

УДК 581.132:635.051.8
DOI: 10.7868/S25000640180310

СРАВНЕНИЕ МОДЕЛЕЙ СВЕТОВЫХ КРИВЫХ ФОТОСИНТЕЗА НА ПРИМЕРЕ ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ

© 2018 г. С.П. Корсакова¹, О.А. Ильницкий¹, Ю.В. Плугатарь¹

Аннотация. Проведено сравнение результатов аппроксимации четырех наиболее часто применяемых моделей P_N/I -кривых с измеренными данными CO_2 -газообмена в листьях *Nerium oleander* L., *Laurus nobilis* L. и *Aucuba japonica* Thunb. cv. variegata. Измерение CO_2 -газообмена в листьях было произведено в условиях различного освещения: в условиях открытого грунта на Южном берегу Крыма (полное освещение) и в теплице (умеренное затенение). Средние значения параметров P_{gmax} , $\Phi_{(I_{comp})}$, R_D , I_{max} моделей различались между собой от 2 до 60 % в зависимости от вида параметра, а при сравнении с измеренными данными – от 1 до 30 %. Значения параметров, рассчитанные по модифицированной модели Михаэлиса – Ментен, в сравнении с измеренными величинами были выше на 5–15 %, а рассчитанные по модели гиперболического тангенса – ниже на 3–13 %. Применение модифицированной модели прямоугольной гиперболы, способной описывать фотоингибирование процесса непрямоугольной гиперболой, и модифицированной модели непрямоугольной гиперболы показало высокую степень адекватности предлагаемых моделей для описания реальной зависимости скорости фотосинтеза от интенсивности света для *Nerium oleander* L., *Laurus nobilis* L. и *Aucuba japonica* Thunb. cv. variegata. Несмотря на значительные количественные различия рассчитанных параметров при использовании одних и тех же исходных данных, общая тенденция показателей активности фотосинтетического аппарата у сравниваемых видов растений сохранялась. Учитывая данный факт, чтобы избежать искажения результатов оценки параметров при сравнении между собой видов растений по отношению к световому фактору либо при изучении данного отношения в динамике в период вегетации, предпочтительно применять одну, наиболее подходящую для всех, функцию.

Ключевые слова: вечнозеленые виды, CO_2 -газообмен, световые кривые фотосинтеза, аппроксимация кривых, нелинейная регрессия.

COMPARISON OF PHOTOSYNTHETIC LIGHT-RESPONSE CURVES MODELS BY THE EXAMPLE OF EVERGREEN PLANT SPECIES

S.P. Korsakova¹, O.A. Ilnitsky¹, Yu.V. Plugatar¹

Abstract. The results fitted by four most commonly applied P_N/I -curves models with measured values of CO_2 gas exchange in leaves of three evergreen species: *Nerium oleander* L., *Laurus nobilis* L. and *Aucuba japonica* Thunb. cv. variegata were compared. The measurement of CO_2 gas exchange in leaves of these species was made under different light treatments: in the field conditions on the Southern coast of the Crimea (full exposure to sunlight) and in greenhouse (moderate shading). The average values of P_{gmax} , $\Phi_{(I_{comp})}$, R_D , I_{max} parameters of models differed from 2 to 60 % depending on the type of parameter, and when compared with the measured data – from 1 to 30 %. The values calculated by modified Michaelis-Menten model were 5–15 % higher than the measured values, and calculated by hyperbolic tangent model were 3–13 % less than the measured values. The results fitted by modified rectangular hyperbola model able to fit the photoinhibition stage by nonrectangular hyperbola and modified form of nonrectangular hyperbolic model showed highly adequate values to real dependencies of photosynthetic rate on light intensity for *Nerium oleander* L., *Laurus nobilis* L. and *Aucuba japonica* Thunb. cv. variegata. Despite the significant quantitative differences in the calculated

¹ Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН (Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center of RAS, Yalta, Russian Federation), Российская Федерация, 298648, г. Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, 52, e-mail: korsakova2002@mail.ru

parameters values using the same source data, the general tendency of the photosynthetic apparatus activity indices in the compared plant species remained. Considering this fact it is preferable to use only one P_N/I -curves model that is suitable for all plant species to avoid distortion of the results of parameters estimation when comparing species of plants relative to the light factor, or when studying that relationship in the dynamics during the growing season.

Keywords: evergreen species, CO_2 gas exchange, P_N/I -curves, curve fitting, nonlinear regression.

ВВЕДЕНИЕ

Исследования с применением методов, не нарушающих целостность растения, имеют особую актуальность. Одним из таких подходов является построение световых зависимостей CO_2 -газообмена, позволяющих оценить эффективность использования световой энергии растительным организмом, заложенную в его генетической системе, механизм утилизации им энергии света и превращения неорганических соединений биогенных элементов в органические вещества [1; 2]. Поскольку реальные световые кривые имеют различную форму («кривизну») и поэтому не могут быть описаны какой-либо одной моделью, к настоящему времени количество P_N/I -моделей насчитывает более двух десятков [2]. Различные экспериментальные световые кривые удовлетворительно описываются функциями: прямоугольной, непрямоугольной гиперболой, ломаной Блэкмана, экспонентой, гиперболическим тангенсом [2]. Все кривые имеют сходную форму, однако они отличаются в области перегиба и в достижении максимального фотосинтеза.

Цель настоящей работы – сравнить результаты аппроксимации четырех наиболее часто применяемых моделей P_N/I -кривых с экспериментальными данными, определить недостатки каждой модели при использовании фотосинтетических параметров, рассчитанных на основании статистической функции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объектов исследований были выбраны три вечнозеленых вида растений, широко используемых в озеленении на Южном берегу Крыма и Черноморском побережье Кавказа: олеандр обыкновенный *Nerium oleander* L., лавр благородный *Laurus nobilis* L. и аукуба японская пестролистная *Aucuba japonica* Thunb. cv. *variegata*.

Эксперименты были проведены на территории Никитского ботанического сада – Национального научного центра. Одну часть экспериментов прово-

дили в теплице в условиях умеренного затенения (около 50–60 % от полного освещения) на 4-летних саженцах, растущих в 10-литровых вегетационных сосудах, другую часть – в полевых условиях при полной освещенности непосредственно в местах произрастания растений на территории Верхнего парка арборетума и опытного участка, расположенного на территории центрального отделения.

Интенсивность CO_2 -газообмена листьев определяли с 3-кратной повторностью на хорошо развитых интактных листьях верхней части побега каждые 10–15 мин с помощью автоматической 4-канальной системы открытого типа для мониторинга CO_2 -обмена и транспирации листьев «Монитор фотосинтеза РТМ-48А» (Bioinstruments S.R.L., Молдова) [3]. Для измерения CO_2 -газообмена использован одноканальный инфракрасный газоанализатор с открытой газометрической системой фирмы «PP Systems» (США) [4]. Фотосинтетически активную радиацию (ФАР) и другие параметры окружающей среды: температуру ($^{\circ}\text{C}$) и влажность воздуха (%) – измеряли датчиками Метео-модуля РТН-48, подключенного к цифровому входу системы РТМ-48А. Для получения кривой зависимости скорости видимого фотосинтеза P_N от интенсивности света CO_2 -газообмен определяли в диапазоне ФАР от 0 до 2000 мкмоль/($\text{m}^2 \times \text{c}$) при естественной концентрации CO_2 в воздухе около 0,04 %.

Статистическую обработку данных проводили с помощью пакета программ Statistica 10 («Statsoft Inc.», США) и Microsoft Excel 2010. Подбор аппроксимирующей функции P_N/I -зависимости осуществляли с помощью модуля «Углубленные методы анализа / нелинейное оценивание» методом наименьших квадратов в системе Statistica. Все расчеты производили при заданном уровне значимости $p < 0,05$.

Экспериментальные измерения в полевых условиях и в теплице проводили в солнечные, преимущественно ясные дни в сентябре 2015 и 2016 гг. Исследуемые растения не испытывали ни недостатка почвенной влаги, ни стресса из-за высокой температуры (табл. 1).

Таблица 1. Средние значения параметров окружающей среды при измерении CO₂-газообмена растений в условиях разной освещенности**Table 1.** Average values of environmental parameters during measurement of CO₂-exchange in plants under different light conditions

Условия освещенности / Canopy position	Часть суток / Part of the day	Температура воздуха, °C / Air temperature, °C	Температура листа, °C / Leaf temperature, °C	Относительная влажность воздуха, % / Relative humidity, %	Максимальная ФАР, мкмоль/(м ² × с) / Maximum PAR, μmol/(m ² × s)	Влажность почвы, % / Soil moisture, %
<i>Nerium oleander</i> L.						
Открытый грунт, без затенения / In the field, full sunlight	День Day-time	29,8 ± 0,5	31,9 ± 0,7	50 ± 6	1827 ± 36	20 ± 4
	Ночь Night-time	23,1 ± 0,6	21,3 ± 0,6	52 ± 2	0	19 ± 2
Теплица, умеренное затенение / Greenhouse, moderate shade	День Day-time	26,5 ± 2,8	28,9 ± 2,9	64 ± 6	620 ± 40	22 ± 8
	Ночь Night-time	19,3 ± 4,0	22,6 ± 3,7	68 ± 4	0	19 ± 8
<i>Laurus nobilis</i> L.						
Открытый грунт, без затенения / In the field, full sunlight	День Day-time	26,5 ± 2,4	28,2 ± 2,2	51 ± 5	1592 ± 99	17 ± 5
	Ночь Night-time	20,5 ± 2,0	18,5 ± 2,2	53 ± 7	0	16 ± 6
Теплица, умеренное затенение / Greenhouse, moderate shade	День Day-time	29,3 ± 1,2	29,2 ± 1,4	50 ± 5	552 ± 41	16 ± 1
	Ночь Night-time	21,9 ± 1,4	21,4 ± 1,4	56 ± 4	0	16 ± 1
<i>Aucuba japonica</i> Thunb. cv. variegata						
Открытый грунт, без затенения / In the field, full sunlight	День Day-time	29,1 ± 0,9	31,4 ± 0,9	52 ± 8	1394 ± 118	20 ± 2
	Ночь Night-time	21,5 ± 0,5	20,1 ± 0,9	66 ± 4	0	19 ± 2
Теплица, умеренное затенение / Greenhouse, moderate shade	День Day-time	28,3 ± 0,1	31,2 ± 0,2	58 ± 1	473 ± 38	24 ± 1
	Ночь Night-time	21,0 ± 0,3	21,8 ± 0,3	66 ± 1	0	24 ± 1

Учитывая частоту применения моделей [5–9], критические замечания, а также преимущества предложенных современных эмпирических подходов и оригинальных разработок [2; 10–14], в данном исследовании мы провели сравнение измеренных

и рассчитанных фотосинтетических параметров с использованием четырех различных хорошо описанных в литературе математических выражений P_N/I -кривой: 1) модифицированной модели Михаэлиса – Ментен [6]; 2) модели гиперболическо-

го тангенса [8; 9]; 3) модифицированной модели прямоугольной гиперболы, способной описывать фотоингибирование процесса непрямоугольной гиперболой [14] и 4) модифицированной модели непрямоугольной гиперболы [2; 13].

$$P_N = \frac{I \times P_{g \max}}{I + I_{(50)}} - R_D, \quad (1)$$

$$P_N = P_{g \max} \times \tanh\left(\frac{\Phi_{(I_0)} \times I}{P_{g \max}}\right) - R_D, \quad (2)$$

$$P_N = \Phi_{(I_0 - I_{comp})} \times \frac{1 - \beta \times I}{1 + \gamma \times I} \times (I - I_{comp}), \quad (3)$$

$$V = \frac{1 + I}{2 \times \gamma_I} \times \left\{ 1 - \sqrt{1 - \frac{4 \times \gamma_I \times I}{(1 + I)^2}} \right\}, \quad (4)$$

здесь $V = P_N / P_{g \max}$ и $I = [I] / I_k$ (4),

где $P_{g \max}$ – максимальная скорость брутто-фотосинтеза при «оптимальной» интенсивности света (ниже того уровня, когда начинается фотоингибирование) [2], мкмоль(CO₂)/(м² × с); P_N – скорость нетто-фотосинтеза, мкмоль(CO₂)/(м² × с); R_D – скорость темнового дыхания, мкмоль(CO₂)/(м² × с); I – фотосинтетически активная радиация, мкмоль/(м² × с); I_{comp} – световой компенсационный пункт – интенсивность света, при которой суммарный CO₂-газообмен ($P_N / I_{(x,t)}$) равен нулю, мкмоль/(м² × с); $I_{(50)}$ – точка светового насыщения для $P_N + R_D$, равная 50 % от $P_{g \max}$, мкмоль/(м² × с); I_k – световая константа, мкмоль/(м² × с); $\Phi_{(I)}$, $\Phi_{(I_0)}$, $\Phi_{(I_{comp})}$, $\Phi_{(I_0 - I_{comp})}$ – квантовый выход фотосинтеза (тангенс угла наклона световой кривой рассчитывался как производная P_N в точке I) при различной интенсивности освещения: при $I = 0$, $I = I_{comp}$, $I = I_0 - I_{comp}$, мкмоль(CO₂)/(мкмоль(квантов)); β и γ – корректировочные коэффициенты (безразмерные); γ_I – параметр («кривизна») непрямоугольности гиперболы (безразмерный).

Параметры R_D , I_{sat} и $P_{g \max}$ из уравнения (3) рассчитаны по формулам [14]:

$$R_D = \Phi_{(I_0 - I_{comp})} \times I_{comp},$$

$$I_{sat} = \sqrt{\frac{(\beta + \gamma) \times (1 + \gamma \times I_{comp})}{\beta}} \times \gamma,$$

$$P_{g \max} = \Phi_{(I_0 - I_{comp})} \times \frac{1 - \beta \times I_{sat}}{1 + \beta \times I_{sat}} \times (I_{sat} - I_{comp}) + R_D,$$

где I_{sat} – насыщающая интенсивность света, мкмоль/(м² × с).

Общие формы P_N/I -кривой уравнений (1)–(3) и расчет из них основных фотосинтетических характеристик $\Phi_{(I)}$, I_{comp} , $I_{sat(n)}$ в программе Excel разработаны Ф.А. Лобо с соавторами [11; 12]:

$$\Phi_{(I)} = \frac{I_{(50)} \times P_{g \max}}{(I + I_{(50)})^2},$$

$$\Phi_{(I)} = \Phi_{(I_0)} \times \operatorname{sech}^2\left(\frac{\Phi_{(I_0)} \times I}{P_{g \max}}\right) = \Phi_{(I_0)} \times \left[\frac{1}{\cos^2\left(\frac{\Phi_{(I_0)} \times I}{P_{g \max}}\right)} \right],$$

$$\Phi_{(I)} = \Phi_{(I_0 - I_{comp})} \times \frac{1 - \beta \times \gamma \times I^2 - 2\beta \times I + (\gamma + \beta) \times I_{comp}}{(1 + \gamma \times I)^2},$$

$$I_{comp} = \frac{I_{(50)} \times R_D}{P_{g \max} - R_D},$$

$$I_{comp} = \operatorname{arctan} h\left(\frac{R_D}{P_{g \max}}\right) \times \frac{P_{g \max}}{\Phi_{(I_0)}},$$

$$I_{sat(n)} = \frac{I_{(50)} \times \left(R_D \times \frac{n}{100} - P_{g \max} \times \frac{n}{100} - R_D\right)}{P_{g \max} \times \left(\frac{n}{100} - 1\right) + R_D \times \left(1 - \frac{n}{100}\right)},$$

$$I_{sat(n)} = \operatorname{arctan} h\left[\frac{\frac{n}{100} \times (P_{g \max} - R_D) + R_D}{P_{g \max}}\right] \times \frac{P_{g \max}}{\Phi_{(I_0)}},$$

$$I_{sat(n)} = \frac{A \times I_{comp} - B \times \gamma + C}{2 \times A} - \frac{\sqrt{(B \times \gamma - A \times I_{comp} - C)^2 - 4 \times A \times (C \times I_{comp} + B)}}{2 \times A},$$

здесь $A = \Phi_{(I_0 - I_{comp})} \times \beta$,

$$B = \frac{n}{100} \times (P_{g \max} - R_D),$$

$$C = \Phi_{(I_0 - I_{comp})}^2.$$

$I_{sat(n)}$ в уравнениях – это предел допустимого поглощения ФАР растением, или точка светового насыщения, определяемого при скорости фотосинтеза $P_N + R_D$, равной n % от P_{Nmax} [11; 12]. Рассчитать любое значение $I_{sat(n)}$ можно, подставив в формулу вместо n нужное значение процентиля.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Уравнение (4) имеет три основных параметра: максимальную скорость фотосинтеза P_{gmax} , световую I_k -константу и параметр непрямоугольности гиперболы γ_I [2; 13]. Параметр I_k является основным для световой кривой, тангенс угла наклона $\varphi_{(I_0)}$ на ее начальном участке – зависимым параметром. $I_k = P_{gmax} / \varphi_{(I_0)}$; $\varphi_{(I_0)} = a \times \varphi_{max}$, здесь a – поглощение, φ_{max} – максимальный квантовый выход. Теоретически максимальная величина квантового выхода равна 0,1250 мкмоль(CO₂)/мкмоль(квантов), которая означает, что для фиксации 1 молекулы CO₂ необходимо 8 фотонов [15].

Если в уравнение (4) вместо V и I подставить соответственно P_N / P_{gmax} и $[I] / I_k$, учитывая, что $P_{gmax} = P_N + R_D$ [14], скорость видимого фотосинтеза будет равна:

$$P_N = P_{gmax} \times \frac{I + I_k - \sqrt{(I + I_k)^2 - 4 \times \gamma_I \times I \times I_k}}{2 \times \gamma_I \times I_k} - R_D. (5)$$

Для любого значения I из совокупности экспериментальных данных произвольный квантовый выход фотосинтеза $\varphi_{(I)}$ рассчитывается как производная P_N/I -кривой по отношению к I [12]. Рассчитанная производная для математической модели (5):

$$\varphi_{(I)} = \frac{P_{gmax}}{2 \times \gamma_I \times I_k} \times \left(1 - \frac{I + I_k - 2 \times \gamma_I \times I_k}{\sqrt{(I + I_k)^2 - 4 \times \gamma_I \times I \times I_k}} \right).$$

При $I = 0$ уравнение принимает вид:

$$\varphi_{(I_0)} = P_{gmax} / I_k.$$

Уравнение для расчета светового компенсационного пункта I_{comp} из модели (5) было получено после переноса слагаемого I в левую часть уравнения при суммарном CO₂-газообмене, равном нулю ($P_N = 0$):

$$I_{comp} = I_k \times R_D \times \frac{1 - \gamma_I \times \frac{R_D}{P_{gmax}}}{P_{gmax} - R_D}.$$

Общая формула для расчета $I_{sat(n)}$, полученная из математической модели (5), имеет вид:

$$I_{sat(n)} = \frac{I_k \times \left(\frac{n}{100} \times [R_D - R_{gmax}] - R_D \right)}{\left(\frac{n}{100} - 1 \right) \times (P_{gmax} - R_D)} \times \left(1 - \gamma \times \left[\frac{\frac{n}{100} \times (P_{gmax} - R_D) + R_D}{P_{gmax}} \right] \right) \times \frac{1}{\left(\frac{n}{100} - 1 \right) \times (P_{gmax} - R_D)}.$$

Кроме основных кардинальных точек световой кривой с помощью надстройки «Поиск решения» в Microsoft Excel 2010, применив подход Ф.А. Лобо с соавторами [11; 12], для каждой модели и вида мы нашли максимальное значение интенсивности света I_{max} , насыщающее P_N , как точки, за которой нет существенного прироста скорости нетто-фотосинтеза. В данной точке также была рассчитана насыщенная светом максимальная скорость нетто-фотосинтеза $P_{N(I_{max})}$ при отсутствии фотоингибирования. Эти переменные являются более реалистичными для представления фотосинтетического потенциала растений, поскольку их величина всегда находится в интервале проведенных измерений [12]. Учитывая технические характеристики монитора фотосинтеза РТМ-48А [3], расчет I_{max} производили, если в интервале приращения интенсивности света $\Delta I = 50$ мкмоль/(м² × с) максимальное изменение измеренных значений ΔP_N не превышало 0,1 мкмоль(CO₂)/(м² × с).

Сравнение и экспериментальное оценивание параметров моделей. В настоящее время не существует единой окончательной универсальной математической модели для применения во всех случаях при описании реальных световых кривых, поэтому при проведении конкретных исследований лучшей P_N/I -кривой из всех существующих будет та, которая наиболее приближена к исходным данным [12]. Учитывая, что классическая реакция растений в ответ на изменения условий освещенности характеризуется, как правило, изменением угла наклона начального участка световой кривой, уровнем плато светового насыщения и скорости темнового дыхания, мы провели сравнительный анализ согласованности аппроксимирующих функций для P_N/I -зависимостей в разных условиях освещенности: при полном освещении и в условиях умеренного затенения.

В таблицах 2–4 представлены средние значения экспериментальных данных, стандартных отклонений ($\pm\sigma$), параметров моделей световых кривых (1), (2), (3) и (5), а также переменных, рассчитанных из этих моделей. R^2 – коэффициент детерминации; SSE – сумма квадратов ошибок; P_{gk} – скорость брутто-фотосинтеза в точке I_k , мкмоль(CO₂)/(м² × с); P_{gk} / P_{gmax} – относительное насыщение фотосинтеза в точке I_k (безразмерный); $I_{sat(90)}$ – точка светового насыщения при скорости фотосинтеза $P_N + R_D$, равной 90 % от $P_{N_{max}}$, мкмоль/(м² × с); $I_{sat(95)}$ – точка светового насыщения при ско-

Таблица 2. Результаты нелинейного оценивания P_N/I -моделями зависимости скорости фотосинтеза от интенсивности света у саженцев *Nerium oleander* L. в условиях различного освещения
Table 2. The results of nonlinear estimation by P_N/I -curve models of the photosynthesis rate dependence on light intensity in *Nerium oleander* L. seedlings under different light treatments

Параметр Parameter	P_N/I -модели / P_N/I -curve models				Экспериментальные данные / Experimental data
	(1)	(2)	(3)	(8)	
P_{gmax}	$\frac{15,64 \pm 2,67}{12,80 \pm 1,32}$	$\frac{13,60 \pm 2,42}{11,09 \pm 0,87}$	$\frac{14,08 \pm 2,56}{11,47 \pm 0,85}$	$\frac{14,43 \pm 2,04}{12,17 \pm 1,15}$	$\frac{14,73 \pm 2,71}{12,30 \pm 1,30}$
$\Phi_{(I_0)}$	$\frac{0,096 \pm 0,021}{0,129 \pm 0,021}$	$\frac{0,050 \pm 0,006}{0,069 \pm 0,012}$	$\frac{0,077 \pm 0,007}{0,110 \pm 0,013}$	$\frac{0,057 \pm 0,004}{0,097 \pm 0,017}$	
$\Phi_{(I_{comp})}$	$\frac{0,076 \pm 0,018}{0,113 \pm 0,025}$	$\frac{0,050 \pm 0,006}{0,069 \pm 0,012}$	$\frac{0,064 \pm 0,008}{0,098 \pm 0,018}$	$\frac{0,051 \pm 0,003}{0,090 \pm 0,019}$	
$\Phi_{(I_0 - I_{comp})}$			$\frac{0,070 \pm 0,008}{0,104 \pm 0,016}$		
R_D	$\frac{1,70 \pm 0,20}{0,86 \pm 0,28}$	$\frac{1,55 \pm 0,15}{0,73 \pm 0,26}$	$\frac{1,64 \pm 0,14}{0,83 \pm 0,29}$	$\frac{1,57 \pm 0,09}{0,81 \pm 0,28}$	$\frac{1,60 \pm 0,13}{0,80 \pm 0,20}$
I_{comp}	$\frac{20,31 \pm 2,10}{7,85 \pm 3,86}$	$\frac{31,24 \pm 2,53}{11,62 \pm 5,83}$	$\frac{23,56 \pm 1,39}{8,60 \pm 4,07}$	$\frac{26,45 \pm 3,38}{9,59 \pm 4,80}$	$\frac{\approx 23,33 \pm 5,56}{\approx 5,75 \pm 1,75}$
$I_{(50)}$	$\frac{165,3 \pm 6,5}{100,3 \pm 5,9}$				
I_k	$\frac{165,3 \pm 6,5}{100,3 \pm 5,9}$	$\frac{268,6 \pm 13,9}{163,7 \pm 15,1}$	$\frac{163,1 \pm 13,3}{100,9 \pm 1,1}$	$\frac{253,2 \pm 43,4}{128 \pm 11,1}$	
I_{sat}			$\frac{1386,5 \pm 214,1}{918,1 \pm 309,0}$		$\frac{\approx 880,0 \pm 26,7}{\approx 440,0 \pm 10,0}$
β			$\frac{0,00012 \pm 0,000051}{0,00018 \pm 0,000099}$		
γ			$\frac{0,004 \pm 0,0007}{0,0071 \pm 0,00036}$		
γ_I				$\frac{0,705 \pm 0,170}{0,550 \pm 0,010}$	
R^2	$\frac{98,0 \pm 1,3}{98,0 \pm 0,1}$	$\frac{98,0 \pm 0,7}{97,5 \pm 0,5}$	$\frac{98,3 \pm 0,9}{98,0 \pm 0,1}$	$\frac{98,3 \pm 0,9}{98,0 \pm 0,1}$	
SSE	$\frac{22,39 \pm 26,36}{28,84 \pm 10,39}$	$\frac{16,87 \pm 16,87}{31,56 \pm 9,16}$	$\frac{15,36 \pm 17,76}{25,08 \pm 7,64}$	$\frac{15,76 \pm 18,25}{27,27 \pm 9,84}$	
P_{glk}	$\frac{7,82 \pm 1,33}{6,40 \pm 0,66}$	$\frac{10,36 \pm 1,85}{8,45 \pm 0,66}$	$\frac{8,07 \pm 1,75}{6,48 \pm 0,69}$	$\frac{9,95 \pm 2,69}{7,28 \pm 0,65}$	
P_{glk} / P_{gmax}	$\frac{0,50 \pm 0,00}{0,50 \pm 0,00}$	$\frac{0,76 \pm 0,00}{0,76 \pm 0,00}$	$\frac{0,57 \pm 0,02}{0,56 \pm 0,02}$	$\frac{0,68 \pm 0,08}{0,60 \pm 0,01}$	
$I_{sat(90)}$	$\frac{1325 \pm 44}{836 \pm 23}$	$\frac{413 \pm 19}{247 \pm 25}$	$\frac{609 \pm 42}{372 \pm 85}$	$\frac{848 \pm 262}{626 \pm 62}$	
$I_{sat(95)}$	$\frac{2815 \pm 94^{**}}{1773 \pm 52}$	$\frac{509 \pm 25}{306 \pm 31}$	$\frac{782 \pm 72}{488 \pm 126}$	$\frac{1600 \pm 611}{1249 \pm 121}$	
$I_{sat(99)}$	$\frac{14734 \pm 495^{**}}{9267 \pm 285^{**}}$	$\frac{728 \pm 36}{439 \pm 43}$	$\frac{1079 \pm 137}{695 \pm 209}$	$\frac{7552 \pm 3419^{**}}{6206 \pm 594^{**}}$	
I_{max}	$\frac{958 \pm 34}{661 \pm 87}$	$\frac{617 \pm 15}{403 \pm 1}$	$\frac{845 \pm 21}{540 \pm 24}$	$\frac{756 \pm 59}{541 \pm 84}$	
$P_{N(I_{max})}$	$\frac{15,2 \pm 2,8}{12,0 \pm 1,1}$	$\frac{11,9 \pm 2,4}{10,0 \pm 1,4}$	$\frac{12,2 \pm 2,8}{10,5 \pm 1,2}$	$\frac{11,6 \pm 2,3}{10,0 \pm 1,6}$	$\frac{\approx 13,1 \pm 2,6}{\approx 11,5 \pm 1,5}$

Примечание. В числителе – условия открытого грунта: полное освещение; в знаменателе – условия теплицы: умеренное затенение.
Note. In the numerator – in the field under light treatments: full sun; in denominator – in greenhouse under light treatments: moderate shading.

рости фотосинтеза $P_N + R_D$, равной 95 % от $P_{N_{max}}$, мкмоль/(м² × с); $I_{sat(99)}$ – точка светового насыщения при скорости фотосинтеза $P_N + R_D$, равной 99 % от $P_{N_{max}}$, мкмоль/(м² × с); I_{max} – точка светового насыщения, за которой нет существенно увеличения P_N , мкмоль/(м² × с); $P_{N(I_{max})}$ – максимальная скорость нетто-фотосинтеза, рассчитанная и измеренная при $I = I_{max}$, мкмоль(СО₂)/(м² × с); * – значение фотосинтетически активной радиации, превышающее диапазон измерений прибора; ** – значение ФАР выше максимального значения, достигающего поверхности Земли.

Статистический анализ показал, что P_N/I -зависимости для *N. oleander*, *L. nobilis* и *A. japonica* хорошо описываются представленными моделями (1), (2), (3) и (5) (табл. 2–4). Согласованность рассчитанных и измеренных данных позволяет сделать вывод об адекватности исследованных моделей, которые удовлетворительно согласуются между собой. Проверка по *t*-критерию коэффициентов регрессий показала, что все включенные в модели факторы-параметры значимы на 5%-м уровне значимости. Параметры P_{gmax} , $\Phi_{(I_0 - I_{comp})}$, R_D , I_{comp} , $I_{(50)}$ и I_k моделей световых кривых, используемых в данном исследовании, высоко значимы ($p < 0,0001$). Уровень значимости *t*-статистики корректировочных коэффициентов γ и β (3), а также показателя «кривизны» γ_I (5) преимущественно находились в пределах $p < 0,001$ – $0,05$, однако в около 40 % случаев значимость корректировочного коэффициента торможения реакций фотосинтеза светом β (3) была только на 10–20%-м уровне. Полученные модели световых кривых фотосинтеза характеризуются высокой степенью детерминации. Исходя из величин коэффициентов детерминации (табл. 2–4), можно утверждать, что 94–99 % исходных данных объясняются моделью. Наилучшая согласованность между рассчитанными и измеренными значениями P_N/I -кривой для всех видов растений отмечена при аппроксимации экспериментальных данных уравнениями (3) и (5), поскольку суммы квадратов ошибок (SSE) полученных моделей были наименьшими. Одна из причин лучшей согласованности этих моделей с экспериментальными данными заключается в том, что уравнения (1) и (2) имеют постоянные значения внутренней выпуклости («кривизны»), таким образом, они не так универсальны, как уравнения (3) и (5) с изменяющимся данным параметром.

Параметр γ_I в уравнении (5) может принимать любую величину от 0 до 1 [2], благодаря чему с его помощью можно описывать световые кривые любой кривизны, обладающие одним и тем же начальным углом наклона и максимальным уровнем насыщения. При $\gamma_I = 0,0$ уравнение (5) превращается в уравнение прямоугольной гиперболы Михаэлиса – Ментен (1), а при увеличении параметра до $\gamma_I \approx 0,999$ переходит в ломаную Блэкмана. Промежуточное положение занимают функция экспоненты ($\gamma_I \approx 0,8$) и гиперболического тангенса ($\gamma_I \approx 0,95$) (2) [2]. Параметр γ_I имеет ясный биологический смысл – относительное лимитирование реакций за пределами субстратного цикла. Высокое значение параметра γ_I ($\gamma_I \approx 0,95$) означает, что относительное сопротивление субстратного цикла (фотохимические реакции фотосинтеза) примерно в 20 раз ниже (а скорость этих реакций, соответственно, в 20 раз выше) по сравнению с суммарным сопротивлением реакций за пределами субстратного цикла (то есть темновых реакций фотосинтеза, реакций «переработки») [13].

Модифицированная модель Михаэлиса – Ментен (1) с низкой внутренней выпуклостью показывает относительно быстрое уменьшение наклона кривой при увеличении I , что указывает на более постепенный переход от лимитирования светом к насыщению и приводит к более высоким значениям P_{gmax} и $\Phi_{(I)}$ в сравнении с другими моделями и исходными данными (табл. 2–4). Кроме того, модели с низкой внутренней выпуклостью обладают очень коротким квазилинейным участком и имеют тенденцию давать завышенные значения $\Phi_{(I)}$ в том случае, когда исходные данные действительно показывают высокую выпуклость [16]. Среднее значение параметра P_{gmax} (1) является самым высоким в сравнении с другими моделями.

Одним из самых старых и наиболее используемых в описании световых зависимостей является параметр насыщающей интенсивности света I_k (субстратная световая константа), равный значению интенсивности света на пересечении максимальной скорости фотосинтеза и линии, найденной экстраполяцией начального наклона световой кривой. Параметр $I_k = P_{gmax} / \Phi_{(I_0)}$ был эмпирически введен Дж.Ф. Толлингом [17]. Величина параметра I_k характеризует световые условия, когда фотосинтез лимитируют темновые реакции, при которых начинают действовать защитные механизмы, и может быть использована для оценки адаптационных

Таблица 3. Результаты нелинейного оценивания P_N/I -моделями зависимости скорости фотосинтеза от интенсивности света у саженцев *Laurus nobilis* L. в условиях различного освещения
Table 3. The results of nonlinear estimation by P_N/I -curve models of the photosynthesis rate dependence on light intensity in *Laurus nobilis* L. seedlings under different light treatments

Параметр Parameter	P_N/I -модели / P_N/I -curve models				Экспериментальные данные / Experimental data
	(1)	(2)	(3)	(8)	
P_{gmax}	$\frac{10,12 \pm 0,84}{11,23 \pm 0,55}$	$\frac{8,50 \pm 0,74}{8,54 \pm 0,57}$	$\frac{8,69 \pm 0,76}{8,74 \pm 0,54}$	$\frac{9,56 \pm 0,86}{9,84 \pm 0,87}$	$\frac{9,17 \pm 0,51}{9,33 \pm 0,56}$
$\varphi_{(I_0)}$	$\frac{0,052 \pm 0,003}{0,093 \pm 0,006}$	$\frac{0,029 \pm 0,003}{0,058 \pm 0,005}$	$\frac{0,044 \pm 0,003}{0,080 \pm 0,005}$	$\frac{0,041 \pm 0,002}{0,070 \pm 0,002}$	
$\varphi_{(I_{comp})}$	$\frac{0,045 \pm 0,005}{0,086 \pm 0,004}$	$\frac{0,029 \pm 0,003}{0,057 \pm 0,005}$	$\frac{0,039 \pm 0,004}{0,075 \pm 0,004}$	$\frac{0,038 \pm 0,003}{0,068 \pm 0,002}$	
$\varphi_{(I_0 - I_{comp})}$			$\frac{0,041 \pm 0,004}{0,078 \pm 0,005}$		
R_D	$\frac{0,75 \pm 0,35}{0,41 \pm 0,05}$	$\frac{0,70 \pm 0,32}{0,31 \pm 0,04}$	$\frac{0,74 \pm 0,34}{0,38 \pm 0,05}$	$\frac{0,74 \pm 0,35}{0,36 \pm 0,04}$	$\frac{0,63 \pm 0,18}{0,37 \pm 0,04}$
I_{comp}	$\frac{16,47 \pm 9,2}{4,61 \pm 0,61}$	$\frac{25,07 \pm 13,47}{5,48 \pm 0,65}$	$\frac{19,0 \pm 10,67}{4,90 \pm 0,63}$	$\frac{19,47 \pm 10,19}{5,18 \pm 0,68}$	$\frac{\approx 16,33 \pm 5,11}{\approx 5,90 \pm 0,60}$
$I_{(50)}$	$\frac{196,5 \pm 28,6}{121,6 \pm 12,6}$				
I_k	$\frac{196,5 \pm 28,6}{121,6 \pm 12,6}$	$\frac{295,3 \pm 46,4}{150,4 \pm 20,5}$	$\frac{201,4 \pm 33,1}{110,6 \pm 10,1}$	$\frac{234,0 \pm 30,0}{140,2 \pm 13,7}$	
I_{sat}			$\frac{1190,1 \pm 206,0}{493,1 \pm 73,1}$		$\frac{\approx 736,7 \pm 15,6}{\approx 343,3 \pm 77,8}$
β			$\frac{0,00016 \pm 0,000055}{0,00049 \pm 0,000099}$		
γ			$\frac{0,0034 \pm 0,00067}{0,0050 \pm 0,00052}$		
γ_I				$\frac{0,496 \pm 0,095}{0,641 \pm 0,091}$	
R^2	$\frac{98,7 \pm 0,4}{98 \pm 0,7}$	$\frac{98,0 \pm 0,1}{98,3 \pm 0,4}$	$\frac{99,0 \pm 0,1}{98,0 \pm 0,4}$	$\frac{99,0 \pm 0,1}{98,0 \pm 0,4}$	
SSE	$\frac{7,23 \pm 2,53}{9,62 \pm 1,08}$	$\frac{8,72 \pm 3,28}{9,58 \pm 0,59}$	$\frac{6,09 \pm 2,10}{8,68 \pm 0,97}$	$\frac{6,92 \pm 2,41}{8,79 \pm 0,81}$	
$P_{g/k}$	$\frac{5,06 \pm 0,42}{5,62 \pm 0,28}$	$\frac{6,48 \pm 0,56}{6,51 \pm 0,43}$	$\frac{5,10 \pm 0,47}{5,35 \pm 0,30}$	$\frac{5,62 \pm 0,50}{6,17 \pm 0,24}$	
$P_{g/k} / P_{gmax}$	$\frac{0,50 \pm 0,00}{0,50 \pm 0,00}$	$\frac{0,76 \pm 0,00}{0,76 \pm 0,00}$	$\frac{0,59 \pm 0,01}{0,61 \pm 0,01}$	$\frac{0,59 \pm 0,02}{0,63 \pm 0,03}$	
$I_{sat(90)}$	$\frac{1630 \pm 188}{1051 \pm 114}$	$\frac{449 \pm 76}{224 \pm 30}$	$\frac{574 \pm 86}{262 \pm 36}$	$\frac{1232 \pm 305}{564 \pm 152}$	
$I_{sat(95)}$	$\frac{3457 \pm 406^{**}}{2224 \pm 240^*}$	$\frac{554 \pm 92}{278 \pm 38}$	$\frac{719 \pm 104}{319 \pm 45}$	$\frac{2466 \pm 639^{**}}{1105 \pm 324}$	
$I_{sat(99)}$	$\frac{18071 \pm 2142^{**}}{11608 \pm 1249^{**}}$	$\frac{795 \pm 130}{401 \pm 54}$	$\frac{955 \pm 153}{409 \pm 59}$	$\frac{12290 \pm 3307^{**}}{5398 \pm 1697^{**}}$	
I_{max}	$\frac{826 \pm 85}{730 \pm 51}$	$\frac{618 \pm 82}{381 \pm 43}$	$\frac{750 \pm 95}{438 \pm 54}$	$\frac{741 \pm 90}{549 \pm 87}$	
$P_{N(I_{max})}$	$\frac{8,9 \pm 1,0}{10,0 \pm 0,4}$	$\frac{7,5 \pm 0,4}{8,1 \pm 0,6}$	$\frac{7,6 \pm 0,4}{8,3 \pm 0,6}$	$\frac{7,4 \pm 0,4}{8,5 \pm 0,7}$	$\frac{\approx 7,0 \pm 0,4}{\approx 8,9 \pm 0,4}$

Примечание. В числителе – условия открытого грунта: полное освещение; в знаменателе – условия теплицы: умеренное затенение.
Note. In the numerator – in the field under light treatments: full sun; in denominator – in greenhouse under light treatments: moderate shading.

свойств вида. Адаптация фотофизических и фотохимических стадий к изменению режима освещения определяет характер темновых реакций фотосинтеза. Низкая величина I_k часто указывает на неэффективное использование высокой ФАР, а не на эффективное использование низкой, и наоборот [16].

Следует отметить, что при применении в описании световых кривых различных функций соотношение между значением скорости фотосинтеза P_{glk} в точке I_k и максимальным P_{gmax} будет различным. При использовании уравнения с постоянным значением внутренней выпуклости («кривизны») отношение P_{glk} / P_{gmax} (массовая доля светового насыщения фотосинтеза) будет *const*. Например, при описании P_N/I -зависимости функцией прямоугольной гиперболы Михаэлиса – Ментен в точке I_k скорость P_{glk} всегда будет достигать 50 % от P_{gmax} ($P_{glk} / P_{gmax} = 0,50$), а при использовании гиперболического тангенса $P_{glk} / P_{gmax} = 0,76$, или 76 % от P_{gmax} (табл. 2–4). При применении моделей с изменяющимся параметром значения внутренней выпуклости («кривизны»), например, в наших исследованиях это уравнения (3) и (5), соотношение P_{glk} / P_{gmax} не постоянно, а может варьироваться в диапазоне от 0,50 до 1,00.

В связи с тем, что значительное увеличение фотосинтеза наблюдается выше I_k (табл. 2–4), количественное приравнение I_k к световому насыщению не оправдано. В то же время этот показатель действительно приблизительно соответствует световому насыщению, поскольку качественно определяет область перехода от контроля переносом электронов к контролю ассимиляцией углерода [16].

В предложенных математических моделях основным является положение, что P_{gmax} – это максимальная удельная скорость фотосинтеза при «оптимальной» интенсивности света (ниже того уровня освещенности, когда начинается фотоингибирование) [2]. Однако следует учитывать, что при описывании P_N/I -зависимости математической моделью гиперболы без учета условия фотоингибирования (уравнения (1) и (5)) P_{gmax} является асимптотой гиперболы при $I \rightarrow \infty$. В данном случае параметр P_{gmax} не может быть использован как независимая переменная для определения максимального потенциала фотосинтезирующих видов, поскольку его не существует в реальной жизни [12]. Чтобы преодолеть затруднение, ряд исследователей предложил определять световую константу насыщения I_{sat} при скорости фотосинтеза, равной 50 % ($I_{sat(50)}$),

90 % ($I_{sat(90)}$), 95 % ($I_{sat(95)}$) и 99 % ($I_{sat(99)}$) от P_{gmax} или P_{Nmax} [6; 12; 18]. Максимально возможная величина фотосинтетически активной радиации, достигающей поверхности Земли, около 2,435 мкмоль/($m^2 \times c$) [19] или незначительно выше из-за рассеянной радиации, которая может увеличить это значение. На больших высотах в связи с разреженностью воздуха могут наблюдаться более высокие величины ФАР. Очевидно, что значения I_{sat} выше этих максимальных пределов не имеют реалистического экофизиологического смысла [12]. Из статистических показателей, приведенных в таблицах 2–4, видно, что значения $I_{sat(95)}$ и $I_{sat(99)}$, полученные из уравнения (1), а также $I_{sat(99)}$, рассчитанные из уравнения (5), были выше максимальной теоретически возможной величины ФАР, достигающей поверхности Земли, и находились за пределами диапазона измерений прибора.

Достаточно хорошую сопоставимость как с результатами измерений, так и с результатами расчетов с применением моделей (1), (2), (3) и (5) показали максимальные значения параметра насыщающей P_N при интенсивности света I_{max} – точки, за которой нет существенного изменения скорости нетто-фотосинтеза при данных условиях (табл. 2–4). Для этой точки была найдена насыщенная светом скорость нетто-фотосинтеза ($P_{N(I_{max})}$). Полученные результаты согласуются с заключением Ф.А. Лобо с соавторами [12] о том, что I_{max} и $P_{N(I_{max})}$ более реалистично представляют фотосинтетический потенциал растения, их интерпретация является непосредственной и очевидной, поскольку их значения всегда находятся в диапазоне проведенных измерений.

Данные исследований, приведенные в таблицах 2–4, показывают, что величины P_{gmax} , рассчитанные с применением модифицированной модели Михаэлиса – Ментен (1), в среднем на 12–22 % выше, чем с использованием моделей (2), (3) и (5), и на 15 % выше значений, полученных во время эксперимента. При использовании модели гиперболического тангенса (2) данный показатель в сравнении с другими был в среднем ниже на 3–18 % и на 6 % ниже измеренных значений.

Величины видимого квантового выхода фотосинтеза $\phi_{(I_{comp})}$ и темнового дыхания R_D , рассчитанные по модели (1), в сравнении другими моделями были выше, в среднем соответственно на 18–60 % и 5–15 %, а рассчитанные по модели (2) – ниже, соответственно на 15–38 % и 3–13 %.

Таблица 4. Результаты нелинейного оценивания P_N/I -моделями зависимости скорости фотосинтеза от интенсивности света у саженцев *Aucuba japonica* Thunb. cv. variegata в условиях различного освещения
Table 4. The results of nonlinear estimation by P_N/I -curve models of the photosynthesis rate dependence on light intensity in *Aucuba japonica* Thunb. cv. variegata seedlings under different light treatments

Параметр Parameter	P_N/I -модели / P_N/I -curve models				Экспериментальные данные / Experimental data
	(1)	(2)	(3)	(8)	
P_{gmax}	$\frac{8,68 \pm 0,42}{5,93 \pm 0,05}$	$\frac{7,48 \pm 0,48}{4,70 \pm 0,01}$	$\frac{7,81 \pm 0,46}{4,90 \pm 0,07}$	$\frac{8,33 \pm 0,43}{5,31 \pm 0,08}$	$\frac{8,15 \pm 0,30}{6,30 \pm 1,20}$
$\Phi_{(I_0)}$	$\frac{0,073 \pm 0,006}{0,085 \pm 0,006}$	$\frac{0,038 \pm 0,003}{0,050 \pm 0,004}$	$\frac{0,066 \pm 0,007}{0,074 \pm 0,008}$	$\frac{0,055 \pm 0,004}{0,064 \pm 0,004}$	
$\Phi_{(I_{comp})}$	$\frac{0,060 \pm 0,004}{0,075 \pm 0,005}$	$\frac{0,037 \pm 0,003}{0,050 \pm 0,004}$	$\frac{0,055 \pm 0,005}{0,067 \pm 0,007}$	$\frac{0,050 \pm 0,004}{0,060 \pm 0,004}$	
$\Phi_{(I_0 - I_{comp})}$			$\frac{0,060 \pm 0,006}{0,071 \pm 0,007}$		
R_D	$\frac{0,81 \pm 0,14}{0,34 \pm 0,01}$	$\frac{0,74 \pm 0,14}{0,30 \pm 0,01}$	$\frac{0,80 \pm 0,14}{0,33 \pm 0,01}$	$\frac{0,79 \pm 0,14}{0,32 \pm 0,01}$	$\frac{0,80 \pm 0,10}{0,30 \pm 0,01}$
I_{comp}	$\frac{12,14 \pm 1,48}{4,33 \pm 0,26}$	$\frac{19,58 \pm 2,28}{6,04 \pm 0,51}$	$\frac{13,25 \pm 1,72}{4,77 \pm 0,41}$	$\frac{15,07 \pm 1,95}{5,19 \pm 0,31}$	$\frac{\approx 12,63 \pm 3,38}{\approx 6,00 \pm 0,67}$
$I_{(50)}$	$\frac{119,2 \pm 4,3}{70,7 \pm 5,4}$				
I_k	$\frac{119,2 \pm 4,3}{70,7 \pm 5,4}$	$\frac{199,2 \pm 11,0}{94,7 \pm 8,2}$	$\frac{119,4 \pm 6,1}{67,1 \pm 6,0}$	$\frac{151,8 \pm 5,9}{83,4 \pm 5,5}$	
I_{sat}			$\frac{1282,7 \pm 187,1}{401,5 \pm 46,5}$		$\frac{\approx 685,0 \pm 92,5}{\approx 270,0 \pm 20,0}$
β			$\frac{0,000087 \pm 0,000028}{0,00046 \pm 0,000120}$		
γ			$\frac{0,0068 \pm 0,00066}{0,0100 \pm 0,002}$		
γ_I				$\frac{0,496 \pm 0,029}{0,635 \pm 0,073}$	
R^2	$\frac{98,3 \pm 0,4}{97,0 \pm 0,7}$	$\frac{97,8 \pm 0,4}{97,0 \pm 0,7}$	$\frac{98,3 \pm 0,4}{97,0 \pm 0,7}$	$\frac{98,3 \pm 0,4}{97,0 \pm 0,7}$	
SSE	$\frac{8,51 \pm 3,09}{8,36 \pm 3,27}$	$\frac{10,48 \pm 3,88}{8,37 \pm 3,10}$	$\frac{8,12 \pm 3,22}{7,82 \pm 3,20}$	$\frac{8,20 \pm 3,09}{7,66 \pm 2,95}$	
P_{glk}	$\frac{4,34 \pm 0,21}{2,97 \pm 0,02}$	$\frac{5,69 \pm 0,36}{3,58 \pm 0,01}$	$\frac{4,28 \pm 0,24}{2,87 \pm 0,04}$	$\frac{4,87 \pm 0,28}{3,32 \pm 0,07}$	
P_{glk} / P_{gmax}	$\frac{0,50 \pm 0,00}{0,50 \pm 0,00}$	$\frac{0,76 \pm 0,00}{0,76 \pm 0,00}$	$\frac{0,55 \pm 0,01}{0,59 \pm 0,02}$	$\frac{0,59 \pm 0,01}{0,63 \pm 0,02}$	
$I_{sat(90)}$	$\frac{973 \pm 47}{598 \pm 47}$	$\frac{304 \pm 17}{143 \pm 12}$	$\frac{480 \pm 26}{191 \pm 7}$	$\frac{835 \pm 28}{344 \pm 71}$	
$I_{sat(95)}$	$\frac{2065 \pm 98^*}{1266 \pm 99}$	$\frac{375 \pm 21}{177 \pm 15}$	$\frac{643 \pm 50}{240 \pm 13}$	$\frac{1681 \pm 62}{673 \pm 154}$	
$I_{sat(99)}$	$\frac{10801 \pm 505^{**}}{6614 \pm 519^{**}}$	$\frac{537 \pm 30}{254 \pm 22}$	$\frac{945 \pm 108}{321 \pm 28}$	$\frac{8424 \pm 337^{**}}{3288 \pm 814^{**}}$	
I_{max}	$\frac{624 \pm 10}{413 \pm 14}$	$\frac{453 \pm 21}{244 \pm 14}$	$\frac{600 \pm 15}{312 \pm 8}$	$\frac{572 \pm 9}{323 \pm 25}$	
$P_{N(I_{max})}$	$\frac{8,1 \pm 0,5}{5,4 \pm 0,1}$	$\frac{6,6 \pm 0,4}{4,3 \pm 0,0}$	$\frac{6,6 \pm 0,3}{4,5 \pm 0,0}$	$\frac{6,4 \pm 0,3}{4,5 \pm 0,0}$	$\frac{\approx 6,5 \pm 0,1}{\approx 5,6 \pm 0,5}$

Примечание. В числителе – условия открытого грунта: полное освещение; в знаменателе – условия теплицы: умеренное затенение.
Note. In the numerator – in the field under light treatments: full sun; in denominator – in greenhouse under light treatments: moderate shading.

В сравнении с исходными данными в среднем величины параметров R_D и I_{max} , найденные по функции (1), превышали значения, измеренные в опытах, соответственно на 8 и 28 %, а рассчитанные по функции (2), наоборот, занижали их на 6 и 19 %. Положение светового компенсационного пункта I_{comp} на световой кривой при использовании модели с низкой внутренней выпуклостью (1), как правило, было смещено в область меньшей освещенности в сравнении с измеренными значениями в среднем на 7 %, а при использовании моделей с высокой внутренней выпуклостью (2) – в область большей освещенности в среднем на 20–30 %. Максимальная разница между значениями (1) и (2) данного параметра достигала 30–40 %.

Одна из причин таких расхождений, как с результатами измерений, так и с результатами расчетов по другим моделям – вариабельность реальной внутренней выпуклости («кривизны»), которая в моделях (1) и (2) принята постоянной.

Близкие величины параметров P_{gmax} , $\Phi(I_{comp})$, I_{comp} , R_D , I_{max} получены при расчетах по (3) и (5). Их значения в среднем не различались более чем на 5–13 %. Средние значения фотосинтетических показателей, рассчитанные с применением данных модельных уравнений, в сравнении с величинами, измеренными в опытах, не различались в среднем более чем на 1–14 % (табл. 2–4).

Таким образом, параметры P_N/I -кривой фотосинтеза, полученные с применением модельных уравнений (3) и (5), с достаточной для практических целей точностью согласуются между собой и с прямыми измерениями, и они могут быть положены в основу расчета зависимости скорости фотосинтеза от интенсивности света для данных видов вечнозеленых растений. Предлагаемые модели обладают высокой степенью адекватности реальным P_N/I -зависимостям, однако следует учитывать, что любые модельные расчеты нивелируют ряд возможных специфических отклонений, связанных с условиями развития растения или резким изменением условий среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В условиях полного освещения и умеренного затенения получены достоверные различия параметров P_{gmax} , $\Phi(I_{comp})$, I_{comp} , R_D , I_{max} . Средние величины показателей, рассчитанные по модельным уравнениям (1), (2), (3) и (5), различались от 4 до 20 %.

Коэффициент детерминации, указывающий на согласованность моделей, рассчитанных по урав-

нениям (1), (2), (3) и (5), с экспериментальными данными был очень высоким и составил 94–99 %. Однако средние значения параметров P_{gmax} , $\Phi(I_{comp})$, I_{comp} , R_D , I_{max} моделей различались между собой от 2 до 60 % в зависимости от вида параметра, а при сравнении с измеренными данными – от 1 до 30 %. Величины, рассчитанные по уравнению (1), превышали измеренные значения практически всех фотосинтетических показателей на 5–15 %, а по (2) – были ниже их на 3–13 %. Наиболее высокий уровень согласованности между рассчитанными и измеренными данными для *N. oleander*, *L. nobilis* и *A. japonica* наблюдался при использовании (3) и (5).

Анализ модельных расчетов показал, что при применении отличающихся по структуре и сложности модельных уравнений (1), (2), (3) и (5), несмотря на значительные количественные различия рассчитанных параметров при использовании одних и тех же исходных данных, общая тенденция показателей активности фотосинтетического аппарата у сравниваемых видов растений сохраняется. Это позволяет сделать вывод о том, что при сравнении видов растений по отношению к световому фактору в первом, грубом приближении вполне допустимо использовать наиболее простые модели (1) и (2). Для более точного определения эколого-физиологических характеристик видов предпочтительнее применять при отсутствии фотоингибирования модель (5), а при наличии – модель (3), поскольку в качестве недостатка модели (3) в сравнении с другими модельными уравнениями можно отметить определенные сложности при математическом анализе и численных расчетах.

Проведенные расчеты позволяют сделать заключение, что при использовании различных функций для описания фотосинтетической реакции на увеличение плотности светового потока даже при применении одинаковых входных значений рассчитанные характеристики по каждой отдельно взятой функции могут значительно различаться не только по абсолютным значениям, но и иметь противоположные знаки в сравнении с экспериментальными данными, сохраняя при этом общую тенденцию. Учитывая данный факт, на наш взгляд, чтобы избежать искажения результатов оценки параметров при сравнении между собой видов растений по отношению к световому фактору либо при изучении данного отношения в динамике в период вегетации, предпочтительно применять одну, наиболее подходящую для всех, функцию.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 14-50-00079.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Заленский О.В. 1977. *Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. (Тимирязевские чтения, XXXVII)*. Л., Наука: 56 с.
2. Звалинский В.И. 2006. Формирование первичной продукции в море. *Известия ТИНРО*. 147: 276–302.
3. Балаур Н.С., Воронцов В.А., Клейман Э.И., Тон Ю.Д. 2009. Новая технология мониторинга CO₂-обмена у растений. *Физиология растений*. 56(3): 466–470.
4. Балаур Н.С., Воронцов В.А., Меренюк Л.Ф. 2013. Особенности фотодыхания фотосинтетически активных органов у C3-растений. *Физиология растений*. 60(2): 174–183. doi: 10.7868/S0015330313020036
5. 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*. 5: 207–213.
6. Кайбейянен Э.Л. 2009. Параметры световой кривой фотосинтеза у *Salix dasyclados* и их изменение в ходе вегетации. *Физиология растений*. 56(4): 490–499.
7. Дальке И.В., Буткин А.В., Табаленкова Г.Н., Малышев Р.В., Григорай Е.Е., Головки Т.К. 2013. Эффективность использования световой энергии тепличной культурой салата. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 5: 60–68.
8. Jassby A.D., Platt T. 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and Oceanography*. 21(4): 540–547. doi: 10.4319/lo.1976.21.4.0540
9. Platt T., Denman K.L., Jassby A.D. 1977. Modeling the productivity of phytoplankton. In: *Ideas and Observations on Progress in the Study of the Seas. The Sea 6*. NY, Wiley & Sons: 807–856.
10. Thornley J.H.M. 1976. *Mathematical models in plant physiology. A quantitative approach to problems in plant and crop physiology*. London – New York – San Francisco, Academic Press: 318 p.
11. Lobo F.A., Barros M.P., Dalmagro H.J., Dalmonin Â.C., Pereira W.E., Souza É.C., Vourlitis G.L., Rodriguezortiz C.E. 2014. Erratum to: Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel – a critical look at the models. *Photosynthetica*. 52(3): 479–480. doi: 10.1007/s11099-014-0045-6
12. Lobo F.A., Barros M.P., Dalmagro H.J., Dalmonin Â.C., Pereira W.E., Souza É.C., Vourlitis G.L., Rodriguezortiz C.E. 2013. Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel – a critical look at the models. *Photosynthetica*. 51(3): 445–456. doi: 10.1007/s11099-013-0045-y
13. Звалинский В.И. 2008. Количественное описание морских экосистем. I. Общие подходы. *Известия ТИНРО*. 152: 132–153.
14. Ye Z.-P. 2007. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*. 45(4): 637–640. doi: 10.1007/s11099-007-0110-5
15. Singsaas E.L., Ort D.R., DeLucia E.H. 2001. Variation in measured values of photosynthetic quantum yield in ecophysiological studies. *Oecologia*. 128: 15–23. doi: 10.1007/s004420000624
16. Henley W.J. 1993. Measurement and interpretation of photosynthetic light-response curves in algae in the context of photoinhibition and diel changes. *Journal of Phycology*. 29(6): 729–739. doi: 10.1111/j.0022-3646.1993.00729.x
17. Talling J.F. 1957. Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. *New Phytologist*. 56(1): 29–50. doi: 10.1111/j.1469-8137.1957.tb07447.x
18. Greer D.H., Weedon M.M. 2012. Modelling photosynthetic responses to temperature of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Semillon) leaves on vines grown in a hot climate. *Plant, Cell and Environment*. 35(6): 1050–1064. doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02471.x
19. Jones H.G., Archer N., Rotenberg E., Casa R. 2003. Radiation measurement for plant ecophysiology. *Journal of Experimental Botany*. 54(384): 879–889. doi: 10.1093/jxb/erg116

REFERENCES

1. Zalenskiy O.V. 1977. *Ekologo-fiziologicheskie aspekty izucheniya fotosinteza. (Timiryazevskie chteniya, XXXVI)*. [Ecological and physiological aspects of photosynthesis study. 37th Timiryazev reading]. Leningrad, Nauka: 56 p. (In Russian).
2. Zvalinsky V.I. 2006. [Process of primary production in the sea]. *Izvestiya TINRO*. 147: 276–302. (In Russian).
3. Balaur N.S., Vorontsov V.A., Kleiman E.I., Ton Yu.D. 2009. Novel technique for component monitoring of CO₂ exchange in plants. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2009. 56(3): 423–427. doi: 10.1134/S1021443709030170
4. Balaur N.S., Vorontsov V.A., Merenyuk L.F. 2013. Specific features of photorespiration in photosynthetically active organs of C3 plants. *Russian Journal of Plant Physiology*. 60(2): 184–192. doi: 10.1134/S1021443713020039
5. Bolondinskii V.K., Vilikainen L.M. 2014. [Research of photosynthesis light dependence in Karelian birch and Common (silver) birch in different mineral nutrient availability settings]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN*. 5: 207–213. (In Russian).
6. Kaipainen E.L. 2009. Parameters of photosynthesis light curve in *Salix dasyclados* and their changes during the growth season. *Russian Journal of Plant Physiology*. 56(4): 445–453. doi: 10.1134/S1021443709040025
7. Dalke I.V., Butkin A.V., Tabalenkova G.N., Malyshev R.V., Grigoray E.E., Golovko T.K. 2013. [Radiation use efficiency of lettuce grown in the greenhouse]. *Izvestiya Timiryazevskoy sel'skokhozyaystvennoy akademii*. 5: 60–68. (In Russian).
8. Jassby A.D., Platt T. 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and Oceanography*. 21(4): 540–547. doi: https://doi.org/10.4319/lo.1976.21.4.0540
9. Platt T., Denman K.L., Jassby A.D. 1977. Modeling the productivity of phytoplankton. In: *Ideas and Observations on Progress in the Study of the Seas. The Sea 6*. NY, Wiley & Sons: 807–856.
10. Thornley J.H.M. 1976. *Mathematical Models in Plant Physiology. A quantitative approach to problems in plant and*

- crop physiology. London New York – San Francisco, Academic Press: 318 p.
11. Lobo F.A., Barros M.P., Dalmagro H.J., Dalmonin Â.C., Pereira W.E., Souza É.C., Vourlitis G.L., Rodriguezortiz C.E. 2014. Erratum to: Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel – a critical look at the models. *Photosynthetica*. 52(3): 479–480. doi: 10.1007/s11099-014-0045-6
 12. Lobo F.A., Barros M.P., Dalmagro H.J., Dalmonin Â.C., Pereira W.E., Souza É.C., Vourlitis G.L., Rodriguezortiz C.E. 2013. Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel – a critical look at the models. *Photosynthetica*. 51(3): 445–456. doi: 10.1007/s11099-013-0045-y
 13. Zvalinsky V.I. 2008. [Quantitative description of marine ecosystems. I. General approach]. *Izvestiya TINRO*. 152: 132–153. (In Russian).
 14. Ye Z.-P. 2007. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*. 45(4): 637–640. doi: 10.1007/s11099-007-0110-5
 15. Singsaas E.L., Ort D.R., DeLucia E.H. 2001. Variation in measured values of photosynthetic quantum yield in ecophysiological studies. *Oecologia*. 128: 15–23. doi: 10.1007/s004420000624
 16. Henley W.J. 1993. Measurement and interpretation of photosynthetic light-response curves in algae in the context of photoinhibition and diel changes. *Journal of Phycology*. 29(6): 729–739. doi: 10.1111/j.0022-3646.1993.00729.x
 17. Talling J.F. 1957. Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. *New Phytologist*. 56(1): 29–50. doi: 10.1111/j.1469-8137.1957.tb07447.x
 18. Greer D.H., Weedon M.M. 2012. Modelling photosynthetic responses to temperature of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Semillon) leaves on vines grown in a hot climate. *Plant, Cell and Environment*. 35(6): 1050–1064. doi: 10.1111/j.1365-3040.2011.02471.x
 19. Jones H.G., Archer N., Rotenberg E., Casa R. 2003. Radiation measurement for plant ecophysiology. *Journal of Experimental Botany*. 54(384): 879–889. doi: 10.1093/jxb/erg116

Поступила 17.05.2018