

## ПРОСТАЯ АДАПТАЦИОННАЯ МОДЕЛЬ РОСТА РАСТЕНИЯ

### 2. АНАЛИЗ МОДЕЛИ

#### Введение

В настоящей работе мы продолжаем исследование модели роста, в основу которой положена адаптация над- и подземных частей растения к условиям среды (Оя, 1985) и представляем результаты ее анализа. Модель состоит из двух дифференциальных уравнений (17) и (18), выражающих скорость увеличения биомасс соответственно над- и подземной части растения, к которым прибавляются уравнения, определяющие характер зависимости скоростей роста от окружающей среды и от особенностей растения — (6), (7), (9), (10), (13) и (14), а также выражение проверяемой гипотезы (19) или (20). Во избежание возможных недоразумений, мы продолжаем нумерацию формул предыдущей статьи.

#### Анализ модели

Рассмотрим рост растения в стабильных условиях. Благодаря оптимизации, происходящей в результате адаптации, рост происходит:  $e = c^{-1} \cdot r \cdot B_r / (s \cdot B_s)$ . Система может стабильно существовать лишь в случае  $e \leq \omega$ . Это значит, что обострение дефицита воды в листьях станет ограничивать сначала их рост, потом фотосинтез. Подобное явление подтверждается и в природе. Тогда (17) и (18) примут следующий вид:

$$\dot{B}_s = g_s (\omega \cdot c^{-1} \cdot r \cdot B_r - R_{0,s}), \quad (21)$$

$$\dot{B}_r = g_r (\omega \cdot (s \cdot B_s - c^{-1} \cdot r \cdot B_r) - R_{0,r}). \quad (22)$$

Вычислим скорость изменения соотношения  $B_s/B_r$

$$\left( \frac{B_s}{B_r} \right) = g_s \cdot c^{-1} \cdot r \cdot \omega - \frac{g_s \cdot R_{0,s}}{B_r} - \frac{g_r \cdot \omega \cdot s \cdot B_s^2}{B_r^2} + \frac{g_r \cdot \omega \cdot c^{-1} \cdot r \cdot B_s}{B_r} - \frac{g_r \cdot R_{0,r} \cdot B_s}{B_r^2}. \quad (23)$$

Соотношение параметров, описывающих интенсивность дыхания и фотосинтеза, а также эффективность роста, определяет характер увеличения массы и соотношения масс  $B_s/B_r$ . То, насколько близко к оптимальному соотношению  $r \cdot B_r / (v \cdot B_s) = 1$  происходит рост на самом деле, зависит еще от соотношения величин  $\omega$  и  $e$ . В случае, если  $\omega = 1$ , рост растения определяется массой листьев, и (17) и (18) можно переписать в виде

$$\dot{B}_s = g_s \cdot B_{0,s} \cdot (e \cdot s_m \cdot (B_s^*)^{1-\alpha_s} - Q_{m,s} \cdot (B_s^*)^{1-\gamma_s}), \quad (24)$$

$$\dot{B}_r = g_r ((1-e) s_m \cdot B_{0,s} \cdot (B_s^*)^{1-\alpha_s} - Q_{m,s} \cdot B_{0,r} (B_r^*)^{1-\gamma_r}). \quad (25)$$

В этом случае рост листьев относительно независим от корней, а (24) содержит как положительную, так и отрицательную обратную связь.



Характер роста зависит от их соотношения, т. е. от значений параметров. Анализ системы уравнений и вычисления на ЭВМ показали, что система наиболее чувствительна относительно величин  $\gamma_i$  и  $\kappa_i$ . Если  $\kappa_s \leq \gamma_s$ , то имеем дело либо с экспоненциальным ростом, либо с вымиранием дерева, а этот случай интереса не представляет. При  $\kappa_s > \gamma_s$  (24) представляет обобщенное уравнение Берталанфи и дает S-образный ход роста. В таком случае рост листьев определяет рост корней. Если же  $\omega < 1$  и прирост определяется доступностью воды, (17), (18) имеют следующий вид

$$\dot{B}_s = g_s(e \cdot s \cdot (r/v) B_r - R_{0,s}), \quad (26)$$

$$\dot{B}_r = g_r((1-e) s \cdot (r/v) B_r - R_{0,r}). \quad (27)$$

Определяющее значение корней тут менее выражено, но аналогия с предыдущим случаем (с изменением роли над- и подземных частей), прослеживается. На самом деле, рост растения происходит где-то на границе этих двух случаев. Система является довольно чувствительной и в отношении начальных значений  $B_{0,s}$  и  $B_{0,r}$ .

Если же условия произрастания растений изменяются (в нашей модели это означает изменение соотношения  $s_m/r_m$ ), растение адаптируется к новым условиям изменением соотношения  $B_s/B_r$ . Цифровые эксперименты, проведенные в изменяющейся среде показали, что первый способ распределения ассимилятов, рассмотренный в данной статье как основной, показывает чувствительную реакцию растения на изменение параметров среды (рис. 1). Четвертый способ более стабильный, т. е. растение реагирует на изменение условий среды медленнее.

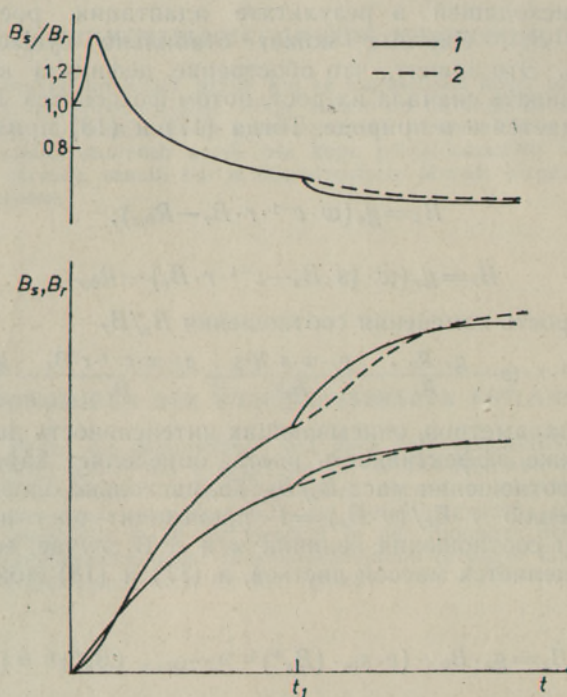


Рис. 1. Реакция системы на улучшение атмосферной среды (увеличение величины  $s_m$  в момент времени  $t_1$ ), используя два способа распределения ассимилятов. 1 — по уравнению (19), 2 — по уравнению (20) (единицы условные, на основе экспериментов на ЭВМ «Минск-32»).



Рассмотрим распределение биомассы в изменяющейся среде. Равенство

$$s \cdot B_s = c_0^{-1} \cdot r \cdot B_r, \quad (28)$$

где  $c_0^{-1}$  — стехиометрическая константа (обратное значение содержания воды в тканях растения), выражает возможность использования поглощаемой корнями воды и листьями углерода в процессе роста только в определенном соотношении. Учитывая (6) и (7), определяющие величины  $s$  и  $r$ , мы можем переписать (28) следующим образом:

$$B_s^* = \left( c_0^{-1} \cdot \frac{r_m}{s_m} \cdot \frac{B_{0,s} z_s}{B_{0,r} z_r} \right)^{1/(1-z_s)} \cdot B_r^{*(1-z_r)/(1-z_s)}. \quad (29)$$

Обозначив

$$\alpha = \left( c_0^{-1} \cdot \frac{r_m}{s_m} \cdot \frac{B_{0,s} z_s}{B_{0,r} z_r} \right)^{1/(1-z_s)} \quad \text{и} \quad \beta = \frac{1-z_r}{1-z_s}, \quad (30)$$

получим вместо (29)

$$B_s = \alpha \cdot B_r^\beta, \quad (31)$$

известную при постоянных  $\alpha$  и  $\beta$  как аллометрическую связь. Постоянство  $\alpha$  означает в нашей модели постоянство соотношения  $r_m/s_m$ , т. е. постоянство соотношения качеств под- и надземной среды. Таким образом, аллометрическое соотношение частей растения может выполняться при константном соотношении среды обитания, линейный коэффициент аллометрии ( $\alpha$ ) интерпретируется как соотношение интенсивностей поглощения веществ из среды соответствующими частями, а степень аллометрии ( $\beta$ ) как соотношение скоростей изменения соответствующих интенсивностей.

### Результаты вычислений на ЭВМ

Представленную модель использовали для проведения цифровых экспериментов на разных ЭВМ. Система дифференциальных уравнений решалась приблизительно методом Рунге—Кутты. Кроме анализа чувствительности модели исследовали характер поведения системы.

Из реакции системы на изменение среды (рис. 2, использовался первый способ распределения ассимилятов) видно, что намечается изменение соотношения  $B_s/B_r$  пропорционально изменению соотношения  $r_m/s_m$ . После достижения нового значения соотношение масс стабилизируется.

Большой интерес представляет случай, когда изменение среды обитания повторяется. Рассмотрим траектории роста биомассы ( $B_s + B_r$ ) в координатах  $B_s$  и  $(B_r)^\beta$  (рис. 3). Прямые I и II соответствуют аллометрическому росту (т. е. росту в константных условиях), причем для I соотношение  $r_m/s_m$  больше, чем для II. В изменяющихся условиях аллометрический рост практически исключен (возможен лишь при монотонном изменении соотношения  $r_m/s_m$  с определенной скоростью, но этот случай не представляет интереса). Кривая III показывает траекторию роста при изменениях  $r_m/s_m$ . В 2  $r_m/s_m$  увеличивается и вызывает увеличение соотношения  $B_s/B_r$  до нового значения, которое достигается в 3. В 4  $r_m/s_m$  уменьшается до прежнего значения и  $B_s/B_r$  восстанавливается в 5. Начиная с 5 среда постоянно изменяется ( $r_m/s_m$  колеблется), соответственно будет колебаться и  $B_s/B_r$ . Из рис. 3 видно, что для уравнивания определенного изменения среды (перехода от одной аллометрической траектории к другой) большое растение тратит значительно больше ассимилятов, чем малое. В то же время ско-



рость прироста после достижения определенной величины (после прохода точки перегиба на траектории роста в координатах  $(B_i, t)$ ) начинает уменьшаться. Отсюда следует, что способность растения уравнивать изменения среды с ростом растения уменьшается. Поскольку во время перехода от одной траектории стационарного роста к другой скорость роста меньше, чем при стационарном росте, а время адаптации у больших растений больше, чем у малых, получается, что общее замедление роста во время перехода у больших растений больше. Наличие указанной затраты прироста подтверждается и цифровыми экспериментами в изменчивой среде (рис. 4).

Чтобы проверить поведение системы в случайно изменяющейся среде, параметры  $s_m$  и  $r_m$  были заданы не как постоянные, а как случайные величины нормального распределения (задавались среднее значение и пределы стандартного отклонения). Из результатов этих вычис-

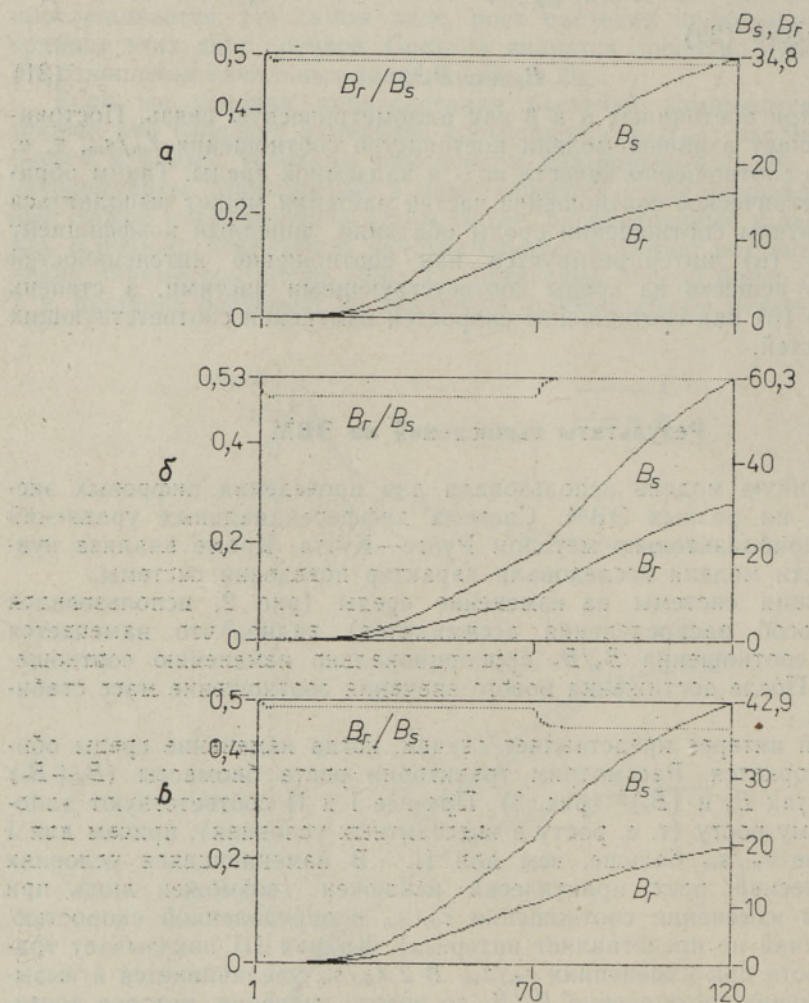


Рис. 2. Результаты цифровых экспериментов на ЭВМ «Apple II» в постоянной (а) и изменяющейся среде при 10% улучшении атмосферной (б) и почвенной (в) среды на 70 шаге (единицы условные). Значения параметров:  $B_{0,s}=0,04$ ;  $B_{0,r}=0,02$ ;  $c=1,3$ ;  $v=0,5$ ;  $q_{m,s}=q_{m,r}=0,2019$ ;  $\gamma_s=\gamma_r=0$ ;  $\kappa_s=\kappa_r=0,1$ ;  $g_s=g_r=0,75$ ;  $s_m=0,6$ ;  $r_m=1,0$ ; система решалась с 1 по 120 шаг с изменением  $s_m$  на 0,66 (б) или  $r_m$  на 1,1 (в) на 70 шаге.



лений (рис. 4) видно, что нет принципиального различия между колебаниями среды подземной или надземной части, в любом случае траектории роста массы растения колеблются вокруг определенной средней. Следует отметить, что колебания величины  $r_m$  (подземной среды) вызывает большее изменение соотношения  $B_s/B_r$ , чем колебание величины  $s_m$  (качества надземной среды). В колеблющейся среде рост в среднем медленнее, чем в постоянной (причем торможение роста сильнее при почвенных колебаниях), что свидетельствует об относительном торможении роста во время перестройки соотношения над- и подземных частей.

### Регуляция соотношения под- и надземной части растения

Рост растения происходит благодаря получаемым из окружающей среды субстратам и в соответствии с условиями среды. В меру своих возможностей растение адаптируется при изменении среды обитания. Изменение соотношения разных частей растения имеет большое значение, поскольку оно определяет взаимоотношения разных физиологических процессов, способность растения к успешному существованию в определенных условиях среды.

Оптимизация соотношения над- и подземных частей растения, а также соотношения листьев, веток, стеблей и корней — вполне естественное явление. Эта оптимизация является результатом адаптации растения к определенным условиям, т. е. результатом физиологических процессов в растении в определенных условиях, а не результатом наличия в нем специальных механизмов, управляющих «оптимизацией» роста. Благодаря тому, что растениям для роста и нормальной жизнедеятельности необходимы разные ресурсы, получаемые из окружающей среды разными органами растения, в ходе эволюции выработалась адаптация, которая привела с помощью соответствующих экофизиологических и биохимических регуляций к оптимальному соотношению между разными органами. К сожалению, некоторые авторы это не всегда понимали правильно. Часты случаи, когда вместо последовательного анализа, основывающегося на действительно существующих в природе регуляциях и теоретическом анализе о возможных способах регуляции, вопрос о распределении ассимилятов, а тем самым и о соотношении величин массы разных органов и частей растения, решался при помощи

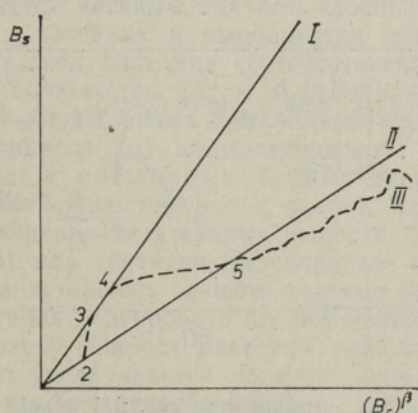


Рис. 3. Фазовый портрет поведения системы уравнений. I и II — траектории аллометрического роста (в постоянной среде), III — траектория роста в изменчивой среде. Объяснения в тексте.



выдуманных гипотетических механизмов или принципов, или просто использованием эмпирически установленных связей, например аллометрической. Как уже сказано, аллометрия является довольно часто наблюдаемым частным случаем, которая все же выполняется лишь при неизменяющемся соотношении сред обитания. Аллометрия, как любая грубая оптимизация, может быть успешно использована в определенных прикладных моделях, но нельзя забывать о пределах применимости таких моделей.

Понятно, что растениям энергетически более выгодно расти в соответствии с равенством (28). Этим объясняется (на уровне функционирования растения как целостной системы) то, что изменение соотношения сред вызывает соответствующую реакцию растения — изменение соотношения масс его разных частей, но каждое такое изменение уменьшает скорость прироста на время переходного процесса, а следовательно, и суммарный прирост растения по сравнению со стабильной

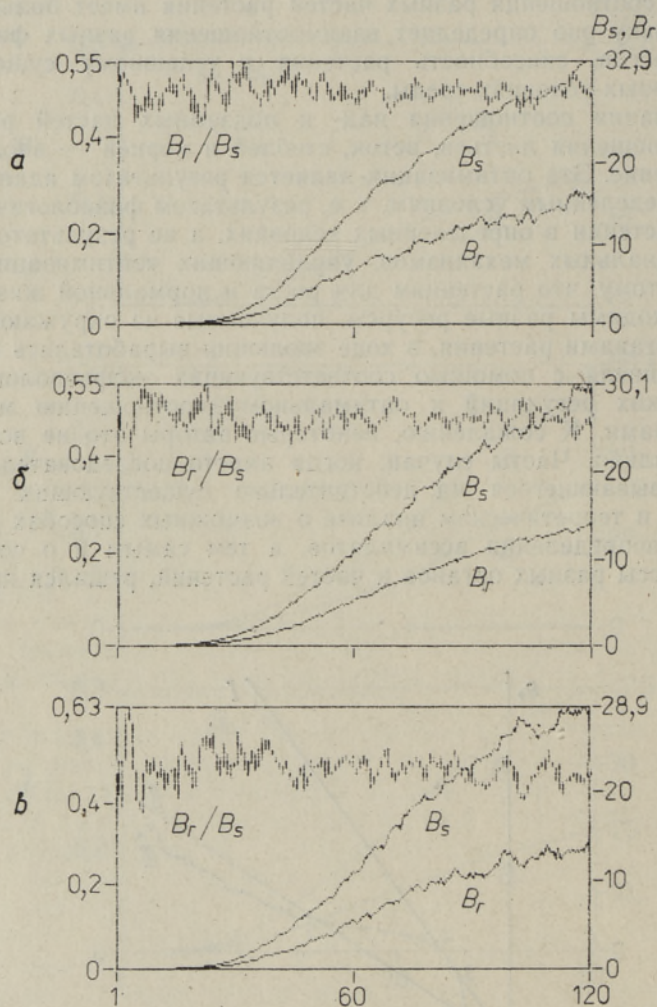


Рис. 4. Результаты цифровых экспериментов на ЭВМ «Apple II» в изменчивой среде. Параметры  $s_m$  и  $r_m$  — случайные величины нормального распределения со средними  $s_m=0,6$ ;  $r_m=1,0$  и со стандартным отклонением 20% от среднего. (Значения остальных параметров см. на рис. 2,  $a$  — при колебании атмосферном ( $s_m$ ),  $b$  — почвенном ( $r_m$ ),  $v$  — в обоих случаях.)



средой. При большей биомассе для компенсации такого же изменения среды приходилось бы затрачивать больше вещества (рис. 3). Отсюда очевидно объяснение того факта, что при большой биомассе растению все труднее реагировать на изменения среды, т. е. с увеличением биомассы (или возраста, что в некотором смысле одно и то же) стабильность растений при изменениях среды уменьшается (Оя, 1980). Изменения среды могут быть как атмосферные (например изменение световых условий), так и почвенные (изменение водного режима или доступности минеральных веществ, а также корневая конкуренция). Вопрос об экологической определенности и регуляции соотношения над- и подземных частей связан и с соотношением разных органов растения, например стебля или ствола в общую биомассу, но анализ роста стебля выходит за пределы данной модели.

### Заключение

Приведенная простая модель не может быть рассмотрена как исчерпывающее описание роста растения и регуляции соотношения масс его разных частей, тем более что она не имеет непосредственной прикладной ценности. Эта модель лишь попытка как можно более простыми средствами сосредоточить внимание на вопросе роста растения и проверить в первом приближении гипотезу распределения ассимилятов между над- и подземными частями. Для этой цели она оказалась пригодной и показала, что введение гипотетических регуляторных механизмов не является необходимым и к их применению в моделях следует относиться с осторожностью.

В прикладных целях описанная модель может быть применена прежде всего в качестве основы для более полной версии модели, описывающей вегетативный рост таких растений, у которых относительно большая часть надземной фитомассы фотосинтезирующая, также как и большая часть подземной массы должна состоять из активно поглощающих корней. Чтобы избежать возможных ошибок из-за неучета времени запаздывания и энергетических затрат на транспорт, более подходящим объектом являются растения с как можно меньшим стеблем. Удобные для теоретического анализа величины  $s_m$  и  $r_m$  следует тогда поменять на такие, которые выражают их через реально измеряемые параметры среды.

Основываясь на теоретическом анализе и численных экспериментах с моделью, можно сделать следующие выводы.

Аллометрия является частным случаем соотношения между над- и подземными частями растения и выполняется лишь при постоянном соотношении качеств сред обитания соответствующих частей. Практически этот случай наблюдается часто, и применение простого соотношения аллометрии в определенных прикладных моделях оправданно.

Линейный коэффициент ( $\alpha$ ) аллометрического соотношения ( $B_s = \alpha \cdot B_r$ ) между над- и подземными частями растения интерпретируется как соотношение скоростей роста частей, или как соотношение интенсивностей поглощения питательных веществ этими частями, а степень аллометрии ( $\beta$ ) как соотношение скоростей изменения интенсивностей поглощения питательных веществ частями растения.

Способность растения реагировать на изменение среды уменьшается с его ростом, поскольку прирост растения уменьшается, а требуемая реакция значительно увеличивается. Поэтому изменять условия роста слишком больших растений нецелесообразно.

Автор благодарен Х. Молдау, Ю. Россу и Т. Фрей за критические замечания в ходе подготовки рукописи.



## ЛИТЕРАТУРА

- Оя Т. О распределении биомассы растений в изменяющейся среде. — В кн.: Тез. конф. «Теоретические и прикладные вопросы математики». Тарту. 11.—12.09. 1980. Тарту, 1980, 249—251.
- Оя Т. Простая адапционная модель роста растения. 1. Описание модели. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1985, 34, № 4, 289—294.

Институт зоологии и ботаники  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
25/IX 1984

*Tõnu OJA*

### TAIME KASVU LIHTNE KOHANEV MUDEL

#### 2. Mudeli analüüs

Kirjeldatud kahevõrrandiline mudel osutus esimeses lähenduses sobivaks, et analüüsida assimilatsioonide jaotumise ja taime maa-aluste ning maa-aluste osade suhte kujunemise sõltuvust keskkonnast. Mudel peegeldab kvalitatiivselt õigesti selle suhte kohanemist keskkonnatingimustega. Mudeliarvutused näitasid, et taimeosade masside allomeetiline seos saab kehtida üksnes konstantses keskkonnas. Allomeetriaseose lineaarkoefitsient on tõlgendatav taimeosade kasvukiiruste suhtena, astendaja aga vastavate osade füsioloogilise aktiivsuse muutumise kiiruste suhtena. Taim kohaneb vastavalt ümbritseva keskkonnaga, kuid see on seotud kasvu pidurdumisega.

*Tõnu OJA*

### A SIMPLE ADAPTIVE MODEL OF PLANT GROWTH

#### 2. Model analysis

The model described in the previous paper and consisting of two differential equations (16), (17) proved to be suitable for analyzing the dependence of the assimilate allocation and the shoot/root ratio upon environmental conditions. The model description of the shoot/root ratio adaption to the environment corresponds qualitatively to reality. Model experiments have demonstrated that the shoot/root ratio behaves according to the allometric rule solely in a constant environment; the linear coefficient of allometry can be interpreted as the ratio of the growth ratios of plant parts, and the degree as the ratio of the rates of changes in the physiological activity of the parts. The adaption of the plant to changes in the environment takes place, and due to that the growth rate decreases.