

## Лекция 18. Моделирование процессов газообмена и фотосинтеза у растений

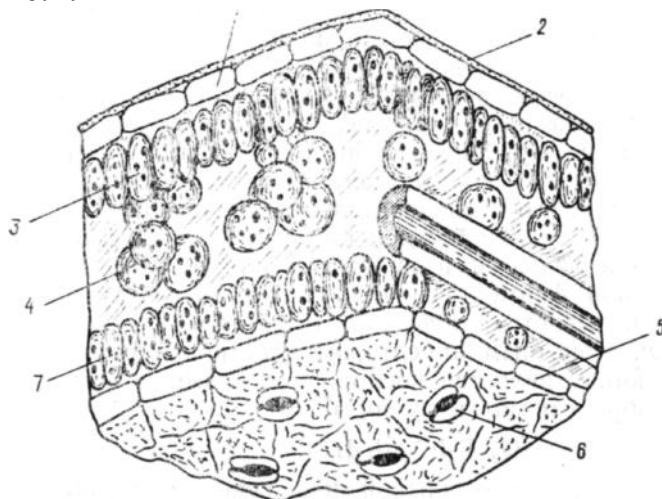
1. Фотосинтез и газообмен листа.
2. Фотосинтез и газообмен посева.
3. Темновой метаболизм.
4. Рост и развитие растений.

Как известно, благодаря уникальным свойствам пигмента хлорофилла перешедшие на внешнюю орбиту в результате поглощения кванта света электроны не излучают энергию, а в процессе безизлучательных переходов переносят ее на другие химические соединения. Так начинается первая реакция в длинной цепи превращений неживого в живое. Важно вспомнить главные пути этих превращений и основные факторы, от которых они зависят. Тем самым надо связать воедино процессы, которые протекают в растениях и в среде их обитания.

Мы начнем изложение с рассмотрения газообмена отдельно взятого листа, затем перейдем к описанию динамики газообмена посева в целом.

### 1. Фотосинтез и газообмен листа

Исходным актом в цепи фотосинтетических процессов является поглощение света в хлоропластах, с одной стороны, и диффузия углекислого газа из окружающего лист пространства во внутренние полости листа — с другой. Поэтому анатомическое строение листа должно благоприятствовать этим процессам. Микроскопическое строение листа схематично представлено на рис. 1.



**Рис. 1. Схема строения листа.**

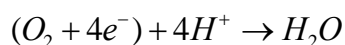
1 - верхний слой эпидермиса, 2 - кутикула, 3 - палисадные клетки, 4 - губчатый мезофилл, 5 - нижний слой эпидермиса, 6 - устьице, 7 - хлоропласт.

Наружные клетки верхней и нижней его поверхностей составляют бесцветный защитный слой — эпидермис, покрытый воскоподобной кутикулой. Клетки эпидермиса защищают внутренние ткани листа,

предотвращают потерю воды, но хорошо пропускают свет. На поверхности листа во многих местах рассеяны устьица, пара замыкающих клеток которых регулирует газообмен и транспирацию. Большая часть толщи листа между слоями эпидермиса занята мезофиллом — тонкостенными клетками, содержащими хлоропласты. Вблизи эпидермиса расположены цилиндрические палисадные клетки, а внутренняя полость занята губчатым мезофиллом. Между клетками мезофилла расположены воздушные полости. Ткани листа пронизаны сетью тонких жилок, состоящих из сосудов ксилемы и флоэмы. Сеть расположена так, что любая клетка мезофилла оказывается вблизи одной из жилок. Таким образом, благодаря наличию устьиц осуществляется связь межклетника с окружающим лист воздухом, клетки эпидермиса хорошо пропускают свет к хлоропластам, а внутренние воздушные полости обеспечивают вентиляцию — продуваемость листа, что способствует его интенсивному газообмену.

Максимальная интенсивность солнечного света, достигающего данной поверхности, приходится на сине-зеленую и зеленую области спектра (450—550 нм). Однако, именно в этой области поглощение света молекулой хлорофилла минимально. Несмотря на это хлорофилл обладает рядом свойств, которые обеспечили ему преимущество в эволюции перед другими пигментами. Главным из них является то, что он может запасать поглощенную энергию и передавать ее другим молекулам.

Конечным акцептором электронов во всех биохимических реакциях является кислород, который, реагируя с ионами водорода, образует молекулу воды:



Однако в электронтранспортной цепи существует много промежуточных переходов, донорами, и соответственно акцепторами электронов, в которых являются различные цитохромы.

В каждом таком переходе энергетический уровень электрона понижается, а высвобождающаяся энергия связывается в биологически полезной форме.носителем этой энергии является аденозинтрифосфат (АТФ).

В клетке АТФ образуется путем присоединения к аденозиндифосфату (АДФ) третьей фосфатной группы. Для присоединения этой третьей фосфатной группы требуется большое количество энергии, поэтому образующаяся связь носит название макроэргической. При расщеплении макроэргической связи освобождается столько же энергии, сколько было затрачено на ее образование:



АТФ представляет собой «топливо», которое в любой момент доступно для использования.

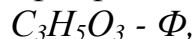
Под действием падающего света и в присутствии  $CO_2$  процесс фотосинтеза в листе протекает в две стадии. В фотохимических (световых) реакциях свет превращается в химическую энергию: первые химически

идентифицируемые продукты этих реакций — это аденизинтрифосфат (АТФ) и восстановленный никотинамиддинуклеотидфосфат (НАДФ-Н<sub>2</sub>). Биохимическая (темновая) стадия представляет, по существу, процесс, обратный распаду углеводов: в ней СО<sub>2</sub> с использованием энергии, запасенной в АТФ, восстанавливается до углеводов. Этот процесс называется карбоксилированием.

Под влиянием падающего света происходит возбуждение молекулы хлорофилла. Электрон в возбужденной молекуле приобретает такую энергию, что он отрывается от молекулы хлорофилла и приобретает способность передавать свою энергию другим молекулам. Эта передача энергии осуществляется двумя путями. В первом из них первичным акцептором электрона является витамин К. От витамина К электрон передается на цитохромы, а от них возвращается хлорофиллу. В этом цикле образуются две молекулы АТФ, а хлорофилл восстанавливается до первоначального состояния и вновь может использоваться при поглощении света. В этом процессе (фотосинтетическом фосфорелировании) накапливается энергия, а питательное вещество не образуется.

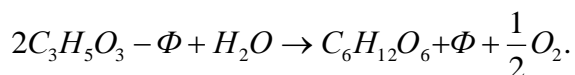
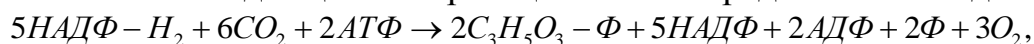
Другой путь передачи энергии приводит к образованию питательных веществ. В этой реакции два электрона от двух возбужденных молекул хлорофилла захватываются НАДФ, после чего он получает возможность присоединять два положительно заряженных иона водорода. Поскольку в воде, помимо молекул Н<sub>2</sub>О, всегда присутствуют ионы Н<sup>+</sup> и ОН<sup>-</sup>, НАДФ превращается при этом в НАДФ-Н<sub>2</sub>, а два иона ОН<sup>-</sup> соединяются, образуя воду и выделяя газообразный кислород. При этом два иона гидроксидов ОН<sup>-</sup> отдают свои электроны цитохромам, которые и возвращаются хлорофиллу с образованием двух молекул АТФ. Таким образом, в световой стадии энергия солнечного света улавливается хлорофиллом и преобразуется клеткой в форме химических фосфатных связей АТФ и водородных связей НАДФ-Н<sub>2</sub>. Дальнейший синтез питательных веществ не требует участия света.

В ходе темновой стадии пять молекул НАДФ-Н<sub>2</sub> используются для образования глюкозы. Благодаря энергии, заключенной в АТФ и НАДФ-Н<sub>2</sub>, происходит присоединение водорода к углекислому газу и образование связей между атомами углерода. Одновременно присоединяется фосфатная группа, в результате чего образуется фосфоглицериновый альдегид (ФГА):



где  $\Phi$  — остаток фосфорной кислоты. ФГА, являясь химически активным, непригоден для транспортировки и быстро превращается в более стабильный продукт — глюкозу.

Схематически эти две цепочки реакций можно представить в виде



При этом часть световой энергии, неиспользованная для образования ФГА, остается запасенной в форме АТФ.

Темновые реакции синтеза углеводов протекают в определенной

циклической последовательности, включая в себя карбоксилирование (присоединение  $\text{CO}_2$  к рибулозодифосфату), восстановление (в котором участвует НАДФ- $\text{H}_2$ ) и регенерацию, в процессе которых образуется ФГА, а участвующие в цикле ферменты — катализаторы возвращаются в исходное состояние.

При фотосинтезе происходит таким образом «сшивание» углеродных атомов, источником которых является углекислый газ и присоединение водорода, т. е. идет реакция синтеза, требующая энергии. При распаде углеводов в процессе дыхания происходит обратный процесс с выделением энергии. При этом наибольшее количество энергии освобождается при отщеплении водородных атомов.

Цепи биохимических реакций образуют в совокупности так называемый пентофосфатный цикл (цикл Кальвина). Синтезированные в цикле Кальвина сахара, наряду с промежуточными продуктами этого цикла, вступают в клеточный метаболизм и дают начало всем компонентам, необходимым клетке (аминокислоты, белки, липиды и другие органические соединения). Невостребованная в процессе метаболизма глюкоза откладывается в листьях в виде запасного вещества — крахмала, молекула которого образуется из большого числа молекул глюкозы:



*Факторы, лимитирующие фотосинтез.* Различные факторы внешней среды могут оказывать ограничивающее влияние на разные стадии фотосинтеза. В течение первой стадии скорость поглощения квантов света зависит только от его интенсивности и спектрального состава, а также от концентрации рецептора фотонов — хлорофилла. В естественных условиях скорость фотосинтеза лимитируется темновой фазой. Образование НАДФ- $\text{H}_2$  во время световой стадии происходит гораздо быстрее, чем его расходование. Разумеется, свет может лимитировать интенсивность фотосинтеза в нижних ярусах загущенного посева, куда почти не проникает ФАР, при выращивании растений в зимнее время в теплицах или на искусственном освещении.

На скорость переноса электронов *свет* оказывает косвенное влияние, поскольку он определяет число возбужденных реакционных центров. В то же время на эти процессы может существенно влиять *температура*, определяющая скорость взаимодействия доноров и акцепторов электронов. В цикле Кальвина скорость протекания реакций определяется *внутриклеточной концентрацией субстратов  $\text{CO}_2$ , НАДФ- $\text{H}_2$  и источника энергии — АТФ*. Поэтому недостаток любого из этих компонентов может привести к уменьшению интенсивности фотосинтеза. На скорость темновых реакций также оказывает влияние *температура листа*.

Все лимитирующие факторы можно разделить на две группы— *внешние факторы*, связанные с влиянием условий выращивания и внутренние, определяемые состоянием клетки. К первой группе относятся воздействия «быстрого реагирования» — свет, тепло, концентрация углекислого газа. Время реакции растений на эти воздействия составляет от долей секунды до нескольких минут. При этом «затягивание» реакций

связано с такими побочными свойствами, как тепловая инерция листа или инерционность реакции устьиц.

Вторая группа факторов связана с состоянием самого фотосинтетического аппарата (ФА). К ней относится концентрация хлорофилла и, вообще, состояние и интенсивность развития хлоропластов, наличие необходимых ферментов и других соединений (АДФ, НАДФ, витамин К, цитохромы, рибулозодифосфат и др.).

Фотосинтетический аппарат клетки, разумеется, также создается за счет поступающих извне химических элементов и энергии, однако его нельзя мгновенно изменить. Он впитывает в себя историю формирования растений за предшествующий довольно продолжительный период, и для его трансформации при изменении внешних условий требуется также значительное время — от нескольких часов до нескольких суток. Кроме того, ФА отдельного листа находится под контролем генетических регуляторов — он формируется вместе с формированием листа, функционирует в течение определенного периода времени, а затем в процессе отмирания листа прекращает свою работу.

*Моделирование газообмена листа.* Представим две стадии фотосинтеза в виде двух обобщенных реакций: реакции карбоксилирования и реакции восстановления. Введем для этого следующие обозначения:

$C$  — концентрация  $CO_2$  в клетке,

$Q_\phi$  — интенсивность, поглощенная листом ФАР,

$P$  — синтезированный продукт,

$[A]$ ,  $[H]$  и  $[ACO_2]$  — концентрации соответственно акцептора  $A$ , восстановителя  $H$  и карбоксилированного акцептора  $ACO_2$ .

Все величины относятся к единице площади листа. Будем предполагать, что реакции подчиняются закону кинетики первого порядка. Тогда скорость первой реакции  $v_1$  выражается формулой:  $v_1 = k_1[A]C$

скорость второй:  $v_2 = k_2[H][ACO_2]$ ,

где  $k_1$  — константа скорости реакции карбоксилирования,

$k_2$  — константа скорости реакции восстановления.

Пусть концентрация восстановителя, образующегося в световой фазе, пропорциональна поглощенной ФАР:

$[H] = k_3 * Q_\phi$ , где  $k_3$  — константа скорости реакции регенерации акцептора  $A$ .

Тогда интенсивность фотосинтеза  $\Phi = Q_\phi * C / aC + bQ_\phi$ ,

где  $a = 1 / k_2 k_3 ([A] + [ACO_2])$

$b = 1 / k_1 ([A] + [ACO_2])$

Приведенная формула свидетельствует об увеличении интенсивности фотосинтеза при росте концентрации  $CO_2$  и поглощенной ФАР. Его недостатком является то, что это увеличение не ограничено. Чтобы устранить этот недостаток воспользуемся следующей формулой:

$$\Phi = \frac{1}{\frac{1}{\Phi_{\max}} + \frac{1}{a_a Q_\phi} + \frac{r_{ac} + r_{sc}}{C_a}},$$

где  $\Phi_{\text{mm}}$  - максимальная интенсивность фотосинтеза при насыщающих значениях концентрации  $\text{CO}_2$  и ФАР,

$C_a$  - концентрация  $\text{CO}_2$  не в листе, а в атмосфере,

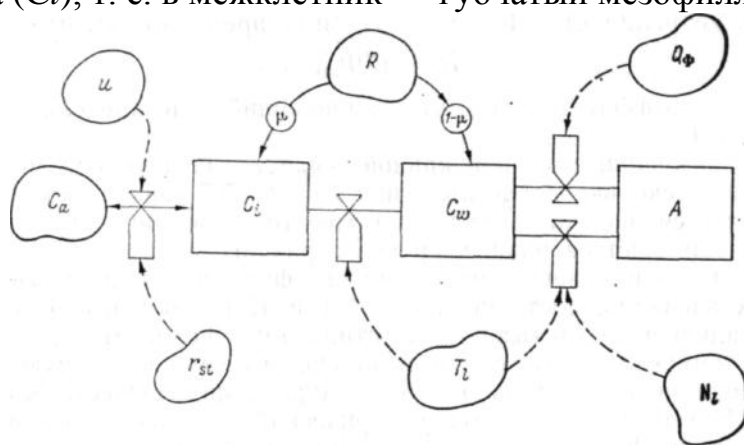
$r_{ac}$  - сопротивление прилистного слоя воздуха,

$r_{sc}$  - сопротивление устьиц.

В последнем соотношении  $C_a$  означает концентрацию  $\text{CO}_2$  не в листе, а в атмосфере. Поэтому в формулу включены дополнительные сопротивления прилистного слоя воздуха  $r_{ac}$  и устьиц  $r_{sc}$ .

Отметим, что «спусковой механизм» фотосинтеза не может начать свою работу при слишком низкой освещенности листа, т. е. при очень малой плотности светового потока. Для компенсации затрат на дыхание фотосинтетического аппарата требуется затрата определенной энергии. Поэтому видимый фотосинтез (нетто-фотосинтез) представляет собой разность между истинным фотосинтезом и фотодыханием (интенсивность темнового дыхания обозначают  $R_d$ ).

Рассмотрим теперь другой путь учета углекислотного лимитирования фотосинтеза (рис. 2). Он связан с более детальным рассмотрением путей миграции  $\text{CO}_2$  к реакционным центрам. Для вступления в реакцию карбоксилирования углекислый газ из окружающего лист пространства ( $C_a$ ) должен первоначально проникнуть путем диффузии во внутреннюю полость листа ( $C_i$ ), т. е. в межклетник — губчатый мезофилл.



**Рис. 2. Потоквая диаграмма газообмена листа.**

При этом на своем пути он встречает сопротивление прилистного слоя воздуха ( $u$ ) и устьично-кутикулярное сопротивление ( $r_{st}$ ). Устьичное сопротивление, как отмечалось выше, является одним из регулирующих факторов, определяющих связь фотосинтеза с радиационным и водным режимами.

Следующей ступенью поглощения  $\text{CO}_2$  является его переход в жидкую фазу ( $C_w$ ). Схематически такой переход можно описать с помощью диффузионного сопротивления внутри клеток — так называемого сопротивления мезофилла. После растворения  $\text{CO}_2$  и его доставки к реакционным центрам наступает черед биохимических реакций, совокупность которых мы уже описали с помощью сопротивления карбоксилирования. В конечном итоге образуются первичные ассимиляты  $A$

(продукт фотосинтеза).

На процесс обмена лист — воздух влияет скорость ветра в полове и устьичное сопротивление  $r_{st}$ . Во внутреннюю полость листа углекислый газ может поступать не только из атмосферы, но и за счет дыхания фитомассы  $R$ , что отмечено на диаграмме дополнительной стрелкой. На растворимость газа влияет температура  $T$ . Она же оказывает влияние на скорости биохимических реакций. Фотохимический процесс зависит от поглощенной ФАР. Наконец, на схеме показано лимитирование, связанное с возможным дефицитом азота  $N$ .

Для учета влияния  $CO_2$ , выделяющегося в процессе темного дыхания, в соответствии с диаграммой часть потока  $\mu$  направляется в межклетник, а другая часть  $(1-\mu)$  поступает к центрам карбоксилирования (в компартмент  $C_w$ ). Поэтому детально следует рассмотреть только влияние температуры.

Температура является важным фактором, существенно изменяющим скорость фотосинтеза при одних и тех же значениях  $Q_f$  и  $C_a$ . Интенсивность фотосинтеза, как и большинства других химических и биохимических реакций, увеличивается с повышением температуры.

Однако с ростом температуры возрастают и затраты на дыхание. Кроме того, при достаточно высоких температурах ( $40^\circ C$  и выше) интенсифицируется распад многих ферментов, в том числе и хлорофилла. Наиболее благоприятная температура для фотосинтеза многих растений находится в пределах  $25-30^\circ C$ . С понижением температуры фотосинтез замедляется, а с наступлением заморозков вообще прекращается. При этом диапазон температур, в котором достигается оптимум фотосинтеза, смещается при уменьшении снабжения  $CO_2$  и светом в сторону более низких значений, а сам оптимум становится более размытым.

*Фотосинтез  $C_4$ -растений.* Предыдущий анализ касался  $C_3$ -растений, к которым относится подавляющее большинство возделываемых в нашей стране культур. Фотосинтез растений тропического происхождения, таких, как кукуруза, сорго и другие, имеет ряд особенностей, которые позволили выделить их в специальную группу  $C_4$ -растений. Основным акцептором  $CO_2$  у  $C_4$ -растений является фосфоенолпироват, а не рибулозодифосфат как у  $C_3$ -растений. Связанный с помощью фермента фосфоенолпироваткарбоксилазы  $CO_2$  переносится к месту работы цикла Кальвина, где и освобождается, повышая локальную концентрацию  $CO_2$ . Такая организация биохимического цикла позволяет повысить интенсивность процесса карбоксилирования, а также избежать ингибирования поглощения  $CO_2$  кислородом. Процессы, происходящие на световой стадии у  $C_3$  и  $C_4$ -видов, по-видимому, совпадают.

В полуэмпирических моделях, рассмотренных выше, различие  $C_3$  и  $C_4$ -растений может быть учтено путем выбора соответствующих параметров.

## **2. Фотосинтез и газообмен посева**

Мы рассмотрели совокупность процессов, протекающих в зеленом

листе под действием падающего на него света. Эти процессы могут быть исследованы в лабораторных условиях на отдельном листе, помещенном в листовую камеру. Фотосинтез посева — явление более сложное.

Листья различных ярусов получают разные порции света, находятся в неодинаковых условиях углекислотного питания, по-разному обдуваются воздухом. Все это приводит к тому, что процесс фотосинтеза в каждый момент времени зависит, помимо внешних условий, от архитектуры посева, меняющейся, в свою очередь, в процессе онтогенеза.

Устьичное сопротивление, влияющее на скорость диффузии  $\text{CO}_2$ , зависит от поглощенной листом радиации и водного потенциала листа, а температура листа формируется в результате баланса радиационных и тепловых потоков с учетом расхода на транспирацию. Все это приводит к тому, что при построении модели газообмена листа надо «погрузить» локальную модель фотосинтеза в общую структуру, связывающую воедино аэродинамический, тепловой и водный режимы. И здесь мы должны перейти к компартментальной схеме.

Сформируем в посеве  $N$   $L$  слоев толщиной  $h$ , перенумеровав их сверху вниз. Слой с номером  $j$  сверху и снизу граничит со слоями, имеющими соответственно номера  $j-1$  и  $j+1$ . Листовой индекс  $j$ -го слоя обозначим через  $L(j)$ . Теперь следует вспомнить, что понятие компартмента имеет не только геометрический, но и функциональный смысл. В каждом слое помимо воздуха, находятся фитоэлементы, которые характеризуются рядом параметров — биомассой, содержанием углеводов, белков и т. д. Нас в данный момент будут интересовать величины, связанные с газообменом. Поэтому необходимо ввести в рассмотрение такие переменные, как  $C_a(j)$  — концентрацию  $\text{CO}_2$  в воздухе компартмента,  $C_j(j)$  — концентрацию  $\text{CO}_2$  в межклетнике и т. д.

Эти величины внутри компартмента должны считаться неизменными, а их изменение с высотой посева учитывается тем, что они варьируют при переходе от одного компартмента к другому.

Поток углекислого газа из  $j$ -го компартмента в  $j-1$  можно выразить:

$$j_{c(j-1)} = -\rho_a k_c \left( x_{j-\frac{1}{2}} \right) \frac{C_{a(j-1)} - C_{a(j)}}{h}$$

где  $\rho_a$  — плотность воздуха

$k_c \left( x_{j-\frac{1}{2}} \right)$  — константа скорости

Количественное описание углекислотного обмена посева, как и для всех остальных веществ, основано на балансовых соотношениях.

### 3. Темновой метаболизм

Фотосинтез является лишь первым звеном в цепи, биохимических реакций — процессом, дающим начало образованию разнообразных органических соединений, составляющих основу жизни растений. Однако ясно, что как для осуществления акта самого фотосинтеза, так и для реализации других функций, растению необходимы вода и многие другие

минеральные компоненты, которые оно получает из почвы. К главнейшим из них относятся азот, фосфор, калий, кальций, магний, сера и железо. Встречаясь в определенных пропорциях в клетках и тканях различных органов растения, они в процессе метаболизма образуют все вещества необходимые растениям для осуществления жизненного цикла - аминокислоты, белки, липиды, гормоны и витамины.

Трансформации всех соединений осуществляются в процессе обмена веществ — метаболизма, который в отличие от фотосинтеза, происходящего на свету, принято называть темновым метаболизмом. Для нормального протекания обменных процессов и сопряженных с ними процессов роста и развития растений необходимо осуществить ряд основных элементарных актов, к которым следует отнести:

- поглощение вещества из окружающей среды;
- первичные реакции связывания некоторых веществ в местах поглощения;
- транспортировка исходных (поглощенных из почвы) веществ и промежуточных продуктов метаболизма к местам окончательного синтеза;
- откладывание ряда веществ «про запас» с возможным последующим использованием;
- распад метастабильных соединений, их транспортировка и реутилизация в других органах.

Совокупность всех этих процессов характерна для всех живых существ (растений, животных, микроорганизмов) однако, в наземных растениях они имеют свою специфику. Доступность поступающих из почвы элементов питания постоянно поддерживается, благодаря встречному движению — росту корней, осваивающих новые «территории» и перемещению воды с растворенными в ней минеральными солями по капиллярам почвы. Возможность поглощения все новых порций углекислого газа в больших количествах обеспечивается за счет турбулентного перемешивания воздуха и адвекции. Таким образом, растения, не обладая средствами передвижения, пропускают через себя потоки разнообразных веществ, отфильтровывая из них все необходимые для жизни компоненты.

Рассмотрим лежащие в основе метаболизма процессы более подробно. В процессе поглощения различных элементов корнями из почвы могут использоваться два механизма — пассивный транспорт (диффузия) и активный перенос. Их легко различить, поскольку диффузия направлена от мест с большей концентрацией вещества к местам, в которых концентрация данного вещества меньше.

*Активный транспорт* происходит с затратой энергии. Зависимость скорости поглощения вещества от его концентрации в источнике может быть выражена следующей формулой:

$$V_x = \alpha x / (1 + \beta x),$$

где  $x$  — концентрация вещества в источнике,  $V_x$  — скорость,  $\alpha$  и  $\beta$  —

числовые коэффициенты. Коэффициент  $\alpha$  равен тангенсу угла наклона кривой при малых концентрациях,  $x \approx 0$ , а отношение  $\alpha/\beta$  характеризует максимальную скорость при насыщающей концентрации.

*Пассивный перенос*, происходящий под действием градиента электрохимического потенциала, связан с различием скоростей синтеза-распада в тех или иных органах растения. Так, очевидно, что в фазе генеративного роста основным потребителем всех субстратов является колос. Высокая метаболическая активность процессов биосинтеза в колосе приводит к тому, что весь наличный «строительный материал» сразу же потребляется. Следовательно, свежие ассимиляты и подвижные продукты промежуточных биохимических реакций или продукты распада будут эффективно транспортироваться в колос просто потому, что их концентрация в местах появления гораздо выше, чем в колосе.

Аналогичный механизм действует в процессе распределения ассимилятов между фотосинтезирующими органами и корнями. Однако, в этот процесс может вмешиваться и активный транспорт. Так, например, при дефиците азота углеводы легко транспортируются в корни и вступают здесь в реакцию биосинтеза, которая приводит к росту корней — корни «ищут» азот. Однако не все 100 % азота потребляются корнями даже в условиях глубокого азотного голодания — определенная часть азота принудительно переносится в листья с тем, чтобы не допустить существенного ослабления фотосинтетических функций. Все эти и подобные им процессы происходят с затратой энергии.

Из подвижных соединений — углеводов, минеральных компонент, аминокислот — синтезируется структурная биомасса — различные белки (ферменты), составляющие фонд пластических веществ клетки и высокомолекулярные углеводы (целлюлоза), образующие достаточно прочный «остов» растения. Кроме того, в растениях могут формироваться резервные (запасные) фонды. Резервы углеводов откладываются в виде крахмала, а резерв азота (в форме нитратов) сосредоточивается в основном в вакуолях. Существенно при этом отметить, что процесс образования резервных фондов протекает со скоростями, значительно превышающими возможные скорости извлечения этих фондов из резерва и включения их в метаболизм клетки.

Белки, являясь метастабильными соединениями, подвергаются распаду под влиянием тепловых воздействий, образуя аминокислоты, которые могут в дальнейшем либо вновь включаться в метаболизм, либо подвергаться дальнейшему окислению в процессе дыхания. В клетке всегда присутствуют вещества как синтезированные в ней самой, так и поступившие извне. При этом представляет интерес вопрос о взаимодействии экзогенных (поступивших из внешней среды) и эндогенных соединений. Оказывается, что углевод сахаразы, поступающей в клетку, часто является главным акцептором азота, который освобождается при распаде белка или поглощается клеткой из внешней среды. Именно таким образом формируется фонд аминокислот, предназначенный для построения белков. С другой стороны, углерод,

освобождающийся в процессе распада белков, потребляется в основном в процессах дыхания.

Непрерывным процессом, сопровождающим все превращения веществ в клетке, а также активный транспорт и поглощение питательных веществ, является дыхание. В процессе аэробного дыхания происходит постоянное высвобождение энергии, запасенной в процессе синтеза, с поглощением кислорода, выделением воды и углекислого газа. В этом процессе, так же, как и при фотосинтезе, участвуют многочисленные переносчики электронов (НАД, НАДО, цитохромы) и АТФ-АДФ. Так, например глюкоза  $C_6H_{12}O_6$  в процессе расщепления претерпевает в клетке более 20 различных превращений, прежде чем превращается в углекислый газ и воду. При этом окисление одной молекулы глюкозы приводит к синтезу 38 молекул АТФ. Именно энергия АТФ как «универсального клеточного топлива» используется в дальнейшем во всех процессах метаболизма, требующих затрат энергии.

В процессе фотосинтеза запасается энергия, количество которой в 10-30 раз превышает «сиюминутные» потребности растений. Вся эта энергия используется на биосинтез, построение различных органелл клетки, рост и развитие растений и, в конце концов, на формирование урожая.

Достаточно полная модель, описывающая метаболизм растения, должна включать в себя следующие основные компоненты:

- 1) углекислый газ в атмосфере и в межклетнике;
- 2) метаболически активные минеральные вещества в почве и в растении;
- 3) пул метаболически активных аминокислот;
- 4) резервный пул углеводов (крахмал);
- 5) резервные пулы нитратов и аминокислот;
- 6) белки;
- 7) клетчатка (целлюлозная оболочка клеток и остов стебля).

Энергетические затраты растения в процессе метаболизма складываются из следующих основных статей:

- 1) фотодыхание,
- 2) активное поглощение минеральных веществ из почвы,
- 3) восстановление нитратов,
- 4) синтез аминокислот,
- 5) транспорт аминокислот и углеводов,
- 6) синтез элементов структурной биомассы.

При построении моделей многие из перечисленных выше пулов и компонент дыхания объединяются. Пул аминокислот как промежуточный продукт биохимических реакций часто не рассматривается. В простых полуэмпирических моделях вообще вводится два обобщенных пула — фонд «свежих» ассимилятов — продуктов фотосинтеза и фонд старых ассимилятов — продуктов распада. Дыхание представляется состоящим из двух компонент — дыхания поддержания структуры (maintenance respiration) и дыхания роста (growth respiration).

#### 4. Рост и развитие растений

В этом разделе приведем основные соотношения, устанавливающие количественную связь процессов роста и развития растений с влияющими на них факторами. При этом достаточно сложная картина метаболизма, описанная в предыдущем разделе, будет неожиданно упрощена. Все существующие модели с точки зрения детальности воспроизведения в них процессов метаболизма можно разделить на два класса.

В первый из них попадают такие структуры, в которых процессы минерального питания не учитываются. Предполагается, что уровни всех элементов минерального питания находятся в относительном оптимуме и не лимитируют продукционный процесс в течение всего онтогенеза. Поскольку в данном случае скорость накопления биомассы и величину урожая лимитирует фотосинтез, в задачу исследования входит анализ и воспроизведение всех факторов, оказывающих влияние на интенсивность протекания этого процесса. Единственный субстрат, фигурирующий в моделях этого класса, — углерод и его производные, а вся динамика ростовых процессов строится на описании ассимиляции углекислого газа и его дальнейшем использовании для построения различных органов растения. Это допущение можно оправдать тем, что углерод составляет свыше 90 % сухой биомассы растений. Поскольку в модели описан лишь один поток — поток  $\text{CO}_2$  из атмосферы — данные конструкции следует отнести к классу однопоточных.

Другой класс составляют так называемые двухпоточные модели. В них, помимо потока углекислого газа, учитывается также и поток минеральных веществ (в основном азота) из почвы. Все описание динамики метаболизма, роста и развития строится при этом на рассмотрении взаимодействия двух потоков и учете адаптивных реакций растений на стрессовые воздействия, связанные с недостатком того или иного фактора.

Рассмотрим однопоточную модель, в которой скорость прироста биомассы определяется интенсивностью работы фотосинтетического аппарата.

Анализ формул, определяющих скорость фотосинтеза, показывает, что основными влияющими на продуктивность факторами в данных условиях являются интенсивность приходящей радиации (в том числе ФАР) и температура воздуха. Бесспорно, косвенное влияние на урожай могут оказать и другие факторы, например, влажность воздуха. Действительно, даже в условиях оптимального увлажнения почвы скорость транспирации зависит от влажности воздуха. Следовательно, изменчивость влажности воздуха приводит к вариациям затрат тепла на транспирацию и температуры листьев. Мы, однако, будем считать, что эти вариации малы, а вероятность значительных отклонений от среднего близка к нулю. Это, в частности, означает, что для рассматриваемой климатической зоны такие опасные явления как, например, суховеи или ливневые осадки, нехарактерны. Будем также предполагать, что в рассматриваемой зоне отсутствует сильная ветровая нагрузка, приводящая к полеганию растений.

Описанная ситуация представляется несколько идеализированной. Однако именно с нее и нужно начинать изучение закономерностей формирования урожая. В литературе эти условия названы комфортными. Любые отклонения от них следует относить к стрессовым воздействиям.

Общий прирост биомассы ( $\Delta W$ ) в однопоточной модели за один временной шаг определяется как разность нетто-фотосинтеза и темнового дыхания:

$$\Delta W = \Phi_n - R,$$

Где  $\Phi_n$  – суммарный фотосинтез посева,

$R$  – темновое дыхание.

Для описания достаточно медленных процессов роста и развития растений можно ограничиться временным шагом, равным суткам. Все величины должны быть измерены в одних и тех же единицах, например, в граммах углерода, приходящихся на квадратный сантиметр посева.

Приросшая биомасса в комфортных условиях распределяется между отдельными органами растения по определенной характерной для данной культуры и сорта генетической программе.

Биологическое время характеризует возраст растения или его стадию развития в соответствии с той или иной шкалой. Введем условные обозначения для органов растения:  $i=1$ -листья,  $i=2$ -корни,  $i=3$ -стебель,  $i=4$ -генеративные органы. Тогда прирост фитомассы отдельного органа  $\Delta W_i$  можно определить по следующей формуле:

$$\Delta W_i = a_i(\tau_b) \Delta W,$$

где  $a_i$  – ростовая функция,

$\tau_b$  – биологическое время,

$\Delta W$  – прирост биомассы.

В период генеративного роста правую часть предыдущей формулы следует дополнить слагаемым, учитывающим отток старых ассимилятов в генеративный орган:

$$\Delta W_i = a_i(\tau_b) \Delta W + b_i(\tau_b) W,$$

где  $a_i$  – ростовая функция,

$b_i$  – обменная функция, определяет долю всей фитомассы, перемещаемой в  $i$ -й орган в течение суток. При  $b > 0$  осуществляется приток старых ассимилятов в  $i$ -й орган, а при  $b < 0$  – отток.

$\tau_b$  – биологическое время,

$W$  – суммарная биомассы.

Поскольку зависимость интенсивности фотосинтеза от влияющих на нее факторов нам известна, остается установить соответствующие зависимости для дыхания  $R$ , ростовых и обменных функций.

Интенсивность дыхания связана с процессами поглощения, восстановления, транспорта и биосинтеза. Суммарное дыхание  $R$  можно разделить на две составляющих — дыхание роста  $R_g$  и дыхание поддержания структуры  $R_m$ :  $R = R_g + R_m$

Дыхание роста определяется суммарными затратами энергии на совокупность всех процессов, связанных с созданием новой структурной

биомассы. В соответствии с этим определением можно считать его пропорциональным суточной сумме фотосинтеза:

$$R_g = k_g \cdot \Phi_p$$

Где  $k_g$  – безразмерный коэффициент,

$\Phi_p$  – продуктивность фотосинтеза

Дыхание поддержания структуры имеет под собой следующую основу. Белки и другие соединения, образующие структурную биомассу, самопроизвольно разлагаются. Отнесенная к единице биомассы скорость разложения увеличивается с ростом температуры. Поэтому даже при отсутствии роста растение нуждается в постоянном подводе энергии, которая затрачивается на регенерацию белков. Если этот подвод энергии прекращается, происходит расстройство всех регуляторных функций, распад образующих клетку структур и тканей растения и оно, в конце концов, погибает. Именно эта часть затрат энергии в общем балансе и получила название дыхания поддержания структуры. Интенсивность дыхания различных органов, вообще говоря, различна. Это связано с различием по органам растения концентрации белка, находящегося в активной форме.

$$R_m = k_m \cdot B$$

Где  $k_m$  – безразмерный коэффициент,

$B$  – количество белка.

Перейдем к рассмотрению понятия биологического времени. Во многих моделях биологическое время измеряется в относительных единицах:  $\tau_b = 0$  соответствует всходам,  $\tau_b = 1$  — цветению,  $\tau_b = 2$  — полной зрелости. Такая шкала удобна, поскольку момент цветения делит весь вегетационный период приблизительно пополам. Однако трудно, по-видимому, при такой шкале связать астрономическое время с модельным. В отечественной литературе более распространенным является другой показатель развития — сумма эффективных температур. Этот показатель и возьмем за основу. Известно, что для прохождения каждого межфазного периода (всходы — начало кущения, кущение, стебление и т. д.) растения должны накопить определенную сумму эффективных температур. Кроме того, переход на генеративный путь развития связан с определенным для каждого вида растений типом фотопериодизма.

Рассмотрим первоначально влияние температуры. Повышение температуры в определенных пределах приводит к ускорению развития. Поэтому в качестве приращения биологического времени за каждые сутки можно принять:

$$\Delta\tau(j) = (T_a(j) - T_n) \cdot \text{sign}(T_a(j) - T_n)$$

Где функция  $\text{sign}(T_a(j) - T_n)$  означает:

1 при  $(T_a(j) - T_n) \geq 0$

0 при  $(T_a(j) - T_n) < 0$

Биологическое время измеряется по шкале Цельсия. Поскольку для прохождения каждого межфазного периода растению необходимо «набрать» свою сумму температур, надо ввести другие пороги, уже по суммам

температур. Эти пороги должны характеризовать смену фаз развития. Обозначим их через  $T_{\Sigma(k)}$ , где  $k$  — номер межфазного периода и будем их называть порогами биологического времени.

Начало отсчета сумм эффективных температур связывается с моментом появления всходов, так что в момент всходов  $\tau_b=0$ . Для расчета биологического времени в период всходы-цветение надо считать  $k$  равным 1:

$$\tau_b(l) = \sum_{j=1}^l (Ta(j) - Tn(1)) \cdot \text{sign}(Ta(j) - Tn(1))$$

Где  $l$  — номер дня с момента всходов.

Суммирование продолжается до тех пор, пока биологическое время не достигнет первого порога, то есть суммы температур, необходимой для наступления следующей фазы.

Далее перейдем к описанию ростовых функций. Предложено распределение ассимилятов по органам рассчитывать в два этапа. На первом из них вычисляется соотношение прироста «корешки - верхки», т. е. выделяются части биомассы, идущей на построение корневой системы и всех надземных органов растения. На втором этапе надземная часть прироста биомассы распределяется между листьями, стеблями и генеративными органами. Этот подход вполне оправдан, поскольку он позволяет в дальнейшем относительно просто ввести влияние стрессовых воздействий.

Ростовая функция листьев имеет вид (рис. 3 а):

$$a_1(\tau_b) = 1 - x_l^{a_l}$$

где

$$x_l = \tau_b / S_{Rl}, \quad a_l = a_l + \beta_l x_l + \gamma_l x_l^2,$$

$S_{Rl}$  — биологическое время конца роста листьев,  $a_l$ ,  $\beta_l$ ,  $\gamma_l$  — коэффициенты.

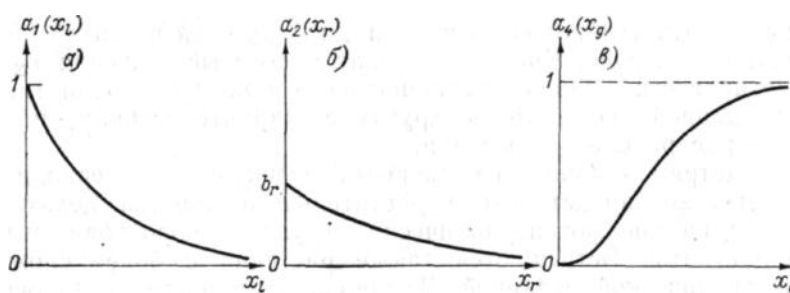


Рис. 3. Ростовые функции листьев (а), корня (б) и колоса (в).

Для ростовых функций корня принято соотношение (рис. 3 б):

$$a_2(\tau_b) = b_r (1 - x_r^{a_r}),$$

где  $b_r$  — начальная доля ассимилятов, направляемых в корень,

$$x_r = \tau_b / S_{Rl}, \quad a_r = a_r + \beta_r x_r + \gamma_r x_r^2,$$

$S_{Rl}$  — биологическое время начала цветения,  $a_l$ ,  $\beta_l$ ,  $\gamma_l$  — числовые

коэффициенты.

Ростовая функция колоса вычисляется по формуле (рис. 3. в) :

$$a_4(\tau_b) = x_g^{a_g}$$
$$x_g = (\tau_b - S_{0g}) / (S_{kg} - S_{0g}),$$
$$a_g = a_g + \beta_g x_g + \gamma_g x_g^2,$$

$S_{0g}$  и  $S_{kg}$  — биологическое время начала и конца роста колоса,  $a_g$ ,  $\beta_g$  и  $\gamma_g$  — числовые коэффициенты.

Наконец, для ростовой функции стебля используется выражение:

$$a_3(\tau_b) = 1 - a_1(\tau_b) - a_2(\tau_b) - a_4(\tau_b)$$

Неизвестные коэффициенты модели находятся в результате решения задачи идентификации. Под параметрической идентификацией обычно понимается процесс определения параметров моделей на основе измерения переменных в ходе предварительных экспериментов.

Таким образом, выведенные выше соотношения позволяют рассчитывать продукционный процесс различных культур в комфортных условиях и определять зависимость урожая от складывающихся в сезоне погодных условий.

Имея набор реализаций погодных условий за ряд лет вегетации, можно организовать компьютерный эксперимент и проанализировать зависимость потенциальной продуктивности агроэкосистемы от режима облачности, температурного и ветрового режимов.

Литература:

1. Полуэктов, Р. А. Динамические модели экологических систем / Р. А. Полуэктов, Ю. А. Пых, И. А. Швыгов. Л.: Гидрометеиздат, 1980. – 288 с.
2. Полуэктов, Р. А. Динамические модели агроэкосистемы: монография / Р. А. Полуэктов. Л.: Гидрометеиздат, 1991. – 311 с.
3. Б и х е л е З. Н., М о л д а у Х. А., Росс Ю. К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. – Л.: Гидрометео-издат, 1980. – 223 с.
4. Бондаренко Н. Ф. и др. Моделирование продуктивности агроэкосистем; –Л.: Гидрометеиздат, 1982. – 262 с.
5. Зилитинкевич С. С. Проникающая турбулентная конвекция. – Таллин: Валгус, 1989. – 207 с.
6. Калер В. Л., Фридлянд Л. Е. Онтогенетическая адаптация фотосинтеза растений как следствие количественных изменений основных элементов фотосинтетического аппарата. Теоретическое рассмотрение. – Физиология растений, 1978, т. 25, с. 664–669.
7. Калер В. Л., Фридлянд Л. Е. Моделирование адаптации фотосинтетического аппарата растительной клетки к изменяющимся условиям внешней среды. – В кн.: Теоретические основы и количественные методы программирования урожая. Л., 1979, с. 24–38 (Тр. АФИ).
8. Л а й с к А. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания Cs – растений. – М.: Наука, 1977.– 196 с.

9. Пых Ю. А. Математические модели фотосинтеза листа в общей модели продуктивности агроэкосистем. – Сб. трудов по агроном, физике, 1976, вып. 38, с. 30–46.
10. Пых Ю. А. Подмодель фотосинтеза и фотодыхания C<sub>3</sub>-растений. – В кн.: Теоретические основы и количественные методы программирования урожаяев. Л., 1979, с. 39–45. (Тр. АФИ).
11. С и р о т е н к о О. Д. Математическое моделирование водно-теплового» режима и продуктивности агроэкосистем.–Л.: Гидрометеиздат, 1981.– 167 с.
12. Allen L., Stewart D. W., Lemon E. R. Photosynthesis in plant canopies: effect of light response curves and radiation source geometry. – *Photo-synthetica* 1974, vol. 8, N 3, p. 184–207.
13. В j o r k m a n O. Comparative studies on photosynthesis in higher plants. *Photophysiology*, 1973, vol. 8, pp. 2–61.
14. Duncan W. G., Loomis R. S., Williams W. A., Hanou R. QA model for simulation photosynthesis in plant communities. – *Hilgardia*, 1967, vol. 38, N 4, p. 181–205.
15. Gaastra P. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. – *Meded. Landb. Hogesch. Wageningen*, 1959, vol. 59, N 13, p. 1–68.
16. Hall A. E. A model of leaf photosynthesis and respiration. *Carn. Inst. Wash. Year Book*, 1971, vol. 70, N 1, p. 530–540.
17. Hall A. E., B j o r k m a n O. Model of leaf photosynthesis and respiration.–*Ecol. Study*, 1975, vol. 12, N 1, p. 55–72.
18. Keulen H., van. Simulation of water use and herbage growth in arid' regions. – *Wageningen: Pudoc*, 1975. – 184 p.
19. Laar H. H., van, Penning de Vries F. W. T. CO<sub>2</sub> assimilation, light response curves of leaves, some experimental data. – *Vevsl. Inst. biol. scheik. Onderz, LandbGewossen, Wageningen*, 1972.
20. Mon si M., Saeki T. Ober den Lichtfaktor in der Pflanzengesellschaft-en und seine Bedeutung fur din Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.*, 1953, vol. 14, N 1, p. 22–52.
21. Penning de Vries F. W. T., Laar H. H., van (Eds.) Simulation of plant growth and crop production. – *Wageningen: Pudoc*, 1982. – 308 p.
22. W i t C. T., de et al. Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. – *Wageningen: Pudoc*, 1978.– 141 p.