

Васильев А.А. Теоретическая биология, часть 1 (биометрия, биологическая относительность; экономика живой системы: общий подход и экономика растения как промежуточный этап оптимизационного описания биоразнообразия)

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие

ОБОЗНАЧЕНИЯ

Глава 1. БИОМЕТРИЯ

(подход к интерпретации результатов биологических измерений, биологическая относительность)

1. Особенности использования понятия «функция» при описании воспроизводимых количественных характеристик биологических объектов
2. Следствия неполной воспроизводимости биологических измерений
 - 2.1. Изменение статистики
 - 2.2. Размерность
 - 2.3. Конечное число реализаций и неопределенность высоких производных
 3. Оценка числа различаемых реализаций «биологической кривой» — соответствующей ей невырожденной информации
 - 4*. Предел качественной однородности, свойство произведения
 - 4.1. Свойство произведения <при интеграции составляющих>
 - 4.2. Определение качественной однородности и ее выражения
 - 4.3. Качественная однородность как симметрия <живых систем>
 - 4.4. Процедура симметризации
 5. Стандартные представления биологической кривой
 - 5.1. Информационная эквивалентность
 - 5.2. Возможные стандарты малопараметрической интерполяции
 - 5.3. Проверка инвариантности выводов в классе эквивалентных вариантов описания
 - 6*. Биологическая относительность

Глава II. ЭКОНОМИКА ЖИВОЙ СИСТЕМЫ

(общий подход и экономика растения как промежуточный этап оптимизационного описания биоразнообразия)

1. Проблемы экономического описания живых систем
- 2*. Разрешение неоднозначности при выборе утверждения об экономии
 - 2.1. <При заданной организации живой системы> воспроизводство любой составляющей означает также воспроизводство других
 - 2.2. Возможности формального разрешения неоднозначности
 - 2.3. Понятие о жесткости интеграции
 - 2.4. Приближенная пропорциональность скоростей процессов в живой системе
 - 2.5. Представительность материального баланса любой составляющей
 - 2.6. Локальная линейность затрат — функции Q
 - 2.7. Реконструкция затрат по выбору рабочих точек
 - 2.8. Выбор углеводных субстратов в качестве выделенной составляющей
 - 3*. Подход к реализации выбранного утверждения об экономии
 4. Растение как объект экономического описания
 5. Высший уровень интеграции в растении
 6. Система утверждений об экономии ресурсов растением
- 6.1. Критерии эффективности экономического подхода

- 6.2. Соответствие экономики устьичной регуляции C3- и C4-растений
- 6.3. Интеграция световых и темновых процессов фотосинтеза
 - 6.3.1. Эмпирическое описание
 - 6.3.2. Оптимизационные соотношения и их применение
 - 6.3.3. Прямые следствия оптимизационных соотношений
- 6.4. Объективность выражения сформулированных экономических ограничений
 - 6.4.1. Универсальность описания одних и тех же механизмов у растений с различной организацией
 - 6.4.2. Использование инвариантных свойств многопараметрических задач – пример температурных зависимостей
 - 6.4.3. Анализ наличия степеней свободы в многопараметрических зависимостях — эффект разнообразия механизмов
 - 6.4.4. Количественный критерий для определения стресса и его описание
 - 6.4.5. Установление взаимосвязи характеристик через коэффициент воспроизводства: пример зависимости биомассы от условий
- 6.5. Выводы из экономического рассмотрения
 - 6.5.1. Адекватность оптимизационного описания
 - 6.5.2. Построена экономика первого приближения
 - 6.5.3. Особенности «биологической интеграции»
 - 7. Перспективы экономического описания: гипотезы и возможности их реализации
- 7.1. Описание этапов водного транспорта
 - 7.1.1. Водный статус транспирирующих тканей
 - 7.1.2. Поглощение воды в корне.
 - 7.1.3. Транспорт по ксилеме
- 7.2. Дополнение экономики растения
 - 7.2.1. Описание других вариантов организации фотосинтеза <других вариантов CO₂-концентрирования>
 - 7.2.2. Описание флоэмного транспорта
- 7.3. Переход от экономического описания растений к описанию других организмов и сообществ организмов

Приложение А. Качественно однородные представления

- 1. Типовые свойства квазистационарной скорости последовательности биохимических превращений
 - 1.1. Описание отдельного ферментативного превращения
 - 1.2. Типовые свойства отдельного этапа многоэтапного процесса
 - 1.3. Вывод типовых свойств стационарной скорости многоэтапного процесса
 - 1.4. Расширение круга процессов с теми же типовыми свойствами
 - 2. Типовые свойства кинетики последовательности биохимических превращений
 - 2*. Достаточное условие применимости предположения о квазистационарности
 - 3. Иллюстрация применения процедуры симметризации для решения <многомерных> оптимизационных задач.
 - 4. Физико-химический и оптимизационный анализ последовательности ферментативных превращений
 - <Применение процедуры симметризации для оптимизационного анализа метаболизма>
 - 4.1. Ожидаемые средние энергетические затраты (ΔG) на одну реакцию в последовательности ферментативных превращений
 - 4.2. Физико-химические ограничения констант скоростей и ожидаемое распределение ΔG по стадиям ферментативной реакции
 - 3.3. Ожидаемое ограничение концентраций субстратов и ферментов в в последовательностях метаболических превращений
 - 4.4. Экономическая целесообразность разделения превращений во времени

Приложение В. Применение стандартной интерполяции при описании роста растений

Приложение С. Оптимизационная модель устьичной регуляции фотосинтеза у C_3 –растений

1. Вид оптимизационного соотношения для устьичной регуляции

- 1.1. Сопряжение фотосинтеза и транспирации
- 1.2. Вид функции затрат
- 1.3. Условие максимальной эффективности
- 1.4. Типовые свойства функции интеграции
- 1.5. Вид функции интеграции в случае C_3 -фотосинтеза
- 1.6. Варианты проверки утверждения о максимальной эффективности
 2. Критерий отклонений от оптимальности
 3. Выполнение предсказаний оптимизационной модели устьичной регуляции
 4. Классификация факторов устьичной регуляции

Приложение Д. Оценки характерных значений удельных затрат

Выбор стандартных условий

1. 2. Подход к реконструкции удельных затрат в растении
3. Вырождение отношения J_m/v_m
4. Оценка абсолютного значения удельных затрат α_c по данным при выращивании в условиях низкой интенсивности освещения
5. Разделение статических затрат
6. Ожидаемые соотношения характеристик зависимости $A(c_i, I)$
7. Оценка затрат, пропорциональных действующей скорости фотосинтеза, и обсуждение более полного баланса затрат
8. Оценка затрат на транспорт воды
9. Баланс затрат в точке экологического равновесия C_3 - и C_4 -видов

Цитируемая литература

Аннотация

В первой части курса теоретической биологии описан подход к интерпретации данных экспериментов с биологическими объектами с учетом неполной воспроизводимости измерений и качественной однородности (сходства) составляющих живой системы, сформулировано понятие биологической относительности. Сформулирован подход к описанию экономических ограничений при воспроизводстве живой системы — ограничений, вытекающих из необходимости обеспечить материальный баланс по совокупности всех ее многочисленных динамически превращающихся составляющих. Дано общее разрешение проблемы экономического описания в биологии и рассмотрена экономика растения как промежуточный этап оптимизационного описания биоразнообразия.

Предназначено для студентов старших курсов, аспирантов и научных сотрудников, работающих в различных областях биологии — биофизиков, физиологов, биохимиков, экологов; узко — изучающих процессы в растении, прежде всего, фотосинтетический газообмен, экологию фотосинтеза, донорно-акцепторные отношения, водный транспорт.

Подход к интерпретации данных, описываемый в главе 1, заинтересует специалистов во всех областях, для которых характерна неполная воспроизводимость измерений — не только биологии, но и экономики, социологии и т.д. Подход к разрешению неоднозначности при использовании утверждений об экономии ресурсов заинтересует специалистов по экономике.

Иллюстрация эффективности количественного описания живой системы как сложной физической системы представляет интерес для физиков, возможности использования качест-

венно однородных представлений могут заинтересовать всех специалистов, работающих в области естественных наук.

- Предисловие -

Курс теоретической биологии является логически замыкающим курсом в системе биофизического образования. Он дает наибольшие возможности количественного описания поведения биологических объектов, позволяя производить расчет не наблюдаемых непосредственно величин и <теоретическое> прогнозирование поведения реальных и конструируемых живых систем, причем качество результатов не уступает измерениям с применением самых современных экспериментальных методов. Эти возможности исключительно ценны, поскольку во множестве ситуаций соответствующие экспериментальные возможности получения тех же результатов сильно ограничены или же отсутствуют.

Таким образом, курс теоретической биологии является важным и необходимым дополнением системы биологических дисциплин — естественной основой количественной биологии, выполняя в биологии роль, аналогичную курсу теоретической физики для физики.

В первой главе рассмотрена (описана и обоснована) особая процедура интерпретации данных биологических измерений, принципиально отличающаяся от таковой в традиционном случае измерений физических величин. Математическое описание при биологических измерениях так же, как и при измерениях в физике, основано на «хороших» свойствах особого рода. Это другие «хорошие» свойства, чем в физике, где под таковыми понимается непрерывность и дифференцируемость используемых при описании функций вместе со всеми их требуемыми производными. Важно и то, что «хорошие» свойства при количественном описании в биологии есть. А шире, их можно распространить на некоторые другие дисциплины, имеющие дело с похожими по сложности объектами, в частности, на экономику.

«Хорошие» свойства, которые характеризуют результаты измерений в биологии, позволяют представить поведение описываемой сложной системы в относительно простом виде. Для биологических объектов такая редукция описания оказывается возможна во многих важных отношениях.

При этом сами по себе значения совокупности параметров, которые детально описывают живую систему, не наблюдаемы по данным какого-либо одного эксперимента. Непосредственно наблюдаемы лишь параметры упрощенного (редуцированного) представления. Наблюдаемые параметры редуцированного представления — это сложные комбинации из параметров, описывающих живую систему детально. Наблюдаемые параметры редуцированного представления зависят от конкретной ситуации (условий эксперимента, состояния исследуемого объекта и т.д.). В этом смысле их значения относительны (в этой связи возникает понятие «биологическая относительность»), но они объективно описывают наблюдаемое поведение, т.е. дают основу для последующей реконструкции параметров детального описания.

Для полной реконструкции параметров детального описания нужна большая совокупность данных и многоэтапная процедура вычислений. Чтобы продемонстрировать эффективность такой многоэтапной процедуры в качестве способа количественного описания жизнедеятельности организмов, нужен хотя бы один пример. Все остальное содержание первой части пособия и представляет собой разбор такого примера.

А именно, рассмотрена многоэтапная процедура описания ограничений материального баланса по совокупности ресурсов, используемых живой системой, — традиционный аспект экономии ресурсов живой системой (вторая глава). В силу множества выводимых следствий и их взаимосвязей, даже в этом одном экономическом аспекте нужно рассматривать большое разнообразие имеющихся данных и анализировать процедуры проверки экономических утверждений, тем более, что рассмотренный пример экономики растения как одного из множества биологических объектов дает путь к оптимизационному описанию всего множества других биологических объектов.

На этом пути по сути дела predetermined выбор именно экономического аспекта в качестве аспекта, который при описании проявлений жизнедеятельности организмов необходимо рассмотреть в первую очередь. Без разрешения проблемы экономического описания трудно представить себе преодоление общебиологического кризиса количественного описания, поскольку в экономическом аспекте кризис количественного описания в биологии выражен наиболее явно.

С одной стороны, очевидно, что потенциал количественного описания ограничений на поведение живой системы в связи с динамикой превращений совокупности составляющих, которые необходимы для ее воспроизводства, исключительно велик. Такие ограничения весьма многочисленны, т.к. воспроизводство живой системы представляет собой динамическое превращение большого числа составляющих. Это химические элементы, белки, макромолекулярные комплексы, разнообразные структуры на всех более высоких уровнях организации живых систем и т.д. Невыполнение в любой момент времени баланса по многим из этих составляющих фатально для воспроизводства живой системы в целом. Эти ограничения выражают многочисленные количественные соотношения, измеряемые во вполне характерных случаях тысячами или даже многими десятками тысяч. Число количественных соотношений, по крайней мере, столь же велико, сколь велико число самих составляющих. Причем ограничения по ним должны быть выполнены как глобально с точки зрения результирующего баланса, так и локально в каждый момент времени и во многих областях пространства.

С другой стороны, при количественном анализе именно многочисленность ограничений является препятствием при использовании их с целью достижения эффективного описания поведения живой системы. Если учитывать все эти ограничения, то получается слишком большое число уравнений, которое обычно даже не пытаются решать непосредственно, а попытки свести описание к малому числу уравнений дают неприемлемо грубое качество описания.

Несмотря на эти, вполне объективные трудности, подход для их разрешения удастся сформулировать и продемонстрировать его эффективность. При предлагаемом разрешении важно использование идеи качественной однородности — представления о сходстве свойств составляющих живой системы. Следствием сходства свойств составляющих является сходство уравнений, описывающих эти составляющие. Чем больше сходство свойств, тем больше сходство уравнений. А чем больше сходство уравнений, тем легче решается система таких уравнений. Эффективный метод решения систем большого числа уравнений (метод симметризации) основан на выявлении сходства этих уравнений (гл. I, п.4, приложение А).

Качественную однородность можно рассматривать как симметрию, характерную для живых организмов, хотя не только для них. Причем у этого свойства организмов есть свое теоретическое обоснование (глава III в части 2). Идея качественной однородности при количественном описании в биологии, физике, химии и других науках не менее важна и универсальна, чем идея количественной однородности, оперирующая представлением системы в виде совокупности одинаковых составляющих и служащая основой для статистических методов.

Более узко для разрешения проблем описания в экономическом аспекте важна значимость представления о воспроизводстве живой системы как о приближенно стехиометрическом превращении. Для биологии представление о воспроизводстве как приближенно стехиометрическом превращении важно, прежде всего, в экономическом аспекте. В том же аспекте такое представление очевидно важно и для экономических наук, т.к. экономика также имеет дело с приближенно стехиометрическими, но не точно стехиометрическими превращениями объектов. Для теоретической экономики также имеет методический интерес использование понятия схемы воспроизводства и основанный на нем расчет связей количественных характеристик воспроизводящейся системы (гл. II, п.6.4–5) — опосредованно через восприимчивость к каждой характеристике коэффициента воспроизводства динамической системы, на которую наложены ограничения с точки зрения экономии ресурсов.

Кроме того, для разрешения проблем количественного описания в биологии исключительно важен постулат о недетерминированности как представление о том, что поведение

живых организмов <в принципе> не является полностью предсказуемым, т.е. при полностью заданном исходном состоянии живой системы и заданных внешних воздействиях конечное состояние живой системы хоть и не является совершенно произвольным, но может варьировать весьма значительно (в частности, несоизмеримо значительнее, чем варьируют термодинамические характеристики в статистической физике).

Такое представление чрезвычайно конструктивно при количественном описании поведения живых организмов. Во-первых, формально принимая недетерминированность поведения живых организмов как специфически присущее им свойство <и определяя ее экспериментально как наблюдаемый биологический разброс> приходим к представлению об особой геометрии «биологической кривой» (гл. I пп.1–3,5–6). Отсюда следует уже упомянутое различие «хороших» свойств для кривых в физике <сколько угодно большое число непрерывных и дифференцируемых производных> и в биологии <имеют смысл только низкие производные, а высокие производные не определены>. Отсюда конечное число различаемых вариантов поведения и оценка информационного потенциала (невырожденной информации) результатов биологических измерений.

Во-вторых, за счет неопределенности в описании не полностью детерминированного поведения живой системы удается построить последовательность приближений при описании этого поведения. В результате система большого числа уравнений редуцируется и ее оказывается возможным решить. Пример описания поведения целого растения иллюстрирует имеющиеся возможности — установление взаимосвязи между количественными характеристиками стационарного газообмена листа, кинетики роста растения, онтогенеза листа, жизненной стратегии в зависимости от внешних условий и т.д.

Наконец, конструктивно представление о целесообразности недетерминированности как свойства, за счет которого возможна адаптация к изменениям условий среды, в т.ч. непредсказуемым. Это позволяет оценить ожидаемую рациональную недетерминированность и описать эволюцию организмов как эволюцию систем с прогрессирующе недетерминированным поведением (часть 2).

Следует упомянуть также отдельно о содержании второй части курса. Во второй части (после рассмотрения экономических ограничений на поведения живой системы в главе II из первой части) оказывается возможным рассмотрение всей совокупности ограничений на поведение живой системы:

- информационных ограничений,
- способности живого организма <как совокупности разнообразия составляющих> к изменению, включая баланс по многочисленным составляющим, выражаемый схемой воспроизводства (ее качественное и количественное замыкание),
- ожидаемой недетерминированности поведения живой системы как ее адаптивной характеристики,
- проведено выделение составляющих с различными функциями (регуляция, перемещение/превращения и т.д.),
- описаны возможности количественной реконструкции этапов эволюции живых систем.

Данная работа одновременно является оригинальным исследованием и учебным пособием. Она предназначена для широкого круга специалистов с базовой физико-математической подготовкой, работающих во всех областях биологии, а также экономики, технологии, физики и химии сложных систем. Учебных пособий или монографий, дающих представление о рассматриваемом круге вопросов, в России или за рубежом в настоящее время не существует.

Курс теоретической биологии занимает особое место при системе преподавания биологических наук, принятой в МФТИ. Эта система построена на противопоставлении двух направлений. С одной стороны, биологические курсы демонстрируют разнообразие проявлений жизнедеятельности. С другой стороны, в <сопровождающих биологические курсы> биофизических семинарах и курсах рассмотрены подходы к физическому пониманию и количественному описанию этих проявлений.

Предлагаемый курс теоретической биологии сводит воедино эти два противостоящих друг другу направления. В нем практически целиком востребован стандартный курс обучения на факультете физико-химической биологии (а затем ФМБФ). Оказывается необходимым не только описание биологического разнообразия и специальные процедуры адаптации классических методов количественного описания с учетом особенностей биологических объектов в семинарах по биологии. Начало понимания потребности в таких процедурах дают семинары первого семестра первого курса — семинар по «антиклассической биофизике» и далее.

Востребован также и стандартный курс физики и математики, а, в конечном счете, возникающее после изучения курса теоретической физики понимание проблем и возможностей теоретического описания. В частности, полезен опыт описания недетерминированного поведения в статистической физике, гидродинамике и квантовой механике, подход к решению проблемы ненаблюдаемости в квантовой механике и т.д.

Оказываются востребованными понятия рабочей точки и управления в радиоэлектронике и теории автоматического регулирования, понятия из экономики, возможности учета качественной однородности описываемой системы, рассматриваемые в физической химии.

В настоящем пособии курс теоретической биологии дан в предельно компактном изложении, при котором основной текст составляет менее половины общего объема рукописи. Остальное — это комментарии, иллюстрации и доказательства разного рода. Дополнение многочисленными аргументами разного рода необходимо в биологии, т.к. убедительное изложение в сфере описания сложных объектов, поведение которых включает множество взаимосвязанных проявлений, требует гораздо большего числа иллюстраций и доказательств, чем при описании более простых явлений в традиционной физике или химии.

Комментарии не являются логически необходимыми, но облегчают понимание. Краткие комментарии и пояснения выделены в тексте угловыми скобками. Пространные комментарии и обобщения, которые можно опустить при ознакомительном прочтении, выделены в отдельные пункты и обозначены звездочкой.

Согласованность (взаимосвязанность) проявлений жизнедеятельности означает, что при описании одного и того же набора фактов могут быть установлены разнообразные и многочисленные связи. Поэтому некоторые данные из цитируемых источников обсуждаются как иллюстрации к утверждениям разного рода. И это достоинство теоретической науки, которая дает многогранное понимание наблюдаемых явлений, хотя обращения из многих мест рукописи к рисункам или таблицам, которые даны в одном определенном месте, создают некоторые неудобства при чтении.

Для тех, кто узко интересуется биологией растения, рассмотрение фактически начинается с п.4 главы II. Предшествующее имеет смысл необходимого для этого обоснования: гл. I — обосновывает возможность использовать простые эмпирические зависимости для описания результирующего эффекта сложных процессов, а гл. II п.1–3 — возможность описывать экономические ограничения функцией затрат в линейном виде и возможность по отдельности проверять выполнение соотношений, следующих из необходимости экономии ресурсов.

Обозначения

Обозначения формул — отдельно во всех главах и приложениях. При ссылках на формулу из другой главы или приложения указывается соответствующая глава или приложения, например, формула (I.3), (II.11), (B.4) или (A.3.1).

Обозначения таблиц и рисунков — сплошное во всем тексте.

F — функция интеграции (Гл. II, п.2.2; Приложение А, п.3)

Q — функция затрат (там же, далее с п.4 Главы II — затраты углеводных субстратов), Q_i — составляющие функции затрат, α_i — удельные затраты
 q — статические затраты (эквивалент энергетических затрат на синтез биомассы, Приложение D, п.3))
 ΔG — стандартное изменение термодинамического потенциала
 T — температура
 R — универсальная газовая постоянная
 Q_{10} — температурный коэффициент (относительное изменение эффекта при изменении температуры на 10 оС)
 I — интенсивность освещения
 J — скорость электронного транспорта (J_m — максимальная скорость), v_s — скорость карбоксилирования (v_m — максимальная скорость)
 $A = (c_a - c_i)/rg$ — скорость ассимиляции (CO_2 -газообмен, поток CO_2 в лист), мкмоль CO_2 м⁻² с⁻¹
 $E = (w_i - w_a)/rg'$, — скорость испарения воды листом (скорость транспирации, поток H_2O из листа), ммоль H_2O м⁻² с⁻¹
 c_i — $[\text{CO}_2]$ в межклеточном пространстве листа, мкбар \approx мкл/л = ppm
 c_a — в воздухе (обычное значение в воздухе $c_a = 350$ мкл/л)
 c_s — в местах карбоксилирования (в хлоропласте)
 w_a — $[\text{H}_2\text{O}]$ в воздухе, мбар \approx мл/л
 w_i — $[\text{H}_2\text{O}]$ в межклеточном пространстве листа (обычно считают насыщающей, тогда $\Delta w = w_i - w_a$ — дефицит давления паров воды в воздухе)
 $rg = 1.6 rg'$ — сопротивление в газовой фазе транспорту CO_2 и H_2O соответственно
 k_1, k_2 — параметры эмпирического описания при использовании зависимости (С.7)
 $k_1, k_{\text{рдфк}}$ — параметры эмпирического описания при использовании зависимости (II.5)— углекислотный компенсационный пункт
 ψ — водный потенциал (ψ_l — листа, ψ_x — ксилемы, ψ_s — почвы), МПа \approx 10 бар \approx 10 атм.

Сокращения

РДФК — рибулезодифосфаткарбоксилаза
 УКП — углекислотный компенсационный пункт (параметр k_1 в уравнениях (II.5) – (II.6) и (С.7))
 ОА — осмотическая адаптация (osmotic adjustment)
 DW — сухой вес (dry weight)
 FW — сырой вес (fresh weight)

Глава 1. БИОМЕТРИЯ

(подход к интерпретации результатов биологических измерений, биологическая относительность)

1. Особенности использования понятия «функция» при описании воспроизводимых количественных характеристик биологических объектов

Проблемы количественного описания в биологии ясны уже на примере установления взаимосвязи двух количественных характеристик между собой. Хотелось бы представить ее в виде функции $y = f(x)$. Однако из-за связи любой количественной характеристики с множеством других в такой зависимости явно или неявно фигурирует множество параметров, т.е. фактически всегда речь идет об установлении зависимости типа

$$y = f(x) | \text{параметры} = \text{const.} \quad (1)$$

Параметры можно считать постоянными лишь в том случае, если рассматривать времена, малые в сравнении с характерными временами превращений в живой системе. Поэтому зависимость вида (1) можно установить <в пределе очень быстрых измерений> лишь для таких пар характеристик x и y (или шире, наборов значений более двух величин, если речь идет о функциях двух и более переменных), время изменения которых намного меньше характерного времени изменения других величин.

Во многих других случаях (причем наиболее интересных, которые описывают реакцию

живой системы именно как сложной системы) установить зависимость (1) эксперимен-

тально невозможно, т.к. практические возможности не позволяют не только зафиксиро-

вать, но хотя бы контролировать значения всех параметров, которые могут так или иначе

повлиять на реакцию (речь идет не о внешних условиях, которые экспериментатор часто

может поддерживать с высокой точностью, но о параметрах, описывающих процессы в са-

мой живой системе).

В некоторых случаях можно сделать предположение о постоянстве значений регулируемых системой параметров как следствии некоторых специальных процессов в системе, например, считать, что поддержание постоянных значений некоторых параметров является следствием гомеостаза. В более общем случае можно ожидать лишь некоторого известного закономерного изменения значений параметров как следствия реализации некоторых целесообразных в том или ином отношении (реакция на кинетику внешних условий) и/или эмпирических твердо установленных (повторяемых во всех экспериментах) кинетических процессов. Например, таким ожидаемым закономерным изменением является онтогенез органов или организма в целом.

Однако даже в случае поддержания самой системой некоторых значений регулируемых ею параметров (как в условиях гомеостаза) нет оснований ожидать точного постоянства этих значений. Более того можно обосновать целесообразность отклонений от постоянства, величину которых будет определять соотношение целесообразного для живой системы эффекта большей точности поддержания и дополнительных издержек, сопровождающих повышение точности.

В силу ожидаемых отклонений в лучшем случае вместо (1) будет получена зависимость типа

$$y = f(x) | \text{параметры} \approx \text{const.} \quad (2)$$

А такая зависимость не будет однозначной — зависимость (2) можно рассматривать как наложение отклонений на идеальную зависимость (1) — ее «размывание», причем степень «размывания» будет тем больше, чем менее постоянными являются значения поддерживае-

мых параметров. Разумеется, что при каждом конкретном измерении (когда параметры в зависимости (2) имеют некоторые вполне определенные значения) значение y при заданном x может быть установлено вполне однозначно. Однако при повторном измерении, когда значения параметров отклонятся от исходных, тому же значению аргумента будет соответствовать значение функции, уже несколько отличающееся от исходного.

Такой подход полностью соответствует обычно наблюдаемому в биологических экспериментах эффекту неполной воспроизводимости (невоспроизводимости) результатов измерений. Для уменьшения невоспроизводимости используют различные приемы: выполнение повторных экспериментов на одном и том же объекте, стандартизацию подготовки объектов к экспериментам, различного рода усреднения результатов и т.д. Однако устранить полностью невоспроизводимость не удастся и обычно не удастся достичь лучшей невоспроизводимости, чем характерная величина 1–10% от характерного значения измеряемой величины (т.е. коэффициент вариации составляет 1–10%).

Имея ввиду отмеченные выше особенности интерпретации результатов экспериментов с биологическими объектами, вполне естественно считать, что при описании живых организмов основным является определение «биологической» функции зависимостью (2), отличающейся от обычного определения зависимостью вида (1).

Такое, казалось бы, не слишком заметное, изменение подхода к интерпретации данных экспериментов приводит к весьма существенным последствиям.

2. Следствия неполной воспроизводимости биологических измерений

2.1. Изменение статистики

Что означает обсуждаемое выше «размывание»? В случае измерения одной величины (в одномерном случае) даже при абсолютно точных измерениях мы будем наблюдать вместо точки некоторый конечный диапазон, т.е. «размытую точку». При этом даже если ошибка измерений имеет случайный характер, то при устремлении числа повторных измерений к бесконечности среднеквадратичное отклонение не будет стремиться к нулю. Иными словами, «размывание» — это не проявление случайного разброса из-за ошибки измерений, несмотря на внешнее сходство «размывания кривой» с разбросом такого рода. <При не слишком неточных измерениях> наблюдаемое размывание определяет не столько ошибка измерений, сколько имеющий более фундаментальный характер биологический разброс, и многое зависит от того, каков в каждом конкретном случае механизм ограничения этого разброса, реализуемый системой регуляции.

Если система регуляции независимо поддерживает нижнее и верхнее допустимое значение регулируемых величин, то при малой ошибке измерений в эксперименте будем наблюдать примерно прямоугольное распределение. Достаточно широкий диапазон допустимых значений при этом вполне целесообразен, поскольку обеспечивает экономию издержек на регуляцию или большие возможности адаптации за счет разнообразия возможных реакций системы на воздействие. При таком варианте регуляции для измеряемой величины с учетом наложения случайной ошибки будем наблюдать распределение вероятностей, которое дает вставка прямоугольника в центр гауссова распределения.

В сравнении со случаем распределения Гаусса, когда с увеличением числа повторных измерений среднеквадратичное отклонение убывает обратно пропорционально корню квадратному из числа измерений, в случае распределения, близкого к прямоугольному, среднеквадратичное отклонение с ростом числа измерений почти не будет уменьшаться или будет уменьшаться значительно медленнее.

2.2. Размерность

В случае измерений некоторой величины в зависимости от другой (в двумерном случае) вместо линии, т.е. объекта не имеющего поперечного размера (бесконечно тонкого объекта), мы получим линию конечной ширины — «полоску» или «размытую линию». Наконец, в случае измерений некоторой величины в зависимости от более, чем одной величины (трех- или многомерном случае) объектом является «размытая поверхность».

Иными словами, во всех случаях мы получаем объект той же размерности, что и размерность пространства, в котором мы отображаем экспериментальные данные. В этом состоит отличие от случая абсолютной воспроизводимости, когда размерность пространства на единицу больше, чем размерность требуемого отображения данных. Как следует из оценки, сделанной в п.3, практическая потребность в изменении способа интерпретации получаемых при измерениях данных (переход от обычной для многих физических измерений интерпретации (1) к рассматриваемому здесь представлению (2)) возникает в том случае, если характерная невоспроизводимость измерений составляет 1% и более.

Отметим формальную трудность, возникающую, если оперировать зависимостью измеряемых величин как некоторой компактной (компактность обычно следует из условия воспроизводства — см. гл. II «Экономика») областью (в зависимости от размерности задачи) — «размытой точкой», «размытой линией» («полоской») или «размытой поверхностью». Трудность состоит в реконструкции соответствующей компактной области по набору экспериментальных точек, поскольку реконструкция по имеющимся обычно данным существенно неоднозначна. Для практически однозначной реконструкции необходимо очень «плотное» заполнение реконструируемой области экспериментальными точками.

Эту формальную трудность можно обойти, если строить не абсолютно точное описание поведения системы, которое не может иметь большой ценности в силу наблюдаемой неполной воспроизводимости этого поведения, а приближенное описание.

Кроме того, данными в форме «полоски», размытой поверхности и т.п. весьма неудобно оперировать практически, хотя и для таких не слишком удобных для описания объектов можно определить локальное направление как эквивалент первой производной, скорость изменения направления как эквивалент второй производной и т.д. Поэтому в дальнейшем будем представлять такие данные обычной функцией (интерпретация: «полоска» или «размытая функция» — это обычная функция вместе с ее окрестностью, которую определяет разброс) со всеми ограничениями, вытекающими из первичного представления исходных данных «размытой функцией» — см. далее.

2.3. Конечное число реализаций и неопределенность высоких производных

Вследствие разброса эквивалентное описание получаемых данных можно получить в дискретном представлении. Значения функции и аргумента вполне можно считать дискретными, поскольку нет основания различать между собой значения, которые разделяет малая величина в сравнении с наблюдаемым <характерным> биологическим разбросом. Дискретное представление неявно используют, когда даже при точных измерениях, например, массы составляют небольшое <в сравнении с тем, которое можно надежно установить> число значащих цифр. Дискретное (сеточное) представление заведомо гарантирует от утраты исходно имеющейся информации, если взять координатную сетку с расстоянием между узлами, которое заведомо меньше разброса.

Если минимально возможная невоспроизводимость фиксирована, то в дискретном представлении число узлов сетки по любой координате будет конечно в силу того, что значения описывающих живую систему величин ограничены сверху и снизу. Обозначим верхнюю гра-

ницу для величины y через u_m , а нижнюю для определенности будем считать нулем, поскольку значения всех величин обычно положительны. Тогда число узлов сетки по y будет $N_y = u_m/\delta y$, где δy — это принятое значение разброса для y . Аналогично число узлов сетки по x будет $N_x = x_m/\delta x$. Причем разброс по x и y связаны между собой через значение производной y' как $\delta y = y'\delta x$ в силу геометрической интерпретации производной и разброса соответственно как наклона и толщины кривой $y(x)$ (δy и δx — проекции толщины на оси y и x). Эта связь позволяет описывать разброс любой из величин δy или δx (поскольку не составляет труда установить характерное значение производной как отношение $\Delta y/\Delta x$ в некотором диапазоне Δy , $\delta y < \Delta y < u_m$ — считаем, что разброс не настолько велик, чтобы нельзя было установить характерное значение первой производной — иначе количественное описание теряет смысл) в соответствии с обычной практикой, когда разброс определяют для какой-либо одной из величин x и y при заданном значении другой.

Конечным будет и число различаемых реализаций биологической функции: в любом диапазоне монотонного изменения y функцию полностью описывают не более N_y пар значений (x, y) , причем каждое значение представляет выбор из конечного числа вариантов; число диапазонов монотонного изменения конечно в силу конечности N_x .

Представление данных можно сделать более компактным (для такого более компактного представления важно характерное значение второй производной, см. далее п.3), уменьшая число промежуточных точек и определяя значение производной в расширенных таким образом промежутках. Однако при введении первой и более высоких производной есть существенные ограничения. Если неопределенность δy самой измеряемой величины относится к всему диапазону ее изменения y как $\delta y/y$, то неопределенность ее производной $\delta y/\Delta x$ относится к приближенному значению ее производной $\Delta y/\Delta x$ как $\delta y/\Delta y$.

Поэтому если промежутков много, то для каждого промежутка производная функции в сравнении с самой функцией будет значительно хуже определена (в том смысле, что относительная неопределенность значения производной будет многократно превосходить относительную неопределенность значения функции). Если же промежутков будет мало, то значение производной будет описывать гораздо более широкие диапазоны в сравнении с описанием исходной функции.

Следовательно, в любом случае производная будет определена значительно хуже, чем сама измеряемая непосредственно величина. Аналогично вторая производная будет определена хуже, чем первая; третья — хуже, чем вторая и т.д., чем выше производная, тем хуже будет определено ее значение. Причем эти ограничения с порядком производной будут нарастать очень быстро <прогрессирующе>.

Таким образом, наблюдаемый разброс означает не только конечное число реализаций биологической функции, но и не позволяет в принципе установить различие функций на уровне высоких производных. В этом смысле отсутствие или неопределенность высоких производных следует рассматривать как фундаментальное свойство биологических функций.

3. Оценка числа различаемых реализаций «биологической кривой» — соответствующей ей невырожденной информации

Применяя все известные приемы измерений, направленные на уменьшение биологического разброса, обычно не удается сделать его меньше, чем 1%, т.е. наблюдаемая невоспроизводимость самой измеряемой величины $y = f(x)$ составляет не менее 1/100 или 1% от всего диапазона, в котором происходят ее изменения ($\delta f = 1/100 = 1\%$).

Отметим, что к данной ситуации с разбросом не менее 1/100 (1%) часто можно отнести измерения величин, поддерживаемых организмом с весьма высокой точностью. Например, физиологически значимо изменение температуры тела теплокровных даже на 1/10 градуса, что составляет 1/3000 от абсолютного значения поддерживаемой организмом температуры тела. Однако при этом даже очень значительные отклонения состояния организма от нормы обычно укладываются в диапазон шириной не более 10 градусов в окрестности поддерживаемой данным видом температуры, а при больших отклонениях температуры от нормы изменения температуры на 1/10 градуса уже не имеют большого значения. Иными словами, можно приблизить данный случай к ситуации, когда различимы между собой около сотни значений измеряемой величины, вводя более грубую градацию физиологически значимых температур при больших отклонениях (т.е. нелинейную шкалу физиологически различимых температур).

Для дальнейшего примем, что наблюдаемый разброс составляет величину в пределах 1–10% (случай невоспроизводимости δf , значительно превышающей 1/10 практически неинтересен, т.к. получаемая в этом случае информация слишком мала).

При невоспроизводимости 1–10% неопределенность высоких производных проявляется в том, что уже третья производная, не говоря уже о более высоких, является неопределенной, т.е. практический смысл имеет определение лишь первых двух производных. Наиболее определенным, разумеется, является значение самой измеряемой величины, а недетерминированность прогрессирующе возрастает в ряду: измеряемая величина – ее производная – вторая производная. В этом ряду значение второй производной оказывается наименее определенным. Обычно можно ввести только характерное значение для всего диапазона или чуть лучше, если невоспроизводимость близка к нижнему пределу — 1%.

Любую сложную кривую можно описать путем ее разделения на некоторые более простые фрагменты, т.е. представляя ее в виде совокупности фрагментов. При характерной для биологических кривых неопределенности третьей и более высоких производных удобно представлять кривые совокупностью элементарных фрагментов, для каждого из которых задан (остается постоянным) знак первых двух производных.

Оценим число реализаций элементарного фрагмента, для которого фиксированы знаки первых двух производных. Для определенности будем считать, что $f' > 0$ и $f'' < 0$ (причем будем считать, что недетерминированность второй производной порядка ее самой $\delta f'' \sim f''$), выбор соответствует набору знаков для наиболее широко используемой при описании данных зависимости типа Михаэлиса–Ментен.

Используем следующий метод для оценки числа способов, которыми может быть реализован простой (элементарный) фрагмент. Введем характерный диапазон изменения аргумента Δx , в котором кривую можно считать линейной (направление изменяется в пределах характерной недетерминированности для направления, т.е. в пределах характерной недетерминированности первой производной). Характерный диапазон Δx , с одной стороны, определяет вторая производная в силу соотношения $\delta f' = f'' \Delta x$, а с другой, невоспроизводимость самой измеряемой величины: $\delta f = \delta f / \Delta x$. Таким образом, характерный размер диапазонов по x , на которые, как на линейные участки следует делить простой фрагмент, определено характерным значением второй производной и невоспроизводимостью измеряемой величины: $\Delta x = (\delta f / f'')^{1/2}$.

В случае невоспроизводимости $\delta f = 100\%$ по смыслу невозможно выделить более одного линейного участка, т.е. весь простой фрагмент кривой представляет собой единственный линейный участок. В случае невоспроизводимости $\delta f = 1\%$ число линейных участков в 10 раз больше — равно десяти, а при $\delta f = 10\%$ — примерно трем. Таким образом, при невоспроизводимости самой измеряемой величины 1 и 10% и определенном по порядку величины значении второй производной недетерминированность первой производной составляет 10 и 30% соответственно.

Отметим, что при неопределенных типовых свойствах второй производной (если ее характерное значение и знак не заданы) и заданном знаке лишь для первой производной (монотонном изменении измеряемой величины) оказалось бы значительно больше, чем полученное.

При 1 и 10% число линейных фрагментов составило бы соответственно 100 и 10. Заданные свойства второй производной, несмотря на их значительную неопределенность, существенно ограничивают число возможных вариантов реализации для рассматриваемого фрагмента биологической кривой.

При кусочно-линейной интерполяции производной при переходе от одного линейного участка к следующему выражает выбор одного из двух вариантов изменения производной — максимального или минимального. Промежуточные между ними варианты оказываются неразличимы, поскольку весь диапазон изменения производной для линейного участка совпадает с ее недетерминированностью. В результате число различных способов реализации простого фрагмента, удовлетворяющих заданным для фрагмента типовым свойствам, при невоспроизводимости самой измеряемой величины 1 и 10% составит соответственно 2^{10} и 2^3 .

Таким образом, для простых фрагментов число различаемых реализаций оказывается невелико. А число различаемых реализаций — это фактически и есть информативность или информационный потенциал имеющихся данных. В случае недетерминированности 1% информационный потенциал для простого фрагмента без концевых точек оказывается меньше информационного потенциала, соответствующего суммарно двум концевым точкам фрагмента. Действительно, при оценке числа вариантов реализации фрагмента должны быть отдельно заданы значения величины и ее производной (наклон кривой) на границах простого фрагмента. Для самой величины и 10% для производной выбор в каждой концевой точке — это выбор из $100 \times 10 = 1000$ вариантов, т.е. столько же, сколько для простого фрагмента при заданных условиях на его границах.

<Геометрическая интерпретация.>

Фактически при рассматриваемом наборе типовых свойств для определения варианта реализации простого фрагмента помимо граничных условий достаточно определить поведение кривой в одной или очень малом числе точек этого фрагмента.

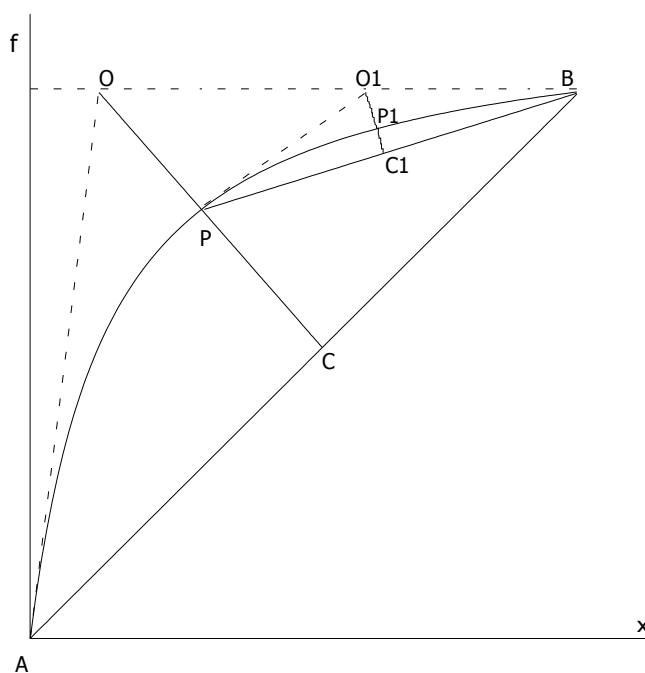


Рис. 1. Геометрическая интерпретация типовых свойств

Прежде всего, монотонность первой и второй производных означает, что любой фрагмент кривой заведомо заключен между тремя прямыми — двумя задающими начальное и конечное значение производной на границах рассматриваемого участка, и третьей прямой, соединяющей начальную и конечную точку (см. рисунок 1). Например, положение промежуточной принадлежащей кривой АВ точки Р на прямой ОС заведомо ограничено отрезком ОС (точка О определена как пересечение касательных к кривой в точках А и В, а точка Р как пересечение перпендикуляра из точки О к прямой АВ).

Причем заданное характерное значение второй производной еще больше ограничивает это поведение, запрещая близость к точкам O или C . При такой близости значение второй производной значительно отличалось бы от заданного характерного значения, что означало бы наличие некоторых дополнительных типовых свойств кривой по сравнению с принятыми исходно. Наконец, заданное характерное значение второй производной при любом выборе промежуточной точки ограничивает число возможных вариантов значения производной в ней, т.е. выбор принадлежащей фрагменту точки и наклона в ней нельзя считать независимыми друг от друга.

Учитывая эти ограничения, получим, что при невоспроизводимости 1% для определения поведения фрагмента в целом одной промежуточной точки оказывается недостаточно. С учетом ограничений ширина диапазона допустимых значений для любой промежуточной точки (значение измеряемой величины при любом заданном значении аргумента) в несколько раз меньше всего диапазона изменения величины, т.е. в несколько раз меньше 100. Аналогично и значение производной в любой промежуточной точке нельзя считать произвольным (любым из 10) в соответствии с заданным характерным значением второй производной. Следовательно, определению значения измеряемой величины и ее производной в любой промежуточной точке соответствует выбор из значительно меньшего числа, чем выбор на границе диапазона.

Однако остающийся после выбора первой промежуточной точки произвол будет почти исчерпан при выборе еще одной промежуточной точки. Число возможных альтернатив реализации кривой быстро уменьшается после выбора каждой следующей промежуточной точки, поскольку как для самой величины, так и для ее производной происходит сужение диапазона возможных значений.

Иными словами, уже при выборе 2–3 точек (если распределить их равномерно, т.е. так, чтобы для всех полученных участков изменение значения самой величины и направления было примерно одинаково) оказываются исчерпаны все степени свободы с информационной точки зрения. Тем самым исчерпан имеющийся информационный потенциал кривой, и, следовательно, поведение кривой оказывается полностью определено.

В этом смысле можно говорить о том, что значение недетерминированности, равное 1%, является критическим с точки зрения перехода от традиционного описания кривой, как определяемого, главным образом, совокупностью промежуточных точек, к описанию, определяемому в основном концевыми точками.

4*. Предел качественной однородности, свойство произведения

4.1. Свойство произведения <при интеграции составляющих>

При описании поведения живой системы зависимостями типа (2) важно учесть, что для осуществления любого процесса, происходящего в живой системе, необходимо участие множества составляющих. В отсутствие каждой из таких составляющих процесс невозможен. Можно сказать, что скорость обладает свойством произведения по отношению к наличию каждой из необходимых составляющих в том смысле, что скорость процесса обращается в нуль, если хотя бы одна из этих составляющих отсутствует. В частности, свойство произведения выполнено в отношении множества составляющих даже для самого сложного с точки зрения количественного описания процесса — процесса воспроизводства живой системы как целого. Так, для любой живой системы можно указать многочисленные химические соединения, в отсутствие любого из которых ее существование будет невозможно. Это сотни и тысячи белков (например, любой из ферментов цикла Кребса), аминокислоты, интермедиаты энергетических процессов, регуляторы и т.д. Невозможно существование живой системы также в отсутствие многих составляющих на более высоких уровнях организации: макромолекулярных комплексов (например, рибосом или составляющих цитоскелета), органелл основных типов (например, митохондрий), клеток и тканей (абсолютно необходимые типы которых можно указать для каждого конкретного типа организмов).

Скорость воспроизводства обращается в нуль, если обращается в нуль количество любой из перечисленных составляющих. Их можно определить как необходимые или незаменимые составляющие в отличие от других также многочисленных составляющих (например,

химических составляющих, которые можно заменить их аналогами; составляющих, используемых при некоторых вариантах запасаения <отсутствие запасов в некоторых случаях компенсирует изменение поведения>; некоторых регуляторов), без которых существование (воспроизводство) живой системы возможно, хотя и сопряжено с некоторыми дополнительными трудностями или ограничениями воспроизводства при некоторых условиях

Очевидно, что описание процессов в живой системе и воспроизводства в целом как взаимодействий со свойством производства в отношении многих составляющих в принципе невозможно упростить, пренебрегая наличием некоторых или большинства составляющих. Напротив, полноценному описанию такого рода взаимодействий соответствует выбор из очень большого числа вариантов, включающий описание каждой из составляющих и особенностей их взаимодействия друг с другом.

Однако из опыта известно, что многие сложные биологические процессы с свойством производства по отношению к большому числу переменных описывают весьма простые зависимости, представляющие собой малое число фрагментов, а часто всего один элементарный фрагмент в терминах п.3. Например, такой оказывается скорость фотосинтеза в зависимости от интенсивности освещения I или концентрации CO_2 (подробности даны в следующей главе), при том, что для получения конечного результата необходимо осуществление десятков этапов различной природы (фотохимических, биохимических, активного и пассивного переноса), каждый из которых обеспечивают соответствующие составляющие, в отсутствии любой из которых процесс невозможен.

Таким образом, при описании происходящих в живой системе складывается парадоксальная ситуация, когда простые малопараметрические зависимости дают описание процессов, полное описание которых требует несоизмеримо большего числа параметров. Тем не менее, противоречия нет.

4.2. Определение качественной однородности и ее выражения

Возможность описывать малопараметрическими зависимостями весьма сложные (с точки зрения детального описания) процессы является одной из важнейших черт, характеризующих живые системы. Описание многих свойств системы с большим числом составляющих действительно существенно упрощается в том случае, когда составляющие качественно однородны, т.е. несмотря на различный (с качественной точки зрения) эффект действия различных составляющих количественно этот эффект <т.е. величину эффекта> описывают похожие выражения. Другое дело, что упрощение имеет иной смысл, чем пренебрежение значениями некоторых из описывающих отдельные составляющие параметров (т.е. игнорирование соответствующих составляющих).

В самом общем случае сходство составляющих живой системы выражает уже сформулированное выше свойство производства по отношению к количеству каждой. Кроме того, самым общим выражением качественной однородности является также то, что скорость процесса перестает зависеть от количества любой составляющей, когда ее количество становится достаточно велико (эффект насыщения) и линейная связь скорости процесса с количеством любой из составляющих, если это количество мало.

Выполнение этих общих свойств часто удается установить эмпирически на макроскопическом уровне — см. например, в гл. II проявление этих свойств на уровне физиологических

механизмов при описании фотосинтеза, транспорта воды, транспорта ассимилятов в растении. Сходство проявляется на различных уровнях организации живых систем — не только между физиологическими механизмами, но и между молекулярными механизмами, между органеллами, между клетками различных типов и т.д. Возможно и обоснование того, что качественная однородность является характерным свойством для всех уровней организации в живой системе (см. гл. III).

Однако для микроскопического уровня какое-либо специальное обоснование качественной однородности не требуется, поскольку это характерное свойство физико-химических процессов в любых системах. Физико-химическая однородность исключительно важна для описания живых систем в силу того, что все превращения в живой системе в конечном счете сводятся к физико-химическим превращениям. Самое общее выражение физико-химической качественной однородности состоит в том, что при обычных условиях, не слишком отличающихся от нормальных ($T = 273\text{K}$, $P = 1\text{атм}$) любое превращение можно представить как последовательность элементарных стадий, для каждой из которых выполнен закон действующих масс с порядком обычно не выше второго по всем реагентам.

Применительно к живым системам физико-химическая однородность проявляется, в частности, в том, что скорость многих <но не всех> ферментативных превращений зависит от концентраций их субстратов очень похожим образом. Скорость возрастает от нуля при малых концентрациях линейно (порядок не выше первого по концентрации реагента следует из того, что суммарный порядок не выше второго, а один из участников — это фермент или фермент-субстратный комплекс, поэтому даже реакции с результирующим уравнением высокого порядка по некоторому реагенту, например, ферментативные реакции полимеризации, описывает кинетическое уравнение первого или даже более низкого порядка). Затем рост замедляется, и скорость выходит на насыщение. Аналогична зависимость скорости от концентрации фермента. Кроме того, все ферментативные процессы объединяет одинаковая физико-химическая интерпретация отдельных этапов. При любом превращении есть диффузионные этапы и обратные им, а также этапы перестройки фермент-субстратного комплекса с характерными для каждого типа этапов особенностями. Отсюда следует не только сходство выражений для скорости (которое следует из сходства схемы процесса), но и входящих в них количественных характеристик — максимальных скоростей, констант Михаэлиса и т.д. (подробнее см. п.1 в приложении А).

Если сходство отдельных этапов сложного превращения описано в явном виде, то выведение описания в простые зависимости можно доказать непосредственно. Для последовательности биохимических превращений это сделано в п.1.3 приложения А. Упрощение описания действительно настолько велико, что зависимость квазистационарной скорости от любого из множества аргументов (концентрации исходного субстрата, концентраций ферментов и пропорциональных им максимальным скоростям отдельных этапов) описывает один элементарный фрагмент в терминах п.3. Иными словами, типовые свойства для результирующей скорости многоэтапного процесса оказываются теми же, что и для каждого из этапов. Такая зависимость очевидным образом выражает также свойство произведения по отношению ко всем составляющим.

Типовые свойства ферментативных превращений очень похожи или даже не отличаются от типовых свойств других микроскопических процессов (фото- и электрохимические превращения, диффузия, переносчики), а также процессов макроуровня (дальний транспорт и т.д.) — во всех этих случаях выполнены те же свойства в зависимости от максимальных скоростей соответствующих этапов и нагрузочных характеристик, аналогичных концентрации субстрата при ферментативных превращениях (при дальнем транспорте это давления или величина водного потенциала). В силу такого сходства выводы, полученные в отношении типовых свойств последовательности биохимических превращений, можно распространить на гораздо более широкий класс процессов с этапами разного рода и отличием схемы превращения от простой линейной (п.1.4 Приложения А).

Другой широкий класс относительно простых зависимостей, описывающих результирующий эффект множества этапов, — это S-образные зависимости (разделяемые на два эле-

ментарных фрагмента). Они характерны для кооперативных процессов при учете неспецифического участия частиц среды в химических превращениях (см. гл.2 п.7.1.1) и для описания действия многих регуляторных механизмов. В связи с учетом участия регуляторных механизмов важно отметить возможность трактовки, которая значительно облегчает описание процессов в живой системе. А именно, несмотря на важную роль регуляторных механизмов в осуществлении любых процессов в живой системе, наличие механизмов регуляции можно игнорировать в одном важном отношении — при выяснении возможностей составляющих системы к интеграции для достижения максимально возможного результата. Различные варианты регуляции (обратные связи и т.п.) естественно рассматривать как способ уменьшения имеющихся максимальных возможностей интеграции, когда они не требуются системе в полной мере. Такая трактовка объясняет, в частности, простоту наблюдаемых свойств многих сложным образом регулируемых процессов (фотосинтез и другие примеры более подробно описаны в главе 2). Результирующий эффект таких процессов действительно описывают зависимости с типовыми свойствами, выведенными для линейной последовательности превращений без какого-либо учета регуляции.

4.3. Качественная однородность как симметрия <живых систем>

Качественная однородность по сути является характерной для живых систем симметрией, а любая симметрия — это само по себе упрощение описания. Упрощение, т.е. вырождение описания по сравнению с вариантом, когда не удается установить сходство в действии разных составляющих системы, очевидно в пределе абсолютной симметрии, когда количественные характеристики всех составляющих системы совпадают. Если условия задачи сформулированы симметрично по отношению к множеству переменных, то можно ожидать, что и решение будет симметрично по отношению к ним (хотя, как известно, решение не обязательно должно быть симметрично — пример: спонтанное нарушение симметрии, описываемое в теории фазовых переходов и в других разделах физики). Отметим, что в случае требуемого для живых систем приближенного описания симметричные представления будут представительны. При малых отклонениях от случая высокой симметрии (когда скачком изменяется симметрия системы) полученное для исходного случая более высокой симметрии описание остается по-прежнему вполне адекватно, по крайней мере, до тех пор, пока отклонения не выходят из пределов, допустимых наблюдаемым биологическим разбросом.

<Иными словами, приближенное описание в принципе всегда допускает некоторый произвол, который может быть использован в пользу выбора более симметричного варианта описания.>

В соответствии с тем, что упрощение при описании живых систем имеет радикальный характер (вместо исходных десятков, сотен или даже тысяч параметров многие важные свойства эквивалентно описывают несколько параметров простой зависимости), можно сделать вывод о том, что живые системы высокосимметричны <качественная однородность — это симметрия высокой мощности>, хотя эта симметрия, по сути, является приближенной. При ее определении и выводе вида редуцированного описания предполагалось только сходство при описании участия различных составляющих, но не полная идентичность описывающих это участие соотношений.

Интересно отметить, что и высокая мощность и приближенный характер находятся в полном соответствии с интуитивным представлением Шредингера [Шредингер, 1972] о том, что живой организм — это «апериодический кристалл».

Другое дело, что технически описание любого реалистического случая можно строить через отклонения от некоторого случая с гораздо более высокой симметрией, чем симметрия интересующего реалистического случая.

4.4. Процедура симметризации

Представительность и относительная простота анализа более симметричного случая делают весьма привлекательным его применения для анализа в общем случае. Процедуру такого применения представлений с высокой симметрией естественно определить как процедуру симметризации (поскольку исходно симметрия задачи повышается, а затем строится переход от этого случая к требуемому случаю через варианты с понижающейся, но более высокой

симметрией в сравнении с тем случаем, который исходно требовалось описать). Примеры применения процедуры симметризации даны в Приложении А (п.3).

Эффективность применения метода симметризации как способа описания системы многих похожих составляющих столь же высока как и эффективность статистического подхода как способа описания системы многих одинаковых составляющих. При рациональном построении (с учетом имеющегося произвола) последовательности этапов рассмотрения возможности метода симметризации вполне достаточны для описания поведения живой системы на всех уровнях ее организации. На макроуровне асимметрия выше, но меньшее число составляющих за счет редукции в них составляющих микроуровня (след. главы). На микроуровне — составляющих много, зато высока качественная однородность (см. анализ метаболических процессов в приложении А).

5. Стандартные представления биологической кривой

5.1. Информационная эквивалентность

Оценка числа различаемых реализаций биологической кривой предполагает наличие следующих данных. Во-первых, должны быть известны типовые свойства кривой. Прежде всего, нужно знать число точек, в которых изменяют знак первые две производные, что при необходимости дает возможность представить кривую совокупностью элементарных фрагментов. Важны также и все другие характерные особенности рассматриваемого типа кривых — наличие экспоненциального участка, излома (области, где наблюдается быстрое изменение производной) и т.п.

Неявно типовыми свойствами для практически всех важных зависимостей широко пользуются, стало быть, фактически их можно считать известными, хотя какого-либо теоретического обоснования используемых свойств (подобного обоснованию, описанному в пп.1.3, 2 Приложения А) обычно не дают. Иными словами, можно считать, что типовые свойства установлены опытным путем на основе уже полученных данных. Сформулировать типовые свойства с учетом всех имеющихся данных не вызывает трудностей, особенно с учетом значительного допуска, имеющегося в силу неопределенности самого описываемого поведения. При полном отсутствии какой-либо информации принимают самые простые из обычно встречающихся типовых свойств. Заметим, однако, что почти всегда приходится использовать некие нелинейные зависимости, т.е. типовые свойства все же не проще, чем для одного элементарного фрагмента.

Как бы то ни было, перед оценкой числа реализаций типовые свойства должны быть заданы (выведены теоретически, установлены эмпирически на основе предшествующих измерений, или сформулированы в виде гипотезы). В противном случае нет оснований, чтобы говорить о конечном числе реализаций, тем более отвергнуть многочисленные реализации, как было сделано в п.3. Естественно, что типовые свойства могут отличаться от набора, использованного при оценке в п.3, не только по знакам, но и наличием дополнительных связей и ограничений (см. пример в приложении В). Тем не менее, сделанная оценка числа реализаций элементарного фрагмента вполне представительна, в частности в том, что типовые свойства при всей их обычной неопределенности позволяют радикально уменьшить число различаемых реализаций.

Во-вторых, должен быть установлен разброс. В случае достаточно точных измерений его

дает среднеквадратичное отклонение, рассчитываемое в зависимости от числа параметров

в используемом выражении. В простейшем случае, когда типовые свойства интерполи-

рующего выражения полностью соответствуют свойствам, принятым для описываемой

биологической кривой, разброс выражает отношение суммы квадратов отклонений к числу

измерений, уменьшенному на число параметров. В ситуации, когда число измерений равно

числу параметров, зависимость (при ее соответствии заданным для кривой типовым свойствам) можно точно провести через все точки и разброс определить не удастся. Для сравнения в одномерном случае — при измерении одной величины из числа измерений вычитают единицу, т.к. параметр один — это само определяемое значение. Ситуация несоответствия между типовыми свойствами описываемой зависимости и типовыми свойствами используемой интерполирующей зависимости эквивалентна уменьшению эффективного числа свободных параметров интерполирующей зависимости. Это уменьшение зависит от характера несоответствия. При определении разброса наличие в типовых свойствах между кривой и интерполирующей зависимостью и характер несоответствия можно не выяснять, если получить достаточно большое число экспериментальных точек.

При обычных типовых свойствах и разбросе оценка числа различаемых реализаций элементарного фрагмента, сделанная в п.3, означает, что число различаемых реализаций для простых биологических кривых мало даже в том случае, когда было сделано сколь угодно большое число измерений, и соответственно был получен очень большой набор экспериментальных точек. Число различаемых реализаций полностью выражает истинную информативность биологической кривой, т.е. заключенную в ней невырожденную информацию. В этом состоит ее отличие от вырожденной информации, которая описывает набор экспериментальных точек и может быть неограниченно велика, если велико число измерений. Ввиду малости число реализаций как адекватную характеристику информативности вполне удобно использовать непосредственно. Его нет необходимости преобразовывать к какому-либо другому виду (логарифмировать и переводить в биты) как это делают с вырожденными представлениями той же информации, чтобы не оперировать величинами с большими показателями степени.

Число различаемых реализаций оказывается еще меньше, чем для элементарного фрагмента, если получаемый набор экспериментальных данных точек описывает небольшую часть кривой, например, часто получают набор точек, относящийся только к рабочей области кривой — области кривой вблизи рабочей точки, формально представляющей собой лишь часть элементарного фрагмента.

При представлении таких данных нет оснований, чтобы однозначно поставить им в соответствие некоторое определенное математическое выражение. С информационной точки зрения эквивалентны, т.е. одинаково объективны все представления, которые удовлетворяют типовым свойствам, вписываются в наблюдаемый разброс и позволяют различить все возможные реализации. Эквивалентность во множестве различных способов описания ясна из следующего простого рассуждения. Предположим, что есть всего N вариантов поведения, удовлетворяющих типовым свойствам и различаемых при наблюдаемой невоспроизводимости. Тогда если использовать любые два способа описания, каждый из которых удовлетворяет тем же свойствам и позволяет различить все N альтернатив, то для каждого варианта при опи-

сании одним способом найдется соответствующий вариант при описании другим способом и наоборот.

В частности, при заданном числе вариантов описание с большим числом параметров эквивалентно описанию с малым числом параметров (разумеется, если способ описания с малым числом параметров обеспечивает возможность описать все разнообразие различаемых вариантов поведения). В интерполяции с большим числом параметров число различных значений для большинства или даже всех параметров окажется меньшим по сравнению с интерполяцией меньшим числом параметров. Иными словами, при первом способе интерполяции в сравнении со вторым отдельные параметры менее информативны.

С практической точки зрения, чем больше число параметров в представлении, тем <при других равных условиях> менее удобно им пользоваться. Причем неудобства вызваны не только большей громоздкостью самих интерполирующих выражений и неинформативностью значений отдельных параметров, но и большими трудностями при установлении соответствия этих выражений требуемым типовым свойствам. Поэтому желательно, чтобы при удовлетворении других необходимым условиям интерполирующее выражение было возможно более простым, в частности содержало малое число параметров.

5.2. Возможные стандарты малопараметрической интерполяции

Важно обсудить имеющиеся возможности представления данных.

Непосредственное соединение экспериментальных точек (любым способом) в общем случае не соответствует типовым свойствам, а поэтому не годится практически никогда, если при расчетах нужны вторичные характеристики кривых типа первой производной.

По набору экспериментальных точек можно построить **удовлетворяющее типовым свойствам кусочно-линейное представление**. Его дает алгоритм множественного перебора в дискретном представлении с шагом, определяемым значением второй производной (см. п.3), а технически реализует алгоритм вложения циклов с отбраковкой варианта при несоответствии типовым свойствам в сеточном представлении. Такое кусочно-линейное представление вполне пригодно не только для оценки невырожденной информации. Несмотря на разрывы производной, получаем описание, которое явно выражает имеющуюся неопределенность вторичных характеристик. Значение первой производной определяет непосредственно наклон, а шаг ломаной характеризует диапазон, в котором происходит ее различаемое изменение. Знак и характерное значение второй производной также можно контролировать по сеточному представлению. Недостаток кусочно-линейного представления, помимо сложного алгоритма получения, — это относительно большое число промежуточных точек.

Предпочтительнее **соединение малого числа точек с непрерывной производной**. Число промежуточных точек при описании элементарного фрагмента можно уменьшить до двух-трех (см. геометрическую интерпретацию в п.3). Соединение точек с помощью полиномиальных зависимостей обеспечивает простоту проверки выполнения типовых свойств, контроля соответствия среднеквадратичного отклонения наблюдаемой невоспроизводимости и простоту последующих расчетов <для них обычно нужны те же выражения, что при проверке типовых свойств, т.е. выражения для производных>.

Как стандарт локальной полиномиальной интерполяции наиболее приемлем полином третьего порядка, т.е. кубический сплайн. Второй порядок также дает непрерывную произ-

водную, но практически не позволяет уменьшить число фрагментов в сравнении с кусочно-линейным представлением, поскольку в случае локальной интерполяции полиномом второго порядка нет свободных параметров. При переходе одного участка к следующему нужно обеспечить выполнение трех условий — для значения самой функции на двух границах, а также для значения производной на предшествующем шаге. Таким образом, при квадратичной интерполяции будут фиксированы все три параметра. По аналогии с интерполяцией первого порядка без непрерывной производной (в котором на одно условие и один параметр меньше) выбор из двух вариантов возможен только на границах участков, т.е. вариант локально квадратичной интерполяции с непрерывной производной аналогичен локально линейному без непрерывности.

Локальная полиномиальная интерполяция более высокого порядка, чем третий, также не имеет смысла из-за того, что в общем случае типовые свойства описываемой кривой не соответствуют типовым свойствам полинома. Выбор полиномиального представления обеспечивает простоту дифференцирования и интегрирования, т.е. адаптирован под выполняемые процедуры, но не типовые свойства. В частности, при интерполяции простого фрагмента в целом или любого его участка, для которых должны быть постоянны знаки первой и второй производной, полиномиальная интерполяция с большей степенью, чем вторая, всегда является вырожденной. Полином третьего порядка и выше в зависимости от выбора коэффициентов может изменять знак первых двух производных, а для простого фрагмента по определению знаки производных фиксированы. Иными словами, вырождение проявляется в том, что, помимо требований непрерывности функции и ее производной, также должны быть выполнены неравенства, выражающие типовые свойства. Увеличение порядка полиномиальной интерполяции усложняет все процедуры не только из-за более громоздких вычислений, но и из-за возрастающего несоответствия между типовыми свойствами кривой и типовыми свойствами полиномов (будет увеличиваться число наложенных на коэффициенты интерполяции неравенств, выражающих типовые свойства кривой). С рос-

том порядка интерполяции доопределяются значения высоких производных, которые не имеют смысла в силу особенностей биологической кривой, но фактически тот же информационный потенциал распределяется между большим числом параметров.

Для описания простых кривых, представляющих собой один элементарный фрагмент, его часть (обычно требуется интерполяция в рабочей области) или более сложные кривые при плохой воспроизводимости данных, приемлема также **однокусочная интерполяция**. Для описания зависимостей со свойствами элементарного фрагмента наиболее распространено применение зависимости **Михаэлиса–Ментен**. Это на первый взгляд кажется удивительным. Эта зависимость не позволяет описать обратимые этапы превращений (а таких большинство в последовательностях биохимических превращений), не описывает этапы со схемой, отличающейся от простейшей схемы с превращением одного субстрата и образованием одного промежуточного состояния, не дает описание неферментативных промежуточных этапов (фото- и электрохимических, диффузионных, активного, активированного транспорта и т.д.). Важно однако, что кривая Михаэлиса–Ментен удовлетворяет выведенным типовым свойствам квазистационарной скорости многоэтапного процесса, поэтому часто дает вполне адекватное описание зависимости результирующей скорости многих биологических процессов от нагрузочных характеристик (концентраций субстратов, давлений, водного потенциала, механических растяжений) — пример описания фотосинтеза как сложного процесса со множеством этапов разного рода (рис.4 к п.6.2. гл.2 — кривая $A(c_i)$ для СЗ-вида).

В силу соответствия обычным типовым свойствам кривая Михаэлиса–Ментен почти универсальна, особенно при достаточно большой невоспроизводимости, когда число ее параметров близко к числу параметров эквивалентного малопараметрического описания исходных данных. При невоспроизводимости около 10% поведение почти полностью определяет начальный наклон и значение функции в насыщении, тем более, что при такой высокой невоспроизводимости есть дополнительные степени свободы из-за большой неопределенности выбора самих этих значений.

При малой невоспроизводимости число свободных параметров зависимости Михаэлиса–Ментен оказывается недостаточным для того, чтобы, помимо начального наклона и значения в насыщении, задать независимо, по крайней мере, одно значение в переходной области между начальным участком и областью насыщения. При плохой воспроизводимости для адаптации кривой к наблюдаемым значениям в переходной области неявно используют неопределенность наклона на линейном участке и неопределенность насыщающего значения. Эту проблему решают также, вводя требуемое для адаптации число аналогов постоянной Михаэлиса (ЕД80, ЛД50, ЛД30) и описывая реальную зависимость несколькими такими характеристиками. По сути, это вариант интерполяции биологической кривой двумя или большим числом промежуточных точек, рассмотренный выше, и одновременно отказ от кривой Михаэлиса–Ментен как таковой.

Зависимость Михаэлиса–Ментен заведомо не работает, если переход от линейного участка к насыщению происходит быстро. Эта зависимость предполагает однозначное описание такого перехода, причем единственный предполагаемый вариант описания соответствует переходу постепенному. В частности, по этой причине кривая Михаэлиса–Ментен плохо описывает зависимость результирующей скорости многоэтапного процесса от максимальных скоростей отдельных этапов. Причину наблюдаемых относительно резких переходов от режима лимитирования одной максимальной скоростью к лимитированию другой можно объяснить экономической целесообразностью (приложение А): постепенный переход, в частности описываемый кривой Михаэлиса–Ментен, означает неэффективное использование потенциальных возможностей интеграции составляющих системы для достижения конечного результата. Абсолютно жесткие переходы, которые получаем в пределе ломаной вида $v =$

$v1m, v1m < v2m; v = v2m, v1m > v2m$ (вариант, когда необратимы все этапы) также нерациональны, поскольку означают большие прямые затраты для обеспечения необратимости.

<Отклонение от предельной ломаной можно определить как жесткость интеграции. Таким образом, для живых систем характерна жесткая интеграция, но не абсолютно жесткая — см. п.2 Гл. II.>

Зависимость результирующей скорости от максимальных скоростей отдельных этапов дает **описание по степени отклонения от предельной ломаной** выражением вида

$$k = (1 - v1m/v)(1 - v2m/v), \quad (3)$$

где для адаптации в переходной области служит параметр сопряжения k . Примеры использования этого выражения для описания зависимости скорости фотосинтеза от скорости электронного транспорта и скорости электронного транспорта от интенсивности освещения даны в Главе II. Ясно, что типовые свойства квазистационарной скорости многоэтапного превращения по отношению к любой из максимальных скоростей $v1m$ и $v2m$ выполнены. В частности, очевидно выполнение свойства произведения по отношению к ним.

В силу симметрии выражения (3) по отношению к максимальным скоростям им удобно пользоваться при расчетах, несмотря на то, что в нем скорость зависит от параметров в неявном виде. Удобство применения выражения (3) в расчетах продемонстрировано в приложении А, причем не только для случая зависимости скорости от двух максимальных скоростей, но также для зависимости скорости от большего числа скоростей более высокой размерности, описываемой выражением вида

$$k = (1 - v1m/v)(1 - v2m/v)...(1 - vnm/v).$$

Зависимость (3) по степени отклонения от предельной ломаной описывает зависимость скорости не только от максимальных скоростей, но и от нагрузочных переменных в тех случаях, когда для описания данных не подходит кривая Михаэлиса. Например, кривая Михаэлиса–Ментен не позволяет описать зависимости скорости фотосинтеза у С4-растений, но такое описание дает выражение вида (3) при значении k около 0.1 (формула (II.4) и рис.4 к п.6.2. гл.2 — кривая $A(c_i)$ для С4-вида).

Общую зависимость результирующей скорости биологического процесса как от нагрузочных характеристик, так и от максимальных скоростей, позволяет описать комбинирование выражений (3) и зависимости Михаэлиса–Ментен. Примеры выполнения комбинированной зависимости представлены в приложении А таблица 2 к п.3.5 (см. также комментарий в п.6.3.1 Гл. II).

5.3. Проверка инвариантности выводов в классе эквивалентных вариантов описания

Среди эквивалентных способов описания нет каких-либо оснований, чтобы предпочесть

один другому, поэтому при расчетах можно использовать любой (следовательно, можно выбрать самый удобный в том или ином отношении). Но после получения результатов необходимо проверить инвариантность полученных выводов в классе эквивалентных вариантов описания. Возможно несколько подходов при проверке выполнения такой инвариантности. Во-первых, можно просто перебрать различные способы описания. Во-вторых, можно провести формальное доказательство инвариантности, например, в терминах отклонений различных способов от способа, принятого за основу. Но наиболее практичный подход основан на использовании того важного обстоятельства, что неопределенность значения производной обычно превосходит неопределенность самой измеряемой величины.

Поэтому обычно достаточно сравнить 2 варианта с максимальным различием производных в рабочей области (и при необходимости дополнить еще двумя вариантами с контрастным различием в рабочей области для самой измеряемой величины).

6*. Биологическая относительность

Упрощение описание живой системы как совокупности качественно однородных составляющих имеет иной смысл, чем исключение характеристик некоторых составляющих или даже их большинства, известное и широко используемое как принцип «узкого места». Для качественно однородной системы количественные характеристики упрощенного описания представляют собой не характеристики какого-либо одного из этапов, а симметризованные некоторым способом (в зависимости от способа взаимодействия качественно однородных составляющих) характеристики всей совокупности этапов. <Некоторые выражения с такими свойствами даны в приложении А.> В отсутствие любой из необходимых составляющих описываемого процесса симметризованные характеристики в выражении для результирующего эффекта будут обращаться в нуль, обеспечивая тем самым свойство произведения.

Малая информативность выражения результирующего эффекта в форме обычной биологической кривой означает, что можно либо с определенностью установить малое число симметризованных комбинаций, либо получить очень неопределенные ограничения на большое число таких комбинаций. Даже если для описания биологической кривой было сделано очень большое число измерений, информативность полученных данных мала в сравнении с информацией, адекватной представлению о реальной сложности биологических объектов. По сути, такое адекватное представление имеет смысл многопараметрического описания малоинформативной биологической кривой и естественно, что на основе соответствующей ей малой информации в принципе невозможно реконструировать значения многочисленных параметров, описывающих участие отдельных составляющих в результирующем эффекте.

Таким образом, следствием особенности упрощения описания качественно однородных систем является вывод о плохой наблюдаемости или труднодоступности происходящих в живой системе явлений для наблюдателя — неэффективности традиционного для естественных наук подхода к непосредственной интерпретации данных отдельного эксперимента для реконструкции параметров наблюдаемого процесса.

Для реконструкции детального описания механизмов, лежащих в основе наблюдаемых проявлений, или подтверждения проверяемого утверждения (адекватного по сложности происходящим в живой системе процессам) необходим анализ большой совокупности данных разного рода, т.е. большой совокупности кривых разного типа. Только такая большая совокупность по содержащейся в ней информации может быть эквивалентна сложности полной картины происходящих в живой системе событий (необходимое условие: эквивалентность по сложности совокупности проявлений и детального описания соответствующего сложного

взаимодействий — подход к сравнению сложности через оценку невырожденной информации совокупности представлений здесь уже рассматривался, см. также Главу III).

Причем сама по себе достаточно большая (информационно эквивалентная происходящему в живой системе) совокупность данных не означает, что по ней удастся реконструировать происходящее. С учетом множества всех существенных аспектов получаемая система уравнений по сложности явно будет превосходить все когда-либо решенные ранее системы уравнений.

Важно также и то, что к живой системе, как и к любой другой сложной физической системе, неприменим простейший и наиболее ясный вариант проверки гипотез, когда одновременно изменяют все переменные и смотрят выполнение проверяемого утверждения при таком одновременном изменении. Получение такой совокупности данных потребовало бы практически нереальных по трудоемкости объемов измерений. В частности, из-за динамики значений параметров необходимо одновременное прижизненное измерение многих величин, причем при описании живой системы после измерения мы имеем дело уже с другой системой — ситуация аналогична измерениям в квантовой механике.

Практически реализуемый вариант состоит в том, чтобы проверять выполнение гипотез при изменении небольшого числа переменных. Такой вариант позволяет сделать вполне объективный вывод о выполнении проверяемого утверждения, если будет рассмотрена такая большая совокупность случаев изменения одних переменных с предположительно постоянными или мало изменяющимися значениями всех других (т.е. подавляющего числа) переменных, которая информационно эквивалентна случаю одновременного изменения всех переменных.

Качественная однородность и некоторый произвол при описании, имеющийся в силу наблюдаемого разброса (неполной воспроизводимости или неполной детерминированности описываемого поведения) обеспечивают главное, что нужно при таком многоэтапном варианте проверки. Главное — это получить компактное представление зависимости рассматриваемой величины от требуемой совокупности других величин, трансформируемое в различные эквивалентные относительно простые редуцированные формы, в т.ч. стандартные формы, адаптированные для выполнения вычислений (см. п.5.2).

В результате количественные утверждения удастся проверять, не выписывая входящие в них величины в явной зависимости от многочисленных переменных, детализируя простой вид этих величин в зависимости от набора только тех переменных, которые изменяются в конкретном эксперименте (Гл. II п.4–6, Приложения В, С и D).

С точки зрения практической реализации такого подхода чрезвычайно важно, что относительная простота процедуры проверки на каждом этапе при изменении малого числа величин и фиксированных значениях всех других позволяет использовать для такой проверки данные многих уже выполненных с совершенно другими целями экспериментов.

Разумеется, процедура проверки количественных утверждений при описании живых систем, несмотря на описанные значительные возможности ее упрощения на отдельных этапах, оказывается намного более трудоемкой, чем при проверке утверждений в случае традиционных (т.е. простых) физических систем. Для проверки необходимо определить совокупность многочисленных экспериментов, которая информационно эквивалентна эксперименту с одновременным изменением всех переменных, а затем эти многочисленные эксперименты выполнить и их данные проанализировать. При весьма ограниченном наборе данных, получаемых в обычных экспериментах, проверка одного простого количественного утверждения предполагает анализ данных десятков и даже сотен работ (см. например, совокупность источников данных при проверке оптимизационного соотношения для устьичной регуляции фотосинтеза в оригинальных работах [Васильев, 1995а–д]; обзор в приложении С).

Ясно однако, что упростить процедуру проверки в еще большей степени по сравнению с

предлагаемым подходом невозможно, если считать, что описываемая система по опреде-

лению является сложной. Таким образом, главное достоинство предлагаемого подхода состоит не в том, что он прост, а в том, что его можно практически реализовать.

Отметим, что возможность редукции в требуемом отношении не менее ценное с точки зрения исследователя свойство биологических объектов, чем возможность разделения переменных и непосредственная реконструкция параметров, в т.ч. <с высокой точностью> значений универсальных постоянных, определяющих поведение физических объектов. Соответственно свойства биологических функций (с размыванием, неопределенностью высоких производных и способностью эквивалентно представить конечным числом реализаций) можно рассматривать как их «хорошие свойства» по аналогии с тем, как возможность дифференцировать требуемое число раз и непрерывность вместе со всеми требуемыми производными рассматривают как «хорошие свойства» физических кривых.

При этом, несмотря на то, что для живой системы в силу ненаблюдаемости мы получаем не сами параметры <детального описания>, а только их комбинации, которые зависят от не полностью воспроизводимого состояния системы, (т.е. эти комбинации, выражаемые параметрами эмпирического описания по сути относительно, а не абсолютны как универсальные постоянные и параметры при описании физических систем), их можно использовать для проверки некоторых утверждений непосредственно. Возможности такого рода следуют из того, что получаемое относительное описание объективно для той конкретной системы, для которой оно получено. Проверяемое общее (т.е. абсолютное) утверждение также может быть представлено в некоторой конкретной форме применительно к данному случаю. Следовательно, в данном конкретном случае вполне можно сделать вывод о выполнении и невыполнении проверяемого утверждения, т.е. о противоречии или соответствии ему конкретных данных.

Препятствий с информационной точки зрения для такой проверки нет постольку, поскольку проверяем не общее утверждение (которому может соответствовать большая эквивалентная информация), а его частное выражение — проекцию, информационно эквивалентную имеющимся данным. Для негативных выводов (выбор «да/нет») часто требуется совсем малая информативность данных, т.к. это выбор всего из двух вариантов.

Наличие подобной процедуры проверки утверждений имеет критическое значение для исследования биологических объектов, поскольку снимаются ограничения на сложность проверяемых утверждений — можно проверять не только самые примитивные утверждения, но и утверждения, по сложности предположительно адекватные происходящему. Несоответствие любому конкретному случаю опровергает проверяемое утверждение, а соответствие утверждения многочисленным конкретным случаям означает полезность проверяемого утверждения как способа <по крайней мере, промежуточного> описания данных.

Интересно продемонстрировать предоставляемые понятием «биологической» относительности возможности реконструкции ненаблюдаемых непосредственно количественных

характеристик биологических систем и получения выводов в условиях большой невоспроизводимости. Анализ относительно простого случая такого рода проведен на примере описания роста растений в приложении В (другие подходы к описанию роста растения, требующие разработки дополнительных подходов и более подробных данных, представлены в следующих главах). Эти данные привлекают внимание как характерная при биологических измерениях ситуация. С одной стороны, описан тип эксперимента, в котором неизбежно велик разброс при измерениях (несмотря на использование традиционных подходов, направленных на уменьшение невоспроизводимости; одна из причин плохой невоспроизводимости выясняется в процессе рассмотрения). К тому же описываемая кривая <накопления биомассы> S-образна, т.е. интерполирующая зависимость оказывается сложнее, чем элементарный фрагмент и это, казалось бы, должно дополнительно увеличивать неоднозначность интерпретации данных в сравнении с ситуацией, рассмотренной в п.3.

Тем не менее, интерпретация данных оказывается весьма однозначна в силу необходимости удовлетворить типовым свойствам отдельных кривых, а также свойствам, следующим из связей между двумя похожими кривыми, изучаемыми в одном эксперименте <дополнительно должны быть выполнены типовые свойства для коэффициента распределения k , свойства разности биомасс $m_{\Sigma} - m_{\Pi}$ >.

Глава II. ЭКОНОМИКА ЖИВОЙ СИСТЕМЫ (общий подход и экономика растения как промежуточный этап оптимизационного описания биоразнообразия)

1. Проблемы экономического описания живых систем

Утверждения об экономии живой системой различных ресурсов естественным образом вытекают из узкого понимания эволюционного подхода к их описанию. При узком понимании «... дарвинизм — это теория, согласно которой эволюция происходит потому, что в мире ограниченных ресурсов одни организмы более эффективно используют эти ресурсы для производства потомства, чем другие, и, таким образом, оставляют больше потомков, чем их менее продуктивные сородичи» [Левонтин, 1978, с.17].

При таком подходе наиболее естественно экономию ресурсов рассматривать на уровне целого организма (особи), выражая ее результат в количестве произведенного потомства. Однако несмотря на то, что исходную особь и произведенное ею потомство объединяют одинаковые механизмы жизнедеятельности, однозначная оценка такого результата вызывает большие трудности из-за различия количественных характеристик особей одного вида. Соизмерение различных количественных характеристик получаемого результата — это проблема фундаментального характера независимо от того, на каком уровне организации мы рассматриваем воспроизводство живой системы, поскольку живая система представляет собой совокупность большого числа составляющих, состав которых в точности никогда не воспроизводится, и поэтому, в частности, различается даже у особей, сколь угодно близких по происхождению или по каким-либо другим критериям.

Аналогична проблема соизмерения между собой ресурсов разного рода: отсутствие одного ресурса при получении некоторого заданного результата в некоторой мере можно компенсировать избытком другого, однако такая компенсация, во-первых, зависит от условий, в которой происходит получение заданного результата, (т.е. относительна), а во-вторых, пределы взаимозаменяемости ресурсов заведомо ограничены в силу объективной неэквивалентности различных ресурсов (физической, химической и т.д.).

В силу такой объективной несоизмеримости <между собой количественных характеристик результатов экономии и используемых ресурсов> оказывается невозможно сформулировать какой-либо однозначный критерий приспособленности организма с точки зрения использования ресурсов.

Число количественных характеристик, которые нужно соизмерять, зависит от аспекта, в котором проводится рассмотрение воспроизводства живой системы. Если рассматривать короткие времена в сравнении со временем получения участвующих в воспроизводстве составляющих, то все такие составляющие следует рассматривать в качестве отдельных ресурсов и число выделяемых ресурсов оказывается весьма велико (до тысяч и даже десятков тысяч, если рассматривать воспроизводство высокоорганизованной живой системы на микроскопическом уровне). В противоположном случае рассмотрения в течении времен, за которые возможно осуществить какие угодно из метаболических превращений, число ресурсов оказывается значительно меньше. Например, для растения — это свет, CO_2 (часто их можно объединить, рассматривая вместо этих двух ресурсов один — углеводные субстраты), вода, азот, фосфор и так далее по числу необходимых химических элементов. <Причем, несмотря на необходимость каждой из таких составляющих, обычно только первые из перечисленных оказываются экономически значимыми (т.е. затраты в связи с их необходимостью требуется учитывать уже в первом приближении).> Понятие ресурс условно в этом смысле.

Кроме того, даже если бы некоторое однозначное проверяемое утверждение об экономии ресурсов удалось сформулировать, то при его проверке возникли бы все перечисленные в гл. I. проблемы как для частного случая проверки любого количественного утверждения применительно к биологическому объекту. В частности, из-за неполной детерминированности поведения живой системы <которую выражает неполная воспроизводимость биологических измерений> на основе утверждений об экономии (как и на основе любых других) в лучшем случае можно построить лишь приближенное описание.

С учетом всех этих факторов становится понятно, почему интуитивно совершенно ясный экономический подход не удалось использовать для описания живых систем в той же мере эффективно, как при описании физических систем это удалось сделать на основе аналогичного оптимизационного подхода — энергетического. И это несмотря на то, что утверждение об экономии ресурсов живой системы объективно выражает исключительно многочисленные ограничения жизнедеятельности — в соответствии с числом составляющих, количества которых поддерживаются динамически, а следовательно, для каждой из них должно быть выполнено некоторое условие баланса.

<Практически не удается решить и гораздо более узкие задачи. В частности, имеется большой и негативный опыт получения эмпирических моделей баланса некоторых ресурсов и составляющих с десятками уравнений. Даже сами авторы таких моделей обычно ими не пользуются, а если и пользуются, то каких-либо интересных результатов не получают. Если же описывают баланс всего лишь одного ресурса и его экономии, то также очень мало что удается.

Чаше других рассматривают затраты энергии в форме дыхательных субстратов — последние интересны как почти универсальный ресурс, имея в виду, что дефицит других ресурсов в некоторой мере можно компенсировать за счет дополнительных затрат углеводных субстратов при действии механизмов получения недостающих ресурсов. Но с точки зрения количественного описания непреодолимой остается проблема раздельного измерения затрат углеводных субстратов при действии различных механизмов — ненаблюдаемость путей превращения углеводных субстратов. А именно, удается наблюдать только совокупный (интегральный) результат множества процессов — дыхание на уровне органов или тканей. Независимыми измерениями изменения биомассы из этих затрат удастся выделить только затраты на рост, которые пропорциональны приросту биомассы (коэффициент пропорциональности является практически универсальной постоянной в силу близкого состава тканей разного рода и близких затрат на получение различных клеточных составляющих).

Трудности возникают и в том случае, когда рассматривают ресурс, затраты которого интерпретируют как нераздельно используемые для получения единственного результата или эффекта. С такой точки зрения, например, рассматривают затраты воды на обеспечение фотосинтеза. Затраты воды <— испарение воды> (их описывает скорость транспирации E — $evaporation$) неизбежно сопровождают фотосинтез (его описывает скорость ассимиляции A — $assimilation$) из-за того, что транспорт углекислого газа в лист в газовой фазе и через

клеточную мембрану идет по тому же пути (но в обратную сторону), что и транспорт воды (см. подробности в приложении С). Таким образом, получая углеводные субстраты при фотосинтезе, растение одновременно теряет воду. Соотношение этих двух эффектов фотосинтеза растение регулирует, изменяя степень открытости устьиц листа, следствием чего является изменение проводимости для CO_2 и H_2O (подробнее это описано в Приложении С, п.1.1, 1.4–5). При оптимизационном описании устьичной регуляции фотосинтеза рассматривали различные оптимизационные утверждения: $A = \max$, $E = \min$, $A/E = \max$ [Parkhurst, Loucks, 1972]; $A = \max$ при заданном E , т.е. $\partial A/\partial E = \text{const}$ или $\partial E/\partial A = \text{const}$ [Cowan, Farquhar, 1977]. Каждый из этих критериев имеет некоторое экспериментальное подтверждение, хотя даже для последнего критерия, который получил наилучшее подтверждение из всех, были отмечены весьма значительные отклонения $\partial E/\partial A$ от постоянства: пример из работы [Williams, 1983] при описании дневной кинетики фотосинтеза представлен на рисунке 2; пример аналогичных отклонений при измерениях стационарного фотосинтеза (в зависимости от дефицита паров воды) демонстрируют данные для одного из исследованных видов в работе [Mooney et al., 1983].

При анализе отклонений от выполнения оптимизационных утверждений характерна следующая особенность, которая дает основания для оптимизма при поиске формы выражения об экономии ресурсов. Ее иллюстрируют, в частности, данные работы [Williams, 1983]. А именно, с одной стороны текущие фотосинтез и транспирация, подобно текущему значению производной $\partial E/\partial A$ (Рис.2), значительно отличаются от оптимальных. Однако с другой стороны, максимальные вариации текущих значений этих величин и производной $\partial E/\partial A$ наблюдаются в утренние и вечерние часы, когда эффект оптимизации минимален с точки зрения эффективности использования воды в течение дня. Результирующая эффективность использования ресурсов за сутки ($\int A/\int E$ — коэффициент использования воды) <в естественных для исследованного вида растения условиях> отличалась от оптимальной (т.е. максимальной в условиях эксперимента) примерно на 10%.

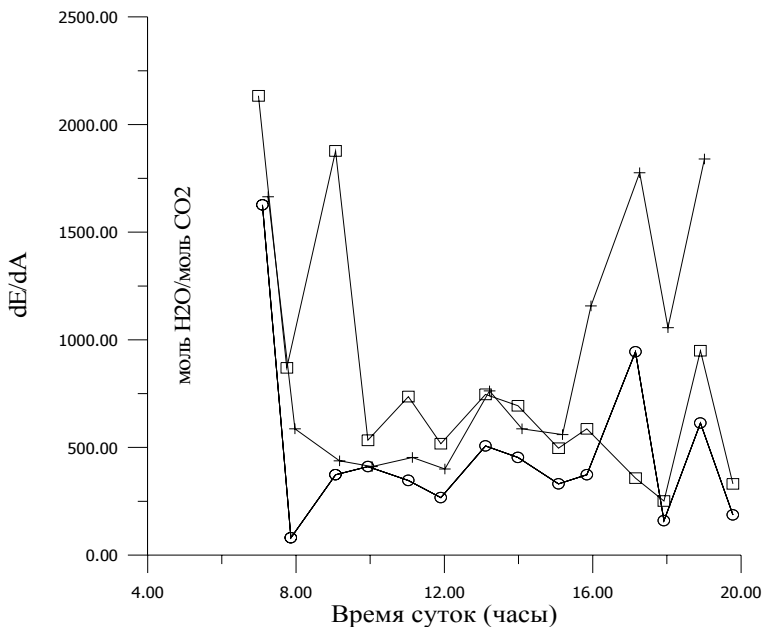


Рисунок 2. Отклонения от постоянства производной $\partial E/\partial A$ в течение дня для трех листьев вечнозеленого кустарника *Rhamnus californica* в условиях полива (данные работы [Williams, 1983]). Как показывает Рис.3А той же работы, в естественных условиях отклонения еще значительнее.

Причем отмеченные отклонения эффективности использования ресурсов в пределах 10% не являются самыми низкими из наблюдаемых в экспериментах по проверке оптимиза-

ционных утверждений. Например, в работе [Field, 1983] отклонения эффективности от оптимального значения выражались единицами процентов.>

В любом случае наличие многочисленных препятствий для применения экономического подхода не дает логического основания для вывода о том, что экономический подход в биологии в принципе бесполезен. В частности, распространено мнение, что отбор лучших (с точки зрения экономии ресурсов) — это тавтология. Такие утверждения явно преждевременны, т.к. до сих пор никому не удалось сформулировать и проверить какое-либо общее утверждение об экономии для организма в целом.

2*. Разрешение неоднозначности при выборе утверждения об экономии

2.1. <При заданной организации живой системы> воспроизводство любой составляющей означает также воспроизводство других

Подход для решения общих проблем проверки количественных утверждений по отношению к биологическому объекту дан вместе с их описанием в Главе I. После их решения применение экономического подхода сдерживает проблема соизмерения между собой <количественных характеристик> используемых ресурсов и результатов экономии.

Для решения этой проблемы важно, что поведение живой системы заведомо ограничивает необходимость выполнения условия простого воспроизводства. А именно, для живой системы как системы, существование которой невозможно в отсутствие множества динамически превращающихся составляющих (см. Гл. I. п.4 — «свойство произведения» по отношению к необходимым составляющим), по каждой из таких составляющих должно быть выполнено условие воспроизводства. Обозначая через F скорость получения составляющей, а через Q — скорость ее деградации или утраты системой по какой-либо причине, в долговременной перспективе для существования системы требуется баланс интегральных значений $\int F \approx \int Q$. <И это как минимум, поскольку в любой из моментов времени запрещено также обращение количества составляющей в нуль и значение этого количества, меньшее, чем некоторое критическое, после которого баланс по любой из других необходимых составляющих уже невозможно восстановить.> Вводя коэффициент воспроизводства $k = F/Q$, условие воспроизводства обычно формулируют в виде $k \geq 1$ (при $k = 1$ наблюдаем простое воспроизводство).

Таким образом, экономия должна быть выражена в такой мере, чтобы удовлетворить подобным ограничениям с точки зрения простого воспроизводства (типа неравенств) для всех составляющих. Иными словами, экономия допускает только те варианты поведения, которые находятся в пределах области воспроизводства по совокупности составляющих. Область воспроизводства можно представить как окрестность некоторой принадлежащей ей точки. Размер области характеризуют расстояния от этой точки до границ области при изменении каждой из динамических переменных и постоянстве всех других. Удобно в качестве исходной точки при описании области взять такую, которой соответствует максимальное воспроизводство некоторой составляющей, т.е. точку, в которой для этой составляющей выполнено условие $k = \max$. При таком выборе ясен характерный масштаб Δk изменения коэффициента воспроизводства k . Его дает отличие максимального значения коэффициента воспроизводства k_{\max} от единицы (т.е. характерный масштаб $\Delta k = k_{\max} - 1$). Это позволяет оценить характерный размер области воспроизводства по всем факторам f_i (индекс i пробегает факторы) через восприимчивости к ним коэффициента воспроизводства в точке $k = \max$. Восприимчивости дают значения производных, а характерный размер области воспроизводства по фактору f_i дает отношение Δk к dk/df_i .

Отметим, что при рассмотрении воспроизводства живой системы в рамках ее заданной организации воспроизводство любой из необходимых составляющих неизбежно означает воспроизводство всех других необходимых составляющих в силу «свойства произведения» по отношению к ним. Поэтому максимальное воспроизводство любой составляющей с неизбежностью означает также и воспроизводство (хотя и необязательно максимальное) для всех других необходимых составляющих.

2.2. Возможности формального разрешения неоднозначности

Формально можно относительно просто разрешить проблему неоднозначности при выборе утверждения об экономии. Для этого сначала следует зафиксировать результат воспроизводства в форме утверждения о воспроизводстве какой-либо одной составляющей, которая в этом случае становится выделенной среди других. При выделении некоторой составляющей скорость ее воспроизводства, определенная выше как функция F , приобретает смысл выделенного результата интеграции при взаимодействии составляющих живой системы. Поэтому для обозначения функции F в дальнейшем будет использован термин *функция интеграции*.

После устранения неоднозначности определения результата воспроизводства возникает основа для соизмерения ресурсов разного рода, учитывая их частичную взаимозаменяемость с точки зрения достижения этого результата. <Частичная взаимозаменяемость есть с точки зрения любого результата, а значит и с точки зрения получения выбранного.> Относительную ценность затрат ресурса i , расходуемого со скоростью v_i , дает значения соответствующей производной dF/dv_i , где F скорость получения выделенной составляющей

Взаимозаменяемость ресурсов дает основу для пересчета затрат других ресурсов в единицы затрат выделенной составляющей (вариант интерпретации замены: компенсирующие затраты в единицах выделенной составляющей <при малых отклонениях>). Тогда расход совокупности ресурсов можно выразить в единицах расхода выделенной составляющей — в виде функции затрат Q , представляемой суммой слагаемых по всем ресурсам <пересчитанных в затраты выделенной составляющей на их получение или компенсацию их отсутствия>

$$Q = \sum Q_i \quad (1)$$

с ясными типовыми свойствами. В частности, слагаемые описывающие затраты на получение каждого из ресурсов должны быть положительными <т.к. тратим или недополучаем выделенную, чтобы получить другие> и монотонно возрастающими функциями скорости получения соответствующего ресурса v_i <т.к. чем больше хотим получить любого ресурса, тем больше нужно потратить выделенного>.

Полное разрешение неопределенности предсказания поведения получим, выбирая конкретный вид утверждения об экономии — выбор связи между F и Q , например, $F/Q = \max$, $F - Q = \max$, $F = \max$, $Q = \min$. При предельном переходе, когда область воспроизводства сжимается в точку (при ухудшении условий, когда возможно только простое воспроизводство) очевидно, что любые утверждения об экономии <соответствующие области воспроизводства> практически неразличимы, в частности не имеет значения способ выбора функции F (как скорости получения выделенной составляющей или некоторой комбинации составляющих). С учетом ожидаемых <т.е. обычных — приложение А п.1.1 и п.3> типовых свойств функций F и Q можно ожидать низкую восприимчивость предсказываемого поведения к виду используемого утверждения об экономии в самом общем случае <когда область воспроизводства не стянута в точку>, поэтому любое из таких утверждений будет вполне представительно во многих ситуациях, а в других <путем описания области воспроизводства как окрестности точки, выделенной при выборе конкретного вида используемого утверждения об экономии> ничто не мешает получить настолько определенные предсказания, исходя из необходимости простого воспроизводства, насколько это возможно <в соответствии с размером области воспроизводства>.

Однако не любую процедуру описанного типа реально использовать практически и получить все требуемые выводы на основе обычно имеющегося набора данных. Поэтому для выбора процедуры решающее значение имеет возможность фактически реализовать процедуру при том, что формально все описанные процедуры разрешения неоднозначности описываемого поведения <различающиеся по способу выбора функции F и вида утверждения об экономии> близки, так же, как предположительно близки получаемые с их помощью предсказания (см. в работе [Васильев, 1995г] и Приложении С сравнение предсказаний на основе утверждений $F/Q = \max$ и $F - Q = \max$ между собой и с реальным поведением). <Более того, как станет ясно далее (п.3 и Гл.III), не все ресурсы имеет смысл включать в совокупность ресурсов, описываемую на основе экономического подхода, даже при наилучшей процедуре с точки зрения практической осуществимости.>

2.3. Понятие о жесткости интеграции

Для решения о выборе конкретной процедуры экономического описания существенен результат предварительного анализа, который справедлив безотносительно к выбору конкретной процедуры <т.е. справедлив при любой>. Такой предварительный анализ возможен, поскольку в любом случае функция Q представляет собой сумму положительных слагаемых. Это позволяет в некоторых случаях получать универсальные <инвариантные относительно выбора способа экономического описания> утверждения в форме неравенств при описании некоторых процессов, в частности, процессов получения единственного ресурса с использованием того же ресурса, и возможно, некоторых других.

В приложении А описан подход к реконструкции ожидаемых характеристик биохимических процессов на основе анализа ситуаций такого рода. В простейших случаях с задачей одного ресурса или одного эффекта проблема неоднозначности /и соизмерения вообще не возникает. Близкая, но хуже (т.е. менее однозначно) определенная задача описания энергетических процессов метаболизма без учета других затрат помимо прямых энергетических (т.е. без учета затрат в обеспечивающих процессах) позволяет обосновать экономическую целесообразность относительно малой обратимости (90% необратимость в пределе качественной однородности) биохимических превращений. Универсальность этого вывода в том, что любой способ учета затрат в поддерживающих процессах означает, что экономически целесообразная степень необратимости должна быть выражена в еще большей степени.

Реально наблюдаемая степень необратимости действительно близка к рассчитываемой экономически целесообразной (среднее значение прямых энергетических затрат на одну реакцию 5 кДж/моль и более в зависимости от неравномерности распределения стандартных значений термодинамического потенциала по реакциям — см. п.А.4.1). При такой степени необратимости для зависимости <квази>стационарной скорости результирующего превращения v от максимальных скоростей v_{mi} отдельных этапов будет характерен излом, т.е. любая из зависимостей $v(v_{mi})$ будет близка к описываемой в Главе I, п.5 предельной ломаной типа: v пропорционально v_{mi} , пока v_{mi} лимитирует, а затем не зависит от v_{mi} .

Такая интеграция обеспечивающих процесс составляющих (ферментов, переносчиков и т.п.), для которой характерен излом нагрузочных кривых, может быть определена как жесткая в сравнении с противоположным случаем значительно меньших затрат в одной реакции, когда изменение в переходной области происходит плавно. Наличие излома означает невозможность компенсировать уменьшение максимальной скорости одного из этапов увеличением максимальных скоростей других этапов. Для сравнения в противоположном случае мягкой интеграции, когда все этапы обратимы в гораздо большей степени, максимальная скорость любого из этапов значительно превосходит результирующую скорость процесса. Уменьшение первой в широком диапазоне (вплоть до значений, близких к значению результирующей, т.е. ситуации, когда соответствующий этап оказывается практически необратимым) можно компенсировать за счет увеличения максимальных скоростей других этапов. Малое значение максимальной скорости этого этапа компенсирует такое соотношение концентраций реагентов и продуктов для него (обеспечиваемое за счет увеличения максимальных скоростей других этапов), при котором на этом этапе в достаточной степени увеличивается необратимость.

В сравнении с жесткой интеграцией варианту мягкой интеграции соответствуют меньшие прямые энергетические затраты, но значительно большие затраты в поддерживающих процессах оборота белка и подобных процессах. Поддерживающие затраты для отдельного этапа, как правило, можно считать пропорциональными или примерно пропорциональными количеству соответствующего фермента, переносчика или более сложного образования, т.е. считать примерно пропорциональными максимальной скорости этого этапа v_{mi} .

Жесткая интеграция характерна при осуществлении процессов в живых системах не только на микроскопическом уровне. Пределы взаимозаменяемости этапов разного рода обычно существенно ограничены. В частности, на примере интеграции процессов при фотосинтезе это показывают рисунок 4, эмпирические выражения (5) — (6) для случая СЗ-фотосинтеза и демонстрирующие их выполнение данные в таблице 2 (к п.3.5 приложения А): недостаточную максимальную скорость одного процесса даже при бесконечном увеличении

другой максимальной скорости можно компенсировать не более, чем на 50% (характерные значения параметров сопряжения $\kappa = 0.25$ и $\kappa^* = 0.1$). В случае С4-фотосинтеза, как показывает вид углекислотной кривой на рисунке 4, взаимозаменяемость еще менее ($\kappa = 0.1$).

Наблюдаемая степень жесткости определяется выбором целесообразного соотношения прямых и поддерживающих затрат. Нерациональна как мягкая интеграция, при которой экономия прямых затрат незначительна в сравнении с возрастающими поддерживающими затратами, так и противоположная ситуация почти абсолютно жесткой интеграции, которая требует больших прямых затрат. В пределе абсолютной жесткости прямые затраты бесконечно велики, поэтому такой случай формально невозможен, но несмотря на это дает хорошее приближение при описании случая обычной жесткости. <Определение наблюдаемого обычно случая как случая жесткой, а не мягкой интеграции по этой причине (непосредственно связанной с жесткостью перехода — близости к предельной ломаной) также вполне естественно.>

<В принципе жесткость на любом уровне можно было бы уменьшить, конструируя превращения в живой системе по-другому — увеличивая степень их обратимости (т.е. уменьшая прямые энергетические затраты), вводя обратные связи. Однако это означало бы избыточные результирующие затраты, поскольку в конечном счете это затраты в процессах микроскопического уровня, целесообразность жесткой интеграции в которых объясняет жесткость интеграции и на более высоких уровнях интеграции в живой системе. <Иными словами, в общем случае рациональность жесткой интеграции диктуют те же соображения экономической целесообразности: мягкая интеграция, как и абсолютно жесткая, означала бы нерациональное использование имеющихся возможностей.>>

2.4. Приближенная пропорциональность скоростей процессов в живой системе

В случае жесткой интеграции результирующая скорость процесса v приближенно пропорциональна скоростям поддерживающих процессов (на оборот белка и подобные ему процессы <поддержания функциональной активности структур молекулярного и более высоких уровней>), поскольку те, в свою очередь, приближенно пропорциональны соответствующим максимальным скоростям v_{mi} .

В результате следствием жесткой интеграции является то, что приближенно пропорциональными оказываются скорости многочисленных процессов на различных уровнях интеграции в живой системе. Коэффициенты пропорциональности могут существенно различаться по значению, но важно, что они не зависят от величин, регулируемых живой системой. Значения коэффициентов пропорциональности предопределены <при заданной организации живой системы> внешними по отношению к системе обстоятельствами и могут варьировать в узких пределах. А именно, значения коэффициентов зависят от чисто физических величин (например, термодинамических характеристик превращений), физических характеристик внешней среды (см. пример ниже с сопряжением фотосинтеза и транспирации) или величин, регулируемых только в эволюционном аспекте (например, кинетические характеристики биохимических процессов — удельные производительности и некоторые другие см. приложение А п.4). Последние можно считать заданными, если рассматривать времена, малые в сравнении с характерным временем эволюции, тем более в сравнении с характерным временем воспроизводства особи.

Еще один вариант пропорциональности скоростей процессов в живой системе выражает <прямой> стехиометрический расход реагентов в химических реакциях. Кроме того, почти фиксирован состав конструкций на субклеточном и более высоких уровнях (однотипные комплексы, органеллы, клетки), а потому близок к стехиометрическому прямой расход составляющих более низкого уровня <строительных блоков> при их формировании.

Таким образом, приближенная пропорциональность скоростей характерна для превращений при воспроизводстве. Воспроизводство живой системы можно рассматривать как превращение с приближенной стехиометрией по многим составляющим (но не всем, см. гл. III, часть 2) — совокупности интенсивно превращающихся ресурсов.

Превращение любого ресурса в некотором отдельном процессе или при воспроизводстве живой системы в целом включает в общем случае расходы разного рода — точно стехиометрический, приближенно стехиометрический, пропорциональные в поддерживающих процессах и т.д. Например, при синтезе клеточных структур используются углеводные субстраты и азот — как в соответствии со стехиометрией химических реакций, так и в поддерживающих процессах: углеводные субстраты идут на синтез АТФ, азот в форме белка на энергетические нужды используется реже, но нужен для формирования белковых структур, участвующих в осуществлении поддерживающих процессов.

В эксперименте расход ресурса обычно наблюдаем как сумму составляющих всех родов. Если точно стехиометрическая составляющая в скоростях для различных ресурсов доминирует, то примерная пропорциональность неизбежна. Интересно однако видеть примерную пропорциональность суммарных скоростей по различным ресурсам в случае, когда вклад в них точно стехиометрической составляющей мал или отсутствует.

К такому случаю относится расход воды при фотосинтезе: помимо стехиометрический расход воды на синтез углеводных субстратов в соответствии с уравнением фотосинтеза <а также есть разовый расход при образовании фотосинтезирующей ткани>, есть сопряженный с фотосинтезом расход воды при транспирации, который на два порядка больше. Поэтому результирующий расход воды определяет именно последний. Сопряженный расход — вариант лимитирования, при котором скорость сопряженного процесса (в данном случае — транспирации E) выступает как аналог одной из максимальных скоростей v_{mi} последовательных этапов <основного> процесса с результирующей скоростью v . В данном случае v — это скорость фотосинтеза, т.е. $v \equiv A$ и она не может быть сделана большей, чем bE , где коэффициент пересчета b является заданным, если заданы внешние условия (его определяют параметры среды Δw и ca), но не параметры, регулируемые растением).

По аналогии с рассуждениями выше <в силу жесткой интеграции, степень жесткости в любом конкретном случае можно установить, пользуясь соотношениями приложения С> следует ожидать, что будут примерно пропорциональны друг другу все скорости — $v \equiv A$, все v_{mi} , а также E . В частности, должны быть примерно пропорциональны друг другу E и A <при заданных условиях среды, т.е. заданном значении коэффициента b >. Такую примерную пропорциональность демонстрируют данные таблицы 6 в приложении С: если при любом заданном Δw сравнить между собой значения отношения A/E у 8 видов, то можно видеть, что при 5-ти кратном различии абсолютных значений фотосинтеза отношение A/E различается в значительно меньшей степени, особенно если взять значение Δw , не слишком отличающееся от условий адаптации $\Delta w = 10$ мбар (тогда характерное различие отношений A/E составляет около 10%).

2.5. Представительность материального баланса любой составляющей

Таким образом, как правило (т.е. если сформулированные в п.2.4. утверждения справедливы по отношению к совокупности процессов воспроизводства) превращения всех используемых ресурсов примерно пропорциональны друг другу. В этом случае ограничения превращениями любой составляющей (участвующей во всех <такие есть, например, энергетические субстраты> или хотя бы многих процессах) вполне представительны для описания участия других составляющих. Это ясно в пределе точной пропорциональности (стехиометрическом расходе), когда по аналогии с описанием химических превращений степень превращения для любого участника однозначно характеризует превращение всех остальных.

Отметим, что пропорциональность — это частный случай своеобразного вырождения, при котором превращение всех участников процесса однозначно определяется превращением любого из участников. При отсутствии такого характерного для процессов воспроизводства вырождения превращение совокупности ресурсов при воспроизводстве характеризовало бы, вообще говоря, не только то, что происходит с одной составляющей в каждом процессе, но также и то, что происходит в каждом процессе со всеми другими составляющими. Если же степень свободы при описании каждого из процессов единственная — превращение любого участника, причем превращение какого-либо одного и того же участника происходит во всех процессах, то превращение этого одного участника при воспроизводстве представительно для описания всех остальных. Такой вывод справедлив при любом вырождении того же типа, т.е. при однозначной связи между превращениями всех составляющих в процессах воспроизводства. <В этом смысле именно пропорциональность в качестве частного случая однозначной связи не является необходимой, зато упрощает многое другое>.

Таким образом, при заданной организации живой системы баланс любой составляющей представителен для описания воспроизводства многих других, если определены все внешние по отношению к живой системе обстоятельства (п.2.4). Общее число, условий, описывающих этот баланс, и соответственно число соотношений, выражающих экономию, оказывается велико. Наличие большого числа соотношений, выражающих экономию, наиболее очевидно в пределе абсолютно жесткой интеграции, когда результирующая скорость равна минимальной из лимитирующих. Тогда превышение скорости над лимитирующей скоростью в любом процессе — это ненужные затраты, которые можно сократить. Таким образом, число соотношений равно общему числу процессов, которые можно выделить на всех уровнях организации живой системы.

Большое число условий (соотношений), которые должны быть выполнены для обеспечения экономии, отражает необходимость рационально «разветвить» поток выделенного ресурса между многочисленными процессами, обеспечивающих воспроизводство системы — в соответствии с требуемым утверждением о связи F и Q . В качестве выражений такой связи естественно использовать именно оптимизационные утверждения (типа перечисленных в п.2.2.), т.к. они характеризуют границы области воспроизводства. После описания границ область воспроизводства определена в отличие от описания многих других множеств точек из этой области.

В результате получаем утверждения (оптимизационные соотношения) по отношению к выбору множества переменных — по аналогии с оптимизационными утверждениями в физике (для действия или энтропии). Заданный суммарный поток любого из ресурсов — это лишь одно из многих таких условий.

2.6. Локальная линейность затрат — функции Q

При воспроизводстве живой системы, как правило, наблюдается разделение процессов получения различных составляющих /ресурсов:

— в пространстве, например, специализация органов или клеточных органелл, выполняющих различные функций;

— во времени, например, специализация фаз онтогенеза органов или организма.

Разделение процессов означает, что отдельные слагаемые Q_i в общем выражении (1), описывающем разделение затрат на получение различных составляющих (ресурсов) зависят от различных переменных.

Из приближенной пропорциональности скоростей превращения различных ресурсов при воспроизводстве следует, что вид функции затрат оказывается прост, если строить описание ограничений материального баланса при воспроизводстве живой системы на основе утверждения о максимальном воспроизводстве $k \equiv Q/F = \max$ в отношении любой выделенной составляющей.

Приближенную пропорциональность скоростей можно выразить соотношениями вида:

$$v = u_i f_i,$$

где u_i — скорость затрат в поддерживающем (в силу жесткой интеграции приближенно пропорциональны между собой v и максимальные скорости этапов v_{im} , а скорость поддерживающих затрат u_i в свою очередь пропорциональна максимальной скорости соответствующего этапа v_{im}) или сопряженном процессе; f_i — слабо зависит от u_i (примеры см. в приложении С) <т.е. зависимость v от u_i в основном выражает множитель u_i >.

Скорость v представляет собой либо непосредственно функцию интеграции F для воспроизводства живой системы (как скорость получения выделенной составляющей), либо связана с ней аналогичными линейными соотношениями — как скорость сопряженного с F (например, транспирация для растения) или одного из поддерживающих процессов, поддерживающего для поддерживающих, поддерживающего для сопряженного и т.д.

Пусть для определенности v — это функции интеграции F ($v \equiv F$). Тогда в силу разделения переменных (разделения процессов в пространстве и времени) условие $k = \max$, представленное в эквивалентной форме $Q/F = \min$, приводит к совокупности соотношений: $Q_i/F = Q_i/f_i u_i = \min$ или $Q_i/u_i \approx \min$ для всех i . Таким образом, имеем аналогичные общему условию $F/Q = \max$ соотношения $u_i/Q_i \approx \max$ в процессах получения всех составляющих.

Соотношения вида $u_i/Q_i \approx \max$ означают, что минимальна обратная отношению u_i/Q_i величина — удельные затраты $\alpha_i = Q_i/u_i$ <имеют смысл затрат выделенной составляющей на получение единицы составляющей, обеспечивающей этап i >. Кроме того, при малых отклонениях $\Delta u_i = u_i - u_i^0$ от скорости u_i^0 , соответствующей условию $u_i/Q_i = \max$, удельные затраты

$$\alpha_i = (Q_i/u_i)_{u_i^0 + \Delta u_i} = (Q_i/u_i)_{u_i^0} + \Delta u_i \frac{\partial}{\partial u_i} (Q_i/u_i)_{u_i^0} + \frac{1}{2} (\Delta u_i)^2 \frac{\partial^2}{\partial u_i^2} (Q_i/u_i)_{u_i^0} + \dots$$

будут примерно постоянны, т.к. второе слагаемое обращается в нуль в силу выполнения условия $u_i/Q_i \approx \max$. Локальное постоянство удельных затрат α_i в области точки $k = \max$ означает, что в окрестности этой точки функция затрат будет линейной функцией скоростей ($Q = \sum Q_i$, $Q_i = \alpha_i u_i = \alpha_i^0 u_i$, $\alpha_i^0 = (Q_i/u_i)_{u_i^0}$).

По индукции аналогичный вывод о локальной линейности затрат можно получить, если v не является функцией интеграцией для системы в целом, т.е. не является скоростью воспроизводства выделенной составляющей <на высшем уровне интеграции в живой системе>.

2.7. Реконструкция затрат по выбору рабочих точек <информационная достаточность>

Линейность функции затрат Q позволяет предложить относительно простой и практичный подход для ее реконструкции. А именно, предположим, что эволюция в отношении экономики ресурсов происходит. Тогда реакция живой системы в ответ на любое (обычное в естественных для рассматриваемой живой системы условиях) воздействие означает такое изменение соотношения скоростей превращения составляющих (сдвиг рабочей точки), чтобы по-прежнему обеспечить экономию ресурсов, т.е. выполнение условия, близкого к $F/Q = \max$ при изменении доступности ресурсов. В отдельных случаях это может быть и не так, но если во множестве случаев наблюдаем некоторую очевидно воспроизводимую систематическую реакцию, то можно ожидать, что именно эта реакция и является экономически целесообразной.

Для примера снова рассмотрим пример сопряжения фотосинтеза и транспирации. В силу сопряжения следует ожидать, что скорость фотосинтеза будет изменяться в ответ на изменение факторов, не влияющих на фотосинтез как таковой. В экспериментах действительно всегда наблюдают качественно именно такую реакцию, которую следовало бы ожидать для достижения экономии, в частности, при увеличении дефицита паров воды в воздухе открытость устьиц, а с ней и фотосинтез, уменьшаются с достижением более рационального расхода воды.

При заданных условиях выбор рабочей точки как действующего значения регулируемой величины — концентрации CO₂ в межклеточном пространстве листа *c_i* зависит от удельных затрат на транспорт воды. При всех других заданных характеристиках процессов фотосинтеза и транспирации можно решить обратную задачу — рассчитать удельные затраты, исходя из наблюдаемого в эксперименте выбора рабочей точки и считая его целесообразным.

Если в эксперименте получен более полный набор данных, описывающий не только углекислотную кривую фотосинтеза и выбор рабочей точки при заданном значении некоторого фактора, но и изменение кривых со сдвигом рабочей точки в ответ на изменение этого фактора, то можно одновременно проверить правильность используемого утверждения об экономии ресурсов.

В этом и более общем случае проверка происходит следующим образом. Данные при любом значении изменяемого фактора позволяют рассчитать удельные затраты или их комбинацию, определяющую наблюдаемый выбор рабочей точки. После этого все свободные параметры используемого экономического утверждения фиксированы, и по совокупности еще не использованных данных можно проверить соответствие наблюдаемого сдвига рабочей точки при изменении условий тому, который следует из экономического утверждения (подробности см. в приложении С п.4 и таблица 5).

Пользуясь подходом п.3 Гл. I, можно оценить характерную информативность дополнительных данных по сдвигу рабочей точки при изменении одного фактора. Оценка ясна из рассмотрения простейшего случая, когда нагрузочная кривая представляет собой один элементарный фрагмент в терминах п.3 Гл. I и не изменяется при действии изменяемого фактора. Крайние точки на этой кривой обычно означают выход за пределы физиологического диапазона значений. За его пределами нет оснований ожидать выполнения каких-либо экономических утверждений, т.е. наблюдаем физическую, а не биологическую реакцию. Еще раньше часто происходит предусмотренное способом воспроизводства данной живой системы включение дополнительных механизмов компенсации, что означает необходимость изменения вида экономического утверждения и реконструкции дополнительных параметров в нем при описании широкой области изменения действующего фактора. Таким образом, доступное для прямой интерпретации описание реакции системы на действие изменяемого фактора соответствует части элементарного фрагмента, близкой по информативности отрезку, т.е. двухпараметрической зависимости.

При этом уже описываемые эксперименты по проверке оптимизационных утверждений практически достаточно сложны в реализации, поскольку необходимо одновременно получать нагрузочные кривые и поддерживать постоянными (или хотя бы контролировать) значения других факторов. Лишь относительно небольшая часть уже полученных экспериментальных данных дает описываемый выше минимально необходимый с информационной точки зрения набор данных.

Если бы в функции затрат, помимо одной количественной характеристики (определяемого значения удельных затрат или одной заданной комбинации нескольких удельных затрат) нужно было бы реконструировать еще хотя бы один параметр, то для этого потребовался бы весь имеющийся информационный потенциал данных по сдвигу рабочей точки. Это означало бы, что проверить экономическое утверждение на основе тех же данных было бы невозможно. Объективность экономического описания тогда требовалось бы подтверждать в несоизмеримо более сложных экспериментах с изменением большого числа факторов, сравнением конкурентных возможностей организмов с близкой организацией и другими методами.

С этой точки зрения линейность выражения для функции затрат Q (т.е. его предельная простота <с учетом того, что позволяют типовые свойства, см. объяснения после формулы (1) — п.2.2>), получаемого при выборе утверждения об экономии в виде условия $k = \max$, имеет критическое значение для возможности практической реконструкции затрат. В этом смысле соображения практической реализации экономического подхода определяют разрешение

имеющейся неоднозначности при выборе утверждения об экономии. Получаемая линейность функции затрат имеет решающее значение для того, чтобы выбрать утверждение об экономии в виде условия $k = \max$.

2.8. Выбор углеводных субстратов в качестве выделенной составляющей

Для того, чтобы наиболее адекватно выразить ограничения с точки зрения материального баланса для совокупности составляющих, условие максимального воспроизводства должно быть сформулировано по отношению к той составляющей, которая более интенсивно превращается по сравнению с другими (ее время превращения минимально). Такой вывод ясен из аналогии воспроизводства живой системы с химическими превращениями. Хотя формально для описания химического превращения за переменную можно взять степень превращения по любому из реагентов, однако на фоне изменений того реагента, который в избытке, происходящее гораздо менее заметно, чем для того, который в дефиците. Выбор относительно медленно изменяющейся переменной тем более уменьшает чувствительность по отношению к действительным ограничениям в обычной при исследовании биологических объектов ситуации, когда стехиометрия при превращениях составляющих является приближенной, измерения неточны или неполностью воспроизводимы.

Полностью адекватное выражение ограничений затрудняет то обстоятельство, что в некоторых процессах интенсивно превращаются одни составляющие, а в других динамика для этих же составляющих почти полностью отсутствует. Например, при описании фотосинтеза самым интенсивным <по числу частиц, массе и другим количественным характеристикам> является сопряженный с транспортом углекислоты в растение транспирационный поток. Водная среда необходима и для осуществления других процессов в живой системе. Однако в отсутствие транспирации водный баланс практически можно не рассматривать, такие ограничения существенны только на этапе образования клеток и тканей.

Более точное выражение ограничений с точки зрения превращений совокупности составляющих даст описание воспроизводства составляющей, превращения которой пусть и не являются в некоторых случаях самыми динамичными, но зато явно выражены в возможно большем числе процессов. Такое требование предопределяет выбор углеводных субстратов в качестве выделенной составляющей при описании известных живых систем — в силу их универсального участия во всех процессах в качестве строительного материала и энергетического эквивалента.

Итак, условие экономии $k = \max$ по отношению к углеводным субстратам дает наиболее адекватное выражение действительных ограничений материального баланса при воспроизводстве живой системы как совокупности составляющих и значительно облегчает практическое использование экономического подхода.

3. Подход к реализации выбранного утверждения об экономии

Описания ограничений материальным балансом по совокупности составляющих условием $k = \max$ по энергетическому субстрату выражает необходимость рационально разветвить общий поток материальных ресурсов в пересчете на выбранные энергетические единицы для достижения экономии. Рациональность состоит в том, чтобы для получения заданного результата в каждом процессе достигать с минимальными удельными затратами α_i^0 <в единицах выделенного энергетического субстрата>.

Минимум затрат объективен при заданных условиях и механизме процесса, его можно установить практически или рассчитать прямо (если известны удельные затраты для обеспечивающих и сопряженных процессов) или косвенно (зная выбор рабочих точек и предполагая, что он является экономически целесообразным).

С информационной точки зрения есть возможности реконструкции затрат и проверки утверждений об экономии при изменении какого-либо одного фактора (п.2.7) или совокупности небольшого числа факторов. Такой подход осуществим, если функция затрат включает относительно небольшое число составляющих (сами скорости можно наблюдать непосредственно, т.е. F и v_i — доступны, но затраты удастся наблюдать лишь как суммарный эффект большого числа процессов в измерениях дыхания тканей и органов).

В этом смысле важно, чтобы на каждом этапе реконструкции удельных затрат число разделяемых процессов было минимальным. Главное, надо уменьшить число процессов, дающих наблюдаемый суммарный эффект, как например, удастся надежно выделить среди других процессов затраты роста (п.1 и приложение D).

Важное универсальное решение, способствующее уменьшению числа учитываемых затратных процессов — считать, что затраты на регуляцию малы или инертны по отношению к другим. Тогда из общего баланса (а значит, и из рассмотрения) можно исключить все многочисленные процессы регуляции. В этом случае можно не рассматривать, как именно происходит регуляция. Главное, можно считать, что никаких экономических ограничений в связи с выбором при регуляции нет.

Гипотеза о необременительности/инертности системы регуляции требует последующего подтверждения или опровержения. Простейший способ ее подтвердить — выяснить, что без анализа экономики регуляции получается адекватное описание наблюдаемого поведения.

Для упрощения процедуры реконструкции затрат важно также, что изменение механизмов отдельных процессов и организации живой системы в целом происходит достаточно медленно. Время эволюции велико в сравнении с временем жизни особи, и тем более в сравнении с временем экспериментов по определению эффективности использования ресурсов живой системой. Поэтому при описании экономии ресурсов для любой конкретной живой системы можно считать заданной ее организацию как совокупность механизмов жизнедеятельности, включая предопределенные ее способом воспроизводства <нормальные> изменения жизнедеятельности в онтогенезе и в ответ на изменение условий.

В противном случае, если бы требовалось учитывать произвольные изменения организации живой системы в ходе ее воспроизводства, и без того значительные трудности реализации экономического подхода еще более умножились бы — чего стоит хотя бы вариант изменения организации, при котором выбранная необходимая составляющая переставала бы быть необходимой из-за изменения способа воспроизводства.

Принятые положения значительно упрощают процедуру реконструкции значений удельных затрат, но и в этом случае она оказывается достаточно сложной. Проблема установления удельных затрат, прежде всего, в том, что они зависят от условий и механизма процесса. Соответственно получение одного и того же результата разными способами будут сопровождать разные затраты. При этом на оценку совокупности используемых ресурсов и получаемого результата влияют, вообще говоря, все происходящие в живой системе процессы. Поэтому удельные затраты будет определять не только механизм, непосредственно дающий получение заданного результата, и условия среды, в которых происходит его получение, но также организация совокупности процессов в живой системе.

Установленные значения удельных затрат, несмотря на их зависимость от множества факторов, имеют большую ценность для экономического описания в других условиях, для описания других живых систем и других механизмов. В силу качественной однородности корректировку уже имеющихся значений при соответствующих условиях сделать намного проще, чем устанавливать удельные затраты заново. Кроме того, сравнение возможностей организмов с разной организацией в одинаковых условиях позволяет сформулировать некоторые связи в форме равенств коэффициентов воспроизводства (выражаемых через комбинации удельных затрат) или, как минимум, неравенств. Их смысл в том, что организм,

который менее эффективно использует ресурсы, по крайней мере, не имеет преимуществ в сравнении с организмом, использующим ресурсы более эффективно.

Поэтому важно установить удельные затраты для любого конкретного организма, это дает большие возможности для предсказания не только его поведения, но и поведения других организмов (после корректировки удельных затрат для них).

В общем виде задачу экономического описания с учетом принятых положений (медленного изменения организации живых систем и необременительности/инертности системы регуляции) можно сформулировать следующим образом. Считая, что заданы все механизмы жизнедеятельности, но свободны и могут изменяться требуемым для обеспечения наилучшей приспособленности живой системы к текущим условиям (с точки зрения использования ресурсов) способом некоторые специально предназначенные для достижения этой цели параметры, которые также известны заранее (т.е. речь идет об оптимизации <ограничении> значений лишь некоторых параметров биологических процессов, выделенных исходно для достижения эффективного использования ресурсов) установить значения удельных затрат и предсказать ожидаемое с точки зрения экономии ресурсов поведение живых систем.

4. Растение как объект экономического описания

Полученные в пп.2–3 (обсуждение в п.2.6) выводы позволяют свести общую задачу об ограничении наблюдаемого поведения живой системы материальным балансом по совокупности ресурсов к рассмотрению оптимизационных задач, формулируемых для отдельных процессов на различных уровнях интеграции. Эти задачи вида

$$v_i/Q_i = \max \quad (2)$$

относительно просты (т.к. обоснована возможность представить функции Q_i в линейном виде, а для функций F <как воспроизводимых характеристик> характерно вырождение в силу биологической относительности) и информационный потенциал получаемых данных дает некоторые возможности для проверки выполнения оптимизационных соотношений вида (2) по отдельности, т.е. независимо друг от друга.

Таким образом, ценность предлагаемого подхода к разрешению методических проблем экономического описания в том, что, во-первых, удастся сформулировать ограничения в форме однозначных утверждений (разрешена проблема неоднозначности оптимизационного описания). А во-вторых, применительно к решаемой задаче реальной сложности (т.е. задаче, сформулированной по отношению к исключительно большому числу переменных) оказывается возможным разделение переменных — трансформации ее к совокупности большого числа относительно независимых задач, число переменных в которых уже не является непреодолимым препятствием для их решения. Несмотря на столь радикальное разрешение принципиальных методических проблем при описании совокупности ограничений материальным балансом, общее число соотношений вида (2), и тем более, совокупное число переменных и параметров в них, в любом случае оказывается весьма велико. Поэтому важно продемонстрировать практически то, что такое многокомпонентное описание действительно является эффективным способом выражения описываемых ими ограничений.

Методически была бы убедительна такая демонстрация на примере любого конкретного биологического объекта. Однако в силу того, что разнообразие биологических объектов весьма велико, т.е. имея в виду перспективу описания с точки зрения рассматриваемых экономических ограничений всей совокупности биологических объектов, имеет смысл выбрать исходный объект так, чтобы это по возможности облегчало описание совокупности биологических объектов в целом.

В таком качестве во многих отношениях удобно выбрать растение. Во-первых, скорости основных физиологических процессов в растении легко выразить <ясна интерпретация> в терминах типовых свойств. Оказывается, что для многих важнейших процессов набор типовых свойств достаточно прост (см. далее пп.5–7, Приложения В, С, D). Типовые свойства, как правило, выражают биологические кривые, разделяемые на один, реже, два элементарных фрагмента. <Для сравнения при описании слуха у животных и воздействия на них звуковых сигнала-

лов формально звуковой сигнал пришлось бы разделять на тысячи элементарных фрагментов и уже на предварительном этапе решать сложнейшие задачи представления и распознавания образов.> В силу того, что типовые свойства просты и установлены (явно или неявно) практически для всех процессов в растении, обычно не составляет большого труда получить малопараметрическое представление требуемой скорости v_i в зависимости от нужных величин.

Во-вторых, растение — это представительный во многих отношениях биологический объект. Растения являются основанием трофической пирамиды, а потому наиболее представительны по вкладу их биомассы в биомассу биосферы. Растение можно рассматривать как промежуточный по сложности объект в ряду от микроорганизмов до животных с механизмами высшей нервной деятельности. Некоторые процессы в растениях такие же, как и у животных, или весьма сходные. Прежде всего, велико сходство всех организмов на уровне метаболизма. Поэтому многие универсальные для всех живых организмов количественные характеристики (в т.ч. экономические — удельные затраты) можно установить на растении. После установления удельных затрат на микроуровне (в результате экономического анализа поведения растения как более простого объекта) экономику животных можно будет реконструировать, не только начиная с высших уровней интеграции как для растения (см. далее), но также и в противоположной последовательности, начиная с микроуровня, или же комбинируя оба этих подхода.

Растения и другие организмы разрешают похожие проблемы при адаптации к факторам среды (низкие и высокие температуры, обезвоживание, гипо- или гиперосмотическая среда и т.д.). Отсюда следует сходство механизмов адаптации — осморегуляции, криопротекции, контроля над испарением воды, сходства газообмена CO_2 у растений и газообмена O_2 у животных и т.д. [Шмидт-Ниельсен, 1982].

Кроме того, даже отдаленное сходство других процессов у растений и животных дает весьма ценные ориентиры при описании последних после того, как будут описаны первые. В частности, описание экономических ограничений при дальнем транспорте, экономических и информационных ограничений при функционировании системы гормональной регуляции и т.д. для растений дает ориентиры при описании аналогичных физиологических процессов у других организмов.

В-третьих, в большой степени выражена общность механизмов жизнедеятельности растений различных видов. Поэтому экономику растения с заданной организацией относительно легко перестроить для описания растений с другой организацией — с другим типом фотосинтетического метаболизма, с подключением симбиотической азотфиксации или более экзотических механизмов (например, используемых растениями-хищниками в условиях затопления и бедных почв или растениями-паразитами).

5. Высший уровень интеграции в растении

В соответствии с подходом п.2 высший уровень интеграции — это получение углеводных субстратов (т.к. выделенная составляющая при воспроизводстве — это углеводные субстраты <п.2.8>). Для растения по определению в соответствии со способом питания получение углеводных субстратов дает фотосинтез. Поэтому высший уровень интеграции для растения — это собственно фотосинтез, а также поддерживающие фотосинтез и сопряженные с ним процессы. Описание на высшем уровне интеграции является наиболее компактным в сравнении с описанием на любом более низком уровне (чем ниже уровень, тем больше переменных, следовательно, неизвестных исходно величин). Поэтому с высшего уровня инте-

грации следует начинать реконструкцию затрат. В соответствии с п.2.7 некоторые возможности для реконструкции затрат дают косвенные данные, получаемые из анализа выбора рабочих точек нагрузочных кривых. При этом в соответствии с обоснованием в п.3 затраты на регуляцию в первом приближении не учитываем. Кроме того, считаем, что организация описываемого объекта задана, т.е. объект биологически не изменяется — изменения организации, включая изменения в онтогенезе и реакции на внешние воздействия, не выходят за пределы, которые <генетически> предопределены для этого конкретного объекта (в частности, как вида, сорта, экотипа и т.д.).

Организация процессов в растении в простейшем виде представлена на рисунке 3, в связи с фотосинтезом ее можно представить как иерархию уровней интеграции (взаимосвязь затратных процессов) следующим образом. Выделение уровней интеграции и процессов на них не является полностью однозначным, поскольку возможны несколько различающиеся варианты объединения одних и тех же процессов, происходящих в любой живой системе. Некоторый имеющийся при таком объединении произвол целесообразно использовать так, чтобы иметь дело с доступными для измерения величинами и максимально использовать уже имеющиеся сведения.

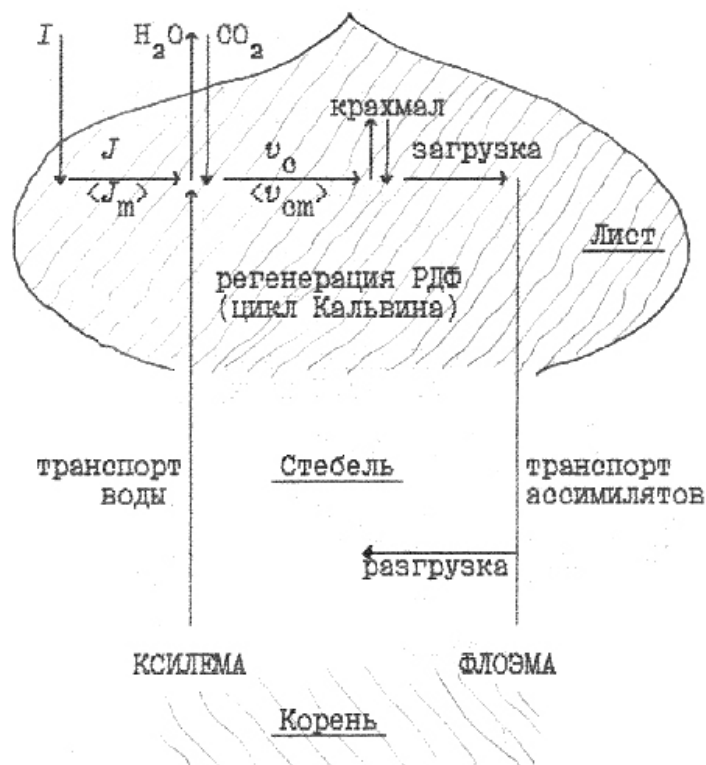


Рисунок 3. Схема процессов в растении с точки зрения получения и распределения ассимилятов.

На высшем уровне интеграции в растении выделены три процесса — собственно фотосинтез (включая воспроизводство совокупности непосредственно участвующих в нем составляющих — фотосинтетического аппарата), транспирация как сопряженный с фотосинтезом процесс и транспорт ассимилятов как поддерживающий процесс.

На следующем, более низком уровне интеграции воспроизводство фотосинтетического аппарата как целого включает воспроизводство составляющих, обеспечивающих световые реакции фотосинтеза (результатирующий эффект этих реакций <происходящих только на свету> количественно характеризует скорость электронного транспорта J), и воспроизводство составляющих, обеспечивающих темновые реакции (результатирующий эффект этих реакций <которые могут происходить и в темноте, поэтому их называют темновыми> количественно характеризует скорость карбоксилирования vc). В свою очередь процессы воспроизводства темновых и воспроизводства световых реакций фотосинтеза включают воспроизводство составляющих каждого из этих процессов по отдельности, для которых в свою очередь можно выделить составляющие и т.д. вплоть до разделения составляющих микроскопического уровня. В частности, воспроизводство световых реакций фотосинтеза на микроскопическом уровне включает воспроизводство ферментов каждой из реакций цикла Кальвина, а для световых реакций — воспроизводство каждого из переносчиков электрон-транспортной цепи.

Аналогичная иерархия процессов воспроизводства составляющих на различных уровнях организации обеспечивает сопряженный с фотосинтезом процесс — транспорт воды. Для дальнейшего разделения затрат важно (см. подробности в п.7), что поступление воды <а вместе с ней минеральных веществ> происходит по специализированной проводящей ткани — ксилеме (ее сосуды представляют собой последовательно сочлененные полые мертвые клетки без ядра). Но начальный и конечный этапы водного транспорта — это транспорт через живые ткани. Снабжение их и других тканей, органов (в т.ч. генеративных) ассимилятами, получаемыми при фотосинтезе, происходит через еще одну специализированную проводящую ткань — флоэму. Флоэмный транспорт также осуществляется через клетки без ядра, но они активны метаболически, поэтому для обеспечения транспорта по флоэме необходимы не только разовые, как в случае ксилемы, но и текущие поддерживающие затраты.

Сопряжение фотосинтеза с транспирацией с учетом анализа зависимости от скоростей этих двух процессов затрат во всех поддерживающих процессах дает основание, чтобы представить функцию затрат на высшем уровне интеграции в виде суммы 4-х слагаемых (соотношение (С.3), обсуждаемое в приложении С)

$$Q = Q_0 + Q_A + Q_{Am} + Q_E$$

(индексы указывают слагаемые, пропорциональные соответствующим скоростям — скорости фотосинтеза A , максимальной скорости фотосинтеза Am , скорости транспирации E ; затраты Q_0 от перечисленных скоростей не зависят). В конечном счете функция затрат на высшем уровне охватывает все затраты в растении (функции затрат на различных уровнях от высшего до низшего — это не более, чем способ описать одни и те же <а именно, все> затраты растения в зависимости от переменных соответствующего уровня).

Соотношение скорости фотосинтеза и сопровождающих фотосинтез транспирационных потерь растение регулирует, изменяя проводимость устьиц листа. Количественное описание связи фотосинтеза и транспирации рассмотрено в приложении С. Оптимизационная альтернатива представляет собой выбор между большим расходом воды (если устьица слишком широко открыты) и низким фотосинтезом (если устьица слишком плотно закрыты). Оптимизационное соотношение в различных формах ((С.5,8,...), все подробности см. в приложении — его вывод, частные критерии для отд. факторов, проверку выполнения, критерий отклонений) описывает изменение регулируемой величины — концентрацией CO_2 в межклеточном пространстве листа c_i <однозначно связанной с устьичной проводимостью, а через нее со степенью открытости устьиц> в зависимости от параметров задачи, и обратно, зная параметры и c_i , позволяет рассчитать отношение затрат Q_m/Q_E , где $Q_m = Q_0 + Q_{Am}$ — затраты, которые не зависят от текущих значений A , E и c_i .

Как следует из подробного анализа имеющихся данных, выполнение экономического утверждения подтверждается. Поэтому наблюдаемый при устьичной регуляции выбор рабочей

точки дает основание рассчитать (с точностью, определяемой характерными отклонениями эффективности от максимальной, — см. таблицу 3 в приложении С) ориентировочное отношение затрат

$$\frac{Q_m}{Q_E} = \frac{Q_m}{\alpha_w E} = \frac{A}{E} \frac{A}{A'} \frac{1,6\Delta w}{(c_a - c_i)^2} = \frac{A}{A'} \frac{1}{c_a - c_i}. \quad (3)$$

В благоприятных условиях для СЗ-растений характерная доля затрат на транспирацию Q_E в $Q_\Sigma = Q_E + Q_m$ составляет 20–30% (как можно рассчитать, используя выражение для $A(c_i)$ и характерные значения величин, приведенные в подписи к таблице 3).

В случае устьичной регуляции имеем единственное оптимизационное соотношение (т.к. регулируется единственная величина — степень открытости устьиц, т.е. их проводимость), поэтому с его помощью можно рассчитать только одну ненаблюдаемую непосредственно величину. В данном случае <при устьичной регуляции> эта величина — именно соотношение затрат Q_m и Q_E , но не абсолютное значение каких-либо удельных затрат и не значение коэффициента воспроизводства. В частности, для расчета абсолютного значения фигурирующих в (3) удельных затрат на транспорт воды α_w нужно знать коэффициент воспроизводства k . Расчет значения k возможен на следующих этапах экономического описания (см. далее и приложение D), но не при описании устьичной регуляции в силу специфического для нее вырождения, выражаемого оптимизационным соотношением в любой из форм (С.5,8,...) — предсказания не изменяются, если пропорционально изменить все затраты, т.е. изменить значение k в любое число раз.

6. Система утверждений об экономии ресурсов растением

6.1. Критерии эффективности экономического подхода

Эффективность экономического подхода должно выражать:

1) выявление того, что большую совокупность реакций на многочисленные факторы среды определяет значительно меньшее число количественных характеристик — значения удельных затрат или еще меньшее число их комбинаций в частных случаях. Таким образом, число свободных параметров в оптимизационных соотношениях оказывается мало даже на начальных этапах оптимизационного описания, а после рассмотрения экономии на всех уровнях свобода выбора устраняется практически полностью (небольшой произвол остается в силу биологической невоспроизводимости). Параметры эмпирического описания при этом свободными не являются, т.к. сами исходные экспериментальные данные определены независимо от типа используемых эмпирических зависимостей <объективны> — следствие биологической относительности, обсуждаемой в гл. I, п.6.

Наиболее подробно эффект сведения совокупности реакций к малому числу характеристик экономического описания продемонстрирован <сразу на высшем уровне интеграции> в приложении С: реакция на десятки факторов, в частности, как кратковременно, так и долговременно действующих, сводится к одной величине — отношению затрат Q_m/Q_E или отношению удельных затрат. Из-за некоторого произвола <в силу неполной воспроизводимости биологических измерений> при выборе эмпирического представления углекислотной кривой и отсутствия данных с изменением одновременно всего набора влияющих факторов этот результат выглядит не столь эффектно, как в случае, если бы произвол при выборе эмпирического описания отсутствовал полностью. Хотя даже при изменении одного фактора многие иллюстрации убедительны. Тем более убедительны иллюстрации в случае действия двух факторов (Рис.17аб, таблица 8; по сути таковой является взаимосвязь прямых на рисунке 15; и т.д.);

2) можно рассчитать ненаблюдаемые непосредственно величины, в частности, оценить соотношение скоростей процессов, которые не удастся разделить при измерениях (возможности разделения обсуждаются в приложении D);

3) из экономии следует существование взаимосвязей между практически любой парой количественных характеристик. Приложение С демонстрирует связь любых количественных характеристик с характеристиками на высшем уровне интеграции. Для других уровней интеграции —

– процедура аналогична, т.е. действительно оптимизационные соотношения позволяют устанавливать связь всех переменных со всеми. Другое дело, что с учетом ожидаемых отклонений для некоторых из величин связь может оказаться очень слабой или почти полностью отсутствовать. Наличие связи объективно, т.е. зависит только от того, какие именно это факторы и каковы условия, при которых связь требуется установить, но не от воли того, кто эту связь устанавливает.

Иными словами, удастся сформулировать вытекающие из условий материального баланса ограничения для всех процессов, применительно к которым эти ограничения существенны. Подбор иллюстрирующих примеров к дальнейшим <по возможности общим в методическом смысле> выводам в этой главе призван продемонстрировать, что весьма близкие по форме утверждения вида (2) действительно позволяют с экономической точки зрения описать, причем описать количественно, все разнообразие проявлений жизнедеятельности растения;

4) совокупность всех устанавливаемых соотношений между любыми парами характеристик эквивалентно выражает значительно меньшая совокупность независимых соотношений. Иными словами, оптимизационные соотношения на различных уровнях, в общем случае не являются независимыми и должны быть выполнены многочисленные согласования между ними. Причем существенна не просто многочисленность согласований, которые должны быть выполнены, а то, что эта совокупность должна быть замкнута (полна). Требуемые дополнения к совокупности установленного для растения набора оптимизационных соотношений и перспективы установления таких замыкающих (дополнительных) оптимизационных соотношений рассмотрены в п.7.

Выполнение многочисленных согласований важно продемонстрировать, причем как на разных уровнях интеграции (например, см. уточнение эмпирического описания углекислотной кривой при переходе от зависимости (С.7) в модели устьичной регуляции к зависимостям (5) – (6) в модели интеграции световых и темновых процессов фотосинтеза — п.6.3 и далее), так и при различной организации растения (например, не может быть противоречия при сравнении доли затрат на воду для С₃- и С₄-растений — см. п.6.2).

6.2. Соответствие экономик устьичной регуляции С₃- и С₄-растений

Дополнительную проверку рассчитанного отношения затрат Q_m/Q_E (относительной доли затрат на транспорт воды Q_E) дает рассмотрение устьичной регуляции С₄-растений. Углекислотная кривая $A(c_i)$ для С₄-растений близка к ломаной линии: в представлении

$$\kappa = \left(1 - \frac{ac_i}{A}\right) \left(1 - \frac{A_m}{A}\right) \quad (4)$$

значение фактора сопряжения κ мало — составляет около 0.1. Пример экспериментальной зависимости $A(c_i)$ для С₄-вида *Amaranthus retroflexus* из работы [Pearcy, Ehleringer, 1984] дан на рис.4.

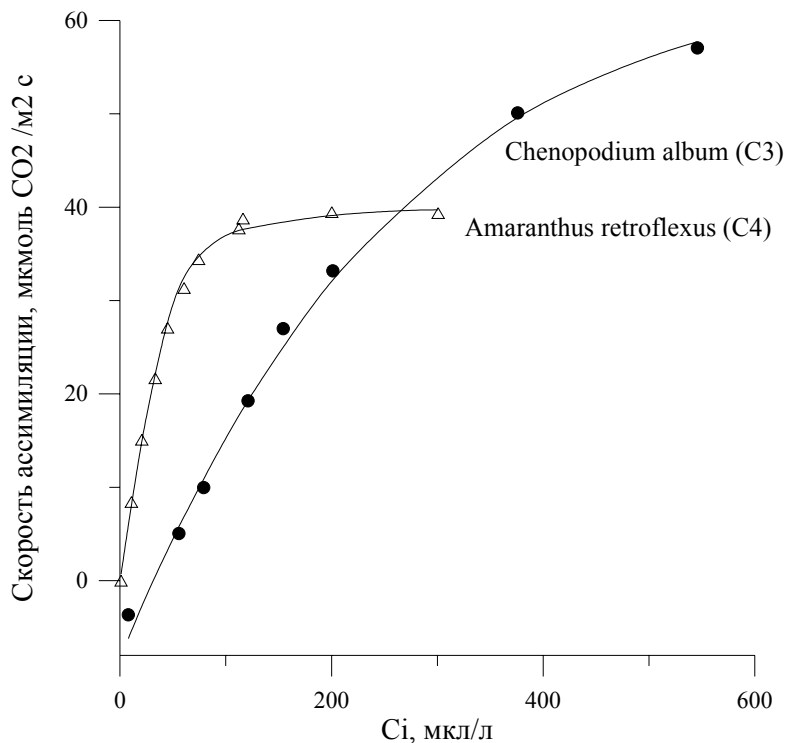


Рисунок 4. Зависимость скорости фотосинтетического CO_2 -газообмена (A) от концентрации CO_2 в межклеточном пространстве листа (c_i): (Δ) для C_4 -вида *Amaranthus retroflexus*, интерполирующая кривая вида (4) при значениях параметров $A_m = 40,5$, $a = 0,75$, $\kappa = 0,1$; (\bullet) для C_3 -вида *Chenopodium album* интерполирующая кривая вида (5) — (6) при значениях параметров $v_m = 200$, $J_m = 112$, $k_1 = 20$. Размерности параметров соответствуют их определению по формулам (4) — (6). Исходные данные по рисунку 1 работы [Pearcy, Ehleringer, 1984], измерения выполнены при интенсивности освещения $I = 2$ ммоль квантов $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$ и температуре $T = 27^\circ\text{C}$.

Несмотря на близость к ломаной линии, заменять кривую вида (4) на ломаную нельзя, т.к. тогда не имеет смысла расчет отношения затрат Q_m/Q_E (независимо от величины этого отношения получим рабочую точку на изломе). При описании углекислотной кривой зависимостью вида (4) общее выражение для отношения затрат (3) в сравнении с описанием устьичной регуляции у C_3 -растений не изменяется, но зависимость c_i от факторов, выраженная в явном виде, оказывается другая, чем в случае характерной для C_3 -растений углекислотной кривой вида (С.7). <Отметим, что в соответствии с (3) расчет Q_m/Q_E для C_3 - и C_4 -фотосинтеза можно сделать и непосредственно с помощью набора экспериментальных точек углекислотной зависимости по наклону кривой фотосинтеза в осях $\ln(A) - c_i$.>

Симметричной точке углекислотной зависимости (определяемой как точка, в которой равны обе максимальные скорости, т.е. $a c_i = A_m$ <в п.3.4 Приложения А рассмотрен расчет, подобный приводимому ниже> соответствует значение $A = A_m/(1 + \kappa/2)$, близкое к A_m при обычных значениях κ (малых — около $0,01 \Rightarrow \kappa/2 \approx 0,1$). Значение производной в симметричной точке $A' = \frac{a}{2}/(1 + \kappa/2)$. Ему соответствует отношение затрат $\frac{Q_m}{Q_w} = \frac{2c_i}{c_a - c_i} \approx 1$, т.е. доля

Q_w около 50%. В экспериментах рабочая точка всегда находится в области насыщения углекислотной кривой. Значение в ней в несколько раз меньше, чем в симметричной точке. При описываемом характерном сдвиге рабочей точки от симметричной точки в область насыщения почти пропорционально производной уменьшается рассчитываемая доля затрат Q_w . Такой вывод следует из уравнения (3), если учесть, что при сдвиге в область насыщения мало изменяются A и $c_a - c_i$ <при обычном $c_a = 300\text{--}350$ мкл и двукратном изменении c_i с 50 до 100 мкл/л разность $c_a - c_i$ изменяется на 20%>.

В благоприятных условиях для С4-растений характерное значение доли Q_w можно оценить как 10–15%. Такое заметное уменьшение затрат Q_w в сравнении с С3-растениями ясно также в силу того, что для них меньше c_i . Поэтому меньше и E , тогда как оснований ожидать существенного различия удельных затрат на транспорт воды α_w для С4-растений в сравнении с С3-растениями нет, поскольку механизм транспорта воды существенно не отличается. Примерно двукратное уменьшение доли Q_w получим, если учесть условие экологического равновесия, формулируемое как равенство коэффициентов $k = A/Q$ (начальная фаза роста зависит от k экспоненциально, поэтому при различии экологических возможностей произойдет вытеснение вида с меньшими при данных условиях возможностями). Тогда делая грубую замену $Q_m \approx Q$, получим $\frac{Q_m}{Q_w} \approx \frac{Q}{\alpha_w E} = \frac{A/k}{\alpha_w E} \sim \frac{A}{E} \sim c_a - c_i$, а фактор $c_a - c_i$ у С4-видов примерно вдвое больше, чем у С3. Использование грубой замены $Q_m \approx Q$ при сравнении отношений Q_m/Q_w для С3- и С4-видов оправдано тем, что за исключением Q_w структура затрат у Q_m и Q близкая (оценки слагаемых в затратах Q см. в приложении D). Поэтому в данном случае затраты Q_m и Q можно рассматривать как примерно пропорциональные величины.

Заметное уменьшение затрат Q_w для С4-видов в сравнении с С3-видами при одних и тех же условиях среды естественно ожидать <это и есть ожидаемое согласование>, т.к. физиологический смысл CO_2 -концентрирования в том, чтобы обеспечить насыщение фотосинтеза по углекислоте без увеличения расхода воды.

Случай С4-фотосинтеза интересен тем, что смещение рабочего значения c_i почти не влияет на эффективность использования ресурсов $k = A/Q$. А именно, поскольку рабочая область находится вблизи насыщения углекислотной кривой, то значение A почти не изменяется при сдвиге c_i в этой области. А заметное изменение E , происходящее при таком сдвиге, не приводит к существенному изменению эффективности в силу того, что в общих затратах Q мала доля Q_w и формально почти компенсируется изменением A того же знака. Поэтому для С4 естественно ожидать плохого выполнения предсказываемой экономическим соотношением зависимости c_i от факторов. В частности, с этой точки зрения, вполне объяснимо отсутствие реакции на изменение Δw , наблюдаемое в некоторых случаях. Например, такой эффект описан в работе [Kawamitsu et al., 1987] для *Panicum maximum*. Соответственно в благоприятных условиях нет смысла в столь же подробной, как для С3-видов, проверке выполнения предсказываемых оптимизационными соотношениями зависимостей c_i от различных возделываний в условиях водного дефицита выполнение таких зависимостей дает несравненно больший эффект, поэтому естественно ожидать и проверять выполнение подобных зависимостей при неблагоприятном водном режиме. Характер имеющихся данных соответствует ожидаемой реакции при различных вариантах таких отклонений — в условиях развивающегося водного стресса (см. например, данные [Wong et al., 1985]), имитации водного стресса ([Dubbe et al., 1978]) или непосредственно при изменении Δw для видов, ориентированных на благоприятный водный режим [Morison, Gifford, 1983; Bunce, 1982]. Полное количественное описание перечисленных случаев с оптимизационной точки зрения возможно после рассматриваемого в п.7.1 экономического описания водного транспорта.

6.3. Интеграция световых и темновых процессов фотосинтеза

6.3.1. Эмпирическое описание

Выявление структуры затрат (Q_0 , Q_A , Q_{Am} и Q_E) и определение их абсолютных значений дает переход к более низким уровням интеграции процессов в растении, т.е. разделение затрат, составляющих высший уровень интеграции.

Разделение затрат, обеспечивающих собственно фотосинтез, возможно в результате экономического анализа интеграции световых и темновых реакций фотосинтеза. Процедура оптимизационного анализа в случае интеграции световых и темновых этапов фотосинтеза весьма характерна и для других случаев. В частности, с математической точки зрения решается более сложная задача, чем при описании устьичной регуляции, поскольку переменных две <a фор-

мально даже четыре> — детали собственно математического решения представлены в п.3.5 приложения А). На примере интеграции световых и темновых реакций фотосинтеза удобно проиллюстрировать многие общие выводы. Этот пример также дает возможность продемонстрировать процедуру разделения затрат (см. Приложение D) и иллюстрирует наличие многочисленных согласований при экономическом описании, в частности, при переходе от более высокого уровня интеграции к более низкому. Поэтому на оптимизационном описании интеграции световых и темновых этапов фотосинтеза имеет смысл остановиться подробно.

В зависимости от параметров, описывающих световые <электронный транспорт> и темновые <карбоксилирование> этапы фотосинтеза, скорость фотосинтеза A можно представить в виде зависимости $A(J, v)$

$$\kappa^* = \left(1 - \frac{J}{A}\right) \left(1 - \frac{v}{A}\right), \quad v = v_m f(c_i), \quad f(c_i) = \frac{c_i - k_1}{c_i + k_{\text{рдфк}}} \quad (5)$$

где v_c — скорость карбоксилирования; v_m — максимальная скорость карбоксилирования при насыщении CO_2 , $k_{\text{рдфк}} = 750$ мкл/л — эффективная константа Михаэлиса РДФК <при $[\text{O}_2] = 21\%$ >, вычисляемая по данным обобщенной модели [Farquhar et al., 1980], а скорость электронного транспорта J в свою очередь зависит от интенсивности освещения I и максимальной скорости электронного транспорта J_m в соответствии с известным выражением, использованным во многих работах ([там же; Evans, 1987; Farquhar, 1989; и т.д.]

$$\kappa = \left(1 - \frac{I}{J}\right) \left(1 - \frac{J_m}{J}\right). \quad (6)$$

При практическом использовании соотношений (5) – (6) фигурирующие в них величины I , J и A , (как описывающие потоки разного рода, а именно, потоки квантов, электронов и молекул CO_2 соответственно) должны быть пересчитаны к одним и тем же единицам измерения. В дальнейшем использован пересчет к единицам измерения фотосинтеза (об определении коэффициента пересчета см. далее).

Выполнение этих эмпирических зависимостей скорости фотосинтеза от интенсивности освещения и концентрации CO_2 иллюстрируют данные, полученные разными способами и представленные в таблице 2 (к п.3.5 приложения А). Форма таблицы наиболее удобна для анализа качества описания таких данных, поскольку позволяет представить зависимость фотосинтеза сразу от двух факторов, т.е. непосредственно в требуемом виде $A(c_i, I)$.

В силу соотношений (5) — (6) световая и углекислотная зависимость связаны между собой и параметры одной позволяют установить параметры другой. В частности, полученная в определенном режиме углекислотная кривая дает данные, чтобы установить все основные параметры, которые изменяются при изменении условий эксперимента и исследуемого объекта — это v_m и J_m (подобную процедуру предполагает исходная модель [Farquhar et al., 1980], например, вариант ее использования в работе [Sage et al., 1990]; еще более близкий аналог описываемой процедуры использован в работе [Wullschleger, 1993] и позднее [Osborne et al., 1997]). Как следствие, удастся реконструировать зависимость $A(c_i, I)$ в целом, т.е. все семейство световых и углекислотных кривых. Такая приближенная реконструкция возможна, если для других параметров, помимо v_m и J_m , использовать их типовые значения.

Типовые значения параметров при температуре около 25°C ($20\text{--}30^\circ\text{C}$) можно принять равными: $\kappa = 0.25$, $\kappa^* = 0.1$ (чувствительность к этим значениям низкая), $k_1 = <15>20\text{--}35$ мкл/л — отличается от k_1 в модели устьичной регуляции (т.к. должно быть в явном виде учтено темновое дыхание R_d , знать которое обычно не требуется для проверки оптимизационных соотношений устьичной регуляции <как систематический сдвиг эмпирических параметров углекислотной кривой, прежде всего — значения k_1 ; если не учитывать такой систематический сдвиг, то требуется менее полный набор экспериментальных данных>, но важно для расчета удельных затрат); $k_{\text{рдфк}} = 750$ мкл/л, как уже было указано; требуемый для использования в формуле (5) перевод интенсивности освещения I в единицы скорости ассимиляции (I_A) дает коэффициент, значение которого обычно составляет $I_A/I = 1/16$. Это значение отличается от стандартного значения квантового выхода в благоприятных условиях $I_A/I = 0.076$ (и тем более от теоретически максимальных его оценок — вплоть до $1/8$ при наиболее оптимистических

оценках). Если при определении квантового выхода расчет делают по отношению к поглощенному свету, то при обычно приводимых данных расчет параметров в эмпирических зависимостях можно провести только по отношению к падающему свету. При этом и спектральный состав падающего света отличается от <мономатического> обеспечивающего наибольший наблюдаемый квантовый выход. Пример такого расхождения для *Atriplex patula* демонстрируют данные [Vjorkman et al., 1972b]. По световым кривым для падающего света коэффициент пересчета составляет $I_A/I = 1/15$, тогда как на поглощенный свет с длиной волны 654 нм — $I_A/I = 1/12,4$.

Процедура реконструкции v_m и J_m по обычно приводимым экспериментальным данным оказывается проста: начальный участок углекислотной кривой дает v_m , насыщение дает J_m . Принятое типовое значение коэффициента пересчета I в единицы скорости ассимиляции $I_A/I = 1/16$ можно уточнить, если есть начальный участок световой кривой. Данные в сопрягающей области углекислотной или световой кривой дают возможность для дополнительной проверки правильности выбора k и k^* .

При наличии большего количества данных можно проверить качество выполнения (5) — (6). Причем большое количество углекислотных, световых и комбинированных (любые наборы данных A - c_i - I) для одного объекта обычно не способствует точной реконструкции параметров этих кривых из-за значительно увеличивающейся невоспроизводимости измерений. Получение этих данных требует длительных экспериментов, за время эксперимента система сильно изменяется по сравнению с исходным состоянием. Кроме того, изменение системы является следствием самих экспериментальных воздействий. Пример такой невоспроизводимости демонстрируют данные [Morison, Jarvis, 1983]: значения A при почти не отличающихся значениях c_i и I разных кривых отличаются почти на 20% (в то время как характерное отклонение при интерполяции в несколько раз меньше).

При реконструкции одновременно становится ясно, что несмотря на большое число параметров в эмпирических зависимостях, реконструируемые значения v_m и J_m оказываются весьма определенными, при изменении их значений на 5–10% качество описания значительно ухудшается.

6.3.2. Оптимизационные соотношения и их применение

Ожидаемое изменение v_m и J_m как реакция на изменение условий, в которых находится растение, имеет ясное экономическое обоснование. Это необходимость согласовать между собой скорости электронного транспорта и карбоксилирования, а также достичь высокой эффективности с точки зрения отношения получаемого результата ко всем затратам, включая не только текущие затраты на обеспечение указанных процессов, но и долговременные затраты Q_0 при формировании листа. Долговременный вклад, необходимый для обеспечения фотосинтеза (затраты на обустройство поверхности листа <примерно пропорциональные площади листа> и коммуникаций к нему), в основном определяют разовые <статические> затраты роста q_0 , близкие к углеводному эквиваленту сухого веса с соответствующим коэффициентом. В зрелом состоянии листа затраты q_0 уже сделаны, перевод этих затрат в динамическую форму дает деление на характерное время τ функциональной активности листа, т.е. $Q_0 = q_0/\tau$.

Изменяемые в зависимости от условий среды и жизненной стратегии растения максимальные скорости v_m и J_m характеризуют в целом <на рассматриваемом уровне интеграции> соответствующие процессы — световые реакции фотосинтеза (электронный транспорт) и карбоксилирование. В силу общего обоснования линейности затрат в п.2 затраты в этих процессах имеют вид $Q_J = \alpha_J J_m$, $Q_c = \alpha_c v_m$, а общее выражение затрат, учитывая все перечисленные слагаемые будет иметь вид

$$Q_m = Q_0 + Q_{Am} = Q_0 + Q_J + Q_c = Q_0 + \alpha_J J + \alpha_c v_m, \quad (7)$$

Отметим, что такое выражение затрат учитывает не все затраты в листе. Для получения оптимизационных соотношений здесь, как и в случае описания устьичной регуляции фотосинтеза, по-прежнему можно не учитывать затраты, пропорциональные A , которые выпадут из оптимизационного соотношения при дифференцировании. В благоприятных условиях пропор-

циональными A можно считать стехиометрические затраты при фотосинтезе, затраты при загрузке фюзельного транспорта (в силу $A - Rd \approx A$) и некоторые другие, в частности, возможно, затраты обеспечивающие активированный транспорт в клетке (такие затраты могут быть необходимы при высокой скорости фотосинтеза для обеспечения транспорта CO_2 в хлоропласт и затем ассимилятов к местам загрузки). Здесь также не учтены другие менее существенные затраты (см. обсуждение в приложении D).

В пределе точной стехиометрии (когда факторы сопряжения стремятся к нулю) долгосрочные затраты Q_0 не имеют значения и должно быть выполнено условие $I = J = J_m = v_c = A$.

Описываемые выражениями (5) — (6) отклонения от точной стехиометрии означают частичную взаимозаменяемость J_m и v_m а также I с точки зрения конечного результата, а также то, что выбор рабочей точки будет зависеть от разовых затрат Q_0 .

Решение оптимизационной задачи $A/Q = \max$ дает оптимизационные зависимости, т.е. ожидаемую связь изменяемых факторов I, c_i с максимальными скоростями J_m, v_m в зависимости от значения затрат Q_0 , которое определяют условия среды и жизненная стратегия вида.

Зависимость выбора рабочей точки от Q_0 вполне естественна. Затраты q_0 на обустройство поверхности листа — это некоторый фиксированный вклад, который необходимо компенсировать. Если скорости J_m и v_m очень малы, то компенсация за время жизни листа τ невозможна. В то же время большие скорости J_m и v_m означают неэффективность затрат Q_0 и Q_c , поскольку скорость ассимиляции в любом случае ограничивает интенсивность освещения. Для определения значения Q_0 как затрат в динамической форме важно время в течение которого их нужно компенсировать. Это время могут определять внешние условия, например, продолжительность теплого или влажного периода, в частности, для эфемеров время τ оказывается весьма коротким (вариант: полный жизненный цикл после одного дождя). Кроме того, время τ мало для растений с агрессивной жизненной стратегией, например, сорняков. При быстром росте листовой массы на ограниченной площади неизбежно будет происходить затенение нижних листьев, и период их функциональной активности будет укорачиваться. Экономия означает, что уменьшение τ по любым причинам должно компенсироваться увеличением J_m и v_m , т.е. увеличением текущей и потенциальной скорости фотосинтеза. Интересно, что такое увеличение фотосинтетической активности (см. также ниже сравнение S_3 с S_4) вовсе не означает увеличения эффективности использования ресурсов в сравнении со случаем меньших τ , а наоборот, эффективность при меньшем τ и тех же других условиях уменьшается (ресурсы более расточительно используются), но за счет этого удается увеличить скорость роста биомассы и опередить конкурентов.

Ожидаемые связи параметров рабочего режима получены в Приложении А (формулы (3.23) — (3.25)). Удобно представление этих оптимизационных соотношений в виде:

$$J_m = I \frac{1 + \sqrt{\kappa r}}{1 + \sqrt{\kappa}/r} \quad (8)$$

$$v_m / J_m = \frac{1}{f(1 + \sqrt{\kappa r})} \frac{1 + \sqrt{\kappa^* r^* f}}{1 + \sqrt{\kappa^*}/(r^* f)} \quad (9)$$

$$\frac{\alpha_w}{\alpha_c} \frac{1,6\Delta w}{k_1 + k_{p\phi\kappa}} \left(\frac{c_i - k_1}{c_a - c_i}\right)^2 = 1 + \sqrt{\kappa^* r^* f(c_i)} \quad (10)$$

где $r = \frac{Q_0}{\alpha_J I}$, $r^* = \frac{\alpha_J}{\alpha_c} (1 + r + 2\sqrt{\kappa r})$, $f \equiv f(c_i) = \frac{c_i - k_1}{c_i + k_{p\phi\kappa}}$. (11)

Представление (8) — (11) выявляет близость предсказываемых значений параметров предсказаниям в пределе жесткой интеграции. Связь величин I, J_m и v_m близка к линейной (квазилинейна).

Кроме того, значение J_m определяет простое соотношение независимо от v_m . Значение J_m в силу квазилинейности задает общий масштаб J_m и v_m , причем в широком диапазоне отношение J_m/v_m практически не изменяется. Поэтому представительны значения, которые

можно рассчитать при наиболее удобных для расчетов соотношениях параметров в 2-х реперных точках, одна из которых соответствует пределу малых I , а другая аналогична симметричной точке более простой зависимости $A(c_i)$ для C4-фотосинтеза (см. расчеты в приложении D).

6.3.3. Прямые следствия оптимизационных соотношений

Следствия оптимизационных соотношений количественно, а во многих ситуациях и качественно отличаются от предсказаний при абсолютно жесткой интеграции. Ввиду многочисленности предсказаний, здесь рассмотрены наиболее очевидные (прямые) следствия. Выполнение некоторых других следствий, для проверки которых требуются специальные более сложные процедуры, рассмотрено далее при иллюстрации общих утверждений. Более детальное обоснование получаемых выводов возможно после оценки удельных затрат, представленной в приложении D.

Прежде всего, как следует из оптимизационных соотношений, при низкой интенсивности освещения значения J_m и v_m во много раз превышают интенсивность освещения I в условиях выращивания. Такой выбор нагрузочных кривых, когда рабочая точка оказывается в начале линейного участка и весьма далеко от насыщения, вызван необходимостью компенсировать разовые затраты Q_0 , которые слабо зависят от I . Даже небольшая прибавка к фотосинтезу за счет приближения к предельному значению I способствует увеличению эффективности на фоне доминирующего вклада Q_0 в затраты.

По этой же причине тенденция изменения J_m и v_m с изменением интенсивности освещения I в условиях выращивания отличается от линейной, причем оказывается даже более медленной, чем пропорциональность корню квадратному из I . Наблюдаемый выбор рабочих режимов при изменении режима освещения соответствует этому выводу. Его подтверждают как данные для видов из контрастных местообитаний с точки зрения светового режима [Pearcy, Ehleringer, 1984; Берри и Даунтон, 1987], так и данные для растений, способных к адаптации в широком диапазоне изменения условий освещения (*Atriplex patula* [Bjorkman et al., 1972] и *Pisum sativum* [Evans, 1987]).

Аналогично отличается от линейной и тенденция уменьшения максимальной скорости карбоксилирования v_m с увеличением используемой при выращивании концентрации CO_2 . По аналогии с реакцией на изменение режима освещения значение v_m при увеличении используемой концентрации CO_2 падает несколько медленнее, чем пропорционально корню квадратному из концентрации CO_2 при выращивании. Эта тенденция, выражаемая оптимизационными соотношениями, полностью соответствует имеющимся экспериментальным данным, несмотря на заметное их разнообразие, демонстрируемое, в частности, данными совокупности работ [Campbell et al., 1990; Tuba et al., 1994; Osborne et al., 1997]. Таким образом, наблюдаемая реакция для обоих факторов (I и CO_2) действительно отличается от ожидаемой в пределах абсолютной жесткости (линейного эффекта) и консервативной реакции (отсутствия изменений), зато полностью соответствует предсказываемой оптимизационными соотношениями (8) — (11): происходит описываемое соотношениями (8) — (11) изменение параметров световой и углекислотной зависимостей и сдвиг рабочих точек на них.

Выполнение следующих из оптимизационных соотношений предсказаний дает основание для их использования при реконструкции абсолютных значений удельных затрат (см. подробнее приложение D). Иными словами, зная количественные характеристики онтогенеза листа, параметры световой и углекислотных кривых фотосинтеза, а также выбор рабочей точки на

них, можно ориентировочно разделить затраты в листе Q_m на составляющие, которые обеспечивают различные этапы фотосинтеза.

6.4. Объективность выражения сформулированных экономических ограничений

6.4.1. Универсальность описания одних и тех же механизмов у растений с различной организацией

Одно из необходимых согласований предполагает одинаковое или весьма схожее описание одних и тех же механизмов у растений с различной организацией. В частности, интересно провести такое сравнение на примере механизма карбоксилирования, который используется как при обычном C_3 -фотосинтезе, так и при различных вариантах подключения к нему CO_2 -концентрирования — в различных модификациях C_4 -метаболизма, включая САМ, а также при действии механизма CO_2 -концентрирования с участием карбоангидразы у водорослей.

В силу отсутствия принципиальных отличий механизмов электронного транспорта и темновых реакций фотосинтеза после включения CO_2 в цикл Кальвина у C_4 -видов в сравнении с C_3 -видами ожидаемую экономически целесообразную реакцию C_4 -видов на изменение условий должны описывать те же оптимизационные соотношения (8) — (11), если только заменить в них концентрацию CO_2 в межклетниках (c_i) на концентрацию CO_2 в хлоропласте (c_c). Получаемые таким образом выводы в отношении C_4 -растений действительно выполняются и объясняют различия световых кривых и выбор рабочей точки на них у C_3 - и C_4 -растений. В частности, становится ясно, почему в условиях равенства экологических возможностей C_3 - и C_4 -видов потенциальная скорость ассимиляции (при насыщающей интенсивности поглощаемой радиации) для C_4 -видов значительно превосходит таковую для C_3 (см. например, данные в работе [Burd et al., 1992]), а рабочая точка на световой кривой для C_3 оказывается гораздо ближе к насыщению, чем для C_4 (причем световая кривая для C_4 не насыщается даже при интенсивности полного солнечного света). Такой эффект следует из необходимости компенсировать большие разовые затраты в случае действия механизма CO_2 -концентрирования при относительно меньшей эффективности преобразования энергии света в случае C_4 -фотосинтеза (подробности в приложении D, см. также п.6.3.2).

Универсальность описания в более широком плане (различных, но похожих механизмов) выражает сама по себе процедура выявления типовых свойств как основная для описания набора относительно небольшого числа действительно воспроизводимых характеристик (как иллюстрацию — см. в п.7 обсуждение и подробности при рассмотрении водного транспорта).

6.4.2. Использование инвариантных свойств многопараметрических задач – пример температурных зависимостей

Характерная проблема при проверке и использовании экономических утверждений — неполнота данных. Формально проверка экономических утверждений требует идентификации многочисленных параметров в интерполирующих зависимостях, а обычно имеющийся набор данных не позволяет идентифицировать все эти параметры. В такой ситуации можно привлечь некоторые общие соображения, предполагающие дополнительные связи между параметрами.

Широкий класс универсальных представлений такого рода — это представления о сходстве описываемых процессов, их качественной однородности. В силу сходства описываемых процессов естественно ожидать и сходства зависимостей фигурирующих в них параметров от изменяемых в эксперименте факторов. Прямые или косвенные подтверждения такого сходства часто удается установить по данным рассматриваемого эксперимента и данным других экспериментов с теми же или родственными объектами.

Наличие проблемы неполноты данных и подход к ее разрешению иллюстрируют проверка и использование оптимизационных утверждений для случая изменения температуры.

С одной стороны, описание температурной зависимости любого физиологического процесса в растении дает совокупность, по крайней мере, трех элементарных фрагментов, поэтому

в задаче оптимизации при изменении температуры формально фигурирует большое число параметров, т.е. это многопараметрическая задача. Например, для описания интеграции световых и темновых процессов фотосинтеза необходимо знать зависимости $J_m(T)$ и $v_c(T)$. Для сравнения с возможностями интеграции в варианте C4-фотосинтеза требуется знать также и температурную зависимость скорости цикла CO₂-концентрирования $v_{C4}(T)$. Это минимальный набор данных, если не учитывать температурную зависимость факторов сопряжения. Для проверки оптимизационных соотношений (8) — (11) должны быть также установлены зависимости от температуры значений затрат, входящих в оптимизационные соотношения.

С другой стороны, есть набор общих свойств температурных зависимостей, которые не зависят от исследуемого объекта и условий его выращивания. При описании интеграции световых и темновых процессов фотосинтеза — это общие свойства зависимостей $J_m(T)$, $v_c(T)$ и $v_{C4}(T)$. Описываемые ими процессы электронного транспорта, карбоксилирования и CO₂-концентрирования объединяет сходство механизмов. Эти процессы включают похожий набор этапов — ферментативные реакции, пассивный и активный транспорт и т.д. Поэтому при изменении температуры для них существенны ограничения одного рода — влияние температуры на скорость лимитирующих стадий ферментативных реакций (причем с близкими значениями энергии активации и предэкспонента), кооперативные процессы в водной среде и мембранах, изменение конформации белковых молекул и т.д.

Процесс карбоксилирования выделен особо в силу характерной только для него конкуренции собственно карбоксилирования (карбоксилазной реакции) с оксигеназной реакцией, осуществляемой тем же ферментом — РДФ-карбоксилазой. Но в пределе высоких концентраций CO₂, т.е. если оперировать максимальной скоростью этого процесса v_m , эта особенность процесса карбоксилирования не проявляется.

Применительно к максимальным скоростям $J_m(T)$, $v_m(T)$ и $v_{mC4}(T)$ общие свойства соответствующих им процессов выражает, во-первых, сходство в основной, наиболее функциональной части температурных зависимостей, где наблюдают возрастание скоростей с температурой. В диапазоне изменения температуры до области, предшествующей высокотемпературному падению фотосинтеза, происходит возрастание максимальных скоростей, близкое к экспоненциальному. Обычно наблюдают примерно двукратное возрастание максимальных скоростей при увеличении температуры на 10 градусов. Такое изменение скорости электронного транспорта представлено в стандартной эмпирической модели фотосинтеза [Farquhar et al., 1980], а аналогичное изменение максимальной скорости карбоксилирования выражают обобщенные данные этой же модели. Для сравнения такое же изменение скоростей всех перечисленных процессов по существу выражают данные, относящиеся к совершенно другим условиям выращивания растений, представляемые на рисунке 5 в форме результирующей температурной зависимости скорости фотосинтеза для C3-вида *Larrea divaricata* при высокой концентрации CO₂ и C4-вида *Tidestromia oblongifolia*.

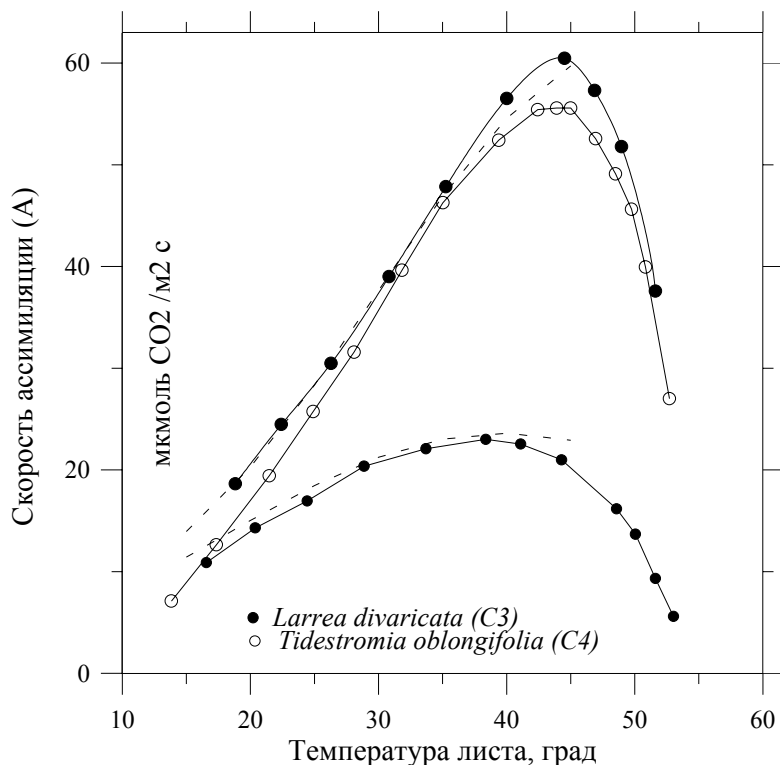


Рисунок 5. Температурная зависимость фотосинтеза C₃-вида *Larrea divaricata* (●) при высокой концентрации CO₂ (c_a = 1000 мкл/л, верхняя кривая) и обычной атмосферной концентрацией CO₂ (c_a = 330 мкл/л, нижняя кривая). Для сравнения дана температурная зависимость фотосинтеза C₄-вида *Tidestromia oblongifolia* (символы «○», кривые при c_a = 330 и 1000 мкл/л не отличаются). Данные работы [Osmond et al., 1980].

Даваемые пунктиром теоретические кривые соответствуют значениям параметров $J_m = 40$, $v_m = 110$ (размерность обеих величин $\mu\text{моль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$), если измерять обе величины при температуре $T = 25^\circ\text{C}$.

Во-вторых, при достаточно высокой температуре неизбежно происходит быстрое падение скоростей. Это падение вызвано кооперативной деструкцией в мембранах, изменением конформации белков и выражает то обстоятельство, что диапазон, в котором стабильны мембранные структуры и функциональные конформации белковых молекул, ограничен и измеряется десятками градусов. Если рабочий диапазон температур сдвинуть в сторону высоких температур, то будет невозможно нормальное осуществление физиологических процессов при низких температурах и обратно (ср. мотивацию при обсуждении выбора рабочей точки в случае другого кооперативного эффекта — пп. 7.1.1, 7.1.3).

Эффект кооперативной деструкции при высокой температуре, как правило, имеет кинетический характер. Поэтому само понятие температурной кривой применительно к высокой температуре условно. Вид получаемой зависимости во многом определяет процедура эксперимента, и, прежде всего, длительность экспозиции.

Наряду с отмеченными общими свойствами максимальных скоростей, при обычных концентрациях CO₂ для описания интеграции световых и темновых процессов фотосинтеза важны также температурные зависимости других параметров карбоксилирования.

Температурные зависимости параметров карбоксилирования таковы [Farquhar et al., 1980], что рост $k_{\text{рДФК}}$ с температурой происходит примерно так же быстро, как и рост максимальной скорости карбоксилирования v_m . Одновременно происходит увеличение значения k_1

(энергия активации 23,5 кДж/моль, т.е. $Q_{10} \approx 1,4$), хотя доля этого эффекта при обычной концентрации CO_2 в атмосфере ($c_a = 300\text{--}350$ мкл/л $> c_i$) несколько менее значима в сравнении с ростом $k_{\text{рДФК}}$.

В результате при обычной концентрации CO_2 в атмосфере увеличение температуры по сравнению со стандартным значением 25 оС почти не будет давать увеличения скорости карбоксилирования, а с ней и скорости фотосинтеза С3-видов (Рис.5, нижняя кривая). Для сравнения при более высокой концентрации CO_2 эффект увеличения $k_{\text{рДФК}}$ проявляется намного слабее и происходит увеличение скорости карбоксилирования с температурой, обусловленное в основном зависимостью $v_m(T)$. Верхняя кривая (символы «•») на рисунке 5 демонстрирует, что эффект увеличения скорости карбоксилирования при повышении $[\text{CO}_2]$ настолько значителен, что карбоксилирование уже не лимитирует фотосинтез. Благодаря CO_2 -концентрированию эффективность С4-фотосинтеза при обычной концентрации CO_2 и высоких температурах превосходит эффективность С3-фотосинтеза, и С4-виды в этом случае имеют преимущество.

Оптимизационные соотношения (8) — (11) описывают выбор характеристик рабочего режима. Поэтому для проверки и использования оптимизационных утверждений, прежде всего, необходимо описать возрастающую ветвь температурной кривой. Описание области высокотемпературного спада не требуется, но важно, что спад имеет кооперативный характер, аналогичен фазовому переходу и поэтому происходит в относительно узком диапазоне температур. Кооперативный характер деструкции фотосинтеза при высокой температуре дает основания считать, что количественные характеристики этой области не связаны с характеристиками параметров в примыкающей части рабочей области на возрастающей ветви температурной кривой.

О том, в какой мере может быть справедливо такое предположение, позволяют судить теоретические кривые, показанные на рисунке 5 пунктиром. Для получения подобных кривых важно учесть то значительное влияние на результирующую скорость фотосинтеза, которое оказывает температурная зависимость параметров карбоксилирования. На фоне этого влияния будут менее заметно проявляться различия температурных зависимостей максимальных скоростей $J_m(T)$, $v_m(T)$ и $v_{mC4}(T)$. Поэтому неполнота имеющихся обычно данных по температурным зависимостям максимальных скоростей не слишком существенна. Учитывая сходство температурных зависимостей максимальных скоростей, при получении теоретических кривых для рисунка 5 было принято, что зависимости максимальных скоростей не отличаются в значении эффективной энергии активации. Зависимости параметров карбоксилирования были выражены через значения параметров, принятые в стандартной модели [Farquhar et al., 1980].

При построении теоретических зависимостей фотосинтеза для С3-вида *L. divaricata* данные по темновому дыханию и коэффициент пересчета I_A/I были взяты из сопутствующей работы [Berry et al., 1977]. Таким образом, при описании двух кривых для этого вида подбирались значения двух параметров. Это значения J_m и v_m , определяемые при температуре 25 оС — см. подпись к рисунку 5.

Аналогично значения параметров J_m и v_m можно реконструировать по температурным кривым для других режимов выращивания. Абсолютные значения параметров и характер их изменения при изменении условий интересно сопоставить с вычислениями по формулам (8) — (11).

Но для того, чтобы без ограничений провести такое сопоставление, необходимо установить влияние температуры на затратные характеристики в оптимизационных соотношениях (8) — (11).

По аналогии со сходством температурных зависимостей максимальных скоростей можно ожидать сходства температурных зависимостей удельных затрат α_J , α_C и α_{C4} как затрат в качественно однородных процессах. При изменении температуры рост динамической составляющей затрат Q_J , Q_C и Q_{C4} предположительно будет происходить примерно пропорционально наблюдаемому изменению темнового дыхания. В обобщенной модели фотосинтеза [Farquhar et al., 1980] принято характерное значение энергии активации темнового дыхания 66,4 кДж/моль, ему соответствует температурный коэффициент $Q_{10} = 2,46$. В других случаях

наблюдают сравнимое, но не столь быстрое возрастание темнового дыхания. Температурная зависимость этого процесса не является столь же предопределенной физико-химическими факторами, как температурные зависимости параметров карбоксилирования.

Увеличение с температурой затрат QJ , Qc и $QC4$ сопровождается сравнимое увеличение соответствующих максимальных скоростей. В результате температурная зависимость абсолютных значений удельных затрат αJ , αc и $\alpha C4$, по-видимому, будет выражена заметно слабее, чем температурные зависимости темнового дыхания и максимальных скоростей.

Восприимчивость максимальных скоростей к температурной зависимости затратных характеристик, ожидаемая в соответствии с оптимизационными соотношениями (8) — (11), оказывается гораздо слабее прямого влияния температуры на максимальные скорости. По этой причине для предсказания ожидаемого влияния температуры выращивания на фотосинтез в первом приближении не требуется знать, как в точности изменяются удельные затраты с температурой.

В первом приближении можно принять, что удельные затраты (а тем более их отношения, влияющие на ожидаемый выбор соотношения максимальных скоростей Jm , vm и $vmC4$ через оптимизационные соотношения) не изменяются с температурой.

Если принять, что температура не влияет на время функциональной активности листа, то затраты $Q0$ также не изменяются. Тогда, в силу (8) при заданной интенсивности освещения I ожидаемое значение Jm в рабочей точке не зависит от температуры выращивания.

Такой выбор значения Jm в рабочей точке в силу температурной зависимости этой максимальной скорости означает, что измерение при более низкой температуре покажет низкое значение Jm в сравнении с ожидаемым значением для рабочей точки. Соответственно при таком измерении будет низким и значение фотосинтеза. Температурные кривые, получаемые для растений, выращиваемых при различных температурах, покажут почти параллельный сдвиг восходящих участков этих кривых. Такой вывод будет тем более верным, чем в большей степени на восходящих участках лимитирует значение Jm . Эффект параллельного возрастания восходящих участков температурных кривых демонстрируют данные для вида *L. divaricata* при различных температурах выращивания, полученные в условиях повышенной концентрации CO_2 ($c_a = 800-1100$ мкл/л) и низкой концентрации кислорода в работе [Berry et al., 1977]. Повышение $[CO_2]$ при одновременном уменьшении $[O_2]$ в сочетании с высокой интенсивностью освещения означает, что лимитирующей фотосинтез скоростью будет именно максимальная скорость электронного транспорта.

Отметим, что описываемые данные подтверждают сделанный вывод качественно. Однако соотношение (8) формально предсказывает еще больший сдвиг восходящих участков температурных кривых, чем сдвиг, демонстрируемый данными в работе [Berry et al., 1977]. В частности, температурные кривые вида *L. divaricata* на рисунке 5 почти не отличаются от кривых, полученной в этой работе для условий выращивания 45/33 оС (дневная/ночная температуры). Ожидаемое значение Jm (рассчитываемое из соотношения (8)) при температуре 45 оС в полтора-два раза меньше, чем значение $Jm = 40$ мкмоль CO_2 м⁻² с⁻¹, которое было реконструировано по температурным зависимостям на рисунке 5.

Для понимания данной ситуации важно учесть, что с ростом температуры прогрессирующе нарастают ограничения СЗ-фотосинтеза в связи с карбоксилированием. При высоких температурах основной вклад в затраты дает слагаемое Qc . В сравнении с этим слагаемым вклад QJ относительно невелик. Следовательно, точное выполнение оптимизационного соотношения (8) при высоких температурах имеет скорее формальный смысл. С экономической точки зрения гораздо важнее, чтобы оптимизационные соотношения были выполнены по отношению к vm . Поэтому, прежде всего, следует ожидать, что соотношения (8) — (9) будут точно предсказывать наблюдаемое значение vm . По отношению к vm предсказания действительно выполняются, как следует из тех же данных. В частности, наблюдаемое значение vm , которое было вычислено при описании кривых на рисунке 5, соответствует ожидаемому значению.

Вполне объяснимо также увеличенное (в полтора-два раза) значение Jm в сравнении со значением, которое предсказывает формула (8). При увеличении Jm за счет относительно не-

большой добавки в затратах достигается гораздо более высокая эффективность при вариации температуры, особенно в случае уменьшения ее на величину порядка 10 градусов. При температуре выращивания 45 оС, такие вариации более, чем ожидаемы в естественных условиях.

Общий вывод экономического характера об увеличении отношения v_m/J_m с повышением температуры выращивания, который следует из оптимизационного соотношения (9), также справедлив с учетом ожидаемых вариаций температуры в естественных условиях выращивания. Изменения отношения максимальных скоростей v_m/J_m демонстрируют, например, данные [Nilsen, Sharifi, 1994], полученные для двух сезонов отличающихся средней температурой. Для вида *Caesalpinia virgata* варианту $T_{\text{выращ}} = 30$ оС соответствует пара значений $v_m = 50$ и $J_m = 13$, а варианту $T_{\text{выращ}} = 43$ оС — пара $v_m = 33$ и $J_m = 16$ (приводимые данные получены в измерениях при температуре 25 оС). Аналогично изменялось отношение v_m/J_m для другого вида (*Senna armata*), исследованного в той же работе. Еще одно более яркое проявление того же эффекта демонстрируют данные для вида *L. divaricata* в уже цитированной работе [Mooney et al., 1977].

На отношение v_m/J_m в рабочей точке (т.е. в условиях выращивания) влияет значительное изменение фактора f с температурой. В силу (9) изменение фактора f должно сопровождать почти столь же значительное изменение отношения максимальных скоростей v_m/J_m . Эффект изменения фактора f наиболее заметен при высоких температурах. При заданных значениях I и c_i фактор f уменьшается в 4 раза с увеличением температуры от 25 оС до 45 оС. Поэтому наиболее яркая демонстрация изменения отношения максимальных скоростей v_m/J_m может быть получена при изменении температуры выращивания в наблюдениях за видами, способными к адаптации при высоких температурах.

В силу (9) изменение фактора f должно сопровождать не только изменение отношения максимальных скоростей v_m/J_m , но и заметное изменение отношения v_c/J в рабочей точке.

Данные для вида *L. divaricata* на рисунке 5 соответствует выращиванию растений при температуре 40–50 оС и высокой интенсивности освещения (как показывает сравнение с данными для этого же вида в сопутствующей работе [Berry et al., 1977]). Ожидаемое для этого случая в соответствии с оптимизационными соотношениями (8) — (9) отношение v_c/J в рабочей точке составляет 0,5–0,7 (как следует из оценок затрат, сделанных в Приложении D). Фактическое значение v_c/J в рабочей точке близко к 0,4. Такое уменьшение выражает целесообразность обсуждения выше дополнительного увеличения значения J_m (по сравнению с тем, которое предсказывает соотношение (8)) для адаптации к вариациям температуры.

Столь значительное отличие отношения скоростей v_c/J в сравнении с единицей означает (с учетом жесткой интеграции, выражаемой соотношениями (5) — (6)) почти линейное лимитирование фотосинтеза карбоксилированием в широком диапазоне изменения условий. В частности, даже и при увеличении концентрации CO_2 в 2,5–3 раза будет происходить почти пропорциональное возрастание скорости фотосинтеза. Пример такого почти линейного эффекта увеличения фотосинтеза с повышением концентрации CO_2 демонстрирует рисунок 5.

Проявление этого эффекта было бы невозможным при выборе отношения v_c/J , который следовало бы ожидать в пределе абсолютно жесткой интеграции (т.е. при выборе $v_c = J = I$). В этом смысле описываемый эффект аналогичен эффектам действия интенсивности освещения или концентрации CO_2 при выращивании (п.6.3.3), которые также невозможно объяснить в пределе абсолютно жесткой интеграции.

При других условиях выращивания и экономически целесообразном выборе отношения v_c/J повышение концентрации CO_2 не могло бы оказать столь значительного эффекта увеличения фотосинтеза как демонстрируемое на рисунке 5. В силу экономической мотивации вполне объяснимо, что столь значительного увеличения фотосинтеза с повышением концентрации CO_2 не наблюдают при низких температурах и интенсивностях освещения.

6.4.3. Анализ наличия степеней свободы за счет гипотетического участия дополнительных механизмов

Наличие многочисленных параметров в эмпирических зависимостях и выражении для затрат может создавать иллюзию, что за их счет возможен произвол при интерпретации описываемого поведения с экономической точки зрения.

Рассмотрим характерную ситуацию, в которой рабочая область некоторой нагрузочной кривой описана эмпирически, и в соответствии с видом функции затрат для данного механизма установлено оптимизационное соотношение, выполнение которого подтверждено в узкой окрестности рабочей точки, используя имеющийся избыточный информационный потенциал имеющихся данных (как в общем виде описано в п.2.7, а примеры рассмотрены в Приложении С и оригинальных статьях [Васильев, 1992в,г]). При этом в некоторых случаях оказывается, что оптимизационное соотношение выполняется в более широкой области, а в некоторых — нет.

Если отклонение от выполнения оптимизационного соотношения значительно по величине и наблюдается в пределах естественного диапазона адаптации (физиологическом диапазоне условий для данного объекта), то есть две возможности для объяснения наблюдаемой реакции с экономической точки зрения. Первая — это считать, что было неправильным экономическое описание, которое дало правильное описание эффекта в узкой области рабочей кривой. Такое возвращение на более ранний этап экономического описания неизбежно приведет к тому, что проблема отклонений при описания поведения в широкой области попросту оказывается отложенной и все равно возникает несколько позднее.

Вторая возможность — это предположить, что наблюдаемая реакция обусловлена подключением некоторого дополнительного механизма, который не был учтен при использованном описании. С учетом необходимости описать дополнительно подключаемый механизм получается, что для относительно простой малопараметрической зависимости (например, $ci(\Delta w)$) см. [Васильев, 1995г] и п.7.1.3) должно быть использовано гораздо более сложное многопараметрическое описание.

Может показаться, что большое число вновь вводимых параметров обеспечивают степени свободы, за счет которых возможна почти произвольная подгонка данных под используемые экономические утверждения. Однако это совсем не так. Отметим, что похожая иллюзия возникает также, когда используют одно и то же оптимизационное утверждение, но в разных формах как формы утверждения об экономии при устьичной регуляции (С.5,8,...). Отсутствие произвола при использовании разных форм оптимизационных утверждений объяснить проще, т.к. по существу это одно и то же утверждение. Иными словами одновременно должны быть выполнены все(!) формы, а проверяется та из них, которую можно проверить при имеющихся данных. Следовательно, выбор используемой формы определяет набор данных, а не произвол того, кто проверяет утверждение>.

В действительности произвол для трактовки разнообразия реакций в рамках экономического описания не просто ограничен, но отсутствует. Непротиворечивость экономического описания требует, чтобы принятые значения вновь введенных параметров совпадали с независимо определяемыми характеристиками предположительно подключаемого механизма. Такого рода необходимость исключает произвольные интерпретации, зато облегчает поиск и исследование гипотетических механизмов. В этом смысле экономический подход дает ценные ориентиры при исследованиях (см. далее п.7).

Полезно пояснить какого рода дополнительные связи следуют из предположения об участии некоторого дополнительного гипотетического механизма в наблюдаемой реакции. Любому дополнительному механизму соответствует дополнительное слагаемое в функции затрат. Помимо того же оптимизационного соотношения, что и в отсутствии дополнительного механизма (интерпретация зависит от того, как действует включаемый механизм, но однозначно такими независимо устанавливаемыми особенностями определяется; например, заменой в оптимизационных соотношениях c_i на cc при переходе от $C3$ к $C4$) должно быть выполнено еще одно оптимизационное соотношение, выражающее утверждение об эффективности работы дополнительного механизма. Все параметры, входящие в это оптимизационное соотношение не являются подгоночными параметрами, поскольку объективно определены особенностями этого механизма и могут быть установлены в эксперименте независимо. Исходя из экономической целесообразности, следует ожидать, что дополнительно к перечисленным условиям будет выполнено еще одно ограничение экономического характера типа неравенства, выражающее то обстоятельство, что подключение дополнительного механизма действительно способствует повышению эффективности в сравнении с исходной ситуацией без него.

Таким образом, с расширением экономического описания число связей между параметрами, введенными исходно, увеличивается, а число степеней свободы уменьшается. При полном экономическом описании не остается и тех степеней свободы, которые были на его начальных этапах, поскольку значения удельных затраты, в конечном счете, должны быть сведены к измеряемым непосредственно затратным характеристикам на микроскопическом уровне.

6.4.4. Количественный критерий для определения стресса и его описание

Критерием экономической целесообразности при замене одного механизма на другой является увеличение результирующей эффективности использования ресурсов, что можно представить как результирующее увеличение коэффициента воспроизводства k . В частности, необходимо изменение механизма в условиях, при которых существование организма при действующем механизме становится невозможным (если невозможно простое воспроизводство, т.е. $k < 1$ в долговременной перспективе). Изменение механизма может включать как полную замену действующего механизма, так и некоторое достраивание действующего механизма — подключение к нему некоторого дополнительного механизма.

Условие $k < 1$, при выполнении которого в соответствующих условиях невозможно долговременное существование организма без подключения дополнительных механизмов, естественно рассматривать как определение неблагоприятных (стрессовых) условий. Если стресс кратковременный, то существование возможно и без подключения дополнительного механизма при текущем значении $k < 1$ <текущее k должно учитывать и долговременные затраты, в частности, при $k < 1$ баланс затраты/расходы в терминах текущего дыхания может быть позитивен; в этой связи можно ввести также понятие жесткого стресса, когда отрицателен и этот текущий баланс>. Оптимизационное описание в условиях стресса зависит от того, изменяется ли используемый механизм, а также от влияния стресс-фактора на параметры экономического (удельные затраты) и эмпирического описания.

Наиболее прост в описании стресс, при котором можно считать, что удельные затраты не изменяются и не происходит подключения какого-либо дополнительного механизма специально для адаптации к стрессу. В этом случае не требуется какое-либо описание в сравнении с описанием, используемым в отсутствие стресса. Например, в качестве стресса такого рода можно рассматривать уменьшение внешней концентрации CO_2 или увеличение дефицита паров воды Δw в воздухе при поддержании постоянных условий в почвенном растворе (послед-

ний вариант иллюстрирует рассмотрение данных работы [Ball, Farquhar, 1984a] в п.8 приложения D).

При подключении специального механизма для адаптации к стрессу появляется дополнительное слагаемое в функции затрат (вместе с ним дополнительное значение удельных затрат, которые необходимо установить) и требуется описание способа интеграции подключаемого стресса с уже действующими механизмами. Перестройку такого рода демонстрирует наблюдаемый в условиях водного дефицита у некоторых видов растений переход от C_3 - к C_4 -фотосинтезу (в варианте САМ-метаболизма).

Наконец, наибольшие трудности с точки зрения описания — вызывает стресс, сопровождаемый изменением значений удельных затрат. Тем более, что при стрессах такого рода обычно происходит подключение дополнительных механизмов адаптации для репарации вызываемых стресс-фактором прямых повреждений или обеспечения функционирования других механизмов в условиях стресса. Случай стресса такого рода наиболее сложен при описании в силу того, что возникает необходимость устанавливать зависимость значений всех удельных затрат от фактора стресса, а кроме того, приходится дополнительно описывать все механизмы, за счет которых осуществляется адаптация к стрессу. В частности, возникают необходимость описывать те механизмы, которые функционируют и в отсутствие стресса, но экономически незначимы в более благополучной ситуации. Например, в п.7.1.1. рассмотрено описание механизма осмотической адаптации при действии водного стресса и засоления.

Отметим, экономическую целесообразность наблюдаемой почти при всех воздействиях «универсальной» реакции на стресс — уменьшение действующей скорости фотосинтеза A и максимальной (потенциальной) скорости фотосинтеза A_m . С экономической точки зрения такая реакция обусловлена более медленным увеличением Q_0 в сравнении с αJ . При действии многих стресс-факторов (таких как кислотные дожди, засоление и т.п.) ухудшаются свойства среды, в которой происходят физиологические процессы

Возрастание αJ означает увеличение $\alpha J/Q_0$, а значит, в соответствии с оптимизационными соотношениями (8) — (11) следует ожидать уменьшения J_m , v_m , A и A_m . И наоборот, в некоторых случаях, которые естественно интерпретировать как увеличение Q_0 в сравнении с αJ , можно ожидать противоположной реакции — эфемеры и сорняки по сути и представляют такой вариант реакции, когда адаптация к неблагоприятным условиям обеспечивается за счет интенсификации темпа развития, т.е. уменьшения τ , и увеличение Q_0 вследствие этого.

6.4.5. Установление взаимосвязи характеристик через коэффициент воспроизводства: пример зависимости биомассы от условий

Экономический подход дает основу для сравнения эффективности использования ресурсов при разной организации процессов в растении. Ключевым является текущее значение коэффициента воспроизводства k , которое можно непосредственно рассчитать по характеристикам рабочего режима при известных удельных затратах (или же оценить косвенно, зная реакцию на различные воздействия).

Текущее значение коэффициента воспроизводства k можно связать с любой другой характеристикой растения. Например, связь с биомассой следующая. На начальном этапе роста все получаемые углеводные субстраты конвертируются в биомассу листьев, т.е. коэффициент воспроизводства биомассы совпадает с k . В силу высокой чувствительности роста к k , особенно на экспоненциальном участке, это одновременно и эффективный контроль для значения k , рассчитанного косвенно, — рассчитанное косвенно должно соответствовать коэффициенту воспроизводства биомассы, наблюдаемому по кинетике роста. Так, анализ кинетики начального этапа роста можно использовать для установления структуры функции затрат или для сравнения <экологических> возможностей C_3 -растений с C_4 -растениями.

В силу важности растений как основания трофической пирамиды следует также обозначить экономический подход к оценке стационарной биомассы растений. Для расчета ожидаемой стационарной биомассы можно предложить общее оптимизационное соотношение. Стационарную биомассу определяет линейное соотношение в приращениях, выражающее альтер-

нативу — либо прямое увеличение результирующей производительности отдельного органа (вариант: коэффициента воспроизводства), либо опосредованно через дополнительный прирост биомассы. Например, если выражать эффект как увеличение суммарного фотосинтеза, то имеет место взаимозаменяемость: с ростом ассимиляционного потенциала (т.е. с ростом биомассы листьев) не только уменьшается доля света, приходящаяся на каждый лист, но также необходимо дополнительное время на ее синтез и поддержание (включая замену стареющих листьев на новые, более молодые).

Пример связи биомассы с коэффициентом воспроизводства k иллюстрирует возможность установить взаимосвязь между собой любых <вторичных, первичная — это k > характеристик как связанных с k величин — не только биомассы, но и скорости ассимиляции, особенностей водного транспорта и т.д. Процедура сравнения включает два этапа: сначала рассматривается влияние фактора на k , а затем связь с интересующей характеристикой через k . Таким образом, первичным является значение эффективности воспроизводства углеводных субстратов как общей для всех сравниваемых вариантов организации составляющей. Вторичными в связи с k являются все другие количественные характеристики воспроизводства.

6.5. Выводы из экономического рассмотрения

6.5.1. Адекватность оптимизационного описания — <углеводная> экономика представляет все <интенсивно> расходуемые ресурсы

Углеводная экономика представительна для описания баланса по совокупности <интенсивно> расходуемых ресурсов. Это ясно как после подробной проверки одного из экономических утверждений при описании реакции фотосинтеза на совокупность кратковременно действующих факторов (приложение С), так и после менее детального, но широкого анализа реакций растения на все разнообразие внешних воздействий в п.6.2–4). Ограниченность экономики, основанной на пересчете всех затрат именно в затраты углеводных субстратов (а не пересчет в другие непосредственно расходуемые при воспроизводстве материальные ресурсы или некое раздельное описание использования таких ресурсов) при описании рассмотренных эффектов не проявилась. Такой результат соответствует данному исходно (п.2) теоретическому обоснованию того, что больших различий при описании перечисленными способами не будет. В силу приближенной стехиометрии воспроизводства представительной для описания баланса совокупности расходуемых составляющих является экономика по любой из расходуемых составляющих, интенсивно используемых в большинстве процессов. Тот же вывод подтверждает параллельный контроль использования других ресурсов (см. например, в п.5? приложения D альтернативное выражение затрат при разделении биомассы листа) и использование при описании модификаций формы оптимизационного утверждения (см. п.3 приложения С и работу [Васильев, 1995г] — сравнение с критерием экономии воды).

Главный аргумент для вывода о том, что использованный вариант экономического описания (углеводная экономика) представительна — это достижение вполне адекватного (в пределах наблюдаемой невозпроизводимости) описания наблюдаемого поведения, при котором многие десятки важнейших эффектов удается свести к малому числу экономических утверждений и еще меньшему числу значений удельных затрат.

Важно, что многочисленные проявления жизнедеятельности удалось описать без каких-либо исключений (тем более, что неявно системой согласований и проверок охвачен еще больший круг явлений по сравнению с непосредственно рассмотренными — все или почти все <основные> проявления жизнедеятельности растения в связи с влиянием внешних условий).. Следовательно, независимо от дальнейшего получен очень эффективный способ описания и классификаций наблюдаемых реакций на весьма разнообразные воздействия и нет видимых причин ожидать, что в других случаях этот способ будет работать хуже.

После проведенного рассмотрения есть все основания считать, что, во-первых, наблюдаемое поведение растения имеет явно выраженную экономическую мотивацию, и во-вторых, найден способ количественного выражения этой мотивации.

6.5.2. Построена экономика первого приближения

Частичная взаимозаменяемость слагаемых разного рода в функции затрат позволяет оценить значения удельных затрат: суть малое число подбираемых количественных характеристик должно удовлетворить гораздо более многочисленным ограничениям.

После такой оценки значений затрат (например, в результате процедуры, описанной в приложении D) получаем экономику первого приближения, позволяющую предсказать поведение растения в зависимости от совокупности внешних факторов:

- при кратковременных воздействиях на фотосинтез <десятки минут, часы> — через оптимизационное соотношение устьичной регуляции;
- при более долговременном воздействии на фотосинтез листа — через оптимизационные соотношения для интеграции световых и темновых процессов;
- описание кратковременных и долговременных воздействий на водный режим во всем разнообразии — через оптимизационное описание транспорта воды в п.7;
- сравнение эффективности различных альтернативных механизмов адаптации — через коэффициент воспроизводства k ;
- связь различных вторичных характеристик жизнедеятельности и продуктивности — также через k .

Полученные в приложении D оценки удельных затрат приближительны и являются предварительными в силу относительно низкой чувствительности следствий оптимизационных утверждений к этим значениям. Однако по той же причине низкой чувствительности высокая точность значений затрат не является необходимой для предсказания ожидаемых реакций растения. Возможно уточнение затрат как в дальнейших исследованиях в рамках той же модели первого приближения, так и за счет выявления их внутренней структуры вплоть до микроуровня (оптимизационное описание на микроуровне рассмотрено в приложении А, п.4).

В результате можно делать предсказания ожидаемого поведения и сравнивать с наблюдаемым. Как следствие удастся представить в весьма компактной форме большое разнообразие данных: процедура экономического описания позволяет однородно описать разнообразие физиологических реакций различных видов и индивидуальных особей: нерациональным, т.е. неадаптивным вариантам реакции соответствует относительное увеличение затрат — меньшая эффективность воспроизводства.

Кроме того, после разделения затрат в экономике первого приближения значительно облегчается дальнейшее разделение затрат на более низких уровнях интеграции в растении, поскольку радикально сокращается число вариантов, которые надо перебирать.

6.5.3. Особенности «биологической интеграции»

Наблюдаемый в живых организмах тип интеграции составляющих, при которой в силу качественной однородности характерны простые типовые свойства кривых эффекта, а жесткость интеграции велика, но не абсолютна, можно определить как «биологическая интеграция». При такой интеграции становится ясна относительная консервативность воспроизводства к любому отдельному фактору в силу того, что воспроизводство определяет большая совокупность факторов (воспроизводство восприимчиво к некоторому отдельному фактору только в том случае, если именно он лимитирует).

Иными словами, экономически целесообразно относительно равномерно распределение затрат между процессами получения различных ресурсов.

Тем самым возникает основа для описания регуляции. С точки зрения конкуренции за долю в общих затратах между процессами получения ресурсов различного рода целесообразна «альтруистическая» реакция (при увеличении доступности некоторого ресурса «запрос» со стороны обеспечивающего его получение процесса на относительную долю затрат должен уменьшаться). И обратно, при получении ресурсов одного рода целесообразна «эгоистическая» реакция. Если какой-либо из однородных органов позволяет обеспечить получение ресурса с наиболее высокой эффективностью, то целесообразно сосредоточить затраты на нем за счет других органов, т.е. «запрос» на ресурсы со стороны этого органа должен возрасти. Проблема согласования «запросов» при регуляции рассмотрена в части 2.

В силу низкой восприимчивости воспроизводства к отдельным факторам и качественной однородности различных процессов и механизмов вполне естественна наблюдаемая близкая эффективность:

- при количественных изменениях совокупности факторов в широком диапазоне;
- при различии используемых в воспроизводстве механизмов; например, выражением этого является равновесие C_3 - и C_4 -видов, наблюдаемое в широком диапазоне условий среды;
- при различных стратегиях адаптации к среде обитания (агрессивной, пассивной, ориентированной на локальное изменение условий и т.д.)

В свою очередь близкая эффективность различных вариантов поведения обосновывает относительность (неполную воспроизводимость) поведения. Тем самым с экономической точки зрения есть все основания ожидать разброс характеристик и разнообразие механизмов воспроизводства — разнообразие форм и проявлений жизнедеятельности.

7. Перспективы экономического описания: гипотезы, их следствия и соответствие наблюдаемому поведению

Анализ разделения затрат на отдельных этапах водного транспорта и интеграции всех составляющих этого процесса позволяет заранее рассчитать ожидаемое значение удельных затрат на транспорт воды. Такое описание водного транспорта замыкает экономику растения первого приближения, давая возможность описать реакцию растения на многочисленные внешние факторы (засуха, засоление и т.д.), остающиеся за рамками экономической модели после анализа действия факторов, влияющих непосредственно на отдельные этапы фотосинтеза.

В сравнении с фотосинтезом водный транспорт менее доступен для изучения, его механизм полностью не установлен, полного соответствия результатов гидростатических, осмотических и гидродинамических измерений нет. В этом смысле экономика водного транспорта интересна тем, что демонстрирует другие возможности экономического подхода в сравнении с уже рассмотренными. Во-первых, экономический подход дает возможность решения проблемы ненаблюдаемости в биологии. При экономическом подходе основанием при выборе из набора гипотетических вариантов изучаемых физиологических процессов является анализ сравнения характеристик эффективности гипотетических вариантов с наблюдаемыми. В частности, появляется объективный критерий, чтобы исключить многие из таких вариантов как не способные обеспечить наблюдаемые показатели эффективности.

Во-вторых, многие гипотетические механизмы <в силу качественной однородности сравниваемых альтернатив> не отличаются при описании в терминах типовых свойств. Экономическое описание демонстрирует ценность языка типовых свойств: реальной оказывается перспектива получать правильные предсказания, исходя из неправильных исходных положений, но обеспечивающих выполнение правильных типовых свойств. В силу эффективности получаемого количественного описания как способа объединения всей совокупности имеющихся данных такое описание — лучший способ скорректировать в дальнейшем неправильные исходные положения.

7.1. Описание этапов водного транспорта

7.1.1. Водный статус транспирирующих тканей

С фотосинтезом непосредственно взаимосвязан (сопряжен в смысле п.5 только в газовой фазе — в межклеточном пространстве листа и за пределами листа) транспорт воды через лист. Влияние водного статуса на обеспечение физиологических процессов в листе во многом не отличается от обеспечения процессов в других органах. Речь идет о таком участии воды в сопровождающих жизнедеятельность превращениях, которое отличается от участия воды как субстрата химических превращений. Для всех физиологических процессов необходима водная среда и в этой связи действуют существенные гидростатические и осмотические ограничения.

Происходящие в живой системе биохимические превращения и другие процессы требуют водного окружения непосредственных участников — субстратов, ферментов, регуляторов.

Качественно суть ограничений ясна: для осуществления физиологических процессов критично некоторое минимальное наличие воды как среды (хотя критическое количество зависит от того, насколько сложно организован процесс, например, ферментативные реакции могут происходить при содержании воды более 30%, а белковый синтез только при 50%).

Если критерий минимального наличия выполнен, то уже почти не важно, в насколько большей степени выражено это наличие. С уменьшением содержания воды термодинамические характеристики процессов не изменяются по сравнению со случаем заведомо достаточно высокого для осуществления физиологических процессов содержания, пока каждая из непосредственно участвующих частиц окружена молекулами воды. Причем можно ожидать, что достаточно одного слоя, если речь идет не о малых ионах или молекулах с большой неравномерностью распределения электрического заряда. Для сравнения расчет термодинамического потенциала органических соединений не требует учета каких-либо факторов, кроме ближайшего окружения [Мушкамбаров, 1988]. Термодинамический потенциал соединения дает простое суммирование термодинамических потенциалов одноуглеродных фрагментов (ОУФ — фрагментов с одним атомом углерода), составляющих соединение. В некоторых случаях требуются небольшие поправки на соседние ОУФ.

Помимо термодинамических ограничений, есть и кинетические (диффузионные) ограничения. Для контакта в ходе превращения взаимодействующие частицы должны иметь возможность достаточно быстро попадать в окружение друг друга. В этом смысле оказывается важно участие всех растворенных частиц независимо от того, происходит ли с ними химическое превращение или они просто присутствуют в среде. Если частицы заряжены или сильно поляризованы, то они уменьшают подвижность молекул воды, например, известно об образовании «шуб» из десятков и даже сотен молекул воды вокруг ионов металлов [Люттге, Хигинботам, 1984], например, для ионов Li^+ — 186 молекул, Na^+ — 178, K^+ — 114.

Зависимость скоростей физиологических процессов от количества молекул воды в среде просто характеризовать в предельных случаях. Скорость равна нулю при количестве молекул воды, малом в сравнении с критическим количеством для данного процесса, тем более, при близком к нулевому и нулевом количестве молекул воды. При значительном превышении критического количества и дальнейшем его увеличении фактор наличия среды на скорость влиять почти не будет. Простейшая зависимость, удовлетворяющая перечисленным свойствам — это S-образная зависимость. Она обычна при описании кооперативных эффектов, к которым относятся, в частности, и рассматриваемое участие водной среды как неспецифическое участие большого числа одинаковых молекул в обеспечиваемых ими процессах. В терминах п.3 гл. I ее можно разделить на два элементарных фрагмента.

Часто каких-либо оснований, чтобы ожидать усложнения описываемой зависимости в сравнении с обычной S-образной кривой, нет. Хотя заведомо можно ожидать более сложную зависимость для некоторых интегральных процессов, например, для дыхания. Дыхание как суммарный результат многих процессов будет описывать ступенчатая зависимость в том случае, когда различаются критические значения водного потенциала у различных составляющих процессов.

Положение критической области, в которой при уменьшении количества молекул воды происходит быстрое падение скорости, зависит от состава молекул в среде и наличия в ней более крупных частиц. Грубая оценка, исходя из необходимости окружить молекулами воды все другие молекулы и частицы, состоит в том, что число молекул воды должно превосходить число неводных молекул в несколько раз — примерно на порядок, имея ввиду что координационный фактор для малых молекул около 6, для окружения крупных молекул и частиц нужно намного больше молекул, но при этом одна молекула воды может участвовать в окружении нескольких молекул. Таким образом, критична суммарная концентрация растворенных веществ около $5M$ <как на порядок меньшая концентрации чистой воды $55M$ > — эквивалент несколько более 100 атм. осмотического давления.

Наблюдать непосредственно кинетику отдельных превращений в клетке сложно, но косвенно по результирующей скорости происходящего физиологического процесса можно убедиться, что зависимость результирующей скорости от количества молекул воды действительно S-образная. Это демонстрирует пример зависимости фотосинтеза от водного потенциала листа на рисунке 6 (кривая для неадаптированных к водному дефициту растений) по данным [Matthews, Boyer, 1984]. Водный потенциал ψ линейно связан с химическим потенциалом воды μ_w :

$$\psi = (\mu_w - \mu_w^0)/V_w = P - \pi,$$

где μ_w^0 — химический потенциал чистой воды, множитель $1/V_w = 18 \text{ см}^3/\text{моль}$ ($V_w = 1/18 \text{ моль}/\text{см}^3$ — парциальный молярный объем воды) обеспечивает перевод в те же единицы давления, что и используемые для измерения гидростатического (P) и осмотического (π) давления. Водный потенциал сохраняет знак химического

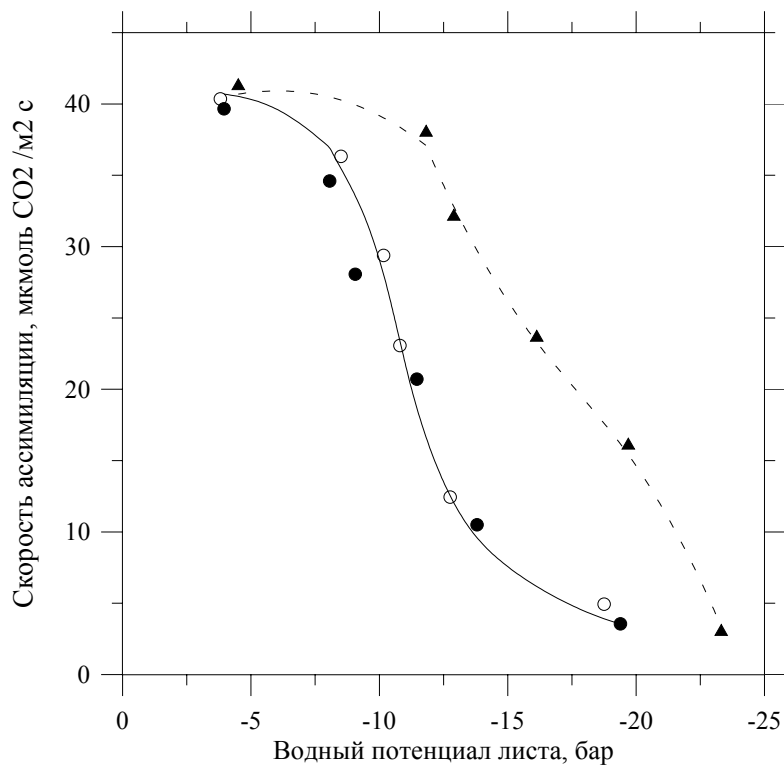


Рисунок 6 (техническая модификация рисунка 2 работы [Matthews . Boyer, 1984]). Фотосинтез при различных значениях водного потенциала листа ψ_1 для неадаптированных к водному дефициту растений подсолнечника: растения одного возраста (●) и одной стадии развития (○).

Приведены также данные (символы «▲» и кривая пунктиром) для адаптированных <подвергавшихся водному дефициту при выращивании> растений. В сравнении с данными (●, ○) и сплошной кривой интерпретация данных (▲) и кривой пунктиром как зависимости $A(\psi_1)$ менее однозначна, т.к. у растений уже подвергавшихся водному дефициту система адаптации активирована в большей степени. Следовательно, данные для них в большей степени отражают динамику работы этой системы, а интерпретация данных в большей степени зависит от процедуры выполнения эксперимента.

В соответствии с определением термодинамического и химического потенциала самопроизвольному протеканию процессов соответствует отрицательное изменение потенциала. Таким образом, водный поток направлен в сторону более отрицательных значений потенциала. Ясный смысл имеет устаревший термин: $S = -\psi$ — это так называемая сосущая сила. Поскольку падение скоростей всех протекающих в водной среде физиологических процессов происходит в относительно узком диапазоне изменения водного потенциала, то максимально эффективное использование среды с экономической точки зрения — это балансирование на границе перед областью резкого падения результирующей скорости. Необходимо обеспечить следующее сочетание условий. С одной стороны, водный потенциал листа должен быть достаточно низок, чтобы обеспечивать приток воды в лист, а не отток из него. В противном случае произойдет постепенное обезвоживание и как следствие его — невозможность осуществления физиологических процессов, а возможно, и гибель органа.

С другой стороны, обеспечивающий это значение водного потенциала состав среды должен быть таков, чтобы в листе могли происходить необходимые процессы.

При изменении условий необходимо обеспечивать достаточно быстрое изменение водного режима, поскольку интенсивность транспирационного потока велика. Она на два порядка или более превосходит скорость фотосинтеза по числу частиц. В благоприятных условиях характерные значения фотосинтеза и транспирации составляют соответственно $A = 25$ мкмоль м⁻²с⁻¹ и $E = 5$ ммоль м⁻²с⁻¹. Характерную оценку времени обезвоживания дает рассмотрение примера 2-х кратного увеличения дефицита паров воды в воздухе (Δw). При исходной интен-

сивности транспирации $E = 5 \text{ ммоль м}^{-2}\text{с}^{-1}$ и характерном значении сырого веса листа $FW = 3 \text{ г дм}^{-2} = 300 \text{ г м}^{-2}$ через 1000 с , т.е. 15 мин, если не восстанавливать нарушенный баланс водных потоков, содержание воды в расчете на 1 м^2 по сравнению с исходным сбалансированным уровнем станет меньше на $5 \text{ моль} = 90 \text{ г}$, т.е. 30% от всей массы. Если же <для достижения большей эффективности> рабочая точка выбрана вблизи области спада, то уже уменьшение содержание воды на несколько процентов является существенным, а следовательно требуемое время реакции регуляторного механизма должно измеряться минутами, а не десятками минут.

Механизм перестройки — осмотический (ОА — osmotic adjustment). Это появление в среде осмотиков — частиц малой молекулярной массы, которые не участвуют в превращениях непосредственно, но увеличивают осмотическое давление и сосущую силу <уменьшают водный потенциал>. Такие посторонние частицы в некоторой степени уменьшают эффективность использования водной среды <чтобы их окружить нужно дополнительно некоторое количество молекул воды>, но они необходимы. В противном случае <без участия низкомолекулярных частиц осмотиков> равновесие за счет простого высыхания также будет достигнуто, однако при этом содержание воды в клетке будет меньше, чем обеспечивающее осуществление физиологических процессов.

Изменение осмотической составляющей водного потенциала (ОА) может дать специальный механизм — синтеза, деполимеризации, диссоциации (вариант: за счет изменения pH) и т.п. В экспериментах действительно наблюдают значительные изменения осмотического давления в течение дня — единицы бар (см. например, данные в работе [Rodrigues et al., 1993]), и даже десятки бар [Smith et al., 1989].

Гипотеза неспецифического кооперативного действия

По всей видимости, эффект адаптации может существенно различаться при одной и той же суммарной концентрации осмотиков в силу различия способности молекул осмотика кратковременно связывать перемещение молекул воды и других частиц, затрудняя тем самым их перемещение и участие в физиологических процессах. Как способ косвенного сравнения и оценки подобного рода задерживающих возможностей того или иного осмотика в сравнении с другими можно использовать измерения вязкости и/или коэффициента диффузии в водном растворе осмотика как функцию его концентрации. Как показывает таблица в п.7.2.2, эффект влияния растворенного вещества на вязкость среды и осуществление диффузионных этапов физиологических процессов может оказаться весьма значителен.

В силу предполагаемой важности электростатических свойств многие низкомолекулярные вещества (например, неорганические ионы) менее приемлемы при адаптации к низкому водному потенциалу, чем другие с большей молекулярной массой. В условиях засухи и/или солевого стресса адаптацию связывают с другими веществами, многократное увеличение концентраций которых в таких случаях обычно обнаруживают [Харборн, 1985, с.37] — см. таблицу.

Вещество	Химическая формула	М.м., Да
Пролин	$N^+H_2-(CH_2)_3-CHCO_2^-$	115
Глицинбетаин	$(CH_3)_3N^+-CH_2CO_2^-$	117
b-триметиламинопропановая кислота	$(CH_3)_3N^+-CH_2CH_2CO_2^-$	131
S-диметилсульфопропановая кислота	$(CH_3)_2S^+-CH_2CH_2CO_2^-$	134
S-диметилсульфопентановая кислота	$(CH_3)_2S^+-(CH_2)_4CO_2^-$	162
Сорбитол	$CH_2OH-(CHOH)_4-CH_2OH$	182
Пинитол	$\frac{CHOH-(CHOH)_4-CHO-}{CH_3}$	194

Соединения типа присутствующих в верхней части таблицы с электростатической точки зрения представляют собой дипольные молекулы, причем их молекулярная масса тем больше, чем больше длина диполя. Молекулярная масса у этих веществ больше, чем у малых ионов типа Na^+ , K^+ , Cl^- . Увеличение молекулярной массы — это негативный фактор при использовании для осмотической адаптации, т.к. в том же объеме можно создать меньшую концентрацию осмотика и увеличиваются затраты на его синтез. Однако для этих соединений эффект нескомпенсированного пространственного электрического заряда выражен значительно слабее. Соответственно и тенденция к образованию связей с молекулами воды и другими молекулами у перечисленных в таблице веществ будет выражена слабо.

Можно предположить, что для представленного в таблице семейства соединений увеличение молекулярной массы в некоторой степени компенсирует ослабление способности задерживать полярные молекулы воды и другие молекулы, растворимые в воде, из-за уменьшения нескомпенсированного пространственного электрического заряда. В то же время ясно, что использование для осмотической адаптации слабо поляризованных молекул также ограничено, т.к. такого рода соединения будут нерастворимы или мало растворимы в воде.

Задерживающие свойства осмотика определяют критическое содержание воды, которое необходимо для осуществления физиологических процессов в среде с данным осмотиком. Если считать, что осмотик задан, то и соответствующее ему критическое содержание воды в среде $\mu_{крит}$ [%] также следует считать заданным. При заданном критическом содержании воды в

среде молекулярная масса осмотика ограничивает предельный водный потенциал ψ , который можно создать в этой среде. При обычном расчете концентраций в молях на литр, можно считать, что для водной среды, осмотическое давление, в которой обусловлено органическими соединениями, плотность мало зависит от типа осмотиков и приближенно равна плотности воды, т.е. 1000 г/л. Тогда граничная для осуществления физиологических процессов концентрация осмотика (в молях на литр)

$$c_{\text{крит}} = 1000 (1 - n_{\text{крит}})/\mu ,$$

где μ — молекулярная масса осмотика (в граммах на моль).

Предельное осмотическое давление, создаваемое осмотиком (равное вкладу осмотика в создаваемый водный потенциал <с обратным знаком>), при котором становится уже невозможным осуществление физиологических процессов, составляет

$$\pi_{\text{крит}} = RT c_{\text{крит}} = RT 1000 (1 - n_{\text{крит}})/\mu . \quad (12)$$

Если не учитывать энергетические затраты на синтез осмотика <эти затраты при достаточно долгом использовании осмотика могут быть сделаны сколь угодно малы>, то «хорошим» осмотиком следует считать тот, который позволяет создать более низкий водный потенциал (более высокое осмотическое давление), т.е. тот для которого выше $(1 - n_{\text{крит}})/\mu$.

Если при осмотической адаптации вместо одного осмотика используется композиция осмотиков, то при описании осмотических ограничений вместо c и c/μ нужно использовать соответственно суммы по всем используемым осмотикам $\sum c_j$ и $\sum c_j/\mu_j$. В частности, качество композиции осмотиков опишет аналогичная комбинация из выражения (12), представленная в более общем виде

$$(1 - n_{\text{крит}}(\{c_j\})) \sum c_j / \sum c_j \mu_j \quad (13)$$

В комбинации (13) выражение для $n_{\text{крит}}$ отражает тот факт, что и $n_{\text{крит}}$ зависит от соотношения концентрации осмотиков в растворе, но не есть простое среднее по отдельным составляющим, т.е.

$$n_{\text{крит}}(\{c_j\}) \neq \sum c_j / \sum c_j \mu_j$$

(в частности, потому, что вязкость раствора, получаемого при сливании нескольких других растворов, в общем случае <из-за возможности появления сложных образований растворимых молекул разных веществ> не равна средней вязкости сливаемых растворов).

Характерное $n_{\text{крит}}$ дают данные по прорастанию семян <исходно находящихся в воздушно-сухом состоянии>, когда происходит естественный переход через критическое для осуществления физиологических процессов содержание воды в семенах. Такие данные по возможности осуществления различных процессов в зависимости от содержания воды в семенах дают еще одну демонстрацию критической S-образной зависимости скорости физиологических процессов от содержания воды. Например, по данным работы [Обручева, Антипова, 1997] для дыхания и синтеза полисом критично содержание воды около 50% (при меньшем содержании идут только физико-химические процессы).

Если, следуя этим данным, принять, что количество осмотика в литре объема (т.е. примерно в килограмме массы) активно функционирующей с физиологической точки зрения среды не более 500 г, то получим, что <при М.м. осмотика не менее 120 Да как в таблице> предельно низкое значение водного потенциала соответствует концентрации осмотика 4М, т.е. составляет –90 атм. Для сравнения отметим, что для растений в засушливых местообитаниях вполне обычна адаптация к значению водного потенциала до –60 атм <например, для вечнозеленого кустарника *Larrea divaricata* по данным [Mooney et al, 1978]> и ниже <особенно если выражено также и засоление, пример — данные [Smith et al., 1989]>.

Естественно предположить, что описываемый вариант реакции с адаптацией до –90 атм является одним из наиболее эффективных среди возможных <для высших растений> вариантов адаптации к низкому водному потенциалу, т.к. взятое для оценки значение молекулярной массы осмотика из таблицы и принятое критичное содержание воды в растительной ткани относятся к объектам и ситуациям, для которых идеальная осмотическая адаптация наиболее актуальна и востребована в нормальном для этих объектов физиологическом режиме.

Таким образом, можно ожидать, что для «лучших» осмотиков комбинация (13) равна 0,5/120 г.

Отметим, что рациональное использование «хороших» осмотиков предполагает возможность обойтись весьма небольшими их количествами, т.е. использовать «хорошие» осмотики весьма экономно, накапливая их только в зонах активно происходящих физиологических процессов. И наоборот, использование «хороших» осмотиков не требуется в клеточных компартментах, где процессы происходят не столь активно. Таким компартментом, прежде всего, является вакуоль как составляющая большую часть объема клетки и при этом относительно инертная ее часть, в которой могут быть использованы «худшие» осмотики, в т.ч. неорганические ионы и отходы жизнедеятельности в виде органических молекул или их низкомолекулярных производных. Описываемая возможность объясняет то обстоятельство, что абсолютные количества веществ, предположительно используемых для осмотической адаптации и перечисленных в таблице (в частности, наиболее часто обнаруживаемых — пролина и глицинбетаина), оказываются невелики по сравнению с общей сухой массой тканей растения (хотя на порядки превосходят таковое в сравнении с отсутствием засоления). И наоборот, неэкономное использование «хорошего» осмотика (синтез его в больших количествах, чем необходимо для осуществления процессов в активно функционирующих компартментах клетки) можно рассматривать как фактор несовершенства системы осмотической адаптации.

Естественно ожидать, что менее совершенная система осмотической адаптации будет характерна для объектов и ситуаций, для которых долговременная и однозначно ориентированная на преодоление ограничений в связи с водным режимом стратегия не является насущно необходимой (т.е. если достижение предельных возможностей осмотической адаптации не является необходимым условием для нормального физиологического развития). В частности, можно ожидать, что заведомо не самой эффективной с точки зрения предельных возможностей механизма осмотической адаптации будет реакция на кратковременно действующий водный дефицит.

А именно, ожидаемая реакция при кратковременной осмотической адаптации состоит в мобилизации наиболее доступного, но не самого подходящего для обеспечения физиологических процессов <в долговременном аспекте> осмотика, который обеспечивает только текущий водный баланс. Долговременная реакция состоит в замене исходно наиболее доступного осмотика на более подходящий специально синтезируемый осмотик.

Как распространенный вариант кратковременной осмотической адаптации можно представить адаптацию к изменению водного режима при обычной картине суточного изменения условий. Осмотическая адаптация нужна в середине дня, когда дефицит паров воды в воздухе достигает максимального значения.

В этом случае для адаптации целесообразно использование низкомолекулярных продуктов фотосинтеза, несмотря на то, что гексозы и тем более сахароза имеют плохие осмотические свойства по всем показателям. Молекулярная масса этих соединений относительно велика. Их электростатическая конфигурация очень активна. А их синтез из-за больших затрат энергии нежелателен не только с экономической, но и с экологической точки зрения, т.к. важно, чтобы используемые соединения были менее привлекательны для травоядных.

Тем не менее, при использовании сахаров осмотическую адаптацию можно обеспечить автоматически как побочный результат фотосинтеза почти без дополнительных затрат. Ассимиляты в любом случае рационально накапливать в листе, чтобы было чем загрузить систему флоэмного транспорта ночью. Поэтому днем, когда возникает потребность в осмотической адаптации, а избыток ассимилятов в листе уже имеется, не держать этот избыток в форме крахмала даже выгоднее — не придется затрачивать энергию в цикле синтез/гидролиз крахмала.

Суть изменений, происходящих при долговременной ОА можно представить как переход от исходного состава высокомолекулярных и низкомолекулярных составляющих к конечному, при котором с увеличением количества осмотиков в единице объема происходит пропорциональное уменьшение количества всех составляющих, обеспечивающих отдельные микроскопические этапы физиологических процессов. Общее количество вещества в единице объема

при заданной плотности ограничено (см. выше), поэтому должно происходить уменьшение количества не только низкомолекулярных <вносящих наибольший вклад в осмотическое давление>, но высокомолекулярных составляющих.

Для описания такого изменения удобно ввести общий для этих составляющих масштабный коэффициент f_m : в силу приближенной стехиометрии превращений и экономической целесообразности (п.2.3–4) естественно ожидать, что примерно пропорционально f_m будут изменяться максимальные и действующие скорости всех процессов.

Предельное значение масштабного коэффициента линейно уменьшается с увеличением количества осмотиков. В силу экономической целесообразности следует ожидать, что наблюдаемое значение f_m будет близко к предельно возможному при заданном количестве осмотиков. Учитывая линейную связь количества осмотиков с водным потенциалом, ожидаемую связь значения f_m с регистрируемым значением водного потенциала листа можно представить в виде:

$$f_m/f_{m0} + a |\psi_l| = 1, \quad (14)$$

где значение f_{m0} дает предельно возможное (максимальное) значение f_m в отсутствии осмотических ограничений, а коэффициент $a = 1/\pi_{\text{крит}}$ зависит от типа осмотиков (их задерживающих свойств, выражаемых в общем случае соотношением (13)). Для «худшего» осмотика больше значение a <т.е. при меньшем $|\psi_l|$ происходит большее вытеснение физиологических процессов>, а «лучший» осмотик отличается от «худших» тем, что вытесняет другие составляющие в наименьшей степени.

Таким образом, независимо от того, насколько совершенна используемая система осмотической адаптации, любые используемые для осмотической адаптации вещества (осмотики) вытесняют другие составляющие из полезного объема. Иными словами, рассматриваемую гипотетическую модель осмотической адаптации можно было бы назвать моделью инертного вытеснения, имея в виду, что присутствие используемых при осмотической адаптации веществ означает вытеснение других клеточных составляющих, непосредственно участвующих в физиологических процессах.

Формально выражение (14) действительно позволяет описать инертное вытеснение (тогда $\pi_{\text{крит}}$ почти не зависит от типа осмотиков, т.е. при описании действия различных осмотиков можно игнорировать зависимость $\pi_{\text{крит}}(\{c_j\})$ и использовать типовое n), но фактически возможности применения этого выражения шире. Такое же по виду выражение опишет и ожидаемый результат адаптации при любом другом неспецифическом <как оказываемое на все или многие процессы> деструктивным действии, лишь бы кооперативным был эффект этого действия и механизм адаптации к нему.

Например, кооперативным деструктивным эффектом является действие некоторых неорганических ионов на структуру макромолекул. Таково, в частности, действие, приводящее к изменению пространственной структуры ферментов, и как следствие, потере (или заметному уменьшению) проявляемой ими каталитической активности. Тогда будем наблюдать аналогичную критическую S-образную зависимость активности ферментов от водного потенциала, линейно связанного с концентрацией ионов. Возможный кооперативный механизм адаптации к такому деструктивному действию состоит в появлении частиц, образующих комплексы с ионами. Другой вариант — появление частиц, образующих комплексы с ферментами и предохраняющими их от связывания с ионами. И в том, и в другом случае будут выражены линейные ограничения активности в связи с водным потенциалом.

Кроме того, выражение (14) опишет также кооперативное деструктивное действие в том случае, если какой-либо механизм адаптации к нему не действует, например, не активирован, как в случае, описанном на рисунке 6 для неадаптированных к водному дефициту растений. Спад в критической области происходит почти линейно, а поэтому выражение вида (14) вполне подходит для его описания.

Поэтому выражаемое уравнением (14) предположение следует определить шире — как модель неспецифического кооперативного действия. При более широкой трактовке $\pi_{\text{крит}}$ может существенно отличаться от характерного, наблюдаемого только при инертном вытеснении. А именно, значение $\pi_{\text{крит}}$ должно быть больше характерного при инертном вытеснении,

т.к. по сути дела речь идет о выполнении более чем одного соотношения вида (14), которые вместе эквивалентны одному, выражающему самое жесткое ограничение. Например, рассмотренное выше кооперативное действие ионов на структуру макромолекул возможно наблюдать через уменьшение скорости физиологических процессов только в том случае, когда ему соответствует большее ψ крит по сравнению с характерным без такого действия — в противном случае процессы прекратятся при меньшем ψ из-за недостатка собственно водной среды.

Согласование с предшествующими этапами экономического описания

Описание ограничений в связи с осмотической адаптацией можно отнести к любой ткани и органу растения, но наиболее актуальны такие ограничения по отношению к листу как активно транспирирующему органу и по отношению к фотосинтезу как основному физиологическому процессу в листе, к тому же сопряженному с транспирацией. Поэтому утверждения об осмотической адаптации наиболее естественно формулировать и проверять в связи с фотосинтезом.

Имеющиеся данные по влиянию на фотосинтез факторов, различным образом связанных с водным режимом, значительно менее однозначны, чем уже рассмотренные данные по устьичной регуляции фотосинтеза или данные по регуляции соотношения максимальных скоростей световых и темновых этапов фотосинтеза. В связи с водным режимом наблюдается существенно более сложная картина в сравнении с представленной в пп.5–6 и приложении С, когда при действии какого-либо одного фактора (при том, что общее число рассмотренных факторов было весьма велико) качественно реакции вполне однозначны. Например, при рассмотрении кратковременных эффектов во всех случаях при увеличении Δw наблюдается уменьшение c_i , при увеличении s_a — увеличение c_i и т.д.; при долговременном увеличении интенсивности освещения I во всех случаях поднимается плато световой кривой, при увеличении s_a начальный наклон углекислотной кривой уменьшается и т.д.

Такой однозначности реакций нет при действии водного дефицита или какого-либо другого фактора, требующего изменений с точки зрения осмотической адаптации — прежде всего засоления. Можно наблюдать самые разнообразные реакции для тех же воспроизводимых характеристик, которые изменяются вполне однозначно при действии перечисленных выше факторов. Разнообразие демонстрируют даже данные совсем небольшой совокупности цитируемых ниже работ, а не сотен работ, описывающих гораздо более однозначную реакцию для многочисленных факторов, рассмотренных в пп.5–6 и приложении С.

А именно, при действии водного дефицита <определяемого через изменение водного потенциала листа ψ_l > и/или засоления значение c_i может уменьшаться (весьма яркий пример — данные [Brodribb, 1996]), оставаться примерно постоянным [Mooney et al., 1977], увеличиваться [Rensburg, Kruger, 1993]. Начальный наклон углекислотной кривой может падать [Mooney et al., 1977; Matthews, Boyer, 1984; Ball, Farquhar, 1984a; Rensburg, Kruger, 1993], оставаться неизменным [Brodribb, 1996; Ball, Farquhar, 1984b] (или даже несколько увеличиваться [Matthews, Boyer, 1984]), причем даже по данным для одного и того же вида [Matthews, Boyer, 1984; Ball, Farquhar, 1984a,b]. Квантовый выход фотосинтеза и эффективность электронного транспорта могут уменьшаться или оставаться постоянными [Mooney et al., 1977; Matthews, Boyer, 1984]. Значение УКП может увеличиваться [Rensburg, Kruger, 1993] или оставаться постоянным (причем последнее возможно даже в условиях, когда уже явно выражена деструкция физиологических процессов (как для *Aegiceras corniculatum* по данным [Ball, Farquhar, 1984a])). В некоторых случаях при действии осмотических ограничений происходит явное изменение параметров сопряжения при интеграции световых и темновых процессов фотосинтеза — усиливается жесткость углекислотных кривых [Ball, Farquhar, 1984a].

Область значений ψ_l , в которой происходят наиболее существенные изменения текущего значения скорости ассимиляции и перечисленных характеристик, весьма различается у разных объектов и даже одного и того же объекта в зависимости от преадаптации [Matthews, Boyer, 1984 (см. Рис.6); Plaut, Federman, 1991; Mooney et al., 1977]. Причем в то же самое время в некоторых случаях наблюдается сходство реакций для весьма различающихся объектов с точки зрения актуальности для них проблемы осмотической адаптации. Например, ниже дано срав-

нение данных для таких разных видов, как вид *Larrea divaricata* при экстремальных условиях водного дефицита в естественном для этого вида местообитании в Долине смерти (Калифорния, США) и культурный вид *Heliathus annuus* (подсолнечник), выращиваемый в условиях гораздо более благоприятного водного режима.

Интересно, что все это разнообразие реакций, по-видимому, полностью согласуется с предшествующими этапами оптимизационного описания, если выражать ограничения при осмотической адаптации <в связи с необходимостью обеспечить неотрицательный водный баланс листа> соотношением вида (14) или любым аналогичным способом, подразумевающим критическую зависимость от водного потенциала. В этом смысле проводимый ниже анализ имеющихся фактов подтверждает, прежде всего, правильность предшествующего оптимизационного описания, а не гипотезу о <<вытесняющем>> или аналогичном с точки зрения количественного описания деструктивном кооперативном неспецифическом> механизме осмотической адаптации. Проводимый анализ не является прямым доказательством точности формулы (14) как способа описания ограничений в связи с осмотической адаптацией.

Вывод о согласовании с предшествующими этапами оптимизационного описания следует из применения полученных оптимизационных соотношений в естественной интерпретации, рассматривая действие водного дефицита как влияние ψ_l на параметры в оптимизационных соотношениях. В первую очередь представляют интерес не слишком кратковременные воздействия (такowymi являются засуха и засоление при их естественном развитии, а кратковременная реакция на водный дефицит в воздухе рассмотрена далее в п.7.1.3). Тогда успевают произойти перестройка всех процессов, и можно пользоваться оптимизационными соотношениями в полном объеме, в частности, уравнениями (8) — (9) для описания интеграции световых и темновых реакций фотосинтеза. Для оценки c_i вместо более общего уравнения (10) удобно использовать более простое выражение (С.8), которое было получено в модели устьичной регуляции фотосинтеза.

Из оптимизационных соотношений следует:

– пока ограничения в связи с водным дефицитом выражены слабо (рабочая точка находится на верхнем плато кривой $A(\psi_l)$ — см. рис.6), водный дефицит означает увеличение удельных затрат αw при неизменных затратах на фотосинтез (α_s и α_J); оптимизационное соотношение в упрощенной форме (С.8) или в более общем (10) предсказывает действительно наблюдаемое во всех случаях (пока водный дефицит не критичен) уменьшение c_i ;

– с вытеснением фотосинтеза или его деструкцией в результате неспецифического кооперативно воздействия <предсказываемых уравнением (14) или любым аналогичным> удельные затраты на фотосинтез возрастают, причем особенно быстро при приближении к критическому значению ψ_l . В пределе приближения к критическому значению ψ_l удельные затраты на фотосинтез формально становятся сколь угодно велики, тогда как удельные затраты αw возрастают, но не столь быстро и в любом случае конечны. Отсюда вытекает необходимость в смене тенденции с убывания c_i к возрастанию, которая также обычно проявляется во всех случаях на последних стадиях развития водного дефицита перед окончательной деструкцией фотосинтетического аппарата и гибелью листа. Тенденция к росту c_i должна быть выражена тем более, если с усилением водного дефицита (при все более отрицательных ψ_l) увеличивается УКП <как, например, наблюдаем для табака по данным [Rensburg, Kruger, 1993]>.

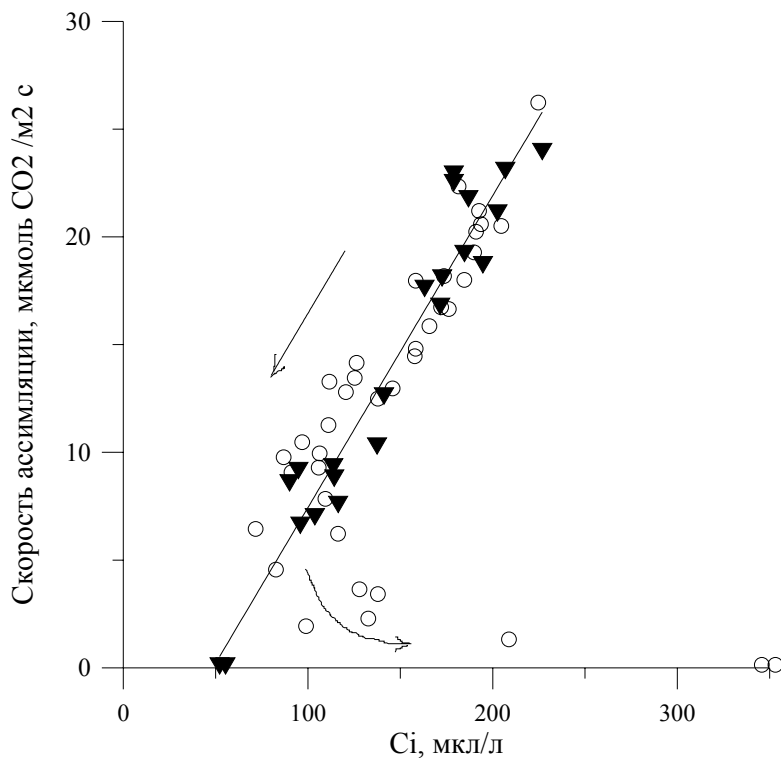


Рисунок 7 (сохранение наклона углекислотной кривой — технически модифицированный рисунок из работы [Brodribb, 1996]). Связь скорости ассимиляции (A) и концентрации CO_2 в межклетниках (c_i) для *Podocarpus lawrencii*: \circ — в случае действия водного дефицита при поддержании постоянной внешней $[\text{CO}_2]$ ($c_a = 360$ мкл/л, стрелки показывают тенденцию изменения c_i с усилением водного дефицита); \blacktriangledown — в благоприятных условиях при изменении c_a (коэффициент корреляции для указанной линейной регрессии $r = 0.935$).

Данные в процитированных выше работах полностью подтверждают описанную основную тенденцию. Наиболее ярко все <выделенные> фазы реакции на водный дефицит демонстрирует рисунок 7. Есть основания ожидать, что для этих и других случаев удастся установить не только качественное, но и количественное соответствие оптимизационному описанию на предшествующих этапах, т.к. такое согласование прямо или косвенно подтверждает сопоставление различного рода данных, приведенных в этих работах.

Так, в работе [Matthews, Boyer, 1984] для растений подсолнечника, адаптированных и неадаптированных к водному дефициту, в первом случае (для адаптированных) эффективность электронного транспорта не изменялась существенно в значительно более широком диапазоне ψ_l , чем для неадаптированных (примерно до -15 бар в сравнении с -7 бар). Поэтому нет оснований считать, что в этом диапазоне происходило изменение удельных затрат на фотосинтез. Таким образом, с оптимизационными соотношениями полностью согласуется тот факт, что при значении ψ_l из этого диапазона наклон углекислотной кривой и уровень ее плато не уменьшаются.

Во втором случае (при исследовании реакции неадаптированных растений) в том же диапазоне ψ_l наблюдалось падение эффективности электронного транспорта, т.е. удельные затраты на фотосинтез (прежде всего, αJ) неизбежно возрастали. При этом разовые затраты Q_0 следует считать постоянными. Статические затраты q_0 к моменту достижения листом зрелости уже в основном сделаны и не зависят от последующего воздействия. Нет также оснований считать, что изменилось время функциональной активности листа τ . В частности, нет кинетического эффекта типа накопления соли в листе и ее быстро усиливающегося деструктивного влияния на фотосинтез как при действии даже слабого засоления на неустойчивые к соли виды. Таким образом, действие водного дефицита следует интерпретировать как увеличение отношения $\alpha J/Q_0$, при котором целесообразно наблюдаемое уменьшение всех скоростей — мак-

симальной скорости J_m (понижения плато углекислотной кривой), скорости карбоксилирования v_c (о карбоксилировании и изменении v_m будет сказано ниже отдельно) и действующей скорости A . Значительное отличие в сравнении с адаптированными растениями вполне объяснимо также и тем, что для неадаптированных растений механизм осмотической адаптации предположительно менее совершенен, что выражается в том, что он <в соответствии с уравнением (14) или ему подобным> сильнее «вытесняет» все остальные механизмы, т.е. прежде всего, фотосинтез.

Аналогично по данным [Mooney et al., 1977] для *Larrea divaricata* при выращивании в лаборатории квантовый выход фотосинтеза падает. Для сравнения гораздо более быстрое падение квантового выхода наблюдалось и в случае неадаптированных растений подсолнечника <в рассматриваемом при сопоставлении с адаптированными растениями диапазоне значений ψ_l >. Поэтому наблюдаемое в этом случае падение J_m , v_c и A также находится в полном соответствии с экономической целесообразностью. Интересно, что для этого же вида в естественном местообитании квантовый выход не падает даже при $\psi_l = -50$ бар. Исходя из этих данных, можно в соответствии с той же экономической целесообразностью предположить (данные в цитируемой работе проверить такое предположение не позволяют), что действующее значение A при том же ψ_l (пока квантовый выход не изменяется) будет изменяться очень слабо как результат первой фазы реакции на водный дефицит — уменьшения c_i .

Применительно к первой фазе реакции на водный дефицит можно сделать еще одно общее предположение. А именно, в рамках неспецифического кооперативного действия в связи с <осмотической> адаптацией в водном дефиците можно ожидать изменения соотношения между удельными затратами на карбоксилирование и удельными затратами на другие процессы при фотосинтезе. В благоприятных условиях, когда водный дефицит не проявляется, выделения с экономической точки зрения одной реакции карбоксилирования из множества других вполне обосновано. Осуществление этой одной реакции <карбоксилирования> сравнимо по затратам со всеми реакциями электронного транспорта — в силу того, что соответствующий фермент РДФК имеет большую М.м. 550 кДа (на порядок больше характерной 30 кДа) и при этом низкую производительность (на порядок меньше характерной). Но с осмотической точки зрения оснований для аналогичного особого выделения карбоксилирования нет — вклад низкомолекулярных участников этой реакции значителен не более, чем для любой другой ферментативной реакции. Вклад высокомолекулярных образований и самой РДФК в осмотическое давление тем более незначителен. Наличие РДФК и других крупных макромолекулярных агрегатов (полисом, клеточных стенок и т.п.) следует представить как уменьшение эффективного объема водной фазы путем вычитания объема этих агрегатов.

Таким образом, с усилением водного дефицита и усилением значимости осмотического фактора экономическая значимость карбоксилирования в сравнении с другими реакциями и

процессами предположительно будет уменьшаться. В терминах удельных затрат такой гипотетический результат действия водного дефицита следует определить как более медленное увеличение затрат на карбоксилирование в сравнении с увеличением удельных затратами на обеспечение других этапов фотосинтеза.

Если предположение о дифференциальном влиянии водного дефицита на карбоксилирование в сравнении с другими процессами справедливо, то экономически целесообразную реакцию на первую фазу водного дефицита должно выражать примерно пропорциональное уменьшение максимальных скоростей всех основных этапов фотосинтеза, но не максимальной скорости карбоксилирования v_m . Уменьшение последней в сравнении с другими максимальными скоростями должно происходить значительно медленнее или отсутствовать.

Именно такое ожидаемое изменение соотношения максимальных скоростей будет, во-первых, соответствовать предполагаемому характеру изменения соотношения удельных затрат. Во-вторых, тем самым будет учтено также, что при первой фазе реакции на водный дефицит целесообразно связанное с необходимостью большей экономии водных ресурсов уменьшение c_i , которое и при постоянном значении v_m означает уменьшение действующей скорости карбоксилирования v_s . Согласование скорости карбоксилирования с уменьшением скоростей других процессов (электронного транспорта, совокупности реакций цикла Кальвина, активного или активированного транспорта CO_2 к местам карбоксилирования и ассимилятов к местам загрузки) отчасти происходит в результате уменьшения c_i и без уменьшения v_m .

Если же согласование скоростей произойдет другим способом, например, за счет уменьшения значения v_m при постоянном значении c_i , то требуемый более экономичный расход воды достигнут не будет, и не будет рационально использовано предполагаемое относительное уменьшение экономической значимости карбоксилирования.

Таким образом, в модели интеграции карбоксилирования с другими процессами можно считать, что необходимость уменьшения максимальных скоростей при осмотической адаптации <описываемая формулой (14) как изменение общего масштаба процессов f_m > относится не к карбоксилированию, а к другим процессам. Для интеграции процессов при фотосинтезе такое утверждение конкретизирует необходимость в уменьшении общего масштаба происходящих процессов при любом способе осмотической адаптации — общую тенденцию к вытеснению механизмом осмотической адаптации всех других механизмов из активного объема, выражаемую формулой (14) или другой аналогичной.

В этом смысле выражаемые формулой (14) ограничения относятся к значениям действующих и максимальных скоростей в расчете на единицу активно функционирующего объема. Однако расчет на единицу активно функционирующего объема очень сложно осуществить практически, т.к. активная зона занимает заведомо меньшую часть объема фотосинтезирующей клетки (большую часть занимает относительно инертная вакуоль), а лист, в свою очередь, имеет сложную архитектуру как совокупность клеток.

Если бы можно было измерять скорости в расчете на единицу активно функционирующего объема, то тогда можно было бы путем прямых измерений устанавливать ограничения при осмотической адаптации, выражая их в виде формулы, подобной формуле (14). В частности, правильность формулы (14) можно было бы проверить непосредственно, поскольку все величины, входящие в (14), определены как независимые и в принципе их можно измерить независимо. Величины f_m и ψ можно было бы измерить как текущие значения скорости интересующего физиологического процесса и водного потенциала, f_{m0} — как предельное значение f_m в отсутствии осмотических ограничений, $\lambda_{\text{крит}}$ — как предельное <при котором f_m падает до нуля> для используемого осмотика или композиции осмотиков.

Однако скорости в расчете на единицу активного объема практически недоступны для прямых измерений, зато удастся точно измерить значения скоростей в расчете на единицу проективной площади листа, а поэтому важно понимать, как ограничение (14) можно связать со значениями скоростей, измеряемыми на единицу площади.

Прежде всего, важно понимать, что уменьшение общего масштаба скоростей, рассчитанных на единицу площади, не является <физически> неизбежным следствием вытеснения меха-

низмом осмотической адаптации других механизмов из активного объема. Физически возможно даже увеличение масштаба скоростей, рассчитанных на единицу площади, за счет многократного увеличения активного объема, приходящегося на единицу площади листа.

Причем при таком многократном увеличении в принципе не является неизбежным увеличение измеряемой толщины листа, поскольку мал вклад активного объема в объем клетки, а в силу значительного объема воздушных полостей в листе суммарный объем клеток существенно меньше объема листа, определяемого как произведение проективной площади листа на его толщину.

В терминах экономических характеристик уменьшение эффективности в единице активного объема можно компенсировать за счет многократного увеличения затрат на единицу площади. Иными словами, падение эффективности в расчете на фотосинтезирующую единицу компенсирует <более быстрое> увеличение количества отдельных составляющих в составе фотосинтезирующих единиц и количества фотосинтезирующих единиц в целом на единицу площади.

Но такое компенсирующее изменение было бы заметно как многократное увеличение содержания белков и других составляющих фотосинтезирующих единиц на единицу площади. Обычно такого увеличения не наблюдают и это вполне объяснимо.

Экономическая целесообразность аналогичной, относительно консервативной, реакции уже обсуждалась применительно к реакции на изменение интенсивности освещения при выращивании (см. п.6.3.3). Наблюдаемая слабая восприимчивость максимальных скоростей к интенсивности освещения I <изменение масштаба скоростей медленнее, чем пропорционально корню квадратному из I > полностью соответствует целесообразной в соответствии с оптимизационными соотношениями (8) — (9).

Таким образом, вполне естественно распространить применение формулы (14) или аналогичной ей для расчета скоростей на единицу площади. В случае применения по отношению к скоростям, рассчитываемым на единицу площади, формула (14) приобретает смысл оптимизационного соотношения как выражение представления об экономической целесообразности.

Как способ выражения ограничений для скоростей, рассчитываемых на единицу площади, формула (14) <а следовательно, и любое основанное на ней утверждение> имеет приближенный характер с учетом того, что происходит некоторое изменение количества составляющих фотосинтезирующих единиц на единицу площади. Как правило, регистрируют изменения содержания белка и т.п. изменения количеств составляющих, измеряемые десятками процентов. Приближенные утверждения, получаемые при применении (14), можно уточнить при наличии соответствующих данных.

В частности, сделанный выше вывод о постоянстве значения v_m для первой фазы реакции на водный дефицит будет справедлив при обычном способе расчета величины v_m на единицу площади. Наиболее яркая иллюстрация постоянства начального наклона углекислотной кривой в широком диапазоне изменения функционального значения c_i (сдвига рабочей точки

при уменьшении водного потенциала листа до -25 бар) представлена на рисунке 7. Описываемая реакция постоянства начального наклона почти вплоть до сдвига рабочей точки к УКП — это крайний случай. Уменьшение начального наклона (которое вполне целесообразно, если происходит увеличение удельных затрат на карбоксилирование) обычно наблюдают задолго до приближения к УКП.

Другой универсальный вывод следует из (14) при описании всех фаз реакции на водный дефицит, если распространить применение этой формулы по отношению к скоростям, рассчитываемым на единицу площади. Это вывод о линейной связи водного потенциала листа с общим масштабом наблюдаемых действующих и максимальных скоростей.

Интересно, что многочисленные данные подтверждают такой вывод. В частности, вывод о приближенно линейной связи действующих скоростей и ψ_l позволяют проверить данные, представленные в некоторых из цитируемых выше работ [Mooney et al., 1977; Plaut, Federman, 1991; Rensburg, Kruger, 1993; Brodrigg, 1996]. Приближенная линейность действительно наблюдается, причем в последней из этих работ подтверждение линейной связи дано в своеобразной косвенной форме. А именно, с одной стороны, продемонстрировано сохранение наклона углекислотной кривой в широком диапазоне значений и последующее увеличение c_i с усилением водного дефицита (Рис.7). Таким образом, минимально функциональное значение c_i имеет смысл нижней граничной точки на линейном участке углекислотной кривой с сохраняющимся наклоном. С другой стороны, неявно показано также подобие углекислотных кривых у исследованных видов. О подобии говорит приводимый выбор близких наблюдаемых рабочих значений c_i в благоприятных условиях и близость значений УКП для всех СЗ-видов в этих условиях. С учетом подобия минимальное функциональное c_i линейно связано с действующей скоростью фотосинтеза. Следовательно, косвенным подтверждением линейной связи между действующей скоростью фотосинтеза и ψ_l является полученная линейная связь минимально функционального c_i и ψ_l (Рис.8).

В общем случае разнообразие реакций на водный дефицит <в связи с фотосинтезом> определяют особенности осмотических систем <фактор a >, критические значения ψ_l <фактор $l_{крит}$ > для совокупности физиологических процессов и каждого из процессов по отдельности <а подробнее, зависимость удельных затрат $\alpha c(\psi_l)$ и $\alpha J(\psi_l)$ >, а также варианты жизненных стратегий <фактор τ и связанная с ним величина Q_0 >. Для любого объекта перечисленные характеристики следует считать заданными (их можно установить независимо), а зная их, можно предсказать экономически целесообразную реакцию на водный дефицит для конкретного объекта.

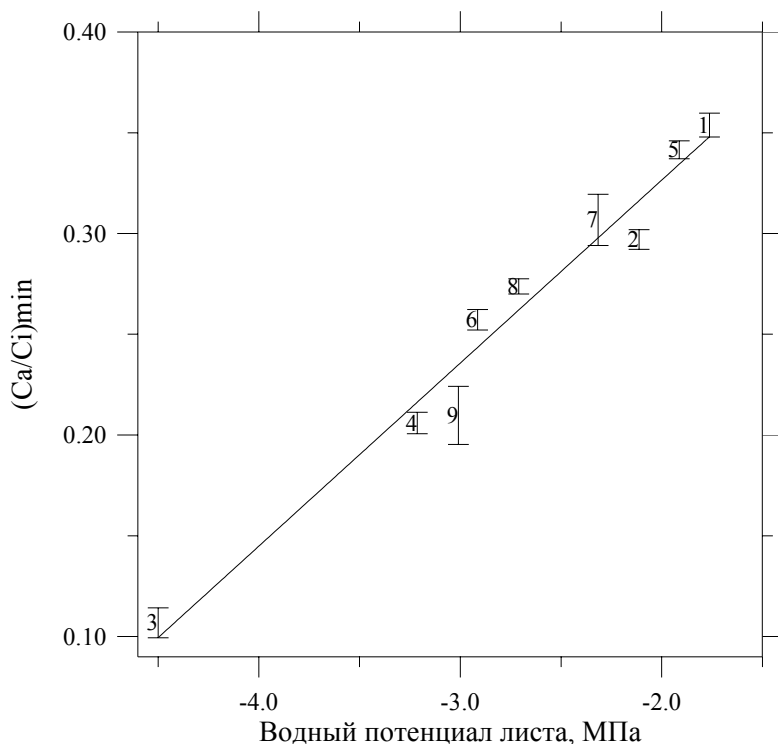


Рисунок 8. <Линейная> связь минимального функционального c_i (представленного в виде отношения c_i/c_a , где c_a близко к обычному атмосферному значению) и водного потенциала при этом c_i для 9 видов хвойных (показана линейная регрессия, коэффициент корреляции 0.976): 1 — *Acropyle pancheri*, 2 — *Athrotaxis selaginoides*, 3 — *Actinostrobus acuminatus*, 4 — *Callitris rhomboidea*, 5 — *Dacrycarpus dacrydioides*, 6 — *Diselma archerii*, 7 — *Lagarostrobos franklinii*, 8 — *Microstrobos niphophilus*, 9 — *Podocarpus lawrencii*.

Полезными оказываются не только прямые измерения входящих в оптимизационные соотношения (8) — (10) величин <в параметрической зависимости от ψ_l > (а величины $\alpha c(\psi_l)$ и $\alpha J(\psi_l)$ достаточно сложно измерить непосредственно), но и измерения других обычно наблюдаемых <более доступных> величин. Некоторые оценки типа неравенств по отношению к удельным затратам следуют из измерения эффективности электронного транспорта и квантового выхода фотосинтеза. Интерпретация данных этого рода уже была использована выше при сравнении данных для *Larrea divaricata* и *Heliathus annuus*. Прямым показанием увеличения затрат на карбоксилирование является рост УКП с усилением водного дефицита. Косвенным индикатором увеличения затрат на карбоксилирование является уменьшение наблюдаемой производительности на единицу массы РДФК — естественно предположить примерную пропорциональность между этими величинами. Еще более косвенно об увеличении <динамических> затрат αc и αJ свидетельствует увеличение общей массы белка на единицу площади, еще более косвенно — сухого веса, хлорофилла и т.п. Прямое показание увеличения затрат Q_0 — сокращение времени функциональной активности листа τ , например, в результате деструкции при водном дефиците или накопления соли в листьях неустойчивых к соли растений.

Действующее значение водного потенциала является важнейшей характеристикой <интенсивно> транспирирующей ткани в силу предполагаемой прямой связи <в трактовке линейного вытеснения или шире — линейного эффекта кооперативного действия> водного потенциала листа со скоростями физиологических процессов. Наблюдение за изменением

водного потенциала в рабочем режиме при различных воздействиях значительно облегчает процедуру реконструкции затрат, существенных с точки зрения водного режима. Зная выбор действующего значения ψ_1 и предполагая, что этот выбор рационален, можно простейшим способом реконструировать экономические характеристики, а если таковые уже известны — предсказать ожидаемые изменения ненаблюдаемых характеристик.

7.1.2. Поглощение воды в корне

Поглощение воды в корне сопряжено с поступлением или наоборот, ограничением поступления в растение других веществ из почвенного раствора. По аналогии с сопряжением транспорта воды и транспирации в листе можно предположить, что сопротивление для транспорта воды пропорционально увеличивается с увеличением <сопротивления> барьера перед поступлением нежелательных веществ. Обычно это некоторые соли, точнее ионы, получаемые при их растворении, ограничить проникновение которых намного труднее, чем проникновение веществ с большей молекулярной массой. Коэффициенты пропорциональности, связывающие проникновение в растение различных веществ неизвестны. Их можно попробовать рассчитать теоретически, зная водный (в т.ч. осмотический) статус почвенного раствора, измеряя результирующее накопление соли и других низкомолекулярных веществ в растении и оценивая удельные затраты на транспорт воды αw в соответствии с выбором рабочей точки на углекислотной кривой (формула (3), см. п.5).

Если поступление нежелательных веществ (в дальнейшем будем говорить о соли) с током воды не ограничивать, то со временем их количество будет увеличиваться во всех транспирирующих органах растения (вода испаряется, соль накапливается). Прежде всего, накопление соли будет происходить в листе, т.к. через него происходит наиболее интенсивный транспирационный поток из-за сопряжения фотосинтеза с транспирацией. Следствием накопления соли будет увеличение осмотического давления и снижение водного потенциала листа. При этом из-за худших свойств ионов в сравнении с другими осмотиками, обнаруживаемыми при адаптации растения к водному стрессу и засолению (см. выше) для осуществления физиологических процессов будет критично не 50%, а более высокое содержание воды. Эффект накопления имеет кинетический характер. Скорость накопления пропорциональна интенсивности транспирации. Пропорционально транспирации будут уменьшаться время функциональной активности листа τ и увеличиваться эффективные затраты Q_0 (п.6.3.2). В силу этого при достаточно высокой концентрации соли в почвенном растворе целесообразно ограничивать поступление соли в растение при любой стратегии его адаптации к засолению, в том числе при соленакоплении и солевыделении.

С точки зрения затрат наиболее рационален осмотический механизм, при котором происходит пассивное поступление воды по градиенту водного потенциала, обеспечиваемое градиентом осмотического давления. В этом случае затраты в основном разовые, т.е. статические. Осмотическая адаптация экономически необременительна [Munns, Termaat, 1986]. На этапе поступления через входное сопротивление R_{in} можно ожидать, что затраты примерно пропорциональны R_{in} (интерпретация: набор последовательных фильтров, затраты пропорциональны их числу — чем больше фильтров, тем больше ограничено поступление соли с потоком воды).

Обсуждают также вариант поступления воды за счет действия механизма типа водной помпы [Кундт, Робник, 1998]. Можно оценить максимально приемлемые затраты с точки зрения расхода АТФ. В благоприятных условиях потеря около 1200 молекул воды сопровождает ассимиляцию одной молекулы CO_2 (в последствии гидролиз полученного 6-углеродного сахара даст 38 молекул АТФ).

В тех же условиях характерная доля затрат на транспорт воды составляет 20% от затрат $Q_c + Q_j$ при коэффициенте воспроизводства около 5 (см. оценки удельных затрат в Приложении D). Отсюда следует, что все затраты на транспорт одной молекулы воды составляют 1/1000 молекулы АТФ, тем более не могут превосходить этой величины прямые затраты на любом из этапов (т.е. затрата молекулы АТФ допустима, если в результате обеспечивается поглощение многих сотен молекул воды).

При работе активного механизма поглощения типа помпы нет оснований ожидать, что произойдет уменьшение статических затрат типа q_0 по сравнению с регулируемым осмотическим механизмом (поскольку нужно сформировать такое же транспортное русло). Более того, из-за необходимости дополнительно сформировать все составные части активного механизма, скорее всего, статические затраты даже возрастут. Несмотря на это, теоретически возможно некоторое уменьшение эффективных затрат $Q_0 = q_0/\tau$ за счет увеличения скорости потока воды по тому же транспортному руслу. Однако в Q_0 есть составляющие, которые не зависят от скорости водного тока. Например, время τ , за которое накапливается соль в клеточных стенках и выйдет из строя соответствующий элемент системы водного транспорта (типа фильтра, который нужен на входе в растение и перед поступлением в клетки транспирирующей ткани), не зависит от скорости водного тока, а зависит лишь от интеграла скорости за все время функционирования этого элемента. Поэтому не будет зависеть от скорости и соответствующая часть затрат q/τ , где q — разовые затраты на формирование элемента. Кроме того, увеличение скорости транспирации не имеет смысла при ограниченных водных ресурсах в почве. Наоборот, в этом случае ресурсы заканчиваются быстрее.

Поэтому эффективные статические затраты Q_0 скорее всего существенно не уменьшатся, в некоторых случаях даже увеличатся. При этом к ним добавятся значительные динамические затраты — прямой расход энергии при действии активного механизма, а также затраты на обновление его составляющих (типа затрат на оборот белков). Таким образом, вариант активного механизма предположительно более обременителен экономически, чем пассивный механизм. Однако несмотря на экономическую обременительность, активный механизм незаменим в некоторых условиях (насыщающая влажность воздуха, разрыв водных нитей) и подтверждающие анатомические и другие данные о наличии, по крайней мере, слабой водной помпы в корнях имеются — см. например, [Кундт, Робник, 1998] (см. там же оценки минимальных прямых затрат при действии активного механизма и некоторые другие ожидаемые физические характеристики).

Для полноты экономического описания на этапе поступления воды в растение нужно учесть активное поглощение других веществ, необходимых растению, если оказывается недостаточно их сопряженное поступление через барьер, ограничивающий поступление нежелательных веществ (вариант: их поступление почти никак не ограничено, но их просто мало в почвенном растворе). Активное поглощение необходимых веществ экономически целесообразно, поскольку они не требуются растению в таком большом количестве как вода. С экономической точки зрения понятна как селективность таких активных механизмов, которая наблюдается (т.к. тип иона, поступление которого необходимо, зависит от конкретной ситуации), так и участие более, чем одного механизма в поглощении одного типа ионов, например, одновременное наличие 2-х механизмов транспорта ионов K^+ [Люттге, Хигинботам, 1984, с.124]: если более низкозатратный механизм не обеспечивают поступление в требуемом количестве, то обосновано увеличение затрат при действии дополнительно действующего механизма <более специфического, для которого K_m меньше>.

7.1.3. Транспорт по ксилеме

Характерные черты анатомического строения ксилемы и значения скорости транспорта по ней хорошо известны [Нобел, 1973, с. 14, 79–81]. Водный поток по ксилеме рассчитывают по формуле Пуазейля, упрощенно представляя проводящие элементы цилиндрами, а ксилемное русло в целом — как последовательное сочленение цилиндров, разделенных перфорированными перегородками <модифицированными клеточными стенками>. Наблюдаемый водный поток по проводящим элементам близок к рассчитываемому по формуле Пуазейля. На-

пример, по данным <интересной во многих отношениях а поэтому> рассматриваемой ниже работы [Ewers et al., 1989] наблюдаемый поток составляет 49% от рассчитываемого по формуле Пуазейля. При этом отклонения наблюдаемого потока на десятки процентов от рассчитываемого не являются свидетельством против описания водного потока по ксилеме как <пассивного> тока под давлением. Понятно, что приближение проводящего элемента цилиндром не вполне точно: диаметр проводящего элемента изменяется по длине (а сужения сосудов вносят наибольший вклад в результирующее сопротивление потоку) и поперечное сечение проводящего элемента не является идеальной окружностью.

Из возможности описывать транспорт по ксилеме как ток под давлением <в частности, в простейшем варианте применимости формулы Пуазейля> следует линейная связь нагрузочных характеристик (разности значений водного потенциала $\Delta\psi$) с потоком, т.е. возможность описывать ксилемный транспорт и любым способом выделяемые его этапы в терминах сопротивлений или обратных им проводимостей. При описании интеграции в терминах сопротивлений для описания водного транспорта будет получена оптимизационная задача, похожая на задачу, рассматриваемую в п.3.3 из приложения А.

В представлении сопротивлений/проводимостей результирующую проводимость ксилемного русла дает сумма проводимостей всех параллельно функционирующих каналов из последовательно сочлененных проводящих элементов.

Экономический аспект описания транспорта по ксилеме выражают текущие (динамические) затраты на поддержание потока и его регулирование <в частности, затраты на изменение водного потенциала в конечных точках транспортного потока в жидкой фазе в связи с осмотической адаптацией в листе>, а также разовые (статические) затраты на формирование ксилемного русла. Затраты на формирование ксилемного русла имеют смысл затрат, обеспечивающих наблюдаемую проводимость русла для протекающего по нему потока. Удельные затраты на создание единицы проводимости можно выразить через эквивалент сухого веса органического материала, из которого образованы проводящие элементы. <По аналогии с описанным в п.6.3.2 переводом в динамическую форму затрат на формирование поверхности листа> известное характерное время функционирования транспортного русла позволяет перевести статические затраты в эквивалентные динамические затраты αg , т.е. представить соответствующее слагаемое в функции затрат в виде $Qg = \alpha g g$, где g — проводимость ксилемного русла, а αg — удельные затраты на единицу проводимости. <В данном случае линейный вид затрат не требует специальной интерпретации и очевиден в силу того, что результирующая проводимость нескольких параллельно действующих единиц равна сумме проводимостей этих единиц. Следовательно, если в некоторое число раз изменить число проводящих элементов, то во столько же раз изменяются обеспечиваемая ими проводимость и затраты на их формирование.>

Удельные затраты на единицу проводимости, оцениваемые по сухому весу <мертвых> клеток ксилемы, имеют ясный смысл. При заданной длине транспортного русла их определяет количество органического материала, которое требуется для того, чтобы построить проводящие элементы наблюдаемого диаметра при наблюдаемой толщине их клеточных стенок.

Проводимость определяет не только диаметр проводящих элементов, но и наличие перегородок между проводящими элементами, т.е. число перегородок на единицу длины и их характеристики. Но из соображений экономической целесообразности при построении транс-

портной системы растения можно ожидать, что фактор наличия перегородок в рабочем режиме не должен лимитировать. Если бы они существенно затрудняли транспорт, то были бы устранимы или требуемым образом модифицированы для облегчения транспорта. С экономической точки зрения такие изменения почти не требуют расхода углеводных субстратов.

Предположение о том, что фактор наличия перегородок в рабочем режиме не должен лимитировать, можно выразить в форме утверждения о том, что увеличение создаваемого перегородками дополнительного сопротивления водному потоку в рабочем режиме на порядок меньше, чем сопротивление в отсутствие этих перегородок. Отсюда следует ориентировочное количественное соотношение, описывающих связь расстояния между перегородками с диаметром проводящих элементов, числом и размером отверстий в них. В частности, соображения такого рода вполне способны объяснить тот факт, что у различных объектов расстояния между перегородками весьма существенно различаются. Расстояния между перегородками составляют от сотен микрон <т.е. от расстояния, лишь на порядок превышающего характерный размер клетки> до двух и более метров у некоторых деревьев <для которых обеспечение рабочего режима требует наиболее высокой интенсивности потока> [Нобел, 1973, с. 79]. Вполне объяснимо и то, что такого рода различия намного меньше, чем наблюдаемые различия в диаметре проводящих элементов. Уже за счет относительно небольшого изменения в диаметре проводимости и скорость потока можно изменить весьма существенно: в соответствии с формулой Пуазейля поток растет пропорционально четвертой степени диаметра, а при заданном сечении проводящей ткани — пропорционально квадрату диаметра отдельных проводящих элементов.

При наблюдаемых различиях в диаметре проводящих элементов (от 10 до 500 мкм [там же]), в т.ч. значительных различиях в диаметре проводящих элементов у любого конкретного объекта, для оценок берут значения диаметра около 20 мкм. И это также понятно, т.к. проводимость определяют в основном меньшие значения диаметра из значений, встречающихся по профилю проводящего русла. Следовательно, эффективное значение диаметра проводящих элементов в расчетах всегда окажется ближе к нижней границе значений диаметра, определяемых для данного объекта. <Отметим, что задача получения специального /отдельного оптимизационного соотношения для расчета наблюдаемого значения диаметра не является первоочередной, поскольку с одной стороны диаметр доступен для прямых измерений, а с другой стороны, — вывод такого соотношения представляет большие сложности. Сложности при выводе оптимизационного соотношения для расчета наблюдаемого значения диаметра проводящих элементов возникают в силу того, что диаметр определяет не только потребность в возможно большей проводимости для режима тока под давлением, но и множество других факторов, в соответствии с которыми и большой диаметр проводящих элементов нежелателен. Во-первых, при большом диаметре труднее восстановить непрерывность водных нитей, если она оказывается нарушена. Нарушений непрерывности водных нитей следует ожидать в периоды, когда условий для поддержания потока высокой интенсивности и/или необходимости в таком потоке нет, в частности, в ночные часы или при насыщающей влажности воздуха. Во-вторых, действует экологический фактор: при большом диаметре облегчается доступ к пасоке для тлей и при других подобных проникновениях извне. Другие причины, по которым большой диаметр проводящих элементов нежелателен: легче регулировать транспортную систему, составленную из относительно автономно функционирующих единиц; при росте и развитии растения легче формировать транспортную систему из клеток не слишком отличающихся от характерного размера клеток других типов, и т.д.>

При заданных удельных затратах <на обеспечение проводимости> αg (т.е. заданных значениях рассмотренных выше характеристик транспортной системы — диаметре проводящих элементов, их толщине и др.) рациональный выбор проводимости для рабочего режима в простейшем случае можно представить следующим образом <в виде соотношения в малых приращениях>: дополнительные затраты $dQg = \alpha g dg$ оправданы, если достигают эффекта увеличения фотосинтеза $dQg = dA = dE (ca - ci)/1,6\Delta w$, где $|dE/E| = dg/g$ и $E = g \Delta\psi$. Отсюда следует ожидаемая связь удельных затрат αg с другими характеристиками рабочего режима

$$\alpha g = \Delta\psi (c_a - c_i)/1,6\Delta w. \quad (15)$$

Соотношение (15) полезно, прежде всего, как иллюстрация установления связей различных характеристик, следующих из представлений об экономической целесообразности. Практическая применимость соотношения (15) ограничена уже тем обстоятельством, что клеточные стенки проводящих элементов одновременно обеспечивают механическую прочность стебля. С учетом этого фактора оценка проводимости <наблюдаемой толщины> справедлива в тех случаях, когда условие по механической прочности заведомо выполнено. В других случаях оценка (15) будет иметь смысл неравенства.

Кроме того, в общем случае затраты в связи с транспортом воды включают не только затраты на формирование ксилемного русла. В п.7.1.2 был рассмотрен фактор затрат на разделение собственно водного потока от поступающих в растение вместе с ним ионов. Затраты при таком разделении пропорциональны сопротивлению, т.е. обратно пропорциональны проводимости. К тому же есть этапы на входе в лист и при разделении всего потока по ксилеме на потоки меньшей интенсивности с разделением в конечном счете всего потока на потоки через отдельные листья.

В общем случае взаимосвязь этапов водного транспорта выражает схема

$$\begin{array}{cccccc} \text{почва} & & \text{корень} & & \text{стебель} & & \text{лист} & & \text{воздух} \\ & & & & A(c_i, \psi_l) & & & & \\ \psi_s & \text{---} & [R_{in}] & \text{---} & \langle \text{акт. мех-зм} = \text{вставка } \Delta\psi \rangle & \text{---} & \psi_x & \text{---} & [r_x = 1/g_x] & \text{---} & \psi_l & \quad (16) \\ & & & & w_i & \text{---} & [r_s = 1/g_s] & \text{---} & w_a \end{array}$$

где r_x и r_s — сопротивления устьиц и ксилемы (обратные соответствующим проводимостям). В угловых скобках на схеме представлен вариант немонотонного изменения ψ в случае включения активного механизма водного транспорта типа помпы. Этому случаю отвечает вставка в соответствующем месте значения $\Delta\psi$ противоположного знака по сравнению с ожидаемым монотонным изменением водного потенциала. Значение $\Delta\psi$ зависит от характеристик активного механизма.

В соответствии со схемой <стационарный> баланс по водному потоку определяет профиль результирующей нагрузочной переменной — водного потенциала ψ , монотонно изменяющейся, если нет вставки активного механизма ($\psi_l < \psi_x < \psi_s$), во многом <а часто в основном> определяемый осмотической составляющей).

Число соотношений баланса равно числу выделяемых этапов:

$$E = (w_i - w_a)gs = (\psi_x - \psi_l)/r_x = \dots, \quad (17)$$

в простейших случаях адекватное описание водного транспорта получаем, выделяя единственный этап от почвы к листу (а всего два этапа с учетом этапа транспорта в газовой фазе), т.е.

$$E = (w_i - w_a)gs = (\psi_s - \psi_l)/r \quad (18)$$

Иллюстрация этой простейшей ситуации: рисунок 9, представляющий данные [Ewers et al., 1989] дневной ход $E - \psi_l$. Примерно пропорциональное изменение E и ψ_l показывает, что в данном случае не требуется приводить график ψ_s (очевидно можно считать $\psi_s \approx 0$) и нет необходимости вводить ψ_x — разделять результирующее сопротивление водному потоку.

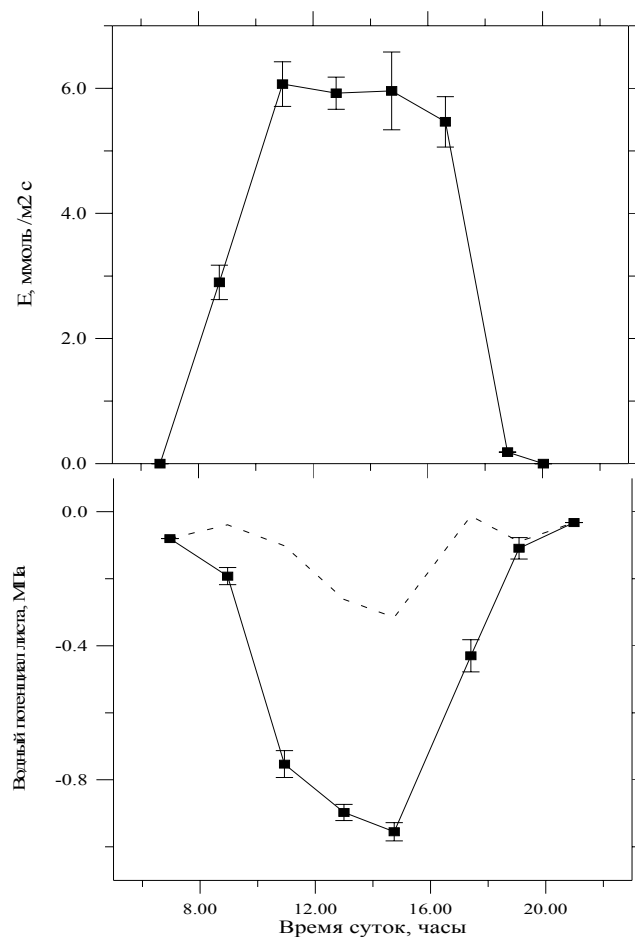


Рисунок 9. Суточный ход транспирации E и водного потенциала листа ψ_l для лианы *Bauhinia fassoglensis* (модифицированный рисунок 1 работы [Ewers et al., 1989]). Измерения выполнены в солнечный день после нескольких дней с полуденными дождями. Для сравнения пунктиром дано значение водного потенциала в почве ψ_s , если считать выполненной формулу (18). При расчете использована линейная интерполяция значений водного потенциала. Для значения водного потенциала в точке, соответствующей 9 часам утра, использована линейная интерполяция по соседним точкам.

С такого простейшего случая естественно начинать и реконструкцию удельных затрат. Реконструкцию облегчает общность типовых свойств для скоростей различных этапов, в частности, общность, выражаемая линейностью явно выписанных соотношений (17). Реконструкция возможна даже при неопределенности механизма на некоторых этапах, если у возможных альтернативных вариантов механизма не отличаются типовые свойства. Например, не отличаются с точки зрения типовых свойства скорости и затрат на обеспечение фильтрация частиц через клеточную стенку, проникновение через бислойную липидную мембрану или проход через плазмодесмы, поровые поля или отверстия, образованные специализированными белками (например, аквапоринами). Типовые свойства перечисленных вариантов транспорта обычные, причем прямые затраты в них не требуются, т.к. транспорт во всех случаях пассивный.

Типовые свойства общие и для многих вариантов транспорта, которые предполагают необходимость прямых затрат. Активное поглощение частиц с сопряженными стехиометрическими затратами АТФ, активированное поглощение или работа водной помпы объединяет то, что при малых затратах эффект линейен, при возрастании прямых затрат эффект возрастает медленнее, чем линейно и затем достигает некоторого предельного значения. Например, применительно к описанию работы активного механизма типа водной помпы эффект будет прямо пропорционален числу параллельно работающих помп, в окрестности режима максимальной эффективности будет наблюдаться линейность удельных затрат, а также существует макси-

мальная мощность, при приближении к которой удельные затраты увеличиваются, а эффект практически не возрастает.

Естественное дополнение экономики водного транспорта дает описание фактора засоления. Прежде всего, можно сформулировать количественный критерий наличия засоления, как присутствие такой концентрации соли в почвенной среде, при которой становятся заметны ограничения из-за ее накопления в листьях как транспирирующих органах. Оценку характерной критической степени засоления получим, принимая, что количество накапливаемой соли за время жизни листа при потоке без фильтрации соответствует критическому изменению $|\psi| = 40$ атм. Отсюда критическое значение суммарной концентрации ионов в почвенном растворе составляет величину порядка 5 мМ. Это весьма низкое значение концентрации в сравнении с тем, которое используют при выращивании галофитов (до 500 мМ и выше).

Следовательно, с одной стороны, барьер перед поступлением соли в растение и соответствующие дополнительные затраты необходимы уже при низких ее концентрациях порядка 5 мМ. С другой стороны, наличие барьера означает не только затраты на формирование самого барьера, но также замедление скорости водного транспорта и кинетический эффект постепенного засорения <солью> фильтрующих элементов и накопления в корневой среде соли, не пропускаемой в растение. Учитывая эти противоположно действующие факторы, очень высокий барьер перед поступлением соли нерационален, тем более, что соль в некоторой мере может быть использована как осмотик для создания градиента осмотического давления в цепи водного транспорта. А именно, несмотря на плохие свойства соли как осмотика в среде, где происходят физиологические процессы, вполне целесообразно ее использование в таком качестве в относительно инертных компартментах, прежде всего — в вакуоли (п.7.1.1).

Дополнительный фактор усложнения экономического описания при наличии засоления <помимо увеличения числа слагаемых в функции затрат, а как следствие, число величин удельных затрат, которые требуется реконструировать> — влияние соли (в частности, имеющее кинетический характер) не только на водный транспорт, но и другие процессы в растении.

Таким образом, при засолении экономическое описание существенно усложняется. Тем не менее, экономику растения вполне реально достроить и при засолении, если достраивать ее в последовательности с минимальным усложнением описываемой ситуации на каждом следующем этапе. Это следующая последовательность этапов: сначала простейший случай отсутствия водного дефицита, затем стационарный водный дефицит без засоления, затем учет нестационарности и фактора засоления, причем сначала также в стационарном режиме <вариант — гидропонное культивирование>, а затем кинетическом.

После такого описания будет ясна экономическая мотивация выбора того или иного из наблюдаемых вариантов адаптации к засолению, в частности, экономические основания для солевыделения при некоторых условиях; особенности описания стационарного (постоянство ψ на низком уровне или большого Δw в воздухе) или кинетического развития стресса (уменьшение запаса воды в почве при засухе); и т.д.

Соответствие предшествующим этапам экономического описания

Параллельно с развитием экономического описания водного транспорта важно контролировать его соответствие уже рассмотренным в пп. 5–6 оптимизационным соотношениям, связывающим водный транспорт с фотосинтезом.

В общем случае связь этапов водного транспорта и фотосинтеза ясна на примере проводимости. Чем больше затраты Qg <при этом есть и другие затраты в системе водного транспорта — на разделение потоков в корне и т.д.> и, следовательно, проводимость g , тем меньший перепад водного потенциала между почвой и листом, а следовательно меньшее ψ_l позволяет сбалансировать водный режим. Следовательно, слабее фактор вытеснения, выражаемый соотношением (14) или ему аналогичным. Следовательно, больше максимальное и действующее значения фотосинтеза, т.е. затраты на проводимость компенсирует увеличение фотосинтеза или экономия в затратах на него.

В этой схеме ключевое значение играет водный потенциал листа ψ_l . Поэтому в долгосрочном аспекте влияние на водный режим можно рассматривать относительно независимо от

большинства этапов водного транспорта, если считать наблюдаемое значение ψ_l экономически целесообразным. Такое рассмотрение было проведено в п.7.1.1.

В случае кратковременных воздействий существенно взаимодействие всех этапов водного транспорта <т.е. недостаточно представления о водном статусе только транспирирующей ткани> и важно проверить, как использованное выше описание этапов водного транспорта соответствует предшествующему оптимизационному описанию кратковременных воздействий <т.е. результатам проверки оптимизационного соотношения устьичной регуляции>.

Рассмотрим классификацию наблюдаемых реакций в случае краткосрочных воздействий в зависимости от условий водного режима при выращивании растений, используемых в экспериментах.

Нелимитирующий <благоприятный> водный режим при выращивании растений можно определить как режим, при котором доля затрат на транспорт воды не превосходит 20–30% в сравнении с $Q_c + Q_l$, т.е. затраты на транспорт воды не являются основными затратами для растения. Такой режим действительно наблюдается — см. выше анализ данных по устьичной регуляции у С3- и С4-растений. При нелимитирующем <благоприятном> водном режиме при любых изменениях Δw в пределах физиологической нормы (физически это значение также ограничено при любой температуре, например, при 20 оС предельное значение Δw <влажность воздуха 0%> составляет 23,4 мбар, при 30 оС — 42,4 мбар) скорость ассимиляции A находится в области плато по ψ_l , т.е. $A(c_i, \psi_l) = A(c_i)$. В этом режиме возможна независимая регуляция ψ_l и c_i (значение ψ_l может быть выбрано независимо от значения c_i и наоборот), каким бы ни был при этом режим транспорта воды — пассивный или активный некоторого рода.

В этом случае регуляцию c_i без ограничений описывает модель устьичной регуляции. Все экономические характеристики водного транспорта выражает единственная величина — значение удельных затрат на транспорт воды αw . Отметим, что при этом неявно предполагается экономически целесообразная регуляция водного транспорта, по крайней мере, в таких пределах, чтобы фотосинтез не вышел за пределы плато по водному потенциалу.

Как следует из обсуждения, в общем случае критическое минимальное αw (в отличие от αc и αl) практически не ограничено снизу в условиях благоприятного водного режима на начальных этапах роста (когда мало расстояние, на которое происходит транспорт воды). В этих случаях его можно считать близким нулю, т.е. оно практически не вносит вклада в экономику. Например, можно считать, что такой случай малых значений αw реализуется для низкорослых растений под пологом влажного тропического леса. В соответствии с оптимизационной моделью устьичной регуляции индикатором малых αw является выполнение условия $c_a - c_i \ll c_a$. Пример данных для которых выполнено это условие дает работа [Mooney et al., 1985*] для *Piper hispidum*: $(c_a - c_i)/c_a$ меньше 1/10.

Возможны также варианты избыточного <сверхблагоприятного> водного режима, которые не способствуют осуществлению физиологических процессов. При избыточном <сверхблагоприятном> водном режиме в почве (подтопление или затопление) очень затруднен (практически невозможен) транспорт кислорода в корень и следствием этого будет кислородное голодание и уменьшение эффективности всех процессов. Поэтому есть мотивация в максимально открытых устьицах в таких условиях. В этом случае наблюдение за выбором рабочей точки не позволяет оценить значение удельных затрат αw , которые объективно существуют и определяются всеми теми же факторами, что и в других случаях.

Аналогично, нежелателен сверхблагоприятный водный режим в воздухе, т.е. близкий к нулю дефицит паров воды в воздухе. Малый, отличный от нуля дефицит паров воды в воздухе требуется для осуществления физиологических процессов, поскольку для существования растения необходимы транспорт в лист минеральных веществ и взаимодействие органов расте-

ния, в котором используется система водного транспорта (см. информационный и экономический анализ системы регуляции растения в части 2). В частности, необходимо обеспечивать взаимодействия в растении и снабжение листьев и в отсутствие фотосинтеза в ночной период или пасмурный день, когда фотосинтез меньше световой компенсации затрат в листе. Поэтому более точно отсчитывать дефицит паров воды в воздухе не от нуля, а от некоторого положительного значения по аналогии с УКП (для экономики первого приближения такая поправка большого значения не имеет).

Другой вариант отличия условий водного режима от благоприятных — это лимитирующий режим в связи с необходимостью уменьшать ψ_l , когда скорость ассимиляции A находится вблизи критической области плато по ψ_l .

<Для такого режима> в силу кооперативности (S-образного вида) по ψ_l и при обычных типовых свойствах зависимости A от c_i будет выполнено $A(c_i, \psi_l) \approx A(\psi_l)$, т.е. вблизи критической области главным регулирующим фактором является изменение ψ_l . Для приближенного решения оптимизационной задачи при таком критическом поведении не требуется решать каких-либо уравнений. Реакция на кратковременное изменение Δw будет включать следующие фазы (определяемые последовательно с ростом водного дефицита в воздухе Δw):

-при малых Δw (в сравнении со значением для рабочего режима как режима, в котором растения выращены) будет выполняться оптимизационное соотношение устьичной регуляции, поскольку с экономической точки зрения целесообразно, чтобы рабочей области соответствовал выбор в пределах границ плато $A(c_i, \psi_l)$. В противном случае эффект <скорость фотосинтеза> падает значительно быстрее, чем сопровождающее уменьшение скорости транспирации, т.е. экономия в затратах>;

-при дальнейшем увеличении Δw целесообразен рабочий режим вблизи критической точки по ψ_l , следовательно, рационален <по всей видимости, будем наблюдать> режим $E = \text{const}$ <отметим, что <при экономически целесообразном выборе рабочего режима> эта фаза ненаблюдаема, если выращивать растения при дефиците, близком к физически предельному для данной температуры. Тогда как и в случае нелимитирующего благоприятного водного режима будем наблюдать выполнение оптимизационного соотношения устьичной регуляции <во всей области физически реализуемых> Δw , см. например, данные для *Vigna unguiculata*, выращенного при больших (Рис.18, Приложение С), в сравнении с данными для того же вида в противоположном случае выращивания при малых Δw (Таблица 6, там же).>

Если считать $\psi_s = \text{const}$, то <в этом, т.е. лимитирующем режиме> с точки зрения экономической целесообразности нет оснований, чтобы ожидать другие фазы реакции на водный дефицит в воздухе Δw . Однако в экспериментах, если увеличение Δw значительно превосходит обычное в условиях выращивания, часто наблюдают и третью фазу. В соответствии с обычной практикой эксперименты производят, начиная с малых Δw (наблюдая фазы именно в перечисленном порядке) — иначе, если сразу дать большое отклонение от нормы (условий выращивания) устьица закроются, и не удастся получить другие точки. <По аналогичным причинам во вполне определенной последовательности (чтобы не отклоняться от физиологических режимов исследуемых воздействий) получают световые кривые фотосинтеза, температурные кривые и т.д.>

При описываемом способе проведения измерений оказывается, что данные для режима с большим дефицитом получают после большой нагрузки на водные запасы. Из-за этого к концу эксперимента заметно уменьшается ψ_s , и у растения уже нет возможности поддерживать постоянное значение ψ_l . Поэтому будет происходить падение фотосинтеза в критической области зависимости $A(\psi_l)$, которое в небольшой степени может быть скомпенсировано за счет увеличения c_i . Аналогичный эффект падения фотосинтеза получаем при действии абсцизовой кислоты — концентрация этого гормона в некоторых случаях почти однозначно связана с водным потенциалом [Уоринг, Филлипс, 1984, с.215]. Такого рода падение фотосинтеза обычно и наблюдают в экспериментах. С экономических позиций этот эффект невозможно объяснить никаким другим способом, если считать, что $\psi_s = \text{const}$. Уже самые грубые оценки показыва-

ют, что при $\psi s = \text{const}$ экономически целесообразнее было бы выдерживать режим $E = \text{const}$, при котором уменьшение фотосинтеза не столь значительно. Уменьшение эффективности при отклонении от этого режима значительное — его <уменьшение эффективности> дает отношение наблюдаемого значения скорости ассимиляции при больших значениях Δw к ее значению в рабочей точке. Несколько меньшее падение эффективности, хотя тоже значительное в сравнении с поддержанием $E = \text{const}$, дало бы и уменьшение c_i . А уж выбор варианта с увеличением c_i (который наблюдаем в экспериментах) заведомо самый худший с экономической точки зрения, к тому же он не позволяет объяснить причин, по которым увеличение c_i сопровождается значительным уменьшением A . Остается проверить, что в случае значительно более быстрого падения A , чем при поддержании режима $E = \text{const}$, эффективное ψs действительно уменьшается. <Проверку осложняет трудность измерения величины ψs . Измерение величины ψs затруднено тем, что распределение воды в почве неравномерно — возле корней, через которые идет поглощение воды растениями, следует предполагать меньшее значение водного потенциала, чем вдали от корней, по тем же причинам водный потенциал должен оказаться меньше вблизи от испаряющей поверхности почвы. Поэтому при известном содержании воды в почве значение ψs нельзя определять так же, как определяют водный потенциал для листа. Речь может идти о расчете некоторого эффективного значения ψs или оценках этой величины с учетом характера гетерогенности распределения воды в почве в зависимости от типа почвы и особенностей выращиваемого объекта (строения его корневой системы и т.д.). Эта проблема не возникает при гидропонном культивировании (если ψs задавать, поддерживая некоторую постоянную концентрацию осмотика) или если поддерживать постоянное содержание воды в почве (вариант: при достаточно малой площади используемого в измерениях листа, когда доля этого листа практически не влияет на общий водный баланс растения).>

Таким образом, учет зависимости фотосинтеза от водного режима позволяет скорректировать применение оптимизационного соотношения устьичной регуляции. Становится ясно, в каких случаях область применения этого соотношения в простейшем виде (С.16) или (С.17) ограничена сверху по Δw , а также удастся объяснить и количественно описать наблюдаемые отклонения от выполнения этого соотношения при больших значениях Δw .

7.2. Дополнение экономики растения

7.2.1. Описание других вариантов организации фотосинтеза

<других вариантов CO_2 -концентрирования>

После экономического описания водного транспорта и обычной организации фотосинтеза (C_3), а также описания C_3 в сравнении с вариантом усложнения организации при дополнении CO_2 -концентрирующим механизмом наиболее распространенной модификации (C_4), другие варианты усложнения организации при фотосинтезе можно представить следующим образом.

САМ-фотосинтез — это еще одно усложнение фотосинтеза в сравнении с C_4 за счет дополнительного механизма <ночного> накопления C_4 -кислот (и соответственно дополнительного слагаемого в затратах), аналогичного осмотической адаптации (ОА) при водном транспорте <причем также с кинетической составляющей>.

В силу сходства механизма накопления C_4 -кислот и механизма ОА должны быть сходными параметры и описание этих механизмов <как и при сравнении в п.6.4.1 механизма превращения C_3 -соединений у C_3 - и C_4 -видов после поступления CO_2 в цикл Кальвина>. После выяснения механизма ОА при водном транспорте и его экономического описания будет значительно легче описать САМ и наоборот, после описания САМ легче описывать ОА.

САМ-фотосинтез — это такая организация фотосинтеза, которая обеспечивает еще большую экономию воды в сравнении с C_4 - (в условиях водного дефицита/засоления) при дополнительных затратах. <В этом смысле аналогичный ОА механизм накопления C_4 -кислот «вытесняет» из затрат собственно фотосинтез>. Поэтому с ухудшением условий, которое сопровождается переходом от C_3/C_4 к САМ и далее к наиболее жестким модификациям этого метаболизма, закономерно уменьшение абсолютных величин эффективности затрат и фотосинтеза на

единицу площади листа. При этом закономерно также, что уменьшение фотосинтеза происходит более медленно, чем уменьшение эффективности, иначе нет возможности компенсировать дополнительные разовые затраты, относительно все возрастающие с падением фотосинтеза. И напротив, зная, что фотосинтез уменьшился, можно сделать вывод, что эффективность уменьшилась еще более значительно.

Эффективность затрат, обеспечивающих ночное накопление C_4 -кислот при САМ-метаболизме, уменьшается с понижением ночной температуры (при тех же разовых и поддерживающих затратах достигается более низкая скорость ночного накопления C_4 -кислот). Поэтому при достаточно низкой ночной температуре САМ-метаболизм будет заведомо менее эффективен, чем обычный C_4 -метаболизм. Иными словами, экологическое равновесие САМ/ C_4 определяет соотношение дневных и ночных температур с учетом связи температуры и дефицита паров воды.

Подход к описанию CO_2 -концентрирования у водорослей с участием карбоангидразы аналогичен описанию C_4 -фотосинтеза в том смысле, что увеличение статических затрат означает необходимость в увеличении действующих и потенциальных значений скорости фотосинтеза, которые действительно демонстрируют многие данные, например, полученные в работе [?].

Отличие при описании различных вариантов CO_2 -концентрирования можно ожидать, исходя из трактовки C_4 -фотосинтеза как фотосинтеза, ориентированного на вполне определенное соотношение значений ca и cc . Концентрация CO_2 в атмосфере почти постоянна, а концентрация CO_2 в хлоропласте, требуемая для насыщения фотосинтеза, определена параметрами карбоксилирования. Одновременно CO_2 -концентрирование у высших растений способствует разрешению проблемы водного дефицита.

В водной среде, где происходит фотосинтез у водорослей с участием карбоангидразы, нет проблемы экономии водных ресурсов, но зато концентрация CO_2 может варьировать в гораздо более широких пределах.

7.2.2. Описание флоэмного транспорта

После экономического описания ксилемного транспорта описание флоэмного также значительно облегчается. Описание этих типов дальнего транспорта не является независимым в любом случае, даже если механизмы <как способ перемещения некоторого раствора на расстояние> различаются.

Естественно рассматривать флоэмный транспорт как аналог ксилемного, но обеспечивающий потребность в меньших потоках, зато с большей надежностью. Если считать механизмы близкими, то закономерно ожидать меньшую скорость флоэмного транспорта в сравнении с ксилемным. В любом случае невероятно, что удельные затраты на флоэмный могут быть меньше, чем на ксилемный, т.к. тогда было бы безусловно целесообразнее экономически использование механизма флоэмного транспорта для обеспечения транспорта воды и минеральных веществ. Следует ожидать противоположное соотношение затрат, но и порядок величины удельных затрат не может отличаться, т.к. тогда можно также было бы осуществить обратное.

Независимые дополнительные возможности при рассмотрении флоэмного транспорта возникают с учетом того, что при флоэмном транспорте перемещение раствора — это способ переместить растворенное вещество. Учитывая это обстоятельство, можно оценить ожидаемую степень концентрированности перемещаемого раствора.

В пределе уменьшения количества воды в растворе увеличивается вязкость, не говоря уже о столь низком содержании воды, при котором начинается кристаллизация, тогда это уже невозможно транспортировать как жидкость. В противоположном предельном случае уменьшения количества воды в растворе нужно <бесполезно> прокачивать все большее количество воды. Таким образом, оптимизационная альтернатива в выборе между затрудняющей перемещение высокой вязкостью или холостым режимом перекачки воды.

Отсюда следует разделение переменных, которое позволяет независимо от других соображений оценить концентрацию ассимилятов во флоэмном соке, считая, что его перемещение обеспечивает ток под давлением (аргументы в пользу окончательного выбора такого предпо-

ложения <гипотезы Мюнха> дают последние данные [Knoblauch, van Bel, 1998]), описываемый формулой Пуазейля.

А именно, при прочих заданных параметрах транспортной системы поток транспортируемых ассимилятов обратно пропорционален коэффициенту вязкости транспортируемого раствора $v(c)$, зависящему от концентрации ассимилятов — c . Зависимость коэффициента вязкости от концентрации переносимого раствора весьма существенна, как показывает представленный в таблице пример такой зависимости для сахарозы < зависимость очевидно будет близкая и для других сахаров — обычных транспортных форм >:

$c, \%$	$v(c),$ спуаз	$c/v(c)$	$c^2/v(c)$
0	1.0	0	0
20	1.97	10.15	203
40	6.22	6.43	257
60	56.7	1.06	64

Поток транспортируемых ассимилятов прямо пропорционален концентрации ассимилятов c . Он также пропорционален разности давлений в исходной и конечной точке. В качестве давлений выступают осмотические потенциалы. В осмотические потенциалы вклад концентрации c — линейный. В двух предельных случаях, когда разность давлений слабо зависит от концентрации ассимилятов или же почти пропорциональна ей, поток будет пропорционален соответственно $c/v(c)$ и $c^2/v(c)$.

Как видно из расчета этих комбинаций, приведенных в таблице, наблюдаемая во флоэнном соке 10–25% концентрация раствора сахарозы (составляющей <у видов с закрытой флоэмой> 90% всех растворенных сахаров [Гамалей, 1990, с.85]) практически предопределена независимо от других экономических и прочих <количественных> характеристик этой транспортной системы.

<Ожидаемое экономически целесообразное значение концентрации сахаров в транспортируемом растворе можно посчитать точнее, учитывая характерное соотношение осмотических потенциалов [там же, с. 58,76] — начальный 1.3–1.5 М, конечный 0.4–0.5 М (рассматривая последнюю как фоновую составляющую, не включающую в себя вклад концентрации ассимилятов).>

7.3. Переход от экономического описания растений к описанию других организмов и сообществ организмов

Важность общего подхода п.2–3 и экономики растения как промежуточного этапа для оптимизационного описания разнообразия живых организмов уже обсуждалась с различных точек зрения в п.4.

В соответствии с общим подходом п.2–3 оптимизационное описание других организмов, так же как и в случае растения, строится на основе однозначных универсальных утверждений типа (2), которые могут быть использованы относительно независимо для различных процессов. Высший уровень интеграции при оптимизационном описании других организмов также определяет выбор углеводных субстратов (или аналогичного низкомолекулярного универсального субстрата энергетических превращений) как выделенной составляющей. Следовательно, высший уровень определяет процесс получения углеводных субстратов, а организация других уровней следует из связи с ним других процессов. Таким образом, иерархия затрат определена в связи с процессом воспроизводства углеводных субстратов через <одномерный> коэффициент воспроизводства углеводных субстратов, т.е. как иерархия дыхательных затрат <наблюдаемых по газообмену>.

В экономике животных на высшем уровне выделены процессы заглатывания пищи и поступления в организм кислорода, необходимого для ее превращения и использования в других процессах <по аналогии с растением, где высший уровень описывает поглощение света и вовлечение CO_2 в синтез углеводных субстратов>. С заглатыванием пищи и поступлением в организм кислорода связаны все остальные процессы. Эта связь аналогична связи, описываемой

в п.5 при определении уровней интеграции в иерархии затрат растения. Таким образом, формальных отличий в подходе нет, но фактически можно ожидать большие дополнительные трудности в силу того, что не все процессы столь же просто описываются в терминах типовых свойств. Поэтому разделение затрат по выбору рабочих точек будет еще более сложно осуществить, чем для растения. Однако наличие уже имеющихся данных об удельных затратах, установленных на растении, в силу сходства некоторых процессов, а шире, их качественной однородности, поможет в значительной мере компенсировать эти проблемы.

Аналогично экономическое описание сообществ также возможно на основе представления о воспроизводстве универсальных энергетических субстратов, используемых при воспроизводстве всех организмов. Тогда сообщество в целом можно рассматривать как живую систему заданной организации, определяемой набором особей. Отдельные особи выступают при определении уровней интеграции по аналогии с процессами при описании экономики отдельного организма. При обычной организации сообщества на высшем уровне интеграции оказываются растения и т.д. — дальнейшее распределение организмов по уровням с точки зрения последовательности превращений углеводных субстратов хорошо известно и формальных трудностей не вызывает. Главная проблема — установление типовых свойств и их практическое использование с учетом всего многообразия аспектов взаимодействий.

В принципе таким способом возможно оптимизационное описание очень многих, если не всех аспектов взаимодействия организмов, в т.ч. конкуренции. В частности, примером универсального оптимизационного утверждения при описании конкуренции является эволюционная стабилизирующая стратегия по Майнardu Смигу [Maynard, 1978]. Суть ее в том, что для всей совокупности участников конкурентного процесса неприемлемы слишком жесткие условия конкуренции. Совокупность конкурирующих участников как целое не заинтересована в том, чтобы уровень противостояния конкурентов значительно уменьшал коэффициент воспроизводства для совокупности в целом <можно предложить количественный критерий ожидаемых отклонений k от максимального как измеряемый несколькими %, т.е. рационального для отбора полезных признаков — см. оценку рациональной недетерминированности k в гл. III>.

По аналогии с п.6.4.5 можно предложить также универсальное оптимизационное соотношение для определения соотношения биомасс отдельных особей, видов, групп организмов с различной жизненной стратегией, а также ниш в трофической пирамиде (как линейное соотношение в приращениях: дополнительное увеличение скорости воспроизводства за счет прироста биомассы, балансируемое требуемыми для этого прироста дополнительными затратами).

В силу универсальности сформулированных в п.6.5.3 свойств «биологического» производства сделанные из этого свойства выводы об относительно низкой восприимчивости воспроизводства к отдельным факторам, целесообразности разнообразия и невозпроизводимого поведения можно распространить и на воспроизводство сообществ.

В частности, в аспекте конкуренции высокий <в сравнении с рациональным> или низкий уровень противостояния (жесткости взаимодействия конкурентов) может выступать в качестве дополнительного фактора отбора. Следовательно, разнообразие способов конкуренции по жесткости противостояния также обосновано.

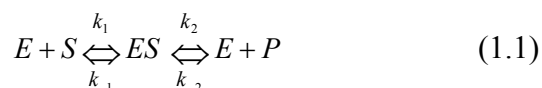
Приложение А

Качественно однородные представления

1. Типовые свойства квазистационарной скорости последовательности биохимических превращений

1.1 Описание отдельного ферментативного превращения

Зависимость скорости ферментативной реакции в простейшем случае превращения одного субстрата со схемой



имеет вид:

$$v = E_0 \frac{k_1 k_2 S - k_{-1} k_{-2} P}{k_{-1} + k_2 + k_1 S + k_{-2} P} = E_0 \frac{k_1 k_2 (S - P \exp(\Delta G / RT))}{k_{-1} + k_2 + k_1 S + k_{-2} P} \quad (1.2)$$

где S , P и E — соответственно концентрация субстрата, продукта и фермента в свободной форме, E_0 — начальная концентрация фермента, ES — концентрации комплекса фермента с субстратом ($ES + E = E_0$); считается выполненным условие <квази>стационарности $\frac{dES}{dt} = 0$.

Скорость представлена в явной зависимости от стандартного изменения термодинамического потенциала ΔG в ферментативной реакции. Связь кинетических констант с ΔG выражает соотношение

$$\frac{k_1 k_2}{k_{-1} k_{-2}} = \exp(-\Delta G / RT). \quad (1.3)$$

В частности, выражение для скорости показывает, что равное нулю значение скорости реализуется при соответствующем состоянии термодинамического равновесия отношении концентраций субстрата и продукта.

Ферментативную реакцию с данной схемой характеризует максимальная скорость $v_m = k_2 E_0$, которая достигается в отсутствии конечного продукта при насыщающей концентрации субстрата $S \gg K_M$, где $K_M = \frac{k_{-1} + k_2}{k_1}$ — константа Михаэлиса. Константа Михаэлиса имеет

смысл концентрации субстрата, при которой достигается половина от максимальной скорости реакции в условиях равной нулю концентрации продукта ($P = 0$) или при $k_2 = 0$. Максимальная скорость имеет смысл максимальной скорости стадии $ES \rightarrow E + P$ с учетом того, что максимальная концентрация ES ограничена значением E_0 , а скорость стадии $E + S \rightarrow ES$ формально может быть сделана сколь угодно большой увеличением S .

1.2. Типовые свойства отдельного этапа многоэтапного процесса

Рассмотрим последовательность ферментативных превращений. Для каждого этапа в последовательности можно определить входную концентрацию x_+ (концентрацию субстрата S на этом этапе), и выходную концентрацию x_- (концентрацию продукта P на этом этапе).

В случае ферментативных превращений, а часто и для более широкого класса этапов другого рода выражение для скорости на каждом этапе можно представить в виде $v = v_m f(x_+, x_-)$, где функция f ограничена сверху единицей, а снизу нулем (т.к. не имеет смысла рассматривать отрицательные скорости, которые соответствуют обратному процессу, для которого будет получено другое значение максимальной скорости и другой вид функции f), т.е. $0 \leq f \leq 1$. Функция f зависит от значений двух переменных (концентраций или подобных им величин), входной (x_+) и выходной (x_-). В силу того, что результат на каждом этапе определяет баланс прямого и обратного процессов, функция f содержит множитель $x_+ - x_- \exp(\Delta G/RT)$, обеспечивающий равную нулю результирующую скорость в термодинамическом равновесии. Функция f является монотонно возрастающей и выпуклой вверх функцией переменной x_+ во всем имеющем физический смысл диапазоне ее изменения, т.е. ее производная $f'_+ > 0$, а вторая производная $f''_+ < 0$. Ее производные от переменной x_- имеют противоположные знаки:

$$f'_- < 0, f''_- > 0.$$

Сформулированные для зависимости вида $v = v_m f(x_+, x_-)$ свойства можно определить как типовые для процессов в живой системе, наиболее явно они выражены на микроскопическом уровне. Прежде всего, это типовые свойства для ферментативных превращений практически с любой схемой, а не только описываемой простейшим представлением (1.1). Эти же свойства выполнены в случае активного транспорта через мембрану с участием белка-переносчика, поскольку процесс перемещения имеет тот же смысл, что и ферментативная реакция, если заменить S (x_+) и P (x_-) на концентрации переносимого вещества в исходном и конечном компартменте соответственно. Для отдельных этапов переноса электрона в электрон-транспортной цепи хлоропластов и митохондрий аналогичными переменными x_+ и x_- являются отношения концентраций переносчиков в окисленной и восстановленной форме. Для этапов другого рода

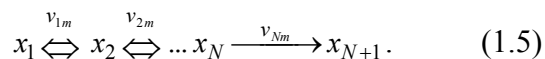
свойства близки указанным типовым. Для диффузии в одномерном градиенте концентраций выражение скорости имеет более простой вид

$$v = D(x_+ - x_-), \quad (1.4)$$

где x_+ и x_- — концентрации переносимого вещества в начальной и конечной области (в данном случае $\Delta G = 0$, т.к. диффузия не требует энергетических затрат). Аналогичное выражение выполнено в случае дальнего транспорта, описываемого формулой Пуазейля (например, для кислородного и флоэмного транспорта в сосудистых пучках растения). Тогда x_+ и x_- — это давления в начальной и конечной точках. Для этапов такого рода выполнены все типовые свойства, кроме условий на вторые производные, которые в данном случае обращаются в нуль. Для обобщения проводимого ниже рассмотрения на случай участия этапов такого рода достаточно минимально скорректировать типовые свойства вторых производных, считая, что f_{++}'' — неположительна, f_{--}'' — неотрицательна (т.е. вторые производные не меняют знака), это не изменяет основные выводы, получаемые в дальнейшем.

1.3. Вывод типовых свойств стационарной скорости многоэтапного процесса

Будем считать, что последовательность включает N этапов. Субстрат для первого превращения обозначим x_1 , продукт x_2 , другие характеристики первого этапа будем сопровождать индексом 1, например, скорость на первом этапе — это v_1 , максимальная скорость — v_{1m} . Переход к каждому следующему превращению будем сопровождать увеличением всех индексов на единицу (для i -го этапа ΔG , v , f и т.п., <роль переменных x_+ и x_- для i -го этапа выполняют переменные x_i и x_{i+1} >), последний этап будем считать необратимым (схема 1.5)



Таким образом, в результате превращения исходного вещества — субстрата x_1 (начального реагента) будет получено вещество x_{N+1} (конечный продукт).

Рассмотрим зависимость стационарной скорости от концентрации x_1 и максимальных скоростей v_{mi} для отдельных этапов. Последние пропорциональны концентрациям ферментов и переносчиков для этих этапов. В силу условия стационарности скорость i -го этапа равна общей скорости v для всех этапов, т.е. скорости процесса получения x_{N+1} из x_1 в целом:

$$v = v_i, \quad (i = 1, 2, \dots, N).$$

Прежде всего, стационарная скорость монотонно изменяется с изменением любой из максимальных скоростей при заданных значениях других максимальных скоростей и начальной концентрации x_1 , т.е. производная $\partial v / \partial v_{mk}$ не меняет знака во всем диапазоне положительных значений v_{mk} . Предположим противное, тогда при значении v_{mk} , при котором происходит изменение знака производной получим для малых приращений скорости (δv) и рассматриваемой максимальной скорости (δv_{mk}), из условий стационарности для $i < k$ $\delta v_i = f_{i+}' \delta x_i - f_{i-}' \delta x_{i+1} = \delta v = 0$, учитывая, что $\delta x_1 = 0$, а производные не равны нулю, получим, решая эти уравнения последовательно, начиная с $i = 1$, что $\delta x_i = 0$. Аналогично, учитывая необратимость последнего этапа, т.е. $\delta x_N = 0$ в силу отличного от других при $i \neq k$ вида уравнений при $i = N$ $\delta v_N = f_{N+}' \delta x_N = \delta v = 0$, получим также последовательно решая уравнения для малых приращений при $i < N$, что $\delta x_{k+1} = 0$. В результате, подставляя полученные значения $\delta x_k = 0$ и $\delta x_{k+1} = 0$ в уравнение для $i = k$ получим противоречие $\delta v_k = f_k' \delta v_{mk} + f_{k+}' \delta x_k - f_{k-}' \delta x_{k+1} = \delta v = 0$, т.к. f_k и δv_{mk} не равны нулю.

Вторая производная $\partial^2 v / \partial v_{mk}^2$ также не меняет знака во всем диапазоне имеющих смысл (т.е. неотрицательных) значений v_{mk} . Это можно доказать аналогично от противного, причем знак смешанной f_{+-}'' производной не имеет значения для доказательства.

Установим знаки производных, рассматривая предел малых значений v_{mk} . В этом пределе в силу $v \rightarrow 0$ являются квазиравновесными все этапы кроме $i = k$ и $i = N$: в силу конечности v для всех других i должно быть выполнено условие $f_i \rightarrow 0$, т.е. $x_i \rightarrow x_{i+1} \exp(\Delta G/RT)$. Таким образом, в этом пределе приращение δx_k пропорционально δx_1 , а δx_{k+1} пропорционально δx_N , причем в силу $\delta x_N = \delta v / f_{N+}'$ и положительности экспоненциальных множителей δx_{k+1} пропор-

ционально δv с положительным коэффициентом пропорциональности, т.е. $\delta x_{k+1} = a \delta v$, где $a > 0$. Подставляя найденные значения приращений в уравнение для $i = k$ (с учетом $\delta x_1 = 0$, поскольку значение x_1 фиксировано) получим $\delta v = f_k \delta v_{mk} - a \delta v$, т.е. $\partial v / \partial v_{mk} = f_k / (1 + a) = \text{const} > 0$. Знак второй производной $\partial^2 v / \partial v_{mk}^2$ может быть только отрицательным в силу положительности первой производной и того обстоятельства, что значение скорости ограничено минимальным из значений максимальных скоростей на отдельных этапах, т.е. $v < \min\{v_{mi}\}$. Из того, что изменение v конечно, следует что производная $\partial v / \partial v_{mi}$ обращается при больших v_{mi} (формально на бесконечности) в нуль, т.е. v выходит при больших v_{mi} на насыщение. Из-за конечности изменения первой производной (от конечного начального значения до нуля) следует, что и вторая производная обращается в нуль на бесконечности. Заметим, что в силу монотонности производных значение самой скорости на бесконечности выходит на насыщение.

Таким образом, скорость v является монотонно возрастающей и выпуклой (если есть хоть один этап, для которого вторые производные не равны нулю) функцией любой из максимальных скоростей v_{mk} , пропорциональна v_{mk} при малом значении последней и выходит на насыщение при ее достаточно больших значениях.

Аналогично доказывается выполнение того же набора свойств для стационарной скорости в зависимости от x_1 .

1.4. Расширение круга процессов с теми же типовыми свойствами

Круг рассматриваемых процессов, для которых выполнены установленные свойства, можно расширить за счет включения в последовательность этапов ферментативных превращений с более, чем одним субстратом или продуктом и аналогичных им этапов переноса, при условии, что концентрации дополнительных участников (субстратов, продуктов или переносимых веществ) определены независимо. Это эквивалентно изменению (уменьшению) максимальной скорости на соответствующем этапе точно так же, как заданное значение x_1 изменяет (уменьшает) максимальную скорость на пером этапе. Подобная замена полностью соответствует обычной практике внесения фиксированных концентраций в выражения для кинетических констант или выражения для констант равновесия (см. далее п.3). Свойства максимальной скорости на соответствующем этапе по отношению к дополнительным субстратам или аналогичным переменным типовые, поэтому и стационарная скорость по отношению к ним будет иметь те же свойства, что и по отношению к x_1 . Пример такой независимо заданной концентрации субстрата — внешняя <атмосферная> концентрация CO_2 , если рассматривать превращение световой энергии при фотосинтезе.

Включение таких этапов типа дополнительных входов позволяет рассматривать циклические процессы как процессы, в которых на одном (или нескольких) из этапов вторым дополнительным субстратом является то, что можно назвать субстратом (или субстратами) циклического процесса, а на другом (или других) образуются дополнительные, т.е. более одного, продукта. Легко проверить, что установленные свойства не изменяются при такой замене, если считать, что x_{N+1} совпадает с x_1 . Заметим, что для циклического процесса все указанные свойства выполнены, если в нем есть хотя бы один необратимый этап. Этому этапу всегда можно присвоить номер N , а место присоединения дополнительных субстратов и выхода дополнительных продуктов для доказательства этих свойств значения не имеет. Условие необратимости хотя бы одного этапа практически не накладывает ограничений при рассмотрении процессов метаболизма, поскольку известно, что необратимые этапы можно выделить в любом сложном превращении (экономическое обоснование этого станет ясно далее в п.4).

Таким образом, перечисленный типовой набор свойств стационарной скорости будет выполнен для весьма широкого класса линейных и циклических процессов с участием этапов превращений и перемещений разного рода (не только ферментативных, но также фото-, электрохимических превращений, пассивного и активного переноса), в том числе, дальнего транспорта. В качестве переменных x_2, \dots, x_N для этапов превращения выступают концентрации различных веществ, а для перемещений — концентрации одного и того же вещества (давления) в различных точках пространства.

К тому же отметим, что использованное условие стационарности $|v_i - v_{i+1}| = 0$ не отличается с т.зр. получаемых выводов от условия квазистационарности $v_i, v_{i+1} \gg |v_i - v_{i+1}|$ имеющего, как известно из физической химии, широкую применимость (см. ниже в п.2* обсуждение достаточного условия применимости предположения о квазистационарности). А поэтому полученные типовые свойства будут выполнены также для многих процессов, не являющихся стационарными в точном смысле.

2. Типовые свойства кинетики последовательности биохимических превращений

Аналогично п.1.3 (от противного) для последовательности обратимых или необратимых этапов со свойствами элементарных превращений или превращений с типовыми свойствами ферментативной реакции, оканчивающихся необратимым этапом <т.е. аналогичной 1.5 последовательности превращений без обратных связей>, доказываются типовые свойства кинетики. Если начальные значения переменных x_2, \dots, x_N, x_{N+1} равны нулю, то в дальнейшем концентрация x_1 будет монотонно уменьшаться, x_{N+1} монотонно возрастать, а значения промежуточных переменных x_2, \dots, x_N сначала будут увеличиваться, а затем уменьшаться (кинетика с одним максимумом). Причем максимум для предшествующей промежуточной переменной <с меньшим значением индекса> будет наблюдаться раньше, чем максимум последующей <с большим значением индекса>.

Такие типовые свойства кинетики представляются почти очевидными исходно, как и выведенные в п.1.2 типовые свойства стационарной скорости, но их обоснование необходимо ввиду важности типовых свойств кинетики для оценки сложности кинетических кривых при решении задачи регуляции и анализа экономической целесообразности разделения происходящих в живой системе процессов во времени.

Доказательство в общем случае последовательности (1.5) принципиально не отличается в сравнении с рассматриваемым здесь простейшим примером последовательности двух этапов:



Ее описывают кинетические уравнения

$$dx_1/dt = -v_1(x_1, x_2), \quad (2.2)$$

$$dx_2/dt = v_1(x_1, x_2) - v_2(x_2), \quad (2.3)$$

где отношения v_1/v_{1m} и v_2/v_{2m} являются типовыми функциями своих аргументов в смысле п.1.2, а в начальный момент времени есть только исходное вещество, т.е. $x_1(0) = A_0 > 0, x_2(0) = 0$. Докажем, что при выполнении этих условий концентрация вещества x_1 монотонно убывает со временем, а концентрация вещества x_2 сначала возрастает, а затем убывает.

Очевидно, что в начальный момент времени происходит убывание x_1 и возрастание x_2 ($dx_1/dt \approx -v_1(x_1, 0) < 0, dx_2/dt \approx v_1(x_1, 0) > 0$ в силу условий $v_1(x_1, 0) > 0$ и $v_2(0) = 0$).

Предположим, что затем сначала изменяется знак dx_1/dt , т.е. в точке изменения знака $dx_1/dt = 0, dx_2/dt > 0$. Но тогда в этой точке $v_1 = 0$, следовательно, $dx_2/dt = -v_2 < 0$, что противоречит условию $dx_2/dt > 0$.

Предположим, что сначала изменяется знак dx_2/dt , т.е. в точке изменения знака $dx_1/dt < 0, dx_2/dt = 0$. В этой точке $v_1 = v_2$, следовательно, $dx_1/dt = -v_2, d^2x/dt^2 = \partial v_1/\partial x dx_1/dt < 0$, т.е. это действительно максимум.

Предположим, что существует еще одна особая точка:

-если это особая точка по x_2 , то легко показать, что это должен быть еще один максимум, а такое невозможно;

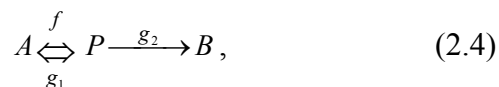
-если это особая точка по x_1 , то легко показать, что это также еще один максимум, и такое также невозможно.

2* . Достаточное условие применимости предположения о квазистационарности

В физической химии широко используют предположение о квазистационарности по отношению к концентрациям промежуточных продуктов, которое для последовательности химических превращений вида (1.5) выражает замена кинетических уравнений для промежуточ-

ных концентраций x_2, x_3, \dots, x_{N-1} на алгебраические, эквивалентные утверждениям $dx_i/dt = 0, i = 2, 3, \dots, N-1$.

Важно представлять, какие свойства кинетических систем обосновывают такую замену. Рассмотрим обоснование этой замены для простейшей последовательности химических реакций с одной промежуточной концентрацией



где стрелки описывают происходящие обычно элементарные превращения (т.е. превращения низкого <не более, , чем третьего> порядка). Систему (2.4) описывают кинетические уравнения

$$\begin{aligned} dA/dt &= -f(A) + g_1(P), \\ dP/dt &= f(A) - g(P), \end{aligned} \quad (2.5)$$

где $g = g_1 + g_2$; f, g_1, g_2 — положительные, монотонно возрастающие, однородные функции своих аргументов не выше, чем третьего порядка.

Пусть $A(t)$ и $P(t)$ — невозмущенная траектория, соответствующая предположению о квазистационарности. Рассмотрим динамику развития ее возмущения вида $A(t) + \Delta A(t)$ и $P(t) + \Delta P(t)$, где $\Delta A(t)$ и $\Delta P(t)$ исходно малы. Эту возмущенную кинетическую систему вида

$$\begin{aligned} d\Delta A/dt &= -f'\Delta A + g_1'\Delta P, \\ d\Delta P/dt &= f'\Delta A - g'\Delta P, \end{aligned} \quad (2.6)$$

характеризуют собственные числа, определяемые из уравнения

$(-f' - \lambda)(-g' - \lambda) - f'g_1' = \lambda^2 + (g' + f')\lambda + f'g_2' = 0$. Дискриминант характеристического уравнения $D = (g' + f')^2 - 4f'g_2' = (g' - f')^2 + 4f'g_1' > 0$, т.е. корни уравнения действительны и отрицательны $2\lambda = -(g' + f') \pm D < 0$ в силу $g' + f' > D > 0$.

Таким образом, общим свойством систем вида (2.4) является тенденция возврата к невозмущенной траектории.

Посмотрим, как выражается эта тенденция в случае, если выполнен достаточный критерий применимости предположения о квазистационарности. Достаточный критерий формулируют часто в форме утверждения о том, что квазистационарная концентрация промежуточного вещества много меньше концентрации исходного реагента, что в данном случае системы (2.4) означает

$$P_{ст}/A \ll 1. \quad (2.7)$$

Выполнение предположения о квазистационарности как равенства

$$f(A) = g(P_{ст}) \quad (2.8)$$

выражает соответствие малых приращений концентраций $f(A + \delta A) = g(P_{ст} + \delta P)$, т.е. $f'\delta A = g'\delta P$, причем в силу (2.8) и однородности функций f, g_1, g_2 выполнена цепочка соответствий по порядку величины

$$fA \sim f = g \sim g'P_{ст},$$

Отсюда следует, что

$$\delta P/\delta A = f'/g' \sim P_{ст}/A \ll 1, \quad (2.9)$$

т.е. в случае выполнения достаточного критерия малое δP соответствует большому δA .

В правую часть уравнений (2.5) явно не входит время, поэтому любое возмущение траектории можно представить как возмущение только концентрации P по сравнению со стационарным значением <определяемым при заданном A из соотношения (2.8)>, т.е. как $P = P_{ст} + \Delta P$, вызывающее отклонение от стационарной кинетики как P , так и A , описываемое через малое время после возмущения (пока не успело заметно измениться значение A) уравнениями

$$\begin{aligned} d\Delta A/dt &= g_1'\Delta P, \\ d\Delta P/dt &= -g'\Delta P. \end{aligned} \quad (2.10)$$

Отметим, что в соответствии с общей тенденцией возврата системы (2.4) к невозмущенной кинетике изменение ΔP направлено в сторону, противоположную возмущению, т.е. в сторону компенсации возмущения. Можно проверить, также и то, что за время возврата значения P к стационарному значению не произойдет изменения A , вызывающего еще более значитель-

ное последующее изменение P по сравнению с исходным изменением ΔP . Критерий сравнения отклонений от равновесия A и P дает сравнение характерных времен релаксации $\tau_A = \delta A/v_A$ и $\tau_P = \delta P/v_P$:

$$\tau_A/\tau_P = v_P/v_A \delta A/\delta P \gg 1$$

в силу $v_P/v_A = g'\Delta P/g_1'\Delta P = (g_1' + g_2')/g_1' > 1$ и (2.9).

Таким образом, концентрация A изменяется относительно медленно в сравнении с P и достаточный критерий в виде (2.7) означает редукцию системы (2.5) в соответствии с наличием малого параметра $P_{ст}/A$.

Нетрудно проверить, что процедура, использованная при получении вывода о тенденции возврата к невозмущенной траектории, с точностью до переобозначений справедлива для более общего случая, описываемого схемой (2.1). Так же и другие свойства кинетики и обоснования применимости метода квазистационарных концентраций работают для последовательностей превращений с более, чем одной промежуточной концентрацией в силу общности свойств кинетических систем рассматриваемого типа: в их правые части явно не входит время; для каждого превращения выполнено соотношения материального баланса, связывающее входную и выходную концентрацию для этапа линейным соотношением (или выполнено аналогичное уравнение связи для входной и выходной переменной, если в качестве таких переменных выступают не концентрации, а давления или количества другого типа); все этапы разбиваются на элементарные стадии низкого порядка <из этого следуют общие типовые свойства этапов, например, сформулированные в п.1.2 типовые свойства биохимических превращений, для которых в соответствии с их механизмом суммарный порядок каждой элементарной стадии не выше второго, а по каждой из концентраций — не выше второго, см. также главу I п.4.2>.

<Для последовательности типа (1.5) с большим числом этапов начальная кинетика разбивается на интервалы выхода на стационар по последовательности промежуточных переменных, начиная с x_2, \dots до x_N . Доказательство применимости достаточного критерия для этих переменных проводится по индукции. Применимость достаточного критерия для переменной x_i до выхода на стационар по следующей переменной x_{i+1} следует из возможности исключить все предшествующие переменные в силу выполнения квазистационарности по ним, т.е. возможности перейти к простейшей схеме (2.1), для которой доказательство получено. После выхода на стационар по всем промежуточным переменным доказательство достаточности критерия квазистационарности вида (2.7) следует из аналогичного рассмотрения сводимых к схеме (2.1) ситуаций в обратной последовательности от переменной x_N к x_2 . В такой же обратной последовательности доказываемость достаточности критерия вида (2.7) для момента, пока квазистационар по последним переменным в последовательности еще не достигнут (т.е. доказываемость, начиная с последней из переменных, для которых уже достигнут квазистационар)>.

При этом смысл применимости достаточного критерия вида (2.7) по отношению к промежуточным концентрациям вполне понятен. Если уж этот критерий гарантирует низкую восприимчивость переменной x_2 , следующей за переменной x_1 как наиболее быстро изменяемой в ряду всех переменных, то уж тем более он гарантирует низкую восприимчивость к такому изменению x_1 для последующих переменных, поскольку предшествующие им переменные изменяются гораздо слабее, чем x_1 .>

3. Иллюстрация применения процедуры симметризации для решения <многомерных> оптимизационных задач

Рассматриваются задачи с общим смыслом выявления максимальных возможностей интеграции составляющих живой системы для достижения некоторого заданного результата. Результат — это скорость некоторого процесса, функция интеграции F . Его будем выражать в виде функции от количеств x_i участвующих в нем составляющих (или, что то же самое, как функции максимальных скоростей v_{im} , пропорциональных этим количествам). При выявлении максимальных возможностей естественно игнорировать обратные связи (активация и ингибирование ферментов и переносчиков субстратами или продуктами и т.п.), интерпретируя их как

способ уменьшения имеющихся возможностей в тех случаях, когда получение максимального результата по каким-либо причинам нежелательно /не требуется. Поэтому $F = F(x_i)$ обычно с простейшим набором типовых свойств по отношению к любой из переменных x_i <в частности, свойством произведения по отношению к наличию всех необходимых составляющих>. Используемые выражения для F — модельные или реальные для некоторого конкретного процесса.

Максимальные возможности выражает достижение максимума отношения F/Q , где функция Q <функция затрат> описывает сопровождающие интеграцию затраты. Функцию затрат Q по отношению к переменным x_i обычно можно считать линейной

$$Q = \sum_{i=1}^n \alpha_i x_i. \quad (3.1)$$

Общее обоснование линейности затрат при экономическом анализе поведения живой системы дано в гл.2.п.2. Кроме того, к линейному виду затрат приводит множество непосредственных интерпретаций происходящих в живой системе процессов: утрата составляющих в результате спонтанного деструктивного процесса, имеющего смысл мономолекулярной реакции распада <включая бимолекулярный распад при действии постоянного стресс-фактора, который в этом случае можно внести в константу скорости и представить бимолекулярную реакцию формально как мономолекулярную по переменной x_i >; механическое вытеснение одними составляющими других при заданном объеме <т.е. несжимаемость веществ при давлении порядка атмосферного>; затраты на первичный синтез составляющих <в силу линейности результирующих стехиометрических уравнений синтеза>; затраты на вынос из системы продуктов деградации составляющих; затраты на механическую прочность за счет вклада химических соединений в общее осмотическое давление и т.д.

3.1. Решение оптимизационной задачи $F/Q = \max$ для

$$F = \prod_{i=1}^n \frac{x_i}{x_i + k_i}; Q = \sum_{i=1}^n x_i. \quad (3.2)$$

(вид затрат не отличается от (1) с точностью до линейной замены переменных).

Анализ модели (2) в общем виде затрудняет ее асимметрия по различным переменным x_i , выражаемая различием соответствующих им постоянных k_i , поэтому в общем в виде задача интеграции, т.е. задача определения значения переменных, функции интеграции и затрат в режиме оптимизации $F/Q = \max$, не имеет точного решения. Точно в общем виде из условия оптимизации по каждой из переменных удастся получить выражение для переменных через значение затрат в режиме оптимизации

$$x_i = \frac{k_i}{2} \left(\sqrt{1 + \frac{4Q}{k_i}} - 1 \right), \quad (3.3)$$

получить выражение в неявном виде для этих затрат

$$Q = \sum_{i=1}^n \frac{k_i}{2} \left(\sqrt{1 + \frac{4Q}{k_i}} - 1 \right), \quad (3.4)$$

и выразить через них значение функции интеграции в режиме оптимизации

$$\begin{aligned} F &= \prod_{i=1}^n \frac{\frac{k_i}{2} \left(\sqrt{1 + \frac{4Q}{k_i}} - 1 \right)}{\frac{k_i}{2} \left(\sqrt{1 + \frac{4Q}{k_i}} + 1 \right)} = \prod_{i=1}^n \frac{2 + \frac{4Q}{k_i} + \sqrt{1 + \frac{4Q}{k_i}}}{\frac{4Q}{k_i}} = \\ &= \prod_{i=1}^n \left(1 - \frac{x_i}{Q} \right) \end{aligned} \quad (3.5)$$

Дальнейший анализ позволяет выполнить процедура симметризации. Максимально симметричный случай для этой задачи реализуется при равенстве между собой параметров k_i , т.е. при $k_i = k$ для всех i . В этом случае для режима оптимизации затраты

$$Q = n(n - 1)k, \quad (3.6)$$

а значение функции интеграции

$$F = (1 - x/Q)^n = (1 - 1/n) \approx 1/e. \quad (3.7)$$

Зная точное выражение для затрат в режиме оптимизации (4), а также значения переменных и затрат в абсолютно симметричном случае (6), можно предложить приближенное выражение для затрат в режиме оптимизации при малых отклонениях параметров от абсолютной симметрии $k_i = k$, т.е. малых отклонениях k_i от k . Такое выражение имеет вид

$$Q \approx \left(\sum_{i=1}^n \sqrt{k_i} \right)^2 - \sum_{i=1}^n k_i \quad (3.8)$$

Значение затрат (8) совпадает с (6) при равенстве всех параметров k и восприимчивость (8) к малому изменению параметров по сравнению с максимально симметричным случаем такая же, как для точного выражения (4): $dQ/dk_j = n - 1$. Данные таблицы 1 показывают на примерах с $n = 4$ и $n = 8$, что приближенное выражение для затрат (8) выполнено с хорошей точностью не только в окрестности абсолютно симметричного случая, но и в гораздо более широкой области изменения параметров k_i , измеряемой несколькими порядками по сравнению с максимально симметричным случаем.

Отметим, что совпадение восприимчивости приближенного выражения с точным является существенным, как показывает сравнение в таблице 1 качества выполнения (8) с другими приближенными зависимостями

$$Q \approx \left(\sum_{i=1}^n \sqrt{k_i} \right)^2 \quad (3.8')$$

и

$$\sqrt{Q} \approx \left(\sum k_i + \sqrt{\left(\sum \sqrt{k_i} \right)^2 - 2 \sum k_i} \right) / 2 \quad (3.8'')$$

Зависимости (8') и (8'') получены путем обычного разложения функции затрат Q в ряд Тейлора по степеням малых параметров $k_i/4Q$ с сохранением соответственно первого и первых двух не исчезающих слагаемых. Естественно, что при сохранении любого заданного числа слагаемых в таком разложении получаемое приближенное значение и его восприимчивость в общем случае отличается от таковых в абсолютно симметричном случае.

Приближенное выражение для значений переменных можно получить подстановкой приближенного значения Q (8) в (3).

Приближенное выражение для функции интеграции также можно было бы получить подстановкой приближенного выражения для Q в (5). Однако такое выражение громоздко и удобнее иметь более простое выражение. Кроме того, недостаток этого громоздкого выражения в том, что приближенное значение Q в нем используется многократно, что может являться источником значительно большей ошибки, чем ошибка расчета Q по формуле (8). Так же, как и в случае с выражением (8), желательно, чтобы приближенное выражение для функции интеграции в режиме максимальной эффективности совпадало с (7) в абсолютно симметричном случае и имело ту же восприимчивость к малым изменениям параметров, что и точное выражение (5). Можно показать, что восприимчивость точного выражения (5) к малому изменению параметров по сравнению с абсолютно симметричным случаем равна нулю (общее выражение для восприимчивости приведено в работе [Васильев, 1992]).

Таким образом, приближенное выражение для функции интеграции в режиме оптимизации совпадает с (7) при малом отклонении параметров от абсолютно симметричного случая.

Метод симметризации можно также использовать для выяснения вопроса о том, как изменится это выражение при различии значений параметров k , которое не является малым. Для этого сначала можно рассмотреть промежуточный симметричный случай — случай, в котором значения параметров разбиваются на две группы, в каждой из которых значения параметров равны между собой, т.е.

$$k_i = k_j, i = 1, \dots, j; k_i = k_n, i = j + 1, \dots, n.$$

Оказывается [Васильев, 1992], что и в этом случае значение функции интеграции не изменяется по сравнению с абсолютно симметричным случаем, т.е. совпадает с (7). Полученные

результаты дают основания для предположения о том, что выражение (7) приближенно описывает значение функции затрат в режиме максимальной эффективности при изменении параметров k_i по сравнению с абсолютно симметричным случаем в весьма широком диапазоне. Данные таблицы 1 подтверждают это предположение, демонстрируя применимость полученных приближенных соотношений в широком диапазоне изменения параметров.

Таблица 1.

Значения функции затрат Q в сравнении с приближенным расчетом по формулам (8), (8') и (8'') и значение функции интеграции F в зависимости от ($i = 1, 2, \dots, n$).

Набор k_i	n	Q				F
		точно	(8)	(8')	(8'')	
100, 100, 100, 100	4	1200	1200	1600	1165	0.316
100, 80, 60, 40	4	810	810	1090	785	0.315
100, 50, 25, 12.5	4	470	468	656	448	0.308
100, 20, 4, 0.8	4	181	177	301	151	0.280
100, 10, 1, 0.1	4	104	99	209	52	0.251
100, 1, 0.01, 0.0001	4	29	22	123	31	0.154
100, 10, 10, 10	4	11	7	106	27	0.084
100, 100, 100, 100, 100, 100, 100, 100	8	5600	5600	6400	5571	0.344
100, 100, 100, 100, 10, 10, 10, 10, 10	8	2334	2331	2771	2310	0.337
100, 100, 100, 100, 1, 1, 1, 1, 1	8	1534	1532	1936	1504	0.326
100, 100, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1	8	475	470	676	446	0.306
100, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1, 1	8	189	182	289	164	0.295
100, 0.1, 0.1, 0.1, 0.1, 0.1, 0.1, 0.1, 0.1	8	57	49	149	37	0.215

3.2. Решение оптимизационной задачи $F/Q = \max$ при описании отклонений от предельной ломаной

$$F = \min \{x_i\} \quad (3.9)$$

в неявной зависимости функции интеграции от переменных (гл.1, п.5.2)

$$k = \prod_{i=1}^n (1 - F / x_i) \quad (3.10)$$

При стремлении параметра k к нулю получим, что F линейно зависит от каждого аргументов при малом значении последнего и приближается к насыщающему значению, которое равно минимальному из значений x_i .

Для зависимости (10) точно возможно выполнить следующие этапы решения задачи интеграции. Дифференцируя обе части (10) по x_j и снова используя (10), получим:

$$\frac{\partial F}{\partial x_j} \sum_{i=1}^n \frac{k}{x_i - F} = \frac{k}{x_j - F} \frac{F}{x_j} \quad (3.11)$$

Выражая отсюда комбинацию $\frac{1}{F} \frac{\partial F}{\partial x_j}$ и подставляя ее в условие максимальной эффективности,

записанное в виде $\frac{1}{F} \frac{\partial F}{\partial x_j} = \frac{1}{Q} \frac{\partial Q}{\partial x_j}$, где правая часть $\frac{1}{Q} \frac{\partial Q}{\partial x_j} = \alpha_j / \sum_{i=1}^n \alpha_i x_i$, получим n уравнений

$$\alpha_j x_j (x_j - F) \sum_{i=1}^n \frac{1}{x_i - F} = \sum_{i=1}^n \alpha_i x_i, \quad j = 1, 2, \dots, n, \quad (3.12)$$

которые вместе с (10) позволяют выразить значения переменных x_i и значение F в режиме максимальной эффективности.

Заметим, что полученная система (10, 12) является вырожденной в силу того, что вырожденной являлась исходная задача интеграции с функцией F в виде (9) и в виде (10): видно, что если решением задачи интеграции был некоторый исходный набор из значения F и переменных x_i , то решением будет и набор, отличающийся от исходного одновременным умножением всех переменных и функции интеграции на любой множитель. Вырожденность системы (10, 12) проявляется в том, что n уравнений (12) являются зависимыми: если для каждого заданного j разделить правую часть (12) на $(x_j - F)$, а затем сложить все полученные уравнения, то получится тождество.

Решение задачи в максимально симметричном случае, т.е. при одинаковых значениях всех α_i ($\alpha_i = \alpha$ для всех i) можно получить непосредственно из (10): $x_i = x = F(1 - k^{1/n})$ для всех i и при произвольном (в силу отмеченного вырождения задачи интеграции с функцией интеграции в виде (10)) значении F .

Достаточно хорошая оценка для других случаев может быть получена из рассмотрения случая промежуточной симметрии — случая равного числа переменных в двух группах, в каждой из которых равны между собой значения затрат, т.е. $\alpha_i = \alpha_1$ для $i = 1, 2, \dots, n/2$ и $\alpha_i = \alpha_n$ $i = n/2 + 1, \dots, n$. В этом случае n должно быть четным, но это не может иметь принципиального значения для применимости получаемых результатов.

Для случая промежуточной симметрии из (12) можно получить

$$\alpha_1 x_1 (x_1 - F) = \alpha_n x_n (x_n - F).$$

Выражая отсюда $1 - \frac{F}{x_i} = \frac{\alpha_1 x_1 (x_1 - x_n)}{(\alpha_n x_n - \alpha_1 x_1) x_n}$ и $1 - \frac{F}{x_n} = \frac{\alpha_n x_n (x_1 - x_n)}{(\alpha_n x_n - \alpha_1 x_1) x_1}$, и подставляя эти выражения в (10) после преобразований можно получить связь x_n и x_1 в виде

$$x_n / x_1 = (1 + k^{1/n} \sqrt{\alpha_1 / \alpha_n})(1 + k^{1/n} \sqrt{\alpha_n / \alpha_1}) \quad (3.13)$$

в частности, при $n = 2$

$$x_2 / x_1 = (1 + \sqrt{k \alpha_1 / \alpha_2})(1 + \sqrt{k \alpha_2 / \alpha_1}) \quad (3.14)$$

Отметим, что $k < 1$ в силу того, что правая часть (10) меньше единицы при любых положительных F и x_i , а случаю близости к предельной зависимости (9) отвечают значения $k \ll 1$. Учитывая это, из полученных соотношений следует, что для существенного различия значений x_i необходимо значительно большее различие соответствующих им затрат α , а при сравнимых затратах значения переменных отличаются мало. Учитывая также то, что, как следует из (12), в любом случае большему значению затрат α_j соответствует меньшее значение переменной x_j , формула (13) позволяет получить хорошую оценку для различия переменных в общем случае для задачи интеграции с функцией (10).

3.3. Решение оптимизационной задачи $F/Q = \max$ в случае

$$F = \left(\sum_{i=1}^n \frac{1}{x_i} \right)^{-1}. \quad (3.15)$$

Вырождение аналогично п.3.2, значения для переменных x_j : $x_j \sim 1/\sqrt{\alpha_j}$, т.е. $x_j^2 \alpha_j$ не зависят от j .

3.4. Решение оптимизационной задачи при описании отклонений от предельной ломаной (9) похожим на (10) выражением

$$k = \prod_{i=1}^n (1 - x_j / F) \quad (3.16)$$

не отличается существенно от решения оптимизационной задачи в п.3.2, в частности, отношение переменных также описывают выражения (13–14). Описание отклонений от предельной ломаной зависимостью (16) более удобно, чем (10), поскольку при фиксированном k для зависимости функции F от любой из переменных x_i значения переменных с другими индексами выступают непосредственно как лимитирующие максимальное значение F . В частности, при $n = 2$ насыщающее значение F в определяемой выражением (16) зависимости $F(x_1)$ — это x_2 . Для сравнения при $n = 2$ в зависимости $F(x_1)$, определяемой выражением (10), насыщающее значение F — это $(1 - k)x_2$.

Выражение (16) при $n = 2$ использовано для описания зависимости скорости электронного транспорта при фотосинтезе от максимальной скорости электронного транспорта и интенсивности освещения в работе [Farquhar et al., 1980], эта зависимость фигурирует в п.6.3.1 главы II и соответственно далее в п.3.5. Кроме того, выражение вида (16) использовано в п.6.2 главы II для описания углекислотной зависимости C_4 -фотосинтеза.

В последнем случае понадобится выражения для производной функции F по любому из аргументов в симметричной точке

$$x_1 = x_2 = F(1 + \sqrt{k}) \quad (3.17)$$

Значения производных удобно получать, представляя (16) в виде

$$(1 - k)F^2 - (x_1 + x_2)F + x_1x_2 = 0, \quad (3.18)$$

дифференцируя (18) по любому аргументу и учитывая связь (17). В результате получим значение производной в симметричной точке

$$F' = \frac{1}{2(1 + \sqrt{k})}. \quad (3.19)$$

3.5. Решение оптимизационной задачи $F/Q = \max$ в случае комбинирования отклонений от предельной ломаной и зависимости Михаэлиса–Ментен (получение оптимизационных соотношений, описывающих интеграцию световых и темновых процессов фотосинтеза для гл.2 п.6.3)

Зависимость $F \equiv A = A(J, v)$

$$\kappa^* = \left(1 - \frac{J}{A}\right) \left(1 - \frac{v}{A}\right), \quad v = v_m f(c_i), \quad f(c_i) = \frac{c_i - k_1}{c_i + k_{р\text{дфк}}} \quad (3.20)$$

где зависимость $J = J(I, J_m)$

$$\kappa = \left(1 - \frac{I}{J}\right) \left(1 - \frac{J_m}{J}\right). \quad (3.21)$$

Качество описания углекислотных и световых кривых фотосинтеза как набора точек $A(c_i, I)$ зависимостями (20–21) демонстрируют данные в таблице 2 (дополнительные пояснения к способу представления этих данных — в главе II п.6.3.1).

Выражение для затрат: $Q = Q_0 + \alpha_J J + \alpha_c v_m$. (3.22)

Вид условия максимальной эффективности $A/Q = \max \rightarrow Q/A = \min$:

$$\frac{Q_0 + \alpha_J J_m + \alpha_c v_m}{A} + \alpha_w \frac{1,6\Delta w}{c_a - c_i} = \min.$$

Оптимизируемыми параметрами являются J_m , v_m и c_i . Дифференцируя по ним, получим систему линейных уравнений (вырожденную) относительно Q_0 , α_J , α_c , α_w :

$$\alpha_J A = (Q_0 + \alpha_J J_m + \alpha_c v_m) \frac{\partial A}{\partial J} \frac{\partial J}{\partial J_m}$$

$$\alpha_c A = (Q_0 + \alpha_J J_m + \alpha_c v_m) \frac{\partial A}{\partial v} f$$

$$\alpha_w \frac{1,6\Delta w}{(c_a - c_i)^2} A^2 = (Q_0 + \alpha_J J_m + \alpha_c v_m) \frac{\partial A}{\partial v} v_m f'$$

Более удобный вид:

$$\frac{\alpha_c}{\alpha_J} = f \frac{\partial J_m}{\partial J} \frac{\partial A}{\partial v} \frac{\partial A}{\partial J} = f \left[1 + \frac{\kappa J}{I - J} + \frac{I \kappa J}{(I - J)^2} \right] \frac{J - A}{v - A}$$

$$\alpha_c A = (Q_0 + \alpha_J J_m + \alpha_c v_m) f \left[1 + \frac{\kappa^* A}{J - A} + \frac{J \kappa^* A}{(J - A)^2} \right]$$

$$\frac{\alpha_w}{\alpha_c} \frac{1,6\Delta w}{(c_a - c_i)^2} A^2 = v_m f' / f$$

(использованы выражения для производных

$$\frac{\partial J_m}{\partial J} = 1 + \frac{\kappa J}{I - J} + \frac{I \kappa J}{(I - J)^2} \quad \text{в силу } J_m = J \left(1 + \frac{\kappa J}{I - J} \right);$$

$$\frac{\partial v}{\partial A} = 1 + \frac{\kappa^* A}{J - A} + \frac{J \kappa^* A}{(J - A)^2} \quad \text{в силу } v = A \left(1 + \frac{\kappa^* A}{J - A} \right);$$

$$\frac{\partial A}{\partial v} \frac{\partial A}{\partial J} = - \frac{\partial J}{\partial v} = \frac{J - A}{v - A} \quad \text{в силу } \kappa^* = \left(1 - \frac{J}{A} \right) \left(1 - \frac{v}{A} \right).$$

Переход к переменным (A, J, c_i) :

$$\kappa^* \frac{\alpha_c}{\alpha_J} = f(c_i) \left[1 + \frac{\kappa J}{I - J} + \frac{I \kappa J}{(I - J)^2} \right] \left(\frac{J - A}{A} \right)^2;$$

$$\alpha_c \frac{A}{f} \left[1 + \frac{\kappa^* A}{J - A} + \frac{J \kappa^* A}{(J - A)^2} \right] = Q_0 +$$

$$+ \alpha_J J \left(1 + \frac{\kappa J}{I - J} \right) + \alpha_c \frac{A}{f} \left(1 + \frac{\kappa^* A}{J - A} \right);$$

$$\alpha_w \frac{1,6\Delta w}{(c_a - c_i)^2} = \left(1 + \frac{\kappa^* A}{J - A} \right) \frac{f'}{f^2}.$$

После очевидных упрощений:

$$\frac{A^2}{(J - A)^2} = \frac{f}{\alpha_c \kappa^*} \left[\frac{Q_0}{J} + J \left(1 + \frac{\kappa J}{I - J} \right) \right].$$

$$\frac{Q_0}{J \kappa \alpha_J} = \frac{J^2}{(I - J)^2}, \quad \text{отсюда значение } J = \frac{I}{1 + \sqrt{\kappa \alpha_J I / Q_0}} \quad (3.23)$$

$$\frac{A^2}{(J - A)^2} = \frac{f}{\alpha_c \kappa^*} \left[\frac{Q_0}{I} \left(1 + \sqrt{\kappa \alpha_J I / Q_0} \right) + \alpha_J + \sqrt{\kappa \alpha_J Q_0 / I} \right] = \frac{f}{\alpha_c \kappa^*} \left[\frac{Q_0}{I} + \alpha_J + 2\sqrt{\kappa \alpha_J Q_0 / I} \right]$$

Отсюда значение A :

$$A = I / \left(1 + \sqrt{\frac{\alpha_c \kappa^*}{f \left[\frac{Q_0}{I} + \alpha_J + 2\sqrt{\kappa \alpha_J Q_0 / I} \right]}} \right) \quad (3.24)$$

Уравнения для расчета c_i :

$$\frac{\alpha_w}{\alpha_c} \frac{1,6\Delta w}{k_1 + k_{\text{рэфк}}} \left(\frac{c_i - k_1}{c_a - c_i} \right)^2 = 1 + \sqrt{\frac{\kappa^* f(c_i)}{\alpha_c} \left[\frac{Q_0}{I} + \alpha_J + 2\sqrt{\kappa\alpha_J Q_0 / I} \right]} \quad (3.25)$$

или приближенно

$$\frac{\alpha_w}{\alpha_c} \frac{1,6\Delta w}{k_1 + k_{\text{рэфк}}} \left(\frac{c_i - k_1}{c_a - c_i} \right)^2 = 1 \quad (3.25')$$

Таблица 2.

Качество описания зависимостями (20) – (21) углекислотных и световых кривых фотосинтеза как набора точек зависимости $A(c_i, I)$. Единицы измерения c_i — мкл/л, для всех других величин приведены к единицам измерения скорости ассимиляции A : мкмоль $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Все приведенные значения <с поправкой на темновое дыхание> отвечают интерполирующим зависимостям, использованных авторами цитируемых работ (кроме данных [Sharkey et al., 1985], см. комментариев к ним ниже), поэтому показанные отклонения выражают отличие от выбранных авторами визуально наиболее предпочтительных кривых для каждой отдельной зависимости (световой или углекислотной):

1) по данным для *Pisum sativum* из работы [Evans, 1987]. В исходные данные для углекислотной кривой представлены измерения для двух листьев (т.е. фактически объединены вместе две индивидуальные световые кривые), для световой кривой — представлены средние значения газообмена 6 листьев

A	$A_{\text{теор}}$	I_a	c_i	v_c	J
29,0	29,6	112,0	500	48,4	34,2
27,0	27,3	64,0	500	48,4	30,8
22,0	22,2	34,5	500	48,4	24,1
17,0	17,7	23,2	500	48,4	18,7
12,0	11,8	13,6	500	48,4	12,2
7,0	6,7	7,2	500	48,4	6,8
27,0	26,7	88,0	360	38,1	33,0
22,0	22,3	88,0	240	26,9	33,0
17,0	17,2	88,0	170	19,1	33,0
12,0	12,6	88,0	125	13,4	33,0
7,0	6,8	88,0	80	7,0	33,0
24,0	23,5	39,2	500	48,4	25,7

Значения параметров: $J_m = 38$, $v_m = 130$, $k_1 = 35$, $\kappa = 0,25$, $\kappa^* = 0,1$, коэффициент пересчета для интенсивности освещения I в единицы газообмена — $I/I_a = 12,5$; среднеквадратичные отклонения $\delta A = 0,42$; $\delta A/A = 3\%$

2) по данным для *Oryza sativa* из работы [Makino et al., 1994], полученным как измерения газообмена наиболее часто используемым способом — все измерения по каждой кривой выполнены на одном листе

A	$A_{\text{теор}}$	I_a	c_i	v_c	J
37,0	36,5	69,4	650	57,6	42,8
32,0	30,3	44,4	650	57,6	33,7
27,0	24,7	31,7	650	57,6	26,5
22,0	20,0	23,9	650	57,6	21,1
17,0	14,9	16,7	650	57,6	15,4
12,0	11,2	12,2	650	57,6	11,5
25,0	24,0	60,0	240	27,6	40,0
22,0	22,2	40,0	240	27,6	31,4
17,0	19,4	27,8	240	27,6	23,9
12,0	14,0	16,7	240	27,6	15,4

16,0	15,2	60,0	140	16,1	40,0
12,0	14,5	34,4	140	16,1	28,2
37,0	39,0	100,0	600	54,9	48,5
37,0	37,0	100,0	500	48,9	48,5
32,0	32,2	100,0	360	38,6	48,5
27,0	27,5	100,0	275	31,1	48,5
22,0	22,9	100,0	215	24,9	48,5
17,0	17,6	100,0	160	18,6	48,5
12,0	12,9	100,0	120	13,4	48,5
7,0	6,2	100,0	70	6,3	48,5

Значения параметров: $J_m = 60$, $v_m = 130$, $k_1 = 30$, $\kappa = 0,25$, $\kappa^* = 0,1$, $I/I_a = 18$; $\delta A = 1,49$, $\delta A/A = 9\%$

3) по данным для *Phaseolus vulgaris* из работы [Sharkey et al., 1985]. Каждое измерение в исходной зависимости выполнено на отдельном листе из-за деструктивной процедуры, использованной для последующего определения метаболитов по включению метки С-14. Поскольку в соответствии с процедурой невозпроизводимость данных неизбежно велика, то в нижней трети колонки данных для демонстрации значительного имеющегося произвола в выборе способа интерполяции представлены также непосредственно данные измерений

A	$A_{\text{теор}}$	I_a	c_i	v_c	J
16,0	17,5	40,0	210	19,7	31,4
13,5	14,9	21,9	210	19,7	19,5
11,0	11,6	14,1	210	19,7	13,2
8,5	8,0	8,8	210	19,7	8,5
6,0	5,8	6,2	210	19,7	6,0
34,5	32,0	62,5	585	43,7	40,8
31,0	29,3	62,5	450	36,8	40,8
26,0	25,2	62,5	330	29,2	40,8
21,0	20,9	62,5	250	23,1	40,8
16,0	15,9	62,5	180	16,9	40,8
11,0	11,5	62,5	130	11,9	40,8
6,0	6,2	62,5	80	6,3	40,8
26,9	27,7	62,5	395	33,5	40,8
23,4	20,6	62,5	245	22,7	40,8
16,0	18,2	62,5	210	19,7	40,8
13,5	15,9	62,5	180	16,9	40,8
11,1	12,0	62,5	135	12,5	40,8
7,2	6,8	62,5	85	6,9	40,8
2,8	2,6	62,5	50	2,6	40,8

Значения параметров: $J_m = 60$, $v_m = 110$, $k_1 = 30$, $\kappa = 0,25$, $\kappa^* = 0,1$, $I/I_a = 16$; $\delta A = 1,4$, $\delta A/A = 8\%$

4) по данным для *Commelina communis* из работы [Morison, Jarvis, 1983], полученным как измерение газообмена верхушки растения (shoot) — побега, представляющего собой два верхних полностью выросших листа и один разворачивающийся лист. Невоспроизводимость исходных данных в случае углекислотной кривой увеличивают приведенные значения двух повторных измерений, выполненных с интервалом в 20 мин.

A	$A_{\text{теор}}$	I_a	c_i	v_c	J
17,0	17,6	43,2	370	25,4	21,6
15,0	14,9	43,2	240	18,2	21,6
13,0	13,4	43,2	200	15,6	21,6

9,0	9,4	43,2	125	10,1	21,6
5,0	4,3	43,2	60	4,4	21,6
17,0	16,5	28,6	470	29,8	18,5
15,0	14,9	22,7	470	29,8	16,4
13,0	13,2	18,2	470	29,8	14,2
11,0	11,4	14,5	470	29,8	12,1
7,0	7,5	8,6	470	29,8	7,8
3,0	3,1	3,2	470	29,8	3,1

Значения параметров: $J_m = 27$, $v_m = 80$, $k_1 = 15$, $\kappa = 0,25$, $\kappa^* = 0,1$,
 $I/I_a = 22$; $\delta A = 0,44$, $\delta A/A = 6\%$

4. Физико-химический и оптимизационный анализ метаболизма

4.1. Ожидаемые средние энергетические затраты (ΔG) на одну реакцию в последовательности ферментативных превращений

Формальным основанием для того, чтобы рассматривать значение термодинамического потенциала для сложного процесса и его отдельных этапов как свободное, является то, что усложнение любой из ферментативных реакций, выражаемое в присоединении молекулы АТФ и последующем ее отсоединении после гидролиза до АДФ, не изменяет <типовых> свойств процесса, если концентрации АТФ, АДФ и неорганического фосфата можно считать постоянными. Эти концентрации можно внести в значения соответствующих констант скоростей, при этом вид выражения для скорости ферментативной реакции не изменится, но результирующее изменение ΔG в реакции будет отличаться на величину энергии гидролиза фосфорноэфирной связи. Таким образом, процессы, отличающиеся только числом гидролизуемых высокоэнергетических связей, будут обладать одинаковыми типовыми свойствами и различаться между собой только суммарным изменением ΔG в результате процесса.

Изменение ΔG в результате процесса является существенной его характеристикой, поскольку при прочих равных условиях большему изменению термодинамического потенциала соответствует большее значение стационарной скорости, но это увеличение сопровождается увеличением расхода высокоэнергетических субстратов.

Задачу об оптимальном изменении ΔG в результате процесса проще всего решить в том случае, когда результатом процесса является получение системой высокоэнергетических субстратов. В этом случае прямые затраты высокоэнергетических субстратов в процессе наиболее очевидно сказываются на его результате и ясна оптимизационная постановка задачи определения значения ΔG : если значение ΔG слишком велико по абсолютной величине (и отрицательно в силу принятой термодинамической конвенции в отношении знака изменения термодинамических величин в результате химического превращения) то процесс превращения в желаемом направлении необратим, но система тратит больше, чем получает; если же ΔG близко к нулю, то затраты минимальны, но процесс практически не идет из-за его обратимости.

Два важных процесса, которые не составляет труда интерпретировать с этой точки зрения — получение высокоэнергетических субстратов в результате работы восстановительного пентозофосфатного цикла (цикла Кальвина) при фотосинтезе и цикла трикарбоновых кислот (цикла Кребса).

В абсолютно симметричном случае отдельные этапы модельного циклического процесса не отличаются друг от друга, т.е. максимальные скорости, концентрации интермедиатов и соответствующие значения констант скоростей для отдельных этапов одинаковы: $x_i = x$, $v_{mi} = v_m$ и т.д., т.е. выражение для скорости любого этапа совпадающее с выражением стационарной скорости процесса имеет вид

$$v = v_m \frac{x}{ax + b} (1 - \exp(\Delta G / RT)). \quad (4.1)$$

В результате работы цикла получаемое системой число высокоэнергетических субстратов дает значение функции интеграции $F = v (1 + k \Delta G)$, где коэффициент пропорционально-

сти k описывает прямые расходы этих субстратов в результате работы цикла. Функция $Q = p(\alpha_x x + \alpha_m v)$ от изменения ΔG явно не зависит.

Таким образом, оптимизационная задача сводится к поиску максимума выражения $(1 - \exp(\Delta G/RT))(1 + k \Delta G)$. Для удобства введем новую переменную $y = -\Delta G/RT$, равную с обратным знаком изменению термодинамического потенциала в единицах RT (еще раз отметим, что самопроизвольному превращению в стандартных условиях соответствует отрицательный знак ΔG). С таким определением переменной оптимальное значение изменения термодинамического потенциала соответствует выполнению условия

$$[(1 - e^{-y})(A - y)]'_y = 0. \quad (4.2)$$

Дифференцируя, получим уравнение

$$e^y - y + 1 = A. \quad (4.3)$$

Оценим значение A для цикла Кальвина. Известно, что из одной запасенной молекулы 6-углеродного сахара может быть получено 38 молекул АТФ. Для получения одной молекулы 6-углеродного сахара требуется 6 оборотов цикла (при одном обороте происходит превращение одной молекулы CO_2). Поэтому результат одного оборота цикла можно оценить как получение 6,3 молекул АТФ. Считая, что одна молекула АТФ эквивалентна $15 RT$, а характерное число реакций в цикле составляет 10 (цикл не является линейным и число реакций несколько различается для различных возможных путей превращения), получим, что значение A как максимальное возможное изменение ΔG на одну реакцию цикла в единицах RT составляет примерно 10.

Подставляя $A = 10$ в уравнение для y , получим приближенное решение $y \approx \ln A = 2.3$, т.е. $\Delta G = 5$ кДж/моль.

Для уточнения этой оценки рассмотрим случай промежуточной симметрии, который определим как последовательность одинаковых пар реакций, где изменения ΔG в каждой из двух реакций отличаются и эти отличия могут быть сколь угодно значительны. Выбор именно такого случая промежуточной симметрии обусловлен тем, что ситуация с неравномерным изменением ΔG в различных реакциях сложного процесса весьма характерна и значение ΔG обычно варьирует от небольших положительных до больших отрицательных значений.

При рассмотрении случая промежуточной симметрии будем считать, что $k_{-1} = k_2$ для всех реакций, а значения максимальных скоростей как и в максимально симметричном случае равны между собой для всех реакций.

Таким образом, можно считать выполненными соотношения

$$v_i = v_m \frac{x_i - x_{i+1} q / \theta}{x_i + x_{i+1} + b} = v_{i+1} = v_m \frac{x_{i+1} - x_i q \theta}{x_i + x_{i+1} + b}, \quad (4.4)$$

где q — соответствующее среднему для всех реакций изменению ΔG значение экспоненциального множителя, а величина θ отражает отличие действительного значения экспоненциального множителя от q .

Выражая x_i через x_{i+1} и вводя переменную x как $x = (x_i + x_{i+1})/2$, получим, что оптимальное значение средних затрат термодинамического потенциала на одну реакцию $y = -\ln q$ достигается при выполнении условия

$$(1 - e^{-y})(A - y)/(1 + \Delta/(e^y + 1)) = \max, \quad (4.5)$$

где $\Delta = \theta + 1/\theta - 2$.

При малых значениях Δ ($\Delta \ll A$) изменение y по сравнению с абсолютно симметричным случаем незначительно. Характерное изменение y при $\Delta = A$ составляет $\ln 2$, т.е. в этом случае предсказываемые предположением об оптимизации прямые средние затраты на одну реакцию увеличиваются по сравнению с максимально симметричным случаем на 30% и составляют около 7 кДж/моль. В этом случае экспоненциальные множители в паре реакций отличаются в 400 раз, а разность изменений ΔG в паре реакций — около 15 кДж/моль (т.е. для одной реакции ΔG около нуля, а в другой — 15 кДж/моль).

Такая неравномерность распределения ΔG по отдельным реакциям примерно соответствует обычной неравномерности в последовательностях биохимических превращений. Поэтому полученные оценки интересно сопоставить с известными данными для среднего ΔG в упомянутых реальных процессах: циклах Кребса и Кальвина. При этом следует учитывать, при проведении расчетов не были учтены затраты на воспроизводство ферментов, катализирующих превращения, т.е. фактически считалось, что фермент могут работать неограниченно долго. Учет затрат на воспроизводство ферментов очевидно приведет к увеличению ожидаемых затрат термодинамического потенциала в биохимическом процессе, увеличению тем большему, чем больше затраты на воспроизводство единицы удельной активности ферментов. Таким образом, полученная оценка — это оценка снизу для изменения термодинамического потенциала в биохимических превращениях.

Для цикла Кребса среднее ΔG составляет 8 кДж/моль (исходные данные из работ [Ленинджер, 1985, т.2, с.486–490; Мушкамбаров, 1988, т.1, с.316–317]). Для цикла Кальвина следует ожидать большее отличие от полученной оценки, поскольку удельная активность основного фермента этого цикла РДФ-карбоксилазы (РДФК) мала по сравнению удельными активностями других ферментов этого цикла, а также ферментов цикла Кребса и большинства других ферментов растения. Эффект малости удельной активности РДФК выражен настолько сильно, что масса одного этого фермента сравнима с суммарной массой всех других ферментов в растении. Поэтому с учетом действующего механизма воспроизводства ферментов, при котором все белки распадаются до аминокислот за примерно одно и тоже характерное время, затраты на воспроизводство РДФК и ферментов цикла Кальвина в целом будут особенно велики. И действительно, среднее изменение ΔG на одну реакцию в цикле Кальвина заметно больше полученной оценки снизу 7 кДж/моль и составляет около 10 кДж/моль (исходные данные из работ [Эдвардс, Уокер, 1986, с.144; Мушкамбаров, 1988, т.2, с.395]). С учетом действующих концентраций интермедиатов средние энергетические затраты на одну реакцию при некоторых вариантах расчета (цикл разветвленный) близки к 15 кДж/моль.

К дальнейшему рассмотрению имеет смысл вернуться после физико-химического и оптимизационного анализа отдельной ферментативной реакции.

4.2. Физико-химические ограничения констант скоростей и ожидаемое распределение ΔG по стадиям ферментативной реакции

Заданное стандартное изменение термодинамического потенциала ΔG связывает все константы скоростей для отдельных этапов ферментативного превращения в силу соотношения

$$P_+/P_- = \exp(-\Delta G/RT), \quad (4.6)$$

где P_+ и P_- соответственно произведения констант скоростей в прямом и обратном направлениях.

В случае простейшей схемы (1.1) связывающее константы выражение имеет вид (1.3)

$$k_1 k_2 / k_{-1} k_{-2} = \exp(-\Delta G/RT). \quad (4.7)$$

Кроме того, независимо от результирующего ΔG для реакции в целом, ограничены также значения каждой из констант по отдельности.

Константу k_1 интерпретируют как выражающую диффузионные ограничения на этапе присоединения субстрата к ферменту. Ее значение не может быть больше, чем $10^8-10^9 \text{ М}^{-1} \text{ с}^{-1}$ [Страйер, 1984, т.1, с.114]. Большее значение диапазона соответствует малым молекулам субстратов, например, CO_2 . Поэтому для большинства обычных субстратов в качестве предельного естественно взять меньшее значение диапазона, т.е. считать, что предельное значение константы скорости для диффузионных этапов большинства реакций составляет $10^8 \text{ М}^{-1} \text{ с}^{-1}$. Отличие этого значения от значения аналогичной константы при описании «клеточного» эффекта $6 \cdot 10^9 \text{ М}^{-1} \text{ с}^{-1}$ [Эмануэль, Кнорре, 1974, с.] выражает дополнительные ограничения диффузии субстрата к активному центру макромолекулы фермента по сравнению с диффузией при образовании «клетки»: геометрические (запрещены траектории, пересекающие макромолекулу), а также уменьшение скорости диффузии частицы с увеличением ее массы.

Константу k_2 интерпретируют как лимитирующую превращение фермент-субстратного комплекса при образовании продукта. Для большого числа известных ферментов наиболее представлен диапазон значений 10^2-10^3 с^{-1} , а все значения этой константы не выходят за пределы диапазона $1-10^6 \text{ с}^{-1}$ [Березин, Варфоломеев, с.69]. Одно из наибольших известных значений этой константы $6 \cdot 10^5 \text{ с}^{-1}$ наблюдается у карбоангидразы [Ленинджер, 1985, т.1, с.240; Страйер, 1984, т.1, с.114].

Если величину k_1 сверху ограничивает диффузия, то величину k_2 ограничивают предельные возможности механизма ферментативного катализа в понижении активационного барьера по сравнению с неферментативным превращением. При таких физико-химических ограничениях констант и обычных концентрациях метаболитов распределение ΔG по стадиям отдельного ферментативного превращения оказывается не менее важно для достижения максимальной результирующей скорости превращения, чем уже рассмотренное распределение ΔG между ферментативными реакциями.

Считая значения констант свободными в рамках перечисленных физико-химических ограничений (интерпретация имеющихся степеней свободы при конструировании фермента будет дана ниже), рассмотрим возможности «идеального» подбора констант, обеспечивающего наибольшую возможную скорость превращения. Иными словами, выясним, какой вариант подбора констант (т.е. фактически уменьшения их значений по сравнению с соответствующими максимальными) приводит к наибольшей результирующей скорости превращения.

В общем случае из-за связи $k_1 k_2 / k_{-1} k_{-2} = \exp(-\Delta G/RT)$ предпочтительный с точки зрения увеличения результирующей скорости превращения подбор констант не сводится к простому выбору максимальных возможных значений для констант в прямом направлении и значительно меньших — в обратном. В частности, если значение ΔG положительно, то при таком тривиальном выборе максимальных значений для прямых стадий всегда окажется, что значение по крайней мере одной из обратных констант выходит за пределы соответствующего ей максимального значения.

Следовательно, при положительном ΔG хотя бы одна из констант k_1 или k_2 должна быть меньше своего максимального значения. В зависимости от того, какая именно константа будет больше уменьшена по сравнению с ее максимальным значением, могут быть получены большие различия в результирующей скорости.

Для определенности будем считать, что максимальное значение для констант k_1 и k_{-2} составляют $10^8 \text{ М}^{-1} \text{ с}^{-1}$, а для k_2 и k_{-1} — 10^3 с^{-1} . Рассмотрим пример, в котором для удобства значение ΔG выбрано так, чтобы $\exp(\Delta G/RT)$ было равно 100 (т.е. ΔG около 12 кДж/моль). Пусть концентрация конечного продукта $P = 10^{-5} \text{ М}$. При этом в соответствии с видом числителя (1.2) превращение будет идти в прямом направлении, если $S > 10^{-3} \text{ М}$. Зафиксируем константы обратного процесса, считая их значения равными соответствующим максимальным, т.е. $k_{-1} = 10^3 \text{ с}^{-1}$, а $k_{-2} = 10^8 \text{ М}^{-1} \text{ с}^{-1}$.

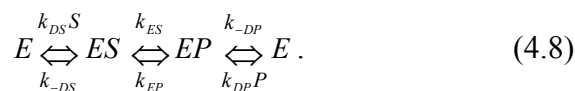
Сравним теперь возможные варианты уменьшения констант k_1 и k_2 . Если обе константы уменьшить одинаково в 10 раз по сравнению с соответствующим максимальным значением, то скорость будет меньше, примерно в те же 10 раз по сравнению с уменьшением только k_1 в

100 раз. Такой вывод очевиден, поскольку при сделанном выборе значений параметров и выполнении принятых ограничений в знаменателе выражения (1.2) доминирует слагаемое k_1S . Значит, именно его, т.е. k_1 , надо уменьшать для достижения большей результирующей скорости.

Таким образом, простое изменение соотношения констант k_1 и k_2 при постоянстве их произведения дает отличие в результирующей скорости на порядок. Если же в данном примере вместо k_1 в 100 раз уменьшить k_2 , то различие в скорости будет почти на 2 порядка.

Разумеется, что другой подбор параметров в данном примере, прежде всего многократное уменьшение концентрации субстрата (и связанной с ней концентрации продукта в силу неравенства $S > P \exp(\Delta G/RT)$) для достижения большей скорости может сделать более предпочтительным уменьшение k_2 вместо k_1 . Однако абсолютные значения скорости реакции в этом случае оказываются очень малы. Даже при выбранной относительно высокой концентрации субстрата порядка 1 мМ рассматриваемые существенно обратимые реакции часто лимитируют биохимические превращения. Поэтому описанный выше пример, в котором $k_1S \gg k_2$ гораздо более представительен для описания метаболизма, чем еще более ограничивающий превращения вариант обратимой реакции при малой концентрации субстрата.

Теперь, когда стало ясно, что изменение соотношения констант может существенно повлиять на результирующую скорость ферментативного превращения, уместно уточнить использованную схему (1.1), имея ввиду перспективу рассмотрения более сложных превращений. Недостатком использованной схемы простейшего ферментативного превращения, описываемой четырьмя константами скоростей, является то, что в ней отражены не все различающиеся с физико-химической точки зрения этапы этого процесса. Более точной является схема:



В схеме (4.8) фигурируют шесть констант, индексация которых проведена так, чтобы отразить физико-химический характер различных этапов. Индекс «D» сопровождает константу на этапе диффузии присоединяемой молекулы (субстрата или продукта) к ферменту. Индекс «-D» относится к обратному процессу. Наконец, индексы «ES» и «EP» соответствуют этапу собственно химического превращения фермент-субстратного комплекса с образованием комплекса фермента с продуктом и обратно.

Для описания обратимого превращения такая схема более естественна (хотя реальная схема может оказаться еще сложнее за счет более многочисленных состояний при превращении фермент-субстратного комплекса), поскольку физико-химическая интерпретация стадий не зависит от того, в каком направлении идет процесс — в прямом или обратном. Для схемы (1.1) из-за ее упрощенного характера константу k_{-1} при описании прямого процесса обычно интерпретируют как константу распада фермент-субстратного-комплекса (типа «-D»), а при описании обратного — как константу собственно химического превращения (типа «ES»).

Более точная схема позволяет разъяснить имеющиеся при конструировании молекулы фермента степени свободы с точки зрения возможности изменения значений констант на различных этапах ферментативного превращения. Формально число степеней свободы должно быть на единицу меньше числа констант в силу (4.6), поскольку есть связывающие все константы значение результирующего изменения термодинамического потенциала в результате реакции.

Для превращения, описываемого схемой (4.8), требуемые пять степеней свободы оказываются следующими. Во-первых, возможно уменьшение констант на этапе присоединения превращаемых молекул к ферменту — за счет меньшей доступности мест связывания для субстрата или продукта, например, за счет удлинения пути к местам связывания в объеме фермента (увеличения длины «туннеля», ведущего из среды к месту связывания) или за счет создания специфических преград на этом пути — механических (сужение «тоннеля») или электростатических (задержание молекул в «туннеле» притяжением или отталкиванием). Это две степени свободы. Еще две степени свободы получаем, если учтем, что при заданном зна-

чений константы типа k_D возможно изменение константы равновесия диффузионного этапа — отношения k_D/k_{-D} , а вместе с ним значения обратной константы типа « k_{-D} ». За счет изменения числа слабых электростатических связей, притягивающих или отталкивающих присоединяемую молекулу к местам связывания для большинства обычных субстратов такое изменение возможно в очень широких пределах, несмотря на то, что обычно значение константы равновесия ES-комплексов k_{-DS}/k_{DS} находится в гораздо более узких пределах $10^{-8} - 10^{-2}$ М [Страйер, 1984, т.1, с.110]. Узость диапазона наблюдаемых значений константы равновесия вполне объяснима, как станет ясно ниже. Наконец, пятая степень свободы соответствует изменению конфигурации активного центра, за счет чего константа скорости собственно химического превращения может быть уменьшена по сравнению с ее предельным значением (которое для определенности было принято равным 10^3 с⁻¹). Константа скорости химического превращения в противоположном направлении не является независимой и после определения 5 изменяемых констант может быть рассчитана из соотношения (4.6).

Разумеется, что не для всех превращений перечисленные степени свободы могут быть действительно реализованы и независимость при изменении параметров превращения относительна. При заданном числе остатков в первичной цепи фермента взаимосвязь параметров в той или иной степени неизбежна. Однако предлагаемый подход позволяет выявить предпочтительные соотношения констант с точки зрения реализации максимальных возможностей механизма ферментативного катализа. Таким образом, фактически мы решаем задачу об оптимизации констант, считая, что их в определенных выше пределах можно изменять независимо друг от друга и других общих для рассматриваемого класса качественно однородных объектов (белковых макромолекул) характеристик — длины последовательности мономеров, способности молекулы к деструкции и т.д.

Отметим удобство используемого представления ферментативного превращения — схемы вида (4.8), в которой каждому этапу поставлена в соответствие эффективная константа скорости первого порядка (т.е. соответствующая линейному виду закона действующих масс), включающая концентрацию присоединяемых молекул для этапов второго порядка типа « Δ ». При таком представлении очевиден циклический характер процесса и максимально выражена качественная однородность этапов.

Иными словами, внося концентрации субстрата и продукта в соответствующие константы скорости, мы выявляем симметрию описываемого процесса. При таком симметричном представлении, если направление процесса задано, произведение эффективных констант в прямом направлении должно быть всегда больше аналогичного произведения констант в обратном направлении, в отличие от аналогичного отношения (4.6) обычных констант, которое определено значением стандартного изменения термодинамического потенциала ΔG и не зависит от концентраций участвующих в превращении веществ.

В общем случае произвольное ферментативное превращение можно представить аналогичной циклической схемой с эффективными константами первого порядка. Если бы абсолютно симметричны по отношению ко всем эффективным константам были и физико-химические ограничения, то для достижения максимальной скорости следовало бы ожидать равномерного распределения отношения эффективных констант между всеми этапами, т.е. равного для всех этапов (и при этом большего единицы с учетом замечания выше) отношения эффективной константы в прямом направлении к константе в обратном направлении. Для схемы (4.8) такое соотношение имело бы вид

$$\frac{k_{DS}S}{k_{-DS}} = \frac{k_{ES}}{k_{EP}} = \frac{k_{-DP}}{k_{DP}P} > 1. \quad (4.9)$$

Однако асимметрия реальных ограничений проявляется в том, что предельные значения для эффективных констант собственно химического превращения обычно лимитируют процесс и при характерных концентрациях превращаемых веществ оказываются значительно (часто на несколько порядков) меньше аналогичных эффективных констант для диффузионных этапов. При такой явной асимметрии ограничений максимальная скорость будет достигнута при соотношении эффективных констант равновесий между этапами, отличающемся от

полностью симметричного по отношению ко всем этапам условия (4.9) или ему подобного при большем числе этапов.

А именно, величина результирующей скорости заведомо не превосходит скорости на лимитирующем этапе $k_{ES}[ES]$ и всегда меньше предельного значения $k_{ES}E_0$. Приближение к предельному значению для результирующей скорости обеспечивает близкое к равновесному соотношению всех эффективных констант (включая этап собственно химического превращения), кроме эффективной константы диффузионного этапа, предшествующего этапу собственно химического превращения. Диффузионный этап, предшествующий химическому превращению должен быть наиболее неравновесным из всех этапов, т.е. для него эффективная константа скорости должна значительно превосходить константу в обратном направлении.

Для схемы (4.8) требуемое соотношение имеет вид:

$$\frac{k_{ES}}{k_{EP}} = \frac{k_{-DP}}{k_{DP}P} \approx 1; \quad \frac{k_{DS}S}{k_{-DS}} \approx S \exp(-\Delta G / RT) / P. \quad (4.10)$$

Такой выбор эффективных констант позволяет концентрацию фермент-субстратного комплекса на лимитирующем этапе собственно химического превращения приблизить к предельной концентрации фермента во всех формах E_0 . Соответственно концентрации фермента в других формах будут значительно меньше, чем E_0 и сравнимы между собой при симметрии ограничений на всех этапах, кроме лимитирующего. Для этапа, предшествующего химическому превращению, прямая константа должна многократно превышать обратную из-за противоположного соотношения концентраций ферментных комплексов, фигурирующих в выражении для скорости в прямом и обратном направлении. При сравнимых концентрациях та же скорость превращения для других диффузионных этапов может быть достигнута за счет большой абсолютной величины значений эффективных констант при небольшом отличии их отношения от единицы. Для этапа химического превращения скорость обратного превращения оказывается значительно меньше, чем в прямом направлении, поскольку при близком к единице отношении эффективных констант концентрация ферментного комплекса для прямого направления значительно больше, чем для обратного.

Отметим, что при описываемом соотношении концентраций фермента в различных формах, когда $[ES] \gg [E]$, $[EP]$ в знаменателе выражения для скорости реакции, действительно можно пренебречь слагаемым $[EP]$ по сравнению с $[ES]$, т.е. замена схемы (4.8) более простой схемой (1.1) будет оправдана. При такой замене константе k_2 соответствует выражение

$$k_2 \approx \frac{k_{ES}k_{-DP}}{k_{EP} + k_{-DP}}, \text{ т.е. с учетом ожидаемой асимметрии } k_{EP} \ll k_{-DP} \text{ получаем, что } k_2 \approx k_{ES}.$$

Таким образом, если считать, что характеристики фермента оптимизированы для достижения максимальной результирующей скорости превращения в прямом направлении, то представление реакции превращения одного субстрата простейшей схемой (1.1) вполне корректно и физико-химическая интерпретация констант k_2 и k_{-1} соответствует применяемой обычно. Эта интерпретация действительно отличается от интерпретации тех же констант при описании упрощенной схемой процесса в обратном направлении при аналогичных предположениях.

С технической точки зрения качественная однородность представления типа (4.8) важна тем, что означает высокую степень вырождения решаемых задач, при которой невелико число качественно различных вариантов поведения, подобных описываемым соотношениями (4.9), (4.10) и т.п., а потому становится эффективен простой перебор гипотез о том, что имеет место один из таких вариантов. Для решаемой задачи об оптимизации кинетических характеристик фермента, т.е. в случае вариации одновременно многих параметров, перебор эффективнее, чем получение и использованием полного аналитического выражения для скорости в явном виде: заданные эффективные константы позволяют сразу выявить лимитирующий этап, а после этого ясны особенности распределения E по различным пулам (нужно обеспечить возможно большое значение скорости в прямом направлении на лимитирующем этапе), которые при необходимости можно уточнить в дальнейшем.

Для промежуточных этапов при решении этой задачи, когда нужно рассчитать скорость при заданных значениях констант, т.е. решить задачу, в которой рассматривается изменение одной величины, перебор также обычно наиболее предпочтителен. Причина этого в том, что при увеличении сложности рассматриваемой схемы превращения число диапазонов, в каждом из которых выражение для скорости намного проще, чем общее, растет примерно линейно с увеличением числа этапов. При рациональной последовательности перебора предположений о том, что решение находится в одном из диапазонов, число вариантов, которые нужно перебрать для нахождения решения, растет логарифмически, т.е. еще медленнее, чем число диапазонов. При этом в отличие от численного решения ясна тенденция изменения решения при изменении параметров задачи. Та же техника применима для нахождения скорости не только для отдельной ферментативной реакции (когда максимальную скорость задает произведение суммарной концентрации фермента E на константу скорости лимитирующей стадии), но и для последовательности ферментативных реакций или других превращений с теми же типовыми свойствами (характерные предельные скорости для них также всегда существуют). Класс решаемых перебором оптимизационных задач для описания последовательности этапов с рассматриваемыми типовыми свойствами также оказывается весьма широк. Тем более, что последовательность перебора гипотез при выявлении максимальных возможностей часто оканчивается на первом же варианте, когда проверяют, возможно ли при каком-либо соотношении констант достичь скорости процесса, близкой к предельной.

Следствием качественной однородности задачи об оптимизации кинетических характеристик фермента является также то, что для достижения максимальной результирующей скорости значения констант не являются абсолютно однозначными, но требуется некоторое определенное соотношение констант, выражаемое неравенством (4.10) или подобным ему для более сложной схемы. При этом изменения самих констант скоростей в широком диапазоне, часто даже на порядки при согласованном компенсирующем с точки зрения неравенств типа (4.10) изменении других констант, мало сказывается на результирующей скорости. Иными словами, оптимизационная задача с формальным изменением многих свободных параметров оказывается в большой степени вырожденной.

Вырождение особенно велико при большом превосходстве произведения эффективных констант в прямом направлении по сравнению с аналогичным произведением обратных эффективных констант, т.е. прежде всего для реакций с большим отрицательным ΔG . В этом случае многие варианты уменьшения обратных констант по сравнению с их максимальными значениями почти не влияют на результирующую скорость. Но даже в случае такого превосходства не любой подбор констант дает результирующую скорость, близкую к максимальной.

Например, скорость будет заметно меньше максимальной, если значение обратной эффективной константы на этапе, предшествующем лимитирующему будет много больше прямой эффективной константы. Отсюда следует необходимость выполнения условия $k_{-DS}/k_{DS} < S$, что с учетом обычного диапазона концентраций дает верхнюю границу упомянутого выше диапазона значений для константы равновесия ES-комплекса. В то же время очень значительное отклонение константы равновесия от верхнего предела также нежелательно, поскольку в этом случае одному этапу соответствует нерационально большие затраты энергии. С учетом того, что средние затраты на реакцию в целом составляют 5–10 кДж/моль, характерное отклонение от равновесия не должно превышать 1–2 порядков. Таким образом, полученные оптимизационные ограничения существенны для любых реакций и относительно узкий диапазон константы равновесия ES-комплекса вполне объясним.

Для конкретных ферментативных реакций качественная однородность может быть выражена в меньшей степени, чем для описываемого характерного. Во-первых, решение типа (4.10) формально получено для реакции с любым числом субстратов и продуктов, когда схема ферментативного превращения является чисто циклической. Но для многих ферментативных превращений схема оказывается разветвленной. Например, такой является схема ферментативных превращений с участием двух и более субстратов в том случае, когда субстраты могут присоединяться к ферменту в любой последовательности. Соответственно для превращения двух субстратов полезно рассмотреть противоположный предельный случай по отношению к

случаю неразветвленной схемы — считать субстраты одинаковыми. Это даст более близкие значения эффективных констант равновесия для этапов присоединения субстратов — более равномерное распределение термодинамического потенциала между этими этапами.

Во-вторых, считалось, что одинаковы ограничения для всех констант одного типа: при оценках было взято, что все диффузионные константы меньше одного и того же значения $k_D < 10^8 \text{ M}^{-1} \text{ c}^{-1}$, для химических $k_{ES} = k_{EP} < 10^3 \text{ c}^{-1}$, для обратных диффузионным — возможны любые значения. Однако для малой молекулы k_D больше, чем для большой, но ее труднее фиксировать в реакционном центре, т.е. отношение константы равновесия k_{-D}/k_D , а с ней и значение константы типа k_{-D} можно изменять в гораздо более узком диапазоне, чем для большинства обычных субстратов. Кроме того, можно ожидать асимметрию для предельных значений констант k_{ES} и k_{EP} в зависимости от знака ΔG : если $\Delta G < 0$, то за счет аккумуляции в макромолекуле фермента части высвобождаемой в результате реакции энергии энергетический порог для каждого следующего акта превращения в принципе может быть несколько понижен, т.е. предельное достижимое значение для k_{ES} будет заметно больше, чем для k_{EP} .

Тем не менее, рассмотренный характерный случай как случай промежуточной симметрии полезен и для анализа таких более асимметричных вариантов, учитывающих все конкретные особенности субстратов, характера превращения и усложнения его схемы по сравнению с простейшей циклической. Следующее приближение дает учет этих особенностей. При значительном отклонении реальных характеристик от ожидаемых будут ясны границы возможностей предлагаемого оптимизационного подхода к реконструкции кинетических характеристик.

Но, разумеется, вывод о границах может быть сделан после соответствующего критического анализа исходных физико-химических данных: измерить константы скоростей и концентрации непосредственно *in vivo* современные методы не позволяют, а реконструкция констант в экспериментах *in vitro* и расчет концентраций косвенными методами не являются вполне надежными.

Из-за проблем экспериментального количественного описания физической химии клеточных процессов теоретическая реконструкция ожидаемых кинетических характеристик и концентраций интермедиатов клеточных процессов является важной альтернативой чисто экспериментальным исследованиям. Чтобы разрешить возможные сомнения при проверке теоретически реконструированных данных, относящихся к отдельному превращению, имеет смысл реконструировать полный набор данных для метаболических путей как целого. Последовательность этапов такой реконструкции:

- 1) оценка ожидаемых кинетических характеристик ферментов в первом приближении, считая, что рассчитанные на основе экспериментальных измерений косвенным способом концентрации верны;
- 2) реконструкция ожидаемых из оптимизационного анализа соотношения концентраций ферментов и субстратов на основе оцененных значений (как уже говорилось, такую задачу с формальной оптимизацией большого числа параметров после определения рациональной очередности рассмотрения гипотез позволяет относительно просто решить перебор);
- 3) сравнение реконструированных концентраций с принятыми в первом приближении и при необходимости их корректировка в следующем приближении.

При таком подходе надежность повышается, поскольку данные по отношениям концентраций надежнее абсолютных значений концентраций и легче интерпретировать отклонения в наблюдаемых значения констант скоростей, если они наблюдаются для нескольких ферментов одновременно и имеют одинаковую физико-химическую интерпретацию.

4.3. Ожидаемое ограничение концентраций субстратов и ферментов в последовательностях метаболических превращений

Поскольку концентрации субстрата и продукта входят в эффективные константы скорости представления (4.8), то вполне естественно, что ожидаемое распределение ΔG между этапами ферментативного превращения зависит не только от величины ΔG и физико-химических ограничений на константы, но и от этих концентраций. В силу (4.10) распределение ΔG между диффузионными этапами ферментативного превращения выражают соотношения $\frac{k_{-DP}}{k_{DP}} \approx P$, $\frac{k_{-DS}}{k_{DS}} \approx P \exp(\Delta G / RT)$. Для химического этапа, если не учитывать возможное отличие предельных значений констант k_{ES} и k_{EP} , ожидаемое стандартное изменение термодинамического потенциала близко к нулю (с учетом предполагаемой асимметрии k_{-DP} , $k_{-DS} \gg k_{ES}$, k_{EP}).

При $\Delta G = 0$ получим, что ожидаемые значения констант Михаэлиса для субстрата и фермента равны между собой и с учетом асимметрии k_{-DP} , $k_{-DS} \gg k_{ES}$, k_{EP} совпадают с константами равновесия ES- и EP-комплексов: $K_{MS} = K_{MP} = P$. С ростом отрицательных ΔG константа Михаэлиса для субстрата $\frac{k_{-DS} + k_{ES}}{k_{DS}}$ в силу приближения k_{-DS} к k_{ES} будет все больше

отличаться от соответствующей константы равновесия k_{-DS}/k_{DS} . С учетом принятых характерных значений констант (10^{2-3} с^{-1} для k_{ES} и $10^8 \text{ М}^{-1} \text{ с}^{-1}$ для k_D) предельное значение $K_{MS} = k_{ES}/k_{DS}$ при больших отрицательных ΔG составит $10^{-6}-10^{-5} \text{ М}$. При таких концентрациях субстрата скорость ферментативного превращения еще можно сделать близкой к предельной скорости $k_{ES}E_0$. Но при более низких концентрациях даже очень большие затраты энергии в реакции не позволяют достичь предельной скорости при любом выборе констант в пределах принятых ограничений, поскольку скорость превращения лимитирует диффузия.

Таким образом, при более низких концентрациях, чем $10^{-6}-10^{-5} \text{ М}$ (для отдельных превращений, прежде всего, в зависимости от предельного k_{ES} это критическое значение может отличаться в большую или меньшую сторону) эффективность каталитических превращений будет всегда намного ниже наибольшей возможной k_{ES} .

С другой стороны, увеличивая концентрации субстратов, также невозможно значительно увеличить скорость, если она уже близка к предельной. Поэтому для каждого отдельного превращения существует достаточно широкий диапазон концентраций субстрата (при условии, что не слишком изменяется отношение S/P), в котором за счет подбора соотношения кинетических констант результирующую скорость удается приблизить к предельной.

Ширина диапазона, в котором за счет подбора констант можно компенсировать изменение концентрации субстрата, заведомо ограничена сверху, поскольку в заданном объеме растворителя невозможно растворить неограниченное количество растворяемого вещества. В качестве верхней границы для субстратов естественно взять обычную для клетки суммарную концентрацию всех низкомолекулярных веществ, которая соответствует примерно 2% по массе или порядка 10 мМ для обычных субстратов — органических молекул. Заметим, что указанная концентрация многократно ниже той максимальной концентрации, которую можно было бы достичь, растворяя соответствующие субстраты в воде. По всей видимости, суммарная концентрация низкомолекулярных органических молекул ограничена суммарным осмотическим клеточным давлением.

В отличие от низкомолекулярных веществ суммарная концентрация высокомолекулярных веществ почти не вносит вклада в клеточное осмотическое давление. Этим можно объяснить то, что суммарная масса высокомолекулярных веществ намного больше массы низкомолекулярных, но обычно не превосходит 30% по массе в физиологически активном состоянии клетки. Вода связывается с макромолекулами в сравнимом по массе отношении, поэтому при более высоком содержании высокомолекулярных веществ в клетке отсутствие свободной воды стало бы лимитировать все клеточные процессы (см. гл. II. п. 7.1).

Таким образом, диапазон концентраций субстрата, в котором за счет соответствующего подбора кинетических констант можно обеспечить близкую к предельной результирующую

скорость, оказывается довольно широк для многих ферментативных превращений, но в любом случае не превосходит 3–4 порядков.

Для последовательности ферментативных превращений метаболического пути близкая к предельной эффективность работы всех или многих ферментов будет обеспечена, если возможно подобрать концентрации интермедиатов так, чтобы для каждого фермента концентрации субстратов и продуктов позволяли обеспечить предельную скорость превращения. Наиболее критичны для такого подбора существенно обратимые превращения с большим положительным ΔG , поскольку близкую к предельной скорость отдельного превращения можно реализовать только при условии, что отношение произведения субстратов к произведению реагентов $\Pi S_i / \Pi P_i$ превосходит $\exp(\Delta G/RT)$ на множитель, значительно превышающий единицу.

Возможности подбора концентраций без уменьшения эффективности всех метаболических превращений последовательности будут исчерпаны, если в последовательности есть простейшее описываемое схемой (1.1) или схемой (4.8) обратимое превращение, для которого $\Delta G \approx 20$ кДж/моль. Выбор концентраций субстрата и продукта для такого превращения практически предопределен: первая должна быть близка к верхней границе 10^{-2} М, а вторая к нижней 10^{-6} – 10^{-5} М. Если концентрация продукта будет меньше 10^{-6} – 10^{-5} М, то будет значительно отличаться от предельной скорость следующего превращения в последовательности. Если концентрация субстрата намного меньше 10^{-2} М, то превращение будет идти в обратном направлении.

Возможности подбора концентраций увеличиваются с увеличением числа участвующих в превращении веществ, если при том же ограничении на суммарные концентрации в заданном диапазоне можно независимо изменять концентрации всех участников. Например, в случае превращения с участием двух субстратов для изменения произведения субстратов ΠS_i в 100 раз достаточно изменить концентрацию каждого субстрата в 10 раз, т.е. сумму в 20, а не 100 раз как в случае одного субстрата. Соответственно в этом случае характерное критическое ΔG будет превосходить 20 кДж/моль.

Однако реальные возможности обычно соответствуют простейшей схеме, прежде всего из-за того, что подбор обеспечивает изменение концентрации выполняющего превращение фермента, т.е. каждое превращение в последовательности добавляет только одну степень свободы независимо от числа участвующих в нем веществ. В случае большого числа участников их концентрации связаны стехиометрически или иным подобным образом. Поэтому свободной можно считать единственную концентрацию, а другие нужно внести в ΔG или исключить иначе.

Наличие превращения с большим ΔG критично не только с точки зрения достижения предельной скорости для самого этого обратимого превращения и следующего за ним превращения. Во-первых, фиксированные концентрации в цепочке превращений непосредственно влияют на подбор концентраций других интермедиатов в последовательности, близких к интермедиатам с фиксированными концентрациями. Во-вторых, необходимость выбора концентрации субстрата обратимого превращения вблизи верхнего предела 10 мМ суммарной концентрации всех интермедиатов значительно усиливает ограничения на концентрации других интермедиатов: их суммарная концентрация за вычетом фиксированной значительно уменьшается. Ограничение будет тем сильнее, чем больше число превращений в последовательности.

Поэтому достижение предельной скорости для всех превращений последовательности предопределяет концентрации интермедиатов заданного метаболического пути. Если в разных метаболических путях участвуют одни и те же интермедиаты (отметим, что использование одних и тех же интермедиатов в разных превращениях весьма важно для упрощения схемы воспроизводства живой системы на микроскопическом уровне — см. гл. III), то эффективность превращений в каждом из путей требует в общем случае разных концентраций одних и тех же интермедиатов, т.е. эффективность работы ферментов одного пути будет несовместима с эффективностью другого.

При предопределенности концентраций интермедиатов метаболического пути ожидаемые кинетические характеристики любого фермента, выполняющего заданное превращение в последовательности, зависят от концентраций участвующих в этом превращении интермедиатов. Если в разных путях происходит одно и то же превращение, то вполне естественно различие кинетических характеристик изоферментов в разных путях, действующих при разных концентрациях интермедиатов. Тем более естественно ожидать такое различие для пары изоферментов, катализирующих одну и ту же химическую реакцию, но в прямом и обратном направлениях (см. например [Райдер, Тейлор, 1983, с.65]).

Уменьшение скорости одного или нескольких превращений по сравнению с предельной при отклонении концентрации интермедиата от требуемой будет примерно линейным: отклонение в любую сторону нужно компенсировать пропорциональным увеличением количества ферментов на предшествующих или последующих этапах в последовательности.

Эффективность превращения по сравнению с предельной уменьшается и в том случае, когда в одном объеме параллельно функционируют несколько метаболических путей, поскольку для каждого пути характерно наличие обратимого превращения с критическим ΔG или примерно эквивалентные ему нескольких следующих подряд обратимых превращений с тем же суммарным ΔG . Близкая к предельной эффективность для каждого пути требует вполне определенного соотношения концентраций, при котором суммарная концентрация всех интермедиатов пути близка к предельной. Если же предельная суммарная концентрация интермедиатов распределена между несколькими процессами, то доля в ней каждого процесса, а с ней и эффективность, будет в несколько раз меньше, чем если каждый из процессов функционирует отдельно от других. Уменьшение эффективности можно выразить как уменьшение удельной скорости каждого превращения, отнесенной на единицу объема или единицу массы ферментов. В абсолютно симметричном случае уменьшение будет происходить линейно с ростом числа функционирующих в одной и той же локальной области процессов.

Поэтому при необходимости осуществить несколько метаболических процессов экономически целесообразно, чтобы процессы проходили отдельно — в различных локальных областях или же в одной области, но в разное время. Имеющиеся данные свидетельствуют, что за счет такого разделения процессов в живой системе и подбора концентраций интермедиатов в последовательностях превращений, по всей видимости, удастся достичь высокой эффективности превращений, прежде всего, за счет близости к предельной эффективности использования ферментов с наименьшей производительностью, т.е. наименьшим отношением k_{ES} к массе молекулы фермента. Например, активности основных ферментов цикла Кальвина отличаются чуть более, чем на порядок [Эдвардс, Уокер, 1986, с.268] при различии производительных характеристик этих ферментов на 3 порядка. Имеющиеся данные по концентрациям интермедиатов этого цикла и кинетическим константам [там же, с.130–142] также в целом соответствуют ожидаемым, хотя для более однозначного вывода эти данные недостаточно полны.

Для того, чтобы рассчитать ожидаемые значения концентраций ферментов и субстратов в биохимических превращениях, оценить эффективность с учетом всех факторов, а также определить требуемые для достижения высокой эффективности условия (в частности, количественно обосновать гомеостаз) нужны многие данные. С эффективностью использования потенциальных возможностей катализа нужно соотнести обновление макромолекул, ограничения на концентрации, число элементов при различных вариантах воспроизводства — с универсальным использованием одних субстратов во многих путях и без него, с разделением процессов и без него. Нужно обосновать теоретически выбор суммарной концентрации интермедиатов, который выше был сделан, исходя из феноменологии. После соотнесения осмотических ограничений с другими будет ясно, почему суммарная концентрация интермедиатов

составляет порядка 10 мМ, в частности станет ясно, возможно ли увеличить ее за счет уменьшения суммарной концентрации ионов. Важно сравнить также различие возможностей для животной и растительной клетки. Так, для растительной клетки с жесткой клеточной стенкой в принципе возможно значительно большее увеличение осмотического давления по сравнению с соответствующим выбранной суммарной концентрации за счет увеличения суммарного осмотического давления.

4.4. Экономическая целесообразность разделения превращений во времени

Описанная в п.2 кинетика, при которой пик нагрузки переходит по цепочке превращений последовательно, предопределяет режим эффективного использования обеспечивающих превращения элементов, если время деградации элементов мало или сравнимо с характерным временем изменения нагрузочной переменной x_1 . Тогда получение элемента к моменту достижения пиком нагрузки соответствующего этапа превращения даст значительно большую эффективность, чем любой другой режим, в частности, режим поддержания постоянного количества каждого элемента в течении всего процесса. По сути, в этом случае мы имеем простейший вариант локализации превращений во времени, который не требует дополнительных элементов, кроме регулирующих требуемые изменения во времени количеств непосредственно обеспечивающих превращения элементов.

Такой способ повышения эффективности использования ферментов не реализуем для обычных биохимических превращений, характерное время изменения концентрации интермедиата в которых не превосходит $\tau = c_{\Sigma} / k_{ES}E_0$. Это время (при $c_{\Sigma} = 10^{-2}$ М, $k_{ES} = 10^3$ с⁻¹, $E_0 = 10^{-6}$ М получим $\tau = 1$ с) намного меньше характерного времени деградации, а значит, и экономически обоснованного времени синтеза ферментов, измеряемого сутками. Увеличения эффективности не будет в таком обычном случае, когда концентрация фермента практически постоянна во время процесса. Отметим, что это постоянство было использовано при выведении типовых свойств стационарной скорости в п.1.2 в форме утверждения о постоянстве пропорциональных концентрациям ферментов величин v_{mi} .

Однако рассматриваемый вариант локализации во времени может быть реализуем и на биохимическом уровне, если интермедиатами являются полимерные соединения, например, крахмал (в этом случае вместо c_{Σ} в выражении для характерного времени будут находиться на несколько порядков превосходящая ее величина), и/или при сочетании с процессами на более высоких уровнях интеграции в живой системе в случае выполнения для таких процессов тех же типовых свойств отдельных превращений, а значит, и той же типовой кинетики в последовательности превращений. Рассматриваемый вариант разделения превращений во времени интересен тем, что предполагает кинетические изменения характеристик живой системы даже в отсутствии кинетики изменений внешних условий. Тем более разделение превращений во времени будет экономически обосновано при явно выраженной кинетике внешних условий. Качественно результат такого влияния ясен: отдельные превращения должны происходить во время, когда за счет внешних факторов обеспечена наибольшая загрузка обеспечивающего превращение элемента.

Аналогично дополнительным фактором пространственной локализации процессов в живой системе является пространственное распределение внешних условий (пространственные градиенты внешних условий).

При рассмотрении баланса между целесообразностью локализации во времени и локализации в пространстве можно высказать еще одно предположение качественного характера: при достаточно больших пространственных градиентах будет экономически более целесообразна пространственная локализация, а при больших градиентах изменения внешних условий во времени — временная локализация.

Приложение В.

Применение стандартной интерполяции при описании роста растений

Характерные особенности накопления растением биомассы и ее распределения между фотосинтезирующими и запасующими органами хорошо известны. На начальном этапе, пока не станет выражен эффект взаимного затенения листьев, происходит экспоненциальный рост биомассы m_l ассимилирующих органов (листьев)

$$\frac{dm_l}{dt} = am_l, \quad (1)$$

где удельная фотосинтетическая активность единицы массы листьев a практически постоянна (при постоянстве других внешних условий). <Скорость роста на этом участке ростовой кривой хорошо воспроизводится, т.е. недетерминированность мала.>

С ростом биомассы неизбежно затенение одних листьев другими. Для густого посева критическую биомассу листьев $m_{l, \text{крит}}$, при которой проявляется затенение, определяет произведение площади s , приходящейся в посеве на одно растение, на удельную биомассу единицы площади листа μ (такая характерная удельная биомасса может быть измерена экспериментально или рассчитана теоретически с помощью соотношений, получаемых в Приложении D), т.е. $m_{l, \text{крит}} = \mu s$. Критическую биомассу можно ввести для отдельного растения и в отсутствие соседних растений (хотя это сложнее из-за необходимости учитывать гораздо большее число факторов по сравнению со случаем ограниченной площади, приходящейся в посеве на отдельное растение), поскольку неограниченные размеры растения означали бы неограниченные расходы на обеспечение взаимодействий в нем.

Из-за затенения удельная фотосинтетическая активность уменьшается, а с нею замедляется скорость роста массы листьев и биомассы растения в целом. При этом увеличивается доля ассимилятов, направляемых в запасующие органы. Целесообразность именно такой кинетики распределения ассимилятов очевидна: если все ассимиляты сразу направлять в запасующие органы, то не будет ассимиляционного потенциала, если же не направлять их вовсе, то запасующие органы так и не будут сформированы.

Таким образом, типовые свойства коэффициента распределения ассимилятов k (как доли, остающихся в листьях ассимилятов) оказываются следующими. Сначала k близок к единице, затем происходит переключение и в конце периода роста, когда ассимиляционный потенциал уже не может быть использован, k приближается к нулю.

В соответствии с такой кинетикой коэффициента распределения кинетика изменения биомассы растения в целом и отдельно биомассы листьев во многом похожи. Типовые свойства для этих двух зависимостей включают: экспоненциальный участок, точку перегиба и выход на максимальное значение. Иными словами, обе кривые $m_l(t)$ и $m_\Sigma(t)$ состоят из двух простых фрагментов: для описывающего начало роста фрагмента положительны обе производные, для фрагмента, описывающего выход на максимальное значение — вторая производная меняет знак, т.е. отрицательна.

Выполнение типовых свойств и наблюдаемую недетерминированность характеризуют данные эксперимента по выращиванию редиса *Rhaphanus sativus* (рис. 10аб). Данные рисунка иллюстрируют высокую недетерминированность (плохую воспроизводимость) при больших временах — видно, что разброс велик даже несмотря на проводимое усреднение по 6 растениям в каждом случае. Отметим, что дополнительным фактором, неизбежно увеличивающим разброс, является невозможность прижизненного раздельного определения биомассы различных органов в подобных экспериментах (в результате для получения каждой точки не могут быть использованы те же растения, что и для получения других точек, т.е. для получения кривой в целом требуется порядка сотни растений).

Из-за высокой недетерминированности не было смысла разбивать кривые $m_l(t)$ и $m_\Sigma(t)$ на очень большое число участков при интерполяции. В данном случае оказалось вполне дос-

таточно трех участков для каждой отдельной кривой, причем экспоненциальный участок естественно было интерполировать не кубическим сплайном, а экспонентой.

Степенями свободы при интерполяции фактически были значение функции на границе второго и третьего участка (эта граница выбиралась вблизи точки перегиба), а также значение функции в насыщении. Отметим, однако, что выбор этих значений был существенно ограничен необходимостью выполнения типовых свойств. Кроме того, из числа кривых, удовлетворяющих типовым свойствам, были исключены те, для которых значение среднеквадратичного отклонения по сравнению с исходной совокупностью экспериментальных значений значительно превышало таковое для других кривых. В результате для расчетов было оставлено от 2 до 6 контрастных вариантов интерполяции для рассматриваемых зависимостей.

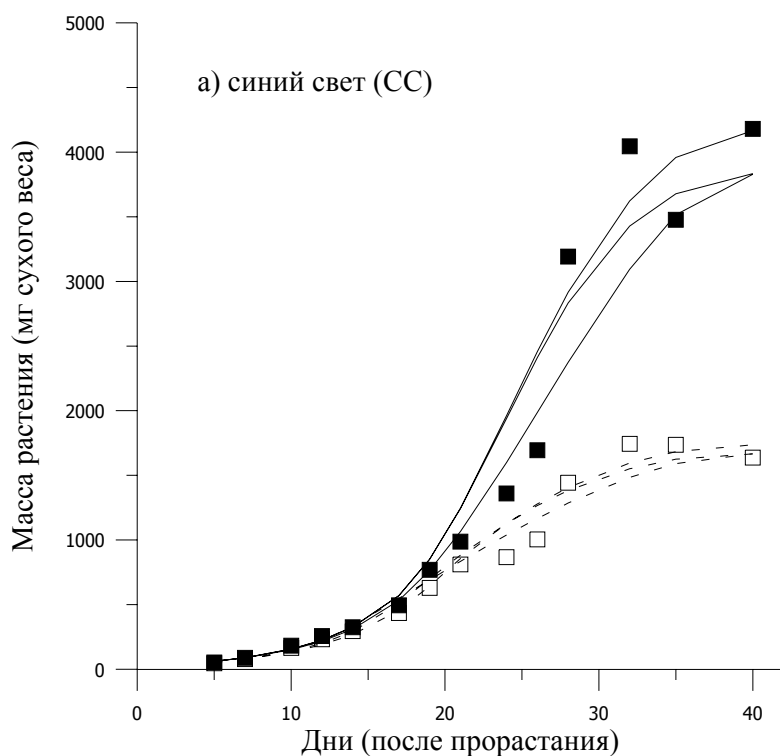
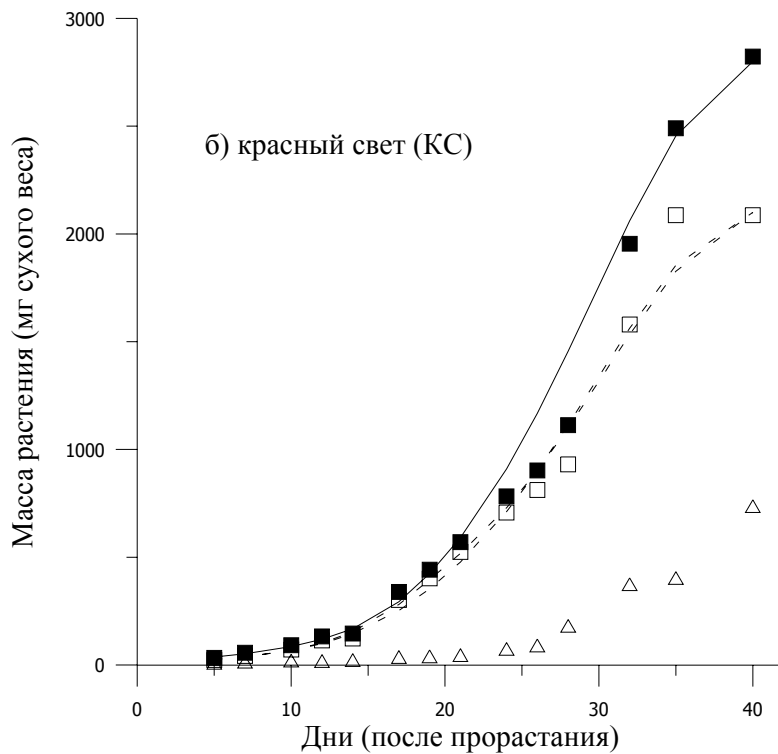


Рис.10. Кинетика накопления биомассы растением редиса на синем (а) и красном (б) свете: суммарная биомасса растения $m_{\Sigma}(t)$ — данные измерений (■) и семейство интерполирующих зависимостей (—); биомасса надземных органов $m_{л}(t)$ - данные измерений (□) и семейство интерполирующих зависимостей (- -). Для варианта на красном свете показаны также данные измерений (Δ) биомассы подземных органов $m_{к} = m_{\Sigma} - m_{л}$. Исходные данные получены В.В.Бондар.



При интерполяции помимо непрерывности самой функции и ее производной, а также перечисленных выше типовых свойств кривых $m_l(t)$ и $m_\Sigma(t)$ по отдельности необходимо было также обеспечить выполнение типовых свойств для рассчитываемых с их помощью вторичных величин — коэффициента распределения $k = \frac{dm_l}{dm_\Sigma}$ и удельной фотосинтетической активности единицы массы листьев $a = \frac{1}{m_l} \frac{dm_\Sigma}{dt}$ (Рис.11). В частности, заведомо необходимо выполнение во всей области интерполяции очевидного условия $k \leq 1$.

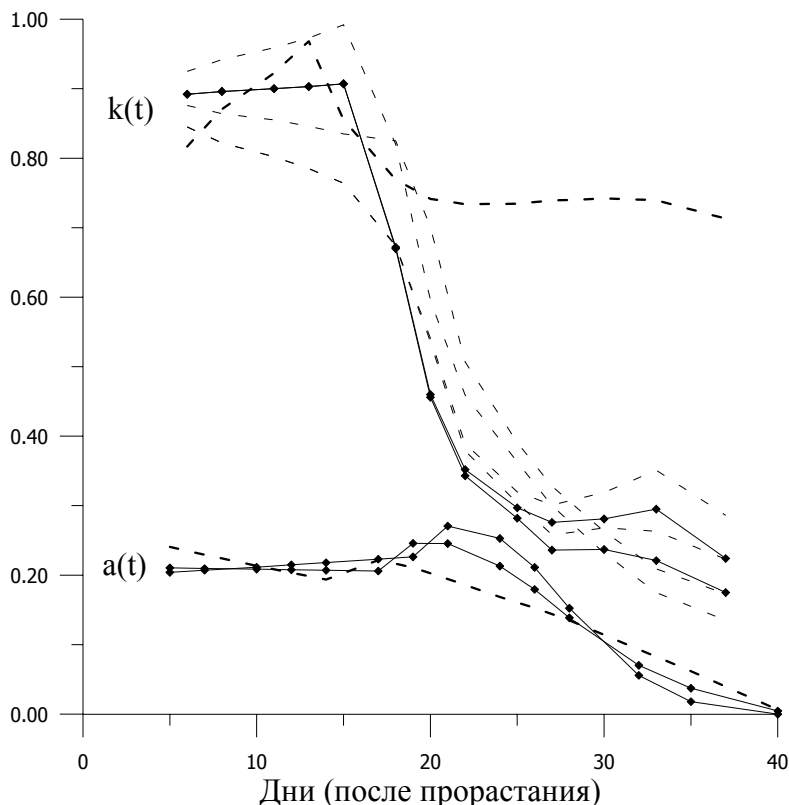


Рис.11. Семейство рассчитанных для варианта на синем свете зависимостей коэффициента распределения биомассы $k(t)$ (верхние кривые) и удельной фотосинтетической активности $a(t)$ (нижние кривые). Последняя выражена как отношение суточного прироста сухого веса растения к текущему сухому весу надземных органов. Сплошной линией (—) показаны кинетические кривые, соответствующие одной и той же интерполирующей зависимости $m_n(t)$ (но разным $m_n(t)$), пунктиром (---) - другие кривые $k(t)$. Жирным пунктиром (- -) даны рассчитанные кинетики на красном свете.

Таким образом интерполяции кривых $m_l(t)$ и $m_\Sigma(t)$ являются взаимосвязанными, а недетерминированность рассчитываемых характеристик этих кривых оказывается меньше, чем в случае отсутствия какой-либо связи между кривыми. В результате недетерминированность значений производных от $m_l(t)$ и $m_\Sigma(t)$, а также выражаемых через них значений $k = \frac{dm_l}{dm_\Sigma}$ и $a = \frac{1}{m_l} \frac{dm_\Sigma}{dt}$, оказалась близка к недетерминированности значений исходных величин $m_l(t)$ и $m_\Sigma(t)$, т.е. около 10%.

Зная значения $k = \frac{dm_l}{dm_\Sigma}$ и $a = \frac{1}{m_l} \frac{dm_\Sigma}{dt}$, можно проверять различные описывающие рост

оптимизационные предположения. С этой точки зрения интересны используемые данные по распределению ассимилятов между фотосинтезирующими и запасующими органами культурного растения редиса при выращивании на свету различного спектрального состава. Выбор для экспериментов культурного растения позволяет ожидать, что результатом селекции является достижение максимальной биомассы хозяйственно полезных (запасующих) органов за обычное при культивировании этих растений время выращивания, т.е. выполнение условия

$$m_k|_t = T = \max, \quad (2)$$

где $m_k|_t = T$ — конечная биомасса запасующих органов (корнеплода).

Выращивание растений на свету различного спектрального состава позволяет получить наряду с предположительно оптимальной траекторией также и предположительно неоптимальную траекторию, поскольку известно, что синий свет необходим для нормальной регуля-

ции роста растения, а его исключение (вариант на красном свете) приводит к значительным нарушениям роста. Нарушение нормального развития на красном свете (КС) выражает гораздо меньшая конечная масса корнеплода по сравнению с вариантом на синем свете (СС) при прочих совпадающих условиях выращивания и равных потенциальных возможностях фотосинтеза [Buchov et al., 1995].

Такой своеобразный дополнительный контроль на КС важен для разрешения технических проблем проверки критерия (2). Для проверки критерия в общем виде необходимо знать зависимость удельной фотосинтетической активности от всех факторов. Но, во-первых, такая зависимость с требуемой для практически полезных предсказаний точностью в общем случае неизвестна. Во-вторых, даже если бы и была известна, то использовать ее было бы чрезвычайно неудобно: и из-за необходимости определять все многочисленные параметры, от которых, как это хорошо известно, зависит фотосинтетическая активность, и из-за трудностей в манипуляциях сложным выражением. Поэтому обычно при общем рассмотрении роста удается лишь констатировать качественное соответствие наблюдаемого поведения оптимизационным утверждениям типа (2) (см. например, [Velten, Richter, 1995]).

Но хотя проверка утверждения (2) в общем виде невозможна, однако такую проверку можно провести в любом частном случае при выполнении некоторых требований (по аналогии с процедурой проверки оптимизационного критерия устьичной регуляции в Приложении С).

При заданных условиях выращивания и выборе объекта для выращивания рост в простейших моделях описывают три переменные — t , m_l и m_k . Причем последняя переменная m_k по сути не имеет прямого отношения к фотосинтезу, поэтому для сравнения различных сценариев накопления биомассы растением в любом конкретном эксперименте достаточно знать, как удельная фотосинтетическая активность зависит от двух других переменных, т.е. вид зависимости $a(m_l, t)$.

Весьма привлекательно для решения данной задачи было бы считать, что удельная фотосинтетическая активность не зависит явно от времени. Тогда имеющиеся в каждом конкретном эксперименте данные по накоплению биомассы позволили бы рассчитать эмпирическую зависимость $a(m_l)$ и в результате была бы вполне однозначна процедура проверки оптимизационного критерия (2) или любого ему подобного.

Представление в виде $a(m_l)$ вполне естественно, если считать, что основным ограничивающим рост фактором является самозатенение листьев. Эта интерпретация ограничений роста полностью согласуется с распространенной концепцией затрат поддержания и не противоречит тем данным рассматриваемого эксперимента, которые описывают начало роста.

Однако при рассмотрении самозатенения в качестве единственного ограничивающего фактора суммарный фотосинтез растения $A(m_l) = m_l a(m_l)$ не должен убывать после достижения критической с точки зрения самозатенения биомассы m_l (в отличие от удельной активности $a(m_l)$, для которой убывание с ростом биомассы вполне нормально). Выводу о неубывании суммарного фотосинтеза растения как производной от $m_l(t)$ противоречат определенные выше типовые свойства ростовых кривых — замедление роста и выход $m_\Sigma(t)$ на насыщение, наблюдаемые и в рассматриваемом эксперименте. Причем важно, что даже в самом грубом приближении игнорировать убывание суммарного фотосинтеза при проверке оптимизационного критерия невозможно, поскольку оно проявляется в наиболее интересной для описания области кинетических кривых — при переключении потока ассимилятов с ассимилирующих на запасующие органы.

Таким образом, описанный выше простейший, а главное, абсолютно объективный (в пределах наблюдаемой недетерминированности) способ проверки оптимизационного критерия

(2) не удастся использовать в данном случае. Тем не менее, близкая по сути идея позволяет

осуществить проверку и в реальном, более сложном с точки зрения количественного описания случае.

Проблема получения зависимости удельной активности от двух переменных $a(m_l, t)$ связана не только с формальной недостаточностью получаемых в одном эксперименте данных (их достаточно, чтобы реконструировать функцию одной переменной, но не хватает для полной реконструкции функции двух переменных). Дополнительные эксперименты не помогут, поскольку нет возможности заставить систему следовать всем сценариям, которые обеспечивают такую полную реконструкцию. Если система действительно с большой точностью следует некоторому оптимизационному критерию, то измерения дают возможность получить зависимость $a(m_l, t)$ лишь фрагментарно. Иными словами, зависимость $a(m_l, t)$ в целом оказывается недоступна при современных весьма ограниченных экспериментальных возможностях влиять на поведение растения.

Однако для проверки критерия (2) эта зависимость в целом не требуется, если считать, что значение функции $a(m_l, t)$ мало восприимчиво к малому изменению любой из двух переменных. Низкая восприимчивость имеет вполне ясный смысл по отношению к m_l : при заданном времени с учетом отмеченных свойств суммарного фотосинтеза удельная активность a постоянна при малых m_l и падает не быстрее, чем обратно пропорционально с ростом m_l . Кинетические изменения имеют значительно более критический характер в соответствии с наблюдаемыми типовыми свойствами ростовых кривых — замедлением ростом и значительным уменьшением суммарного фотосинтеза при гораздо менее заметном изменении биомассы листьев.

Контроль на красном свете позволяет подтвердить вывод о низкой восприимчивости по отношению к m_l в примере с выращиванием редиса: исключая m_l из более общей зависимости $a(m_l, t)$, мы действительно получаем довольно близкие зависимости $a(t)$ на свету различного спектрального состава (см. рис.11). Таким образом, наличие дополнительного контроля на КС важно для того, чтобы представлять себе возможные вариации зависимости $a(t)$ при различных сценариях изменения $k(t)$.

Возможность исключить m_l вместо t из зависимости $a(m_l, t)$, а не наоборот, кажется неожиданной, но в дальнейшем получит свое объяснение. Отметим, что реконструированная по накоплению биомассы зависимость $a(t)$ может быть использована для проверки оптимизационного утверждения даже в тех случаях, когда условия выращивания (интенсивность освещения, концентрация CO_2 , водный и минеральный режим в почве и т.д.) контролируются не полностью. При этом, однако, анализ выполнения оптимизационного критерия будет осложняться плохой воспроизводимостью результатов измерений, разрешаемая в случае постоянных факторов за счет обоснования типовых свойств и дальнейшего их использования для уменьшения недетерминированности при реконструкции зависимостей $a(t)$ и $k(t)$.

Дополнительное достоинство представления зависимости удельной активности как функции времени состоит в том, что в этом случае на основе критерия (2) можно получить общее предсказание для традиционной модели роста. Традиционная модель основана на модификации уравнения (1), описывающего экспоненциальный участок ростовой кривой. Кинетику накопления биомассы и распределение ее между ассимилирующими и запасующими органами описывают уравнения:

$$\frac{dm_a}{dt} = k(t)a(t)m_a, \quad (3)$$

$$\frac{dm_k}{dt} = [1 - k(t)]a(t)m_a, \quad (4)$$

где значение зависящего от времени коэффициента распределения ассимилятов между ассимилирующими и запасующими органами $k(t)$ введено, как указано выше (в частности, значение коэффициента ограничено диапазоном $[0;1]$).

Из первого уравнения можно выразить зависимость биомассы листьев от времени через k и $a(t)$:

$$m_{л}(t) = m_{л,0} \exp \left\{ \int_0^t k(t')a(t')dt' \right\}.$$

Подставляя это выражение во второе уравнение и интегрируя, получим биомассу корнеплода как функцию времени

$$m_{к}(T) = m_{л,0} \int_0^T [1 - k(t)]a(t) \exp \left\{ \int_0^t k(t')a(t')dt' \right\} dt.$$

Как уже говорилось, оптимизационное утверждение мы выбираем в виде (2).

Для определения экстремальной траектории изменения коэффициента распределения k во времени, предположим, что таковой является зависимость $k(t)$ в последнем выражении. Рассмотрим эффект с точки зрения изменения конечной биомассы $m_{к}(T)$ действующего в течении короткого промежутка времени Δt малого возмущения этой траектории, т.е. рассмотрим изменение значения интеграла

$$I(T) = \int_0^T [1 - k(t)]a(t) \exp \left\{ \int_0^t k(t')a(t')dt' \right\} dt$$

в случае замены $k(t) \rightarrow k(t) + \delta(t, t_x)$, где $\Delta(t, t_x)$ – прямоугольное возмущение исходной траектории с амплитудой δ , действующее с момента t_x до $t_x + \Delta t$ (т.е. $\delta(t, t_x)dt = \delta \Delta t = \Delta$ в случае, если нижний предел меньше или равен t_x , а верхний — больше или равен $t_x + \Delta t$).

В случае действия рассматриваемого возмущения интеграл $I(T)$ удобно разбить на сумму трех слагаемых вида

$$I(T) = \int_0^{t_x} \dots + \int_{t_x}^{t_x + \Delta t} \dots + \int_{t_x + \Delta t}^T \dots$$

Первое слагаемое не изменится по сравнению со случаем отсутствия возмущения. Во втором слагаемом появятся две малые (с учетом малости δ и Δt) поправки: одна в предэкспоненциальном выражении, а другая — в экспоненте. В третьем интеграле будет одна поправка в экспоненте, аналогичная поправке в экспоненте второго интеграла. В результате изменение значения интеграла $I(T)$ при рассматриваемом возмущении с точностью до членов более высокого порядка малости составит

$$\begin{aligned} \delta I &= - \int_{t_x}^{t_x + \Delta t} \delta(t, t_x)a(t) \exp \left\{ \int_0^t k(t')a(t')dt' \right\} dt + \\ &+ \int_{t_x}^T [1 - k(t)]a(t) \exp \left\{ \int_0^t k(t')a(t')dt' \right\} [\exp \left\{ \int_0^t \delta(t')a(t')dt' \right\} - 1] dt = \\ &= -a(t_x)\delta \Delta t \exp \left\{ \int_0^{t_x} k(t)a(t)dt \right\} + \\ &+ a(t_x)\delta \Delta t \int_{t_x}^T [1 - k(t)]a(t) \exp \left\{ \int_0^t k(t')a(t')dt' \right\} dt \end{aligned}$$

В силу того, что интеграл в первом слагаемом является монотонно возрастающей функцией t_x , а интеграл во втором слагаемом — монотонно убывающей функцией t_x , то вариация обращается в нуль при единственном критическом значении t_x . При временах, меньше критического, значение k равно верхнему предельному значению $k = 1$, а затем — нижнему предельному значению $k = 0$.

Критическое значение t можно найти из равенства

$$\exp \left\{ \int_0^{t_x} k(t)a(t)dt \right\} = \int_{t_x}^T [1 - k(t)]a(t) \exp \left\{ \int_0^t k(t')a(t')dt' \right\} dt.$$

С учетом отмеченного поведения k при значениях, больших и меньших t_x , это равенство упрощается:

$$\int_{t_x}^T a(t) dt = 1.$$

Необходимость учитывать онтогенез листьев

Как показывает рисунок 11, в данном случае полученное предсказание на СС выполнено только качественно. Принципиальное несоответствие наблюдаемого поведения предсказываемому поведению состоит в том, что вместо ожидаемого обращения в нуль на заключительном этапе роста значение k заметно отличается от нуля независимо от используемых при расчете вариантов интерполяции исходных ростовых кривых. Отметим, что правильность значений коэффициента распределения, рассчитанных по кинетике накопления биомассы (т.е. полученные косвенным методом), подтверждает прямое измерение включения в листья $^{14}\text{CO}_2$. На 14-й день эксперимента, аналогичного рассматриваемому, значение k составило на СС и КС соответственно 0,74 и 0,96.

Сделанного вывода о несоответствии наблюдаемого поведения предсказываемому не меняет уточнение традиционной модели (за счет учета потерь при дыхании, необходимости затрат для обеспечивающего рост биомассы листьев корневой системы, выделения в биомассе, помимо ассимилирующих и запасующих, также проводящих тканей, предположения о небольших с точки зрения изменения конечной биомассы корнеплода отклонений от оптимизации). В некоторой степени такое уточнение объясняет другие менее значительные несоответствия (отличие k от 1 на начальном этапе ростовой кривой, широкий временной интервал уменьшения k вместо ожидаемого скачкообразного уменьшения k).

В то же время, наблюдаемое несоответствие вполне объяснимо, если учесть особенности онтогенеза отдельных листьев, т.е. отказаться от описания роста традиционной моделью. Такие особенности хорошо известны [Мокроносов, 1981, с.24] (см. также рисунок 12) и дают основания для несколько более сложной интерпретации ростовой кривой, чем описанная выше интерпретация. При развитии каждого листа до достижения им характерной площади около 30% от конечного значения лист является акцептором ассимилятов и его фотосинтетическая активность невелика. Наибольшей фотосинтетической активности лист достигает при площади 50–70% от конечной, а затем фотосинтетическая активность быстро убывает. Лист стареет и, в конце концов, отмирает. Одновременно с фотосинтезом убывают и затраты на его обеспечение, т.е. стареющий лист не становится снова акцептором ассимилятов, но его вклад в получение ассимилятов растением становится незначительным. Оптимизационное объяснение такого сценария развития отдельного листа возможно. Однако при описании роста растения в целом достаточно постулировать такой сценарий, определяя соответствующие количественные характеристики экспериментально.

При сравнении с традиционной моделью принципиальное отличие описания биомассы листьев как взаимодействия листьев, находящихся в различном онтогенетическом состоянии, связано с тем, что время эксперимента в несколько раз превосходит характерное время индивидуального развития листа. Вместо фотосинтезирующего механизма, который, будучи единойжды создан, затем функционирует неограниченно долго (в пределах всего эксперимента), фактически мы имеем дело с механизмом, которые необходимо периодически обновлять.

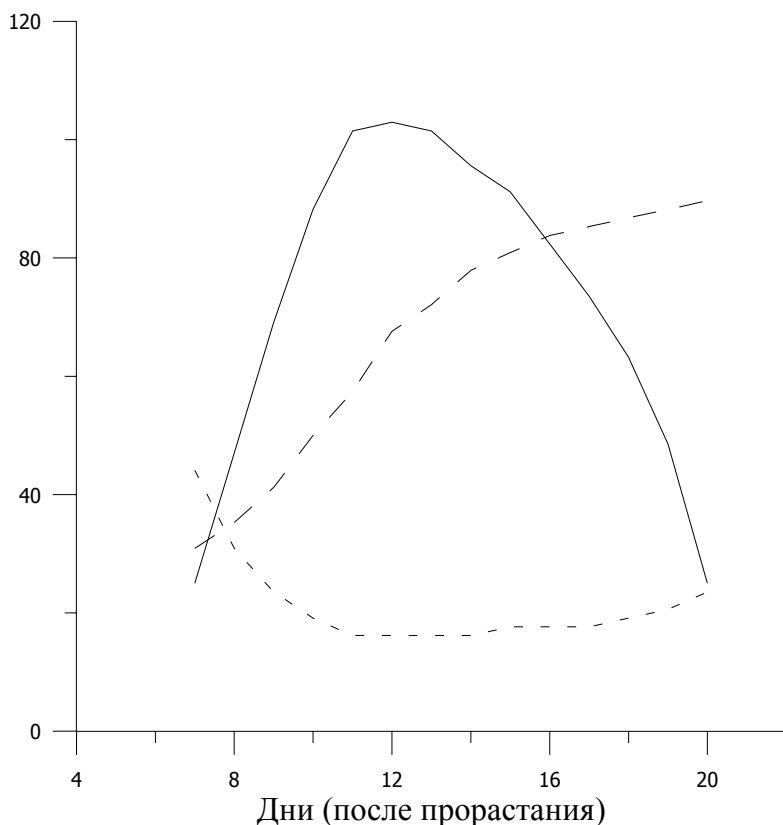


Рис.12. Характер изменений в онтогенезе (на примере листа фасоли по данным [Catsky et al, 1976]): скорость ассимиляции (—) и темновое дыхание (- -), 10^{-8} кг м⁻² с⁻¹; сухая масса листа, мг (— · —).

С этой точки зрения, например, легко объяснить наблюдаемое несоответствие типовой зависимости фотосинтеза целого растения от биомассы листьев, ожидаемой, если следовать традиционному подходу. В конце роста мы имеем дело с большой биомассой листьев, но это стареющие листья и их фотосинтез значительно меньше наблюдаемого при относительно малой биомассе фотосинтеза зрелых в основном листьев.

При этом важно, что затраты не находятся в какой-либо определенной пропорции к текущей биомассе листьев. Из-за различной фотосинтетической активности листа на разных этапах онтогенеза при близкой величине дыхания величина этого дыхания (затраты поддержания) не позволяет оценивать текущую способность листа и растения в целом к фотосинтезу. В этом смысле затраты поддержания являются гораздо менее объективной характеристикой происходящих в растении процессов, чем затраты роста, которые как известно почти стехиометрично сопровождают рост самых различных живых организмов [Penning de Vries, 1975].

Близкую по сути примерно стехиометрическую интерпретацию затрат на поддержание способности растения к фотосинтезу предполагает традиционная модель (3) — (4). Поэтому ее невозможно адаптировать для адекватного количественного описания роста растения. Отметим, что такая ситуация показательна для отличия развиваемого в данной работе подхода к описанию живых систем по сравнению с подходом классической биофизики, основанной на использовании простых моделей типа (3) — (4) по аналогии с описанием простых объектов в физике. Развиваемый подход предполагает описание живой системы совокупностью большого числа похожих друг на друга уравнений, которые удастся решить в силу их сходства между собой — выражаемой ими качественной однородности происходящих в живой системе процессов. В данном случае при описании роста растения первое приближение (случай максимальной симметрии) состоит в том, чтобы считать онтогенетические кривые отдельных

листьев полностью совпадающими между собой и реконструировать при таком предположении следующую из критерия (2) последовательность развития отдельных листьев.

Модель, основанная на описании онтогенеза отдельных листьев, позволяет понять многие особенности описываемых кинетических процессов. Так, относительно более высокий фотосинтез зрелых листьев по сравнению с молодыми листьями объясняет наблюдаемый в эксперименте непостижимый в рамках традиционной модели пик удельной фотосинтетической активности в середине эксперимента — немонотонность зависимости $a(t)$ (Рис.11). На фоне ожидаемого примерно постоянного значения в начале роста и последующего монотонного убывания наблюдается небольшой (25–30% от начального значения), но явно выраженный локальный максимум в области перегиба ростовых кривых. Говорить о явном выражении локального максимума в данном случае можно вполне уверенно, поскольку недетерминированность значения рассчитываемой величины $a = \frac{1}{m_n} \frac{dm_\Sigma}{dt}$ в соответствии с видом выражения

$\frac{1}{m_n} \frac{dm_\Sigma}{dt}$ практически совпадает с недетерминированностью значения первой производной

$\frac{dm_\Sigma}{dt}$. Последняя в свою очередь составляет величину несколько меньшую 10%, т.е. в 2,5–3

раза меньше величины локального максимума.

Популяция листьев гетерогенна как на раннем этапе развития растения, так и на этапе его зрелости. С учетом гетерогенности пик активности явно выражен, но не слишком велик, т.е. измеряется десятками процентов, а не сотнями, как это могло бы быть, если сравнивать чистую популяцию зрелых листьев с чистой популяцией только начинающих развиваться листьев.

Особенность онтогенеза отдельного листа объясняет отличие k от нуля в течении всего времени эксперимента. В силу согласованной кинетики увеличения сухой массы листа и фотосинтеза, близкое к нулю значение k достижимо лишь для листа, прекратившего фотосинтез. Иными словами, онтогенез отдельного листа оказывается в принципе неоптимальным с точки зрения критерия (2): некоторая доля ассимилятов идет на увеличение ассимиляционного потенциала даже тогда, когда этот потенциал уже не удастся использовать.

Равное или весьма близкое к нулю значение k было бы достижимо, если бы онтогенетические кривые удалось приблизить к прямоугольным — остановить рост листа при сохранении значительного по величине фотосинтеза. Отметим, что с точки зрения достижения растением максимальной продуктивности весьма интересен анализ требуемого согласованного изменения фотосинтеза и биомассы листа. В частности, интересно проанализировать, позволяют ли реальные физиологические механизмы получить идеальную "прямоугольную" кинетику изменения биомассы листа и фотосинтеза или близкие к ней, и насколько максимально достижимый в этом случае эффект компенсирует дополнительно требуемые затраты. Было бы интересно проанализировать реализуемость и другого, предполагаемого традиционной моделью, варианта идеально производительного поведения растения, при котором сохраняется постоянная биомасса листьев, а масса корнеплода линейно растёт.

Онтогенез листа позволяет также объяснить наблюдаемое разнообразие близких с оптимизационной точки зрения стратегий, демонстрируемых в эксперименте каждым из растений по отдельности (первичные данные к работе [Buchov et al., 1995]). В момент, когда биомасса листьев сравнима с критической, дальнейшее вкладывание ассимилятов в увеличение биомассы листьев для обеспечения последующего более быстрого наращивания биомассы корнеплода и запасание ассимилятов непосредственно в корнеплоде не слишком различаются с точки зрения конечного результата. Иными словами, эффективность использования света для увеличения конечной биомассы запасующих органов примерно одинакова для растений, достигающих отличающегося в несколько раз ассимиляционного потенциала, что выражают близкие значения отношения m_l/m_k для различных растений по окончании эксперимента.

Приложение С.

Оптимизационная модель устьичной регуляции фотосинтеза у C_3 -растений

1. Вид оптимизационного соотношения

для устьичной регуляции

1.1. Сопряжение фотосинтеза и транспирации

Известно, что поток CO_2 в лист связан с разницей концентраций CO_2 в воздухе и межклеточном пространстве листа линейным соотношением (рисунок 13)

$$A = (c_a - c_i)/r_g, \quad (1)$$

где A — скорость ассимиляции CO_2 (assimilation, поток CO_2 в лист), c_a и c_i — концентрации CO_2 соответственно в воздухе (индекс «а» от «air») и в межклеточном пространстве листа (индекс «i» от «intercellular»), а величина r_g по аналогии с законом Ома имеет смысл сопротивления транспорту CO_2 (индекс «g» от «gas», поскольку рассматриваемое сопротивление — это сопротивление в газовой фазе), а обратная ему величина $g = 1/r_g$ — это проводимость в газовой фазе.

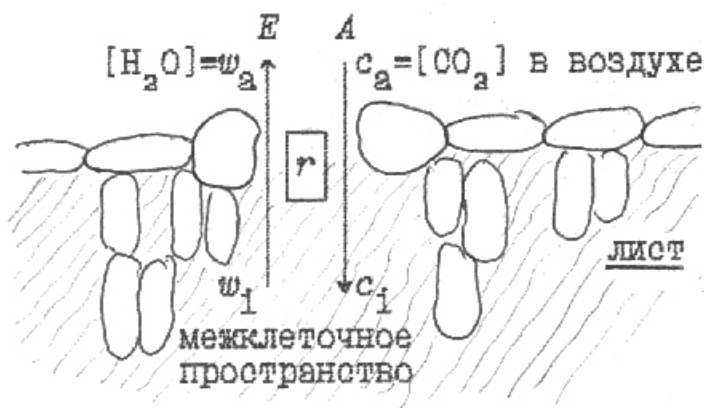


Рисунок 13. Сопряжение фотосинтеза и транспирации

Аналогичное соотношение

$$E = (w_i - w_a)/r_g', \quad (2)$$

связывает скорость испарения воды <листом> транспирации E (evaporation) с разницей концентраций паров воды (w) в воздухе и межклеточном пространстве (индексация та же, знак разности учитывает, что транспирационный поток направлен из листа в воздух, т.е. то, что, $w_i > w_a$) с тем отличием, что сопротивление для воды в 1.6 раза меньше, чем для CO_2 , т.е. $r_g = 1.6 r_g'$. Обычно считают, что w_i — это насыщающая концентрация паров воды при соответствующей температуре, тогда $\Delta w = w_i - w_a$ — это дефицит давления паров воды в воздухе.

Соотношение скоростей превращения CO_2 и транспирации (испарения воды листом) растение регулирует, изменяя устьичную проводимость — степень открытости устьиц листа, отделяющих межклеточное пространство листа (газовую фазу внутри листа) от окружающего лист воздуха. Поэтому в качестве основной переменной в оптимизационной модели устьичной регуляции можно использовать проводимость устьиц <как единственный регулируемый на высшем уровне интеграции в растении параметр> или же любую величину, которая (при прочих заданных условиях) однозначно связана с устьичной проводимостью.

Удобно в качестве такой переменной использовать концентрацию CO_2 в межклеточном пространстве листа (c_i).

1.2. Вид функции затрат

Функция затрат при описании устьичной регуляции имеет вид

$$Q = Q_0 + \alpha_A A + \alpha_{Am} A_m + \alpha_w E, \quad (3)$$

Она линейна в соответствии с общим обоснованием, данным в главе II (п.2). При описании устьичной регуляции функция затрат содержит слагаемые, пропорциональные скорости фото-

синтеза A , максимальной скорости фотосинтеза <при насыщающем значении c_i — см. формулу (7) ниже> A_m , скорости транспирации E . В нее также входит слагаемое Q_0 , которое описывает затраты, не связанные непосредственно с получением ассимилятов при фотосинтезе и их транспортом в другие органы, т.е. затраты, относительно инертные по отношению к фотосинтезу. Например, такими можно считать затраты на образование внешних покровов стебля, а также все затраты на регуляцию в соответствии с подходом, сформулированным п.3 гл. II.

В данном случае, т.е. при описании устьичной регуляции применение общего выражения затрат линейного вида (п.2.6 гл. II) имеет следующее обоснование. В силу пространственного разделения затратных процессов, обеспечивающих собственно фотосинтез (затраты в листе), транспорт ассимилятов из листа в другие органы растения (затраты во флоэмных окончаниях листа и флоэме) и транспорта воды (затраты на формирование ксилемы, на механизм осмотической адаптации в листе, и возможно, активные механизмы в корне и других частях растения — подробнее см. описание в гл. II п.7, а также сделанную оценку затрат в приложении D) можно считать разделенными соответствующие этим процессам переменные в слагаемых QA , QAm и QE , которые составляют функцию затрат $Q = Q_0 + QA + QAm + QE$.

Поэтому условие максимальной эффективности затрат $F/Q = \max$ (или эквивалентное ему $Q/F = \min$), для каждого из процессов по отдельности сводится к трем независимым условиям $F/QA = \max$, $F/QAm = \max$ и $F/QE = \max$.

Первое условие удобно оставить в исходном виде, учитывая лишь, что $F \equiv A$, т.е. в виде $A/QA = \max$, отсюда в соответствии с общим обоснованием (п.2.6 гл. II) следует линейность затрат QA по A , т.е. $QA = \alpha A$.

В силу линейности по A затраты QA не повлияют на вид оптимизационного соотношения устьичной регуляции фотосинтеза (см. ниже), но для сведения баланса затрат в приложении D и для дальнейшего экономического описания процессов в растении важно понимать их <затрат QA > смысл. Затраты QA следует интерпретировать как затраты, главным образом на флоэмный транспорт, считая, что скорость флоэмного транспорта пропорциональна скорости ассимиляции A (подтверждение пропорциональности <в кратковременном аспекте> см. например, в работе [Sharkey et al., 1985]). Отметим, что скорость флоэмного транспорта именно пропорциональна скорости фотосинтеза, а не равна ей даже в благоприятных условиях, когда мало отличаются между собой интегральные потоки за сутки для фотосинтеза (который происходит только днем) и флоэмного транспорта (который происходит также и ночью). Коэффициент пропорциональности зависит от длительностей дня и ночи, а также условий, их сопровождающих, прежде всего температуры (в неблагоприятных условиях при расчете коэффициента нужно учесть также различие интегральных потоков).

Прямые стехиометрические затраты при фотосинтезе также примерно <не точно из-за наличия дыхания> пропорциональны A . Однако нет смысла рассматривать их как отдельную составляющую затрат, считая их уже вычтенными из получаемого результата, описываемого функцией интеграции $F \equiv A$. Такой шаг вполне закономерен, поскольку прямые стехиометрические затраты при фотосинтезе, выпадая из оптимизационного соотношения устьичной регуляции (как и все затраты, пропорциональные A), уже не имеют значения для оптимизационного описания других процессов. Такая ситуация отличается от учета затрат на флоэмный транспорт, которые также пропорциональны A , но их отдельный учет необходим для оптимизационного описания флоэмного транспорта, поскольку флоэмный транспорт по отношению к фотосинтезу имеет смысл поддерживающего процесса более низкого уровня.

Таким образом, <в соответствии с смыслом общей процедуры п.2.6 гл. II> величина αA имеет смысл удельных затрат на поддерживающие фотосинтез процессы, прежде всего, флоэмный транспорт. Интерпретация затрат в других поддерживающих процессах, например, при циклозе <который может облегчить транспорт в жидкой фазе клетки>, как пропорциональных A также возможна, но по-видимому такие затраты относительно малы <в благоприятных условиях и не требуются в неблагоприятных>.

Второе условие можно представить в виде $A h(c_i)/Q = \max$ (см. ниже формулу (7)), эквивалентное условию $Am/QAm = \max$ в силу разделения переменных, т.к. величины QAm и Am от c_i непосредственно не зависят. Отсюда аналогично $QAm = \alpha Am Am$.

В данном конкретном случае величина αAm имеет смысл удельных затрат на поддержание функциональной активности стандартной единицы, обеспечивающей фотосинтез. Такая стандартная единица представляет собой совокупность медленно <по сравнению с углеродными субстратами> превращающихся структур (макромолекулярных, в т.ч. белковых, и более сложных образований) в хлоропласте и клетке в целом. При этом в соответствии с общим подходом предполагается, что состав стандартной единицы <в результате интеграции процессов на более низких уровнях> подобран так, чтобы обеспечить минимум соответствующих удельных затрат, т.е. αAm . Оптимизационный анализ на следующем более низком уровне выполнен в гл. II и приложении А (п.3.5), где рассмотрено дальнейшее разделение QAm при обеспечении световых и темновых реакций фотосинтеза.

Величина Am пропорциональна числу стандартных единиц, т.е. имеет смысл масштабного множителя, который пропорционально изменяется при пропорциональном изменении числа стандартных единиц более низкого уровня.

Третье условие с учетом (1) — (2) преобразуем к виду $Ef(c_i)/QE = \max$, где $f(c_i)$ зависит от переменной c_i и параметров среды, т.е. является величиной, которую можно считать фиксированной при рассмотрении транспорта воды безотносительно к устьичной регуляции. Таким образом, оптимизация регулируемых параметров этого процесса должна обеспечить выполнение условия $E/QE = \max$. Отсюда, как и выше, следует линейное выражение для соответствующих затрат $QE = \alpha_w E$, где величина α_w имеет смысл удельных затрат на транспорт воды <из почвы в лист> как для сопряженного с фотосинтезом процесса.

1.3. Условие максимальной эффективности

Общее условие о максимальном воспроизводстве $k = F/Q = \max$ при описании устьичной регуляции после выбора c_i в качестве переменной имеет вид

$$A(c_i)/Q(c_i) = \max. \quad (4)$$

С учетом того, что функция затрат (3) имеет более сложный вид по сравнению с функцией интеграции, удобно заменить (4) на эквивалентное ему условие $Q(c_i)/A(c_i) = \min$ и привести к виду

$$Q_m/A(c_i) + \alpha_w E(c_i)/A(c_i) = \min, \quad (5)$$

где $Q_m = Q_0 + QAm$ — величина, которая в соответствии с данными выше определениями затрат Q_0 и QAm <как и α_w > не зависит от c_i .

Если бы измерения фотосинтеза и транспирации были бы абсолютно точными, и наблюдалась бы абсолютная воспроизводимость результатов измерений, то экспериментальные зависимости $A(c_i)$ и $E(c_i)$ в табличном виде можно было бы непосредственно использовать для проверки оптимизационного соотношения (5). Значения производных с учетом их медленного изменения и монотонности в рабочей области можно было бы приближенно заменить на отношение приращений функции и аргумента в соответствующем диапазоне. Однако из-за неполной воспроизводимости измерений и их неточности непосредственно получаемые в эксперименте зависимости $A(c_i)$ и $E(c_i)$ как набор пар значений, кривые на ленте самописца или т.п. в общем случае не будут удовлетворять выведенным для этих зависимостей типовым свойствам, в частности, они могут оказаться немонотонными, т.е. рассчитываемая приближенно по приращениям производная не будет определена даже с точностью до знака.

Подобная ситуация обычно означает лишь необходимость дополнительной обработки исходных данных, учитывающей невоспроизводимость измерений, типа описанной в главе I.

В данном случае для проверки (5) требуется только аналитическая зависимость $A(c_i)$, поскольку в силу (1) — (2) отношение E/A можно непосредственно выразить через c_i и параметры внешней среды: с учетом обычно используемого предположения о том, что концентрация паров воды в межклеточном пространстве является насыщающей

$$E/A = 1,6\Delta w/(c_a - c_i), \quad (6)$$

где $\Delta w = w_i - w_a$ — дефицит паров воды в окружающем воздухе (сделано также пренебрежение различием температур листа и окружающего воздуха).

1.4. Типовые свойства функции интеграции

При оптимизационном описании устьичной регуляции зависимость $A(c_i)$ следует считать заданной, поскольку ее определяют факторы, не связанные непосредственно с устьичной регуляцией, а именно характеристики механизма фотосинтеза <ситуация усложняется в некоторых случаях, например, когда влияют свойства водной среды, см. описание в связи с водным потенциалом листа в п.7.3>.

Типовые свойства для зависимости $A(c_i)$ — обычные (линейность на начальном участке, монотонное возрастание в рабочей области выпуклость) за исключением того, что значение функции $A(c_i)$ не обращается в нуль при нулевом значении аргумента (Рис. 4 <в п.6.2 гл. II>). Вид зависимости $A(c_i)$ выражает тот факт, что наблюдаемая скорость CO_2 -газообмена представляет собой суммарный результат противоположно направленных процессов. Одновременно происходит включение CO_2 в ассимиляты и выделение CO_2 при дыхании. Кроме того, включение CO_2 в ассимиляты уменьшается из-за фотодыхания, сопровождающего фотосинтез. При фотосинтезе кислород конкурирует с CO_2 , в результате одновременно с карбоксилазной реакцией (карбоксилированием) происходит также и оксигеназная реакция. Скорость фотодыхания прямо пропорциональна отношению концентрации CO_2 в хлоропласте к концентрации кислорода.

Зависимость скорости собственно фотосинтеза (включения CO_2 в ассимиляты при карбоксилировании) от c_i аналогична зависимости Михаэлиса–Ментен. Поэтому значение функции $A(c_i)$ отрицательно при значения аргумента, меньших, чем значение $k_1 = \Gamma$ — определяемого как углекислотный компенсационный пункт. При значении $c_i = \Gamma$ противоположно направленные потоки компенсируют друг друга, и результирующая равна нулю.

При C_4 -фотосинтезе значительная часть выделяемого при дыхании CO_2 вновь захватывается CO_2 -концентрирующим циклом, а конкурирующий эффект фотодыхания многократно уменьшен (по сравнению с C_3) за повышения концентрации CO_2 в хлоропласте. В результате при C_4 -фотосинтезе значение k_1 на порядок меньше, чем при C_3 -фотосинтезе.

Таким образом, типовые свойства зависимостей $A(c_i)$ в случае C_3 - и C_4 -фотосинтеза несколько различаются. Формально процедура оптимизационного описания устьичной регуляции при любом типе фотосинтеза не отличается. Однако устьичная регуляция при C_3 -фотосинтезе более чувствительна к факторам среды (что экономически вполне обосновано, см. п.6.2 гл. II). К тому же для C_3 -фотосинтеза проще описание на следующем уровне интеграции (не нужно включать описание CO_2 -концентрирующего механизма, и в силу этого на одну составляющую затрат меньше).

Поэтому далее подробно рассмотрен случай C_3 -фотосинтеза, а различные аспекты экономии в связи с C_4 -фотосинтезом (в т.ч. устьичная регуляция) рассмотрены более кратко в п.6 гл. II.

1.5. Вид функции интеграции в случае C_3 -фотосинтеза

Оказывается, что простейшая эмпирическая зависимость

$$A(c_i) = A_m \frac{c_i - k_1}{c_i + k_2}, \quad (7)$$

удовлетворяющая типовым свойствам в случае C_3 -фотосинтеза позволяет описать получаемые в эксперименте данные с точностью, близкой к точности газометрических измерений (см. например, сводную таблицу 1 в работе [Васильев, 1995в]). В этом выражении параметр A_m имеет смысл максимального фотосинтеза при насыщении CO_2 , k_1 — смысл углекислотного компенсационного пункта, т.е. такой концентрации CO_2 , при которой газообмен равен нулю (скорость фотосинтеза равна скорости дыхания), а k_2 — смысл эффективной константы Михаэлиса для CO_2 -газообмена.

Отметим необходимость использования в оптимизационной модели устьичной регуляции именно эмпирической зависимости $A(c_i)$, подобной выражению (7), т.е. простейшей, которая вписывается в наблюдаемую невоспроизводимость и удовлетворяет типовым свойствам. Любой другой вариант описания зависимости $A(c_i)$ при оптимизационном анализе только усложняет процедуру получения оптимизационных соотношений и их использования. В частности, по этой причине в данном случае неприемлемо общепринятое, детальное выражение зависимости скорости фотосинтеза от параметров его световых и темновых реакций, представленное в работе [Farquhar et al, 1980]. Детальное описание неприемлемо и по другим причинам — нужно уточнять значения входящих в него параметров, и оно не разрешено окончательно в явном виде относительно переменной c_i <из-за связи с ней другой входящей в это выражение величины>, т.е. необходимо оперировать не одним выражением, а совокупностью нескольких связанных между собой выражений. К тому же, недостатком теоретически обоснованного, но ориентированного на практическое использование при газометрических измерениях выражения является одна сохраненная в нем черта эмпирического описания: из-за недоступности для измерений концентрации CO_2 в хлоропласте вид выражения и оценки значений параметров для него таковы, как будто бы фотосинтез происходит в межклеточном пространстве листа, а не в хлоропласте, как в действительности.

Зато стандартное описание [Farquhar et al, 1980] позволяет оценить характерные значения параметров зависимости (7), в частности, далее использовано, что в этом выражении значение $k_1 = 40–60$ мкл/л. Стандартное описание еще более ценно при описании интеграции световых и темновых реакций фотосинтеза, см. п.6.4.2 гл. II и приложение D.

Иными словами, в оптимизационной модели устьичной регуляции использован тот факт, что, несмотря на сложность детального описания фотосинтеза, наблюдаемая зависимость $A(c_i)$, которая единственно необходима для проверки оптимизационного соотношения (5), оказывается относительно проста. <Использованный прием можно рассматривать как конкретное технологическое решение проблемы описания сложной системы, позволяющее заменить решение одной громоздкой задачи на решение большого числа гораздо более простых задач.>>

1.6. Варианты проверки утверждения о максимальной эффективности

Подстановка выражения (7) в оптимизационное соотношение (5) с учетом (6) позволяет получить зависимость переменной c_i от параметров

$$\alpha_m = \alpha_w \frac{1,6\Delta w}{k_1 + k_2} \left(\frac{c_i - k_1}{c_a - c_i} \right)^2, \quad (8)$$

где введено обозначение $\alpha_m = Q_m/A_m$. Зависимость (8) включает параметр Q_m/α_w , который остается неопределенным (т.е. не может быть измерен или рассчитан) в модели устьичной регуляции. <Обычно (см. обсуждение далее в п.4) значение параметра Q_m/α_w можно считать постоянным в каждом конкретном случае как для величины, характерное время изменения которой значительно больше характерного времени реакции устьиц на изменение внешних условий>. Наличие такой величины является общим неустранимым недостатком первого этапа оптимизационного описания любой живой системы. Когда такое описание на одном уровне интеграции будет связано с оптимизационным описанием на других уровнях, этот недостаток будет устранен. Несмотря на этот недостаток, выполнение оптимизационные соотношения <в соответствии с общим обоснованием в п.2.7 гл. II> можно проверять как выполнение зависимостей, которые при действии различных факторов устьичной регуляции следуют из (8) и содержат один общий неизвестный параметр.

При плохом выполнении зависимости (7) или независимо от качества выполнения (7) экспериментальную зависимость $A(c_i)$ в исходном табличном или ином виде можно использовать также в любом другом, помимо (7), представлении, обеспечивающем выполнение типовых свойств в рамках наблюдаемой невоспроизводимости. Например, при подготовке данных для таблицы 10 было использовано линейное представление зависимости $A(c_i)$. Такой подход вполне конструктивен, однако по сравнению с ним у простого аналитического выражения типа (7) есть несколько дополнительных достоинств.

При использовании выражения (7) проста и очевидна предсказываемая оптимизационным соотношением зависимость регулируемого параметра от всех других параметров задачи. В зависимости от большого числа факторов ее можно разрешить в явном виде (см. ниже п.4). Проверка выполнения оптимизационного соотношения в зависимости от произвольного фактора x (в частности, это может быть одновременное изменение комбинации параметров) предполагает относительно небольшой набор экспериментальных измерений. Достаточно при изменении этого фактора и заданных условиях среды ($c_a, \Delta w$) получить наборы значений $Am(x)$, $k1(x)$, $k2(x)$ и $\alpha w(x)$. В случае действия ряда факторов количество экспериментальных данных, требуемых для проверки оптимизационного соотношения, значительно уменьшается по сравнению с перечисленным набором, поскольку заранее известно, как при данном воздействии изменяется одна или несколько из величин Am , $k1$, $k2$, и αw . Например, при многих воздействиях известно, что какую-то из них можно считать постоянной.

Кроме того, зависимость $A(c_i)$ в аналитическом виде позволяет предложить количественный критерий для оценки отклонений значения c_i как регулируемого параметра в сравнении со значением, предсказываемым оптимизационным соотношением (т.е. соответствующим максимальной эффективности).

2. Критерий отклонений от оптимальности

Отклонение наблюдаемых значений c_i от предсказываемого оптимального значения удобно связать с эффективностью, вычисляя величину Q/F , обратную эффективности. При малых отклонениях значения c_i от оптимума (Δc_i) эффективность уменьшается, а обратная эффективность увеличивается, примерно квадратично:

$$Q/F \approx 1 + (Q/F)'' \Delta c_i^2 / 2, \quad (9)$$

где $(Q/F)''$ — вторая производная отношения Q/F по c_i .

Выражение для второй производной $(Q/F)''$ можно получить из уравнений (1) — (4)

$$(Q/F)'' = 2 \left[\alpha_m \frac{k_1 + k_2}{(c_i - k_1)^2} + \alpha_w \frac{1,6 \Delta w}{(c_a - c_i)^2} \right], \quad (10)$$

а затем преобразовать к виду

$$(Q/F)'' = 2 \frac{k_1 + k_2}{c_i + k_2} \frac{c_a - k_1}{c_a - c_i} \frac{1}{1 + q(c_i)} \frac{1}{(c_i - k_1)^2}, \quad (11)$$

где введено обозначение $q(c_i) = \frac{k_1 + k_2}{c_i + k_2} \frac{c_a - c_i}{c_i - k_1}$ (12).

При расчетах значение производной в формуле (9) следует брать при оптимальном значении $c_i = c_i^0$.

Для сравнения точное выражение для обратной эффективности (его можно получить из (1) — (3), (7)):

$$Q/F = \frac{1}{1 + q(c_i^0)} \left[q(c_i^0) \frac{c_a - c_i^0}{c_a - c_i^0} + \frac{c_i + k_2}{c_i - k_1} \frac{c_i^0 - k_1}{c_i^0 + k_2} \right], \quad (13)$$

где использовано обозначение (12), а верхний индекс «0» относится к оптимальным значениям c_i .

Таблица 3.

Отклонение обратной эффективности Q/F при отклонении значения c_i от оптимального значения $c_i^0 = 240$ мкл/л и при значениях параметров $c_a = 330$ мкл/л, $k_1 = 50$ мкл/л, $k_2 = 250$ мкл/л.

c _i мкл/л	Q/F	
	точно	квадратичная интерполяция
140	1.41	1.41
160	1.24	1.26

180	1.13	1.15
200	1.06	1.065
220	1.015	1.016
240	1.00	1.00
260	1.019	1.016
280	1.097	1.065
300	1.336	1.15

Примечание: значение $(Q/F)^{1/2} = 4.09 \cdot 10^{-57} \text{ (мкл/л)}^{-2}$.

В силу относительной узости рабочей области значений c_i в естественных условиях удобно не рассчитывать уменьшение эффективности по сравнению с максимально возможным ее значением в каждом конкретном случае, а описывать относительное уменьшение эффективности характерными величинами, исходя из наблюдаемых отклонений значения c_i в конкретном случае. На примере таблицы 3 можно видеть связь между уменьшением эффективности при отклонении значения c_i от оптимального значения. Из таблицы, в частности, видно, что диапазон примерно квадратичного уменьшения эффективности вблизи оптимума измеряется десятками мкл/л, причем область применимости квадратичной интерполяции шире при значениях c_i меньше оптимального.

3. Выполнение предсказаний оптимизационной модели устьичной регуляции

Оптимизационное соотношение (5) выражает представление об экономии растением совокупности ресурсов на высшем уровне интеграции в растении (поскольку фотосинтез — это получение углеводных субстратов, а в п.2 гл. II обоснована целесообразность выражать идею экономии для живых систем через утверждение о максимальном воспроизводстве углеводных субстратов как выделенной составляющей).

Соотношение (5), как и любое другое однозначное выражение совокупности ограничений поведения живой системы с точки зрения материального баланса составляющих живой системы (п.2.2. гл. II), в принципе не может быть абсолютно адекватным, т.к. неоднозначным является реальное поведение (п.2.1. гл. II).

Соотношение (5) как и любое другое столь же простое выражение представления о максимальном воспроизводстве углеводных субстратов как выделенной составляющей живой системы (п.2.8 гл. II), не выражает это представление абсолютно точно. Вывод линейного выражения затрат основан на упрощающем приближенном утверждении о пропорциональности скоростей, а в силу упрощенного характера точное выражение представления заведомо окажется более сложным.

Но с точки зрения информационного потенциала получаемых данных более сложное выражение представления об оптимизации невозможно проверять одновременно с реконструкцией затрат (п.2.7. гл. II).

К тому же соотношение (5), как и любое другое столь же не абсолютно полное описание совокупности затратных процессов, невозможно сразу модифицировать с тем, чтобы сделать описание затрат более полным. И без того на основе используемых оптимизационных соотношений реконструировать требуемые неизвестные величины <параметры затратного описания> удается с большим трудом (см. приложение D).

С учетом всех перечисленных обстоятельств ясно, что соотношение (5) дает реальную основу для дальнейшего оптимизационного описания процессов в растении. Соотношение (5) удобно принять за исходное экономическое утверждение при описании экономики растения в первом приближении (п.4–5 гл. II). Затем можно строить экономическое описание поведения растения как иерархию оптимизационных соотношений на других уровнях организации (путем последовательной реконструкции затрат от высших уровней интеграции к более низким уровням — см. определение уровней интеграции для растения в п.5 гл. II), одновременно уточняя исходное соотношение.

В силу ключевой роли соотношения (5) для последующего выполнения соотношения (5) важно проверить, причем в принципе его проверка возможна уже на первом же этапе оптимизационного описания в соответствии с обоснованием, данным в п.2.7 гл. II. Однако имеющихся в подавляющем числе работ данных недостаточно для непосредственной проверки соотношения (5). В то же время данные многих работ позволяют проверить выполнение полученного из (5) соотношения (8).

При переходе от (5) к (8) был сделан ряд дополнительных предположений, т.е. соотношение (8) в каждом конкретном случае выражает заложенную в (5) идею оптимизации настолько точно, насколько в этом случае справедливы дополнительные предположения. Поэтому проверка выполнения соотношения (8) состоит в сравнении качества выполнения (8) с качеством выполнения предположений, сделанных при выводе (8). Многочисленные нюансы, возникающие при проверке (8) в зависимости от рассматриваемого фактора устьичной регуляции и имеющегося в различных работах набора данных, подробно рассмотрены в оригинальных работах [Васильев, 1995б–д]. Отметим лишь большое разнообразие ситуаций и подходов к их рассмотрению — от специальных процедур при сравнении среднеквадратичных отклонений [Васильев, 1995в, г] до выводов качественного характера [Васильев, 1995г] и оценкой отклика на изменяемый фактор с помощью модельных кривых с последующей оценкой восприимчивости результата к изменению значений параметров модельных кривых [Васильев, 1995д].

Выполнение предсказаний оптимизационной модели устьичной регуляции интересно продемонстрировать с точки зрения наблюдаемых отклонений от зависимостей, предсказываемых моделью (выведенных из (8) для различных факторов, см. ниже (14) — (25)). Анализ всех имеющихся данных показывает (список цитирования при действии факторов s_a , Δw , O_2 — см. в соответствующих работах [Васильев, 1995в–д], по остальным факторам здесь; цитируемые работы представляют всю имеющуюся совокупность данных, т.к. данных других работ, число которых на несколько порядков больше, недостаточно для проверки оптимизационных соотношений):

- 1) качество выполнения предсказываемых моделью зависимостей s_i от всех рассмотренных факторов в подавляющем числе случаев не хуже, чем качество выполнения исходных предположений модели. В большинстве случаев при выборе неизвестного параметра $Q_m/\alpha w$, минимизирующем отклонения, они не превышают 10 мкл/л, т.е. близки к ошибке газометрических измерений 5–10 мкл/л;
- 2) качество выполнения предсказаний улучшается при уточнении оптимизационного соотношения, т.е. приближенные экономические утверждения (см. ниже (19, 22)) выполняются хуже, чем исходное более точное условие (8);
- 3) лучшее описание данных за счет уточнения наиболее общего экономического утверждения (5), по-видимому, невозможны. А именно, в большинстве случаев наблюдаемые отклонения близки к ошибке измерений, в других же случаях, по-видимому, проявляется биологическая недетерминированность.

Так, например, данные для различных листьев одного растения *Pseudotsuga menziesii* показывают [Васильев, 1995г], что в одном случае был лучше выполнен выбранный критерий максимального воспроизводства $F/Q = \max$. В другом случае происходило выполнение оптимизационного критерия, эквивалентного с точки зрения воспроизводства углеводных субстратов условию $F - Q = \max$. Это критерий экономии воды, близкий к критерию $F/Q = \max$ по предсказываемым зависимостям s_i от различных факторов. В третьем случае происходило отклонение от выполнения обоих упомянутых критериев.

Интересно было также на одном и том же достаточно большом наборе экспериментальных данных сравнить качество выполнения различных предположений об экономии ресурсов. Оказывается, что принятый критерий максимальной эффективности $F/Q = \max$ в большинстве случаев выполнен заметно лучше, чем критерий $F - Q = \max$ и промежуточный между ними критерий, хотя отклонения от выполнения различных критериев одного порядка (подробнее см. сводную таблицу в работе [Васильев, 1995г]);

4) отклонения наблюдаются вдали от условий адаптации. А именно, все имеющиеся данные, в которых предсказания оптимизационной модели не выполнены или выполнены плохо, можно интерпретировать как выход за пределы естественного диапазона оптимизации.

Например, при адаптации *Vigna unguiculata* к $\Delta w = 10$ мбар качество выполнения оптимизационного соотношения ухудшается, уже начиная с 20 мбар (таблица 6), в то время как при адаптации к 30 мбар хорошее качество выполнения оптимизационного соотношения наблюдается во всем диапазоне изменений Δw — до 40 мбар (рисунок 18).

Для растений видов *B. gymnorhiza* и *R. apiculata* в условиях низкой освещенности, наибольшие отклонения проявляются при температуре 38 оС, хотя в естественных условиях едва ли можно ожидать столь высокую температуру в сочетании с низкой интенсивностью освещения. Причем для этих же видов в условиях высокой интенсивности освещения, оптимизационный критерий выполнен хорошо при высокой температуре и естественной при высокой температуре высокой освещенности (таблица 8).

Наконец, единственный случай нарушения предсказания оптимизационной модели наблюдается при воздействии, которое трудно рассматривать в качестве нормального в естественных условиях, а именно, одновременного отсутствия CO₂ и действия высокой интенсивности освещения — фотоингибирования. По данным [Wong et al., 1985] в результате воздействия наблюдается уменьшение A_m при малом изменении k_1 и k_2 , что должно сопровождаться увеличением c_i примерно на 20 мкл/л, а в эксперименте значение c_i не изменялось.

Интересно, что по совокупности рассмотренных примеров не удается определить пределы применимости линейного соотношения для затрат (3): во всех случаях оптимизационное соотношение (8), полученное с использованием (3), выполнено во всем диапазоне, где выполнены другие исходные предположения модели. Случаи, когда предсказания модели не выполнены, единичны, и их можно интерпретировать не как нарушение линейного соотношения, а как выход за пределы адаптации для конкретного рассматриваемого растительного объекта.

5) наконец, можно было бы говорить о том, что модель предсказывает такое изменение c_i , которое наблюдалось бы и без всякой устьичной регуляции. Например, при уменьшении фотосинтеза в силу чисто физического соотношения (1) увеличение c_i будет наблюдаться и в отсутствии какого-либо изменения устьичного сопротивления. С этой точки зрения интересен биологический объект, иллюстрирующий то, что предсказания модели не выполняются автоматически (т.е. физически вполне возможно и другое поведение). Таким объектом является гибрид "Eremolemon". Для этого искусственного биологического объекта оптимизационный критерий абсолютно не выполняется (таблицы 4, 7), хотя для родственного вида *Citrus sinensis* в том же эксперименте оптимизационный критерий выполняется хорошо.

Таблица 4.

Невыполнение приближенного оптимизационного критерия $\theta\sqrt{A} = \text{const}$ (см. обоснование формулы (19) ниже) для искусственного объекта - гибрида «Eremolemon» = *Eremocitrus glauca* x *Citrus limon* в сравнении с родственным видом *Citrus sinensis* при изменении температуры и влажности воздуха. Расчет проведен по данным работы [Khairi, Hall, 1976].

T , °С	Δw , мбар	A , мкмо ль $\text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$	c_i , мкл/ л	Теор. c_i , мкл/л	$\theta\sqrt{A}$
-------------	----------------------	---	----------------------	---------------------------	------------------

«Eremolemon»

22	8	6.4	129	187	3.3
26	8	10.5	143	172	5.4
30	8	12.3	161	167	8.0
30	25	12.3	159	133	13.6
34	25	10.7	180	137	17.8
38	25	9.0	195	142	20.7
38	41	6.5	163	137	13.5
26	8	11.5	125	169	4.1

$\delta c_i = 42$

C. senensis

22	8	10.9	181	184	10.4
26	8	10.4	186	185	10.9
30	8	9.7	193	187	11.8
30	25	7.4	150	160	9.1
34	25	5.9	163	167	10.1
38	34	4.0	179	170	12.5
26	8	8.4	167	192	7.2

$\delta c_i = 7^*$

* - без последней повторной точки. Для экспериментов в другие дни и/или с другими видами в той же работе $\delta c_i = 10-15$ мкл/л.

Таким образом, вся совокупность полученных в результате проверки оптимизационной модели устьичной регуляции данных не дает оснований считать, что предположение об оптимизации в форме условия максимальной эффективности не выполнено для каких-либо естественных живых систем в условиях, к которым они адаптированы. Как следует из полученных данных, в естественных условиях отклонения c_i от оптимального значения не превышают 20 мкл/л, что, как видно из таблицы 3, соответствует уменьшению эффективности использования ресурсов порядка 1%.

4. Классификация факторов устьичной регуляции

Оптимизационное соотношение позволяет провести классификацию различных факторов среды с точки зрения ожидаемой реакции растения на них как реакции, предсказываемой оптимизационной моделью. В числе таких факторов далее будут рассмотрены внешняя концентрация CO₂, дефицит паров воды в воздухе, интенсивность освещения (I), температура (T), концентрация O₂, содержание воды и минеральных веществ в почве и некоторые другие, поскольку формально в качестве фактора устьичной регуляции можно рассмотреть любой фактор среды. С помощью оптимизационного соотношения можно описывать влияние на устьичную регуляцию также внутренних процессов в растении, например, ниже будет рассмотрено влияние онтогенетических процессов. Возможны сложные воздействия комбинации перечисленных факторов или даже одного из них, например, действие повышенной температуры на листья и низкой — на все остальное растение.

Кроме того, следует различать кратковременное и долговременное воздействие рассматриваемых факторов в сравнении с характерным временем релаксации устьичной регуляции и других, тем или иным образом связанных с ней процессов в растении.

Известно, что в результате устьичной регуляции газообмен листа (фотосинтез и транспирация), близкий к стационарному обычно устанавливается за характерное время около 20 минут после изменения условий. Сложнее определить время релаксации для процессов получения системой многочисленных биохимических компонент, необходимых для обеспечения фотосинтеза и транспорта воды. Ясно, однако, что для многих компонент это время велико и измеряется сутками. Так, по сводным данным [Penning de Vries, 1975] для белков и хлорофилла время оборота (распада и синтеза заново из низкомолекулярных соединений, например,

белки распадаются до аминокислот) составляет 5–10 суток, клеточные стенки <почти> не обновляются, т.е. время оборота для них — это время жизни листа.

Очевидно, что характерное время перестройки ассимиляционно-транспортных единиц, обеспечивающих фотосинтез, и аналогичных единиц для транспорта воды не может быть меньше характерного времени превращения необходимых для их функционирования веществ, в частности, необходимых для обоих процессов белков. Поэтому характерное время релаксации при долговременных перестройках двух основных процессов, которым соответствует составляющая Q_m в функции затрат, следует оценить как 5–10 суток. Такие перестройки необходимы, например, при переходе высокий свет — низкий свет, изменении температуры на десятки градусов или изменении внешней концентрации CO_2 в несколько раз. При менее контрастных изменениях время релаксации может быть значительно меньше.

Зависимость $A(c_i)$, параметры которой фигурируют в оптимизационном соотношении, описывает стационарный фотосинтез, который устанавливается в результате устьичной регуляции, поэтому рассмотрение переходных состояний, в течение времени, меньшего, чем характерное время для устьичной регуляции (т.е. 20 минут) с помощью развиваемой оптимизационной модели в принципе невозможно. Таким образом, кратковременно действующие факторы — это, безусловно, факторы, длительность действия которых более 20 минут, но измеряется часами, а не сутками. С некоторыми оговорками можно считать кратковременно действующими факторы, длительность которых составляет сутки или несколько более. Долговременно действующие факторы — это факторы, длительность действия которых измеряется сутками.

Большинство из перечисленных выше факторов устьичной регуляции могут действовать как кратковременно, так и долговременно. Однако не все факторы таковы. Например, содержание в почве азота, необходимого для синтеза белков, влияет на долговременные перестройки фотосинтеза и транспорта воды, т.е. фактор азотного питания может рассматриваться только как долговременный.

С точки зрения величин, входящих в оптимизационное соотношение, долговременные факторы отличаются от кратковременных тем, что при действии первых, вообще говоря, изменяются все величины в оптимизационном соотношении (8), в то время, как при кратковременном действии можно считать неизменными затраты Q_m , а также, как правило, удельные затраты αw (характерное время релаксации для соответствующих им процессов порядка суток, т.е. является промежуточным между временем релаксации упомянутых кратковременных и долговременных процессов).

С учетом постоянства Q_m и αw для **кратковременно действующих факторов** оптимизационное соотношение (8) можно упростить во многих частных случаях (таблица 5).

Таблица 5.

Классификация кратковременно действующих факторов устьичной регуляции

Фактор	Инвариант*	Зависимость c_i от фактора	Сопутствующее изменение фотосинтеза, иллюстрации**
c_a	$\frac{c_i - k_1}{c_a - c_i}$	линейная, проходит через точку (k_1, k_1) , при больших c_a $c_i/c_a = \text{const}$	типовое Рис. 14–16

Δw	$\theta = \frac{c_i - k_1}{c_a - c_i} \sqrt{\Delta w}$ (при слабой зависимости A_m , k_1 и k_2 от Δw)	(17)	уменьшение с ростом Δw (быстрое, если предположения не выполнены) Рис.17–18, Табл.6
O_2	$\frac{c_i - k_1}{c_a - c_i} / \sqrt{k_1 + k_2}$	(18)	уменьшение с ростом O_2 [Ludlow, 1970; Gauhl, Bjorkman, 1969]
I	$\frac{c_i - k_1}{c_a - c_i} \sqrt{\frac{A_m}{k_1 + k_2}}$	$c_i(I)$ выпукла вниз, при малых I $c_a - c_i \sim \sqrt{I}$ при больших I $c_i \approx \text{const}$	типовое [Warrit et al., 1980; Meinzer, 1982; Ball, Critchley, 1982]
T	приближенно (22)	$c_i(T)$ выпукла вниз	$A(T)$ выпукла вверх гораздо сильнее, чем $c_i(T)$ [Mooney et al., 1978; Ball et al., 1988]
Общий случай	$E'A/A' - E$, выполнение дополнительных предположений дает (24) или (25)	—	— Таблица 9 Таблица 10

* — см. обсуждение понятия инвариант в тексте;

** — линейность при малых значениях аргумента, выпуклость вверх, насыщение при больших значениях аргумента

а) внешняя концентрация CO_2 (c_a)

Наиболее простым является предсказание оптимизационной модели в случае <кратковременного> изменения внешней концентрации CO_2 , т.е. значения c_a . По определению функция $A(c_i)$ и параметры зависимости (7) не могут зависеть от c_a , поэтому при постоянных других факторах устьичной регуляции оптимизационное соотношение означает выполнение условия

$$\frac{c_i - k_1}{c_a - c_i} = \text{const} \quad (14)$$

Полученный критерий (14) объясняет на основе идеи оптимизации и уточняет при малых значениях c_i (отметим, что характерное значение $k_1 = 50$ мкл/л) известный феноменологический критерий

$$c_i/c_a = \text{const}. \quad (15)$$

Также как и (15), условие (14) предсказывает линейную зависимость $c_i(c_a)$, но проходящую в координатах (c_i , c_a) через точку (k_1 , k_1), а не точку (0, 0). Рисунок 14, выполненный по данным вида *Avicennia marina* при засолении подтверждает именно такое поведение прямой $c_i(c_a)$, рисунок 15 демонстрирует совпадение двух критериев при низких концентрациях O_2

(когда k_1 пренебрежимо мало), а рисунок 16 — это еще одно подтверждение линейного характера зависимости $c_i(c_a)$ и отклонения от выполнения критерия (15) при изменении концентрации O_2 .

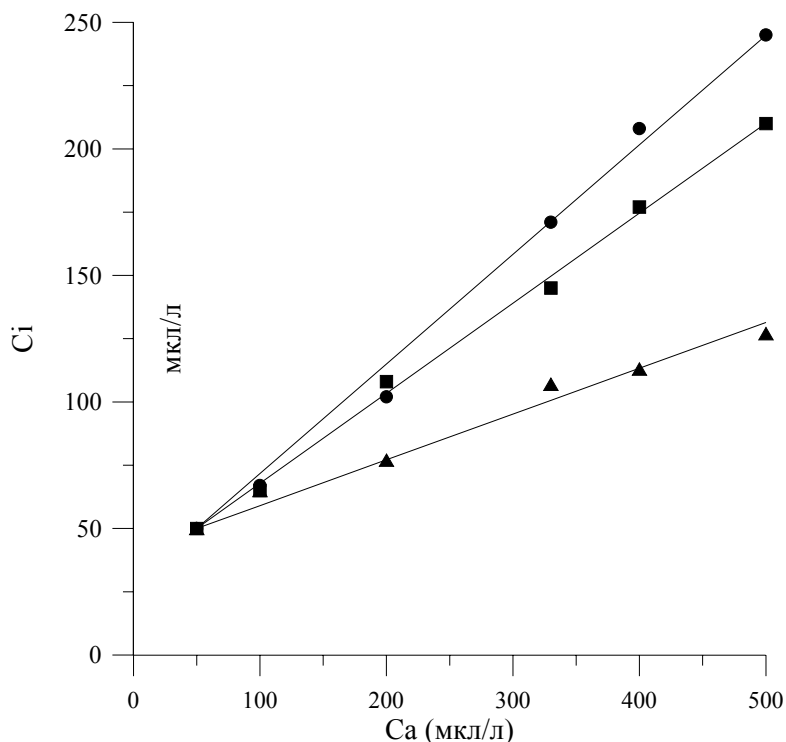


Рис. 14. Выполнение оптимизационного критерия $(c_i - k_1)/(c_a - c_i) = \text{const}$ при выращивании вида *Avicennia marina* в условиях слабого засоления (50 мМ NaCl), интенсивности освещения $0,5 \text{ ммоль квантов м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, температуре $T = 25 \text{ }^\circ\text{C}$ и различных значениях дефицита паров воды: $\Delta w = 6 \text{ мбар}$ (●), $\Delta w = 12 \text{ мбар}$ (■), $\Delta w = 24 \text{ мбар}$ (▲). Измерения проводились при тех же условиях, что и условия выращивания. Рассчитано по данным рисунка 3 и известным значениям c из работы [Ball, Farquhar, 1984].

Отклонения от выполнения оптимизационного критерия наблюдаются при высоких CO_2 из-за нарушения в этом случае исходного предположения модели об описании углекислотной кривой зависимостью вида (7) [Васильев, 1995в].

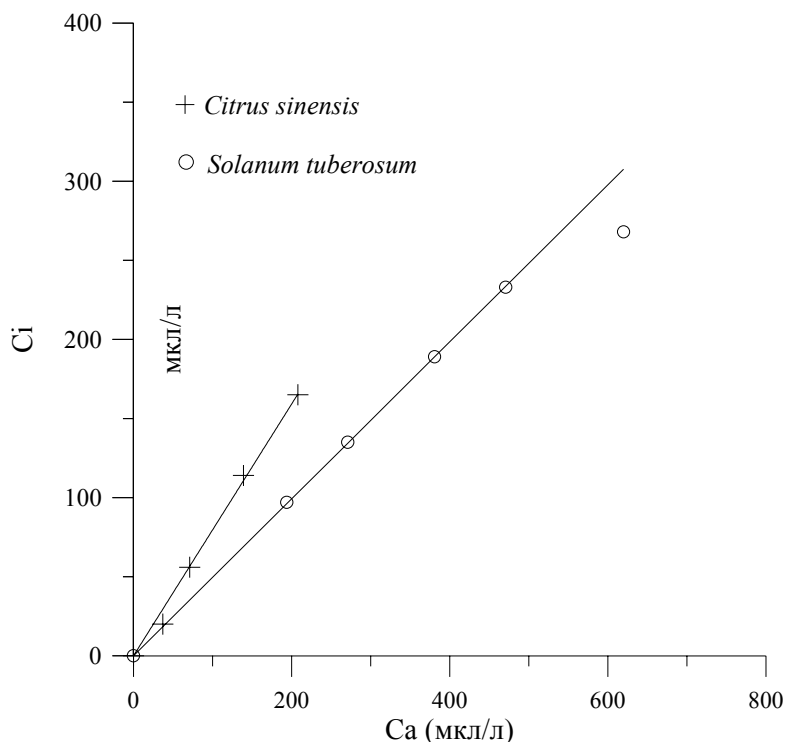


Рис. 15. Выполнение условия $c_i/c_a = \text{const}$ при низких концентрациях O_2 для видов *Citrus sinensis* (+, $\Delta w = 11,9$ мбар, $[O_2] = 0\%$, световое насыщение, оптимальная температура) и *Solanum tuberosum* (o, $T = 25$ °C, $I = 1,5$ ммоль квантов $m^{-2} c^{-1}$, $\Delta w = 13 \pm 2$ мбар, $[O_2] = 2,1\%$). Значения c_i рассчитаны на основе данных рис. 2 работы [Kriedemann, 1971] и рис. 3 работы [Ku et al., 1977]. Для *Solanum tuberosum* теоретическая прямая проведена через четыре точки, поскольку при больших c_i нарушается исходное предположение модели о виде углекислотной кривой.

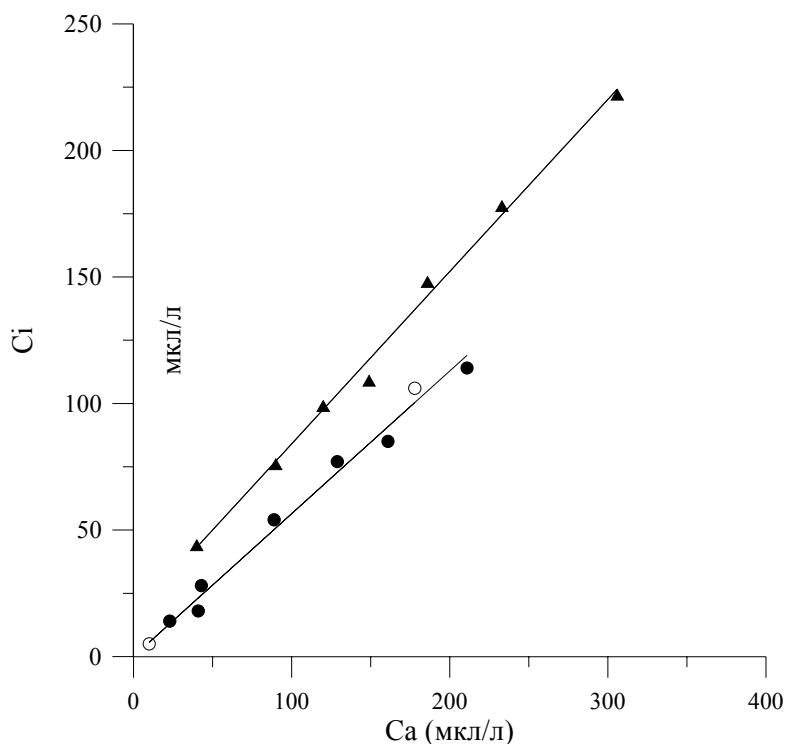


Рис. 16. Выполнение условия $c_i/c_a = \text{const}$ для вида *Atriplex hastata* при низкой концентрации кислорода 1% (●) и 0% (o) вместе с более общим условием $(c_i - k_1)/(c_a - c_i) = \text{const}$ при $[O_2] = 21\%$ (▲). Другие условия эксперимента: $T = 31$ °C, $I = 1,9$ ммоль квантов $m^{-2} c^{-1}$, $\Delta w = 20,1$

мбар. Используются данные рисунка 1А работы [Slatyer, 1970]; при концентрации кислорода 21% значение УКП — $k_1 = 50$ мкл/л.

б) дефицит паров воды в воздухе (Δw)

Если дефицит паров воды не влияет на форму углекислотной кривой, т.е. параметры зависимости (7), то критерий (8) упрощается до вида

$$\theta = \frac{c_i - k_1}{c_a - c_i} \sqrt{\Delta w} = \text{const.} \quad (16)$$

В результате оказывается возможным описать зависимость $c_i(\Delta w, c_a)$ в явном виде значением единственного параметра θ

$$c_i = c_a - \frac{c_a - k_1}{1 + \theta / \sqrt{\Delta w}}. \quad (17)$$

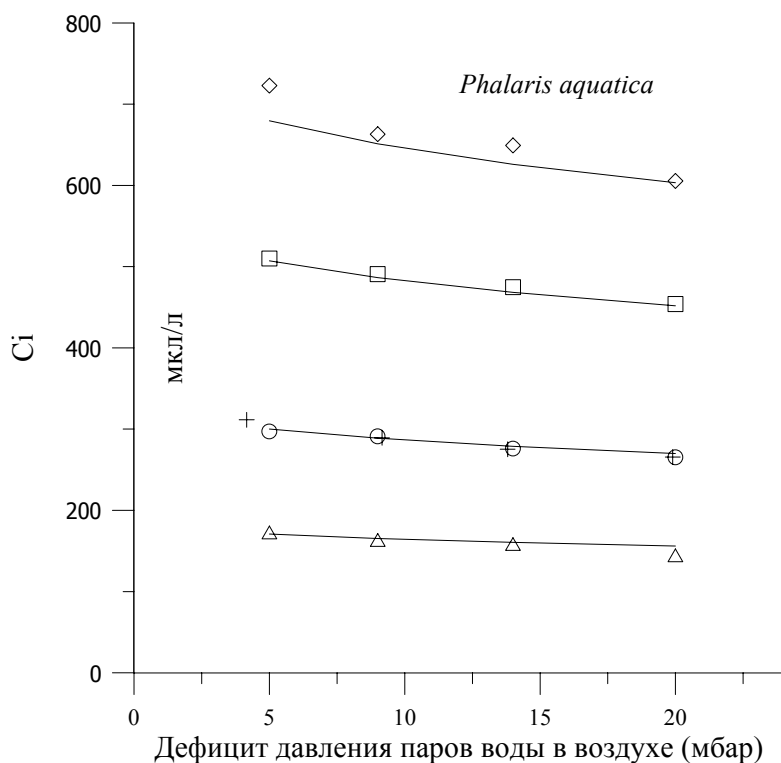


Рисунок 17а. Выполнение однопараметрической зависимости $c_i(\Delta w, c_a)$ для вида *Phalaris aquatica* ($\theta = 14$ мбар^{1/2}) при различных c_i : Δ - 190 мкл/л, o - 340 мкл/л, □ - 580 мкл/л, ◇ = 780 мкл/л. Рассчитано по данным рисунков 1 и 2 работы [Morrison, Gifford, 1983]. Для сравнения нанесены также данные рисунка 8 этой работы (+) при $c_a=340$ мкл/л.

Рисунок 17 (а, б) иллюстрирует возможность описать большую совокупность экспериментальных точек, полученных при различных значениях Δw и c_a для двух видов, через значение единственного параметра θ в зависимости (17). Отметим, что имеющиеся в цитируемой работе [Morrison, Gifford, 1983] данные подтверждают, что дефицит паров воды в этом случае действительно почти не влияет на форму углекислотной кривой.

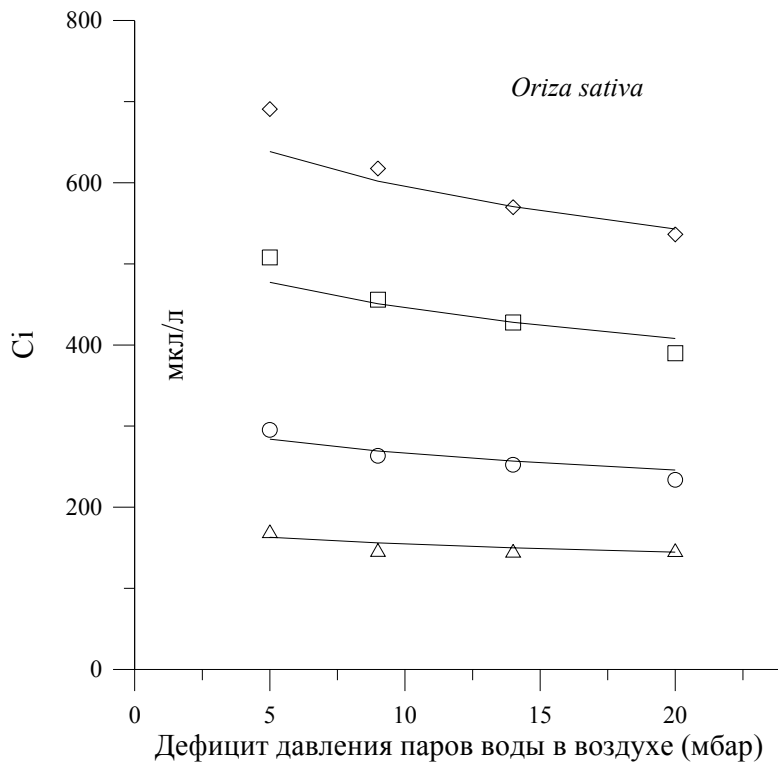


Рисунок 17б. Выполнение однопараметрической зависимости $c_i(\Delta w, c_a)$ для вида *Oriza sativa* ($\theta = 9,3 \text{ мбар}^{1/2}$) при различных c_i : Δ - 190 мкл/л, \circ - 340 мкл/л, \square - 580 мкл/л, \diamond = 780 мкл/л. Рассчитано по данным рисунков 1 и 2 работы [Morrison, Gifford, 1983]. Для сравнения нанесены также данные рисунка 8 этой работы (+) при $c_a=340$ мкл/л.

Однако в общем случае вид углекислотной кривой изменяется при изменении Δw , что можно связать с изменением водного потенциала листа в результате транспирации. Интересно, что во многих случаях критерий (16) выполняется, несмотря на изменение вида углекислотной кривой. Данные рисунка 18 и таблицы 6 показывают характерные примеры выполнения предсказываемой зависимости $c_i(\Delta w)$. Пример выполнения зависимости, предсказываемой оптимизационным соотношением, при явном изменении формы углекислотной кривой с изменением Δw демонстрируют данные для *Arbutus unedo*. На изменение формы указывает гораздо более быстрое по сравнению с c_i падение фотосинтеза при увеличении Δw , хотя при сохранении формы углекислотной кривой в силу (3) медленнее должен уменьшаться фотосинтез.

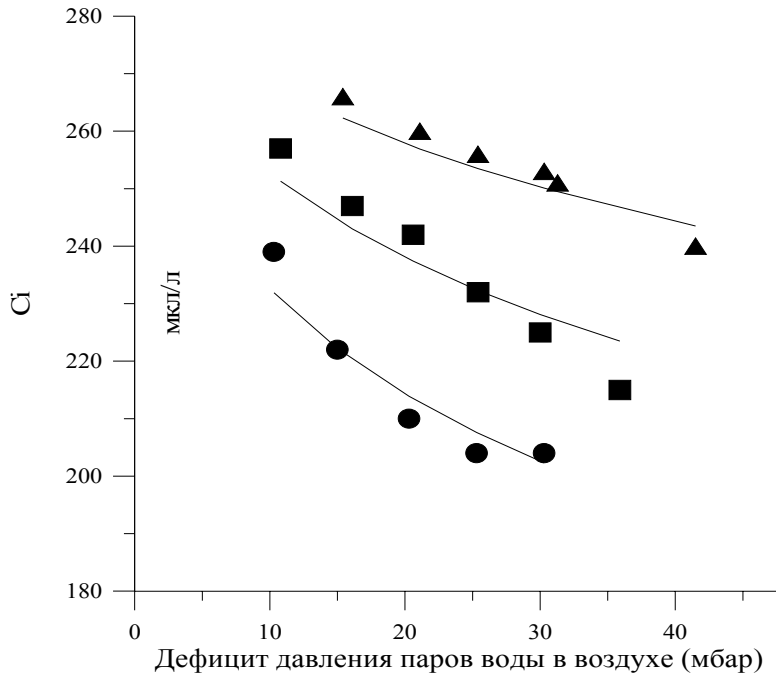


Рисунок 18. Выполнение зависимости $c_i(\Delta w)$ в виде (17) для одного и того же растения вида *Vigna unguiculata*, выращенного при $\Delta w = 30$ мбар в дневной период, при различных температурах ($I = 0,9$ ммоль квантов $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$, $c_a = 300 \pm 5$ мкл/л): \bullet – 30 °С, \blacksquare – 36 °С, \blacktriangle – 40 °С. Рассчитано по данным рисунка 1 работы [Hall, Schulze, 1980].

Таблица 6. Значения скорости ассимиляции (A , $\text{мкмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$), транспирации (E , $\text{мкмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$) и выполнение оптимизационного критерия для травянистых и древесных видов (последние отделены пунктирной линией), адаптированных к значению $\Delta w = 10$ мбар.

Вид	Δw , мбар	A	E	c_i , мкл/л	Теор. c_i , мкл/л	θ
Helianthus Annuus	9,3	25,0	5,13	228	228	7,5
	15,5	25,1	7,20	214	214	7,4
	19,7	25,0	8,67	209	208	7,8
	24,3	24,3	9,90	205	201	8,0
	30,5	21,9	9,90	192	195	7,3
<i>H. nuttallii</i>	10,3	24,5	5,77	230	233	8,3
	15,8	24,3	7,93	223	222	8,9
	19,3	24,3	8,87	215	216	8,6
	25,5	22,7	10,4	211	208	9,1
	31,2	21,2	10,8	202	203	8,7
<i>Vigna unguiculata</i>	10,5	23,5	4,77	217	214	6,5
	14,3	22,9	5,60	206	205	6,3
	20,8	20,7	6,20	189	194	5,7
	24,7	17,7	5,53	174	188	4,9
Arbutus unedo	10,7	4,53	0,87	211	216	5,9
	15,2	3,80	1,03	210	206	7,0
	19,8	3,07	1,03	206	198	7,3
	25,2	2,40	0,87	189	191	6,3

	30,0	2,07	0,83	180	185	6,0
<i>Corylus avel- lana</i>	10,2	8,00	1,73	225	219	7,4
	15,2	7,67	2,20	215	208	7,6
	19,8	7,20	2,30	201	200	6,8
	25,0	6,47	2,13	179	193	5,3
	30,2	5,53	2,40	189	187	6,9
<i>Gossipium hirsutum</i>	10,0	12,5	2,67	225	231	7,4
	14,7	12,6	4,10	228	221	9,4
	20,7	12,3	4,77	215	211	8,8
	25,0	12,1	4,90	201	206	7,7
	31,2	11,1	5,47	199	199	8,2
Nerium oleander	9,5	18,0	2,53	192	204	4,1
	14,8	17,8	3,60	183	191	4,4
	19,7	16,6	4,47	183	182	5,0
	25,2	15,3	5,23	182	174	5,6
	30,3	13,1	5,27	180	168	5,9
<i>Pictacia vera</i>	9,7	14,1	3,07	229	229	7,8
	16,2	13,2	4,33	221	215	8,7
	20,0	12,7	4,77	215	209	8,7
	25,7	11,3	4,53	197	201	7,3
	30,3	10,4	4,50	188	196	6,8
Prunus dulcis	9,7	7,60	1,57	225	224	7,3
	15,0	7,20	2,20	222	212	8,5
	21,3	7,20	2,53	203	202	7,3
	25,2	7,13	2,63	191	197	6,5
	30,5	7,07	3,00	185	191	6,5

Примечание: в экспериментах на отдельных листьях при условиях, совпадающих с условиями адаптации ($T = 30 \text{ }^\circ\text{C}$, $I = 0,7\text{--}0,9$ ммоль квантов $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$, $c_a = 300 \pm 3$ мкл/л), для всего растения поддерживалось значение $\Delta w = 10$ мбар. Рассчитано по данным работы [Turner et al., 1984].

в) концентрация O_2

При уменьшении концентрации кислорода падает скорость фотодыхания, конкурирующего с фотосинтезом. Вследствие этого:

- параметр k_1 уменьшается линейно и при концентрации кислорода менее 2% его значение не превосходит 10 мкл/л;
- параметр k_2 также значительно уменьшается (характерно почти двукратное уменьшение k_2 при менее 2% O_2 по сравнению с нормой);
- параметр A_m по своему смыслу (как максимальное значение фотосинтеза при формально бесконечно большом значении отношения концентраций $[\text{CO}_2]/[\text{O}_2]$) не изменяется.

Зная, как точно в каждом конкретном случае изменяются параметры k_1 и k_2 углекислотной кривой при изменении концентрации O_2 , из оптимизационного соотношения (8) по аналогии с (17) можно предсказать, как изменится c_i :

$$c_i = c_a - \frac{c_a - k_1}{1 + \frac{k_1 + k_2}{\sqrt{k_1^o + k_2^o}} \frac{c_i^o - k_1^o}{c_a - c_i^o}}, \quad (18)$$

где c_i^o — исходное значение c_i , k_1^o и k_2^o — исходные, а k_1 и k_2 — значения параметров углекислотной кривой при изменении концентрации кислорода.

Экспериментальные данные подтверждают [Васильев, 1995д] предсказываемое (18) характерное уменьшение c_i около 40 мкл/л и одновременно в соответствии с (7) значительное

возрастание фотосинтеза (характерное увеличение около 40%) при низких концентрациях кислорода ($\leq 2\%$) по сравнению с нормой (21%). Особая сложность проверки утверждения (18) обусловлена скудностью имеющихся данных, т.к. концентрацию O_2 традиционно не рассматривают как фактор устьичной регуляции: ее изменение не сопровождается ни таким заметным изменением c_i , как при изменении c_a , ни таким изменением устьичного сопротивления, как при изменении Δw . Кроме того, в естественных условиях концентрация кислорода в сравнении с упомянутыми факторами демонстрирует идеал постоянства.

Как следует из оптимизационной модели, наблюдаемая реакция устьиц (видимое отсутствие их реакции, т.е. постоянное устьичное сопротивление) и является оптимальной при изменении этого фактора.

г) интенсивность освещения (I)

При изменении интенсивности освещения изменение углекислотной кривой выражается, главным образом, в изменении A_m . Поэтому условие (8) можно приближенно представить в виде

$$\theta \sqrt{A_m} = \text{const.} \quad (19)$$

Известно, что зависимость $A_m(I)$, интерпретируемая как световая кривая фотосинтеза при насыщении CO_2 , имеет характерный вид кривой Михаэлиса–Ментен с насыщением и линейным участком при малых I . Линейность $A_m(I)$ на начальном участке позволяет представить условие (19) при малых значениях I и постоянном Δw в виде

$$\sqrt{I} \frac{c_i - k_1}{c_a - c_i} = \text{const.} \quad (20)$$

Причем учитывая близость c_i к c_a при малых I (т.е. относительно более медленное изменение стоящей в числителе разности по сравнению со знаменателем) этот критерий можно еще более упростить и представить в виде

$$c_a - c_i \sim \sqrt{I}. \quad (21)$$

Таким образом, качественно оптимизационная модель предсказывает выпуклую вниз зависимость $c_i(I)$. Характерные кривые такого типа можно видеть в работах, в которых зависимость $c_i(I)$ представлена в явном виде [Warritt et al., 1980; Meinzer, 1982; Ball, Critchley, 1982].

Для количественного анализа оптимизационный критерий в виде (19) можно использовать очень редко, поскольку величина A_m при газометрических измерениях обычно не приводится, а наличие углекислотных кривых позволяет рассчитать не только A_m , но и параметры k_1 и k_2 (что позволяет проверить оптимизационный критерий в виде (8)).

Важно, однако, что значение левой части (7) весьма чувствительно к значению c_i . В силу этого при действии многих факторов предсказываемое оптимизационным критерием значение c_i меняется значительно медленнее, чем изменение значения A_m , вызванное тем же фактором. В частности сравнительно мала восприимчивость c_i к изменению значения A_m , вызванному изменением интенсивности освещения. В этом случае изменения A_m и A будут почти пропорциональны друг другу, а это значит, что критерий (19) можно привести к еще более упрощенному, но зато гораздо более удобному для проверки виду:

$$\theta \sqrt{A} = \text{const.} \quad (22)$$

Все проанализированные данные подтверждают выполнение условия (22). Примеры выполнения этого условия при изменении интенсивности освещения можно видеть в таблице 7, а при одновременном изменении Δw также в таблице 8, рассчитанной по данным [Kawamitsu et al., 1987]. Критерием выполнения (22) является то, что среднеквадратичное отклонение δc_i при описании данных с помощью (22) близко к ошибке газометрических измерений и значительно меньше наблюдаемого в эксперименте диапазона изменения c_i (Δc_i , для таблицы 7 — это соответствующая колонка « Δc_i », для таблицы 8 — это разность максимального и минимального значений c_i , т.е. 82 мкл/л).

Таблица 7.

Выполнение упрощенного оптимизационного критерия $\theta\sqrt{A} = \text{const}$ для различных видов при изменении условий освещения (I , ммоль квантов $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$), температуры (T , °C), дефицита паров воды в воздухе (Δw , мбар), при изменении внешней концентрации CO_2 , обеспечивающем примерно постоянное значение концентрации CO_2 в межклетниках (c_i , мкл/л) и в онтогенезе (O) (приведено значение среднеквадратичного отклонения (δc_i) в сравнении с общим диапазоном изменения c_i в эксперименте (Δc_i), а также рассчитываемое наилучшее значение $\theta\sqrt{A}$ и максимальное значение θ_m , соответствующее наиболее благоприятным условиям (q); n - общее число экспериментальных точек).

Вид	Изменение условий в эксперименте	n	δc_i	Δc_i	θ	$\theta\sqrt{A}$
Eucalyptus	I : 250–2000, $\text{ca} = 320$	4	3.1	18	8.9	38.8
pauciflora	то же, $\text{ca} = 90\text{--}380$	16	5.7	270	8.5	35.2
Commelina	I : 28–670; $c_i \approx 302$	8	7.0	70 ¹	9.6	29.7
communis	I : 30–850; $c_i \approx 466$	9	5.3	160 ¹	6.3	34.1
	I : 30–780	6	6.1	123	3.5	11.2
Picea	I : 100–630(>600нм)	16 ²	8.6	60	6.0	23.7
sitchensis	I : 80–630(<500нм)	12 ²	5.5	30	12.0	41.1
	Вместе:		12.1			28.1
Avicennia	I : 50–2000					
marina	shade N1	6	13.2	68	4.4	12.6
	shade N2	6	21.5	113	2.8	7.1
	exposed N1	6	13.2	103	2.4	9.3
	exposed N2	6	8.3	84	3.2	9.8
Solanum tuberosum	I : 160–1500	5	12.0	36	8.0	21.8
Calopogonium mucunoides	I : 90–2000	9	11.9	96	6.0	33.1
Oriza	I : 300–1750; $\Delta w = 4$	4	3.9	28	8.6	44.7
sativa	I : 300–1750; $\Delta w = 9$	4	4.4	33	10.3	52.1
	I : 300–1750; $\Delta w = 16$	4	8.5	15	10.9	47.0
	I : 300–1750; $\Delta w = 24$	4	3.2	26	9.1	39.6
	I : 300–1750; $\Delta w = 32$	4	5.1	20	9.2	38.1
	Вместе:		7.7			42.0
Triticum aestivum	T : 15–35					
	Δw : 8–41; $I = 400$	5	10.2	59	13.5	54.8
	Δw : 12–34;	4	14.0	66	7.3	40.8

	$I = 1700$					
	$\Delta w: 12-38;$ $I = 3000$	4	11.7	54	8.2	43.5
	Вместе:		12.7			45.6
Larrea	$T: 20-44; \Delta w = 20$					
divaricatai	выращивание 20 оС	3	12.4	36	8.1	49.0
	выращивание 35 оС	3	8.9	30	7.6	44.6
	выращивание 44 оС	3	7.4	30	7.6	41.7
L. divaricatai	$T: 15-50; \Delta w = 20$	14	15.2	111	7.0	45.2
O. sativaj	$T: -; \Delta w \sim 12$	8	14.4	45 ³	8.6	45.2
	$T: 15-50; \Delta w: 4-71$	10	17.4	70	8.0	41.8
	Вместе:		16.5			45.1
Arbutus unedok	$T: 25-40; \Delta w: 23-63$	6	10.0	32	3.5	9.8
Quercus suberk	$T: 25-34; \Delta w: 23-45$	4	11.6	28	4.0	7.5
Spinacea	$T: 21-36; \Delta w: 13-424$	5	18.1	18	4.0	16.2
oleraceak	$T: 26-33; \Delta w: 24-445$	4	18.5	21	2.0	4.2
Betula						
tortuosa*	$T: 8-32; \Delta w: 10-25$	7	23.6	100	7.0	32.9
B. pubescens*	$T: 8-32; \Delta w: 10-25$	7	12.3	55	8.5	34.9
Sesamum	$T: 20-34; \Delta w: 8-37$	8	3.1	33	8.2	30.0
indicumm	$T: 20-34; \Delta w = 7$	8	11.2	17	6.5	26.5
Citropsis	$T: 22-38; \Delta w: 8-41$	8	14.2	49	6.0	14.5
gabunensisn,6	$T: 22-38; \Delta w: 8-41$	8	10.7	59	7.0	15.6
	$T: 22-38; \Delta w: 8-41$	8	8.1	51	7.1	18.5
Citrus	$T: 22-38; \Delta w: 8-41$	7	9.9	36	4.5	18.5
sinensisn,6	$T: 22-38; \Delta w: 8-41$	8	13.7	37	4.0	18.2
	$T: 22-38; \Delta w: 8-41$	8	13.6	30	3.9	18.2
"Eremolemon" "n,6	$T: 22-38; \Delta w: 8-41$	8	41.9	70	-	8.7
	$T: 22-38; \Delta w: 8-41$	8	28.0	46	-	13.8
	$T: 22-38; \Delta w: 8-41$	8	32.5	63	-	13.7

Citrus lisbon	T: 22–38; Δw: 8–41	8	16.3	40	3.7	17.3
(autotetra- ploid)n,6	T: 22–38; Δw: 8–41	8	15.5	37	4.4	21.8
C. sinensiso	T: 22–38; Δw: 8–34	6	10.9	40	2.9	8.1
	T: 22–38; Δw: 8–34	6	7.0	43	3.2	7.2
C. paradisio	T: 22–38; Δw: 8–34	7	18.3	48	3.7	8.7
	T: 22–38; Δw: 8–34	7	16.4	52	4.0	10.8
	T: 22–38; Δw: 8–34	7	17.2	51	4.8	13.4
A. marinap	T: 15–40; Δw: 9–53	7	17.8	175	2.0	6.8
Bruguiera	T: 26–38; Δw = 12	7	21.0	72	5.0	10.8
gymnorrhizap	T: 26–38; Δw = 12	5	22.0	17	4.0	10.8
Rhizophora	T: 26–38; Δw = 12	6	17.0	144	2.8	10.8
apiculatap	T: 26–38; Δw = 12	6	26.8	21	3.5	10.8
Glycine						
wightiir	O: 2–42 день	11	13.4	51	7.0	31.9
C. mucunoidesr	O: 2–42 день	11	19.4	57	6.0	25.9
V. luteolar	O: 3–16 лист	12	20.9	100	5.0	26.6

Примечания: ^aWong et al., 1978; ^bMorison, Jarvis, 1983a; ^cMorison, Jarvis, 1983b; ^dBall, Critchly, 1982; ^eKu et al., 1977; ^fLudlow, 1971; ^gKawamitsu et al., 1987; ^hDownes, 1970; ⁱMooney et al., 1978; ^jAgata et al., 1987; ^kWeber et al., 1985; ^{*}Hallgren et al., 1982; ^mHall, Kaufmann, 1975; ⁿKhairi, Hall, 1976a; ^oKhairi, Hall, 1976b; ^pBall et al., 1988; ^rLudlow, Wilson, 1971;

¹ — Δc_a;

² — объединенные данные для четырех надземных частей растения (shoots);

³ — при расчетах взято c = 330 мкл/л (точное значение в цитируемой работе не приведено);

⁴ — нормальный водный режим (ψ₁ = -5 бар);

⁵ — водный дефицит (ψ₁ = -14 бар);

⁶ — приведены данные при экспериментах в три последовательные дня;

⁷ — еще одна точка исключена из-за невоспроизводимости результата при возврате к малым температурам и Δw;

⁸ — адаптация к 70% полного солнечного света, в эксперименте I = 1000 мкмоль квантов м⁻² с⁻¹.

⁹ — адаптация к 30% полного солнечного света, в эксперименте I = 500 мкмоль квантов м⁻² с⁻¹.

Таблица 8.

Выполнение упрощенного оптимизационного критерия $\theta\sqrt{A} = \text{const}$ при изменении интенсивности освещения и дефицита паров воды в воздухе для вида *Oriza sativa* (значения среднеквадратичных отклонений для каждой световой кривой, а также для всех кривых вместе приведены в таблице 8). Расчеты сделаны по данным рисунков 1 и 2 работы [Kawamitsu et al., 1987].

I , мкЕ $M^{-2} C^{-1}$	Δw , мбар	A , мкмоль $M^{-2} C^{-1}$	g , ммоль $M^{-2} C^{-1}$	c_i , мкл/л	Теор. c_i , мкл/л	$\theta\sqrt{A}$
300	4	7.5	483	305	299	56
	9	7.3	376	299	286	65
	16	6.5	169	270	277	57
	24	6.3	147	258	267	37
	32	5.2	107	252	265	34
750	4	15.9	586	287	286	44
	9	15.8	491	278	269	53
	16	15.2	324	255	255	43
	24	13.4	253	243	248	41
	32	10.0	186	244	248	40
1250	4	20.0	693	284	282	45
	9	19.6	533	271	264	50
	16	18.9	436	261	249	53
	24	17.7	291	233	239	39
	32	17.0	253	222	232	37
1750	4	22.9	695	277	279	41
	9	22.7	574	267	260	49
	16	21.6	474	257	245	53
	24	20.4	333	232	235	41
	32	19.3	290	223	227	41
					δc_i $= 7.7$	42

д) температура (T)

Температурная зависимость параметров углекислотной кривой фотосинтеза не столь проста, как в случае световой зависимости: зависимость $A(T)$ возрастает от нуля с ростом температуры примерно экспоненциально, начиная с температур, близких к $0^\circ C$, затем достигает максимума, который для большинства видов находится в диапазоне $15-40^\circ C$, и наконец, быстро падает до нуля в высокотемпературной области ($40-60^\circ C$); значение k_1 монотонно возрастает также примерно от нуля при $0^\circ C$ с ростом температуры в соответствии с правилом Вант-Гоффа (характерное значение при температуре около $25^\circ C$ — 50 мкл/л). Изменение A_m и в случае действия температуры более существенно, чем изменение других параметров углекислотной кривой. Поэтому и для этого фактора обосновано применение приближенного критерия (22), что подтверждают данные в таблице 7 — δc_i значительно меньше Δc_i , как и при изменении интенсивности освещения. Однако из-за изменения k_1 при действии температуры оптимизационный критерий (22) имеет еще более приближенный характер, чем при изменении интенсивности освещения. Из таблицы видно, что точность описания, определяемая как среднеквадратичное отклонение δc_i , при изменении температуры хуже, чем при изменении интенсивности освещения.

В общем случае наиболее точно идею оптимизации при изменении кратковременно действующего фактора выражает соотношение (5), в которое входит постоянная неизвестная величина $Qm/\alpha w$. Зная, как изменяется вид $A(c_i)$ и $E(c_i)$ при изменении этого фактора, выполнение соотношения (5) можно проверить непосредственно в виде

$$Qm/\alpha w = E'A/A' - E = \text{const} \quad (23)$$

или с учетом (6), если справедливо предположение о близости концентрации паров воды в межклетниках к насыщающей,

$$\sqrt{\Delta w / A'} \frac{A}{c_a - c_i} = \text{const.} \quad (24)$$

Если изменение $A(c_i)$ при изменении рассматриваемого фактора x можно представить как изменение параметров зависимости (7), то последнее соотношение принимает вид

$$\sqrt{\Delta w \frac{A_m(x)}{k_1(x) + k_2(x)} \frac{c_i - k_1(x)}{c_a - c_i}} = \text{const.}, \quad (25)$$

Как уже говорилось, возможности проверить соотношение, подобное (25), для которого необходимо получение большого числа углекислотных кривых при изменении рассматриваемого фактора, редки. Немногие примеры, иллюстрирующие выполнение (25) представлены в таблице 9. Данные в этой таблице интересны также тем, что демонстрируют эквивалентность различных способов описания (основанных на зависимости вида (7)) исходных данных с точки зрения предсказываемых оптимизационным соотношением значений c_i . При разных наборах параметров зависимости (7), представленных парой строк в каждом случае, предсказываемое теоретическое значение c_i практически не изменяется, и поэтому соответствующие каждой строке теоретические значения c_i по отдельности не приводятся.

Таблица 9.

Выполнение оптимизационного критерия $q = \sqrt{\frac{A_m}{k_1 + k_2} \frac{c_i - k_1}{c_a - c_i}} = \text{const.}$

- при изменении интенсивности освещения (I , ммоль квантов $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$) по данным [Wong et al., 1978] для *Eucalyptus pauciflora*¹;
- при изменении температуры (T , °C); по данным [Hall, Schulze, 1980] для *Vigna unguiculata*;
- при выращивании в различных световых условиях (D : дней при низкой освещенности: 0 — выращенных при высокой интенсивности; ∞ — выращенных при низкой освещенности), а также при различных условиях азотного питания (N , мМ NO_3^-) по данным [Caemmerer, Farquhar, 1981] для *Phaseolus vulgaris*.

Фактор	$A(c_i)$					$\sqrt{\frac{A_m}{k_1 + k_2}}$	c_i	A	q	теор. c_i
	k_1	k_2	A_m	δc_i	n					
$I = 0,2$ 5	52	103	13,4	5,2	4	0,294	260 ²	7,7	3,68	259
	46	147	14,6	6,0		0,275			3,53	
$I = 0,5$ 5	57	110	23,1	3,4	4	0,372	254 ²	12,5	4,00	249
	53	142	24,6	3,9		0,355			3,89	
$I = 0,9$ 6	42	436	56,4	2,6	4	0,343	248 ²	16,7	3,53	251
	39	658	73,5	1,2		0,325			3,39	
$I = 2,0$	58	279	55,6	9,8	4	0,406	242 ²	19,5	3,46	244
$T = 30$	73	71	42,1	0,6	4	0,541	222	19,8	4,12	238
	66	94	43,1	2,2		0,519			4,16	
$T = 36$ 3	87	48	38,4	0,8	4	0,533	247	19,8	6,44	242
	50	346	62,1	5,2		0,396			5,88	
$T = 40$ 3	118	-10	29,8	2,2	5	0,524	266	14,8	9,12	251
$D = 0$	49	319	66,7	4,1	8	0,424	215	21,3	2,59	211
	46	363	71,0	4,3	7	0,417			2,59	
$D = 9$	59	449	40,0	6,8	6	0,278	243	11,1	2,50	242
	50	522	42,0	9,6		0,271			2,55	

D = ∞	97	59	9,8	23,2	7	0,251	253	5,2	2,16	260
	49	319	13,8	29,7		0,194			2,16	
N = 24	52	438	91,4	5,8	4	0,432	224	24,3	2,97	226
N = 12	69	459	68,8	10,3	5	0,361	243	17,4	3,05	243
	71	294	54,3	12,9	6	0,386			3,22	
N = 4	82	253	37,8	11,3	4	0,335	253	13,0	3,18	251
	93	107	29,5	14,3	5	0,384			3,39	
N = 0, 6	-	-	-	>40	5		245	5,2	-	

Примечание: в некоторых случаях представлены различные наборы параметров углекислотной кривой CO₂-газообмена, описывающие один и тот же набор экспериментальных точек со сравнимой точностью. Близость значений инварианта кривой $-\sqrt{A_m/(k_1+k_2)}$ при значительном (в некоторых случаях) отличии этих наборов иллюстрирует вырожденный характер любого заранее выбранного способа описания биологических кривых (см. обсуждение в главе I и работе [Васильев, 1995в]. При расчетах теор. c_i взяты наборы параметров углекислотной кривой с лучшими δc_i .

¹ – для других значений c_i из исходной работы качество описания примерно такое же, поскольку выполнен критерий $(c_i - k_1)/(c_a - c_i) = \text{const}$.

² – дано значение, рассчитанное по рисунку 2 из цитируемой работы (в последующей работе со ссылкой на тех же авторов приведены несколько меньшие – на 1–5 мкл/л – значения c_i . Для полученных таким образом значений результат аналогичен).

³ – параметры кривой CO₂-газообмена относятся к температуре на 2 меньше указанной.

Другой пример выполнения соотношения (24) при действии такого комбинированного фактора, как одновременное изменение температуры T и Δw , представлен в таблице 10. Несмотря на обратный характер изменения c_i для вида *S. oleracea* по сравнению с предсказываемой зависимостью (24), о выполнении оптимизационного критерия и в этом случае свидетельствует меньшая величина δc_i по сравнению с наблюдаемым диапазоном изменения k_1 . Фактически для *S. oleracea* оптимизационный критерий предсказывает примерное постоянство c_i при значительном изменении k_1 .

Таблица 10.

Выполнение критерия оптимизации $q = \sqrt{\Delta w \frac{\partial A}{\partial c_i} \frac{c_i - k_1}{c_a - c_i}} = \text{const}$ при изменении температуры для

склерофильных видов *Arbutus unedo* и *Quercus suber*, а также мезофитного вида *Spinacea oleracea*. Расчет проведен по данным рисунков 1–3 работы [Weber et al., 1985].

T , °C	Δw , мбар	A , мкмол м ⁻² с ⁻¹	c_i , мкл/л	q	Теор. c_i , мкл/л	k_1	$\frac{\partial A}{\partial c_i}$
-------------	----------------------	---	------------------	-----	---------------------------	-------	-----------------------------------

A.unedo

25.2	23.3	5.67	165	0.81	166	63	0.056
28.0	28.8	5.54	162	0.72	162	71	0.061
31.1	35.8	5.40	168	0.79	162	81	0.061
34.0	44.2	4.25	168	0.73	167	91	0.054
37.1	54.6	2.84	181	0.72	181	108	0.039
39.6	63.4	1.89	194	0.62	200	128	0.026

Q.suber

25.2	22.8	6.96	139	0.60	144	60	0.091
28.1	33.1	6.49	157	0.80	146	72	0.079

31.2	38.0	3.99	159	0.63	160	85	0.056
33.5	45.0	2.57	167	0.58	173	97	0.040

S. oleracea

20.6	12.7	15.8	175	1.06	190	40	0.116
25.1	18.7	15.7	179	1.26	182	55	0.125
29.1	25.2	14.2	179	1.35	177	65	0.126
33.1	34.0	12.9	183	1.46	176	78	0.123
36.1	42.1	11.2	193	1.62	180	88	0.106

Данные в этой таблице интересны также тем, что зависимость $A(c_i)$ для указанных видов является линейной в исследованном диапазоне концентраций, т.е. отличается от вида (7), использованного во всех других случаях. Этот пример наряду с примерами в таблице 9 демонстрирует инвариантность предсказаний оптимизационной модели относительно конкретного вида представления исходных экспериментальных данных при выполнении для этих представлений установленных типовых свойств.

Отметим общее свойство всех полученных соотношений (14), (16), (19) — (20), (22) — (25). Выражение в левой части этих соотношений в каждом конкретном случае должно быть постоянно, т.е. формально является инвариантом устьичной регуляции. Однако реально с учетом наблюдаемых отклонений c_i величина в левой части в силу своей высокой чувствительности к значению c_i оказывается «не очень инвариантной» в том смысле, что относительно небольшое изменение c_i приводит к значительно большему изменению инварианта.

При обычном в естественных условиях значении c_i около 240 мкл/л (другие данные даны в подписи к таблице 3) уменьшению c_i на 20 мкл/л соответствует уменьшение левой части (7) почти в полтора раза. Из таблицы 3 видно, что уменьшение эффективности при этом меньше 2%. Если принять, что нормальным является уменьшение эффективности на несколько процентов по сравнению с ее максимально возможным значением, то даже значения инварианта, отличающиеся в 2 и более раза, в некоторых случаях следует рассматривать как близкие.

Гораздо более точно выполняются следующие из этих соотношений зависимости c_i от рассматриваемого фактора.

Для описания реакции растения на **долговременно действующие факторы** в оптимизационной модели устьичной регуляции нужно знать, как при действии рассматриваемого фактора изменяется соотношение затрат $Q_m/\alpha w$ — неопределенный параметр в зависимости (8). Разбирать подробно все случаи «с точки зрения закономерностей в изменении соотношения затрат $Q_m/\alpha w$ и параметров при действии факторов» — это предмет рассмотрения на следующих этапах оптимизационного анализа, т.е. анализ в направлении, описываемом в приложении D. Важно однако, что в силу (8) восприимчивость c_i к затратам мала, а зависимость затрат от факторов «при обычных типовых свойствах», в свою очередь, также низкая.

Поэтому после классификации кратковременных факторов устьичной регуляции обычное предсказание для долговременных факторов в большинстве вариантов, выделяемых по типу таблицы 5, — это почти неизменное c_i при изменении условий в весьма широком диапазоне. Количественный критерий ясен: для изменения c_i на 25 мкл/л нужно изменить соотношение затрат в 1.5 раза, что в соответствии с обычными типовыми свойствами требует, как минимум, многократного изменения величины действующего фактора. И действительно, при «долговременном» изменении температуры, интенсивности освещения и некоторых других факторов (но не внешней $[CO_2]$ — см. ниже), настолько значительных, что абсолютное значение скорости фотосинтеза изменяется на порядок и более «уменьшается в сравнении с условиями, которые можно определить как благоприятные» наблюдают предопределенность c_i — изменения величины c_i в весьма узком диапазоне. Значение c_i для C3-видов в естественных для них условиях изменяется в относительно узком диапазоне значений 220–260 мкл/л [Pearcy, Ehleringer, 1984]. В соответствии с условием (16) такой диапазон при естественной внешней концентрации CO_2 ($c_a = 350$ мкл/л) соответствует интервалу значений θ — 5–9 мбар^{1/2} при характерном

значении $\Delta w = 15$ мбар или же интервалу значений Δw 10–30 мбар при характерном значении $\theta = 7$ мбар^{1/2}.

Подробнее разнообразие ситуаций можно представить следующим образом.

Распространенной является ситуация, когда на незатратные величины и/или параметры, входящие в уравнение (8), фактор действует сильнее, чем на отношение затрат <т.е. параметры более восприимчивы, чем затраты>. Тогда ожидаемую реакцию будет предсказывать общее выражение (25) или соответствующие варианты его упрощения — (22) и т.д.

Например, при онтогенетических изменениях в примерно стационарном режиме воспроизводства или расширенного воспроизводства и постоянном водообеспечении естественно ожидать, что затраты αw и Q_m будут постоянными, как затраты для некоторой стандартной донорно-акцепторной единицы, включающей листья различного возраста. Тогда для отдельного листа в силу (8), будут выполнены все те же соотношения, что и в случае кратковременно действующего фактора. При изменениях в онтогенезе из параметров наиболее восприимчивой является величина A_m , поэтому можно ожидать, что будет приближенно выполнено соотношение (22). Пример выполнения соотношения (22) при онтогенетических изменениях в течение 40 дней в онтогенезе для одного листа *Glycine wightii* и *Calapogonium mucunoides*, а также при одновременном сравнении листьев разного возраста вида *Vigna luteola* представлен в таблице 7.

В других случаях интерпретация происходящего сложнее, чем постоянство αw и Q_m . Например, дефицит азота в почве <при прочих равных условиях> приведет к сравнимому увеличению как αw , так и Q_m . <В следующем приближении, можно учесть, что на транспорте воды дефицит сказывается слабее, т.к. относительно большая часть азота необходима для обеспечения фотосинтеза, в частности, карбоксилирования из-за низкой производительности РДФК. Но проявлению такого рода дискриминации мешает низкая чувствительность соотношения (8), т.к. изменения оказываются на грани невоспроизводимых изменений c_i .>

При этом входящие в (8) параметры изменятся значительно сильнее, чем отношение $Q_m/\alpha w$, поэтому можно ожидать, что будет выполнено выражение (25). Примеры выполнения соотношения (25) при выращивании для *P. vulgaris* в случае изменения режима азотного питания и светового режима представлены в нижней части таблицы 9. Последний случай — изменение светового режима <с точки зрения выполнения оптимизационного соотношения устьичной регуляции> следует интерпретировать как промежуточный по сложности между изменениями в онтогенезе и дефицитом азота. В этом случае нет оснований считать, что затраты αw и Q_m изменяются, но зато заведомо изменяются параметры углекислотной зависимости.

В п.6 гл. II показано также, что на параметры углекислотной зависимости будет влиять долговременное изменение **внешней концентрации CO_2 (c_a)**. Непосредственное влияние c_a на c_i при этом всегда более существенно. Поэтому эффект долговременного действия c_a на c_i , как и кратковременного, в основном будет описывать соотношение (14). Но и влияние за счет изменения параметров углекислотной зависимости также будет заметным.

Совсем другой реакции, в основном именно через изменение соотношения затрат, можно ожидать при долговременном действии водного дефицита. Воды, в отличие от азота, надо не на порядок меньше, чем CO_2 , а на два порядка больше. К тому же нужно обеспечить ее проток через растение. Поэтому в рамках обычной организации СЗ-растения проблему водного дефицита невозможно решить путем накопления и перераспределения. Например, при обычном режиме засухи в отсутствии дождей или полива, когда количество воды в почве падает почти до нуля <в пределах долгой засухи > затраты на транспорт воды формально могут возрасти до сколь угодно большой величины. Фактически наблюдение ожидаемой реакции в таком случае ограничивает гибель растения, когда становится невозможно простое воспроизводство. Еще не предельный с этой точки зрения водный дефицит с учетом ожидаемой перспективы длительного продолжения засухи может быть интерпретирован как увеличение затрат на порядки, в этом случае c_i может упасть вплоть до УКП. Развитие такого сценария демонстрирует Рис.7 к п.7.1.1 гл. II по данным [Brodrribb, 1996].

Наконец, следует сформулировать общий подход к описанию ожидаемой реакции при действии мало специфических факторов с точки зрения влияния на параметры углекислотной зависимости. В таком случае нарушение баланса затрат на транспорт воды и воспроизводство реакций фотосинтеза можно представить как изменение отношения $\alpha m/\alpha w$. При нарушении баланса в сторону ущерба для транспорта воды c_i уменьшается, а в противоположном случае увеличивается. <Отметим, что качественно такое же предсказание при описании устьичной регуляции будет давать любой другой оптимизационный критерий, основанный на таком разделении составных процессов при фотосинтезе, например, $F - Q = \max$ вместо используемого в рассматриваемой модели $F/Q = \max$.> Например, частичную дефолиацию или деризоидацию естественно интерпретировать как почти пропорциональное увеличение или уменьшение отношения $\alpha m/\alpha w$.

Приложение D.

Оценки характерных значений удельных затрат

Идентификация (реконструкция) всех описывающих рассматриваемую систему (целое растение) многочисленных параметров возможна только в результате многоэтапной процедуры последовательных приближений. Ключевым с точки зрения минимизации дальнейших усилий в процедуре последовательных приближений является выбор параметров для первого приближения. Поэтому приводимая ниже оценка удельных затрат представляет интерес не только как получение важных фактических данных, но и с методической точки зрения, поскольку позволяет понять мотивацию при выборе принимаемых решений.

1. Выбор стандартных условий

Удельные затраты (как затраты выделенного ресурса <углеводных субстратов> на получение единицы некоторого заданного результата) зависят от организации живой системы и внешних по отношению к живой системе условий. Если считать организацию живой системы заданной (что сделано при рассмотрении экономики растения), то остается зависимость удельных затрат от условий. Таким образом, на языке удельных затрат полное описание живой системы с заданной организацией дает описание зависимости удельных затрат каждого типа от условий. Промежуточный этап на пути к такому полному описанию — установление удельных затрат при некоторых заданных (стандартных) условиях. Для промежуточного описания в качестве таких стандартных условий естественно выбрать условия, которые можно определить как благоприятные, т.е. отсутствие каких-либо дефицитов и деструктивных воздействий (следствием того, что в этом случае не требуется дополнительная специальная адаптация, предположительно является минимальное число затратных составляющих) при температуре в диапазоне 20–30°C. Такие условия наиболее часто используют при выращивании растений и экспериментах с ними (характерные значения параметров при описании зависимости $A(c_i, I)$ в этом случае даны в п.6.3.2 гл. II).

В качестве стандартной температуры удобно принять середину этого диапазона $T = 25$ °C. Эта точка близка к точке экологического равновесия C3- и C4-видов (с учетом характерных для этой температуры условий водного дефицита в воздухе), а в ее окрестности во множестве случаев наблюдается температурное плато фотосинтеза, что позволяет не учитывать фактор влияния транспирации на фотосинтез через изменение температуры листа.

2. Подход к реконструкции удельных затрат в растении

Реконструкцию удельных затрат в растении имеет смысл начинать с реконструкции затрат в листе, поскольку в листе локализованы световые и темновые процессы фотосинтеза,

интеграцию которых описывают выведенные в гл. II и подтверждаемые многими данными оптимизационные соотношения (II.8) — (II.11), которые удобно здесь воспроизвести

$$J_m = I \frac{1 + \sqrt{\kappa r}}{1 + \sqrt{\kappa}/r} \quad (1)$$

$$v_m / J_m = \frac{1}{f(1 + \sqrt{\kappa r})} \frac{1 + \sqrt{\kappa^* r^* f}}{1 + \sqrt{\kappa^*}/(r^* f)} \quad (2)$$

$$\frac{\alpha_w}{\alpha_c} \frac{1,6\Delta w}{k_1 + k_{\text{рэфк}}} \left(\frac{c_i - k_1}{c_a - c_i}\right)^2 = 1 + \sqrt{\kappa^* r^* f(c_i)} \quad (3)$$

где $r = \frac{Q_0}{\alpha_J I}$, $r^* = \frac{\alpha_J}{\alpha_c} (1 + r + 2\sqrt{\kappa r})$, $f \equiv f(c_i) = \frac{c_i - k_1}{c_i + k_{\text{рэфк}}}$.

значения c_i и I относятся к режиму адаптации (выращивания), т.е.

это соответственно c_i , $v_{\text{выращ}}$ и $I_{\text{выращ}}$.

Ожидаемое разделение затратных процессов в листе описывают первые два из этих соотношений - (1) и (2). Последнее (третье из совокупности (1) — (3)) соотношение (3) описывает ожидаемое разделение затрат, которое потребуется на следующих этапах реконструкции удельных затрат в растении и важно тем, что оно дает независимую оценку практически ненаблюдаемой <, но необходимой для расчета баланса при воспроизводстве> величины α_w . На этапе разделения затрат в листе соотношением (3) воспользоваться не удастся, поскольку входящие в него затраты α_w локализованы, главным образом не в листе.

3. Вырождение отношения J_m/v_m

В соответствии с оптимизационным соотношением (2) восприимчивость отношения J_m/v_m к интенсивности освещения I , отношениям удельных затрат (α_J/α_c , Q_0/α_J и др.) и некоторым другим факторам <с учетом (3)> оказывается мала. В соответствии с оптимизационными соотношениями и как показывают экспериментальные наблюдения, на отношение J_m/v_m наиболее существенно можно повлиять, изменяя концентрацию CO_2 при выращивании, но и в этом случае эффект слабее линейного (гл. II, п.6.3.3).

Таким образом, имеет место вырождение <понятное в пределе абсолютно жесткой интеграции, когда экономической целесообразности отвечает выполнение равенства $vc = J = I$ >, в силу которого при многих воздействиях можно ожидать, что величины J_m и v_m будут изменяться почти точно пропорционально друг другу. И действительно по имеющимся данным в самых разных условиях отношение v_m/J_m обычно оказывается в пределах 2–3,5, хотя в некоторых случаях отклоняется от этого диапазона несколько более. Отметим, что при интеграции, описываемой соотношениями (A.3.20) — (A.3.21), наличие отклонений от выполнения оптимизационных соотношений вполне ожидаемо. При небольших отклонениях эффект от точного выполнения оптимизационных соотношений с точки зрения достигаемой результирующей эффективности незначителен. В частности, он заведомо меньше, чем в случае абсолютно жесткой интеграции (сравнение со случаем жесткой интеграции очень удобно, т.к. легко оценить эффект: например, при 10%-ном различии двух максимальных скоростей и при равенстве соответствующих этим скоростям удельных затрат уменьшение эффективности составляло бы 5%). В рассматриваемом случае интеграции световых и темновых реакций фотосинтеза наблюдается плато по эффективности (аналогичное описываемому в таблице 1 <Приложение С>), при котором отклонению значений от рассчитываемых по оптимизационным соотношениям порядка десятка процентов соответствует уменьшение эффективности порядка процента. Ввиду наличия плато по эффективности объясним довольно широкий диапазон наблюдаемых значений отношения J_m/v_m (примерно двукратные различия) при сходных условиях. <Ширину диапазона взаимозаменяемости J_m и v_m определяет значение фактора сопряжения. Задача: вывести выражение такой зависимости.> Иными словами, наличие именно таких отклонений является косвенным подтверждением правильности используемого описания, и напротив, отклонения, значительно выходящие за пределы плато по эффективности свидетельствовали бы о неэффективности используемого оптимизационного описания.

С учетом наблюдаемого диапазона вариаций отношения J_m/v_m характерное значение отношения соответствующих удельных затрат по имеющейся большой совокупности данных можно оценить как $\alpha_c/\alpha_J = 1$. Если бы отношение α_c/α_J значительно отличалось от единицы в любую сторону, то это означало бы значительное отклонение эффективности либо для данных, когда наблюдаются наибольшие значения отношения v_m/J_m , близкие к 4, либо наименьшие, составляющие менее 2.

<задача: проанализировать с этой точки зрения данные из приложения А п.3.5?>

Сделанная на основе выполнения оптимизационных соотношений оценка отношения α_c/α_J является ориентировочной, т.к. в силу вырождения, выражаемого оптимизационным соотношением (2), восприимчивость J_m/v_m к отношению α_c/α_J низка. Следовательно, в силу вырождения низка и точность расчета отношения α_c/α_J . Для определенности далее будем считать, что $\alpha_J = \alpha_c$. Такому соотношению удельных затрат отвечает выбор рабочей точки, при котором v_c , как правило, меньше J <характерное отличие можно определить как 10–20% см. далее>. При этом в функции затрат Q слагаемое $Q_c = \alpha_c v_m$ в два-три раза больше, чем $Q_J = \alpha_J J_m$.

Следовательно, с одной стороны, вырождение означает, что по имеющимся данным трудно разделить затраты Q_c и Q_J , а также точно установить значение отношения α_c/α_J .

Но с другой стороны, именно в силу вырождения точно знать отношение α_c/α_J часто и не требуется, поскольку во многие выражения затраты Q_c и Q_J входят в комбинации $Q_c + Q_J$, которая примерно пропорциональна выражению $\alpha_J + \alpha_c(v_m/J_m)_{\text{хар}}$, где $(v_m/J_m)_{\text{хар}}$ — характерное значение отношения v_m/J_m . По результатам оценки комбинации $\alpha_J + \alpha_c v_m/J_m$ значение α_c в сравнении с α_J оказывается более точно определенным (с учетом характерного значения отношения $v_m/J_m = 2,5\text{--}3$ при не столь существенном отличии α_c и α_J), поэтому проводимую оценку удельных затрат естественно рассматривать, прежде всего, как оценку α_c .

4. Оценка абсолютного значения удельных затрат α_c по данным при выращивании в условиях низкой интенсивности освещения

Затраты углеводных субстратов можно наблюдать непосредственно как выделение CO_2 (дыхание). Для листа как фотосинтезирующего органа возникает проблема измерения затрат на свету, при фотосинтезе измеряемый на свету газообмен представляет собой разность скоростей ассимиляции и дыхания, т.е. любая из этих величин недоступна для прямого газометрического измерения. Однако получены различного рода обоснования (газометрические, радиохимические и т.д.) того, что скорость дыхания на свету не отличается от темнового дыхания, наблюдаемого после обычной релаксации газообмена при выключении света. Поэтому для оценки абсолютных значений удельных затрат можно использовать данные по прямому измерению наблюдаемого темнового дыхания.

Другая проблема состоит в том, что наблюдаемые как темновое дыхание суммарные затраты включают не только сумму $Q_c + Q_J$. Зная сумму $Q_c + Q_J$ и определяя J_m и v_m как параметры в эмпирических зависимостях (А.3.20) — (А.3.21), можно вычислить α_c , воспользовавшись принятым предположением $\alpha_J = \alpha_c$. Однако суммарные затраты включают также и слагаемое Q_A , которое выпадает из оптимизационных соотношений при описании интеграции

световых и темновых процессов фотосинтеза, а поэтому для расчета этого слагаемого не могло быть получено оптимизационное соотношение.

Иными словами, проблема в том, измерения одной непосредственно наблюдаемой величины $Q_c + Q_J + Q_A$ недостаточно, чтобы рассчитать две входящие в нее составляющие $Q_c + Q_J$ и Q_A по отдельности.

Простейший прием, позволяющий исключить неопределенность значения затрат Q_A , — это провести расчет α_s для случая, когда затраты Q_A малы в сравнении с искомыми затратами — суммой $Q_c + Q_J$. Затраты Q_A (в соответствии с их интерпретацией как затрат, главным образом, на транспорт ассимилятов) заведомо малы в режиме, когда доля экспортируемых из листа ассимилятов мала в сравнении с общим их количеством, производимых листом, т.е. когда лист функционирует в режиме, близком к простому воспроизводству по получаемым и расходуемым им ассимилятам.

Наиболее пригодный вариант для расчета суммы $Q_c + Q_J$ дает простое воспроизводство листа в пределе низкой интенсивности освещения (в световом пределе фотосинтеза). Во многих других случаях также наблюдается простое воспроизводство ($k = 1$ по производимым и потребляемым листом ассимилятам) как следствие некоторого стресса или деструктивного воздействия. Однако в таких случаях вместо Q_A появляются дополнительные, требующие определения, составляющие затрат или необходимо какое-либо другое усложнение описания в связи с адаптацией к этому деструктивному воздействию или стрессу (п.6.4.4, Гл. II).

В некотором смысле подобная адаптация, предполагающая дополнительный вклад в затраты, происходит и в варианте простого воспроизводства при низкой интенсивности освещения I . Однако механизм адаптации в этом случае можно интерпретировать как адаптацию в основном за счет статических затрат. Происходит формирование более долговечного листа за счет большей механической прочности, более эффективной защиты от травоядных и т.п., т.е. за счет увеличения статических затрат q_0 происходит увеличение времени функциональной активности листа τ — см. п.5 ниже.

При адаптации за счет увеличения q_0 динамические затраты представляют собой сумму $Q_c + Q_J$. И тогда можно рассчитать абсолютное значение α_s . По данным из работы [Bjorkman et al., 1972a] для вида *Alocasia macrorhiza* <и аналогичных данных для *Cordyline rubra*> из экстремально затененного местообитания под пологом леса наблюдаемое дыхание $R_d = 0.1$ мкмоль м⁻² с⁻¹. Определяемые по эмпирическим зависимостям (А.3.20) — (А.3.21) значения максимальных скоростей в этом случае составляют $J_m = 6$ мкмоль м⁻² с⁻¹ и $v_m = 15,5$ мкмоль м⁻² с⁻¹.

Размерность приводимого значения R_d не отличается от размерности A , но для представления R_d как доли A нужно учесть, что R_d дает расходы в течение суток, тогда как фотосинтез происходит только в светлое время суток, т.е. для сведения баланса затрат нужно знать отношение интегральных значений за сутки $\int R_d / \int A$. Практически расчет удельных затрат из соотношения (2) при сведении баланса затрат затрудняет неполнота обычно имеющихся данных: в подавляющем числе работ приводят либо интегральные значения A и R_d без возможности идентифицировать J_m и v_m , либо наоборот, данные, по которым возможна идентификация J_m и v_m , но без суточной динамики A и R_d . Данные последнего типа можно использовать для представления всех затрат как доли A , если ввести коэффициент пересчета от $\int R_d / \int A$ к A / R_d с учетом характерных свойств кинетики A и R_d . Характерное значение этого коэффициента составляет около двух, в том числе во многих экспериментах при естественном освещении с характерным для теплого сезона соотношением длительностей светлого и темного периода суток, когда светлый период длиннее темного. Из-за слишком низкой интенсивности освещения раннее утро и поздний вечер (а также продолжительные периоды при дождливой погоде и облачности) в естественных условиях дают незначительный вклад в интегральный фотосинтез, т.е. эффективная длительность светового периода короче, чем длительность светлого времени, и близка к эффективной длительности темного периода. Для определенности в дальнейшем принято, что коэффициент пересчета от $\int R_d / \int A$ к A / R_d составляет ровно 2. В описываемом экс-

перименте с *A. macrorhiza* использование такого значения при пересчете обосновано приводимыми данными (есть как интегральные данные, так и зависимость $A(c_i, I)$).

В данном случае, принимая для сравнения с J_m и v_m в качестве динамических затрат удвоенную величину темнового дыхания, т.е. считая, что $Q_c + Q_J = 2R_d$, получим $\alpha c = 2R_d / (J_m + v_m) = 0,01$.

5. Разделение статических затрат

Для сведения полного баланса углеводных субстратов при воспроизводстве необходимо наряду с динамическими (текущими) затратами учесть также и статические (разовые) затраты — затраты на формирование всех функционирующих структур листа и растения.

Разовые затраты на формирование структур растения — это так называемые затраты роста. Хорошо известно, что затраты роста (в отличие от текущих затрат при функционировании сформированных структур — затрат поддержания) практически не зависят от типа формируемых структур и условий, в которых происходит формирование вновь создаваемых структур (рост). Абсолютную величину затрат почти однозначно предопределяет наблюдаемый прирост биомассы — сухого веса растения. Иными словами, удельные затраты на рост дает во всех случаях один и тот же коэффициент конверсии ассимилятов в биомассу. Этот коэффициент известен и составляет 0,7 (из единицы массы ассимилятов будет получено 0,7 единиц сухой массы активно функционирующих структур). Для пересчета в сухую массу из ассимилированной CO_2 нужно массу ассимилированной CO_2 дополнительно поделить на 1,6, чтобы учесть различие молекулярной массы, приходящейся на атом углерода в CO_2 и ассимилятах.

Значение коэффициента конверсии ассимилятов в биомассу не отличается у различных видов растений при самых разнообразных воздействиях — изменении длительности дня [McCree, 1977?], изменении интенсивности освещения [Irving, Silsbury, 1987], солевом стрессе [McCree et al., 19?], и т.д., а также различных способах измерения этого коэффициента [Irving, Silsbury, 1987].

Предопределенность удельных затрат роста биомассой (приростом сухого веса) вполне понятна в силу сходства химического состава различных клеточных структур (их качественной однородности) при том, что прямые затраты, требуемые для получения химических составляющих живой системы, определяет стехиометрия биохимических превращений. Влияние внешних факторов на стехиометрию биохимических превращений проявляется очень слабо, и такие затраты при получении наиболее распространенных химических составляющих различаются между собой не слишком сильно (в пределах двукратного различия, если сравнивать между собой получение углеводов, белков и липидов).

Таким образом, для растения в целом, любого его органа или выделенного фрагмента суммарные статические затраты, соответствующие всем слагаемым функции затрат, можно установить, измеряя сухой вес. Но по аналогии с динамическими затратами возникает задача разделения суммарных статических затрат между слагаемыми функции затрат. Иными словами, по аналогии с необходимостью представить газообмен в виде суммы динамических затрат, нужно представить сухой вес как сумму статических.

Наибольший интерес представляет разделение статических затрат, позволяющее определить входящую в оптимизационные соотношения величину Q_0 . С учетом интерпретации затрат Q_0 как преимущественно статических (по смыслу их определения в п.6.3.2.), важно выделить соответствующую этому слагаемому составляющую q_0 в сухом весе. Величина q_0 имеет смысл статических затрат на формирование структур листа, которые не участвуют в фотосинтезе непосредственно, но необходимы для его осуществления (формирование поверхности листа для защиты от нерегулируемого испарения и некоторые другие).

По аналогии с q_0 можно ввести удельные статические затраты, необходимые для достижения единицы производительности любого рода. В частности, заведомо существует минимальное выражение в сухом весе для статических затрат, обеспечивающих единицу фотосинтетической активности. Формально каждому слагаемому Q_i в функции затрат соответствует своя статическая составляющая q_i с той же <линейной> структурой. Фактически сухой вес DW имеет смысл функции затрат, если в качестве выделенного ресурса при воспроизводстве рас-

считать сухой вес вместо углеводных субстратов (выражение затрат в «экономике сухого веса» вместо углеводной экономики). Приближенная линейность функции затрат при таком выделении воспроизводимой составляющей следует в силу приближенной стехиометрии при воспроизводстве живой системы (гл. II, п.2.5). <Выбор углеводных субстратов в качестве выделенной воспроизводимой составляющей был обоснован лишь большей интенсивностью превращений по ней (в сравнении с интенсивностью превращений других составляющих), следовательно, большей чувствительностью углеводной экономики к влиянию различных факторов>.

Выделение q_0 из совокупности других статических составляющих — это поиск представления сухого веса DW в виде $DW = q_0 + q_\Sigma$, где q_Σ объединяет все остальные статические затраты — $q_\Sigma = q_c + q_J + q_A + \dots$. Выделение q_0 облегчается в силу того, что другие составляющие статических затрат изменяются при изменении условий сходным между собой и отличным от q_0 образом. А именно, в соответствии с оптимизационными соотношениями в широком диапазоне изменения условий (не слишком отличающихся от благоприятных, в частности не слишком низком значении I) текущая скорость фотосинтеза A , а также максимальные скорости J_m и v_m изменяются примерно пропорционально друг другу. Поэтому будут примерно пропорциональны статические затраты, соответствующие этим скоростям. Следовательно, q_Σ можно считать пропорциональной любой из перечисленных скоростей или их комбинации.

Затраты q_Σ удобно представить в виде

$$q_\Sigma = m_q a_m, \quad (4)$$

где m_q — коэффициент пропорциональности, аналогичный удельным затратам, а a_m — фотосинтез при световом насыщении. Значение a_m удастся установить по приводимым во многих работах данным, в некоторых случаях удастся непосредственно использовать приводимое значение a_m без дополнительной корректировки.

Диапазон применимости линейного выражения (4), по-видимому даже шире, чем область в которой пропорциональны между собой действующая скорость фотосинтеза A и максимальные скорости J_m и v_m . В силу интерпретации QA как стехиометрического расхода АТФ при загрузке и т.п. затрат, не требующих формирования структур со значительной <в сравнении с общей биомассой листа> массой будет предположительно мала составляющая q_A , которая в статических затратах соответствует затратам QA .

С учетом малости q_A для применимости линейного выражения (4) достаточно пропорциональности J_m и v_m — отмеченного более универсального вырождения, в силу которого пропорционально изменяются соответствующие им слагаемые (Q_c и Q_J , а также q_c и q_J). По этой причине величину q_Σ целесообразно представить как пропорциональную линейной комбинации максимальных скоростей J_m и v_m (в частности, такой комбинацией, по сути, является a_m), но не текущей скорости фотосинтеза A .

Для сравнения отметим, что в выражении для q_Σ гораздо менее приемлемо было бы вместо a_m использовать величину A_m , введенную при описании устьичной регуляции в соответствии с эмпирической зависимостью (С.7). Причина в том, что A_m введена для описания зависимости $A(c_i)$ вблизи рабочей точки, но за пределами рабочей области величина A_m лишь приближенно пропорциональна комбинации J_m и v_m , непосредственно определяющей затраты. Такое приближенное соответствие вполне приемлемо в оптимизационном соотношении устьичной регуляции с учетом низкой чувствительности c_i к факторам и значениям удельных затрат. Но при разделении затрат в гораздо более восприимчивом к максимальным скоростям J_m и v_m линейном соотношении требуется возможно более точная связь характеристики, используемой для описания общего масштаба световых и темновых реакций фотосинтеза, с максимальными скоростями. Такую связь даст a_m или любая другая характеристика зависимости $A(c_i, I)$, которая однозначно связанная <с учетом вырождения> с J_m и v_m (см. ниже), но только не A_m .

Таким образом, сухой вес листа /статические затраты удастся представить в весьма простом виде — как сумму двух слагаемых:

$$DW = q_0 + m_q a_m, \quad (5)$$

В соответствии с этим соотношением величину q_0 следует интерпретировать как остаток после вычитания из сухого веса составляющей, пропорциональной a_m . Приближенно линейную связь между DW и a_m действительно можно наблюдать, изменяя, например, интенсивность освещения при выращивании растений видов, для которых благоприятные условия являются нормальными условиями адаптации [Bjorkman et al., 1972b; Louwerse, Zweerde, 1977; и т.д.].

Характерные значения q_0 и m_q мало отличаются по данным таких работ и составляют: $q_0 = 50$ мг; $m_q = 10$ мг DW/ ед. a_m .

Линейная тенденция (5) проявляется при значительном разбросе данных единичных измерений. Это понятно в силу того, что разделение <является условным и> основано на предположении о точном выполнении оптимизационных соотношений, хотя одновременно показана допустимость значительных отклонений от их точного выполнения.

Полученная оценка q_0 соответствует варианту ориентации растения на развитие в благоприятных условиях <относится к ориентированным на развитие в благоприятных условиях видам растений>, когда лист минимально защищен от деструктивных факторов разного рода и активно функционирует относительно недолго. При нормальном для благоприятных условий интенсивном развитии растения сформированный лист будет затенен через непродолжительное время следующими, вновь развивающимися листьями.

При адаптации к неблагоприятным условиям заведомо необходимо сформировать более долговечный лист, поскольку его не удастся столь же быстро заменить новыми листьями. К тому же дополнительно требуется обеспечить защиту листа от факторов, в силу которых условия являются неблагоприятными для развития растений.

Как правило, адаптация к неблагоприятным условиям выражается в увеличении статических затрат q_0 . Например, в условиях водного дефицита формируется опушение, водоносная ткань и т.д. Для обеспечения большей долговечности возрастает механическая прочность листа. Как следствие, во многих вариантах адаптации к неблагоприятным факторам толщина листа значительно превосходит толщину, которая характерна для развития в благоприятных условиях.

С экономической точки зрения при адаптации к неблагоприятным условиям в q_0 появляются дополнительные составляющие. При этом с ростом q_0 не обязательно также возрастает значение Q_0 , наоборот, смысл изменения структуры затрат q_0 в том, чтобы уменьшить Q_0 . Иначе эффективность будет ниже, чем в варианте с кратковременно функционирующим листом (без изменения q_0).

В благоприятных условиях, принимая $\tau = 20$ дней, $q_0/\tau = 50$ мг DW /дм² /20 дней = 2,5 мг DW /дм² день =

$$= 2,5 \text{ мг DW } [---][----] [---][----]/\text{дм}^2 \text{ день} = 5 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2 \text{ день} =$$

$$= 5 \cdot 1000/44 \text{ мкмоль CO}_2 /\text{м}^2 \cdot 0,12 \text{ (ч/сутки дм}^2/\text{м}^2) \cdot 3600 \text{ (с/ч)} =$$

$$= 40/160 \text{ мкмоль CO}_2 /\text{м}^2 \text{ с} = 0,25 \text{ мкмоль CO}_2 /\text{м}^2 \text{ с}.$$

Характерное значение Q_0 с учетом динамической составляющей и укорачивания эффективного времени τ функциональной активности листа (из-за самозатенения листьев) следует оценить как

$$Q_0 = 0,5 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1} \text{ <ед. } A\text{>}.$$

Для сравнения в упомянутом выше примере адаптации к экстремально низким I с $A. macrorhiza$ по данным из работы [Bjorkman et al., 1972] следует исходить из того, что τ более года, поскольку наблюдаемый суточный прирост биомассы составлял всего 0,25% сух. веса в день (для сравнения прирост в благоприятных условиях на 2 порядка больше — 25%).

Таким образом, характерное время, требуемое для формирования нового листа при столь медленном приросте, составляет 400 суток, т.е. в 20 раз больше, чем для листа, функционирующего в благоприятных условиях. Такому различию сопутствует примерно 4-кратное увеличение q_0 (из сделанной выше оценки m_q следует, что q_0 дает основной вклад в наблюдаемое

значение сухого веса, которое для *A. macrorhiza* составляет 230 мг/дм²). Исходя из этого соотношения, величина

$$Q_0 = 0,1 \text{ мкмоль CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$$

(т.е. 5-тикратно меньше оценки, сделанной для Q_0 в благоприятных условиях).

6. Ожидаемые соотношения характеристик зависимости $A(c_i, I)$

Пользуясь оптимизационными соотношениями, можно установить ожидаемые соотношения значений фотосинтеза в характерных точках углекислотной и световой кривых.

Отметим, что при интерпретации экспериментальных данных необходимо учитывать, что в области физического насыщения обычно проявляется фото- или CO₂-ингибирование. Следовательно, интерпретируя экспериментальные данные на основе оптимизационных соотношений, в качестве насыщающих следует брать не измеряемые непосредственно значения газообмена при больших концентрациях CO₂ и высокой интенсивности освещения, а экстраполировать в насыщение данные из области, где выполняются эмпирические зависимости (А.3.20) — (А.3.21). Кроме того, величина A в эмпирических зависимостях имеет смысл истинной скорости фотосинтеза, т.е. отличается от скорости наблюдаемого CO₂-газообмена (скорости ассимиляции) также обозначаемой обычно через A на величину темнового дыхания. Иными словами, ниже предполагается, что в соответствии с выражением скорости фотосинтеза в эмпирических зависимостях в скорость A включена скорость темнового дыхания, и соответственно при использовании данных CO₂-газообмена следует отсчитывать ее значение не от нуля, а от величины темнового дыхания R_d .

В силу отмеченного выше вырождения (т.е. низкой восприимчивости отношений максимальных скоростей к факторам) расчет, выполненный при любом конкретном наборе значений параметров, будет представителен для широкой области изменения этих параметров. Типовые значения основных характеристик дает их расчет для любой заданной точки, принимаемой в этом случае за реперную. Результаты этого расчета затем можно либо непосредственно применительно к другим точкам в широкой области, либо использовать, внося при необходимости корректировки в этот расчет.

Расчет по формуле (1) наиболее прост, если значение фактора $r = 1$. В это случае также несколько упрощается использование соотношений (2) — (3). При $r = 1$ ожидаемое значение $J_m = I_{\text{выращ}}$ (в ед. A). Поэтому удобно выбрать реперную точку так, чтобы интенсивность освещения при выращивании $I_{\text{выращ}}$ для нее соответствовала значению $r = 1$. При сделанных оценках $\alpha c = 0,01$ и $Q_0 = 0,5$ мкмоль CO₂ м⁻² с⁻¹ значение $r = 1$ будет получено, если интенсивность освещения при выращивании $I_{\text{выращ}} = 50$ (в единицах A). В обычных единицах с учетом $I/A = 16\text{--}20$ (Гл. II, п.6.3.1; Приложение А, п.3.5) реперной точке соответствует интенсивность освещения при выращивании $I = 800\text{--}1000$ мкмоль квантов м⁻² с⁻¹.

Кроме того, в стандартных (т.е. благоприятных) условиях концентрация CO₂ в межклеточном пространстве листа ($c_i, \text{выращ}$), которую наблюдают при обычной концентрации CO₂ в воздухе, дает значение фактор f , близкое к 1/5.

Определяя реперную точку как точку, в которой $f = 1/5$ и $r = 1$, установим ожидаемые соотношения значений характерных точек зависимости $A(c_i, I)$ с учетом принятых здесь и в п.6.3.1. значений параметров и связей между ними.

Значению $r = 1$ соответствует значение $r^* = 3,0$. Из оптимизационного соотношения (2) получим, что $v_m/J_m = 2,95$ и $v_c = 2,95/5 J_m$.

В рабочем режиме (т.е. при $I = I_{\text{выращ}}$ и $f = 1/5$) $J = J_m/1,5$; $v_c/J = 1,5 \cdot 2,7/5 = 0,88$,

$$A \approx J_m/2$$

При световом насыщении $J = J_m$, $A = a_m \approx 3/5 J_m$.

При насыщении по углекислоте (при $I = I_{\text{выращ}}$) $A \approx J = J_m/1,5$. Симметричная точка углекислотной кривой (при $I = I_{\text{выращ}}$) близка к рабочей точке, поэтому в ней также $A \approx J_m/2$ (если в рабочей точке значение A несколько меньше, чем $J_m/2$, то в симметричной несколько больше, чем $J_m/2$).

При световом насыщении и насыщении по углекислоте (потенциальный фотосинтез) близко к J_m ($A = 19/20J_m$).

В силу вырождения отношения $\nu m/J_m$ и низкой чувствительности J_m к I следует ожидать, что полученные значения будут представительны для широкой окрестности реперной точки. Иными словами, если выращивание растений происходило при обычной $[CO_2]$ и не слишком низкой ν в сравнении с $I_{\text{выращ}}$ для реперной точки интенсивности освещения, то следует ожидать подобия зависимостей $A(c_i, I)$.

По данным многочисленных экспериментов действительно наблюдаем такое подобие как приближенную пропорциональность друг другу перечисленных характеристик зависимости $A(c_i, I)$ с рассчитанными выше значениями коэффициентов. В частности, для семейства углекислотных кривых ожидаемое значение отношения величины фотосинтеза в насыщении к величине фотосинтеза в рабочей точке (которой соответствует значение $f = 1/5$, т.е. при обычном диапазоне c_i 220–260 мкл/л) составляет приблизительно 1,3 или немногим больше, если не включать в A скорость темнового дыхания. Интенсивность освещения I , использованная при получении углекислотной кривой, на величину отношения почти не влияет, лишь бы только интенсивность не была слишком низкой в сравнении с $I_{\text{выращ}}$.

Можно ожидать и аналогичную связь насыщающего и рабочего значения фотосинтеза для световой кривой. Однако проверять выполнение этой связи значительно труднее, т.к. интенсивность освещения при выращивании значительно изменяется в течении дня (в отличии от концентрации CO_2) и величина $I_{\text{выращ}}$ в таких экспериментах определена гораздо хуже, чем CO_2 , выращ. Особенно сложна идентификация значения $I_{\text{выращ}}$ при выращивании растений под пологом леса. Для затененного местообитания под пологом леса характерна очень высокая неравномерность освещения, в частности, кратковременные вспышки интенсивности, которые на один-два порядка превышают основной фоновый уровень (и соответственно средние значения интенсивности освещения за день). Фотосинтез при вспышках дает значительный вклад в интегральный эффект фотосинтеза за день. Поэтому в качестве $I_{\text{выращ}}$ естественно брать именно значения интенсивности при вспышках. Аналогично и в общем случае при выращивании растений в условиях освещения, которое заметно изменяется на протяжении дня, в качестве $I_{\text{выращ}}$ следует брать значение интенсивности, которое выше среднедневного и приближается к максимальным значениям I .

В частности, из-за трудностей в определении того, что следует принять за значение $I_{\text{выращ}}$ для местообитания под пологом леса, данные для *A. macrorhiza* из работы [Bjorkman et al., 1972a] оказывается трудно использовать для непосредственной проверки оптимизационного соотношения (1). Эти данные, использованные выше для оценки затрат αc , подтверждают выполнение ожидаемой в силу (2) связи νm и J_m (при такой интенсивности освещения предсказываемое уравнением (2) значение $\nu m/J_m = 2,5$).

При сделанной выше оценке Q_0 для этого вида как $Q_0 = 0,1$ данные для *A. macrorhiza* соответствуют оптимизационному соотношению (1), если принять, что $I_{\text{выращ}}$ составляет 2,5 (ед. A) или 40 мкмоль квантов $m^{-2} s^{-1}$ при использованном для этих данных значении коэффициента пересчета $I/A = 16$. Значение $I = 2,5$ (ед. A) является предельным (причем весьма кратковременным) из значений интенсивности освещения, которые были зарегистрированы при наблюдениях в данной работе, и проявлялось на общем гораздо более низком фоне, который был на порядок ниже этого значения. Хотя возможно, что действительно максимальные значения были еще больше этого значения, но не были зафиксированы в силу инерционности аппаратуры.

7. Оценка затрат, пропорциональных действующей скорости фотосинтеза, и обсуждение более полного баланса затрат

Оценка абсолютного значения удельных затрат αc была получена в предположении, что адаптацию к экстремально низкой интенсивности освещения <при выращивании> выражает увеличение затрат Q_0 . Адаптация выражается в появлении дополнительных составляющих в затратах Q_0 без какого-либо существенного изменения удельных затрат αc и αJ (определяе-

мых из измерений текущего темнового дыхания как удельные динамические характеристики затрат Q_c и Q_j).

Для подтверждения справедливости этого предположения нужно сопоставить полученную оценку α_c с темновым дыханием, наблюдаемым при выращивании растений при не столь низкой интенсивности освещения (когда интенсивность освещения имеет тот же порядок величины, что и наблюдаемая на полном солнечном свете в естественных условиях). Удобно провести такое сопоставление с данными для реперной точки, определенной в п.6. Сопоставление с данными для реперной точки упрощает расчеты и при этом реперная точка вполне представительна как вариант выращивания, противоположный выращиванию при экстремально низких интенсивностях освещения под пологом тропического леса.

В соответствии с расчетом для реперной точки (см. выше) ожидаемая скорость получения ассимилятов в рабочей точке $A \approx 1/2 J_m$, а при световом насыщении $am = 3/5 \cdot J_m$. При этом затраты $Q_c + Q_j = (J_m + v_m)\alpha_c = 4J_m 0,01$. Обусловленное этими затратами темновое дыхание <как $(Q_c + Q_j)/2$, см. обсуждение выше в п.4> составит 3,3% от am или 4% от фотосинтеза в рабочей точке.

Такая величина отношения R_d/A (или R_d/am) не превосходит наблюдаемого значения темнового дыхания, характерное значение которого примерно в 2 раза больше указанной величины [Givnish, 1986], причем примерно двукратное отличие можно объяснить дополнительным вкладом слагаемого QA . Уже предположительно заниженная [Гамалей, 1990, с.80] оценка затрат на флоэмный транспорт (только прямые затраты из расчета: одна молекула АТФ на молекулу транспортируемого углеводного соединения) составляют 1,5–3%. Для перевода в единицы R_d <с учетом принятого выше правила пересчета из единиц Q в единицы R_d > эту величину нужно уменьшить вдвое.

<Кроме затрат на флоэмный транспорт можно ожидать значительный вклад в слагаемое QA другого рода, прежде всего, как составляющую в затратах на амортизацию износа ферментов при осуществлении световых и темновых реакций фотосинтеза. Износ ферментов, сопровождающий их работу, имеет смысл известного эффекта утомления катализатора. Износ примерно пропорционален интенсивности использования ферментов, т.е. скорости фотосинтеза A . Аналогичные затраты в поддерживающих процессах более низкого уровня пропорциональные масштабам этих процессов J_m и v_m учитывают слагаемые Q_j и Q_c в функции затрат. Предположение о том, что пропорциональная A составляющая в затратах из-за износа значительна, объясняет сложную регуляцию всех основных ферментов фотосинтеза. Эту регуляцию можно интерпретировать как направленную на прекращение работы ферментов в темноте, когда фотосинтез невозможен, но вполне могли бы происходить обратимые превращения на отдельных этапах. В противном случае, если бы фактор износа ферментов не был существенным, то наблюдаемое значительное уменьшение активности ферментов не было бы необходимым, и для этого не требовалась бы специальная регуляция.

Для сведения баланса по темновому дыханию <и учетом минимальной оценки затрат на флоэмный транспорт> удельные затраты α_A не могут заметно выходить за пределы диапазона 0,05–0,08.

Определенность в оценке затрат на флоэмный транспорт в дальнейшем не потребуется. Здесь было важно обсудить возможные подходы к такой оценке. Такое обсуждение дает дополнительные основания для вывода о том, что экстраполяция оценки α_c , сделанной при выращивании на низкой интенсивности освещения, на случай выращивания в условиях высокой интенсивности освещения, не вызывает видимых противоречий.

При необходимости возможно и более точное установление значения удельных затрат α_A , в частности, на основе данных по кинетике начального участка роста. Такие данные дают независимый контроль к оценке затрат по газообмену. В силу того, что рост на экспоненциальном участке чувствителен к затратам, данные по кинетике роста могут быть использованы как для уточнения баланса основных затрат (включающих наряду с Q_j и Q_c также и Q_A), так и для установления спектра минорных затрат с другой зависимостью от скоростей, чем перечисленные.

Теоретически даже в благоприятных условиях вполне можно представить себе затраты с другой зависимостью от максимальных скоростей, чем любое из слагаемых Q_c , Q_J или Q_A . Например, таковыми будут затраты в связи с фотодеструкцией, если рассматривать ее как процесс, происходящий при любой интенсивности освещения, и интерпретировать фотодеструкцию как элементарное превращение с кинетикой второго порядка, включающее множитель, пропорциональный I . В качестве минорных затрат можно наблюдать также затраты на репарацию в связи со слабо действующими стресс-факторами разного рода. Наличие такого более сложного спектра затрат является одним из возможных объяснений наблюдаемого значительного разброса при установлении коэффициента пропорциональности между am и Rd . Такой разброс, в частности, демонстрируют данные в цитируемой выше работе [Givnish, 1986].

8. Оценка затрат на транспорт воды

Пользуясь оптимизационным соотношением (3), можно оценить характерное значение величин α_w и QE в различных случаях. Естественно, что с учетом вклада затрат QE баланс затрат для растения будет менее позитивен, чем баланс по углеводным субстратам для листа (даже если включать в этот баланс не только текущие динамические затраты, но и воспроизводство статических затрат). Соответственно и коэффициент воспроизводства для растения будет всегда меньше, чем рассчитываемое для листа значение коэффициента воспроизводства по балансу получения и расхода листом ассимилятов. При действии факторов, означающих увеличение α_w (водный дефицит, засоление), результирующий баланс для растения может оказаться отрицательным с учетом всех затрат, хотя для листа баланс по ассимилятам будет существенно положительным, и по наблюдениям газообмена будет зарегистрировано значительное превышение дневного брутто-фотосинтеза листа в сравнении с ночным дыханием.

Правая часть соотношения (3) почти не зависит от условий, в реперной точке ($r = 1$, $r^* = 3$) при характерном для благоприятных условий значении $f = 1/5$ составляет

$$\frac{\alpha_w}{\alpha_c} \frac{1,6\Delta w}{k_1 + k_{\text{пдфк}}} \frac{(c_i - k_1)^2}{c_a - c_i} = 1 + \sqrt{\kappa^* r^* f(c_i)} \approx 1,25$$

Подставляя в левую часть другие характерные для благоприятных условий значения параметров, получим характерное для этих условий значение удельных затрат $\alpha_w = 0,01$ ас.

Полезно получить также выражение для отношения

$$\begin{aligned} \frac{QE}{A} &= \frac{\alpha_w E}{A} = \alpha_w \frac{1,6\Delta w}{c_a - c_i} = \\ &= [1 + \sqrt{\kappa^* r^* f(c_i)}] \frac{c_a - c_i}{(c_i - k_1)^2} (k_1 + k_{\text{пдфк}}) \alpha_c \end{aligned} \quad (6)$$

В благоприятных условиях для рабочего режима (или для симметричной точки углекислотной кривой) отношение $QE/A = 2,5$ ас, а доля затрат QE в сравнении с суммой $Q_c + Q_J + QE$ составляет около 25%.

При водном дефиците и засолении наблюдают падение c_i , т.е. качественно реакция соответствует ожидаемому возрастанию отношения QE/A .

Было бы весьма важно убедиться в том, что и количественное соответствие наблюдаемой реакции оптимизационному соотношению (3) также имеет место. Для проверки наличия соответствия более других подходит вариант водного дефицита, при котором увеличивают Δw выращ. В этом случае нет оснований считать, что будет изменяться значение α_w . Следовательно, интерпретация данных в этом случае наиболее однозначна, хотя в общем случае интерпретация данных при водном дефиците сопряжена с большими трудностями (Гл. II, п.7.1.1).

В силу постоянства α_w отношение QE/A , рассчитываемое по значению c_i в рабочей точке, должно возрастать примерно пропорционально Δw выращ. Данные работы [Ball, Farquhar, 1984ab] для *Avicennia marina* подтверждают ожидаемую тенденцию. Вычисляемая доля QE действительно возрастает примерно пропорционально значению Δw выращ. При значениях

Δw выращ = 6, 12 и 24 мбар наблюдали соответственно $c_i = 175, 145$ и 110 мкл/л, а рассчитываемая доля QE составляет 11, 20 и менее 60%. Причем в последнем случае, когда Δw выращ = 24 мбар, особенно велика чувствительность к точности измерений и значению k_1 в эмпирических зависимостях известному неточно. В частности, при $k_1 = 20$ мкл/л <вместо использованного значения $k_1 = 30$ мкл/л, которое было приближенно вычислено по имеющимся данным> доля QE/A уже менее 50% при почти неизменных значениях этой величины в первых двух случаях с Δw выращ = 6 и 12 мбар.

Важно получить и еще одно важное количественное соответствие при усугублении водного стресса, вплоть до критического значения водного дефицита, при котором текущий баланс по затратам еще сходится, но в долговременном аспекте при сохранении тех же условий воспроизводство становится невозможно. Качественно развитие водного дефицита можно представить как доминирование доли QE в затратах и ее приближение к A .

Интерпретация данных и в этом случае сопряжена с трудностями в силу того, что с приближением к критическому значению водного дефицита изменяются значения удельных затрат αc и других параметров, которые фигурируют в уравнении (6). Поэтому тем более интересны данные работы [Brodrigg, 1996], анализ которых по косвенным основаниям дает основания считать, что удельные затраты αc и <некоторые другие влияющее на оценку значения параметров> для вида *Podocarpus lawrencii* не изменяются (см. гл. II, п.7.1.1). Минимальное функциональное c_i , зарегистрированное в этой работе при усугублении водного дефицита, соответствует критическому режиму, для которого Q близко к A . При минимальном функциональном c_i оценка QE по формуле (6) <с обычным $\alpha c = 0,01$ > действительно дает отношение QE/A около единицы.

Полученные количественные соответствия в любом случае ценны, т.к. нет какого-либо другого практически реализуемого способа оценки затрат на транспорт воды (даже такого приблизительного, как предел жесткой интеграции для световых и темновых реакций фотосинтеза, позволяющий получить оценку Qc/QJ из $J = vc$).

9. Баланс затрат в точке экологического равновесия

С₃- и С₄-видов

Исходя из полученных оценок удельных затрат можно составить баланс затрат для С₃- и С₄-видов в условиях равенства их экологических возможностей. При имеющихся данных невозможно абсолютно точно определить, при каких именно условиях достигается такое равновесие. Факторы, которые определяют положение равновесия, весьма многочисленны, и при традиционном подходе учесть их все оказывается весьма затруднительно. Для определенности будем считать, что равновесие (как равенство коэффициентов воспроизводства для С₃- и С₄-видов) достигается в условиях, совпадающих с реперной точкой для С₃-видов.

Экономическую целесообразность при С₄-фотосинтезе выражают те же оптимизационные соотношения (1) — (2), что и при С₃-фотосинтезе, с той разницей, что вместо концентрации CO₂ в межклеточном пространстве листа (c_i) в оптимизационные соотношения следует подставлять концентрацию CO₂ в местах карбоксилирования (c_c) — см. гл. II, п.6.4.1.

В рассматриваемых благоприятных условиях (в частности, при обычной внешней концентрации CO₂) считают, что последняя близка к насыщающему значению, т.е. фактор f для С₄-видов близок к единице.

Другое отличие С₄-фотосинтеза от С₃- в том, что при С₄-фотосинтезе увеличиваются прямые энергетические затраты из-за дополнительных энергетических затрат в С₄-цикле. Прямые затраты, обеспечиваемые световыми реакциями фотосинтеза, возрастают примерно на треть [Эдвардс, Уокер, 198?, с.?). В соответствии с таким изменением следует изменить значение параметров при описании световых реакций фотосинтеза. Уменьшение на треть прямых затрат означает, что на столько же возрастает значение коэффициента пересчета III/A . При неизменной эффективности электронного транспорта это эквивалентно увеличению на треть удельных затрат αJ .

Кроме того, С4-фотосинтез сопровождается дополнительной составляющей в затратах Q_0 , отражающая необходимость формирования малопроницаемых для CO_2 стенок между клетками мезофилла и клетками обкладки сосудистых пучков (для устранения утечки CO_2 из мест карбоксилирования). Примем, что результирующее Q_0 для С4-видов превосходит таковое для С3-видов в полтора раза. Такой выбор примерно соответствует наблюдаемым данным, см. например, данные в уже цитированной выше работе [Louwerse, Zweerde, 1977]. Точное значение дополнительных статических затрат при CO_2 -концентрировании установить сложно с учетом ориентировочного характера оценок при разделении статических затрат.

Данная интерпретация означает, что в сравнении с С3-видами при тех же внешних условиях τ и той же жизненной стратегии, т.е. том же значении τ для описания С4-видов следует использовать другие значения параметров в оптимизационных соотношениях (1) — (3). Фактор r для С4-видов возрастает в 1,5 раза, поскольку в полтора раза увеличивается Q_0 , а произведение αJ не изменяется. Отметим, что изменение величин αJ и I по отдельности вызвано необходимостью пересчета к единицам A , в единицах I обе эти величины не изменяются. Поэтому при таком пересчете уменьшение на треть эффективного значения I компенсирует обратное увеличение αJ .

Фактор f для С4-видов в сравнении с С3-видами увеличивается 5-кратно. Такое изменение фактора f означает существенное уменьшение экономической значимости карбоксилирования (формально эквивалентно 5-кратному уменьшению удельных затрат на карбоксилирование в сравнении с удельными затратами αJ). И обратно, экономическая значимость электронного транспорта значительно возрастает.

Изменение экономической значимости находит свое выражение в том, что если при С3-фотосинтезе отношение скоростей vc/J <в реперной точке> составляет 0,88, то при С4-фотосинтезе в тех же внешних условиях это отношение <при $f=1$, $r=1,5$ и $I=50/1,3$ > составит 1,48. Такое различие отношения скоростей vc/J выражает тот факт, что для С3-видов в рабочей точке лимитирует карбоксилирование, а для С4-видов при тех же условиях лимитирует электронный транспорт. С увеличением температуры различие увеличивается еще более, поскольку с ростом температуры при С3-фотосинтезе значение фактора f быстро уменьшается (Гл. II, п.6.4.2).

С учетом описываемого уравнением (1) выбора значения J_m и в силу указанного различия значений отношения vc/J значения фотосинтеза С3- и С4-видов в рабочей точке будут мало отличаться ($A \approx J_m/2$). Несколько меньше значение J_m для С4-видов в сравнении с С3-видами при выращивании в тех же условиях компенсирует большее значение vc .

Для равенства коэффициентов воспроизводства С3- и С4-видов в условиях, когда мало отличаются значения фотосинтеза в рабочей точке, необходимо, чтобы были примерно равны значения затрат. Функция затрат для С4-видов включает дополнительное слагаемое $Q_{C4} = \alpha C_4 v m C_4$ в сравнении с функцией затрат для С3-видов $Q = Q_c + Q_J + Q_E + Q_A$.

Слагаемые $Q_A = \alpha A A$ не отличаются у С3- и С4-видов, т.к. не отличаются действующие значения фотосинтеза и удельные затраты αA . Характерная доля затрат Q_E для С3-видов в благоприятных условиях известна (п.8), для С4-видов эти затраты будут примерно вдвое меньше. В основном сравнение баланса затрат у С3- и С4-видов дает отличие сумм $Q_c + Q_J$, причем наибольший вклад дает первое слагаемое. Это отличие составляет $1,73 J_m \alpha c$

Для оценки затрат на CO_2 -концентрирование при С4-фотосинтезе опишем сопряжение С4-цикла с С3-карбоксилированием в приближении жесткой интеграции. В этом приближении максимальная скорость С4-цикла $v m C_4$ не отличается от действующей скорости $v C_4$ и скорости карбоксилирования С4-видов $vc \approx v m$, т.е. $v m C_4 \approx v C_4 \approx v m$.

Для достижения равенства коэффициентов воспроизводства с учетом значения отношения $v m / J_m = 0,92$ для С4-видов следует принять, что величина αC_4 составляет 2–2,5 αc .

Сделанная оценка удельных затрат на CO_2 -концентрирование почти не зависит от выбора интенсивности освещения в рабочем режиме. Низка также восприимчивость оценки к изменению значения c_1 . В этом смысле выбор именно реперной точки для расчета существенно

го значения не имеет, хотя и облегчает этот расчет. Более существенно может повлиять на него ошибка в определении отношения удельных затрат α_J .

Оценка затрат QC_4 получена в приближении абсолютно жесткой интеграции. Учет отклонения от абсолютной жесткости при интеграции C4-цикла с C3-карбоксилированием аналогичен описанию интеграции световых и темновых реакций фотосинтеза. Подробное описание интеграции при C4-фотосинтезе не дает ничего нового с методической точки зрения и здесь не рассматривается. Учет отклонения от абсолютной жесткости при интеграции C4-цикла с C3-карбоксилированием означает, что полученная величина QC_4 будет несколько уменьшена с учетом отличия v_c от v_m . Кроме того, будет получено меньшее значение удельных затрат α_{C4} на обеспечение единицы максимальной скорости C4-цикла. Это следует как из-за отличия $v_m C_4$ от v_{C4} , так и в силу $v_{C4} < v_c$ (последнее неравенство учитывает неизбежность утечек CO₂ при CO₂-концентрировании). Тем самым значение удельных затрат α_J приблизится к значению удельных затрат α_c на обеспечение единицы максимальной скорости карбоксилирования.

Равенство действующих значений фотосинтеза C3- и C4-видов в условиях равенства их экологических возможностей достигается при различном отношении скоростей v_c/J . Поэтому при отклонении от рабочего режима скорости фотосинтеза C3- и C4-видов будут различаться. В частности, будут различаться световые кривые C3- и C4-видов. Различие будет выражать не только меньший угол наклона световых кривых для C4-видов (что является следствием механизма C4-фотосинтеза, при котором больше прямые затраты), но и ненасыщенность световых кривых C4-видов при той же интенсивности освещения, при которой у C3-видов насыщение уже явно выражено. Иными словами, для C4-видов насыщающее значение фотосинтеза будет наблюдаться при гораздо более высокой интенсивности освещения.

Например, при выращивании C3-видов в условиях, которые соответствуют реперной точке, световая кривая близка к насыщению при интенсивности освещения полного солнечного света ($I = 2000$ мкмоль квантов м⁻² с⁻¹, чему соответствует 100–120 ед. А). Двукратное увеличение интенсивности освещения в сравнении с рабочим режимом дает для них увеличение фотосинтеза на 10%. Для C4-видов, выращенных в тех же условиях, кривые при такой интенсивности далеки от насыщения. Для них прирост фотосинтеза при таком же увеличении интенсивности освещения в 2 раза больше.

Это различие будет увеличиваться с увеличением температуры выращивания или увеличением температуры при измерениях. Значительное отличие потенциальных возможностей C3- и C4-видов демонстрируют, например, данные [Byrd et al., 1992]. Однако само по себе превосходство потенциальных возможностей в некотором отношении еще не означает экологического преимущества. Решающее значение имеют не более высокие потенциальные возможности фотосинтеза и не значение фотосинтеза в рабочем режиме, а результирующая эффективность воспроизводства, выражаемая значением коэффициента воспроизводства.

Если выращивать растения в условиях экологического равновесия, то при световом насыщении фотосинтез C4-видов будет превосходить фотосинтез C3-видов, а при насыщении по CO₂ наоборот, фотосинтез C3-видов будет превосходить фотосинтез C4-видов. Это различие следует не только из различия механизмов C3- и C4-фотосинтеза, но также и из экономической целесообразности, выражаемой выбором действующего отношения скоростей v_c/J .

Цитируемая литература

- . Березин, Варфоломеев. Биокинетика. — М.: Наука, 1979. — 312 с.
- . Берри Дж.А., Даунтон Д.С. Зависимость фотосинтеза от факторов окружающей среды // Фотосинтез / Под ред. Говинджи — М.: Мир, 1987. — Т. 2 — С. 273–364.
- . Васильев А.А. Общие методы описания биологических объектов: Учеб. пособие. — М.: МФТИ, 1992. — 142 с.
- . Васильев А.А. Экономическая модель растения. Общий подход // Физиология растений. — 1995а. — Т. 42. — № 1. — С. 45–51.

- . Васильев А.А. Оптимизационная модель устьичной регуляции у С3-растений. 1. Описание модели // Физиология растений. — 1995б. — Т. 42. — № 1. — С. 52–60.
- . Васильев А.А. Оптимизационная модель устьичной регуляции у С3-растений. 2. Реакция устьиц на изменение внешней концентрации CO₂ // Физиология растений. — 1995в. — Т. 42. — № 2. — С. 206–217.
- . Васильев А.А. Оптимизационная модель устьичной регуляции у С3-растений. 3. Реакция устьиц на дефицит паров воды // Физиология растений. — 1995г. — Т. 42. — № 3. — С. 582–597.
- . Васильев А.А. Оптимизационная модель устьичной регуляции у С3-растений. 4. Реакция устьиц на изменение концентрации O₂ // Физиология растений. — 1995д. — Т. 42. — № 3. — С. 598–602.
- . Гамалей Ю.В. Флэзма листа. — Л.: Наука, 1990.
- . Кундт В., Робник М. Водные помпы в корнях растений // Физиология растений. — 1998. — Т. 45. — № 2. — С. 308–316.
- . Левонтин Р. Генетические основы эволюции. — М.: Мир, 1978.
- . Ленинджер А. Основы биохимии (в 3 т). — М.: Мир, 1985.
- . Люттге У., Хигинботам Н. Передвижение веществ в растениях. — М.: Колос, 1984
- . Мокронос А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. — М.: Наука, 1981.
- . Мушкамбаров Н.Н. Метаболизм: структурно-химический и термодинамический анализ (в 3 т). — М.: Химия, 1988.
- . Нобел П. Физиология растительной клетки (физико-химический подход). — М.: Мир, 1973. — 288 с.
- . Обручева Н.В. Антипова О.В. Физиология инициации прорастания семян // Физиология растений, 1997. — Т. 44. — № 2. — С. 287–302.
- . Райдер К., Тейлор К. Изоферменты. — М.: Мир, 1983.
- . Симионеску К., Денеш Ф. Происхождение жизни. Химические теории. — М.: Мир, 1986.
- . Страйер Л. Биохимия (в 3-х т.). — М.: Мир, 1984.
- . Стратонович Р.Л. Нелинейная неравновесная термодинамика, М.: Наука, 1985.
- . Торнли Дж. Г.М. Математические модели в физиологии растений. — Киев: Наукова думка, 1982.
- . Харборн Дж. Введение в экологическую биохимию. — М.: Мир, 1985 — 312 с.
- . Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных: приспособление и среда (кн.1–2). — М.: Мир, 1982 — 800 с.
- . Шредингер Э. Что такое жизнь с точки зрения физики. — М.: Атомиздат, 1972
- . Эдвардс Дж., Уокер Д. Фотосинтез С3- и С4-растений: механизмы и регуляция. — М.: Мир, 1986.
- . Эмануэль Н.М., Кнорре Д.Г. Курс химической кинетики. — М.: Высшая школа, 1974.
- . Agata W., Kawamitsu Y., Nakoyama S., Shima Y. A system for measuring leaf gas exchange based on regulating vapour pressure difference // Photosynth. Res. — 1986. — V. 9. — N. 3. — P. 345–357.
- . Ball M.C., Cowan I.R., Farquhar G.D. Maintenance of leaf temperature and the optimization of carbon gain in relation to water loss in a tropical mangrove forest // Aust.J. Plant Physiol. — 1988. — V. 15. — N. 1–2. — P. 263–276.
- . Ball M.C., Critchley C. Photosynthetic responses to irradiance by the grey mangrove, *Avicennia marina*, grown under different light regimes // Plant Physiol. — 1982. — V. 70. — N. 4. — P. 1101–1106.
- . Ball M.C., Farquhar G.D. Photosynthetic and stomatal responses of two mangrove species, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina* to long term salinity and humidity conditions // Plant Physiol. — 1984. — V. 74. — N. 1. — P. 1–6.

- . Ball M.C., Farquhar G.D. Photosynthetic and stomatal responses of the grey mangrove *Avicennia marina* to transient salinity conditions // Plant Physiol. — 1984b. — V. 74. — N. 1. — P. 7–11.
- . Bjorkman O., Ludlow M.M., Morrow P.A. Photosynthetic performance of two rainforest species in their native habitat and analysis of their gas exchange // Carnegie Inst. Wash. Year Book. — 1972a. — V. 71. — P. 94–102.
- . Bjorkman O., Boardman N.K., Anderson J.M., Thorne S.W., Goodchild D.J., Poliotis N.A. Effect of light intensity during growth of *Atriplex patula* on the capacity of photosynthetic reactions, chloroplast components and structure // Carnegie Inst. Wash. Year Book. — 1972b. — V. 71. — P. 115–135.
- . Brodribb T. Dynamics of changing intercellular CO₂ concentration (*c_i*) during drought and determination of minimum functional *c_i* // Plant Physiol. — 1996. — V. 111. — N. . — P. 179–185.
- . Bukhov N.G., Bondar V.V., Drozdova I.S., Kara A.N., Kotov A.A., Maevskaya S.N., Vasil'ev A.A., Voevodskaya S.Yu., Voronin P.Yu., Mokronosov A.T. Development of storage roots in radish (*Raphanus sativus*) plants as affected by light quality // J.Plant Physiol. — 1996. — V. 149. — N. . — P. 405–412.
- ? . Bunce J.A. 1982
- . Byrd G.T., Sage R.F., Brown R.H. A comparison of dark respiration between C₃ and C₄ plants // Plant Physiol. — 1992. — V. 100. — N. . — P. 191–198.
- . Caemmerer S.von, Farquhar G.D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves // Planta. — 1981. — V. 153. — N. 4. — P. 376–387.
- . Campbell W.J., Allen L.H., Bowes G. Response of soybean canopy photosynthesis to CO₂ concentration, light and temperature // J. Exp. Bot. — 1990. — V. 41. — N. 225. — P. 427–433.
- . Čatský J., Ticha I., Solarova J. Ontogenetic changes in the internal limitations to bean-leaf photosynthesis 1. Carbon dioxide exchange and conductances for carbon dioxide transfer // Photosynthetica. — 1976. — V. 10. — N. 4. — P. 394–402.
- . Downes R.W. Effect of light intensity and leaf temperature on photosynthesis and transpiration in wheat and sorghum // Aust.J.Biol.Sci. — 1970. — V. 23. — N. 4. — P. 775–779.
- . Dubbe et al., 1978
- . Evans J.R. The relationships between electron transport components and photosynthetic capacity in pea leaves grown at different irradiances // Aust.J.Plant Physiol. — 1987. — V. 14. — N. 2. — P. 157–170.
- . Ewers F.W., Fisher J.B., Chiu S.T. Water transport in the liana *Bauhinia fassoglensis* (Fabaceae) // Plant Physiol. — 1989. — V. 91. — N. 4. — P. 1625–1631.
- . Farquhar G.D., von Caemmerer S., Berry J.A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species // Planta. — 1980. — V. 149. — N. 1. — P. 78–90.
- . Farquhar G.D. Models of integrated photosynthesis of cells and leaves // Phil. Trans. R. Soc. Lond. — 1989. — V. B323. — P. 357–367.
- . Farquhar G.D., Wong S.C. An empirical model of stomatal conductance // Aust.J.Plant Physiol. — 1984. — V. 11. — N. . — P. 191–210.
- . Gauhl E., Bjorkman O. Simultaneous measurements on the effect of oxygen concentration on water vapor and carbon dioxide exchange in leaves // Planta. — 1969. — V. 88. — N. 2. — P. 187–191.
- . Givnish T.J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective // Aust.J.Plant Physiol. — 1988. — V. 15. — N. 1,2. — P. 63–92.
- . Hall A.E., Kaufmann M.R. Stomatal response to environment with *Sesamum indicum* L // Plant Physiol. — 1975. — V. 55. — N. 3. — P. 455–459.
- . Hall A.E., Schulze E.-D. Stomatal response to environment and a possible interrelation between stomatal effects on transpiration and CO₂ assimilation // Plant Cell Environ. — 1980. — V. 3. — N. 6. — P. 467–474.
- . Hallgren J.-E., Sundbom E., Strand M. Photosynthetic responses to low temperature in *Betula pubescens* and *Betula tortuosa* // Physiol. Plant. — 1982. — V. 54. — N. 3. — P. 275–282.
- . Irving D.E., Silsbury J.H. A comparison of the rate of maintenance respiration in some crop legumes and tobacco determined by three methods // Ann. Bot. — 1987. — V. 59. — N. 3. — P. 257–264.

- . Kawamitsu Y., Agata W., Miura S. Effects of vapour pressure difference on CO₂ assimilation rate, leaf conductance and water use efficiency in grass species // J.Fac. Agr., Kyushu Univ. — 1987. — V. 31. — N. 1–2. — P. 1–10.
- . Khairi M.M.A., Hall A.E. Comparative studies of net photosynthesis and transpiration of some *Citrus* species and relatives // *Physiol. Plant.* — 1976a. — V. 36. — N. 1. — P. 35–39.
- . Khairi M.M.A., Hall A.E. Temperature and humidity effects on net photosynthesis and transpiration of *Citrus* // *Physiol. Plant.* — 1976b. — V. 36. — N. 1. — P. 29–34.
- . Knoblauch M., van Bel A.J.E. Sieve tubes in action // *Plant Cell.* — 1998. — V. 10. — N. 1. — P. 35–50.
- . Kriedemann P.E. Photosynthesis and transpiration as a function of gaseous diffusive resistances in orange leaves // *Physiol. Plant.* — 1971. — V. 24. — N. 2. — P. 218–225.
- . Ku M.S.B., Edwards G.E., Tanner C.B. Effects of light, carbon dioxide and temperature on photosynthesis, oxygen inhibition of photosynthesis, and transpiration in *Solanum tuberosum* // *Plant Physiol.* — 1977. — V. 59. — N. 5. — P. 868–872.
- . Louwse W., Zweerde W. v.d. Photosynthesis, transpiration and leaf morphology of *Phaseolus vulgaris* and *Zea mays* grown at different irradiances in artificial and sunlight // *Photosynthetica.* — 1977. — V. 11. — N. 1. — P. 11–21.
- . Ludlow M.M. Effect of oxygen concentration on leaf photosynthesis and resistances to carbon dioxide diffusion // *Planta.* — 1970. — V. 91. — N. 4. — P. 285–290.
- . Ludlow M.M., Wilson G.L. Photosynthesis of tropical pasture plants. I. Leaf age // *Aust.J.Biol.Sci.* — 1971b. — V. 24. — N. 6. — P. 1077–1087.
- . Makino A., Nakano H., Mae T. Responses of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase, cytochrome f, and sucrose synthesis enzymes in rice leaves to leaf nitrogen and their relationships to photosynthesis // *Plant Physiol.* — 1994. — V. 105. — N. . — P. 173–179.
- . Marshall B., Biscoe P.V. A model for C₃ leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance // *J.Exp.Bot.* — 1980. — V. 31. — N. 1. — P. 29–39.
- . Matthews M.A., Boyer J.S. Acclimation of photosynthesis to low water potentials // *Plant Physiol.* — 1984. — V. 74. — N. 1. — P. 161–166.
- . Maynard S.J. Optimization theory in evolution // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* — 1978. — V. 9. — P. 31–56.
- . McCree K.J., Kresovich S. Growth and maintenance requirements of white clover as a function of daylength // *Crop Sci.* — 1978. — V. 18. — N. 1. — P. 22–25.
- . McCree K.J. Whole-plant carbon balance during osmotic adjustment to drought and salinity stress // *Aust.J.Plant Physiol.* — 1986. — V. 13. — N. . — P. 33–43.
- . Meinzer F.C. The effect of vapour pressure on stomatal control of gas exchange in Douglas fir, *Pseudotsuga menziesii* // *Oecologia.* — 1982a. — V. 54. — N. 2. — P. 236–242.
- . Meinzer F.C. The effect of light on stomatal control of gas exchange in Douglas Fir (*Pseudotsuga menziesii*) saplings // *Oecologia.* — 1982b. — V. 54. — N. 2. — P. 270–274.
- . Mooney H.A., Bjorkman O., Collatz G.J. Photosynthetic acclimation to temperature and water stress in the desert shrub, *Larrea divaricata* // *Carnegy Inst. Wash. Year Book.* — 1976. — V. 75. — P. 328–335.
- . Mooney H.A., Bjorkman O., Collatz G.J. Photosynthetic acclimation to temperature in the desert shrub, *Larrea divaricata* // *Plant Physiol.* — 1978. — V. 61. — N. 3. — P. 406–410.
- . Morison J.I.L., Gifford R.M. Stomatal sensitivity to carbon dioxide and humidity. A comparison of two C₃ and C₄ grass species // *Plant Physiol.* — 1983. — V. 71. — N. 4. — P. 789–786.
- . Morison J.I.L., Jarvis P.G. Direct and indirect effects of light on stomata. I. In Scots pine and Sitka spruce // *Plant Cell Environ.* — 1983a. — V. 6. — N. 2. — P. 95–101.
- . Morison J.I.L., Jarvis P.G. Direct and indirect effects of light on stomata. II. In *Commelina communis* L // *Plant Cell Environ.* — 1983b. — V. 6. — N. 2. — P. 103–109.
- . Munns R., Termaat A. Whole-plant responses to salinity // *Aust.J.Plant Physiol.* — 1986. — V. 13. — N. . — P. 143–160.

- . Nilsen E.T., Sharifi M.R. Seasonal acclimation of stem photosynthesis in woody legume species from Mojave and Sonoran deserts of California // *Plant Physiol.* — 1994. — V. 105. — N. . — P. 1385–1391.
- . Osborne C.P., Drake B.G., LaRoche J., Long S.P. Does long-term elevation of CO₂ concentration increase photosynthesis in forest floor vegetation? Indiana strawberry in a Mariland forest // *Plant Physiol.* — 1997. — V. 114. — N. 1. — P. 337–344.
- . Osmond C.B., Bjorkman O., Anderson D.J. Physiological processes in plant ecology: toward a synthesis with *Atriplex* // *Ecol. Stud. Anal. Synth.* — 1980. — V. 36. — P. 1–468.
- . Pearcy R.W., Ehleringer J. Comparative ecophysiology of C₃ and C₄ plants // *Plant Cell Environ.* — 1984. — V. 7. — N. 1. — P. 1–13.
- . Penning de Vries F.W.T. The cost of maintenance processes in plant cells // *Ann.Bot.* — 1975. — V. 39. — N. 159. — P. 77–92.
- затраты на поддержание 19–34 мгCO₂/гDW day, т.е. 2%/day
- . Plaut Z., Federman E. Acclimation of CO₂ assimilation in cotton leaves to water stress and salinity // *Plant Physiol.* — 1991. — V. 97. — N. . — P. 515–522.
- . Rensburg L.van, Kruger H.J. Comparative analysis of differential drought stress-induced suppression of and recovery in carbon dioxide fixation: stomatal and non-stomatal limitation in *Nicotiana tabacum* L. // *J. Plant Physiol.* — 1993. — V. 142. — N. . — P. 296–306.
- . Roden J.S., Ball M.C. The effect of elevated [CO₂] on growth and photosynthesis of two *Eucalyptus* species exposed to high temperatures and water deficits // *Plant Physiol.* — 1996. — V. 111. — N. . — P. 909–919.
- . Rodrigues M.L., Chaves M.M., Wendler R., David M.M., Quick W.P., Leegood R.C., Stitt M., Pereira J.S. Osmotic adjustment in water stressed grapevine leaves in relation to carbon assimilation // *Aust.J.Plant Physiol.* — 1993. — V. 20. — N. . — P. 309–321.
- . Sage R.F., Sharkey T.D., Seemann J.R. Regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity in response to light intensity and CO₂ in the C₃ annuals *Chenopodium album* L. and *Phaseolus vulgaris* L. // *Plant Physiol.* — 1990. — V. 94. — N. . — P.1735–1742.
- . Sharkey T.D., Berry J.A., Raschke K. Starch and sucrose synthesis in *Phaseolus vulgaris* as Affected by light, CO₂, and abscisic acid // *Plant Physiol.* — 1985. — V. 77. — N. 3. — P. 617–620.
- . Smith J.A.C., Popp M., Luttge U., Cram W.J., Diaz M., Griffiths H., Lee H.S.J., Medina E., Schafer C., Stimmel K.-H., Thonke B. Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. VI. Water relations and gas exchange of mangrove // *New Phytol.* — 1989. — V. 111. — N. 2. — P. 293–307.
- . Slatyer R.O. Comparative photosynthesis, growth and transpiration of two species of *Atriplex* // *Planta.* — 1970. — V. 93. — N. 3. — P. 175–189.
- . Tuba Z., Szente K., Koch J. Response of photosynthesis, stomatal conductance, water use efficiency and production to long-term elevated CO₂ in winter wheat // *J. Plant Physiol.* — 1994. — V. 144. — N. . — P. 661–668.
- . Turner N.C., Schulze E.-D., Gollan T. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. I. Species comparisons at high soil water content // *Oecologia.* — 1984. — V. 63. — N. 3. — P. 338–342.
- . Warrit B., Landsberg J.J., Thorpe M.R. Responses of apple leaf stomata to environmental factors // *Plant Cell Environ.* — 1980. — V. 3. — N. 1. — P. 13–22.
- . Weber J.A., Tenhunen J.D., Lange O.L. Effects of temperature at constant dew point on leaf carboxylation efficiency and CO₂ compensation point of different leaf types // *Planta.* — 1985. — V. 166. — N. 1. — P. 81–88.
- . Williams W.E. Optimal water-use efficiency in a California shrub // *Plant Cell Environ.* — 1983. — V. 6. — N. 2. — P. 145–151.
- . Wong S.C., Cowan I.R., Farquhar G.D. Leaf conductance in relation to assimilation in *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng // *Plant Physiol.* — 1978. — V. 62. — N. 4. — P. 670–674.
- . Wong S.C., Cowan I.R., Farquhar G.D. Leaf conductance in relation to rate of CO₂ assimilation. III. Influences of water stress and photoinhibition // *Plant Physiol.* — 1985. — V. 78. — N. 4. — P. 830–834.

- .*Wullschleger S.D.* Biochemical limitations of carbon assimilation in C3 plants — a retrospective analysis of the *A/ci* curves from 109 species // *J.Exp.Bot.* — 1993. — V. 44. — N. ?. — P. 902–920.
- .*Velten K., Richter O.* Optimal root/shoot - partitioning of carbohydrates in plants // *Bull. of Math. Biol.* — 1995. — V. 57. — N. 1. — P. 99–108.