

МОДЕЛИРОВАНИЕ УСТЫИЧНОЙ, МЕЗОФИЛЬНОЙ И БИОХИМИЧЕСКОЙ РЕГУЛЯЦИИ ФОТОСИНТЕЗА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА ОСНОВЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ДАННЫХ

© 2020 г. А. В. Соколов^{a, b, *}, В. К. Болондинский^c

^aИнститут геохимии и аналитической химии им. В.И. Вернадского РАН,
ул. Косыгина, 19, Москва, 119991 Россия

^bИнститут проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН,
Б. Каретный пер., д. 19, стр. 1, Москва, 127051 Россия

^cИнститут леса КарНЦ РАН, Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия

*e-mail: alexander.v.sokolov@gmail.com

Поступила в редакцию 10.04.2020 г.

После доработки 29.04.2020 г.

Принята к публикации 11.05.2020 г.

Разделить сложный биохимический механизм фотосинтеза растения на составляющие (устыичная проводимость, проводимость мезофилла, фиксация углекислого газа в хлоропластах и дыхание) — трудная задача. Для ее решения мы использовали как экспериментальные данные, полученные в естественных условиях (временные ряды регистрируемых показателей фотосинтеза, транспирации и внешних условий), так и специально поставленный эксперимент — определение углекислотных компенсационных точек. Специальный метод обработки данных (сбалансированная идентификация) и соответствующая информационная технология позволили рассмотреть ряд моделей, объективно оценить значимость рассматриваемых гипотез, определить погрешности описания используемого набора данных. Эволюционный способ модификации моделей (от простого к сложному, с критерием отбора — погрешностью моделирования) позволил выбрать модель, сложность которой соответствует используемым экспериментальным данным. На основе построенной модели проведены расчеты ассимиляции CO₂ лесными экосистемами и показателя эффективности использования воды растениями WUE (Water Use Efficiency).

Ключевые слова: фотосинтез, сосна обыкновенная, биохимическое регулирование, сбалансированная идентификация, WUE, потоки CO₂ и H₂O

DOI: 10.31857/S0016752520100143

ВВЕДЕНИЕ

Рост глобальной температуры, наблюдаемый в последние десятилетия, связывается многими исследователями со стремительным ростом содержания в атмосфере парниковых газов, и прежде всего CO₂ [Grace 2000; IPCC 2013], темп роста концентрации которого в конце 2000-х годов достиг 2.20 ± 0.01 ppm/год (или 1.7% за год) и продолжает увеличиваться (<https://www.esrl.noaa.gov/gmd/ccgg/trends/global.html#global>). Максимальная концентрация CO₂, измеренная в обсерватории Мауна-Лоа (на Гавайях 19°29' с.ш. 155°36' з.д. на высоте 3400 м), в январе 2020 г. достигла 412.30 ppm. Не существует однозначного мнения касательно наблюдаемого роста концентрации CO₂ в глобальном масштабе. Возможно, этот процесс связан с естественными колебаниями, и происходит не только за счет возрастающего

объема поступлений из антропогенных источников (Peters et al., 2012).

Растительность активно обменивается CO₂ с атмосферой, тем самым выполняя важную регулируемую функцию для климатической системы. На континентальных участках, на которые сильно влияют местные биосферные поглотители, концентрация CO₂, особенно в дневные часы, существенно ниже. Лесные массивы северной и средней тайги являются мощным источником поглощения CO₂, и моделирование фотосинтеза является важным элементом при оценке баланса CO₂ в биогеоценозах и в биосфере в целом.

Для исследования процессов взаимодействия растительного покрова и атмосферы в настоящее время используется широкий спектр методов, включающих системы наземных и дистанционных наблюдений, а также построенные на их основе математические модели разного уровня

сложности, различного пространственного и временного масштаба. Полученные модельные результаты одного уровня допускают обобщение на другой. Например, на основе модели динамики газообмена побега сосны можно получить оценки газообмена дерева, гектара леса и т.д. (переход на другой пространственный масштаб), в минуту, час, сутки т.д. (изменение временного масштаба).

Данная статья является продолжением серии работ по моделированию физиологических процессов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*). В работе (Соколов и др., 2019а) мы подробно рассмотрели набор моделей динамики транспирации и выбрали их модель, соответствующую набору имеющихся экспериментальных данных. Выбор осуществлялся на основе метода сбалансированной идентификации (Соколов, Волошинов, 2018; Sokolov, Voloshinov, 2019; Соколов и др., 2019б) путем минимизации среднеквадратичной ошибки кроссвалидации. С использованием полученных результатов (временные ряды значений устьичной проводимости и дефицита воды в растении) и дополнительных наборов данных, полученных в результате пассивных (наблюдения в естественных условиях) и активных экспериментов, мы попытаемся описать путь CO_2 в листе, оценить работу составных частей биохимического конвейера фиксации CO_2 .

В связи с многообразием вариантов описания функционирования фотосинтетического аппарата в настоящее время не удастся достигнуть полной однозначности между совокупностью экспериментальных данных и объясняющей их моделью, так как всегда приходится выбирать между несколькими возможными вариантами модели, различающимися по сложности внутренних взаимосвязей (Laisk, Oja, 1998). Технология сбалансированной идентификации позволяет объективно оценить, насколько различные варианты модели соответствуют имеющемуся экспериментальному материалу, что позволяет определить точку прекращения дальнейшего усложнения модели.

При использовании технологии сбалансированной идентификации для относительно простых задач можно ограничиться заданием источников данных (файлов) и математическим описанием модели — остальную “работу” выполнит соответствующее ПО с привлечением (если это необходимо) дополнительных внешних (распределенных) вычислительных ресурсов. Конечно, чтобы грамотно сформулировать сложную математическую модель, требуется не только глубокие знания в предметной области, но и некоторое математическое образование. В этом случае для корректной постановки задачи идентификации (и ее переформулировки в виде файла задания для соответствующего ПО) требуется задание допол-

нительных параметров, например, параметров дискретизации, позволяющих заменить вариационную задачу поиска функций на конечномерную задачу математического программирования поиска наборов чисел (параметризаций искомых функций). Так как целью данной работы является моделирование конкретного процесса, многие технические подробности не приводятся. Мы будем использовать технологию сбалансированной идентификации как “черный ящик”, который позволяет объединить набор знаний (гипотез в виде уравнений) с набором экспериментальных данных, оценить “успешность” такого объединения (рассчитать погрешность моделирования данных) и найти неизвестные функции и параметры.

Технология сбалансированной идентификации объединяет в единое целое несколько областей математики, современное программное обеспечение и мощные распределенные вычислительные средства. Таким образом, появляется возможность корректно ставить и оперативно решать сложные задачи обработки экспериментальных данных с целью построения математических моделей. В том числе, только недавно появилась возможность обработать данные, полученные в 80-х годах прошлого века, лежащие в основе данной работы.

Вообще говоря, описание динамики содержания CO_2 в различных частях листа предполагает использование аппарата дифференциальных уравнений. Однако, принимая во внимание характерное время моделирования (шаг 0.5 часа) и быстроту биохимических процессов, ограничимся квазиравновесным приближением, т.е. будем считать, что концентрации углекислого газа в растении определяются внешними и внутренними условиями в настоящий момент и не зависят от предыдущего момента.

РОЛЬ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ И ВНУТРЕННИХ ПАРАМЕТРОВ В МОДЕЛЯХ ФОТОСИНТЕЗА НА УРОВНЕ ЛИСТА

Процесс поглощения CO_2 растением (и соответствующую модель) можно представить в виде потоковой диаграммы (рис. 1).

Углекислый газ из атмосферы (форма 1) через устьица (форма 2) поступает (диффундирует согласно закону Фика) в межклеточное пространство (форма 3), откуда молекулы CO_2 диффундируют (согласно закону диффузии растворенных газов в жидкости) сквозь стенки мезофильных клеток (форма 4) к реакционным центрам в хлоропластах (форма 5), где и вступают в биохимический цикл фотосинтеза (форма 6), результатом которого является синтез ассимилятов (форма 8). На рис. 1 отображен и противоположный процесс — дыхание (форма 7), т.е. потребление богатых хи-

мической энергией веществ на биохимические процессы в различных частях листа. Подробное изучение дыхания не является целью данной работы, поэтому для простоты предположим, что появляющийся при этом углекислый газ попадает непосредственно в хлоропласты.

На рис. 1 приведены и различные некоторые внешние параметры, влияющие на скорости процессов, формулы и уравнения. Расшифровка, используемых здесь и далее обозначений, приведена в табл. 1.

Рассмотрим более подробно элементы диаграммы на рис. 1

В основном, в процессе фотосинтеза используется CO_2 атмосферы (форма 1). Небольшая часть углекислоты может доставляться к листьям вместе с ксилемным соком, но она обычно не превышает нескольких процентов.

Концентрация CO_2 имеет выраженную суточную динамику, определяемую процессами фотосинтеза и дыхания (Lloyd et al., 2002). Суточный максимум атмосферной концентрации CO_2 регистрируется в 6:00–7:00 ч местного времени, минимум – в вечерние часы (16:00–19:00 ч). Максимальная величина суточной амплитуды для CO_2 наблюдается в июле около поверхности земли и

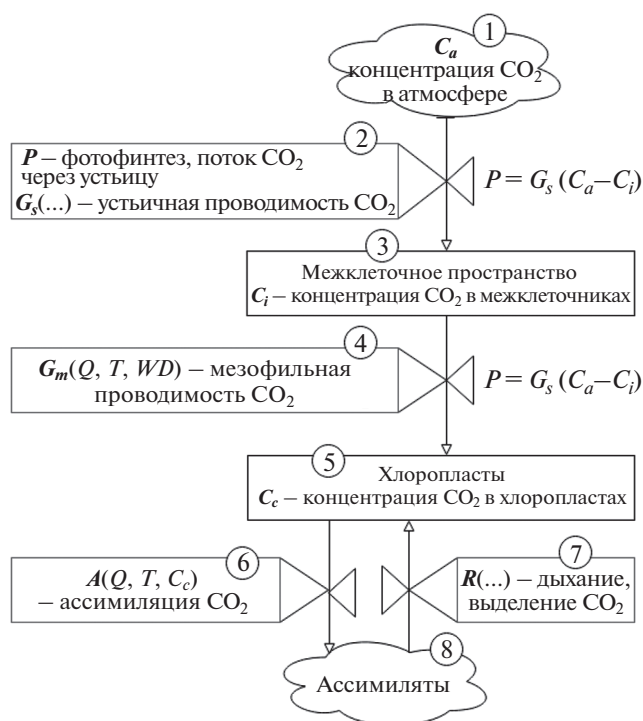


Рис. 1. Потоки CO_2 в листе. Схематическое представление модели конвейера поглощения CO_2 (обозначения см. в табл. 1).

Таблица 1. Используемые обозначения и единицы измерения

Обозначение	Расшифровка	Единицы измерения
t	Время с начала моделирования (с 20 июня)	час
h	Время суток	час
E	Транспирация	$\text{ммоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$
P	Наблюдаемый или нетто-фотосинтез	$\text{мкмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$
A	Ассимиляция CO_2 (брутто-фотосинтез)	$\text{мкмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$
R	Дыхание ($R = A - P$)	$\text{мкмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$
Q	Солнечная радиация (освещенность)	$\text{мкмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$
VPD	Дефицит давления водяного пара в воздухе	Па
T	Температура воздуха	$^{\circ}\text{C}$
WD	Дефицит воды в растении	л
C_a	Концентрация CO_2 в воздухе	мкмоль моль^{-1} , ppm
C_i	Концентрация CO_2 в межклеточниках	мкмоль моль^{-1} , ppm
C_c	Концентрация CO_2 в хлоропластах	мкмоль моль^{-1} , ppm
G_s	Устьичная проводимость листа для CO_2	$\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$
G_m	Мезофильная проводимость листа для CO_2	$\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$
WUE	Эффективность использования воды	$\text{мкмоль CO}_2 (\text{ммоль H}_2\text{O})^{-1}$

составляет в среднем 21 ppm (Тимохина и др., 2014). Результаты, полученные в Швеции (Perttu et al., 1980) в конце августа в 120-летнем сосновом древостое (высота — 15.8 м) показали, что с 6 до 21 ч колебания концентрации CO_2 во времени составляли 10–12 ppm от среднего уровня. Небольшое увеличение концентрации CO_2 происходило с 20 до 24 ч. В дневное время у поверхности почвы концентрация CO_2 на 10–15 ppm выше, чем в кронах.

Известно, что при концентрациях, близких к естественным, зависимость фотосинтеза сосны от величин концентрации CO_2 , близких к естественным, носит линейный характер (Голомазова, 1987, Щербатюк и др., 1992) и некоторое ее уменьшение днем снижает интенсивность процесса. В работе А.Г. Молчанова (1983) выявлено воздействие изменений естественной концентрации CO_2 на световые кривые фотосинтеза. Снижение концентрации CO_2 на 7% вызывало падение интенсивности фотосинтеза на плато до 30%.

Молекулы атмосферного CO_2 через пограничный слой воздуха над листом, попадают через устьичные отверстия (форма 2) в межклеточное пространство (форма 3). Проводимость пограничного слоя для хвои сосны высока — $8.1 \text{ моль H}_2\text{O м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ (Stangl et al., 2019), т.е. сопротивление пограничного слоя достаточно мало, и им в расчетах можно пренебречь или включить его в устьичное.

Закон Фика

$$E = G_{sw}(W_i - W_a) = G_{sw}VPD$$

позволяет рассчитать устьичную проводимость для воды G_{sw} при известных значениях транспирации E , концентрации водяных паров в атмосфере W_a и насыщающей концентрации водяного пара в межклетниках при температуре листа W_i . В предположении равенства температуры листа и воздуха разность концентраций может быть заменена в первом приближении на дефицит давления водяного пара в воздухе VPD (Барри, Даунтон, 1987).

Из множества факторов, влияющих на устьичную проводимость, выделим солнечную радиацию Q и дефицит воды в растении WD , которые оказались ведущими факторами в модели водного режима (Соколов и др., 2019а). В летнее время (а именно, к этому сезону относится моделируемый период) температура в диапазоне 14–23°C оказывает меньшее влияние.

Аналогично водяному пару, поток CO_2 через устьица (фотосинтез) P определяется разностью концентраций углекислоты в воздухе (C_a) и межклетниках (C_i) и устьичной проводимостью для углекислого газа (G_s). Согласно закону Фика для CO_2 :

$$P = G_s(C_a - C_i),$$

причем устьичные проводимости для воды и углекислого газа связаны соотношением (Jarvis, 1971):

$$G_s = 0.625G_{sw}.$$

Поток молекул CO_2 из межклеточного пространства (форма 3) через мезофилл (форма 4) в центры карбоксилирования в хлоропластах (форма 5) описывается законом диффузии растворенных газов в жидкости:

$$P = G_m(C_i - C_c),$$

где G_m — мезофильная проводимость, C_c и C_i — концентрации CO_2 в хлоропластах и межклетниках.

Мезофильная проводимость характеризует диффузию CO_2 из межклеточного пространства листа до реакционных центров в хлоропластах и включение в биохимический цикл реакций темновой стадии фотосинтеза (Цельникер и др., 1993, Laisk, Loreto, 1996). В ряде работ G_m разделяют на две составляющих: физическую и химическую компоненты (Laisk, Oja, 1998). Первая зависит в основном от длины пути CO_2 в жидкой фазе клетки и суммарной поверхности хлоропласта. Химическая составляющая определяется активностью карбоксилирующих ферментов, прежде всего РДФ-карбоксилазы. Анализ компонент мезофильного сопротивления показал, что доля физической компоненты значительно меньше, чем химической (Цельникер, 1978; Laisk, Oja, 1998). Мезофильную проводимость (обе составляющие) или, как ее иногда называют, внутреннюю проводимость связывают с первоначальным наклоном кривой зависимости ассимиляции A от C_i (Moldau, Kull, 1993; Laisk, Loreto, 1996; Eichelmann, Laisk, 1999; Eichelmann et al., 2004).

Однако, в последнее время все больше авторов термин “мезофильная проводимость” связывают только с диффузией CO_2 через мезофилл листа: межклеточные воздушные пространства, клеточную стенку и межклеточную жидкость. То есть, мезофильную проводимость рассматривают как синоним диффузионной проводимости листа, а химическая часть, которая часто лимитирует фотосинтез, уже не входит в понятие мезофильной проводимости. Появление новых приборов и методик привело к значительному росту числа работ, где изучается мезофильная проводимость — за последние 15 лет число ссылок, связанных с различными аспектами мезофильной проводимости для CO_2 , увеличивалось экспоненциально, и превысило тысячу публикаций (Flexas et al., 2008, Stangl et al., 2019). Ошибки, вызываемые пренебрежением G_m при создании моделей фотосинтеза, значительно ухудшают их качество (Flexas et al., 2008).

Мезофильную проводимость в полевых условиях оценить значительно труднее, чем устьичную G_s , так как измерения G_m требуют одновременных измерений газообмена и изотопной дискриминации ^{13}C ($\Delta^{13}\text{C}$). Дискриминация может быть выведена из сигнатуры $\delta^{13}\text{C}$ продуктов фотосинтеза, то есть растворимых сахаров листа, флоэмного содержимого (Hu et al., 2010; Ubierna, Marshall, 2011). Эти методы технически трудны, особенно в полевых условиях. Лишь в сравнительно недавно удалось с приемлемой точностью провести длительные одновременные измерения газообмена на уровне побега и ^{13}C дискриминацию в столетнем древостое сосны обыкновенной на севере Швеции, получить почасовые оценки G_m параллельно с G_s , P и E (Stangl et al., 2019).

Другим способом оценить концентрацию C_c , а затем подсчитать G_m , является проведение (активных) экспериментов по определению углекислотных компенсационных пунктов (УКП). Для этого побег помещают в замкнутую систему, где CO_2 постепенно “выедается” и через некоторое время CO_2 -газообмен становится равным нулю. Концентрация углекислоты в камере, при которой это происходит, получила название УКП. В ряде моделей компенсационный пункт приравнивают к C_c (Лайск, 1977; Цельникер и др., 1993). У С4 растений УКП близок к нулю. У С3-растений, к которым относится сосна, в связи с фотодыханием концентрация CO_2 на реакционных центрах (C_c) может быть значительно больше нуля (Цельникер и др., 1978, Eichelmann et al., 2004), особенно при низкой освещенности (Голомазова, 1987).

Проводимости G_m и G_s реагируют на изменение окружающих условий по-разному. Описаны быстрые реакции G_m на некоторые переменные окружающей среды. Эти переменные включают интенсивность или качество света (Loreto et al., 2009; Campany et al., 2016), межклеточную концентрацию CO_2 (C_i) (Flexas et al., 2007) и температуру листа (Warren, 2008).

При постоянной G_s рост G_m будет увеличивать эффективность использования воды (WUE) (Flexas et al., 2010), которая определяется как отношение нетто-ассимиляции углерода (P) к потере воды в ходе транспирации (E). Это происходит из-за того, что увеличение G_m не имеет прямого влияния на транспирацию, но может увеличить фотосинтез, что приводит к увеличению отношения P/E . В моделях WUE G_m часто вводится как постоянная, эмпирическая поправка в зависимости между C_i/C_a или экстраполируется на основании ее корреляции с G_s , хотя корреляция с G_s не всегда высокая (Klein et al., 2015).

Доставленный в хлоропласты CO_2 в центрах карбоксилирования вступает в биохимический цикл фотосинтеза (форма 6). Здесь, с помощью накопленных (в реакциях световой фазы фотосинтеза) богатых энергией веществ, CO_2 превращается (в ходе темновой фазы фотосинтеза) в глюкозу, а затем в крахмал (форма 8). Основными факторами, определяющими скорость фиксации CO_2 являются ФАР (фотосинтетически активная солнечная радиация), температура и концентрация C_c .

ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

Исследования проводились на базе полевого стационара Института леса КНЦ РАН, расположенного в 50 км к северу от г. Петрозаводска ($62^\circ 13'$ с.ш. и $34^\circ 10'$ в.д.). Район исследований, пробные площади и конкретный объект изучения – 55-летнее сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) высотой 14 м описаны в (Болондинский, Кайбияйнен, 2003, Соколов и др., 2019а). В ходе исследования, наряду с транспирацией (Веселков, Тихов, 1984) и микроклиматическими параметрами, исследовался CO_2 -газообмен побегов в разных частях кроны (Болондинский, Кайбияйнен, 2003).

Для непрерывной автоматической регистрации CO_2 -газообмена побегов сосны использовалась 6-канальная автоматическая установка на базе инфракрасного газоанализатора Infracalor-4 (Junkalor, DDR). В дальнейшем ряд показателей CO_2 -газообмена уточнялся с помощью портативной газометрической системы LI-6200 (LI-COR, США). Измерения CO_2 -газообмена проводились с частотой 10 показаний/ч по каждому каналу. По ним рассчитывались средние получасовые значения. Интенсивность фотосинтеза рассчитывалась как на сухой вес, так и на площадь хвои ($\text{мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$). Относительная погрешность измерений составляла 10–12%.

Ассимиляционные камеры изготавливались из прозрачного жесткого полиэтилена и устанавливались с южной стороны кроны на однолетних побегах 4–5-ой мутовки. В ходе измерения обеднение по CO_2 воздуха в камере не превышало 10%. В летнее время, чтобы избежать перегрева хвои, мы использовали дополнительную систему для увеличения потока воздуха через камеры. При прокачке воздуха через камеру со скоростью 2.8 л/мин воздух сменялся в камере каждые 10 с, и хвоя не перегревалась больше, чем на 1°C .

Синхронно с фотосинтезом автоматически регистрировалась интенсивность приходящей солнечной радиации над пологом леса, а также внутри кроны деревьев.

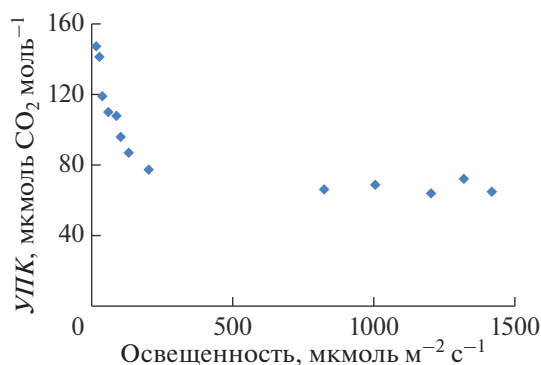


Рис. 2. Зависимость УКП (концентрации CO_2 в хлоропластах C_c) у побегов сосны от освещенности (Q).

Температура воздуха рядом с камерами регистрировалась термодатчиками прибора ТЭТ-2 (Гидрометприбор, Латвия), защищенными от попадания прямых солнечных лучей цилиндрическим жестяным экраном. Разницу между температурой хвои и температурой окружающего воздуха измерялась медно-константановыми термопарами (диаметр проволоки 0.1 мм). В каждом побеге закреплялись 4–5 термопар.

Относительную влажность воздуха измеряли гигрографом, показания которого контролировались психрометром Астмана. По данным температуры и относительной влажности воздуха рассчитывали дефицит упругости водяного пара воздуха.

Наиболее тщательно с минимальным количеством пропусков, не превышающим 1–2 суток в месяц, CO_2 -газообмен измерялся с 18 апреля по 30 октября. Для моделирования был выбран фрагмент данных с 20 июня по 23 июля. Всего 1632 измерения. Данные по Е имеют пропуски (1537 точек). Отсутствие данных было вызвано, в основном, техническими проблемами. Выбранный период попадал на окончание интенсивного апикального роста ствола (27.05–20.06). После ослаб-

ления аттрагирующих свойств верхушечной меристемы часть углеводов транспортировалась в зону камбиального роста и к корням. В конце июня начался интенсивный радиальный рост, закончившийся в 3 декаду июля. В июле наблюдался также интенсивный рост хвои и ее созревание. В результате, в исследуемый период у дерева, также, как и во время апикального роста в высоту, наблюдалась повышенная потребность в ассимилятах.

В рассматриваемый период (июнь–июль) в 50-см слое почвы содержалось 35–45 мм влаги, что несколько меньше, чем в мае – 65 мм. Последняя величина близка к полевой влагоемкости. Минимум влажности почвы (4–5%) регистрировался в зоне наибольшего распространения корней (10–30 см) обычно в июле–августе. Хорошая увлажненность почвы объясняется существованием довольно мощного пласта грунтовых вод (уровень грунтовых вод 1–1.5 м) и достаточным количеством осадков в период исследований – 92 и 392 мм за вегетацию и за год соответственно. В период, выбранный для моделирования, сосна не испытывала недостатка почвенной влаги (Кайбиянен, 1990).

В начале июля в течение трех суток проводились измерения содержания CO_2 в воздухе на разных высотах. Погрешность измерений не превышала 1%. Несмотря на сложную картину смены восходящих и нисходящих потоков CO_2 , связанных с изменением мощности истоков и стоков CO_2 (фотосинтез, дыхание ветвей и ствола, выделение CO_2 из почвы), на фиксированных высотах в определенный момент времени концентрация CO_2 изменялась слабо. Полученные в результате значения приведены в табл. 2.

Углекислотный компенсационный пункт у сосны нами определялся как с помощью портативной системы Li-6200, так и на стационарной установке. Величину УКП мы приравнивали к концентрации CO_2 на реакционных центрах (C_c). В зависимости от внешних факторов среды и периода вегетации величина УКП колебалась днем (при больших значениях радиации) в пределах 55–67 мкмоль/моль (июле–августе – 65–68 мкмоль м⁻² с⁻¹). Уменьшение величины освещенности, начиная с 200 мкмоль м⁻² с⁻¹, приводило к увеличению УКП (концентрации CO_2) (рис. 2). Примерно такая зависимость отмечалась и другими исследователями (Голомазова, 1987).

ПРИМЕНЕНИЕ ТЕХНОЛОГИИ СБАЛАНСИРОВАННОЙ ИДЕНТИФИКАЦИИ ДЛЯ АНАЛИЗА МОДЕЛЕЙ ФОТОСИНТЕЗА

Будем постепенно шаг за шагом, гипотеза за гипотезой строить модель, соответствующую схе-

Таблица 2. Концентрация углекислоты (мкмоль/моль) у почвы ($h = 2$ м) и над кронами ($h = 21$ м) в различное время суток в сосняке черничном свежем в начале июля 1984 г.

Время	$h = 2$ м	$h = 21$ м
2.00	350 ± 10	322 ± 2
6.00	350 ± 5	340 ± 1
8.00	320 ± 2	320 ± 1
11.00	314 ± 5	314 ± 1
17.00	333 ± 6	315 ± 1
20.00	338 ± 3	317 ± 1
23.00	341 ± 10	321 ± 2

ме на рис. 1. При этом особое внимание уделяется ошибке кроссвалидации — если при модификации модели (усложнении или упрощении) погрешность убывает — это серьезный аргумент в пользу изменения. В процессе модификации всякая последующая модель является развитием предыдущей. Найденные ранее решения используются как начальные приближения, что позволяет быстрее найти решения. Кроме того, такая постепенная (эволюционная) модификация является и необходимой — рассматриваемые постановки являются сложными двухуровневыми оптимизационными задачами (как правило, многоэкстремальными) и их решение требует значительных ресурсов. Поэтому поиск решения без “правдоподобного” начального приближения потребовал бы слишком больших вычислительных ресурсов и, кроме того, нет оснований предполагать, что найденное в этом случае решение (один из локальных минимумов оптимизационной задачи) будет иметь предметную интерпретацию, удовлетворяющую исследователя.

Формальные постановки задач идентификации не приводятся — предполагается, что используемая технология сбалансированной идентификации позволяет для заданной модели явления и используемого набора данных определить неизвестные функции и оценить погрешность построенной модели. Подробности можно найти в (Соколов, Волошинов, 2018; Sokolov, Voloshinov, 2019).

Для рассматриваемых ниже моделей основным множеством измерений

$$D: \{P_k, Q_k, T_k, VPD_k, GS_k, WD_k, t_k = 0.5k\}, \\ k \in K, K = \{0, 1, \dots, 1631\},$$

являются временные ряды экспериментальных данных (с 20 июня по 23 июля) фотосинтеза, солнечной радиации, температуры воздуха, дефицита давления водяного пара в воздухе, и расчетные ряды устьичной проводимости для CO_2 и дефицита воды в растении. Здесь для последних двух параметров (GS_k , WD_k) используются ряды, рассчитанные ранее в модели транспирации (Соколов и др., 2019а).

Для оценки погрешности моделирования используется процедура перекрестного оценивания с разбиением множества измерений D на 34 подмножества: каждое содержит измерения за одни сутки (до 48 точек). Полученную для такого разбиения методом сбалансированной идентификации среднеквадратичную ошибку кроссвалидации σ_{cv} , которую будем называть *погрешностью моделирования данных*, можно трактовать как меру предсказательной точности модели. Здесь и далее все погрешности даны в процентах от величины стандартного отклонения измерений (квадратный корень из дисперсии), что обеспечивает нор-

мировку от 0% (при полном совпадении модельных значений со всеми измерениями) до 100% (для примитивной модели в форме постоянной функции, равной среднему значению измерений).

По единой методике для каждой модели найдем оптимально сбалансированное решение и рассчитаем погрешность моделирования измерений. Сначала рассмотрим модели простых функциональных зависимостей фотосинтеза от внешних факторов, затем воспользуемся временным рядом устьичной проводимости, рассчитанным в работе (Соколов и др., 2019а). Это позволит перейти к моделированию ассимиляции CO_2 (брутто-фотосинтеза) и дыхания и привлечь дополнительные экспериментальные данные по динамике CO_2 в атмосфере и по углекислотным компенсационным пунктам. Наконец, в последних трех моделях предпринимается попытка моделирования мезофильной проводимости.

Замечание. Чтобы избежать путаницы, в обозначениях функций используются дополнительные строчные буквы, соответствующие аргументам. Например, $Pq(Q)$ или $Pqvdp(Q, VPD)$.

Модель 1: $Pq(Q)$

Результаты моделирования фотосинтеза как функции солнечной радиации приводятся на рис. 3а. Погрешность моделирования $\sigma_{cv} = 51.84\%$.

Модель 2: $Pt(T)$

Результаты моделирования фотосинтеза как функции температуры приводятся на рис. 3б. Погрешность моделирования $\sigma_{cv} = 87.75\%$.

Модель 3: $Pqvdp(Q, VPD)$

Результаты моделирования фотосинтеза как функции солнечной радиации и дефицита давления водяного пара приводятся на рис. 3в. Погрешность моделирования $\sigma_{cv} = 51.28\%$.

Дефицит давления водяного пара в воздухе является основным внешним фактором, определяющим водный режим растения. Мы не будем продолжать эту ветвь моделирования — водный режим растения будет учтен ниже через устьичную проводимость.

Модель 4: $Pqt(Q, T)$

Результаты моделирования фотосинтеза как функции солнечной радиации и температуры на рис. 3г. Погрешность моделирования $\sigma_{cv} = 51.00\%$.

Результаты моделирования показывают, что основным фактором, определяющим зависимость фотосинтеза от внешних параметров, явля-

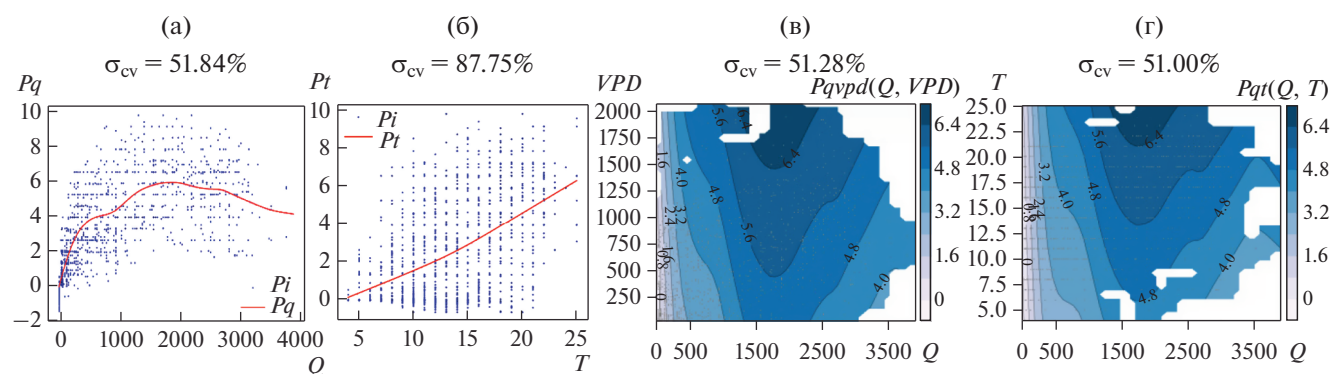


Рис. 3. Простые функциональные зависимости. (а) Линия — фотосинтез от солнечной радиации. Точки — экспериментальные данные. (б) Линия — фотосинтез от температуры. Точки — экспериментальные данные. (в) Линии уровня зависимости фотосинтеза от солнечной радиации и дефицита давления водяного пара. (г) Линии уровня зависимости фотосинтеза от солнечной радиации и температуры. На в и г результаты моделирования отображаются только там, где имеются данные. Там, где данные отсутствуют, — белые пятна.

ется солнечная радиация. Как и следовало ожидать, добавление к основному фактор (Q) других факторов (VPD и T) не сильно уменьшает оценку погрешности. Это объясняется тесной взаимосвязью факторов внешней среды (некоторая синхронность или когерентность).

Для определения направления дальнейшей модификации моделей, проведем для модели 4 анализ остатков как функции времени суток. Для этого остатки, подсчитанные по формуле:

$$Err_k = P_k - Pqt(Q_k, T_k),$$

аппроксимируем функцией, зависящей от времени суток. Результаты, приведенные на рис. 4, по-

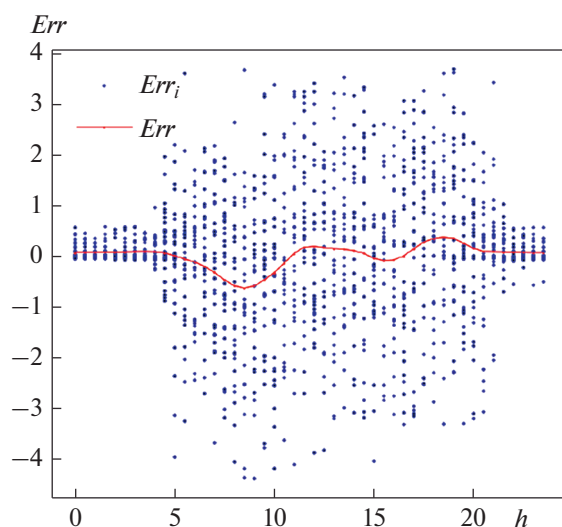


Рис. 4. Аппроксимация остатков моделирования фотосинтеза (как функции радиации и температуры) функцией времени суток: точки — остаточные ошибки, кривая — аппроксимация.

казывают занижение модельного фотосинтеза в утренние часы и его завышение в вечерние. Это объясняется отсутствием в модели устьичного регулирования газообмена — утром, когда воды в растении достаточно, устьица открыты полностью, а после полудня устьица прикрываются из-за дефицита воды в растении.

Модель 5: Устьичная проводимость

Воспользуемся устьичной проводимостью, рассчитанной ранее в модели транспирации (Соколов и др., 2019а). Это позволит на основе закона Фика рассчитать концентрацию CO_2 в межклетниках Ci :

$$P = (Ca - Ci)Gs \times 1.0816; \quad Ca = 360$$

и представить фотосинтез в виде

$$P = Pqt(Q, T) Pci(Ci); \quad Pci(360) = 1,$$

где функции мультипликативного представления должны удовлетворять условиям монотонности

$$d/dQ(Pqt(Q, T)) \geq 0,$$

$$d/dCi(Pci(Ci)) \geq 0,$$

$$Pqt(0, T) \leq 0.$$

Последние три условия представляются оправданными для биохимического процесса фотосинтеза — при увеличении потока энергии (солнечной радиации) и концентрации реагента (CO_2) скорость реакции не должна убывать, при отсутствии света фотосинтез не идет (но имеется ночное дыхание, включенное в P). Такие предположения подтверждаются экспериментально, например, световые кривые фотосинтеза демонстрируют насыщение по радиации при постоянстве других условий (Болондинский, Виликайнен, 2014).

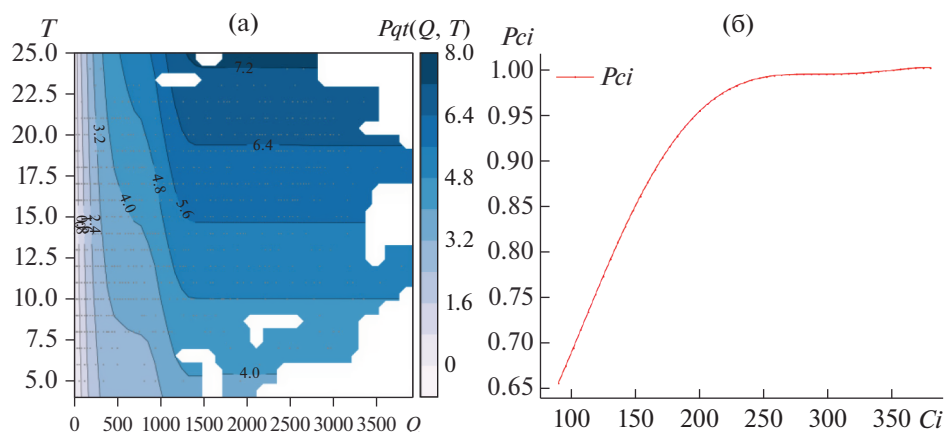


Рис. 5. Фотосинтез как мультипликативная функция (модель 5). Два сомножителя: (а) зависимость от радиации и температуры (линии уровня); (б) зависимость от концентрации CO_2 .

Расчеты показывают заметное снижение погрешности $\sigma_{cv} = 50.44\%$.

При анализе найденных функций мультипликативного представления фотосинтеза (рис. 5) следует отметить, что функция $Pci(Ci)$ работает на фотосинтез при Ci в диапазоне 90–250 ppm — ночная концентрация CO_2 (около 360 ppm) быстро “выедается” при появлении света.

Модель 6: Ассимиляция (брутто фотосинтез) минус дыхание

Разделим (нетто) фотосинтез на две (знакоопределенные) составляющие: ассимиляцию CO_2 (брутто фотосинтез) и дыхание:

$$\begin{aligned} P &= Aqt(Q, T)Aci(Ci) - R(h), \\ Aqt(Q, T) &\geq 0; \quad Aqt(0, T) = 0, \\ 0 &\leq R(h) \leq 0.2; \quad R(0) = R(24). \end{aligned}$$

Обе функции мультипликативного представления ассимиляции предполагаются неубывающими и неотрицательными, при отсутствии света ассимиляция равна 0. Дыхание предполагается периодической, неотрицательной и ограниченной функцией времени суток. Погрешность снизилась $\sigma_{cv} = 50.20\%$. Полученная функция дневной динамики дыхания приведена на рис. 6.

В анализируемый период ночное дыхание у одуловетней хвои, в отличие от растущей хвои, имело низкий уровень. Отчасти этому способствовали низкие ночные температуры. При температурах 14–16°C дыхание достигало $0.2 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. В утренние часы темновое дыхание также имело невысокие значения, постепенно возрастая к вечеру. Если температура воздуха была в дневное время умеренной (18–20°C), величины дыхания не превышали $0.2\text{--}0.3 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Дыхание в днев-

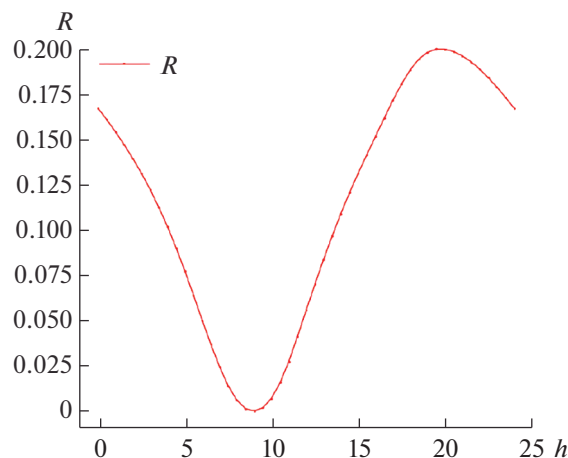


Рис. 6. Дыхания как функция времени суток.

ные часы значительно возрастало, если имела место полуденная депрессия фотосинтеза. Однако, в рассматриваемый период последнее явление практически не наблюдалось.

Модель 7: Изменение CO_2 в окружающем воздухе

Воспользуемся табл. 2, содержащей набор измерений атмосферного CO_2 в разное время суток, для аппроксимации суточного хода атмосферного CO_2 периодической функцией (рис. 7).

Заменим в модели постоянное значение CO_2 на найденную функцию времени суток. Результат — погрешность $\sigma_{cv} = 50.07\%$.

Модель 8: Углекислотные компенсации точки

В точке компенсации фотосинтез равен нулю:

$$Aqt(Q, T)Aci(Ci) - R(h) = 0$$

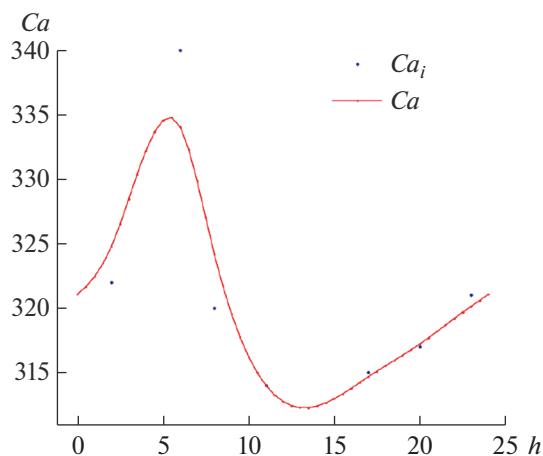


Рис. 7. Суточный ход CO_2 в атмосфере: точки — измерения, кривая — аппроксимация их периодической функцией времени суток.

т.е. ассимиляция (брутто фотосинтез) равна дыханию. Воспользуемся собранным материалом по УКП (рис. 2) и добавим в задачу идентификации (в целевую функцию) специальный штраф за отклонение ассимиляции от дыхания для всех записей УКП. Таким образом, измерения УКП доопределяют ассимиляцию при малых значениях концентрации CO_2 . Добавление в задачу дополнительной качественной (наличие точек компенсации) и количественной (значения параметров в точках компенсации) информации приводит к уменьшению погрешности и существенному изменению функции A_{ci} . Теперь, как и следовало ожидать, при минимальных значениях концентрации C_i скорость реакции ассимиляции CO_2 близка к нулю (см. рис. 8).

Результат — погрешность $\sigma_{cv} = 49.91\%$.

Модель 9: Мезофильная проводимость

Это последняя надежная модель. Она соответствует потоковой диаграмме, приведенной на рис. 1. Мы шаг за шагом, проверяя различные гипотезы, модифицировали модели. Собранные вместе уравнения в виде большого фрагмента файла задания, содержащего полное описание модели фотосинтеза с учетом мезофильной проводимости приведены в Приложении.

В этой модели появились два новых объекта:

$G_m \in [0, 0.3]$ — ограничение на параметр проводимости мезофилла;

$P = (C_i - C_c)G_m \times 1.0816$ — уравнение, формализующее закон Фика для мезофилла.

Как и следовало ожидать, в результате расчетов величина G_m достигла верхнего ограничения 0.3, а погрешность моделирования почти не изменилась — $\sigma_{cv} = 49.90\%$.

Модель 10: Мезофильная проводимость как функция радиации $G_m(Q)$

Погрешность увеличилась: $\sigma_{cv} = 50.14$. Это свидетельствует о том, что модель стала слишком сложной для имеющихся данных — слишком много промежуточных искомых функций, не подкрепленных экспериментом. Тем не менее, приводим найденную функцию (рис. 9a). Полученный результат можно объяснить — при выходе фотосинтеза на насыщение при высоких значениях Q (более 2000) нет необходимости стимулировать поток CO_2 путем обеспечения высокой мезофильной проводимости (например, при помощи повышения концентрации и скорости регенерации рибуллозобисфосфаткарбоксилаза/оксигеназы).

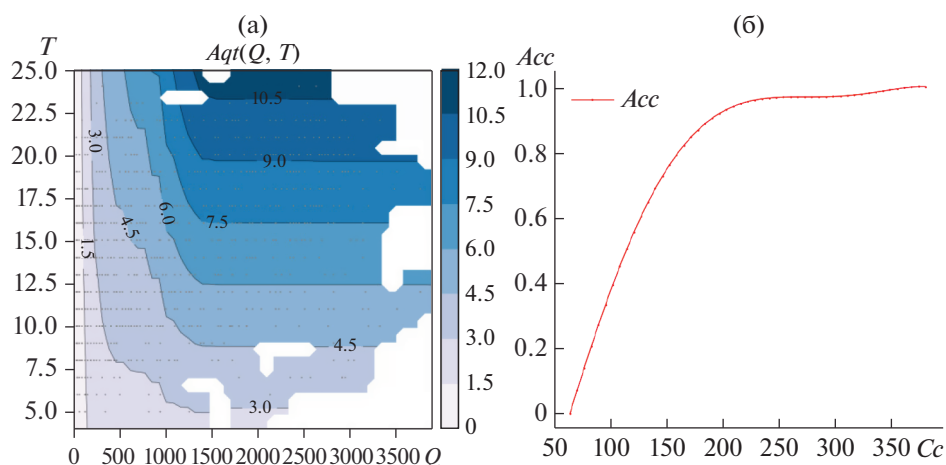


Рис. 8. Ассимиляция как мультипликативная функция (модель 8). Два сомножителя: (а) зависимость от радиации и температуры (линии уровня); (б) зависимость от концентрации CO_2 в межклетниках.

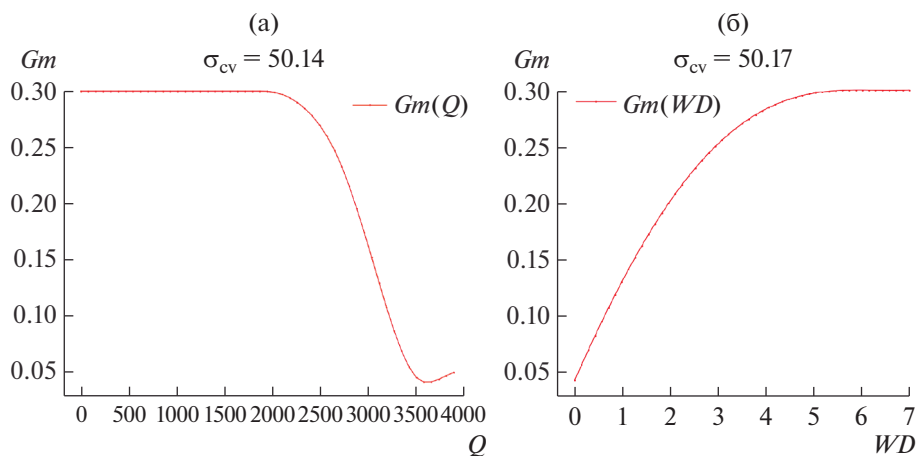


Рис. 9. Мезофильная проводимость: как функция солнечной радиации (а), как функция дефицита воды в растении (б).

Модель 11: Мезофильная проводимость как функция дефицита воды в растении $Gm(WD)$

Погрешность (по сравнению с моделью 9) опять увеличилась — $\sigma_{cv} = 50.17\%$. Опять нарушен баланс между сложностью модели и количеством и качеством данных, что приводит к ненадежным результатам — слишком много промежуточных искомым функций, не подкрепленных экспериментом. Тем не менее, приводим график функции (рис. 9б), имеющий логичную интерпретацию — мезофильная проводимость возрастает при увеличении дефицита влаги в растении, чтобы компенсировать соответствующее уменьшение устьичной проводимости (Цельникер и др., 1993, Stangl et al., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Формально можно рассматривать проведенное исследование как попытку выбрать лучшую комбинацию гипотез и экспериментальных данных и объединить их в математической модели. Модификация моделей проводилась эволюционным способом от простого к сложному. В целом, критерием такого “эволюционного отбора” является погрешность кроссвалидации — если погрешность модифицированной модели уменьшалась, она “выживала” и использовалась как основа дальнейшей модернизации. Некоторая часть такого отбора была рассмотрена выше, другая (не меньшая по объему), содержащая тупиковые ветви, была опущена. Одна из таких ветвей была связана с мультипликативным представлением:

$$Pqt(Q, T) = Pq(Q)Pt(T).$$

Сначала это направление успешно эволюционировало, однако, при добавлении в модель УКП

проиграло основной ветке в борьбе за минимизацию погрешности.

Анализ (табл. 3) динамики погрешности моделирования данных σ_{cv} позволяет выделить ключевые, существенные гипотезы, привлечение которых приводит к заметному уменьшению погрешности: учет устьичной проводимости, учет дыхания и использование точек компенсации.

Полученные модели позволили рассчитать некоторые среднесуточные показатели, приведенные на рис. 10.

Анализ среднесуточных значений фотосинтеза и транспирации (рис. 10а, 10б) показывает значительную синхронность их изменений в течение первых 25 дней анализируемого периода. В результате и величины WUE (рис. 10в) сохраняли определенное постоянство и имели всего два небольших выброса — на 16 и 22 день (5 и 11 июля). Как в прохладные пасмурные дни начала перио-

Таблица 3. Погрешность моделирования для различных моделей

№	Название	σ_{cv}
1	$Pq(Q)$	51.84
2	$Pt(T)$	87.75
3	$Pqvdp(Q, VPD)$	51.25
4	$Pqt(Q, T)$	51.00
5	Устьичная проводимость	50.44
6	Ассимиляция минус дыхание	50.20
7	Динамика CO_2 в атмосфере	50.07
8	Точки компенсации	49.91
9	Мезофильная проводимость Gm	49.90
10	Мезофильная проводимость $Gm(Q)$	50.14
11	Мезофильная проводимость $Gm(WD)$	50.17

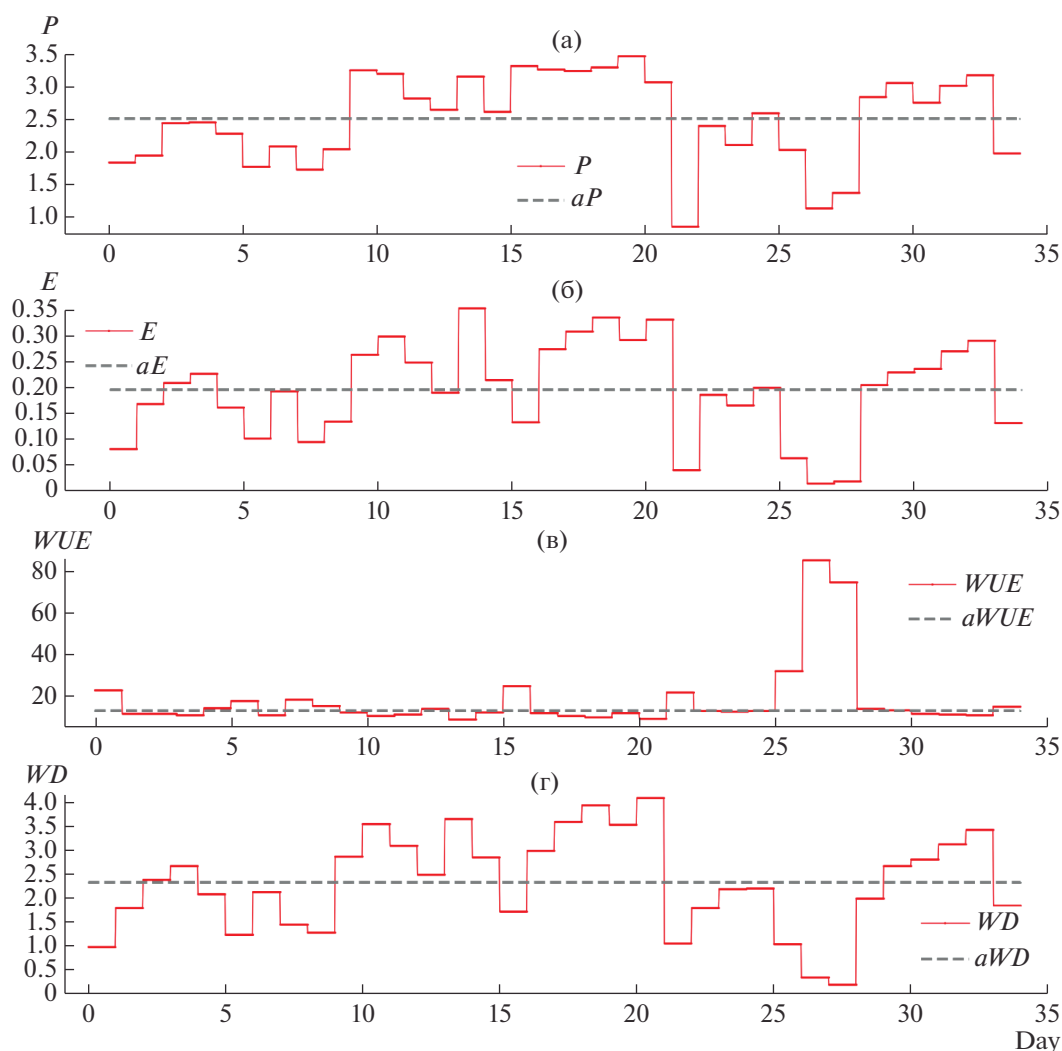


Рис. 10. Среднесуточные значения: (а) фотосинтеза (P); (б) транспирации (E). (в) Эффективности использования воды (WUE). (г) Дефицит воды в растении. Прерывистые линии — соответствующие средние за период моделирования значения: $aP = 2.52$, $aE = 0.196$, $aWUE = 12.8$, $aWD = 2.32$.

да, так и далее на протяжении нескольких солнечных дней с 28 июня по 2 июля среднесуточные транспирационные расходы составляли 0.15 ± 0.06 ммоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$, что несколько ниже обычных значений для начала июля. В какой-то мере это было обусловлено невысокой температурой воздуха ($18\text{--}20^\circ\text{C}$) и VPD , не превышающего 1 кПа.

В анализируемый период наблюдался радикальный рост дерева, а также рост молодой хвои. Наличие мощных аттрагирующих центров обуславливала большую потребность в ассимилятах, результатом чего был высокий среднесуточный уровень фотосинтеза (до 3.5 ммоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$). Учитывая, что устьичная проводимость была ниже среднего уровня и составляла в первую половину дня $0.04\text{--}0.06$ моль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$, фотосинтез не сни-

жался благодаря высокой мезофильной проводимости. Расчеты показали (Соколов и др., 2019а), что днем наблюдалась дегидратация ствола, запасы влаги в котором уменьшались. Обезвоживание дерева в солнечные дни постепенно нарастало (рис. 10г). Далее, в ходе кратковременного потепления на 14-й день (до 25°C) и увеличения VPD до 2 кПа наблюдался максимальный за все время уровень транспирации (1.2 ммоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$), который был обусловлен большим VPD . При этом устьичная проводимость снизилась на 10–15%. В целом ряде исследований последних десятилетий установлена обратная связь устьичной проводимости как с VPD , так и с WD (Warren, 2008; Campany et al., 2016; Stangl et al., 2019). Это подтверждают и наши предыдущие исследования (Соколов и др., 2019а)

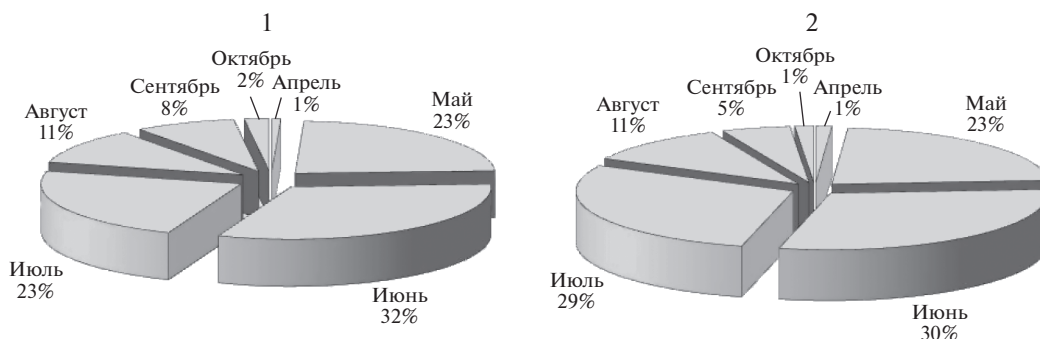


Рис. 11. Распределение месячных сумм транспирации (1) и фотосинтеза (2) побегов в верхней части кроны экспериментальной сосны.

В следующие дни дерево использовало низкий уровень VPD в утренние часы для максимального раскрытия устьиц. При этом диффузия CO_2 через устьица была значительной при минимальных потерях влаги. Это отразилось на 16-й день в величине WUE , возросшей на 80%.

А прохладную, преимущественно пасмурную погоду начала исследуемого периода дефицит воды в дереве (WD), был в целом ниже среднего уровня (1–2 л). В последующий солнечный период с более высокими температурами воздуха WD возрос до 4 л. Слабое снижение величин WUE было обусловлено последовательно возрастающим WPD , приводящим к небольшому росту транспирации, несмотря на уменьшение устьичной проводимости. Далее после нескольких дней с дождями водный баланс дерева пришел в норму ($WD < 0.3$ л) и величины WUE сохраняли относительно постоянное около среднего уровня.

Нужно отметить, что дегидратация ствола на протяжении всего июля оказывала значительное влияние на устьичную проводимость, что обусловило, как правило, ее невысокие значения на протяжении дня. Лишь в дождливые периоды при минимальных значениях VPD устьичная проводимость была высокой, что обеспечивало относительно высокий уровень поглощения CO_2 даже при низкой инсоляции. Именно этим объясняются очень большие выбросы WUE на 26–28-й день — до 85 мкмоль CO_2 (ммоль H_2O)⁻¹.

Используя средние за период моделирования среднесуточные значения фотосинтеза — 2.52 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$, а также транспирации — 0.196 мкмоль $m^{-2} s^{-1}$ можно оценить величины поглощения CO_2 и испарения H_2O на 1 га древостоя сосняка черничного.

Измерения, проведенные на модельном дереве 45–55-летнего возраста (высота 14.7 м, диаметр 16 см, протяженность кроны 8 м) показали, что площадь всей хвои составила $45 \pm 5 m^2$. При этом

площадь световой хвои и хвои 3-го года и выше составляла 33% и 35% соответственно. Используя скорости транспирации (данные Б.М. Веселкова), связанные с освещенностью и возрастом, можно привести площадь всей хвои кроны к площади хвои одного типа, например, освещенной 1–2-летнего возраста. То есть, если бы вся крона дерева состояла из освещенной хвои 1–2-летнего возраста, то именно данная площадь обеспечила бы такую скорость транспирационного расхода влаги, как и реальное наше дерево. Проведенный по нескольким методикам расчет (Кайбияйнен, 1990) показал, что приведенная площадь хвои всей кроны к площади 1–2-летней световой хвои имела величину $32 \pm 5 m^2$. Все эти количественные расчеты не очень точны, есть ошибки в интегрировании расхода влаги побегами на всю крону.

Для пересчета на гектар воспользуемся данными измерений параметров модельных деревьев, полученных при изучении таксационных характеристик нашего древостоя (Казмиров и др., 1977). В сосняке черничном свежем вся хвоя составляет 4% от общей фитомассы всех деревьев — 47.6 ц/га. С учетом соотношений, полученных для нашего модельного дерева, поглощать углекислоту как 1–2-летняя хвоя будут примерно 33.3 ц/га. Достаточно простой расчет показал, что за выбранный период 1 гектар леса поглотил 14.6 т, при этом расход воды составил 464 т. Используя наши данные о распределении месячных сумм CO_2 -газообмена и транспирации побегов сосны (рис. 11), можно для гектара леса за вегетацию дать приблизительную оценку поглощения CO_2 — 34 т, и испарения H_2O — 1351 т. Погрешность этих оценок на уровне 20–25%.

За месяцы вегетации выпало 92 мм осадков (Кайбияйнен, 1990), на 1 га — 920 м³ воды. По нашим расчетам гектар леса испарил несколько больше. Но нужно учесть, что к моменту начала вегетации в почве содержались значительные запасы талых вод — около 1000 тонн/га. Таким обра-

зом, величина испарения с 1 га в целом соответствует литературным данным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Объединение знаний о процессах фиксации CO_2 растением, (раздел “Роль внешних факторов среды и внутренних параметров в моделях фотосинтеза на уровне листа”), с экспериментальными данными (раздел “Объект исследования и экспериментальные данные”) на основе методов математического моделирования (раздел “Применение технологии сбалансированной идентификации для анализа моделей фотосинтеза”) позволило шаг за шагом модифицировать (усложнять) описание объекта и в результате выбрать модель, сложность которой соответствует количеству и качеству экспериментального материала. Использование *УКП* позволило оценить динамику концентрации CO_2 в хлоропластах и зависимость от нее ассимиляции CO_2 . Однако надежно рассчитать проводимость мезофилла, как функции внешних условий не удалось. Возможно, проведение дополнительных активных экспериментов с целью получения *УКП* в более широком диапазоне переменных и привлечение дополнительных знаний о дневном дыхании (фотодыхании) позволит продвинуться дальше.

Еще одно направление развития — это объединение моделей транспирации и фотосинтеза. Мы использовали модель транспирации как источник данных и не рассматривали обратную связь: влияние ключевых параметров фотосинтеза, прежде всего концентраций CO_2 в разных компартментах хвои на транспирацию растения, на работу устьиц.

Работа была выполнена с использованием оборудования центра коллективного пользования “Комплекс моделирования и обработки данных исследовательских установок мега-класса” НИЦ “Курчатовский институт”, <http://ckp.nrcki.ru/>.

В расчетах использовался сервис решения наборов независимых задач оптимизации <https://optmod.distcomp.org/apps/vladimirv/solve-set-opt-probs>. Это один из нескольких сервисов оптимизационного моделирования <https://optmod.distcomp.org> на платформе Эверест, <http://everest.distcomp.org/> (Sukhoroslov O. et al., 2015).

Работа выполнена сотрудниками ИППИ РАН при финансовой поддержке РНФ проект 16-11-10352 (разд. “Применение технологии сбалансированной идентификации для анализа моделей фотосинтеза” и “Результаты моделирования и их обоснование”). Финансовое обеспечение исследований сотрудниками Института леса КарНЦ РАН осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0220-2014-0010) (разд. “Роль внешних факторов среды и внут-

ренних параметров в моделях фотосинтеза на уровне листа” и “Объект исследования и экспериментальные данные”).

ПРИЛОЖЕНИЕ: ФРАГМЕНТ ФАЙЛА ЗАДАНИЯ ДЛЯ МОДЕЛИ МЕЗОФИЛЬНОЙ ПРОВОДИМОСТИ

Ключевое слово “Var:” означает неизвестную функцию-переменную, которую необходимо идентифицировать (определить), “Param:” — известную (заданную) функцию, “EQ:” — уравнение. Знак “#” означает комментарий

Var: $P(t)$ # фотосинтез

Param: $Q(t)$ # радиация

$T(t)$ # температура

$h(t)$ # время суток

Param: $Ca(h)$ # концентрация CO_2 в атмосфере от времени суток h

Var: $Ci(t \geq 64)$ # концентрация CO_2 в межклетниках

$Cc(t) \geq 64$ # концентрация CO_2 в хлоропластах

$A(t) \geq 0$ # ассимиляция CO_2

$Aqt(Q, T) \geq 0$ # зависимость ассимиляции от Q и T

$Acc(Cc) \geq 0$ # зависимость ассимиляции от Cc

$R(h) \in [0, 0.2]$; $R(0) = R(24)$ # дыхание от времени суток

Param: $Gs(t)$ # устьичная проводимость

Var: $Gm \in [0, 0.3]$ # проводимость мезофилла

EQ: $P = (Ca(h) - Ci) Gs \times 1.0816$ # закон Фика для устьичной проводимости

$P = (Ci - Cc) Gm \times 1.0816$ # закон Фика для мезофилла

$P = A - R(h)$ # фотосинтез = ассимиляция — дыхание

$A = Aqt(Q, T) Acc(Cc)$ # ассимиляция

$Aqt(0, T) = 0$ # при $Q = 0$ ассимиляция не идет

$Acc(360) = 1$ # нормировка

$d/dgCc(Acc(Cc)) \geq 0$ # Acc не убывает при росте концентрации Cc

$d/dgQ(Aqt(Q, T)) \geq 0$ # Aqt не убывает при росте концентрации Q

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барри Д. А., Даунтон У.Д.С. (1987) Зависимость фотосинтеза от факторов окружающей среды. *Фотосинтез. Т.2 (ред. Говинджи)*. М.: Мир, 273-364.
- Болондинский В.К., Виликайнен Л.М. (2014) Исследование световой зависимости фотосинтеза у карельской березы и березы повислой в условиях разной обеспеченности элементами минерального питания.

Труды Карельского научного центра РАН. Серия Экспериментальная биология. (5), 207-213.

Болондинский В.К., Кайбияйнен Л.К. (2003) Динамика фотосинтеза в сосновых древостоях *Физиология растений* **50**(1), 105-114.

Веселков Б.М., Тихов П.В. (1984) Связь транспорта воды по ксилеме с интенсивностью транспирации у сосны обыкновенной. *Физиология растений* (31), 1099-1107.

Голомазова Г.М. (1987) Влияние внешних факторов на фотосинтез хвойных. Красноярск: Изд-во Краснояр. ун-та, 120 с.

Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С., Иванчиков А.А., Морозова Р.М. (1977) *Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера*. Л.: Наука, 304 с.

Кайбияйнен Л.К. (1990) Экофизиология водного режима сосны и сосновых древостоев: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ им. Северцова АН СССР, 45 с.

Лайск А.Х. (1977) *Кинетика фотосинтеза и фотодыхания С₃-растений*. М.: Наука, 195 с.

Молчанов А.Г. (1983) *Экофизиологическое изучение продуктивности древостоев*. М.: Наука, 135 с.

Оя В.М., Расулов Б.Х. (1981) Двухканальная газометрическая аппаратура для исследования фотосинтеза листа в полевых условиях. *Физиология растений* (28), 887-895.

Соколов А.В., Болондинский В.К., Волошинов В.В. (2019а) Технология сбалансированной идентификации для выбора математической модели транспирации сосны. *Математическая биология и биоинформатика* **14**(2), 665-682.

Соколов А.В., Мамкин В.В., Авилов В.К., Тарасов Д.Л., Курбатова Ю.А., Ольчев А.В. (2019б) Применение метода сбалансированной идентификации для заполнения пропусков в рядах наблюдений за потоками CO₂ на сфагновом верховом болоте. *Компьютерные исследования и моделирование* **1**(11), 153-171.

Соколов А.В., Волошинов В.В. (2018) Выбор математической модели: баланс между сложностью и близостью к измерениям. *International J. Open Information Technologies* **6**(9), 33-41.

Тимохина А.В., Прокушкин А.С., Панов А.В. (2014) Суточная и сезонная динамика концентрации CO₂ и CH₄ в атмосфере над экосистемами Западной Сибири (Приенисейская часть). *Вестник КрасГАУ* (12), 83-88.

Цельникер Ю.Л. (1978) Физиологические основы теневыносливости древесных растений. Л.: Наука, 215 с.

Цельникер Ю.Л., Малкина И.С., Ковалев А.Г., Чмора С.Н., Мамаев В.В., Молчанов А.Г. (1993) *Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев*. М.: Наука, 256 с.

Щербатюк А.С., Русакова Л.В., Суворова Г.Г., Янькова Л.С. (1991) *Углекислый газообмен хвойных Предбалькалья*. Новосибирск: Наука, 134 с.

Campany C.E., Tjoelker M.G., Caemmerer von S., Duursma R.A. (2016) Coupled response of stomatal and mesophyll conductance to light enhances photosynthesis of

shade leaves under sunflecks. *Plant, Cell Environ* **39**(12), 2762-2773.

Eichelmann H., Laisk A. (1999) Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase content, assimilatory charge, and mesophyll conductance in leaves. *Plant Physiology* (119), 179-189.

Eichelmann H., Oja V., Rasulov B., Padu E., Bichele I., Pettai H., Niinemets Ü., Laisk A. (2004) Development of leaf photosynthetic parameters in *Betula pendula* Roth leaves: correlations with photosystem I density. *Plant Biology* (6), 307-318.

Flexas J., Diaz-Espejo A., Galmés J., Kaldenhoff R., Medrano H., Ribas-Carbo M. (2007) Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO₂ concentration around leaves. *Plant, Cell Environ* **30**(10), 1284-1298.

Flexas J., Galmés J., Gallé A., Gulias J., Pou A., Ribas-Carbo M., Tomas M., Medrano H. (2010) Improving water use efficiency in grapevines: potential physiological targets for biotechnological improvement. *Aust J Grape Wine Res* **16**(s1), 106-121.

Flexas J., Ribas-Carbo M., Diaz-Espejo A., Galmés J., Medrano H. (2008) Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. *Plant, Cell Environ* **31**(5), 602-621.

Grace J. (2000) The Carbon Cycle // *The Encyclopedia of Biodiversity*. 1, 609-628.

Hu J., Moore D.J.P., Riveros-Iregui D.A., Burns S.P., Monson R.K. (2010) Modeling whole-tree carbon assimilation rate using observed transpiration rates and needle sugar carbon isotope ratios. *New Phytol* **185**(4), 1000-1015.

IPCC (2013) *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the IPCC*. — Cambridge: Cambridge University Press, 1535 p.

Jarvis P.G. (1971) The estimation of resistances to carbon dioxide transfer. *Plant photosynthetic production manual of methods* (ed. Sestak Z., Catsky J., Jarvis P.G.), 566-631.

Klein T., Rotenberg E., Tatarinov F., Yakir D. (2015) Association between sap flow-derived and eddy covariance-derived measurements of forest canopy CO₂ uptake. *New Phytol* **209**(1), 436-446.

Laisk A., Loreto F. (1996) Determining photosynthetic parameters from leaf CO₂ exchange and chlorophyll fluorescence. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase specificity factor, dark respiration in the light, excitation distribution between photosystems, alternative electron transport rate, and mesophyll diffusion resistance. *Plant Physiology* (110), 903-912.

Laisk A., Oja V. (1998) Dynamics of leaf photosynthesis. Rapid-response measurements and their interpretations. *Techniques in Plant Sciences* (1), 1-160.

Lloyd J., Shibistova O., Zolotoukhine D. (2002) Seasonal and annual variations in the photosynthetic productivity and carbon balance of a central Siberian pine forest. *Tellus* (54 B), 590-610.

- Loreto F., Tsonev T., Centritto M. (2009) The impact of blue light on leaf mesophyll conductance. *J Exp Bot* **60**(8), 2283-2290.
- Moldau H., Kull O. (1993) Differential susceptibility of mesophyll CO₂ exchange to ozone in soil- or sand-grown *Phaseolus vulgaris* L. plants. *Photosynthetica* (28), 37-44.
- Perttu K., Bischof W., Grip H., Jansson P.-E., Lindgren Å., Lindroth A., Norén B. (1980) Micrometeorology and hydrology of pine forest ecosystems. I. Field studies. Structure and Function of Northern Coniferous Forests. *Ecol. Bull. (Stockholm)* (32), 75-121.
- Peters G.P., Marland G., Quere Le (2012) Rapid growth in CO₂ emissions after the 2008–2009 global financial crisis. *Nature Climate Change* (2), 2-4.
- Sukhoroslov O., Volkov S., Afanasiev A. (2015) A Web-Based Platform for Publication and Distributed Execution of Computing Applications // 14th International Symposium on Parallel and Distributed Computing (ISPDC). IEEE, pp. 175-184.
- Sokolov A.V., Voloshinov V.V. (2019) Balanced Identification as an Intersection of Optimization and Distributed Computing, <https://arxiv.org/pdf/1907.13444.pdf>
- Stangl Z.R., Tarvainen L., Wallin G., Ubierna N., Rantfors M., Marshall J.D. (2019) Diurnal variation in mesophyll conductance and its influence on modelled water use efficiency in a mature boreal *Pinus sylvestris* stand. *Photosynth Res.* (141), 53-63. <https://doi.org/10.1007/s11120-019-00642-9>
- Ubierna N., Marshall J.D. (2011) Estimation of canopy average mesophyll conductance using $\delta^{13}\text{C}$ of phloem contents. *Plant, Cell Environ* **34**(9), 1521-1535.
- Warren C.R. (2008) Does growth temperature affect the temperature responses of photosynthesis and internal conductance to CO₂? A test with *Eucalyptus regnans*. *Tree Physiol* **28**(1), 11-19.