів. Молекули CO₂ проникають через отвори устячок у систему міжклітинників. У стінках клітин CO₂ переходить з газоподібної фази, в якій може розподілятися досить швидко, у рідку фазу. Процес розчинення значно сповільнює дифузію CO₂. Усередині клітини розчинений CO₂ повільно рухається до хлоропластів. Шлях дифузії закінчується у хлоропластах, де CO₂ приєднується до акцептора.

Процес фотосинтезу в листках підрозділяється на два етапи: дифузія молекул CO₂ з повітря до центрів карбоксилювання у клітині і біохімічний цикл фотосинтезу в хлоропластах.

Способи функціональної залежності фотосинтезу листка від параметрів навколишнього середовища умовно можна розділити на два класи – емпіричні і напівемпіричні.

Одна з перших формул фотосинтезу запропонована Е. Рабиновичем [6]

$$\begin{aligned} \Phi_L(Q_\Phi) &= a_\Phi Q_\Phi, & \text{якщо } Q_\Phi < Q'_\Phi \\ \Phi_L(Q_\Phi) &= \frac{a_\Phi}{b}, & \text{якщо } Q_\Phi \geq Q'_\Phi \end{aligned} \quad (1)$$

де a_Φ і b – величини, які залежать від гідрометеорологічних і біологічних факторів: a_Φ – нахил світлової кривої фотосинтезу при малій інтенсивності ФАР,

тобто $a_{\Phi} = \Phi_L/Q_{\Phi}$ при $Q_{\Phi} \rightarrow 0$;

$a_{\Phi}/b = \Phi_{\max}$ – насичувальна інтенсивність фотосинтезу;

Q'_{Φ} – насичувальна інтенсивність ФАР.

Ця формула апроксимує світлову криву фотосинтезу за допомогою двох прямолінійних відрізків. Інша формула у вигляді гіперболічної залежності запропонована Монсі і Саккі [14]

$$\Phi_L(Q_{\Phi}) = \frac{a_{\Phi} Q_{\Phi}}{1 + b Q_{\Phi}}. \quad (2)$$

Тут позначення такі ж, як і у формулі (1). Виходячи з того, що інтенсивність фотосинтезу при світловому насиченні, тобто при $Q_{\Phi} \rightarrow \infty$, дорівнює $\Phi_{\max} = a_{\Phi}/b$, формулу (2) можна представити у вигляді

$$\Phi_L(Q_{\Phi}) = \frac{\Phi_{\max} b Q_{\Phi}}{1 + b Q_{\Phi}} \quad (3)$$

або

$$\Phi_L(Q_{\Phi}) = \frac{\Phi_{\max} Q_{\Phi}}{\Phi_{\max} / a_{\Phi} + Q_{\Phi}}. \quad (4)$$

Гаастра [13] застосував закон Фіка для опису дифузії молекул CO_2 у листок

$$\Phi_L = \frac{C_0 - C_{Cl}}{r_a + r_s + r_m}, \quad (5)$$

де C_0 і C_{Cl} – концентрація CO_2 (мг CO_2/cm^3) відповідно у зовнішньому повітрі і поблизу хлоропластів;

r_a , r_s , r_m – дифузійні опори для молекул CO_2 відповідно в примежовому шарі листка, устячках і клітинах мезофілу.

Якщо дифузійні процеси є лімітуючими для фотосинтезу, то $C_{Cl} \rightarrow 0$ і вираз для інтенсивності фотосинтезу при насичувальній ФАР набере вигляду

$$\Phi_{\max} = \frac{C_0}{r_a + r_s + r_m + r_c}. \quad (6)$$

У природних умовах фактори зовнішнього середовища діють не ізольовано, а спільно. Тому газообмін рослини відображає взаємодію усіх внутрішніх і зовнішніх факторів. Один з них завжди виявляється в мінімумі й протягом деякого часу лімітує асиміляцію, однак деякий вплив виявляють також інші фактори.

Для представлення залежності фотосинтезу не тільки від щільності потоку ФАР, але і від вмісту вуглекислого газу іноді припускають, що Φ_{\max} є функція від концентрації вуглекислого газу C_a [11]

$$\Phi_{\max} = \tau C_a, \quad (7)$$

де τ – постійний коефіцієнт, часто зв'язаний із провідністю CO_2 .

Тоді, рівняння (4) набере вигляду

$$\Phi = \frac{a_{\Phi} Q_{\Phi} \tau C_a}{a_{\Phi} Q_{\Phi} + \tau C_a} \quad (8)$$

Для функції фотосинтезу листка Ю.К. Росс і З.Н. Біхеле [7] й незалежно від них Г.В. Менжулін [3] запропонували напівемпіричну формулу

$$\Phi_L = \frac{1}{1/\Phi_p + 1/a_C C_0 + 1/a_{\Phi} P} \quad (9)$$

де C_0 – концентрація CO_2 у повітрі;

Φ_p – інтенсивність фотосинтезу при $CO_2 \rightarrow \infty$ і $P \rightarrow \infty$ (так названа інтенсивність потенційного фотосинтезу);

a_C – кут нахилу вуглекислотної кривої фотосинтезу при концентрації вуглекислоти в хлоропластах $C_{Cl} = 0$;

P – поглинена листком ФАР.

Функцію фотосинтезу листка Е. Рабинович [6] запропонував описувати формулою

$$\Phi_L = \frac{a_{\Phi} Q_{\Phi}}{1 + (a_{\Phi} r_c Q_{\Phi})/C_{Cl}} = \frac{C_0 - C_{Cl}}{r_a + r_s + r_m} \quad (10)$$

Шартъє [12], вилучивши з цього виразу C_{Cl} , одержав наступне рівняння

$$(r_a + r_s + r_m) \Phi_L^2 - (r_a + r_s + r_m) a_{\Phi} Q_{\Phi} \Phi_L - C_0 \Phi_L + C_0 a_{\Phi} Q_{\Phi} = 0. \quad (11)$$

Визначення цього рівняння дозволяє знайти функцію фотосинтезу в залежності від ФАР при різних сполученнях опорів дифузії й опору карбоксилування.

Формула (11) була модифікована у роботі О.Д. Сиротенка [9] і записана в такому вигляді

$$F = \frac{\varepsilon \tau \varphi_F L G \cdot \overline{SW}}{2(r - r_c)} [CO_2 + \alpha I - \sqrt{(\alpha I - CO_2)^2 + 4r_c I \alpha CO_2}], \quad (12)$$

де ε – коефіцієнт газообміну (константа);

τ – тривалість дня;

φ_F – температурна функція фотосинтезу;

$L G$ – фотосинтезуюча поверхня посіву;

\overline{SW} – середньозважений коефіцієнт перезволоження;

r – загальний опір фотосинтезу, який дорівнює $r = r_{mes} + r_c + r_{stc}$, де r_c – фотохімічний опір фотосинтезу;

r_{mes} – опір мезофілу (константа);

r_{stc} – устячково-кутикулярний опір потоку CO_2 ;

CO_2 – концентрація вуглекислого газу у посіві;

α – кут нахилу світлової кривої фотосинтезу;

I – середня інтенсивність ФАР, яка поглинена листком усередині посіву.

Для опису процесу фотосинтезу листя з врахуванням впливу на фотосинтез рівня мінерального живлення, фази розвитку рослин, температурного режиму і вологозабезпеченості рослин формула (9) в роботі А.М. Польового [5] була модифікована і записана у вигляді

$$\frac{d\Phi}{dt} = \frac{1}{1/\Phi_{pot}K_{\Phi}(N_{str}^L) + 1/a_C C_0 + 1/a_{\Phi} \Pi} \min \left\{ \alpha_{\Phi}, \Psi_{\Phi}, \frac{ET}{ET_{pot}} \right\}, \quad (13)$$

де Φ_{pot} – інтенсивність потенційного фотосинтезу;

a_C – нахил вуглекислотної кривої фотосинтезу;

C_0 – концентрація CO_2 у повітрі;

a_{Φ} – нахил світлової кривої фотосинтезу;

Π – поглинена рослинним покривом фотосинтетично активна радіація;

α_{Φ} – онтогенетична крива фотосинтезу;

Ψ_{Φ} – температурна крива фотосинтезу;

$K_{\Phi}(N_{str}^L)$ – коефіцієнт забезпеченості рослин елементами мінерального живлення;

ET – сумарне випаровування;

ET_{pot} – випаровуваність.

Інтенсивність фотосинтезу листя у роботі Ю.В. Сеппа і Х.Г. Тоомінга [8] визначається за формулою

$$\Phi = \frac{a\Pi(L, \tau)}{1 + \frac{\sqrt{c}}{1 - \sqrt{c}} \cdot \frac{\Pi(L, \tau)}{\bar{\Pi}}}, \quad (14)$$

де $\Pi(L, \tau)$ – інтенсивність поглиненої в посіві ФАР;

a – початковий нахил світлової кривої фотосинтезу;

$\bar{\Pi}$ – інтенсивність радіації пристосування;

c – коефіцієнт витрат на дихання при світловому насиченні, який дорівнює $c = \sigma_2/\sigma_1$;

σ_1 і σ_2 – інтенсивність фотосинтезу і дихання при світловому насиченні, які розраховані на одиницю сухої біомаси листя.

Вплив на фотосинтез факторів зовнішнього середовища (температури T , вологості ґрунту W та ін.) можна врахувати шляхом множення функції фотосинтезу [4, 10] на емпіричні функції факторів, які впливають на процес фотосинтезу

$$\Phi_L = \frac{\Phi_{\max} a_{\Phi} Q_{\Phi}}{\Phi_{\max} + a_{\Phi} Q_{\Phi}} f(T) \cdot F(W) \dots \quad (15)$$

або з урахуванням закону Лібіха

$$\Phi_L = \frac{\Phi_{\max} a_{\Phi} Q_{\Phi}}{\Phi_{\max} + a_{\Phi} Q_{\Phi}} \min \{ f(T), f(W), \dots \}. \quad (16)$$

Формули (15) і (16) – емпіричні формули, які дозволяють враховувати вплив температури і вологості ґрунту та інших факторів на фотосинтез.

Робота В.О. Горбачова [2] містить огляд різних спрощених моделей біохімічного циклу фотосинтезу, які можна звести до узагальненої формули типу

$$\Phi_L = \frac{1}{\frac{r_c}{C_C} + \frac{1}{a_\Phi I_{\Phi AP}} + \sum \frac{1}{A_0 k_i x_i}}, \quad (17)$$

де A_0 – резерв акцептора CO_2 ;

x_i – кількість i -го ферменту, який бере участь у реакції карбоксилювання зі швидкістю k_i

У роботі З.Н. Біхеле, Х.А. Молдау і Ю.К. Росса [1] на першому етапі – дифузія молекул CO_2 з повітря до центрів карбоксилювання в клітині описується законами біофізики, а на іншому етапі – біохімічний цикл фотосинтезу в хлоропластах описується законами фотобіології й біохімії.

Таким чином ця формула поєднує залежність фотосинтезу зеленого листка від сонячної радіації, концентрації CO_2 і від дифузійних опорів

$$\Phi_L = \frac{1}{\frac{1}{\Phi_m} + \frac{1}{\chi_\Phi a_\Phi I_\Phi} + \frac{r_{ac} + r_{sc} + r_m}{c_A}}, \quad (18)$$

де Φ_m – потенційний фотосинтез,

тобто $\lim_{\substack{I_\Phi \rightarrow \infty \\ C_A \rightarrow \infty}} \Phi_L = \Phi_m$, що залежить від температури і віку листка, а $r_m = r_{md} + r_{mx}$;

a_Φ – нахил світлової кривої фотосинтезу;

I_Φ – інтенсивність ФАР;

χ_Φ – коефіцієнт поглинання листком ФАР;

r_{mx} – ефективний опір карбоксилювання.

Вплив інших факторів зовнішнього середовища (температури, водного режиму, швидкості вітру і вологості повітря) на фотосинтез враховується побічно, в основному через дифузійні опори.

В залежності від устячкового опору (рис. 1) інтенсивність фотосинтезу досить сильно змінюється. Так, при порівняно невеликому устячковому опорі (5 с/см) інтенсивність фотосинтезу досягає майже 45 мг $\text{CO}_2/(\text{дм}^2 \cdot \text{год.})$. Погіршення умов росту призводить до збільшення устячкового опору і як результат цього інтенсивність фотосинтезу суттєво зменшується.

Порівняння світлових кривих фотосинтезу (рис. 2), отриманих на фоні оптимальної вологозабезпеченості, показує, що зростання щільності потоку падаючої на зелений листок фотосинтетично активної радіації призводить до зростання інтенсивності фотосинтезу. Форма кривих не змінюється в залежності від рівня температури повітря. Максимальний фотосинтез спостерігається при щільності потоку падаючої на зелений листок ФАР більше ніж 200–250 Вт/м² та температурі повітря 25 °С. При зниженні температури повітря інтенсивність фотосинтезу зменшується.

В умовах високого рівня вологозабезпеченості (рис. 3), коли запаси продуктивної вологи у метровому шарі ґрунту складають 0,75 найменшої вологомісткості, оптимальна для фотосинтезу температура знаходиться в діапазоні 25–30 °С.

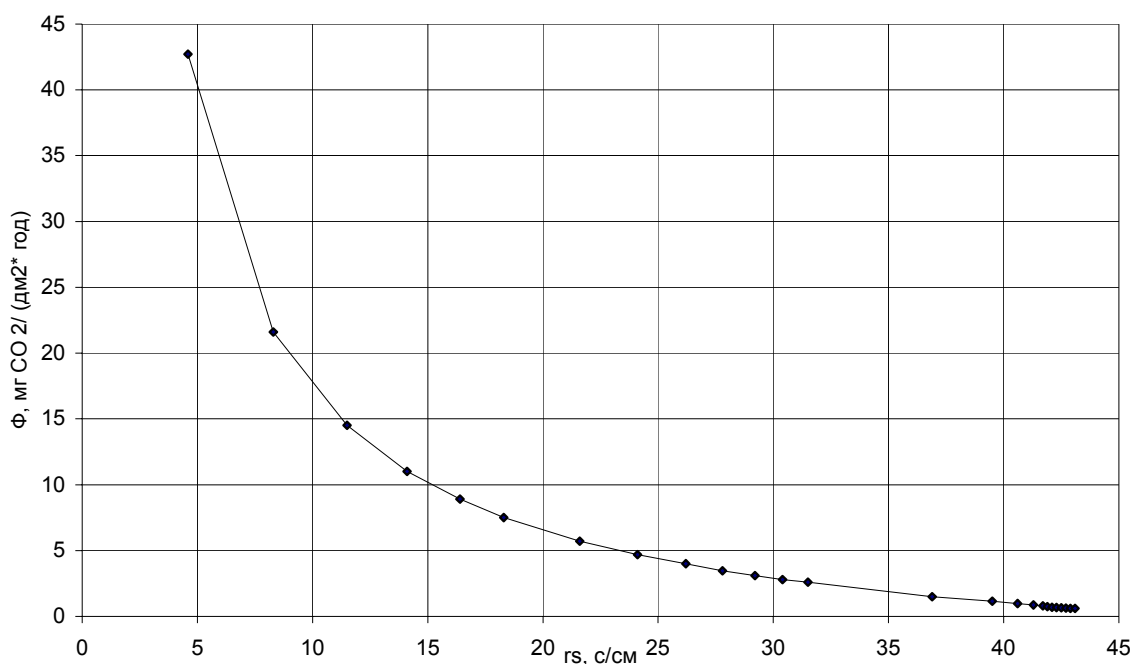


Рис.1 – Залежність інтенсивності фотосинтезу зеленого листка (Ф) від устячкового опору (rs).

При погіршенні умов вологозабезпеченості, коли запаси продуктивної вологи у ґрунті знижуються до 0,40 найменшої вологомісткості, спостерігається зміщення температурного оптимуму в бік меншого рівня. При подальшому зменшенні запасів вологи у ґрунті до 0,25 найменшої вологомісткості значно зростає устячковий опір, що призводить до зниження температурного оптимуму до 15 °С.

Зміна швидкості вітру впливає на фотосинтез зеленого листка через опір примежового шару, а також через зміну температури листка. Як видно з наведених на рис. 4 даних, інтенсивність фотосинтезу суттєво змінюється зі збільшенням швидкості вітру тільки при невеликих його значеннях. Інтенсивність фотосинтезу зростає при збільшенні швидкості вітру до 2–3 м/с. Це підвищення інтенсивності фотосинтезу досягає 25–27 мг СО₂/(дм²·год.) при температурі повітря 25 °С. Така ж тенденція спостерігається і при температурі повітря 10 °С. Подальше збільшення швидкості вітру значно менше впливає на інтенсивність фотосинтезу зеленого листка.

Висновки. За допомогою чисельних експериментів встановлені особливості впливу устячкового опору зеленого листка на інтенсивність фотосинтезу. Отримана кількісна оцінка впливу сонячної радіації, температури повітря, вологозабезпеченості та швидкості вітру на інтенсивність фотосинтезу. Встановлені оптимальні умови тепло-та вологозабезпеченості, при яких інтенсивність фотосинтезу зеленого листка досягає максимальних значень.

Результати виконаних досліджень дозволяють перейти в подальшому до оцінки впливу можливих змін клімату на продукційний процес зеленого листка.

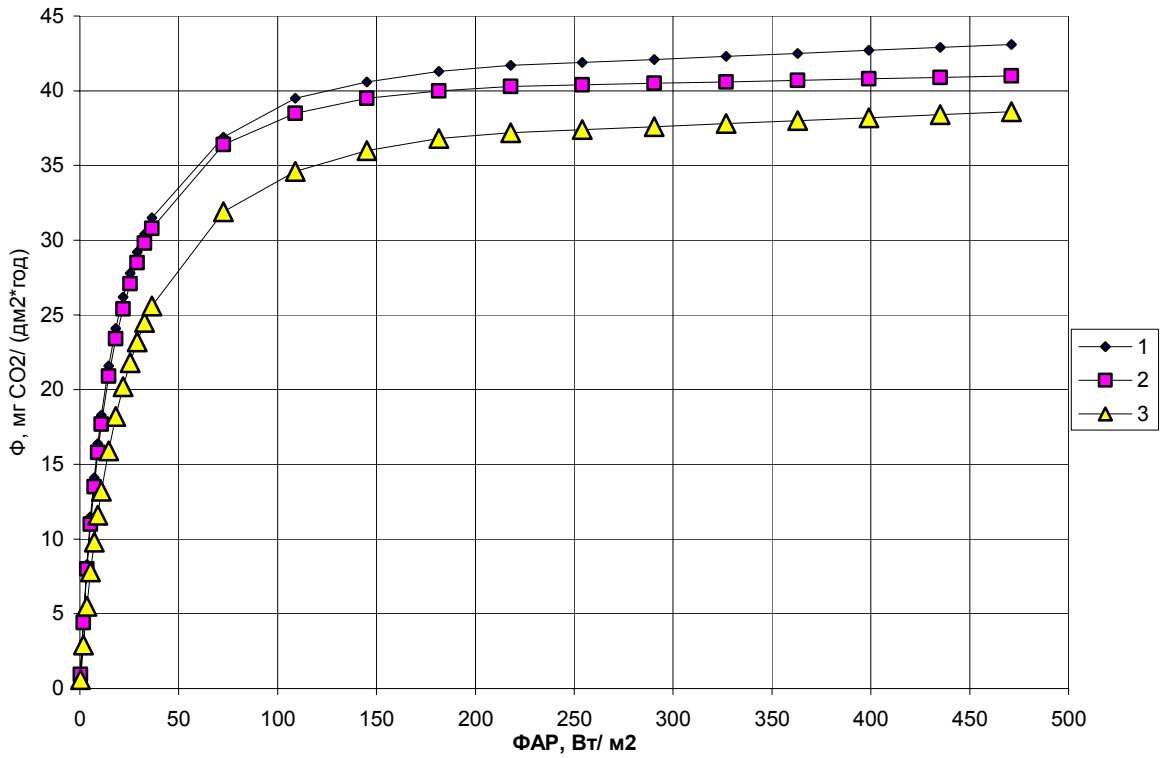


Рис. 2 – Залежність інтенсивності фотосинтезу зеленого листка (Φ) від падаючої на листок ФАР при оптимальній вологозабезпеченості та різних рівнях температури повітря, °С: 1 - 25, 2 - 20, 3 - 10.

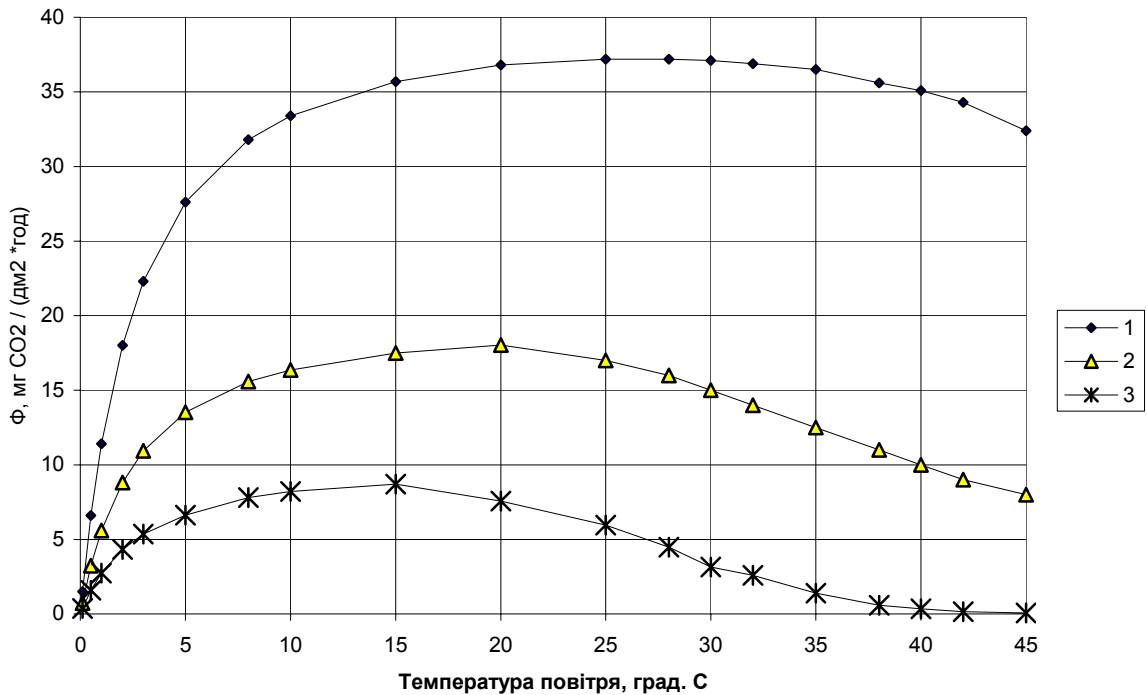


Рис. 3 – Залежність фотосинтезу зеленого листка (Φ) від температури повітря при різних рівнях вологозабезпеченості – відношення запасів води до найменшої вологомісткості в метровому шарі ґрунту (W/HV): 1 - 0,25; 2 - 0,40; 3 - 0,75.

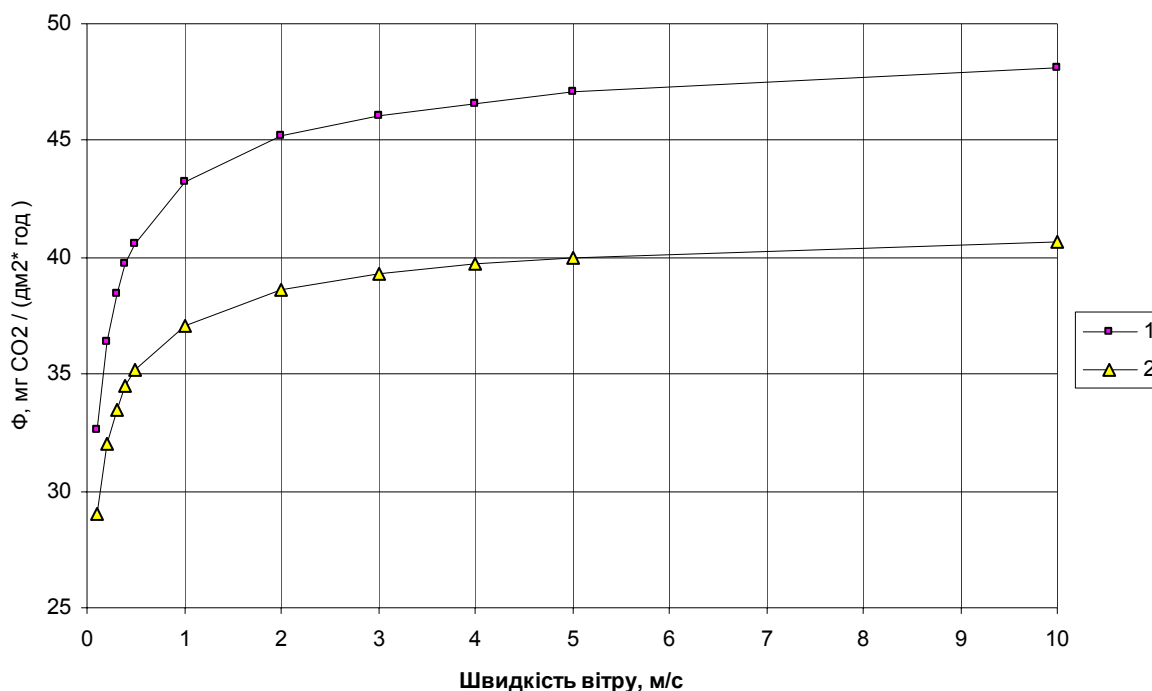


Рис. 4 – Залежність інтенсивності фотосинтезу зеленого листка (Φ) від швидкості вітру при різній температурі повітря, °С: 1 - 25; 2 - 10.

Список літератури

1. Бихеле З.Н., Молдау Х.А., Росс Ю.К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. – Л.: Гидрометеоиздат, 1980. – 223 с.
2. Горбачев В.А. Математическое моделирование углекислотного режима сельскохозяйственных посевов //Обзорная информация ВНИИГМИ – МЦД, серия "Метеорология", 1983. – Вып. 10. – 44 с.
3. Менжулин Г.В. Методы расчета фотосинтеза растительных сообществ при достаточном увлажнении //Труды ГГО, 1968. – Вып. 229. – С. 81 – 103.
4. Полевой А.Н. Теория и расчет продуктивности сельскохозяйственных культур. – Л.: Гидрометеоиздат, 1983. – 175 с.
5. Полевой А.Н. Прикладное моделирование и прогнозирование продуктивности посевов. – Л.: Гидрометеоиздат, 1988. – 319 с.
6. Рабинович Е. Фотосинтез. – М.: Изд-во иностранной литературы, 1959. – 936 с.
7. Росс Ю.К., Бихеле З.Н. Расчет фотосинтеза растительного покрова. //В кн.: Фотосинтез и продуктивность растительного покрова. – Тарту: 1968. – С. 75 – 110.
8. Септ Ю.В., Тооминг Х.Г. Ресурсы продуктивности картофеля. – Л.: Гидрометеоиздат, 1991. – 261 с.

9. Сиротенко О.Д. Математическое моделирование водно-теплового режима и продуктивности агроэкосистем. – Л.: Гидрометеиздат, 1981. – 167 с.
10. Тооминг Х.Г. Солнечная радиация и формирование урожая. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 200 с.
11. Франс Дж., Торнли Дж.Х.М. Математические модели в сельском хозяйстве. – М.: Агропромиздат, 1990. – 303 с.
12. Chartier P. A model of CO₂ assimilation in the leaf. //In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. – Pudoc, Wageningen, 1970. – P. 307 – 315.
13. Gaastra P. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. //Mededel. Landbouwhogeschool, Wageningen, 1959. – Vol. 59. – P. 1 – 68.
14. Monsi M., Saeki T. Uber den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung fur die Stoffproduktion. //Jap. J. Bot. – 1953. – N 14. – P. 22–52.

Моделювання процесу фотосинтезу зеленого листка.

Полевой А.Н.

При моделюванні процесу фотосинтезу в листі подразделяється на два етапи – дифузія молекул CO₂ з повітря до центрів карбоксилювання в клітці і біохімічний цикл фотосинтезу в хлоропластах. Оцінюється вплив факторів оточуючої середовища на фотосинтез листка.

***Ключові слова:** фотосинтез, дифузія, устьична провідність, опір, лист, сонячна радіація, температура повітря, вологість ґрунту.*

Modelling of process of photosynthesis green the leaf.

Polevoy A.

It is considered, that process of photosynthesis in a leaf is subdivided into two stages - diffusion of molecules CO₂ from air to the centers of carboxylation in a cell and a biochemical cycle of photosynthesis in chloroplasts. Influence of factors of an environment on photosynthesis of a leaf is estimated.

***Key words:** photosynthesis, diffusion, stomata conductivity, resistance, a leaf, solar radiation, air temperature, soil moisture.*