

DOI: 10.58168/TBiEc2025_94-99

УДК 630*907.1

**ПРИМЕНЕНИЕ ПАКЕТА PHOTOSYNTHESIS ДЛЯ МОДЕЛИРОВАНИЯ
ПРОЦЕССОВ ФОТОСИНТЕЗА РАСТЕНИЙ В ПРОГРАММНОЙ СРЕДЕ R**
APPLICATION OF THE PHOTOSYNTHESIS PACKAGE FOR MODELING PLANT
PHOTOSYNTHESIS PROCESSES IN THE R SOFTWARE ENVIRONMENT

Жужукин К.В., к.т.н., старший преподаватель ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», Воронеж, Россия.

Zhuzhukin K.V., candidate of Technical Sciences, lecturer, Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov, Voronezh, Russia

Евлаков П.М., к.б.н., заведующий лабораторией ПЦР анализа НИИ ИТЛК ВГЛУ, ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова», Воронеж, Россия.

Evlakov P.M., candidate of Biological Sciences, Head of the Laboratory of PCR Analysis at the Scientific Research Institute of ITLK VGLTU, Voronezh State Forestry Engineering University named after G.F. Morozov, Voronezh, Russia.

Аннотация: в данной статье представлено краткое описание модели фотосинтеза для C_3 растений, разработанная Грэмом Фаргухаром, Сюзанной фон Кеммерер и Джозефом Берри, которая призвана помочь в интерпретации измерений газообмена в процессе ассимиляции углекислого газа листьями и представлении C_3 фотосинтеза в контексте других систем, таких как регуляция устьицами и функция концентрации углекислого газа при C_4 фотосинтезе. Модель способна прогнозировать стационарные скорости ассимиляции CO_2 при различных условиях окружающей среды, включая интенсивность света, температуру, концентрации CO_2 и O_2 , основываясь на кинетических характеристиках основного фермента фотосинтеза Рубиско. Модель может использоваться для оценки активности Рубиско в условиях *in vivo* и способности хлоропласта переносить электроны.

Abstract: this paper presents a brief description of a model of photosynthesis for C_3 plants developed by Graham Farquhar, Susanna von Kemmerer and Joseph Berry, which is designed to aid in the interpretation of gas exchange measurements during leaf CO_2 assimilation and to represent C_3 photosynthesis in the context of other systems such as stomatal regulation and the CO_2 concentration function of C_4 photosynthesis. The model is able to predict steady-state rates of CO_2 assimilation under a variety of environmental conditions including light intensity, temperature, CO_2 and O_2 concentrations based on the kinetics of the key photosynthetic enzyme Rubisco. The model can be used to estimate *in vivo* Rubisco activity and chloroplast electron transfer capacity.

Ключевые слова: фотосинтетическая продуктивность, интенсивность видимого фотосинтеза, транспирация, фотосинтетически активная радиация, моделирование.

Keywords: photosynthetic productivity, intensity of visible photosynthesis, transpiration, photosynthetically active radiation, modeling.

Фотосинтез, являясь ключевым экологическим фактором, формирующим среду в биосфере, находится в непосредственной зависимости от различных внешних условий. Понимание этих взаимосвязей имеет важное значение для эффективного регулирования фотосинтетических процессов и повышения продуктивности в разных природно-климатических зонах сельскохозяйственного производства [1]. Интенсивность фотосинтеза – важный показатель активности темновой фазы фотосинтеза, показывающий скорость поглощения углекислого газа листьями. Модель способна прогнозировать стационарные скорости ассимиляции CO_2 при различных условиях окружающей среды, включая интенсивность света, температуру, концентрации CO_2 и O_2 , основываясь на кинетических характеристиках основного фермента фотосинтеза Рубиско.

Чистая скорость ассимиляции в данной модели определяется при помощи формулы 1.

$$A = V_c - 0.5V_0 - R_d, \quad (1)$$

где A – чистая скорость ассимиляции CO_2 ;

V_c и V_0 – скорости карбоксилазы и оксигеназы Рубиско;

R_d – дневное дыхание, включающие высвобождение митохондриальных CO_2 , происходящее при освещении, отличном от фотодыхания.

Это уравнение (1) можно записать в другом виде (2):

$$A = V_c(1 - 0.5\phi) - R_d, \quad (2)$$

где ϕ – отношение скоростей оксигенации к карбоксилированию V_c/V_0 .

Отношение скорости оксигенации к скорости карбоксилирования ϕ определяется исключительно кинетическими константами Рубиско:

$$\phi = \frac{V_0}{V_c} = \left(\frac{1}{S_c} \right) \frac{O}{C} = \left(\frac{V_{0max}}{K_o} \frac{K_c}{V_{cmax}} \right) \frac{O}{C} \quad (3)$$

где S_c – относительная специфичность Рубиско;

C и O – pCO_2 и pO_2 хлоропласта;

V_{cmax} , V_{0max} , K_c и K_o — максимальные скорости и константы Михаэлиса-Ментен карбоксилирования и оксигенации соответственно.

При подстановке в уравнение 2, $R_d = 0$, $A = 0$ при $\phi = 2$. Хлоропласт pCO_2 , при котором это происходит, получил название Γ^* [645], и из приведенного выше уравнения следует, что проверка уравнения (3) показывает, что

$$\Gamma^* = \frac{0.5O}{S_c} = \gamma * O \quad (4)$$

и

$$\phi = \frac{2\Gamma^*}{C} \quad (5)$$

Подставив значения в уравнения 3 можем увидеть, что

$$A = (1 - \Gamma^*/C)V_c - R_d \quad (6)$$

Скорость фотодыхания (V_{phr}) равна половине скорости оксигенации и определяется как $(\Gamma^*/C)V_c$ и может быть рассчитана на основе измерений газообмена по следующему уравнению 8:

$$V_{phr} = \frac{\Gamma^*}{C - \Gamma^*} (A + R_d) \quad (7)$$

Поскольку O_2 конкурентно ингибирует рибулозо-бифосфат карбоксилирование по отношению к CO_2 , скорость насыщенного рибулозо-бифосфат карбоксилирования определяется выражением 9

$$W_c = \frac{C V_{c \max}}{C + K_c(1 + \frac{O}{K_o})} \quad (8)$$

Используя выражение 9 и подставив V_c в выражение 7 получим

$$A_c = \frac{(C - \Gamma^*) V_{c \max}}{C + K_c(1 + \frac{O}{K_o})} - R_d \quad (9)$$

Скорость регенерации рибулозо-бифосфат карбоксилазы, ограниченная транспортом электронов, определяется выражением 11.

$$W_j = \frac{J}{(4 + \frac{8\Gamma^*}{C})} \quad (10)$$

Заменив W_j на V_c в уравнении (7) дает выражение для скорости ассимиляции CO_2 , ограниченной регенерацией рибулозо-бифосфат (или транспортом электронов):

$$A_j = \frac{(C - \Gamma^*)J}{4C + 8\Gamma^*} - R_d \quad (11)$$

Для связи потенциальной скорости транспорта электронов J с облучением используется следующее эмпирическое уравнение [646]:

$$\theta J^2 - J(I_2 + J_{\max}) + I_2 J_{\max} = 0 \quad (12)$$

где I_2 — полезный свет, поглощаемый фотосистемой II;

$J_{\max}$ — максимальная скорость транспорта электронов,

θ — эмпирический коэффициент кривизны (0,7).

I_2 связан с падающим излучением I следующим соотношением (формула 14).

$$I_2 = I \cdot abs \cdot \frac{1-f}{2} \quad (13)$$

Поглощение солнечного света (abs) листьев обычно составляет около 0,85, а f используется для поправки на спектральное качество света ($f \sim 0,15$). Знаменатель 2 равен 2, поскольку мы предполагаем, что половина поглощенного света должна достичь каждой фотосистемы. Уравнение можно решить относительно J следующим образом (формула 14).

$$J = \frac{I_2 + J_{\max} - \sqrt{(I_2 + J_{\max})^2 - 4\theta I_2 J_{\max}}}{2\theta} \quad (14)$$

При высоком парциальном давлении CO_2 , особенно в сочетании с высокой освещенностью или низким парциальным давлением O_2 или при низких температурах, скорость ассимиляции CO_2 иногда может ограничиваться скоростью, с которой триозофосфаты используются в синтезе крахмала и сахарозы. Тогда

$$W_p = \frac{3T_p}{1 - \frac{\Gamma^*}{C}} \quad (15)$$

Скорость ассимиляции CO_2 определяется выражением 17.

$$A_p = 3T_p - R_d \quad (16)$$

где T_p — скорость поступления неорганического фосфата в хлоропласт и равна скорости экспорта триозофосфата из хлоропласта. В этих условиях A нечувствительно к изменениям парциального давления CO_2 и O_2 .

Уравнения 9,11,16 описывают базовую модель C_3 (18).

$$A = (1 - \Gamma^* / C) \cdot \min \{W_c, W_j, W_p\} - R_d \quad (17)$$

Или используя выражения 10, 12, 17 когда $C > \Gamma^*$

$$A = \min \{A_c, A_j, A_p\} \quad (18)$$

Также модель учитывает параметры и их температурные зависимости. В зависимости от применения модели большинство значений параметров могут быть присвоены априори, оставляя только $V_{c\max}$, $J_{\max}$ и g_i (проводимость диффузии CO_2 из межклеточного воздушного пространства в хлоропласт. Модель учитывает ряд параметров, которые определяют условия функционирования листа растения. Эти параметры включают в себя, например, максимальный объем CO_2 , который может быть использован для фотосинтеза $V_{c\max}$, максимальную скорость фотосинтеза $J_{\max}$ и проводимость диффузии CO_2 из межклеточного воздушного пространства в хлоропласты g_i .

В зависимости от условий применения модели, значения большинства параметров могут быть определены заранее на основе известных или предполагаемых значений. Например, значение $V_{c\max}$ может быть определено на основе знаний о максимальном объеме CO_2 , которое может быть использовано для фотосинтеза в данном типе растений.

Однако, некоторые параметры, такие как g_i , могут потребовать переопределения или уточнения на основе экспериментальных данных или наблюдений. Это связано с тем, что проводимость диффузии CO_2 зависит от множества факторов, таких как структура и размер клеток, температура, влажность и т.д., которые могут варьироваться в зависимости от конкретных условий эксперимента или окружающей среды. Таким образом, модель позволяет учесть различные параметры и их зависимости от температуры, влажности и других факторов, что делает ее более точной и применимой к широкому спектру условий.

Кинетические константы *Rubisco* одинаковы у C_3 видов, и обычно используются одни и те же K_c , K_o и S_o для всех C_3 видов высших растений.

Температурная зависимость кинетических констант может быть описана функцией Аррениуса вида (19).

$$Parameter(T) = Parameter(25^\circ\text{C}) \times \exp \exp \left[\frac{(t-25)E}{298R(273+t)} \right] \quad (19)$$

Зависимость $J_{\max}$ от температуры была оценена *in vitro* для определения параметров E , S , H в следующем выражении (20)

$$J_{max} = J_{max}(25\text{ }^{\circ}\text{C}) \exp \exp \left(\frac{(T-298)E}{298RT} \right) * \frac{\left[1 + \exp \exp \left(\frac{298S-H}{298R} \right) \right]}{\left[1 + \exp \exp \left(\frac{ST-H}{RT} \right) \right]} \quad (20)$$

Для определения оптимальной температуры используется выражение 21

$$T_{opt} = H \left[S + R \ln \ln \left(\frac{H}{E} - 1 \right) \right] \quad (21)$$

Уравнения (20) и (21) могут быть использованы совместно для построения кривых температурного отклика при измерениях скорости переноса электронов *in vivo* или *in vitro* уравнение 22.

$$J(t_L) = J(t_0) e^{-\left(\frac{t_L - t_0}{\Omega}\right)^2} \quad (22)$$

где t_L – температура листа ($^{\circ}\text{C}$);

$J(t_0)$ – скорость переноса электронов при оптимальной температуре; t_0 ,

Ω – разница в температуре от t_0 , при которой J падает до e^{-1} (0,37) от своего значения при t_0 .

Уравнение 23 для активации Рубиско в зависимости от температуры листьев:

$$a_R = \frac{1}{1 + e^{0.3(T_1 - S_2)}} \quad (23)$$

где a_R — активная доля Рубиско;

S_2 — температура, при которой половина Рубиско неактивна (варьируется от 303 К для хвойных с игольчатыми листьями до 313 К для тропических вечнозеленых деревьев)

Связь между A и g_i определяется выражением 24:

$$A = g_i(C_i - C_c) \quad (24)$$

При подстановке в уравнение 25 выражения A_c (10) и A_j (12) получаем 25 и 26.

$$A_c^2 - A_c \{ g_i(C_i + K_c(1 + O/K_o)) + V_{c\max} + R_d \} + g_i \{ V_{c\max}(C_i - \Gamma^*) - R_d(C_i + K_c(1 + O/K_o)) \} = 0 \quad (25)$$

$$A_j^2 - A_c \left\{ g_i(C_i + 2\Gamma^*) + \frac{J}{4} + R_d \right\} + g_i \left\{ \frac{(C_i - \Gamma^*)J}{4} - R_d(C_i + 2\Gamma^*) \right\} = 0 \quad (26)$$

Наличие значительного сопротивления внутренней диффузии CO_2 влияет как на количественную зависимость между скоростью усвоения CO_2 и максимальной активностью Rubisco, так и на форму кривой реакции на CO_2 . Внутренняя проводимость по CO_2 может быть оценена различными способами, в том числе путем одновременных измерений изотопной дискриминации углерода комбинированных измерений флуоресценции хлорофилла и газообмена.

Описанная здесь модель фотосинтеза обеспечивает количественную основу, которую можно использовать в качестве исследовательского инструмента для разработки и интерпретации как полевых, так и лабораторных экспериментов. Исследования как *in vivo*, так и *in vitro* дали нам информацию о параметризации скорости усвоения CO_2 , ограниченной Rubisco, а исследования с трансгенными растениями с мутантными Rubisco показали прогностическую силу этой модели в этом отношении.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации №1023013000020-6.4.1.2 «Отбор хозяйственно ценных и

устойчивых к изменению климата древесных культур, отличающихся высокой биологической продуктивностью и потенциалом секвестрации с учетом региональных почвенно-климатических особенностей для реализации климатических проектов (FZUR-2023-0002).

Список литературы

1. Смасhevский, Н.Д. Экология фотосинтеза / Н.Д. Смасhevский // Экология фотосинтеза. – Астрахань: Астраханский вестник экологического образования, 2014. – №. 2 (28). – С. 165-180. – ISBN 978-5-9926-0987-5.
2. Farquhar, G. D. An empirical model of stomatal conductance / G. D. Farquhar, S. C. Wong // Functional Plant Biology. – 1984. – Vol. 11. – No. 3. – P. 191-210.
3. Ögren E. Photosynthetic light–response curves: I. The influence of CO₂ partial pressure and leaf inversion / E. Ögren, J. R. Evans // Planta. – 1993. – Vol. 189. – No. 2. – С. 182–190.

References

1. Smashevsky, N.D. Ecology of photosynthesis / N.D. Smashevsky // Ecology of photosynthesis. - Astrakhan: Astrakhan Bulletin of Environmental Education, 2014. - No. 2 (28). - P. 165-180. - ISBN 978-5-9926-0987-5.
2. Farquhar, G. D. An empirical model of stomatal conductance / G. D. Farquhar, S. C. Wong // Functional Plant Biology. - 1984. - Vol. 11. - No. 3. - P. 191-210.
3. Ögren E. Photosynthetic light–response curves: I. The influence of CO₂ partial pressure and leaf inversion / E. Ögren, J. R. Evans // Planta. - 1993. - Vol. 189. – No. 2. – pp. 182–190.