

ИДЕНТИФИКАЦИЯ (ПОСТРОЕНИЕ?) (ДИНАМИЧЕСКИХ?) МОДЕЛЕЙ ТРАНСПИРАЦИИ И ФОТОСИНТЕЗА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА (ОСНОВЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ) ДАННЫХ ПО КАРЕЛИИ И ПОДМОСКОВЬЮ

© 2024 г. А.В. Соколов^{а,б,*}, В.К. Болондинский^в, А.Г. Молчанов^г

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

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

^в *Институт Леса КарНЦ РАН, Петрозаводск
Россия, 185910 Петрозаводск, Пушкинская 11*

^г *Института лесоведения РАН*

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

Поступила в редакцию ..2024 г.

После доработки ..2024 г.

Принята к публикации ..2024 г.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, транспирация, фотосинтез, сбалансированная идентификация, **WUE**, потоки CO₂ и H₂O

Исследование рабочей области построенной математической модели является необходимым шагом перед ее практическим применением. В статье исследуются возможность построения единой динамической модели транспирации и фотосинтеза сосны обыкновенной, пригодной для оценки CO₂ и H₂O-газообмена в широком диапазоне изменения факторов внешней среды (в различных точках ареала произрастания). Сравниваются модели, обученные (идентифицированные) на различных наборах экспериментальной информации (временные ряды по CO₂ и H₂O-газообмену и факторам внешней среды), собранных в районе Петрозаводска и в Подмоскowie. В частности, сравниваются найденные внутренние функции, определяющие динамику модели; рассматриваются результаты использования модели, обученной на одних данных, к расчетам для других условий внешней среды. Полученные результаты являются аргументом в пользу возможности создания единой модели для использования в широком диапазоне внешних условий. Обсуждаются вопросы

использования модели для расчетов потоков CO_2 и H_2O в условиях потепления. Для построения моделей используется технология сбалансированной идентификации, которая позволяет построить компьютерную модель с оптимальным балансом сложности и близости к данным.

ВВЕДЕНИЕ

(лат. *Pinus sylvestris*)

Основная идея. Потепление. Нужно моделировать потоки CO_2 . Нужны модели различных биогеоценозов. Например, лесов. Вопросы.

Одинаково ли функционирует сосна в разных климатических условиях?

Можно ли использовать модель сосны, идентифицированную в одной точке, для моделирования во всем ареале, в том числе для оценки потоков CO_2 в больших регионах и различных климатических условиях?

Обычно сравнивают рост деревьев или древостоев в различных регионах [...]. А что будет, если сосну из Карелии посадить в Подмосковье? А одинаково ли устроены сосна из Карелии и Подмосковья? Особенно на уровне внутренних функций, осуществляющих биохимическое регулирование? **Зависят ли это функции от фенофаз? (Хорошо известно, что распределение ассимилянтов зависит)**

Леса мира влияют на климат посредством физических, химических и биологических процессов, которые влияют на планетарную энергетику, гидрологический цикл и состав атмосферы. Эти сложные и нелинейные взаимодействия леса и атмосферы могут ослабить или усилить антропогенное изменение климата. Не существует однозначного мнения касательно наблюдаемого роста концентрации CO_2 в глобальном масштабе. Этот процесс, вероятно, связан как с естественными колебаниями, так и с возрастающим объемом поступлений из антропогенных источников (Peters et al., 2012).

Растительность выполняет важную регулирующую функцию для климатической системы. Лесные массивы средней и южной тайги являются мощным источником поглощения CO_2 , и моделирование фотосинтеза является важным элементом при оценке баланса CO_2 в биогеоценозах и в биосфере в целом.

Для исследования процессов взаимодействия растительного покрова и атмосферы в настоящее время используются математические модели разного уровня сложности, различного пространственного и временного масштаба. Возникает вопрос, могут ли результаты моделирования, полученные на основании наземных наблюдений в одном регионе, быть обобщены на другой, более южный или северный регион. Другой аспект – это обобщение результатов моделей одного уровня 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).

В более ранних работах (Соколов и др., 2019а, Соколов и др., 2019б, Соколов, Болондинский, 2020) для моделирования процессов газообмена растений и атмосферы применялся метод сбалансированной идентификации (Соколов, Волошинов, 2018; Sokolov, Voloshinov, 2019; Соколов и др., 2019б). Для моделирования физиологии сосны использовались длительные временные ряды значений H_2O и CO_2 -газообмена и факторов внешней среды (солнечная радиация, температура и влажность) и дополнительные наборы данных. Последние были дополнены пассивными и активными экспериментами в естественных условиях, позволяющими описать путь CO_2 в листе и его утилизацию. Был рассмотрен набор моделей динамики транспирации и CO_2 -газообмена. В результате были

построены две отдельные модели для транспирации и для фотосинтеза, наилучшим образом соответствующих набору имеющихся экспериментальных данных.

В данной работе исследуется единая модель физиологии сосны, описывающая и транспирацию и фотосинтез. Используется два набора экспериментальных данных: временные ряды из южной Карелии (подзона средней тайги) и из Московской области (подзона южной тайги). Модели, обученные на этих данных (три варианта — два набора по отдельности и один общий), сравниваются с целью оценить возможность использования единой модели для расчетов H_2O и CO_2 -газозаобмена в широком диапазоне факторов внешней среды, в том числе рассмотреть реакцию растительности на изменение (потепление) климата.

Условия в данных регионах и исследуемые объекты (сосна обыкновенная) отличались по целому ряду параметров: величины фотопериода, температурный режим, интенсивность солнечной радиации, влажность, временной интервал восстановления фотосинтетического аппарата после зимы, возраст деревьев и др.

Ареал сосны обыкновенной (см. [Карту](#)) простирается от Заполярья до экваториальных районов. По общей площади ареала занимает первое место в мире среди хвойных деревьев. Приспособлена к различным температурным условиям, отличается светолюбием. В разных частях ареала выделены разновидности сосны обыкновенной, а также морфологические и экологические формы — экотипы, которые бывают характерны для определённых районов произрастания. **«Огромный ареал и широкая экологическая амплитуда обитания способствуют возникновению целого ряда морфологических форм, отличающихся цветом шишек, формой кроны, строением и цветом коры и т. д.»**

Ответная реакция фотосинтетического аппарата на изменения, связанные с потеплением, интенсивно исследуется в последние десятилетия (Methy et al., 1997). За последние десятилетия в северных широтах произошло существенное потепление, особенно зимой (Серрезе и др., 2000). Высказано предположение, что это, вероятно, увеличит продолжительность вегетационного периода и, следовательно, продуктивность лесов северного полушария (White et al., 2000 ; Saxe et al., 2001). Повышение температуры осенью позволяет деревьям поддерживать более высокий квантовый выход (Methy et al., 1997), однако имеется мало данных о метаболических реакциях вечнозеленых растений бореальных лесов на удлинение вегетационного периода.

Не ясно, какие процессы регулируются только температурой, солнечной радиацией, продолжительностью светового дня или комбинацией этих абиотических факторов. Установлено, что происходит акклиматизация фотосинтетической способности рассеивания энергии фотонов, меняется состав фотосинтетического аппарата. Чтобы поддерживать баланс между захватом света и использованием энергии в условиях измененной поглощающей способности, поток энергии и фотосинтез должны регулироваться с помощью процесса, определяемого как фотостаз (Oquist and Huner, 2003). Растения разработали широкий спектр механизмов для достижения этого баланса и предотвращения фотоокислительного повреждения. Это включает в себя корректировку концентрации Хл и белка, изменения размера и организации **антенн**, стехиометрии и агрегации компонентов фотосинтетического аппарата, а также ряд альтернативных путей диссипации энергии (Demmig-Adams et al., 1996; Asada , 1999 ; Oquist) и Huner, 2003 ; Munekaga et al., 2004 ; Horton et al., 2005 ; Kanervo et al., 2005 ; Ensminger et al., 2006). Все эти механизмы усложняют исследование зависимости фотосинтеза от света, особенно в ранний период вегетации. Классическая световая зависимость фотосинтеза, как гипербола с насыщением при очень большой освещенности, имеет место лишь при определенных условиях.

В нашей работе ставится задача. ...

Процессы фотосинтеза и транспирации у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) исследовались подзонах средней (Южная Карелия) и южной тайги (Подмосковье).

В Подмосковье измерения интенсивности фотосинтеза и транспирации проводили в мае месяце в Серебряноборском опытном лесничестве Института лесоведения РАН на участке находящемся в 1 км между Московской кольцевой дорогой (МКАД) и Рублевским шоссе (55°44' с. ш. 37°23' в. д.). Древорост (140-летний сосняк разнотравно-черничный I класса бонитета) подробно описан в (Молчанов, 2010 *Молчанов А. Г. Мониторинг эколого-физиологических показателей в экосистемах // Серебряноборское опытное лесничество: 65 лет лесного мониторинга. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. С. 112–129.*) и где показано, что его можно считать относительно чистым, незагрязненным. Почва дерново-слабоподзолистая супесчаная, уровень почвенно-грунтовых вод – 2.0÷2.5 м. Исследовалось 140-летнее дерево сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) I класса роста, высотой 27 м и диаметром 45 см. Интенсивность фотосинтеза и транспирации сосны измеряли на охвоенных побегах в световой части в середине кроны на высоте 22 м. Измерение интенсивности фотосинтеза и транспирации проводили с помощью метода экспозиционных камер по открытой схеме (Молчанов, 2007 - *Молчанов, А.Г. Баланс CO₂ в экосистемах сосняков и дубрав в разных лесорастительных зонах. Тула : Гриф и К, 2007. 284 с).*

В ходе эксперимента через экспозиционные камеры, в которых находился охвоенный побег, поддерживался постоянный проток окружающего наружного воздуха со средней скоростью 1.0÷1.5 л/мин. Газообмен охвоенных побегов рассчитывали как функцию разности концентраций CO₂ между выходящим из камеры и входящим в нее наружным воздухом, скорости воздушного потока и площади проекции поверхности хвои (Молчанов, 2014; - *Молчанов А.Г. CO₂ древоростов в естественных условиях // Фотосинтетическая деятельность и продукционные процессы фитоценозов. Выпуск 1. Орел: изд-во Орел ГАУ. 2014. с. 63-88.*)

Обеднение воздуха CO₂ в камере в среднем было на 2% ниже чем в окружающем воздухе.

Близкие величины приводят исследователи из Финляндии (Hary at all., pp.481, 2013 - *Hary P., Hliovaara K., Kulmala L. (eds.), Physical and Physiological Forest Ecology. Springer Dordrecht Heidelberg New York London. 2013. 534 s.*)/

Фотосинтез и транспирацию измеряли с помощью портативного инфракрасного газоанализатора LI-840 (Li-Cor, США). Показания газоанализатора регистрировались круглосуточно каждые 5 с и сохранялись с 20-секундным осреднением в накопителе данных EMS (Чехия), также это устройство записывало солнечную радиацию, температуру и влажность воздуха. Интегральную солнечную радиацию измеряли темозлектрическим пиранометром Янишевского.

Автоматическая система переключения каналов обеспечивалась 3-ходовыми клапанами (D330PB32/D/111140, Италия), которые позволяют устройству осуществлять прокачку воздуха через камеры непрерывно в течение всего периода исследования, даже когда измерения газообмена не проводят. Получение информации с камер происходило круглосуточно с использованием автоматического устройства по сбору данных газообмена растений.

В Карелии исследования проводились на базе полевого стационара Института леса КарНЦ РАН, расположенного в 50 км к северу от г. Петрозаводска (62°13' с.ш. и 34°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, Соколов, Болондинский, 2020). Наряду с CO₂-газообменом и транспирацией побегов в разных частях кроны исследовались и микроклиматические параметры (Болондинский, Кайбияйнен, 2003 -). Для непрерывной автоматической регистрации CO₂-газообмена побегов сосны использовалась 6-канальная автоматическая установка на базе инфракрасного газоанализатора Infralyt-4 (Junkalor, DDR). Ряд показателей CO₂-газообмена уточнялся с помощью портативной газометрической системы LI-6200 (LI-COR, США). Измерения CO₂-газообмена проводились с частотой 10 показаний/час по каждому каналу. По ним рассчитывались средние получасовые значения. Интенсивность фотосинтеза рассчитывалась на сухой вес, на площадь хвои и на площадь проекции хвои (мкмоль CO₂ м⁻² с⁻¹). Ассимиляционные камеры изготавливались из прозрачного жесткого полиэтилена и устанавливались с южной стороны кроны на однолетних побегах 4-5-ой мутовки. В ходе измерения фотосинтеза обеднение по CO₂ воздуха в камере не превышало 10%. Большую часть времени оно составляло 2-3%. По данным температуры и относительной влажности воздуха рассчитывали дефицит упругости водяного пара воздуха.

CO₂-газообмен измерялся с 18 апреля по 30 октября. Для моделирования был выбран фрагмент данных с 20 июня по 23 июля. Всего 1632 измерения. Начало выбранного периода попадало на окончание апикального и начало интенсивного камбиального роста ствола. В июле наблюдался также интенсивный рост хвои и её созревание. В результате, в исследуемый период у дерева, также как и во время апикального роста, 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. Хорошая увлажненность почвы объясняется существованием довольно мощного пласта грунтовых вод (уровень грунтовых вод 1,5-1,7 м) и достаточным количеством осадков в период исследований. В период выбранный для моделирования сосна не испытывала недостатка почвенной влаги (Кайбияйнен, 1990).

Для сравнения экспериментов в Подмосковье и в Карелии, при выборе из большого массива данных интервала для моделирования мы руководствовались рядом моментов. В начальный период регистрации процессов газообмена в Подмосковье низкие температуры воздуха оказывали тормозящее влияние на скорость восстановления хвои после зимних повреждений (Ottander et al., 1995). Температура почвы не превышавшая несколько градусов Цельсия снижала транспирационные потоки, что приводило к уменьшению устьичной проводимости и снижению фотосинтеза. во вторую декаду мая температура повысилась, что обусловило значительный рост фотосинтеза и транспирации. С 20 мая начался интенсивный рост ствола и побегов.

На первое место при выборе периода сравнения в Карелии мы ставили близкие температурные условия. Наиболее приемлемым был период с 20 июня по 23 июля, когда температура воздуха и другие внешние факторы среды были близки к условиям, при которых проводился эксперимент в Подмосковье (начиная с 20 мая). Второй важный фактор – повышенная потребность в ассимилятах, обусловленная интенсивными

ростовыми процессами. В Подмосковье – это начало интенсивного апикального роста, а в Карелии – камбиальный рост. Проводить сравнение одинаковых фенофаз не представлялось возможным, так как погодные условия в двух регионах существенно отличались. Интенсивный апикальный рост в Карелии начался в первую декаду июня и протекал при высоких дневных температурах воздуха (26-29°C), не характерных для этого времени года. Еще менее целесообразно было ограничиться таким же календарным периодом. До конца мая в Карелии наблюдалось ограничение фотосинтеза из-за зимних повреждений фотосинтетического аппарата.

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ТРАНСПИРАЦИИ И ФОТОСИНТЕЗА

№	Модель	Карелия		Подмосковье	
		Транспирация	Фотосинтез	Транспирация	Фотосинтез
		σ_{cv}	σ_{cv}	σ_{cv}	σ_{cv}
1	$E=E_q t(Q,T)$				
2	$E=E_q(Q) E_t(T)$				

Для построения модели мы использовали технологию сбалансированной идентификации и эволюционный подход к построению моделей:

- сначала исследовали простейшие функциональные зависимости, типа $P=P_q f(Q,T)$ или $E=E(Q,VPD)$;
- затем перешли к динамической модели транспирации (левая часть потоковой диаграммы на Рис. 1);
- и, наконец, перешли к динамической модели транспирации и фотосинтеза (рис. 1).

Всего было рассмотрено несколько десятков различных модификаций. Каждая раз новая модель “рождалась” из старой, путем добавления новых данных или знаний (например, добавление условия монотонности функции, или замена функции двух переменных на произведение двух функций одной переменной). При этом в качестве меры успешности эволюции использовалась среднеквадратичная ошибка кроссвалидации: уменьшение ошибки рассматривалось как аргумент в пользу выбора новой модификации.

Процессы выделения H_2O и поглощения CO_2 растением (и соответствующую модель) можно представить в виде потоковой диаграммы (рис. 1). Формальное математическое описание модели приведено ниже в Листинге 1, содержащем постановку задачи идентификации. Номера, стоящие справа, отмеченные символом '#', соответствуют номерам в кругах потоковой диаграммы. Используемые обозначения приведены в Таблице 1.

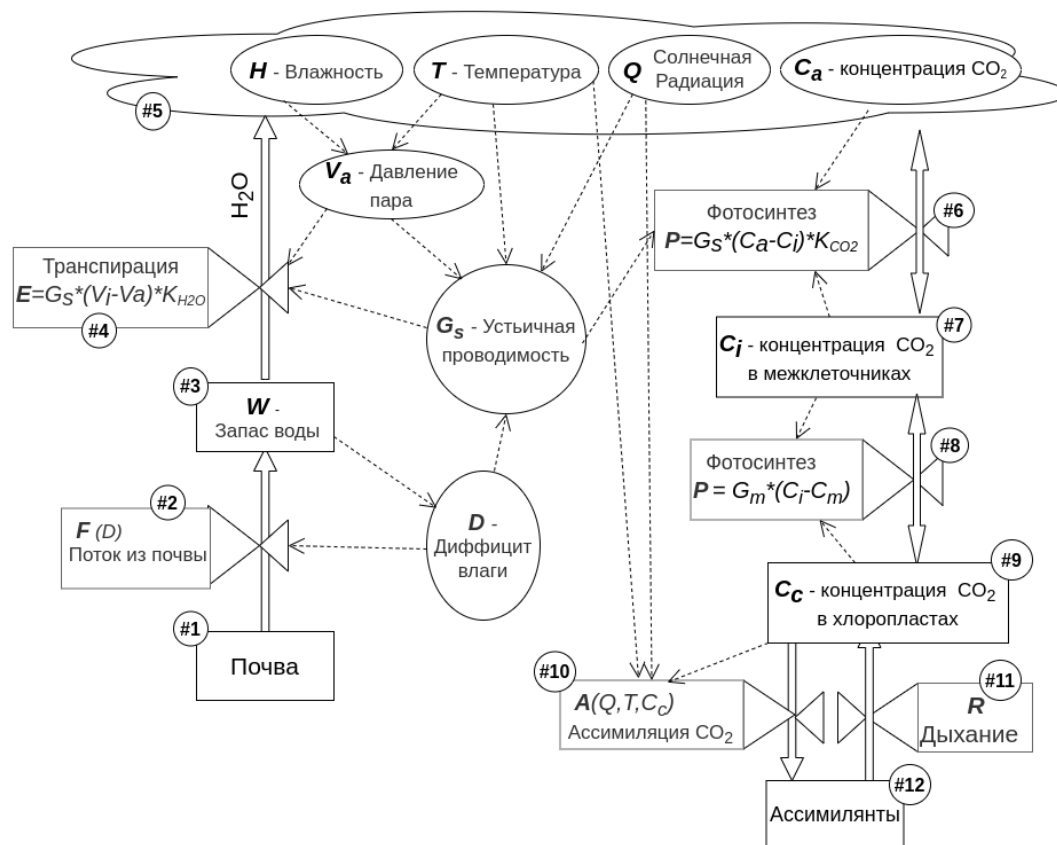


Рис. 1. Поток-диаграмма динамики H_2O и CO_2 в растении. Схематическое представление модели регулирования транспирации и конвейера поглощения CO_2 (обозначения см. в табл. 1). Текст соответствующей модели приведен в Листинге 1.

Модель описывает поток H_2O (левая часть диаграммы) и поток CO_2 (правая часть).

Рассмотрим динамику H_2O . Вода из почвы (#1 – так будем обозначать элемент диаграммы, отмеченный #1 в маленьком круге) поступает в растение (#3) в соответствии с потоком (#2), который определяется дефицитом влаги: чем больше дефицит, тем больше поток. Транспирация (#4) определяет испарение влаги растения в атмосферу (#5), описывается законом Фика для газов [Fick A (1855). "Ueber Diffusion". *Annalen der Physik (in German)*. 94 (1): 59–86.] и зависит от дефицита давления водяного пара и устьичной проводимости, которая определяется внешними условиями (давлением водяного пара в атмосфере, температурой и солнечной радиацией) и внутренним параметром – дефицитом влаги в растении: чем больше дефицит, тем меньше раскрыты устьицы, тем меньше их проводимость.

Водяные потоки из почвы в растение и их растения в атмосферу зависят от дефицита влаги в стволе, и определяют (через отрицательные обратные связи) устойчивое управление, поддерживающее необходимое количество воды в растении (гомеостаз).

Рассмотрим динамику CO_2 (правая часть диаграммы). Углекислый газ из атмосферы (#5) через устьицы диффундирует в межклеточное пространство (#7). Соответствующий поток (#6), согласно закону Фика определяется устьичной проводимостью и разностью концентрацией газа в атмосфере и **межклетниках**. Из межклеточного пространства (#7), молекулы CO_2 диффундируют (#8) (согласно закону диффузии растворенных газов в жидкости) сквозь стенки **мезофильных (уточню)** клеток к реакционным центрам в хлоропластах (#9), где и вступают в биохимический цикл

фотосинтеза (#10), результатом которого является синтез ассимилятов (#12). На рис. 1 отображен и противоположный процесс - дыхание (#11), т.е. потребление богатых химической энергией веществ на биохимические процессы в различных частях листа.

Подробное описание дыхания не является целью данной работы, поэтому для простоты предположим, что дыхание постоянно и появляющийся при этом углекислый газ попадает непосредственно в хлоропласты.

Мезофильная проводимость состоит из пассивной (обычная диффузия) и активной (ферменты ...).

Листинг 1. Файл постановки задачи технологии сбалансированной идентификации. МОДЕЛЬ ТРАНСПИРАЦИИ И ФОТОСИНТЕЗА СОСНЫ

```

BoF-SvF                                     # начало постановки задачи идентификации
UsePrime = True
Wmin = 68.0                                     # kg   # min кол-во влаги в растении
Wmax = 75.0                                     # kg   # max кол-во влаги в растении
Sneedles = 32 / 2                             # m2   # tree needles area
Emult = Sneedles * 6.48e-2 # kg/h 0.001*18g/1000kg*3600h
INCLUDE: ../../PETR_get_data.mng              # считывание эксп. данных

MakeSets_byParam Dat 11                       # CV procedure parameters — выбрасываются каждые 11-ые сутки
                                           # Задание множеств и сеток

SET:      n = [ 0, , 1 ]                      # Time - point's number (first=0)
          sWD = [ 0, (Wmax-Wmin)/Wmax*100, -40 ] # grid for WD в % от макс кол-ва
          sQ = [ 0, , -50, q, Q]
          sT = [ , , -50, te, T]
          st = [ 0, 24, .5, t, t]
          sG = [ 0, 0.4, -40 ]                 # grid for G
          sCO2M = [ 270, 370, -40 ]

##### ПОДМОДЕЛЬ ТРАНСПИРАЦИИ
Var:      Gq ( sQ );      Gq'>=0              # Проводимость У. от Сол.Рад. Не убывает
          Gwd( sWD ); PolyPow=5; <=1; Gwd'<=0; Gwd(0.0)=1 # Проводимость У.от Диф.Влаги
          WFwd > 0;                                             # Множитель потока влаги из почвы

Var:      E ( n )                # Traspiration   mmolH2O/m2/c                # 4
          W ( n ); >=Wmin; <=Wmax # Water в растении kg                        # 3
          WD ( n ) >=0;          # Water deficit в процентах от макс кол-ва
          WF ( n )                # Поток из почвы                                # 2
          G ( n ) >= 0            # stomata conductance
Param:    VPD( n )                # диф. давления пара
          Q ( n )                 # сол радиация
          T ( n )                 # температура
          Dt ( n )                # прирост по времени от точки к точки
          t ( n )                 # время суток

EQ:      W' = (WF - E * Emult) * Dt          # динамика воды в растении                # 3
          W(0) = Wmax-1.0                    # начальное условие                        # 3
          WD = (Wmax-W)/Wmax*100             # пересчет диф влаги в %
          WF = WFwd * WD                     # поток из почвы                          # 2
          E = G * VPD * 0.010017             # танспирация                            # 3
          G = Gq(Q) * Gwd(WD)                # устьичная проводимость

##### ПОДМОДЕЛЬ ФОТОСИНТЕЗА
Var:      P ( n )                    # фотосинтез                                # 6
          CO2I ( n ) > 0              # CO2 в межкл                                # 7
          CO2M ( n ) > 0              # CO2 в мезофил (на хлоропластах?)          # 9
          Pq ( sQ ) > 0; Pq(0)=0; Pq'>=0 # Фотосин от Q. Не убывает
          Pt ( sT ) > 0; Pt(20)=1; Pt'>=0 # Фотосин от T. Не убывает
          Pm ( sCO2M ) > 0; PolyPow=7; Pm (360)=1; Pm'>=0 #Фотоси от CO2M. Не убывает
          Pbr > 0                      # Дыхание                                # 11
          GMt (st) >0.1; <0.2; GMt (0) = GMt (24) # Проводимость мезоф от времени суток
EQ:      P = Pq(Q) * Pt(T) * Pm (CO2M) — Pbr # Фотосинтез = Ассим — Дыхание # 6

```


$P = (360 - CO_2I) * (G * 2.2596)$ # Закон Фика для газов # 6

$P = (CO_2I - CO_2M) * (GMt(t) * 2.2596)$ # Закон Фика для газов в жидкости # 8

CVNumOfIter 1 # Ниже задание параметров для расчетов

co.resF = "MNG.res"

RunMode = "L&P"

SvF.max_workers = 12

SvF.Hack_Stab = True

#ObjToReadSols = True

#OptStep = [0.0, 0.001, -0.0, -0.0, -0.0, 0.001]

Критерий выбора

Obj: Gq.Complexity (Penal[0])/4 +Gwd.Complexity (Penal[1]) +E.MSDnan() \
+Pq.Complexity(Penal[2]) +Pt.Complexity (Penal[3]) +Pm.Complexity (Penal[4]) \
+Gmt.ComplCyc0E(Penal[5]) +P.MSD ()

Draw

отрисовка результатов

EoF

конец постановки задачи идентификации

Таблица 1. Используемые обозначения и единицы измерения

Обозначение	Расшифровка	Единицы измерения
<i>n</i>	номер точки с начала моделирования	час
<i>t</i>	время суток	час
<i>E</i>	транспирация	ммоль м ⁻² с ⁻¹
<i>P</i>	наблюдаемый или нетто-фотосинтез	мкмоль м ⁻² с ⁻¹
<i>A</i>	ассимиляция CO ₂ (брутто-фотосинтез)	мкмоль м ⁻² с ⁻¹
<i>R</i>	дыхание ($R = A - P$)	мкмоль м ⁻² с ⁻¹
<i>Q</i>	солнечная радиация (освещенность)	мкмоль м ⁻² с ⁻¹
<i>H</i>	влажность воздуха	%
<i>VPD</i>	дефицит давления водяного пара в воздухе	Па
<i>T</i>	температура воздуха	°C
<i>WD</i>	дефицит воды в растении	л
<i>C_a</i>	концентрация CO ₂ в воздухе - 360	мкмоль моль ⁻¹ , ppm
<i>CO₂I</i>	концентрация CO ₂ в межклетниках	мкмоль моль ⁻¹ , ppm
<i>CO₂M</i>	концентрация CO ₂ в хлоропластах	мкмоль моль ⁻¹ , ppm
<i>G</i>	устычная проводимость листа для CO ₂	моль м ⁻² с ⁻¹
<i>GMt</i>	мезофильная проводимость листа для CO ₂	моль м ⁻² с ⁻¹
<i>WUE</i>	эффективность использования воды	мкмоль CO ₂ (ммоль H ₂ O) ⁻¹

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

С целью оценить возможность использования единой модели для расчетов H₂O и CO₂-газообмена в широком диапазоне факторов внешней среды использовались три набора данных:

- временные ряды Карелии (красная линия Pet на графиках ниже для модели, обученной на рядах Карелии),
- временные ряды Подмосковья (синяя линия Mos),
- объединенные данные по Карелии и Подмосковью (зеленая линия Petr-Mos).

На Рис. 2 представлены результаты моделирования, связанные с устьичной проводимостью:

$$G = Gq(Q) * Gwd(WD)$$

Все графики на Рис. 2А отражают известную зависимость устьичной проводимости от солнечной радиации: устьицы быстро открываются с первыми лучами

солнца, что, с учетом хорошей насыщенности дерева влагой, приводит к бурному росту транспирации. Графики зависимости от дефицита влаги (Рис. 2Б) отличаются существенно. Отсутствие зависимости проводимости от дефицита влаги в Подмоскowie объясняется большим количеством влаги в почве весной в Подмоскowie — управление устьичной проводимостью в зависимости дефицита не требуется, поэтому обученная на этих данных модель такую зависимость не выявила.

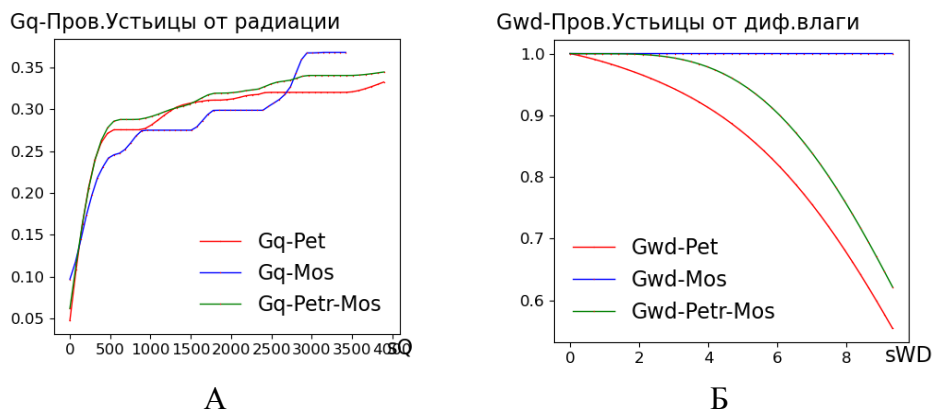


Рис. 2. Зависимость устьичной проводимости от: А) солнечной радиации Б) от дефицита влаги в процентах. Pet – модель, обученная на рядах Карелии, Mos – модель, обученная на рядах Подмоскowie, Petr-Mos – модель, обученная на рядах Карелии и Подмоскowie.

На Рис. 3 представлены результаты моделирования, связанные с процессом фотосинтеза:

$$P = Pq(Q) * Pt(T) * Pm(CO2M) - Pbr$$

$CO2M$ – концентрация угл. газа на хлоропластах

Pbr – дыхание (0.14-Петр, 0.02-Моск, 0.078 – Петр-Мос)

В целом графики на Рис. 3 более или менее подобны. Насыщение графика зависимости от температуры для модели, обученной на данных Подмоскowie, объясняется весенними погодными условиями.

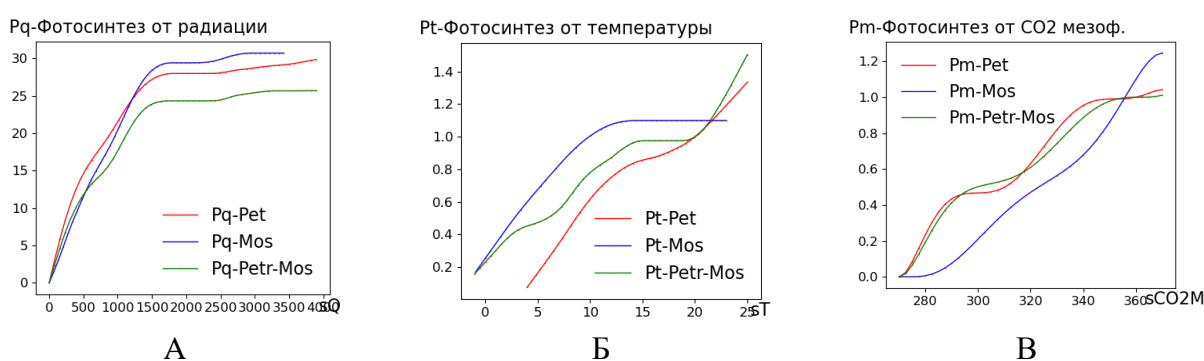


Рис. 3. Зависимость интенсивности фотосинтеза от: А) солнечной радиации, Б) температуры, В) концентрации углекислого газа в мезофилле. Pet – модель, обученная на рядах Карелии, Mos – модель, обученная на рядах Подмоскowie, Petr-Mos – модель, обученная на рядах Карелии и Подмоскowie.

Найденные зависимости проводимости мезофилла: $G_{Mt}(t)$ как функции времени суток (t) приведены на Рис. 4. Как и следовало ожидать, проводимость мезофилла увеличивается в утренние часы.

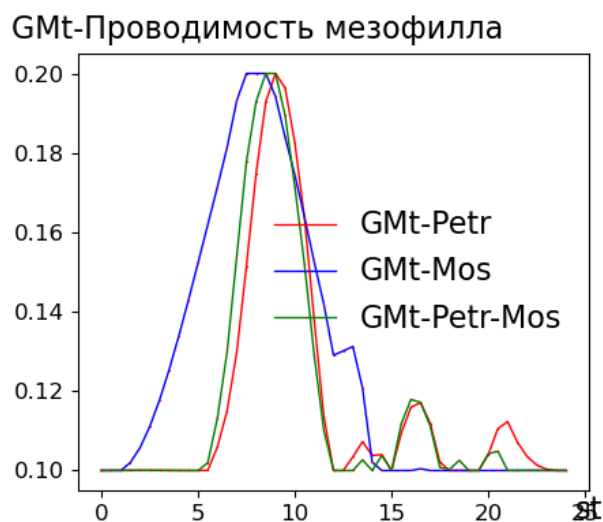
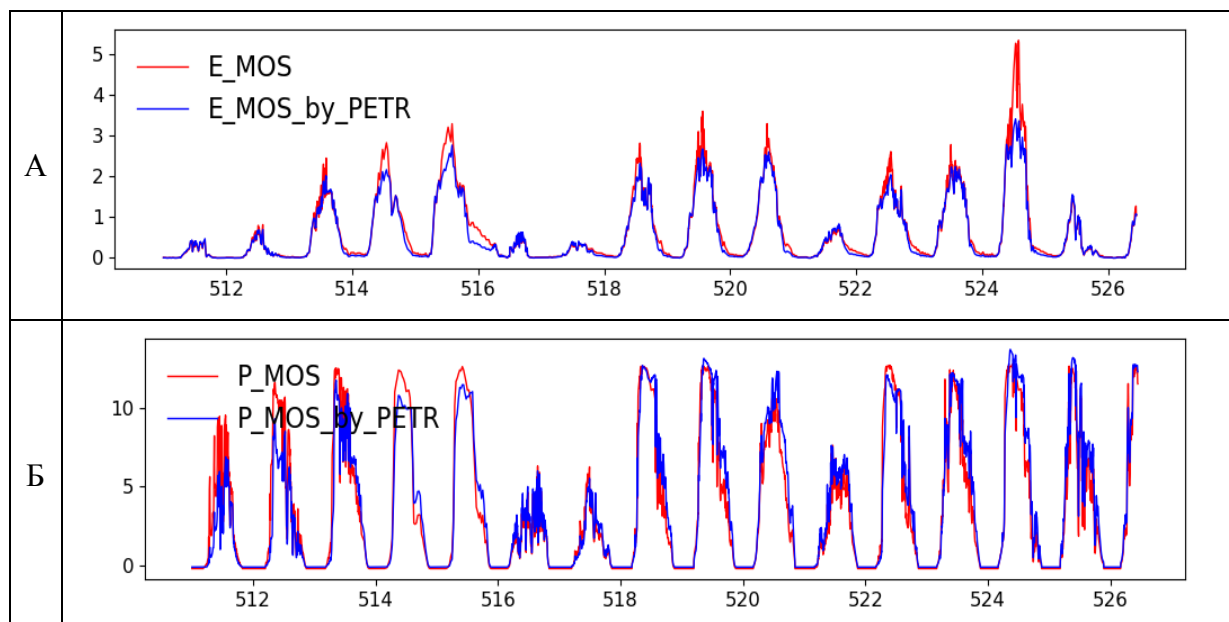


Рис. 4. Зависимость проводимости мезофилла от времени суток. Pet – модель, обученная на рядах Карелии, Mos – модель, обученная на рядах Подмосковья, Petr-Mos – модель, обученная на рядах Карелии и Подмосковья.

Верификация

Проведем дополнительную верификацию модели (проверку работы модели на независимых данных) - рассмотрим возможность использования модели сосны, идентифицированной на данных по Петрозаводску, для моделирования сосны в Подмосковье и наоборот, московскую модель для карельских данных.

На рисунке 5 сравниваются расчеты различных показателей в Подмосковье по модели, обученной на данных Подмосковья (MOS) и модели, обученной, на данных Петрозаводска (MOS_by_PETR). Графики демонстрируют неплохое соответствие.



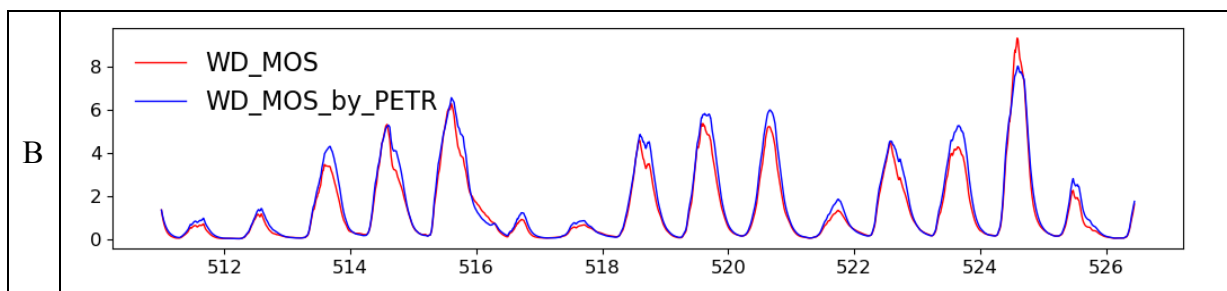


Рис. 5. Результаты верификации. А) Расчет транспирации, Б) Расчет интенсивности фотосинтеза, В) Расчет водного дефицита. MOS - модель, обученная на данных Подмосковья. MOS_by_PETR - модель, обученной на данных Петрозаводска.

На рисунке 6 сравниваются расчеты различных показателей в Петрозаводске по модели, обученной на данных Петрозаводска (PETR) и модели, обученной, на данных Петрозаводска (PETR_by_MOS). Первый график (Рис. 6А) демонстрирует неплохое соответствие модельных кривых фотосинтеза. Однако, транспирация (Рис. 6Б) по московской модели существенно завышена, а дефицит влаги (Рис. 6В) достигает 15% (что привело бы к засыханию дерева). Таких результатов следовало ожидать – московская модель обучена на **весенних** данных, в результате чего найденная устойчивая регуляция от дефицита влаги отсутствует (см. Рис. 2Б).

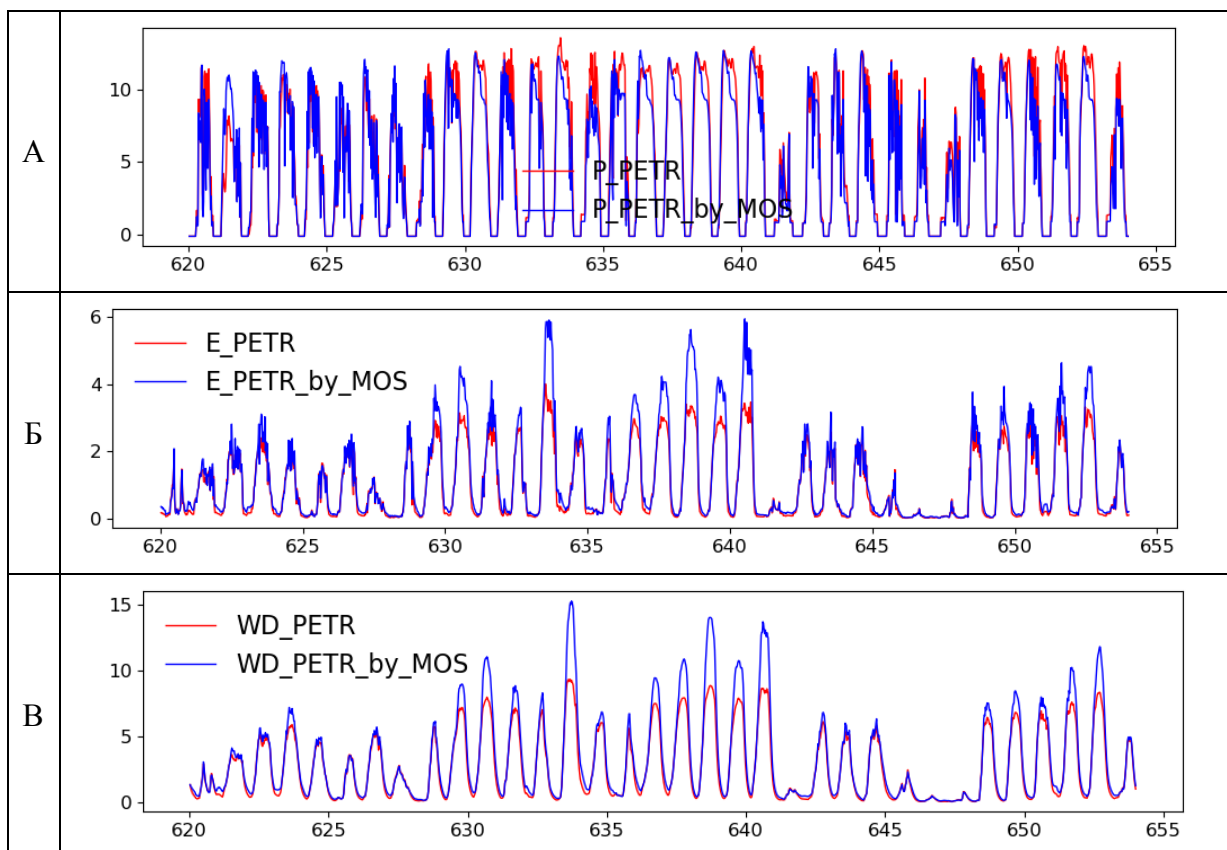
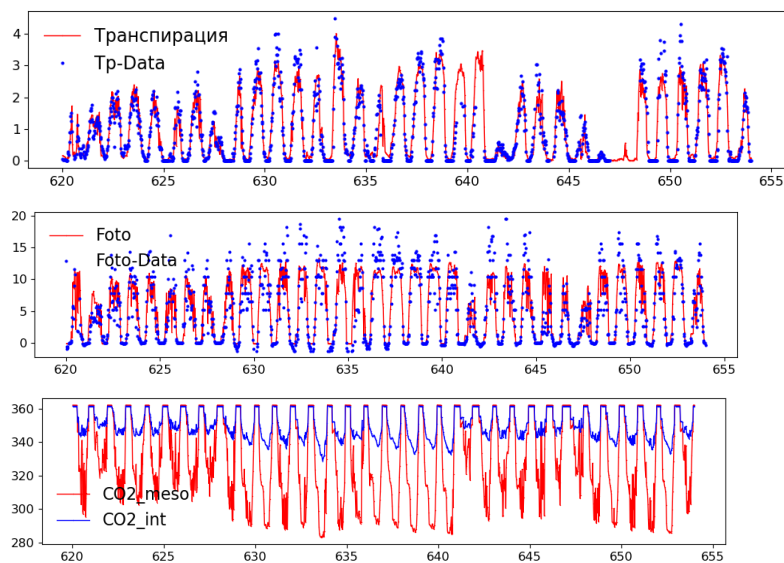
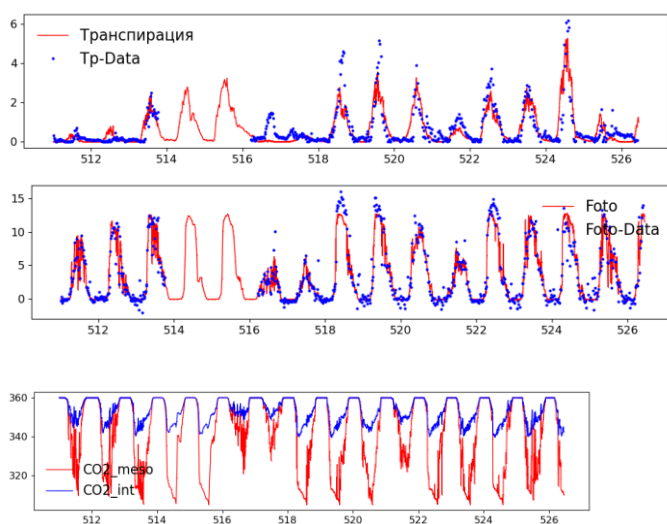


Рис. 5. Результаты верификации. А) Расчет транспирации, Б) Расчет интенсивности фотосинтеза, В) Расчет водного дефицита. PETR - модель, обученная на данных Петрозаводска. PETR_by_MOS - модель, обученной на данных Подмосковья.

Итого Петр - это мне кажется не надо.



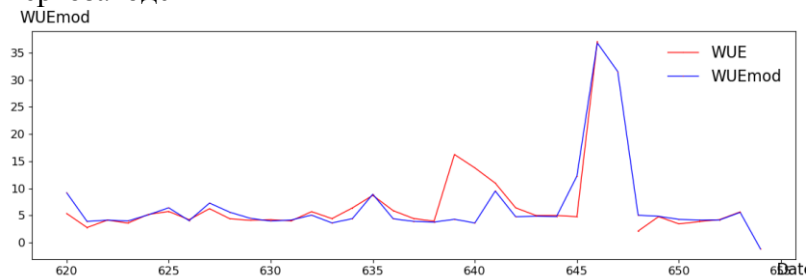
Итого Мос



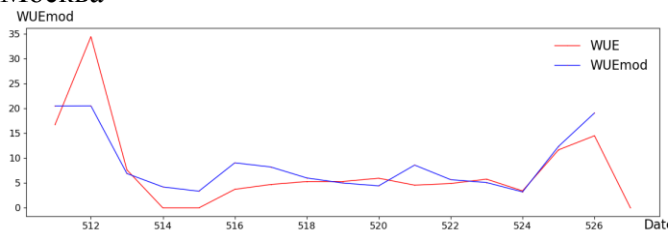
WUE = P/E

Усреднено по эксп. данным и по модели

Пертозаводск



Москва



Модель показывает значения 5-10 (если отбросить непонятные выбросы, например, 46-47 июля в Петрозаводске). Это нормально? **Вроде бы нормально, уточню...**

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Графики, определяющие физиологию растения, оказались более или менее аналогичными. Некоторые отличия можно объяснить различными погодными условиями. Три графика использования модели, обученной на данных Петрозаводска, для расчетов по Москве демонстрируют хорошее соответствие.

Таким образом, можно сделать предварительный вывод о возможности использования одной модели для моделирования сосны в различных климатических условиях. При этом надо принимать во внимание рабочую область модели и следить, чтобы моделируемые условия не выходили из нее. Не следует ожидать, что модель будет удовлетворительно описывать новые процессы, которых не было в обучаемых данных.

Если сосну из Карелии посадить в Подмосковье, особой разницы не заметим. Вроде бы это один генотип. А вот фенофазы резко отличаются во времени. Поэтому и биохимическое регулирование в одно и то же время будет разное. Наверное, и для одних и тех же фенофаз будут некоторые различия. В Габозере интенсивный рост начался 5-6 июня (раньше, чем обычно - 15-25 июня) и происходил при высокой температуре - 26-29 градусов днем и около 20 ночью. А в Подмосковье около 20 мая (вроде бы тоже раньше обычного), и при более низких температурах. Мы сравниваем разные фенофазы. Может это и ничего. Рост апикальный - рост камбиальный - везде нужны ассимилянты. Зато температуры более выравненные

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 РФФ проект 22-11-00317 (разд. «Применение технологии сбалансированной идентификации для анализа моделей фотосинтеза» и «Результаты моделирования и их обсуждение»).

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”. (разд. «Роль внешних факторов среды и внутренних параметров в моделях фотосинтеза на уровне листа» и «Объект исследования и экспериментальные данные»).

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, 195с.
- 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.
- А.В. Соколов, В.В. Мамкин, В.К. Авилов, Д.Л. Тарасов, Ю.А. Курбатова, А.В. Ольчев (2019б) Применение метода сбалансированной идентификации для заполнения пропусков в рядах наблюдений за потоками СО₂ на сфагновом верховом болоте. *Компьютерные исследования и моделирование* **1**(11), 153-171.
- (2020) А. В. Соколов , В. К. Болондинский Моделирование устьичной, мезофильной и биохимической регуляции фотосинтеза сосны обыкновенной на основе экспериментальных данных. *Геохимия*, 2020, Т. 65, № 10, стр. 1009-1024
- DOI:10.31857/S0016752520100143

- Соколов А.В., Волошинов В.В. (2018) Выбор математической модели: баланс между сложностью и близостью к измерениям. *International Journal of 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 CO_2 ? A test with *Eucalyptus regnans*. *Tree Physiol* **28**(1), 11–19.