

УДК 63:581.132

А.М. Польовий, д.г.н., проф.

Одеський державний екологічний університет

**МОДЕЛЮВАННЯ ВПЛИВУ ПІДВИЩЕННЯ КОНЦЕНТРАЦІЇ CO<sub>2</sub> В АТМОСФЕРІ НА ФОТОСИНТЕЗ ЗЕЛЕНОГО ЛИСТКА**

*Розглядається вплив зміни вмісту CO<sub>2</sub> в атмосфері на інтенсивність фотосинтезу зеленого листка в умовах різної щільності потоку фотосинтетично активної радіації (ФАР).*

**Ключові слова:** листок, концентрація CO<sub>2</sub> приземного шару, швидкість вітру, сонячна радіація, температура повітря, світлова крива фотосинтезу, вуглекислотна крива фотосинтезу, продукційний процес.

**Вступ.** Останні десятиліття характерним є постійно зростаюча увага до проблеми підвищення концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері. В рамках сучасної теорії продукційного процесу рослин CO<sub>2</sub> є найважливішим аргументом функції фотосинтезу листка, який в значній мірі визначає інтенсивність фотосинтезу і сумарну продуктивність будь-якого рослинного організму. В зв'язку з цим виконання експериментальних досліджень, пов'язаних з впливом зміни концентрації вуглекислого газу на інтенсивність фотосинтезу, побудова адекватних кількісних залежностей, становлять інтерес для динамічного моделювання продукційного процесу сільськогосподарських рослин, отримання кількісних характеристик реакції рослин на ці зміни.

**Основною метою дослідження** є оцінка впливу збільшення концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері на інтенсивність фотосинтезу зеленого листка.

**Результати дослідження та їх аналіз.** Встановлено [3], що в оптимальних умовах освітлення й температури інтенсивність фотосинтезу листя рослин при підвищенні концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері до 0,10–0,20 % зростає в 2-4 рази. Ця властивість рослин, що встановлена в короткочасних вимірах газообміну листка при різних концентраціях CO<sub>2</sub>, дає унікальну можливість вивчення взаємодії фотосинтезу й росту в системі цілої рослини, впливу надлишку асимілятів на активність і властивості фотосинтетичного апарату, взаємозв'язку інтенсивності фотосинтезу і продуктивності, в експериментах із тривалим вирощуванням рослин в атмосфері з підвищеним вмістом вуглекислого газу.

В наш час уже не викликає сумніву те, що збагачення атмосфери вуглекислим газом збільшує загальну і господарську продуктивність рослин внаслідок посилення їхнього фотосинтезу. Суперечливі дані отримані по реакції на цей фактор лише тих рослин, фотосинтез яких слабо відбивається на підвищення концентрації CO<sub>2</sub>.

Докладний статистичний аналіз існуючих робіт, присвячений вивченню впливу підвищених концентрацій CO<sub>2</sub> на продуктивність сільськогосподарських культур і деяких представників природної рослинності, виконав Кімбалл, використовуючи дані 70 публікацій [6]. Частина з них характеризує господарську продуктивність культурних рослин, інші – вплив збагачення CO<sub>2</sub> протягом визначеного періоду часу (протягом 21-57 днів для культурних видів і від 35-45 днів до 12 місяців для видів природної трав'янистої та деревної рослинності) на суху біомасу рослин. Для уніфікації результатів автор розраховував співвідношення продуктивності дослідних (при збагаченні вуглекислим газом) і контрольних рослин (при нормальній концентрації CO<sub>2</sub>). Для сільськогосподарських культур, крім квіткових рослин, отримані значення співвідношення господарського урожаю, які дорівнюють 1.23, 1.32, 1.42, 1.54 і 1.52

відповідно для плодових і овочевих культур. Для зернових, зернобобових і коренеплодів дане співвідношення складає в середньому близько 1,60.

Було зроблено висновок, що подвоєння концентрації  $\text{CO}_2$  у земній атмосфері може призвести до підвищення продуктивності сільськогосподарських культур у середньому на 33 %. Однак до цієї оцінки варто відноситися критично оскільки більшість опублікованих даних отримано в умовах штучного клімату, на обмеженій кількості видів рослин, оцінка зроблена без врахування внеску кожної культури у світові продовольчі ресурси, а фактичні межі варіювання експериментальних даних поки дуже великі, причини яких залишаються без досить задовільного пояснення. Саме тому потрібні системні фізіологічні дослідження реакції рослин на різні рівні вмісту  $\text{CO}_2$  в атмосфері для розкриття механізмів, які лежать в його основі.

Найбільш однозначною реакцією рослин на тривале вирощування в атмосфері з підвищеним вмістом  $\text{CO}_2$  є збільшення площі їхньої листкової поверхні, зменшення співвідношення площі листя до сухої маси рослини (відносної площі листя рослини), зростання відносної швидкості росту сухої біомаси, але в основному тільки у початковий період вегетації, і значення чистої продуктивності фотосинтезу. У злаків із підвищеним вмістом  $\text{CO}_2$  в атмосфері зростає кількість бокових стебел [12]. В роботі [5] показано, що вплив  $\text{CO}_2$  на площу листя істотно залежить від температурного режиму вирощування рослин. Площа листя соняшника на 30-й день після сходів під дією подвоєння концентрації  $\text{CO}_2$  (до 660 мкл/л) при температурі день/ніч 23-28 °C зростала в 1.14, а при 14–19 °C – 1,6 раз.

Вивчалася реакція рослин на підвищення концентрації  $\text{CO}_2$  при вільному розміщенні в умовах поступового висушування ґрунту (без поливу). Найбільше збільшення площі листкової поверхні рослини у період досягнення максимальної транспірації спостерігалось у люцерни (у 1,75 раз) і пшениці (у 1,68 раз). Найменше у кукурудзи, сорго й амаранту, площа листя зростала відповідно у 1,40; 1,29 і 1,15 раз. На результати дослідів безсумнівно вплинуло більш сильне гальмування росту листя водним дефіцитом на контролі і, очевидно, видова специфіка реакції рослин на наростання водного стресу при різних концентраціях  $\text{CO}_2$ .

Незважаючи на збільшення площі листкової поверхні та рослини, збагачення атмосфери вуглекислотою призводить до значного зменшення відношення площі листя до сухої маси рослини.

Одночасно співвідношення маси листя та маси рослин (відносна площа листя) є показником, який майже не залежить від концентрації  $\text{CO}_2$ , оскільки в атмосфері з підвищенням  $\text{CO}_2$  як правило зростає щільність листя. У дослідах під впливом збагачення атмосфери вуглекислотою відзначається підвищення величини чистої продуктивності фотосинтезу (ЧПФ), особливо значне на початку вегетації [8, 10, 11]. Збільшення чистої продуктивності фотосинтезу в атмосфері з підвищеним вмістом  $\text{CO}_2$  свідчить про посилення фотосинтезу рослин у цих умовах. Зниження ефекту збагачення  $\text{CO}_2$  на цей показник протягом онтогенезу може бути зумовлене поступовим уповільненням активності фотосинтетичного апарату надлишком асимілятів. Однак не менш важливу роль має зниження середньої інтенсивності фотосинтезу листя рослини внаслідок їхнього взаємного затінення, а також підвищення витрат на дихання [13].

В роботі [9] наводяться узагальнені дані про реакцію рослин на збільшення  $\text{CO}_2$  в атмосфері (табл.1) у вигляді відношення  $E$  інтенсивності фотосинтезу листка, розрахованої в чисельному експерименті  $\Phi_{\text{екс}}$  при підвищеному вмісті  $\text{CO}_2$  в повітрі, до інтенсивності фотосинтезу листка  $\Phi_{200}$  за умови концентрації  $\text{CO}_2$  у повітрі на рівні 200 ppm ( $E = \Phi_{\text{екс}} / \Phi_{200}$ ).

Як видно з даних табл.1, величина відношення  $E$  коливається в досить широкому інтервалі. Досить вірогідно, що хоча ефект збагачення атмосфери вуглекислим газом

для продуктивності рослин завжди позитивний, однак його величина змінюється в широких межах і визначається, насамперед, ступенем детермінованості вегетативного росту генотипу і зовнішніми умовами (світловим і температурним режимами, генетичною взаємодією рослин і т.п.).

Таблиця 1 – Порівняння ефекту зміни інтенсивності фотосинтезу при збільшенні концентрації CO<sub>2</sub> у повітрі [9]

Рослина	Інтенсивність ФАР, Вт/м <sup>2</sup>	Концентрація CO <sub>2</sub> , ppm		E
		низька	висока	
Модель C <sub>3</sub> листка	400	200	800	3,7
Томати	150	200	800	3,2
Пшениця	300	200	500	2,6
Цукровий буряк	300	200	800	2,5
Соняшник	116	200	800	1,7
Гвоздика	450	200	800	2,2
Цукровий очерет	380	200	800	2,8

Процес фотосинтезу в листках підрозділяється на два етапи: дифузія молекул CO<sub>2</sub> з повітря до центрів карбоксилування у клітині та біохімічний цикл фотосинтезу в хлоропластах. Відповідно цьому існують два типи моделей фотосинтезу листка: дифузійні моделі фотосинтезу листка та моделі біохімічного циклу газообміну CO<sub>2</sub> всередині листка.

До першого типу моделей відноситься модель Гаастра [4] для опису дифузії молекул CO<sub>2</sub> у листок, яка записується у вигляді

$$\Phi_L = \frac{C_0 - C_{Cl}}{r_a + r_s + r_m}, \quad (1)$$

де  $C_0$  і  $C_{Cl}$  – концентрація CO<sub>2</sub> (м CO<sub>2</sub>/см<sup>3</sup>) відповідно у зовнішньому повітрі й поблизу хлоропластів;

$r_a$ ,  $r_s$ ,  $r_m$  – дифузійні опори для молекул CO<sub>2</sub> відповідно в примежовому шарі листка, устячках і клітинах мезофілу.

Біохімічний цикл газообміну CO<sub>2</sub> всередині листка описує модель Монсі та Саєкі [7]

$$\Phi_L(Q_\Phi) = \frac{\Phi_{\max} Q_\Phi}{\Phi_{\max} / a_\Phi + Q_\Phi}, \quad (2)$$

де  $a_\Phi$  – нахил світлової кривої фотосинтезу при малій інтенсивності ФАР, тобто  $a_\Phi = \Phi_L/Q_\Phi$  при  $Q_\Phi \rightarrow 0$ ;  $\Phi_{\max}$  – насичена інтенсивність фотосинтезу;  $Q_\Phi$  – інтенсивність ФАР.

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

$$\Phi_L = \frac{1}{\frac{r_c}{C_C} + \frac{1}{a_\Phi I_{\Phi AP}} + \sum \frac{1}{A_0 k_i x_i}}, \quad (3)$$

де  $A_0$  – резерв акцептора CO<sub>2</sub>;  $x_i$  – кількість  $i$ -го ферменту, який бере участь у реакції карбоксилування зі швидкістю  $k_i$ .

Слід зазначити, що більший інтерес для вирішення задачі оцінки ефекту збільшення вмісту CO<sub>2</sub> в атмосфері складають моделі фотосинтезу листка, в яких

враховуються як процеси дифузії  $\text{CO}_2$  в листок, так і біохімічний цикл фотосинтезу в припущенні, що устячковий опір є постійною величиною. До таких моделей відноситься модель, яка запропонована у роботі З.Н. Біхеле, Х.А. Молдау, Ю.К. Росса [1]. В цій моделі на першому етапі – дифузія молекул  $\text{CO}_2$  з повітря до центрів карбоксилювання в клітині описується законами біофізики, а на другому етапі – біохімічний цикл фотосинтезу в хлоропластах описується законами фотобіології та біохімії

$$\Phi_L = \frac{1}{\frac{1}{\Phi_m} + \frac{1}{\chi_{\Phi} a_{\Phi} I_{\Phi}} + \frac{r_{ac} + r_{sc} + r_m}{c_A}}, \quad (4)$$

де  $\Phi_m$  – потенційний фотосинтез,

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

$a_{\Phi}$  – нахил світлової кривої фотосинтезу;  $I_{\Phi}$  – інтенсивність ФАР;  $\chi_{\Phi}$  – коефіцієнт поглинання листком ФАР;  $r_{mx}$  – ефективний опір карбоксилювання.

Таким чином формула (3) поєднує залежність фотосинтезу зеленого листка від радіації, концентрації  $\text{CO}_2$  і від дифузійних опорів, що дозволяє в чисельних експериментах дослідити питання про ефективність утилізації сонячної енергії в залежності від різних коливань концентрації  $\text{CO}_2$  в атмосфері, щільності потоку ФАР та турбулентного режиму.

Нами при дослідженні розглядалися умови, які характеризуються оптимальною температурою повітря (25 °С) та оптимальним вологозабезпеченням (запаси продуктивної вологи в шарі ґрунту 0–100 см становлять 0,75 найменшої вологоємності в цьому шарі).

При невисоких швидкостях вітру спостерігається найбільший опір примежового шару зеленого листка дифузії  $\text{CO}_2$  (рис. 1). Найбільш значний він при швидкостях вітру до 0,5 м/с. При подальшому збільшенні швидкості вітру опір примежового шару листка суттєво зменшується. При швидкості вітру 2 – 2,5 м/с він в п'ять разів менший, ніж при швидкості 0,2 м/с. Збільшення швидкості вітру більше 3 – 4 м/с незначною мірою зменшує опір примежового шару листка.

Результати розрахунків показують (рис. 2), що найменш сприятливими умовами для газообміну листка є поєднання малих швидкостей вітру з низькими концентраціями  $\text{CO}_2$  в повітрі. Збільшення швидкості вітру при малій концентрації  $\text{CO}_2$  дає позитивний ефект, а одночасне зростання швидкості вітру та концентрації  $\text{CO}_2$  в повітрі призводить до значного підвищення рівня інтенсивності фотосинтезу листка. Так, при швидкості вітру 5 м/с та зростанні концентрації  $\text{CO}_2$  в повітрі з 200 ppm до 800 ppm інтенсивність фотосинтезу листка зростає в 1,47 разу. Отримана нами величина зміни інтенсивності фотосинтезу задовільно співпадає з наведеними в табл. 1 даними, які характеризують зміну рівня фотосинтезу в залежності від зростання концентрації  $\text{CO}_2$  у повітрі. Деякі розходження пояснюються різними умовами проведення досліджень та розрахунків, частково рівнем температури повітря, умовами зволоження та турбулентного режиму.

За всіх умов збільшення концентрації  $\text{CO}_2$  в повітрі викликає підвищення інтенсивності газообміну (рис. 3). Розрахунки виконані при умовах: оптимальна температура повітря, оптимальні умови вологозабезпечення, щільність потоку ФАР 400 Вт/м<sup>2</sup>, швидкість вітру 0,5 м/с. Вуглекислотна крива фотосинтезу надає уяву про залежність інтенсивності фотосинтезу зеленого листка від концентрації  $\text{CO}_2$  в атмосфері. Параметри цієї кривої характеризуються нахилом вуглекислотної кривої фотосинтезу при малій концентрації  $\text{CO}_2$  в повітрі, тобто  $a_C = \Phi_L/C_A$  при  $C_A \rightarrow 0$ , та величиною насиченої інтенсивності фотосинтезу  $\Phi_{\max}$  при  $C_A \rightarrow \infty$ .

Особливо стрімке зростання інтенсивності фотосинтезу листка спостерігається при збільшенні концентрації CO<sub>2</sub> від 100–200 до 400 ppm.

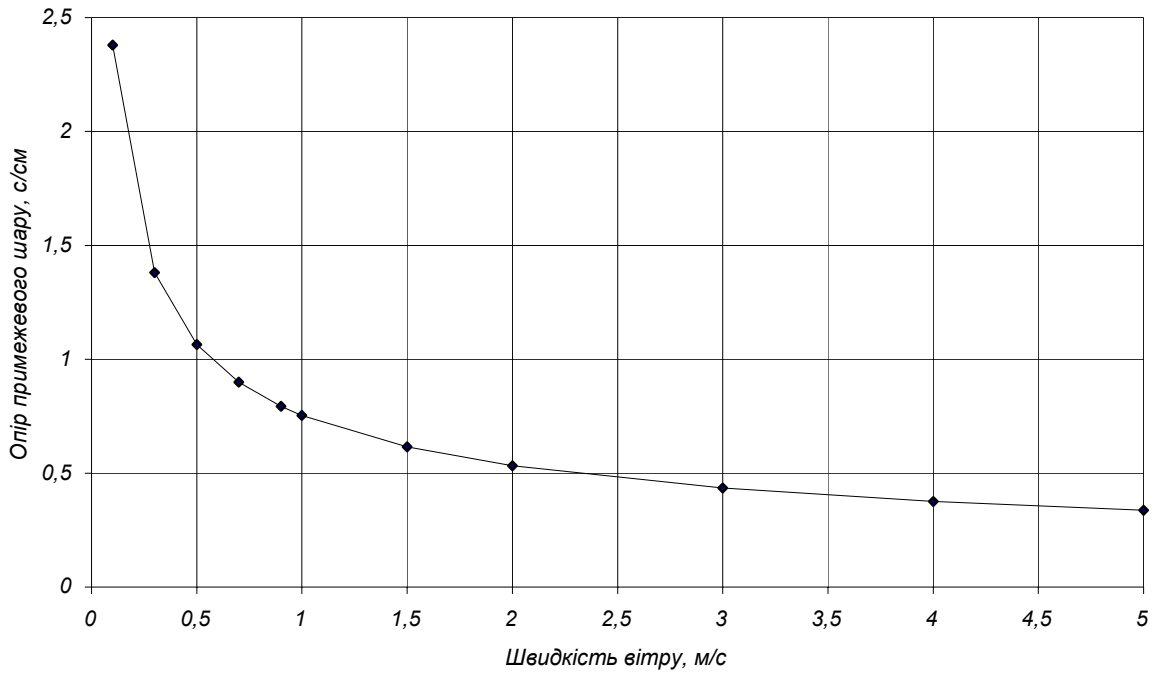


Рис. 1 – Залежність опору примежевого шару зеленого листка дифузії CO<sub>2</sub> від швидкості вітру.

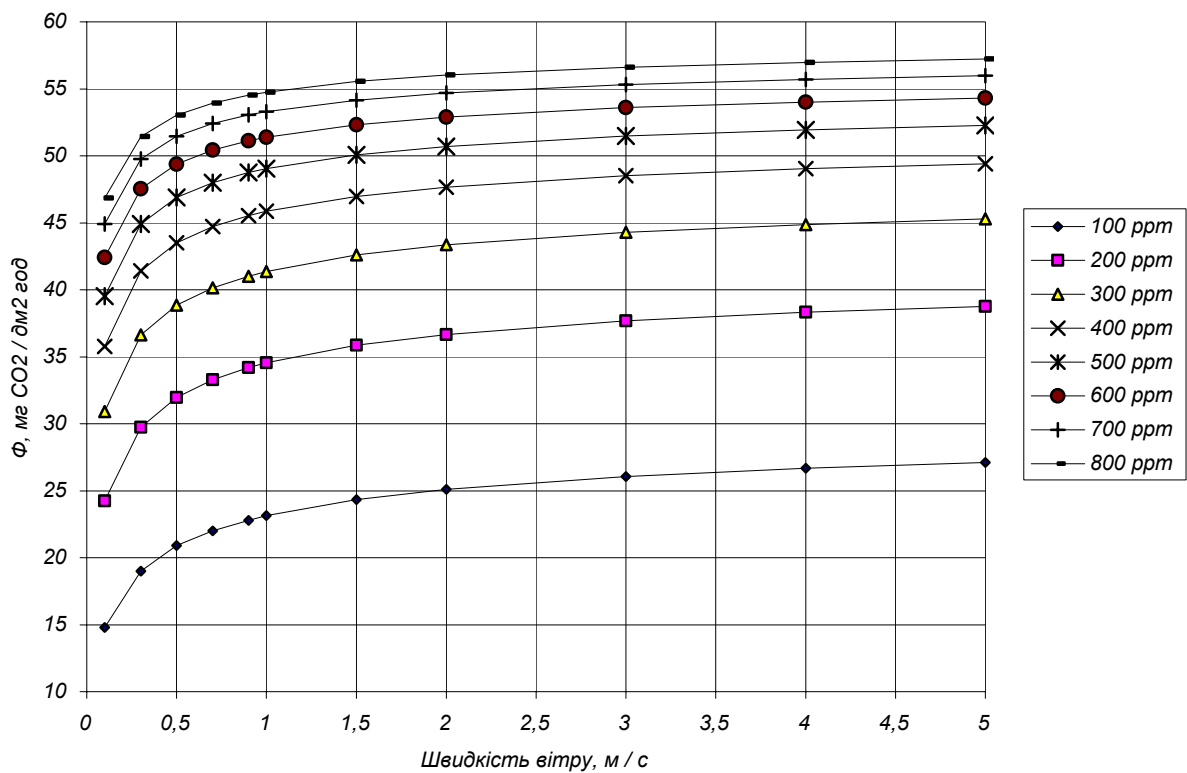


Рис.2 – Залежність інтенсивності фотосинтезу зеленого листка (Φ) від швидкості вітру при різній концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері.

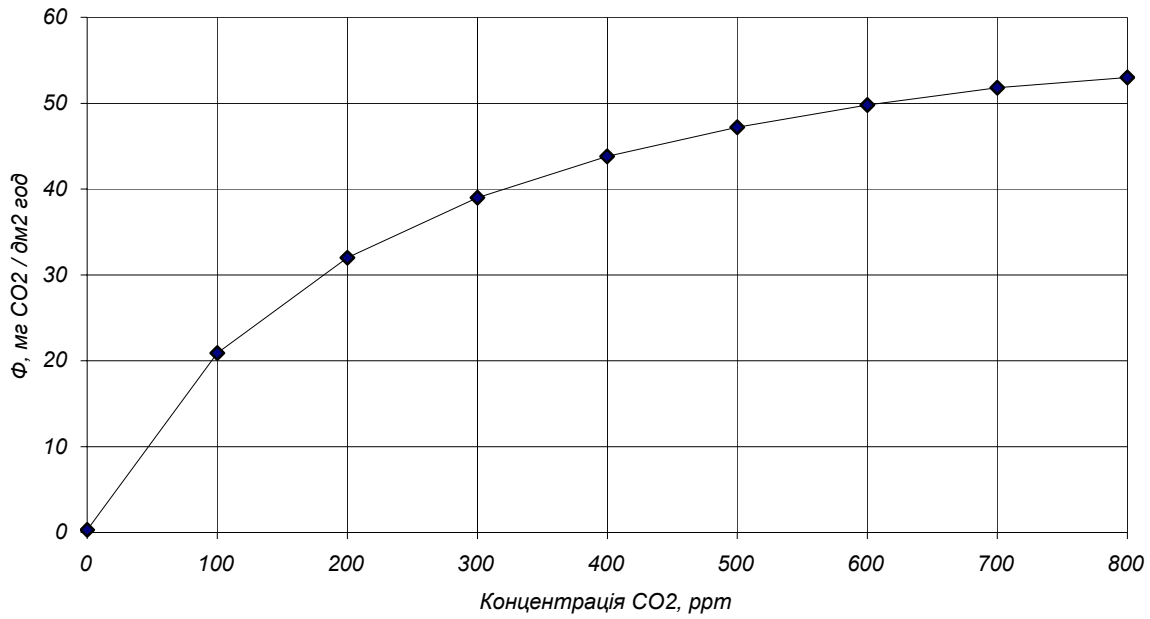


Рис.3 – Залежність інтенсивності фотосинтезу зеленого листка (Φ) від концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері при щільності потоку ФАР 400 Вт/м<sup>2</sup>.

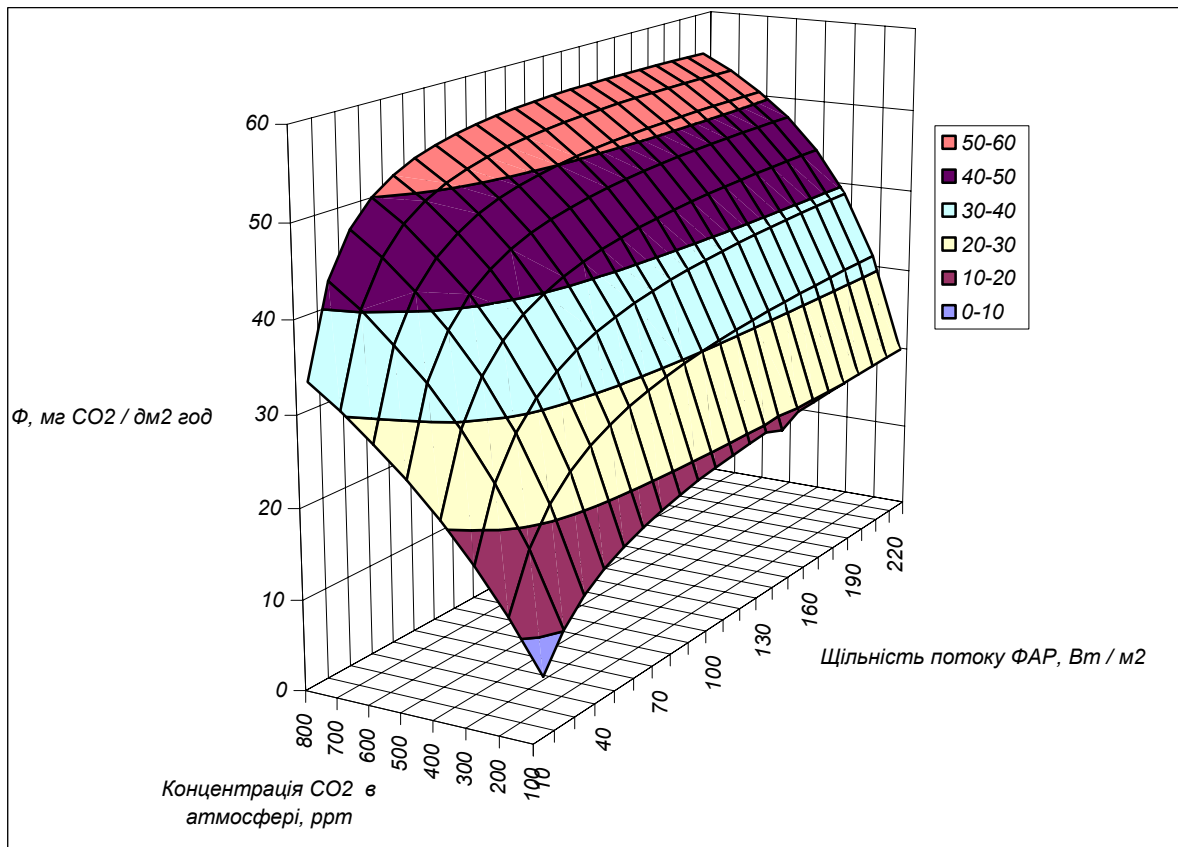


Рис.4 – Залежність інтенсивності фотосинтезу зеленого листка (Φ) від щільності потоку ФАР при різній концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері .

Чисельні експерименти дозволили дослідити зміну світлової кривої фотосинтезу листка в залежності від концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері. Як видно з даних на рис. 4, характер світлової кривої суттєво змінюється в залежності від концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері. Ці зміни стосуються

нахилу світлової кривої фотосинтезу при малій інтенсивності ФАР, тобто  $a_{\phi} = \Phi_L/Q_{\phi}$  при  $Q_{\phi} \rightarrow 0$ . Параметр  $a_{\phi}$  світлової кривої стрімко зростає з підвищенням концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері. Такі значні зміни характерні і для величини насиченої інтенсивності фотосинтезу  $\Phi_{\max}$  при  $Q_{\phi} \rightarrow \infty$ . Так, якщо при концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері 100 ppm величина насиченої інтенсивності фотосинтезу досягає 20,8 мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup> год, то при концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері 800 ppm вона буде дорівнювати 53,5 мг CO<sub>2</sub>/дм<sup>2</sup> год.

**Висновки.** Чисельні експерименти демонструють високу чутливість опору прилежого шару зеленого листка до режиму турбулентності. Отримана кількісна оцінка впливу швидкості вітру на інтенсивність фотосинтезу при різній концентрації CO<sub>2</sub>. Встановлено, що найменш сприятливими умовами для газообміну листка є поєднання малих швидкостей вітру з низькими концентраціями CO<sub>2</sub> у повітрі. Отримана вуглекислотна крива фотосинтезу листка. Встановлена залежність інтенсивності фотосинтезу зеленого листка від концентрації CO<sub>2</sub> у повітрі при різних рівнях щільності потоку ФАР.

### Список літератури

1. Бихеле З.Н., Молдау Х.А., Росс Ю.К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. – Л.: Гидрометеоздат, 1980. – 223 с.
2. Горбачев В.А. Математическое моделирование углекислотного режима сельскохозяйственных посевов //Обзорная информация ВНИИГМИ–МЦД, серия "Метеорология", 1983. – Вып. 10. – 44 с.
3. Фотосинтез, продукционный процесс и продуктивность растений /Гуляев Б.И., Рожко И.И., Рогаченко А.Д и др. – Киев: Наукова Думка, 1989. – 152 с.
4. Gaastra P. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance //Mededel. Landbouwhogeschool, Wageningen, 1959. – Vol. 59. – P. 1 – 68.
5. Imai K., Murata Y. Effect of carbon dioxide concentration on growth and dry matter production of crop plants. 1. Effect on leaf area, dry matter tailoring, dry matter distribution ratio and transpiration //Proc. Crop Sci. Soc. Jap. – 1976. – 45. – N 4. – P. 598–606.
6. Kimball B.A. Carbon dioxide and agricultural yield: in assemblage and analysis of 430 prior observations //Agron. J. – 1981.–75, – N 6. –P. 779–787.
7. Monsi M., Saeki T. Uber den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung fur die Stoffproduktion. //Jap. J. Bot. – 1953. – N 14. – P. 22–52.
8. Morison J.I.L., Gifford R.M. Plant growth and water use with limited water supply in high CO<sub>2</sub> concentrations //Austral. J. Plant Physiol. – 1984. – 11.– N 5. – P. 361–384.
9. Neales T.F., Nicholls. Growth responses of young wheat plants to a range of ambient CO<sub>2</sub> levels //Awst. J. Plant Physiol. – 1978. – № 5. – P. 45 – 49.
10. Rogers H.H., Thomas J.F., Bingham G.E. Response of agronomic and forest species to elevated atmospheric carbon dioxide //Science. – 1983. – 220. – P. 45–95.
11. Sionit N., Strain B.R., Hellmers H. Interaction of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment and irradiance on plant growth //Agron. J. – 1982. – 74, – N 6. – P. 721–725.
12. Wittwer S.H. Future technological advances in agriculture and their impact on the regulatory environment //BioScience. – 1979. – 26, – N 6.– P. 603–610.
13. Wulf R.D., Strain B.R. Effects of CO<sub>2</sub> enrichment on growth and photosynthesis in Desmodium paniculatum //Can. J. Bot. – 1982. – 60. – N 7. – P. 1084–1091.

### Моделювання впливу підвищення концентрації CO<sub>2</sub> в атмосфері на фотосинтез зеленого листка. Полевой А.Н.

Рассматривается влияние изменения содержания CO<sub>2</sub> в атмосфере на интенсивность фотосинтеза зеленого листа в условиях различной плотности потока фотосинтетически активной радиации (ФАР).

**Ключевые слова:** листок, концентрация CO<sub>2</sub> пограничный слой, скорость ветра, солнечная радиация, температура воздуха, световая кривая фотосинтеза, углекислотная кривая фотосинтеза, продукционный процесс.

### Simulation of influence of CO<sub>2</sub> concentration increase in an atmosphere on green leaf photosynthesis. Polevoy A.

Influence of change of CO<sub>2</sub> contents in an atmosphere on intensity of green leaf photosynthesis in conditions of various flax density of a photosynthetic active radiation is considered.

**Key words:** the leaf, CO<sub>2</sub> concentration, boundary layer, wind velocity, solar radiation, temperature of air, a light curve of photosynthesis, production process.