

Тыну Оя

## ПРОСТАЯ АДАПТАЦИОННАЯ МОДЕЛЬ РОСТА РАСТЕНИЯ

### 1. ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Метод математического моделирования может быть применен в разных целях, одной из которых является теоретический анализ частных вопросов функционирования биологических систем. Довольно часто модели строились и для описания физиологических процессов роста растений (Куль, Оя, 1984).

Предлагаемая ниже модель учитывает далеко не все тонкости физиологических процессов и по сравнению со специальными моделями роста несколько груба. Основной проблемой при построении и анализе нижеприведенной модели является очень важный, но пока недостаточно изученный вопрос — распределение ассимилятов между разными органами растения и в первую очередь между его под- и надземной частями. Соотношение под- и надземных частей растения, с одной стороны, характеризует качество местообитания, а с другой, оно связано с пространственной структурой сообщества. Все показатели интенсивности процессов рассматриваются как интегральные на достаточно долгое характерное время (зависящее от вида), что, в свою очередь, является основной причиной отказа от существующих аналогичных моделей распределения ассимилятов (Бихеле, Молдау, Росс, 1980), в которых исследуются физиологические реакции растения, проходящие в течение нескольких часов или суток.

### Описание модели

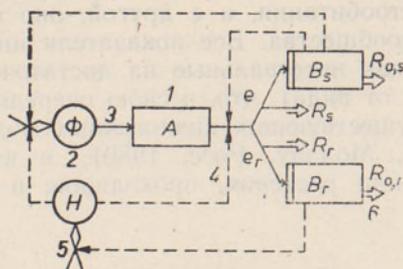
По примеру физиологических моделей, предложенных за последние полтора десятилетия (Thornley, 1976), будем различать два типа массы — структурную, обозначаемую через  $A$ , и фондовую, обозначаемую через  $B$ . Последняя представляет собой сахараиды и прочие продукты фотосинтеза, которые легко перемещаются по всему растению, используются для покрытия затрат на дыхание и являются субстратом для образования массы  $B$  (Thornley, 1971). Фонд ассимилятов  $A$  рассмотрим как единый для всего растения, в структурной массе будем различать две части — надземную ( $s$ ) с массой  $B_s$  и подземную ( $r$ ) с массой  $B_r$ . Определенную долю ( $\alpha_s$ ) надземной массы составляют листья — фотосинтезирующая часть растения, в которой производится ассимиляты. Долю  $\alpha_r$  подземной части составляют активно поглощающие корни. Разумеется, в действительности интенсивность поглощения различна как во всей надземной, так и в фотосинтезирующей части растения, но в первом приближении рассмотрим ее как одинаковую. Остальная часть растения, т. е. доля  $(1-\alpha_s)$  надземной и  $(1-\alpha_r)$  подземной массы является «каркасом», который тратит ассимиляты на дыхание и рост, но не участвует в усвоении солнечной энергии и углерода, с одной стороны, и в поглощении питательных веществ и воды, с другой.

По А. Трoutону (Troughton, 1977), приблизительно 90% сухой биомассы является продуктом фотосинтеза. Если же мы предположим, что остальные 10% связываются в биомассу пропорционально доле, полу-

чаемой из  $A$ , то сможем их учесть с помощью какого-либо коэффициента, и наша модель опишет природу достаточно хорошо.

По примеру простых физиологических моделей будем различать два типа дыхания: дыхание на поддержание структур (пропорциональное биомассе или метаболизирующей массе) растения и дыхание на рост (пропорциональное создаваемой в единицу времени биомассе). Затраты на т. н. бесполезное дыхание (Thornley, 1971) и фотодыхание (Samish, Koller, 1968) не будем учитывать. Разумеется, как разделение дыхания по типам, так и разделение массы на структурную и фондовую — прием моделирования, упрощающий наше понимание и описание действительности.

Фотосинтез может быть осуществим только в том случае, если растение получает определенные вещества и энергию из окружающей среды. Поскольку нас интересует в первую очередь распределение масс между над- и подземной частями растения, то будем различать атмосферу и почву. Рассмотрим два обобщенных субстрата: один, получаемый из атмосферы ( $S_s$ ), и другой, получаемый из почвы ( $S_r$ ). Например, мы можем считать, что  $S_s$  — углерод, а  $S_r$  — вода, другие же вещества поглощаются из среды в определенных пропорциях с этими двумя. Подобные модели с двумя субстратами созданы и раньше — для С и N (Thornley, 1972; Charles-Edwards, 1976), а также для С и  $H_2O$  (Молдау, 1974) и другие. Рассмотрим модель более подробно по отдельным процессам (рисунок).



Блок-схема модели роста растения:  $s$  — надземная,  $r$  — подземная часть,  $A$  — фонд ассимилятов,  $B_i$  — структурная биомасса,  $R_{0,i}$  — дыхание на поддержание,  $R_i$  — дыхание на рост,  $\Phi$  — фотосинтез,  $H$  — усвоение воды,  $e$  — доля произведенных ассимилятов, которая остается в надземной части,  $e_r$  — доля ассимилятов, направленная в подземную часть; 1 — количество массы, 2 — процессы, 3 — поток массы, 4 — регуляция потока, 5 — вход в растение, 6 — выход в среду.

**Брутто-фотосинтез** является входным процессом, в ходе которого образуется фонд ассимилятов и таким образом определяется общая продуктивность

$$\Phi = \omega \mu_s \beta_s \alpha_s B_s, \quad (1)$$

где  $\Phi$  — брутто-фотосинтез ( $\text{кг} \cdot \text{с}^{-1}$ ),  $\omega$  — степень обеспеченности листьев водой (величины, единица которых не указана, безразмерные),  $\mu_s$  — удельная скорость поглощения С ( $\text{кг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ) в условиях доступности воды,  $\beta_s$  — коэффициент перехода от массы листьев ( $\alpha_s B_s$ ) на их площадь ( $\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ ),  $\alpha_s$  — доля листьев в надземной биомассе  $B_s$ .

$$\omega = f(\eta_r \beta_r \alpha_r B_r / W \Phi), \quad (2)$$

где  $\eta_r$  — удельная скорость поглощения воды ( $\text{кг} \text{H}_2\text{O} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ),  $\beta_r$  — коэффициент перехода от массы корней на их площадь ( $\text{м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$ ),  $\alpha_r$  — доля активных, поглощающих корней от всей подземной биомассы растения  $B_r$ . Таким образом,  $H = \eta_r \beta_r \alpha_r B_r$  — количество воды, поглощен-

ной корнями растения в единицу времени, а необходимый для максимального фотосинтеза поток воды через листья  $W_{\Phi}$  ( $\text{кг H}_2\text{O} \cdot \text{с}^{-1}$ ) равен

$$W_{\Phi} = vB_s, \quad (3)$$

где  $v$  — необходимый для полного фотосинтеза расход воды на единицу массы листьев ( $\text{кг H}_2\text{O} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}$ ),  $w$  — функция соотношения имеющегося и необходимого для полного фотосинтеза потока воды через надземную часть. Величины  $\mu_s$ ,  $\beta_s$ ,  $\alpha_s$ ,  $\eta_r$ ,  $\beta_r$  и  $\alpha_r$  не постоянные коэффициенты, а функции, зависящие от очень многих параметров среды обитания и самого растения. Поскольку физиологические детали нас здесь не интересуют, образуем две новые обобщенные величины

$$s = \mu_s \beta_s \alpha_s, \quad (4)$$

$$r = \eta_r \beta_r \alpha_r, \quad (5)$$

где  $s$  можно интерпретировать как удельную скорость образования новой органической массы  $B$  ( $\text{кг} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}$ ) и  $r$  соответственно как удельную скорость поглощения воды ( $\text{кг H}_2\text{O} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}$ ). Естественно, что величины  $s$  и  $r$  являются функциями параметров среды и растения. Величины  $\alpha_s$ ,  $\alpha_r$ ,  $\beta_s$ ,  $\beta_r$ ,  $\mu_s$  и  $\eta_r$  имеют тенденцию уменьшаться с возрастом (с величиной организма) (Казарян, 1959).

Учитывая это возможное изменение, мы можем выразить  $s$  и  $r$  следующим образом (степенные функции не являются единственной возможностью и используются здесь по аналогии с выражениями удельного дыхания)

$$s = s_m (B_s^*)^{-\kappa_s}, \quad (6)$$

$$r = r_m (B_r^*)^{-\kappa_r}, \quad (7)$$

где  $s_m$  и  $r_m$  — максимальные удельные скорости образования новой массы и поглощения воды ( $\text{кг} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}$  и  $\text{кг H}_2\text{O} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}$  соответственно), а  $\kappa_s$  и  $\kappa_r$  — коэффициенты убывания указанных удельных скоростей по мере возрастания массы.

$$B_i^* = B_i / B_{0,i}, \quad i = s, r, \quad (8)$$

где  $B_{0,i}$  — начальная масса части  $i$ ,  $B_i \geq B_{0,i}$  (этим определены и начальные условия задачи  $B_i = B_{0,i}$  в момент времени  $t_0$ ).

Используя (6), можно переписать уравнение брутто-фотосинтеза

$$\Phi = \omega s_m B_{0,i} (B_s^*)^{1-\kappa_s}. \quad (9)$$

Величина  $\omega$  конкретизируется следующим образом

$$\omega = \begin{cases} 1, & \text{если } rB_r \geq vB_s, \\ rB_r / (vB_s), & \text{если } rB_r < vB_s. \end{cases} \quad (10)$$

Это значит, что при водном дефиците фотосинтез пропорционален относительной водоснабженности, а при избытке воды от нее не зависит. На уровне физиологических процессов величину  $\omega$  можно интерпретировать как относительную открытость устьиц или как соотношение действительной транспирации к максимальной.

Дыхание мы разделили на две части. Первая из них ( $R_{0,i}$ ) — т. н. дыхание на поддержание — пропорциональна биомассе соответственно над- и подземной частей

$$R_{0,i} = \xi_i B_i, \quad i = s, r, \quad (11)$$

где величины  $\zeta_i$  — затраты на единицу массы ( $\text{кг} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}$ ), а  $R_{0,s}$  и  $R_{0,r}$  — дыхание на поддержание соответственно над- и подземной частей ( $\text{кг} \cdot \text{с}^{-1}$ ). В общем  $\zeta_s$  и  $\zeta_r$  неодинаковы, хотя в некоторых условиях они могут быть и равными между собой. Характер этих величин во многом определяет поведение всей системы, поэтому рассмотрим их детальнее. Самый простой вариант, который в основном и используется, — считать их постоянными (Молдау, 1974; 1975 и др.), так как точный характер поведения этих величин неизвестен. Однако есть основание предполагать, что  $\zeta_i$  являются функциями состояния системы, в практике моделирования использована и эта возможность (Галицкий, Комаров, 1978) в виде  $\zeta_i = \tau(x)$ , где  $\tau(x)$  функция от  $x$ , которая растет с  $x$  медленнее, чем  $nx$ , где  $n$  постоянная. Этот вариант означает, что удельное дыхание уменьшается с ростом массы. У животных организмов такой эффект известен, для растений он отмечается редко. Мы используем самый простой общий вариант

$$\zeta_i = \zeta_{m,i} (B_i^*)^{-\gamma_i}, \quad i = s, r, \quad (12)$$

где  $\zeta_{m,i}$  — максимальное удельное дыхание ( $\text{кг} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}$ ),  $\gamma_i$  — коэффициент убывания дыхания по мере возрастания массы  $\gamma_i \in [0, 1]$ . Это дает следующие уравнения дыхания на поддержание

$$R_{0,s} = \zeta_{m,s} B_{0,s} (B_s^*)^{1-\gamma_s}, \quad (13)$$

$$R_{0,r} = \zeta_{m,r} B_{0,r} (B_r^*)^{1-\gamma_r}. \quad (14)$$

Другая часть затрат на дыхание связана с дыханием на рост. Поскольку эту величину, как правило, считают пропорциональной приросту, то проще всего выразить ее через коэффициенты эффективности роста  $g_s$  и  $g_r$ , т. е. доля  $(1-g_i, i=s, r)$  всех произведенных ассимилятов затрачивается для дыхания на рост

$$R_i = \dot{B}_i (1-g_i) / g_i, \quad i = s, r, \quad (15)$$

где  $R_i$  — интенсивность дыхания на рост, а  $\dot{B}_i$  — скорость роста части  $i$ .

Чтобы завершить систему уравнений модели, обозначим через  $e$  ту долю ассимилятов, которая используется в надземной части растений, через  $e_r$  долю, которая транспортируется в подземную часть, и через  $e_z$  ту долю, которая остается в фонде. Масса  $e_z \Phi$ , остающаяся в запасе, определяется как разница между входами и выходами фонда  $A$ . Чтобы сосредоточиться только на вопросе о взаимоотношении под- и надземных частей растения, будем считать запас ассимилятов неизменным, то есть рассмотрим положение стационарного роста. В таком случае в системе уравнений мы можем полностью избежать величины  $A$ , тогда

$$e_z = 0, \quad e_r = 1 - e. \quad (16)$$

Скорость прироста массы растения выражается следующим образом

$$\dot{B}_s = g_s (e \Phi - R_{0,s}), \quad (17)$$

$$\dot{B}_r = g_r ((1-e) \Phi - R_{0,r}). \quad (18)$$

Уравнения (17) и (18) вместе с (6) и (7), (9), (10), (13) и (14) составляют систему уравнений модели. Для полноты системы придется конкретизировать величину  $e$ .

Механизм распределения ассимилятов между над- и подземными

частями растений еще не совсем ясен. Разными авторами отмечены четыре более или менее самостоятельных способа распределения ассимилятов: 1) преимущественное использование ассимилятов в листьях, 2) конкурентное распределение, 3) распределение по требованиям, 4) распределение обратно пропорционально активности соответствующих органов. Первый из них значит, что все сахарады используются по мере возможности на месте их образования в листьях. Отдвигается и доходит до других частей растения, в том числе до корней, лишь оставшаяся часть. Мера использования ассимилятов в листьях определяет концентрация в листьях субстратов, поглощаемых корнями растения (в данной модели снабженность дерева водой). Второй способ предполагает, что обе части растения существуют относительно автономно и как будто конкурируют в борьбе за ассимиляты. При третьем способе главную роль отводят корням — их прирост определяется не доступностью ассимилятов, а способностью корней к их использованию, что, в свою очередь, определяет, сколько ассимилятов будет транспортировано в корни. Четвертый способ предполагает наличие в растении гипотетического механизма распределения, обеспечивающего оптимальное распределение ассимилятов обратно пропорционально физиологическим активностям частей растения. Все эти интерпретации имеют свои достоинства и существуют определенные биологические факты, говорящие в их пользу. С другой же стороны, ни одна из них не является исчерпывающей. А. Трoutон (Troughton, 1977), анализируя три первых способа основательно, отдал предпочтение первому из них, хотя, как уже сказано, этот вариант многого не объясняет. Но важно то, что первые три варианта распределения сводятся к оптимизации соотношения над- и подземных частей. Такая адаптация растений в природе объясняет причину того, что исследователи, исходящие из желаемого конечного результата (соответствия соотношения  $B_s/B_r$  условиям среды), придумывают «принципы оптимальности», позволяющие получить желаемый результат. Эти, удачные с точки зрения прикладного моделирования приемы не объясняют физиологического механизма регуляции. Один из таких способов распределения (четвертый из рассмотренных выше) предложен Р. Л. Давидсоном (Davidson, 1969), который предполагал наличие в листьях гипотетического механизма, обеспечивающего оптимальное распределение.

При анализе модели в качестве основного способа распределения ассимилятов, был использован первый, выражаемый математически следующим уравнением

$$e = \begin{cases} 1, & \text{если } c^{-1}rB_r \geq sB_s, \\ c^{-1}rB_r / (sB_s), & \text{если } c^{-1} \cdot r \cdot B_r < sB_s, \end{cases} \quad (19)$$

где  $c$  — содержание воды в тканях растения (кг  $H_2O$   $кг^{-1}$ ). (Учитывается лишь вода, связываемая в структурную массу, расход которой в среднем можно считать пропорциональным общей транспирации). Уравнение (19), аналогичное (10), показывает, что идущая в надземную часть растения доля ассимилятов ( $e$ ) равняется отношению связываемого в процессе роста с поглощенной водой количества ассимилятов ( $c^{-1}rB_r$ ) к произведенному в ходе фотосинтеза количеству ассимилятов ( $sB_s$ ). Если же это отношение больше единицы, то  $e=1$ , и все произведенные ассимиляты остаются в надземной части растения. Уравнение показывает, что максимально возможное количество ассимилятов используется в надземной части растения.

Для сравнения проводились расчеты с применением четвертого способа распределения ассимилятов, при которых вместо (19) использовалось уравнение

$$e = c^{-1}rB_r / (sB_s + c^{-1}rB_r), \quad (20)$$

где  $e$  равняется отношению связываемого поглощенной водой количества ассимилятов к сумме ассимилятов, связываемых водой, и образованных в ходе фотосинтеза. Уравнение не имеет физиологической интерпретации, поскольку в его основе лежит гипотеза о наличии в листьях механизма, задающего оптимальное распределение ассимилятов и распределяющего их обратно пропорционально физиологическим активностям частей растения. Уравнение проверялось здесь лишь как возможный простой вариант эмпирических моделей.

### Заключение

Таким образом, описана простая модель, созданная для анализа регуляции соотношения над- и подземной частей растения в зависимости от параметров среды. Основой модели являются два дифференциальных уравнения (17) и (18), к которым добавлены выражения для отдельных параметров (6), (7), (9), (10), (13), (14) и гипотетическая анализируемая связь (19) или заменяющее ее выражение (20). Анализ модели будет посвящена следующая статья.

### ЛИТЕРАТУРА

- Бихеле И., Молдау Х., Росс Ю. Субмодель распределения ассимилятов и роста растения при водном дефиците. Тарту, 1980.
- Галицкий В. В., Комаров А. С. Модель динамики биомассы дерева. Пушкино, 1978.
- Казарян В. О. Физиологические основы онтогенеза растений. Ереван, 1959.
- Куль К., Оя Т. Структура физиологических моделей роста деревьев. — Изв. АН ЭССР. Биол., 1984, 33, 33—40.
- Молдау Х. Влияние дефицита воды на прирост растения (математическая модель). — Изв. АН ЭССР. Биол., 1974, 23, 348—357.
- Молдау Х. Оптимальное распределение ассимилятов при дефиците воды (математическая модель). — Изв. АН ЭССР. Биол., 1975, 24, 3—9.
- Charles-Edwards, D. A. Shoot and root activities during steady state plant growth. — Ann. Bot., 1976, 40, 767—772.
- Davidson, R. L. Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some grasses and clover. — Ann. Bot., 1969, 33, 561—569.
- Samish, Y., Koller, D. Photorespiration in green plants during photosynthesis, estimated by use of isotopic CO<sub>2</sub>. — Plant Physiol., 1968, 43, 1129—1132.
- Thornley, J. H. M. Energy, respiration and growth in plants. — Ann. Bot., 1971, 35, 721—728.
- Thornley, J. H. M. A balanced quantitative model for root:shoot ratio in vegetative plants. — Ann. Bot., 1972, 36, 431—441.
- Thornley, J. H. M. Mathematical Models in Plant Physiology. London, 1976.
- Troughton, A. The rate of growth and partitioning of assimilates in young grass plants: a mathematical model. — Ann. Bot., 1977, 41, 553—565.

Институт зоологии и ботаники  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
25/IX 1984

Tõnu OJA

### TAIME KASVU LIHTNE KOHANEV MUDEL

#### 1. Mudeli kirjeldus

Modelleerimaks taime kasvu ja tema maapealsete ning maa-aluste osade massi suhet sõltuvalt keskkonnaparaametritest on koostatud kahest diferentsiaalvõrrandist (17) ja (18) ning parameetreid täpsustavatest seostest (6), (7), (9), (10), (13) ja (14) koosnev mudel, mis võimaldab analüüsida erinevaid assimilatsioonide jaotumist määravaid seoseid — (19), (20).

Tõnu OJA

### A SIMPLE ADAPTIVE MODEL OF PLANT GROWTH

#### 1. Description of the model

A model of two differential equations — (17) and (18) and of equations (6), (7), (9), (10), (13) and (14), expressing the dependence of the parameters on the environment, is described in the paper. The model is designed to simulate plant growth and assimilate allocation in dependence on the environment. This allows to investigate different allocation rules, such as (19), (20).