

<https://doi.org/10.3176/biol.1975.1.01>

Хейно МОЛДАУ

ОПТИМАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АССИМИЛЯТОВ ПРИ ДЕФИЦИТЕ ВОДЫ

(Математическая модель)

При математическом моделировании роста растений большие трудности представляет выбор критериев, определяющих распределение продуктов фотосинтеза по различным органам. В простых моделях расчета накопления биомассы [1] характер распределения ассимилятов задается как независимый параметр. Однако в этой же работе приведен ряд данных, свидетельствующих о зависимости распределения ассимилятов от условий внешней среды. Значительное влияние окружающих условий на соотношение масс различных органов растения и на скорость развития растений отмечается также в многочисленных других работах, в частности, в лабораторных исследованиях с контролируемыми условиями внешней среды [2]. Р. Б. Карри и Л. Х. Чен в своей математической модели роста растений [3] используют понятие «тепловая единица» ("heat unit"), определяющее характер распределения ассимилятов во времени по накоплению среднесуточных сумм температуры воздуха. Использованная в названной работе зависимость между внутренними регуляторными процессами и температурой воздуха представляет собой чисто эмпирическую связь, отражающую известный факт снижения скорости развития при низких температурах.

Наряду со сложными моделями, включающими множество эмпирических связей, в последние годы разработаны более простые модели, не претендующие на количественное описание накопления органического вещества в различных условиях внешней среды. Основное внимание в этих моделях акцентируется на анализе причинных связей между условиями среды и жизненными процессами растений. При этом широко используется принцип максимальной продуктивности, согласно которому процессы адаптации направлены на достижение таких функциональных свойств, которые обеспечивают максимальную продуктивность растения в данных условиях. Различные варианты этого принципа успешно применялись для обоснования адаптации растений к свету [4], минеральному питанию [5,6] и водному режиму [7-10].

В частности, Д. Коэн [8] утверждает, что максимальная репродуктивная масса растения обеспечивается к концу вегетационного периода, если переход на репродуктивный рост происходит в определенный (оптимальный) момент времени, который определяется скоростью прироста вегетативной массы. С другой стороны, нами [7,10] показано, что скорость прироста растения максимальная при определенном (оптимальном) соотношении между площадью корней и листьев, причем это соотношение увеличивается с уменьшением влажности почвы и воздуха. Опираясь

на указанные работы, можно найти оптимальный способ распределения ассимилятов между листьями, корнями и репродуктивными органами, обеспечивающий максимальную репродуктивную массу растения к концу вегетации при заданной влажности окружающей среды.

Отношение максимальной репродуктивной массы в общей биомассе растения

Д. Дж. Коэн показал [8], что если растение имеет постоянный суточный прирост в расчете на единицу массы листьев (R) и постоянное отношение массы листьев к общей вегетативной массе (L), то к концу вегетационного периода длительностью T репродуктивная масса растения достигает максимально возможного значения только в том случае, если переход с вегетативного роста на репродуктивный происходит мгновенно в оптимальное время (t). Последнее определяется выражением

$$t = T - \frac{1}{LR}, \quad (1)$$

откуда следует, что оптимальная длительность периода репродуктивного роста ($T-t$) увеличивается с уменьшением скорости прироста. Так как неблагоприятные (стрессовые) условия обычно лимитируют прирост, смысл формулы (1) можно перефразировать следующим образом: **в условиях стресса оптимальным для перехода на репродуктивный рост является более ранний момент вегетационного периода.**

Обозначая массу листьев, остальных вегетативных и репродуктивных органов в момент времени τ соответственно через $M_{l,\tau}$, $M_{v,\tau}$ и $M_{s,\tau}$, в силу постоянства L и R и мгновенного перехода на репродуктивный рост получаем уравнения роста в виде:

$$\left. \begin{aligned} M_{l,\tau} &= M_{l,0}(1+LR)\tau, \\ M_{v,\tau} &= M_{l,\tau} \frac{(1-L)}{L}, \\ M_{s,\tau} &= 0 \end{aligned} \right\} \text{при } 0 \leq \tau \leq t \quad (2)$$

$$\left. \begin{aligned} M_{l,\tau} &= M_{l,0}(1+LR)t, \\ M_{v,\tau} &= M_{l,\tau} \frac{(1-L)}{L}, \\ M_{s,\tau} &= M_{l,0}(1+LR)tR(\tau-t), \end{aligned} \right\} \text{при } t < \tau \leq T, \quad (3)$$

где $M_{l,0}$ — масса листьев в момент $\tau=0$, а t — оптимальный момент перехода на репродуктивный рост.

Подставляя t из равенства (1) в формулы (3), получаем в конце вегетации ($\tau=T$):

$$\left. \begin{aligned} M_{l,T} &= M_{l,0}(1+LR)^{\left(T-\frac{1}{LR}\right)} = M_{l,t}, \\ M_{v,T} &= M_{l,T} \frac{(1-L)}{L} = M_{v,t}, \\ M_{s,T} &= M_{l,0}(1+LR)^{\left(T-\frac{1}{LR}\right)} \frac{1}{L} = M_{l,T} \frac{1}{L}. \end{aligned} \right\} \quad (4)$$

Последнее равенство определяет максимально возможный урожай репродуктивной массы при длительности вегетационного периода T .

Из выражений (4) следует

$$M_{s,T} = M_{l,T} + M_{v,T}, \quad (5)$$

г. е. максимальная репродуктивная масса растения равна вегетативной его массе независимо от значений L и R .

Иногда отношение репродуктивной массы к общей массе растения называется коэффициентом хозяйственного урожая ($k_{\text{хоз}}$). Переписав формулу (5) в виде $2M_{s,T} = M_{l,T} + M_{v,T} + M_{s,T}$, получим

$$M_{s,T} = 0,5(M_{l,T} + M_{v,T} + M_{s,T}), \quad (6)$$

г. е. при максимальной репродуктивной массе растения $k_{\text{хоз}}$ равен 0,5.

Коэффициент хозяйственного урожая имеет более высокие значения, если переход на репродуктивный рост происходит раньше оптимального момента, однако в этом случае репродуктивная масса оказывается ниже максимальной. Действительно, при переходе на репродуктивный рост в произвольный момент времени t^* из формул (3) получим

$$k_{\text{хоз}} = \frac{LR(T-t^*)}{1+LR(T-t^*)}. \quad (7)$$

Видно, что $k_{\text{хоз}}$ максимален при $t^*=0$, монотонно убывает до нуля при $t^*=T$, имея только при $t^*=t=T-\frac{1}{LR}$ значение 0,5.

Оптимальные кривые вегетативного и репродуктивного роста при дефиците воды

Приведенные выше формулы действительны при любых постоянных значениях L и R . В работе [10] показано, что при дефиците воды прирост в расчете на единицу массы листьев (R) максимален при определенном (оптимальном) соотношении между площадью корней (S_r) и листьев (S_l). При субоптимальных значениях соотношения S_r/S_l прирост оказывается ниже вследствие закрывания устьиц, при супероптимальных значениях S_r/S_l — в результате больших потерь на дыхание корней. Соотношение S_r/S_l связано с соотношением масс этих органов по формуле

$$\frac{M_r}{M_l} = \frac{d_1}{2l_1} \cdot \frac{S_r}{S_l}, \quad (8)$$

где M_l — масса листьев толщиной l_1 , M_r — масса корней радиусом d_1 .

Имея оптимальное значение S_r/S_l , соответствующее данным водно-физическим характеристикам окружающей среды и растения (соответствующие формулы приведены в [10]), по формуле (8) можно определить и оптимальное распределение ассимилятов между листьями и корнями.

На рис. 1 приведена зависимость оптимального значения L от потенциала воды почвы при двух значениях влажности воздуха и осмотического потенциала замыкающих клеток. Оптимальное значение L определяется по формуле (наличием стеблей пренебрегаем)

$$L_{\text{опт}} = \left(\frac{M_l}{M_l + M_r} \right)_{\text{опт}} = \frac{2l_1(S_r/S_l)_{\text{опт}}}{d_1 + 2l_1(S_r/S_l)_{\text{опт}}}. \quad (9)$$

Зависимость $(S_r/S_l)_{\text{опт}}$ от потенциала воды почвы и других параметров заимствована также из [10].

Значения $L_{\text{опт}}$, представленные на рис. 1, обеспечивают максимальный прирост в расчете на единицу массы листьев (R) при заданном потенциале воды почвы. Подставляя $L_{\text{опт}}$ и соответствующее максимальное значение R_{max} в формулу (1), определяем оптимальную длительность периода репродуктивного роста ($T-t$) при оптимальном распределении ассимилятов в течение вегетативного роста. Как видно из приведенной на рис. 2 зависимости, $(T-t)$ увеличивается с понижением потенциала воды почвы, что особенно заметно в случае сухого воздуха и высокого осмотического потенциала замыкающих клеток ($\psi_{\pi} = -15$ бар).

На рис. 3 даны соответствующие зависимости максимально возможной репродуктивной массы от потенциала воды почвы. Несмотря на соблюдение оптимальных кривых роста органов (оптимального соотношения массы корней и листьев в фазе вегетативного роста и оптимального способа и времени перехода на репродуктивный рост), репродуктивная масса растения снижается с падением потенциала воды почвы. Согласно условию оптимальности (формула (5)), кривые на рис. 3 описывают

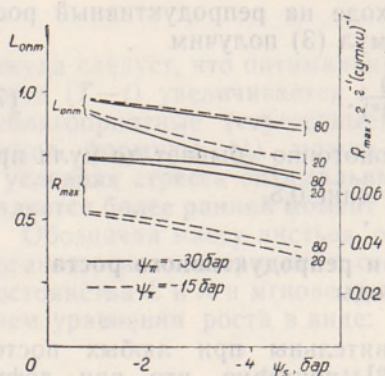


Рис. 1. Зависимость оптимальной доли листьев в вегетативной массе растения ($L_{\text{опт}}$) и соответствующего максимального прироста (R_{max}) от потенциала воды почвы (ψ_s) при относительной влажности воздуха 20 и 80% (цифры у кривых) и осмотическом потенциале замыкающих клеток $\psi_{\pi} = -30$ и -15 бар. $d_1 = 0,1$ см, $l_1 = 7,5 \cdot 10^{-2}$ см. Значения остальных параметров расчета даны в [10].

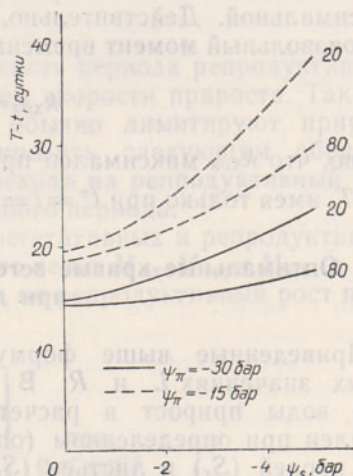


Рис. 2. Зависимость оптимальной длительности периода репродуктивного роста ($T-t$) от потенциала воды почвы (ψ_s) при двух значениях относительной влажности воздуха (цифры у кривых, в %) и осмотическом потенциале в замыкающих клетках устьиц (ψ). Доля листьев в вегетативной массе — оптимальная ($L_{\text{опт}}$, рис. 1). $T = 100$ сут.

также зависимость вегетативной массы от потенциала воды почвы при $k_{\text{хоз}}$, равном 0,5.

На рис. 4 приведены оптимальные кривые роста органов при определенной влажности почвы и двух значениях влажности воздуха. Из рис. 4 следует, что при сделанных предположениях (L и R не зависят от времени при $T = \text{const}$) оптимальным является экспоненциальное увеличение чисто вегетативной массы до определенного момента, за которым следует линейный чисто репродуктивный рост до конца вегетации. При этом в более сухом воздухе доля корней относительно больше, а переход на линейный рост происходит раньше.

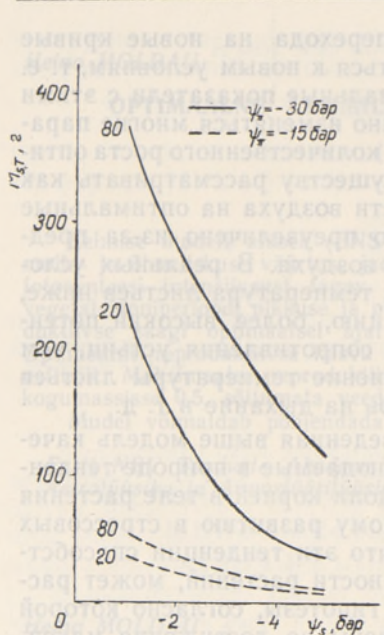


Рис. 3. Зависимость максимально возможной репродуктивной массы ($M_{s,T}$) от потенциала воды почвы (ψ_s) при двух значениях относительной влажности воздуха (цифры у кривых, в %) и осмотического потенциала замыкающих клеток (ψ_π). $T = 100$ сут.

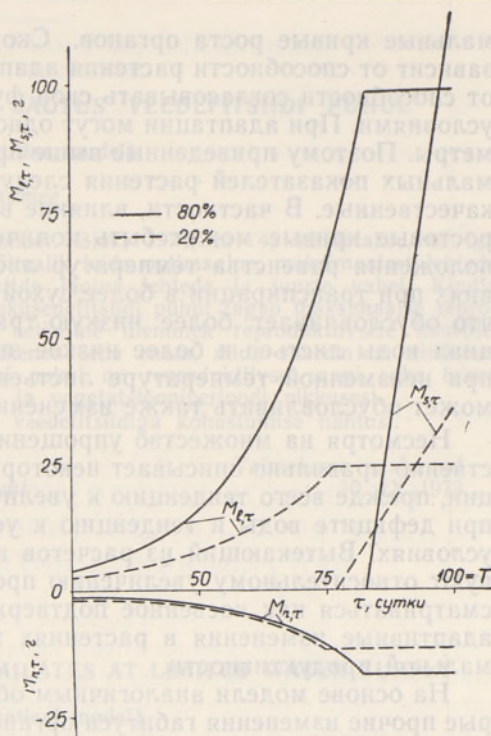


Рис. 4. Оптимальные кривые роста массы листьев (M_l, τ), корней (M_r, τ) и репродуктивных органов (M_s, τ) при влажности почвы $\psi_\pi = -5,0$ бар и относительной влажности воздуха 80 и 20% $\psi_\pi = -30$ бар.

Обсуждение

Сильно стилизованный вид оптимальных кривых роста, приведенных на рис. 4, требует напоминания основных предпосылок их расчета. Бросается в глаза два различия между кривыми на рис. 4 и характером роста органов в природе. Во-первых, в природных условиях обычно наблюдается более или менее плавный переход на репродуктивный рост, т. е. в течение некоторого времени ассимиляты направляются одновременно на вегетативные и репродуктивные органы. В работе Д. Дж. Коэна [8] показано, что в условиях меняющейся длительности вегетационного периода ($T \neq \text{const}$) оптимален одновременный рост вегетативных и репродуктивных органов в течение определенного промежутка времени, так как некоторое количество семян целесообразно создать к моменту появления минимальной вероятности гибели растения.

Во-вторых, в конце вегетации обычно наблюдается постепенное уменьшение прироста. В связи с этим подчеркиваем, что ростовые кривые на рис. 4 получены при постоянных значениях всех параметров растения и внешней среды, в частности, сопротивления мезофилла, значение которого, согласно данным [11,12], увеличивается в конце вегетации. Постоянный принят также потенциал воды почвы, определяющий при заданной совокупности других параметров сопротивление устьиц. Реальные ростовые кривые формируются в постоянно меняющихся условиях и, в принципе, каждому последовательному моменту соответствуют новые опти-

мальные кривые роста органов. Скорость перехода на новые кривые зависит от способности растения адаптироваться к новым условиям, т. е. от способности согласовывать свои функциональные показатели с этими условиями. При адаптации могут одновременно изменяться многие параметры. Поэтому приведенные выше примеры количественного роста оптимальных показателей растения следует по существу рассматривать как качественные. В частности, влияние влажности воздуха на оптимальные ростовые кривые может быть количественно преувеличено из-за предположения равенства температур листьев и воздуха. В реальных условиях при транспирации в более сухой воздух температура листьев ниже, что обуславливает более низкую транспирацию, более высокий потенциал воды листьев и более низкое значение сопротивления устьиц, чем при неизменной температуре листьев. Изменение температуры листьев может обуславливать также изменение потерь на дыхание и т. д.

Несмотря на множество упрощений, приведенная выше модель качественно правильно описывает некоторые наблюдаемые в природе тенденции, прежде всего тенденцию к увеличению доли корней в теле растения при дефиците воды и тенденцию к ускоренному развитию в стрессовых условиях. Вытекающий из расчетов вывод, что эти тенденции способствуют относительному увеличению продуктивности растений, может рассматриваться как косвенное подтверждение гипотезы, согласно которой адаптивные изменения в растениях направлены на достижение максимальной продуктивности.

На основе модели аналогичным образом можно обосновать и некоторые прочие изменения габитуса органов. Например, по формуле (8) доля продукта, направленная в корни для увеличения поверхности контакта с почвой, может быть уменьшена, если растение вырабатывает более тонкие корни и более толстые листья. Как известно, оба эти признака развиваются у растения в условиях ограниченного водоснабжения.

В итоге модель может рассматриваться как одна из первых попыток продвинуть чисто эмпирический подход в изучении ростовых кривых в сторону изыскания и обоснования причинных связей между условиями внешней среды и характером распределения ассимилятов в растениях. Для дальнейшего сближения модели к реальности задачу оптимизации ростовых кривых следует решать для меняющихся условий среды, прежде всего для меняющихся запасов влаги в почве.

ЛИТЕРАТУРА

1. Monsi M., Murata Y., In: Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity, Wageningen, Pudoc, 1970, p. 115—130.
2. Вгouwer R., Acta bot. neerl., 17, No. 1, 78—84 (1968).
3. Curry R. B., Chen L. H., Transactions of the ASAE, 14, No. 6, 1170—1174 (1971).
4. Тооминг Х., Каллис А., В сб.: Солнечная радиация и продуктивность растительного покрова, Тарту, 1972, с. 5—121.
5. Куперман И. А., В сб.: Физиологические механизмы адаптации и устойчивости растений, I, Новосибирск, 1972, с. 5—33.
6. Thornley J. M. H., Ann. Bot., 36, No. 145, 431—441 (1972).
7. Moldau H., Photosynthetica, 5, No. 1, 16—21 (1971).
8. Cohen D., J. Theor. Biol., 33, 299—307 (1971).
9. Paltridge G. W., J. Theor. Biol., 38, 111—137 (1973).
10. Молдау Х., Изв. АН ЭССР, Биол., 23, 348 (1974).
11. Woolhouse H. W., Hilger J., 11, No. 1, 7—12 (1967).
12. Holmgren P., Physiol. plantarum, 21, No. 3, 676—698 (1968).

Heino MOLDAU

OPTIMAALNE ASSIMILAATIDE JAOTUS VEEDEFITSIIDI PUHUL

(Matemaatiline mudel)

Resümee

Eelmise mudeli alusel (ENSV TA Toimet. Biol., 1974, nr. 4) näidatakse, et iga mulla- ja õhuniiskuse väärtuse jaoks on võimalik leida optimaalne, maksimaalset lehtede fotosünteesi intensiivsust tagav assimilaatide jaotus lehtede ja juurte vahel. Kindla vegetatsiooniperioodi pikkuse ja püsiva niiskusedefitsiidi puhul tagab maksimaalse reproduktiivse saagi optimaalsel ajal toimuv hetkeline üleminek reproduktiivsele kasvule. Optimaalne reproduktiivse kasvu kestus pikeneb seda enam, mida suurem on niiskusedefitsiit. Maksimaalse reproduktiivse massi puhul on reproduktiivse saagi suhe taime kogumassisse 0,5, sõltumata veedefitsiidist ja vegetatsiooniperioodi pikkusest.

Mudel võimaldab põhjendada taimede veedefitsiidiga kohastumise nähtusi.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia
Astrõfüüsika ja Atmosfäärifüüsika Instituut

Toimetusse saabunud
10. IX 1973

Heino MOLDAU

OPTIMAL DISTRIBUTION OF ASSIMILATES AT LIMITED WATER SUPPLY

(A mathematical model)

Summary

Proceeding from the earlier model (Transactions of the Academy of Sciences of the Estonian SSR, Biology No. 4, 1974) it is shown that for every soil and atmospheric humidity value there exists an optimal distribution of assimilates between roots and leaves which ensures maximum rate of assimilation of leaves. At constant growing period and constant water deficit the maximum reproductive yield is guaranteed by sharp transition from vegetative to reproductive growth in an optimal time. Under water stress the optimal length of the reproductive growth period is increased. It is shown that at maximum reproductive yield the ratio of reproductive mass to the whole biomass of a plant is equal to 0.5, irrespective of water deficit and length of the growing period.

The model enables to substantiate some phenomena of plant adaption to water deficit.

Academy of Sciences of the Estonian SSR,
Institute of Astrophysics and Physics of the Atmosphere

Received
Sept. 10, 1973