

УДК 63:53:53.072

*А.М. Польовий, д.г.н., проф.
Одеський державний екологічний університет*

МОДЕЛЮВАННЯ РОЗПОДІЛУ АСИМІЛЯТІВ У МОДЕЛЯХ ПРОДУЦІЙНОГО ПРОЦЕСУ РОСЛИН: ФУНКЦІОНАЛЬНИЙ ПІДХІД

Розглядаються різноманітні підходи до моделювання функціонального розподілу асимілятів при кількісному описі продукційного процесу рослин.

Ключові слова: пагін, корінь, вуглеводи, азот, біомаса, асиміляти, рослина, метамер, розподіл, ростові функції.

Вступ. У сучасних моделях продукційного процесу рослин для опису механізму розподілу асимілятів і росту існують два підходи. Перший підхід, заснований на емпіричних і напівімперичних співвідношеннях, детально розглянутий нами в роботі [1]. Другий підхід – функціональний – заснований на твердженні, що суха фітомаса у рослині існує в двох видах – у вигляді фонду "свіжих асимілятів", які складаються з вільних вуглеводів, та у вигляді структурної маси зі зв'язаних вуглеводів і більш складних біохімічних сполук. Ріст при цьому розглядається як збільшення згодом структурної фітомаси рослин.

Розгляду функціонального підходу для опису механізму розподілу асимілятів у моделях продукційного процесу і присвячена ця стаття.

В роботах Уайта [2], Брауера [3], а потім Девідсона [4] була сформульована гіпотеза про те, що між розмірами пагона і його активністю при постачанні вуглеводами, з одного боку, та розмірами кореня і його активністю при постачанні водою і мінеральними речовинами, з іншого боку, існує функціональна рівновага. Формально це виражається так

$$\begin{aligned} & (\text{маса пагона} \times \text{питома активність пагона}) \approx \\ & \approx (\text{маса кореня} \times \text{питома активність кореня}). \end{aligned} \quad (1)$$

Якщо маса пагона M_n , дійсна інтенсивність фотосинтезу у пагоні P_n , то питома активність пагона σ_n може бути знайдена за співвідношенням

$$\sigma_n = P_n / M_n. \quad (2)$$

Вимірюючи активність кореня в одиницях інтенсивності споживання азоту U_N , можна записати за аналогією

$$\sigma_k = U_N / M_k, \quad (3)$$

де M_k – маса кореня.

Співвідношення (1) справедливо тільки для рослин, які адаптувалися до навколишнього середовища. Якщо ж активність пагона чи кореня раптово змінюється в зв'язку зі зміною, наприклад, щільності світлового потоку, який падає на пагін, або

температури кореня, то залежність (1) втрачає силу. Функціональний підхід передбачає можливість ревізії згаданого рівняння, коли того вимагає специфіка розподілу заново синтезованої сухої речовини.

Ясно, що концепція функціонального балансу, покладена в основу співвідношення (1), підходить для будь-якого органа, функції якого впливають на життєздатність рослини.

Для вуглецю й азоту стосовно до розподілу сухої речовини в тій же системі пагін – корінь Рейнолд і Торнлі [5] запропонували наступне рівняння

$$\frac{\Delta M_n / M_n}{\Delta M_k / M_k} = K \left(\frac{N}{C} \right)^q, \quad (4)$$

де N і C – концентрація накопичених у клітинах рослин азоту і вуглецю відповідно; K – константа; q – параметр.

Використання залежності (4) у моделі росту стабілізує впливає на відношення корінь – пагін. Останнє, в свою чергу, залежить від числового значення відношення N/C і, отже, від активності, з якою пагін і корінь засвоюють ці речовини з навколишнього середовища. Параметр q означає чутливість відношення корінь – пагін до впливу факторів навколишнього середовища.

Функціональний підхід до розподілу сухої речовини в системі пагін – корінь розглядався також у роботах Чарльза-Едвардса [6] і Торнлі [7]. Його можна також розцінювати і як феноменологічний підхід, оскільки це вже крок вперед стосовно простого емпіризму, але ще і не опис механізму розподілу.

У роботі [8] сформульована нова концепція росту, згідно якої помітний внесок у ріст рослини вносять тільки процеси хімічних перетворень і пересування продуктів цих перетворень. Таким чином, характер росту залежить від процесів, завдяки яким здійснюється пересування речовин, і процесів, які сприяють використанню цих речовини в ході розвитку окремих органів рослини.

У двосубстратній (вуглець, азот) двокомпонентній (корінь, пагін) моделі [9] прийняте допущення, що

$$\text{швидкість використання вуглецевого субстрату} = k, C, N, \quad (5)$$

де k – постійний коефіцієнт; C і N – концентрація вуглеводів і азоту відповідно.

При засвоєнні цих речовин у рослинному матеріалі утвориться фракція Y_G , причому величина Y_G служить мірою ефективності перетворення вуглецевого субстрату в новий структурний матеріал. Якщо через λ позначити відношення кількості атомів азоту до кількості атомів вуглецю у структурному матеріалі рослини, то тоді

$$\text{швидкість використання азотного субстрату} = \lambda Y_G C N. \quad (6)$$

Потоки вуглецю T_C і азоту T_N між пагоном і коренем при цьому можуть бути записані у вигляді

$$T_C = \frac{\beta(C_s - C_r)}{r_C}, \quad (7)$$

$$T_N = \frac{\beta(N_r - N_s)}{r_N}, \quad (8)$$

де β – масштабний коефіцієнт; r_C і r_N – показники опору руху вуглецю й азоту відповідно; r – корінь; s – пагін.

Допускається, крім того, що валові швидкості засвоєння вуглецю P_g і азоту U_N пропорційні масі сухої речовини у пагоні $W_{G,s}$ і у корені $W_{G,r}$. Подвійна індексація показує, що $W_{G,s}$ відноситься до структурного компонента маси сухої речовини у пагоні, а $W_{G,r}$ – до запасного компонента маси сухої речовини у корені. Коефіцієнти пропорційності k_C і k_N визначаються із співвідношень

$$P_g = k_C W_{G,s} \quad \text{і} \quad U_N = k_N W_{G,r}. \quad (9)$$

Функція утилізації вуглецевого субстрату (5) являє собою найпростіше з можливих допущень про характер процесу. Двосубстратна функція швидкості використання вуглеводів може бути записана в більш загальному вигляді

$$U_C = \frac{k'CN}{1 + C/K_C + N/K_N + CN/K_{CN}}, \quad (10)$$

де k' , K_C , K_N , і K_{CN} – константи.

Якщо названі параметри мають різні числові значення для пагона і кореня, то це означає, що пагону або кореню віддана перевага стосовно ефекту розподілу, який у виразах (7) і (8) цілком визначається величинами опорів пересування.

М.О. Строганова [10] запропонувала проводити розподіл асимілятів за метаболічним градієнтом, який створюється структурним обміном речовин. Під структурним обміном речовин припускається обмін речовин у тканинах, які ростуть, тому що «ріст – це новоутворення елементів структури». Метаболічний градієнт створюється в системі «донор (функціонуюча тканина – джерело асимілятів) – акцептор (тканина, яка росте – споживач асимілятів)» (source-sink) за рахунок запиту (потреби) з боку споживаючої тканини. Таким чином, моделювання розподілу асимілятів при такому підході – це фактично моделювання донор-акцепторних взаємин між тканинами (і органами) в процесі росту рослини, тобто взаємин у системі «джерело – споживач».

Метаболічний градієнт вводиться як співвідношення між основними компонентами структур: вуглецем, азотом і фосфором. Відомо, що співвідношення C/N змінюється в ході розвитку органа, а в органах, які закінчили ріст, воно підтримується на постійному, досягнутому до моменту завершення росту, рівні. З огляду на те, що фосфор входить до складу найважливіших компонентів рослин, таких як нуклеїнові кислоти і фосфорильовані нуклеотиди (в останніх акумулюється енергія, необхідна для росту), то в модель вводиться співвідношення N/P , що в процесі росту органа аналогічне співвідношенню C/N . Введення цих характеристик дозволяє врахувати не тільки розподіл найважливіших елементів у системі «зріла, функціонуюча тканина – зростаюча тканина», але і різний ступінь «запиту» з боку органів, які знаходяться в даний момент на різних фазах росту.

Як правило, у будь-який момент періоду вегетації у рослині є декілька атрагуючих центрів, які орієнтують на себе потік асимілятів. Розподільна функція C/N розраховується як функція суми ефективних температур і концентрації азотного і вуглецевого пулів і задається таким рівнянням

$$\frac{d\gamma_i}{dt} = \frac{\gamma_{i_{mat}} - \gamma_i^0}{\Sigma T_i} T_A, \quad (11)$$

де γ_i – відношення C/N для i -го органа; $\gamma_{i_{mat}}$ – відношення C/N для i -го органа, який закінчив ріст; γ_i^0 – початкове значення C/N для i -го органа; ΣT_i – тривалість росту i -го органа відповідно сумі ефективних температур.

Значення $\gamma_{i_{mat}}$ визначається збалансованістю азотного і вуглецевого живлення. При надлишку азоту це значення – найменше, при нестатку азоту – найбільше.

Зміна максимального і мінімального, а також середнього, досягнутого при збалансованому вуглецевому живленні, значення γ_i визначається за співвідношеннями:

$$\frac{d\gamma_i^{\max}}{dt} = \frac{\gamma_{i_{mat}}^{\max} - \gamma_i^0}{\Sigma T_i} T_A, \quad (12)$$

$$\frac{d\gamma_i^{\min}}{dt} = \frac{\gamma_{i_{mat}}^{\min} - \gamma_i^0}{\Sigma T_i} T_A, \quad (13)$$

$$\frac{d\gamma_i^{\text{mid}}}{dt} = \frac{d\gamma_{i_{mat}}^{\text{mid}} - \gamma_i^0}{\Sigma T_i} T_A, \quad (14)$$

де γ_i^{\max} і γ_i^{\min} – максимальне і мінімальне значення γ_i для органа, який росте;

$\gamma_{i_{mat}}^{\max}$ і $\gamma_{i_{mat}}^{\min}$ – максимально і мінімально можливе значення γ_i , для органа, який

закінчив ріст; γ_i^{mid} – значення для органа, який росте, при збалансованому азотному і вуглецевому живленні; $\gamma_{i_{mat}}^{\text{mid}}$ – значення для органа, який закінчив ріст, при збалансованому живленні.

Розподіл азоту між надземними органами, які ростуть, моделюється в роботі [10], виходячи з потреби цих органів в азоті. Параметр, який визначає потребу органа в азоті, змінюється в залежності від фази його розвитку: від максимального значення на початок росту до мінімуму при закінченні росту.

$$K_{N_i}^n = K_{N_i}^{n \max} - \frac{K_{N_i}^{n \max} - K_{N_i}^{n \min}}{\Sigma T_i} \Sigma T, \quad (15)$$

де $K_{N_i}^n$ -параметр, який характеризує потребу в азоті i -го органа, який росте; $K_{N_i}^{n \max}$ –

параметр, який характеризує потребу в азоті i -го органа на початок росту; $K_{N_i}^{n \min}$ –

параметр, який характеризує потребу в азоті i -го органа при закінченні росту; ΣT – сума ефективних температур.

У феноменологічній двофондовій моделі морфогенезу і продуктивності ярої пшениці О.Д. Сиротенко [11] розглядається, що посів складається з n однакових (середніх) рослин, де n – кількість рослин на одиниці площі посіву. Кожна рослина

протягом життєвого циклу проходить ряд якісно різних етапів розвитку, зовнішнім виглядом яких служить послідовна поява вегетативних, а потім і генеративних органів. В зв'язку з цим опис процесу розвитку – це, власне кажучи, моделювання розвитку і росту кожного окремого органа – фітомера, виходячи зі стану рослини й умов зовнішнього середовища. Аналіз морфологічних змін ярої пшениці показує, що кількість фітомерів однієї рослини досить велика, але в той же час це кінцева кількість, а головне, вони можуть бути згруповані у відносно невелику кількість класів, які складаються з однойменних фітомерів. Усього для ярої пшениці виділено дев'ять класів фітомерів: зернівка, паросток, головний корінь, первинні пари коренів, вторинні пари коренів, листя, стебла, колосся, зерна. Фітомери, які входять в один клас, однотипні з погляду правил появи і подальшого росту. Це дає можливість у моделі описувати ріст кожного фітомера.

При моделюванні прийнята концепція фондів, тобто прийнято, що усі фітомери рослини складаються з структурної маси і фондів, а ріст фітомера – це зміна його структурної маси, яка створюється за рахунок фондів. Модель двофондова, тобто розглядаються фонди азоту і вуглеводів.

При цьому зроблені наступні припущення:

– протягом усього періоду вегетації є один, загальний для всієї рослини, фонд азоту.

– уявлення про фонд вуглеводів розрізняються для вегетативного і репродуктивного періодів розвитку. Для вегетативного періоду постулюється єдиний загальний фонд. Для репродуктивного періоду, крім загального фонду вуглеводів, для кожного k -го пагона в момент колосіння виділяються два індивідуальних фонди (фонд пагона і фонд колоса).

Зміна вмісту вільного азоту у рослині N визначається поглинанням азоту коренями рослини P , надходженням азоту в результаті розпаду раніше створених структурних тканин Q і витратою його на ріст – утворення нової структурної тканини G

$$N = \sum_{S_P} P_{S_P} + \gamma_N \sum_{S_\Sigma} Q_{S_\Sigma} - \gamma_N \sum_{S_\Sigma} G_{S_\Sigma} , \quad (16)$$

де γ_N – частка азоту у структурній речовині рослин; S_Σ і S_P – множина усіх існуючих і поглинаючих азот фітомерів відповідно.

На початковий момент часу (на кінець набрякання насіння) $N^0 = v_0 m_0$. Тут v_0 – кількість вільного азоту на одиницю сухої маси набряклого насіння; m_0 – початкова суха маса зернівки.

В період вегетативного росту швидкість зміни фонду вуглеводів C залежить від швидкостей фотосинтезу F , росту структурної тканини G , розпаду структурних тканин Q і витрат на дихання підтримки

$$C = \varepsilon \sum_{S_F} F_{S_F} - \frac{\gamma_c}{\gamma_G} \sum_{S_\Sigma} G_{S_\Sigma} + \gamma_Q \gamma_c \sum_{S_\Sigma} Q_{S_\Sigma} - \gamma_c R_0 \sum_S \varphi_Q m_{S_\Sigma} , \quad (17)$$

де ε – коефіцієнт газообміну; γ_c – константа для переходу від структурної речовини до CH_2O ; γ_G – коефіцієнт, який враховує витрати на дихання росту; γ_Q – коефіцієнт для врахування ефективності перетворення структурної речовини у фонди; R_0 – константа для розрахунку дихання підтримки; φ_Q – температурна функція дихання підтримки і розпаду; m – структурна маса фітомера; S_F – множина усіх фотосинтезуючих фітомерів.

На момент закінчення набрякання насіння $C^0 = \mu_0 t_0$, де μ_0 – кількість вуглеводів на одиницю сухої маси набряклого насіння.

Нами [12] в основу моделювання морфогенезу пагонів злаків покладена існуюча у злаків висока специфічність і одноманітність формування й будівлі вегетативної і репродуктивної сфери.

Формування пагона у злаків йде шляхом послідовного вичленювання на конусі наростання повторюваних метамерних утворень пагона – вузла з зачатком листка і міжвузля, бруньки і придаткових коренів. Ці метамерні утворення, які періодично вичленюються, являють собою одиниці росту – фітомери. За рахунок самостійного автономного росту фітомерів здійснюється загальний «суглобистий» або «ярусний» ріст пагонів злаків.

При моделюванні формування вегетативної і репродуктивної сфери злаків розглядається нами, як обумовлений ендогенними й екзогенними факторами процес поновлення ростових процесів насіння (проростання), розгортання зародкових фітомерів, їхнього самостійного росту і розвитку, функціонування послідовності фітомерів у їх складному корелятивному зв'язку (рис. 1).

Функціональна діяльність фітомера, яка складається із вузла з міжвузля, листком, брунькою і придатковими коренями, розглядається як функціонування елементарної одиниці росту і розвитку злаків.

Загальна кількість фітомерів пагона злакових складається з зародкових фітомерів і тих, які знову сформувалися. Ця величина порівняно постійна для даного виду, підвиду, сорту. Послідовні фітомери, які складають пагін змінюються закономірно, відповідно до внутрішнього ритму розвитку пагона і під впливом зовнішніх факторів. Після закладення цілком визначеної кількості фітомерів у злакових настає закладення суцвіття.

Швидкість закладення нових фітомерів (темп формообразуючої діяльності конуса наростання) визначається тривалістю пластохронів. Пластохрон являється зручною і найбільш прийнятною часовою одиницею внутрішнього ритму розвитку пагона.

Концепція розподілу асимілятів за потребою передбачає врахування потреби тканин, які ростуть за рахунок ділення або розтягання члеників фітомера і на цій основі – врахування потреби усього фітомера. Під потребою нами припускається запит меристем, які активно ростуть, і зони розтягання на одержання азоту і вуглеводів у кількостях, що забезпечують найбільш інтенсивне протікання процесів ділення і розтягання клітин при певних умовах навколишнього середовища. Таким чином, безпосередньо оцінюється запит на асиміляти в період росту діленням і в період росту розтягання окремих члеників та фітомера в цілому. Закономірності, які визначають процеси росту метамерів рослини, визначають закономірності організації загального метаболізму рослини.

Ріст органа рослини визначається співвідношенням інтенсивності ділення клітин і їхнього розтягання [13, 14]. Ріст може здійснюватися тільки за рахунок збільшення кількості клітин, або тільки за рахунок розтягання, або ж за рахунок обох процесів, співвідношення яких може відрізнятися в органах, які ростуть, на різних етапах їхнього розвитку.

На основі закономірностей транспорту асимілятів у рослині [15] визначимо потреби фітомера в асимілятах і елементах мінерального живлення. Припустимо, що кількість меристемних клітин у кожному з розглянутих органів пропорційне їхній загальній біомасі і відповідно вмісту в них азоту і вуглеводів.

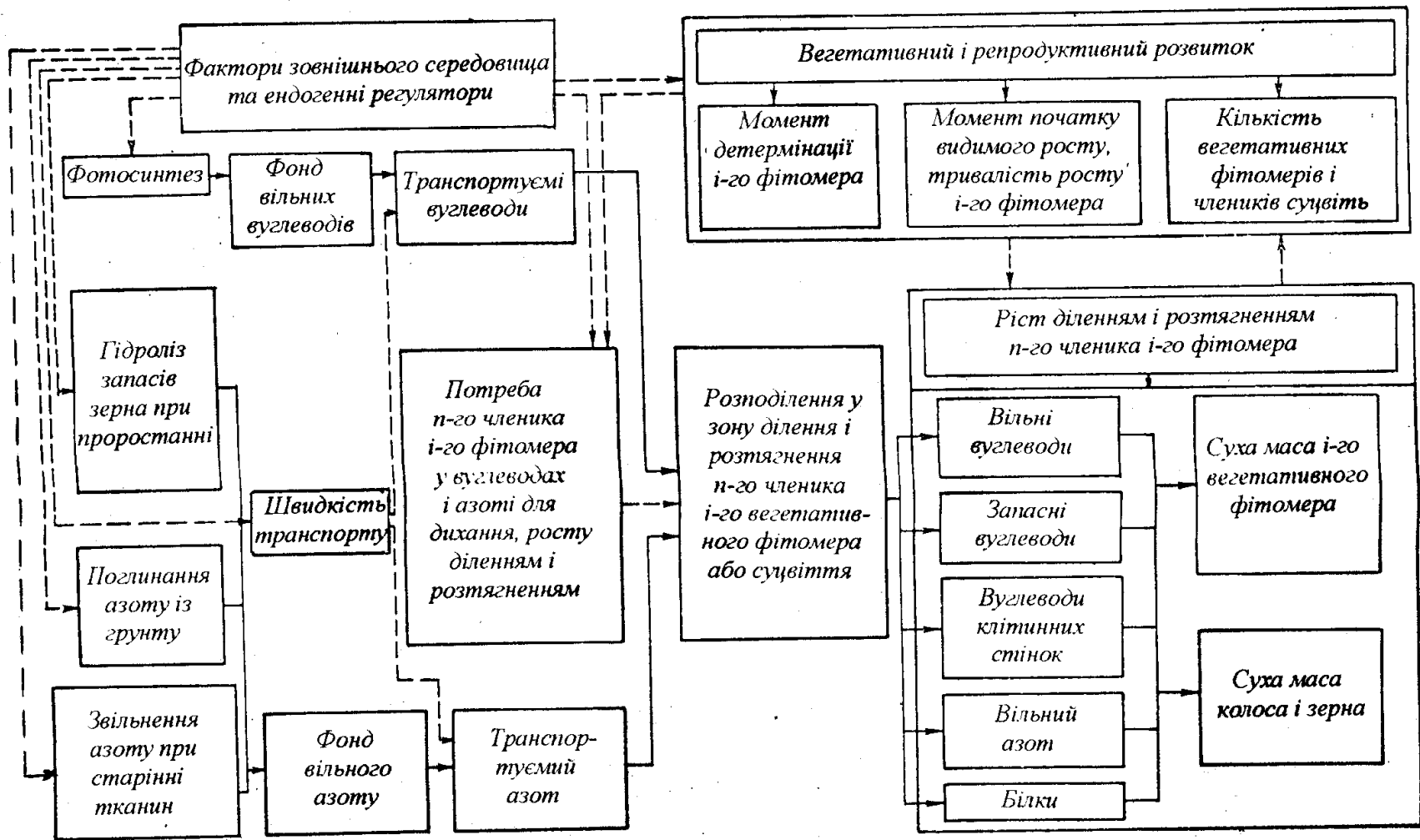


Рис. 1. Блок-схема моделі росту, розвитку і формування продуктивності злаків

Тоді, мінімальною необхідною кількістю азоту $N_{номр.1}$ і вуглеводів $C_{номр.1}$ для росту органів буде та кількість, яка забезпечить інтенсивне протікання процесу ділення клітин. Кількість вуглеводів і азоту, необхідна для відтворення клітин, буде пропорційна вихідній кількості азоту і вуглеводів у меристемі органа, який росте, а також потенційній інтенсивності ділення клітин. Природно, що остання регулюється умовами зовнішнього середовища.

Перший рівень потреби в азоті і вуглеводах для росту діленням n -го члена фітомера запишемо у вигляді таких рівнянь

$$\frac{dC_{номр.1}^n}{dt} = \left(\frac{dC_{св}^{n(s)}}{dt} + \frac{dC_{зан}^{n(s)}}{dt} + \frac{dC_{клет}^{n(s)}}{dt} \right) \gamma_{\partial}^n K_{\partial}^n(T); \quad (18)$$

$$\frac{dN_{номр.1}^n}{dt} = \left(\frac{dN_{св}^{n(s)}}{dt} + \frac{dN_{зан}^{n(s)}}{dt} \right) \gamma_{\partial}^n K_{\partial}^n(T), \quad (19)$$

$n = 0, 1, 2, \dots, 9,$

де $dC_{номр.1}^n/dt$ – кількість вуглеводів, необхідна для росту діленням n -го члена фітомера; $dC_{св}^{n(s)}/dt$ – кількість вільних вуглеводів; $dC_{зан}^{n(s)}/dt$ – швидкість синтезу запасних вуглеводів; $dC_{клет}^{n(s)}/dt$ – швидкість синтезу речовин клітинних стінок; $dN_{номр.1}^n/dt$ – кількість азоту, необхідна для росту діленням n -го члена фітомера; $dN_{св}^{n(s)}/dt$ – кількість вільного азоту; $dN_{зан}^{n(s)}/dt$ – швидкість синтезу білків; γ_{∂}^n – потенційна інтенсивність ділення клітин меристемами n -го члена фітомера; $K_{\partial}^n(T)$ – функція впливу температури зовнішнього середовища на швидкість ділення клітин; n – номер члена фітомера: 0 – колеоптиле (кол); 1 – листкова пластинка (л.п.); 2 – листкова піхва (л.п.); 3 – міжвузля (м.в.); 4 – зародкові корені (з.к.); 5 – бокова брунька (б.б.); 6 – вузлові корені (в.к); 7 – сегмент (сегм); 8 – квітковий горбик (кв.г.); 9 – конус наростання (к.н.); 5 – меристема (мер).

Будемо розглядати чотири групи фітомерів, які включають n -і членики фітомерів:

I група – зародкові фітомери, які складаються з листка (листова пластинка і листкова піхва), укороченого міжвузля, зародкових коренів, бокової бруньки і бокових коренів, $n = 1, 2, \dots, 6$;

II група – знову детерміновані вегетативні фітомери, які включають листок і міжвузля, $n = 1, 2, 3$;

III група – конус наростання вегетативного пагона, $n = 9$;

IV група – верхівковий фітомер – суцвіття, яке складається з конусів наростання другого порядку і квіткових горбиків, $n = 7, 8$.

Мінімальна потреба в азоті і вуглеводах n -го фітомера, який відноситься до кожної з чотирьох груп, визначається як сума потреб члеників фітомера

$$\frac{dC_{Q_{nomp1}}^i}{dt} = \sum_n \frac{dC_{nomp1}^n}{dt}; \quad (20)$$

$$\frac{dN_{Q_{nomp1}}^i}{dt} = \sum_n \frac{dN_{nomp1}^n}{dt}; \quad (21)$$

$\in = \text{I, II, III, IV,}$

де $dC_{Q_{nomp1}}^i / dt$ – кількість вуглеводів, необхідна для росту діленням i -го фітомера;

$dN_{Q_{nomp1}}^i / dt$ – кількість азоту, необхідна для росту діленням i -го фітомера; Q – номер групи фітомерів.

Другий рівень потреби в азоті і вуглеводах для росту розтяганням клітин, які закінчили ділення, ми розглядаємо як ту кількість азоту і вуглеводів, що може забезпечити високу інтенсивність процесу розтягання клітин при певних умовах навколишнього середовища. Якщо запит з боку споживаючих тканин при такому рівні забезпеченості азотом і вуглеводами задовольняється цілком, то створюються оптимальні умови для росту розтяганням. Імовірно, такий рівень потреби можна вважати максимальною потребою в азоті і вуглеводах тканин, які ростуть.

У зв'язку з тим, що в надземних члеників фітомера тривалий час ділення і розтягання клітин йдуть одночасно, потреба в азоті і вуглеводах для росту розтяганням пропорційна кількості азоту і вуглеводів усіх клітин, які закінчили ділення, і потенційній швидкості розтягання клітин з урахуванням впливу умов навколишнього середовища. Другий (максимальний) рівень потреби в азоті і вуглеводах надземних члеників фітомера можна визначити за допомогою виразів

$$\frac{dC_{nomp2}^n}{dt} = \left(C_{cv}^{n(s)} + C_{zan}^{n(s)} + C_{клет}^{n(s)} \right) \gamma_p^n K_p^n(T^n) K_p^n(\psi^n), \quad (22)$$

$$\frac{dN_{nomp2}^n}{dt} = \left(N_{cv}^{n(s)} + N_{zan}^{n(s)} \right) \gamma_p^n K_p^n(T^n) K_p^n(\psi^n), \quad (23)$$

$n = 1, 2, 3, 5, 7, 8;$ $s \in \text{мер, розт,}$

де dC_{nomp2}^n / dt – кількість вуглеводів, необхідне для росту розтяганням n -го членика фітомера; dN_{nomp2}^n / dt – кількість азоту, необхідне для росту розтяганням n -го членика фітомера; γ_p^n – потенційна відносна швидкість розтягання всіх клітин, які закінчили ділення n -го членика фітомера; $K_p^n(T^n)$ – функція впливу температури рослини на швидкість росту розтяганням; $K_p^n(\psi^n)$ – функція впливу водного потенціалу рослини на швидкість росту; мер. – тканини меристем; розт. – тканини, які ростуть розтяганням.

Другий (максимальний) рівень потреби в азоті і вуглеводах i -го фітомера може бути визначений як сума потреб n -х члеників фітомера. При цьому також розглядається чотири згадані вище групи фітомерів.

Максимальний рівень потреби визначається за допомогою виразів

$$\frac{dC_{Q_{nomp2}}^i}{dt} = \sum_n \frac{dC_{nomp2}^n}{dt}; \quad (24)$$

$$\frac{dN_{Q_{nomp2}}^i}{dt} = \sum_n \frac{dN_{nomp2}^n}{dt}, \quad (25)$$

де $dC_{Q_{nomp2}}^i / dt$ – кількість вуглеводів, необхідна для росту розтягненням i -го фітомера; $dN_{Q_{nomp2}}^i$ – кількість азоту, необхідна для росту розтягненням i -го фітомера.

Транспорт вуглеводів і амінокислот до споживаючих зон росту регулюється запитом з боку споживаючих тканин. Відносна величина такого запиту буде неоднакова внаслідок того, що він складається із сполучення запитів на процес ділення і процес розтягання клітин. У кожній групі фітомерів ці процеси йдуть по-різному.

Взаємодії між виробляючими і споживаючими тканинами розглядаються нами на двох рівнях: на рівні фітомера і на рівні члеників фітомера. Функціональну діяльність фітомера, що складається в залежності від типу фітомера з певного набору його члеників, розглядаємо як функціонування елементарної одиниці росту злаків.

Розглянемо розподіл вільних вуглеводів і азоту на рівні фітомера. Між споживаючими тканинами розподіл йде в два етапи.

На першому етапі розподіл вільних вуглеводів і азоту йде за запитом першого рівня потреби фітомерів, які ростуть за допомогою функції розподілу, що вводиться нами, для росту діленням. Функція характеризує частку потреби i -го фітомера в азоті і вуглеводах у сумарній потребі усіх фітомерів, які ростуть діленням. Ця функція знаходиться за співвідношеннями

$$\beta_{Q_C}^i = \frac{dC_{Q_{nomp1}}^i}{dt} / \sum_i \frac{dC_{Q_{nomp1}}^i}{dt}; \quad (26)$$

$$\beta_{Q_N}^i = \frac{dN_{Q_{nomp1}}^i}{dt} / \sum_i \frac{dN_{Q_{nomp1}}^i}{dt}, \quad (27)$$

де $\beta_{Q_C}^i$ – функція надходження вуглеводів у i -й фітомер для росту діленням; $\beta_{Q_N}^i$ – функція надходження азоту в i -й фітомер для росту діленням. Назвемо ці функції *функціями росту діленням i -го фітомера*.

Другий етап розподілу вільних вуглеводів і вільного азоту на рівні фітомера реалізується з урахуванням запитів другого рівня потреби фітомерів, які ростуть. Сигналом до «запуску» цього етапу служить виникнення ситуації, коли сумарна кількість вільних вуглеводів і вільного азоту в рослині перевищує сумарний перший рівень потреби фітомерів, які ростуть, в вуглеводах і азоті.

Розподіл проводиться з врахуванням першого (для росту діленням) і другого (для росту розтяганням) рівнів потреби в вуглеводах і азоті. Розглядаються сполучення

і співвідношення обох запитів меристем, які ростуть, i -го фітомера і відповідно до цього дві фази розподілу.

У першій фазі розподіл йде на першому рівні потреби. В зв'язку з цим кількість вільних вуглеводів і азоту, що транспортується в споживаючі тканини i -го фітомера і необхідне для росту діленням, буде дорівнювати мінімальній потребі цього фітомера.

Друга фаза включає розподіл за запитом тканин, які ростуть, другого рівня потреби. При цьому, залишок вільних вуглеводів і вільного азоту у рослині після задоволення запитів першого рівня потреби буде розподілятися в i -й фітомер для росту розтяганням. Цей розподіл проводиться за допомогою функції розподілу, яка характеризує частку потреби i -го фітомера у вуглеводах і азоті в сумарній потребі всіх фітомерів, які ростуть, для росту розтяганням. Функції розподілу вуглеводів і азоту для росту i -го фітомера розтяганням знаходяться за рівняннями

$$V_{Q_C}^i = \frac{dC_{Q_{nomp2}}^i}{dt} / \sum_i \frac{dC_{Q_{nomp2}}^i}{dt}; \quad (28)$$

$$V_{Q_N}^i = \frac{dN_{Q_{nomp2}}^i}{dt} / \sum_i \frac{dN_{Q_{nomp2}}^i}{dt}, \quad (29)$$

де $V_{Q_C}^i$ – функція надходження вуглеводів у i -й фітомер для росту розтяганням;

$V_{Q_N}^i$ – функція надходження азоту у i -й фітомер для росту розтяганням. Назвемо ці функції *функціями росту розтяганням i -го фітомера*.

Висновки. Таким чином, нами моделюється формування пагона у злаків, яке йде шляхом послідовного вичленювання на конусі наростання повторюваних метамерних утворень пагона – вузла з зачатком листка і міжвузлям, бруньки і придаткових коренів. Розглядається, що йі метамерні утворення, які періодично вичленюються, являють собою одиниці росту – фітомери. За рахунок самостійного автономного росту фітомерів здійснюється загальний «ярусний» ріст пагонів злаків.

Процес формування вегетативної і репродуктивної сфери злаків розглядається нами, як обумовлений ендегенними й екзогенними факторами процес поновлення ростових процесів насіння (проростання), розгортання зародкових фітомерів, їхнього самостійного росту і розвитку, функціонування послідовності фітомерів у їх складному корелятивному зв'язку. Функціональна діяльність фітомера, яка складається із вузла з міжвузлям, листком, брунькою і придатковими коренями, розглядається як функціонування елементарної одиниці росту і розвитку злаків. Ріст органа рослини моделюється як співвідношення інтенсивності ділення клітин і їхнього розтягання

Моделювання розподілу продуктів фотосинтезу й елементів мінерального живлення у рослині розглядається на двох рівнях – рівні фітомерів і рівні члеників фітомера. Розподіл вільних вуглеводів і азоту у рослині відбувається з відповідністю потребі, що змінюється в онтогенезі, його тканин, які ростуть, у пластичних матеріалах і елементах мінерального живлення. Відповідно до "суворого закону" розподілу асимілятів між дорослими листками, асиміляти не транспортуються в листки, які закінчили ріст. Споживаючі тканини орієнтують на себе транспорт вуглеводів і азоту шляхом наявності "запиту" – потреби в вуглеводах і азоті для росту діленням і розтяганням.

Список літератури

1. Польовий А.М. Моделювання розподілу асимілятів у моделях продукційного процесу рослин: емпіричний та напівемпіричний підхід //Вісник Одеського державного екологічного університету. – 2006. – Вип. 2. – С.75-87
2. White H.L. The interaction of factors in the growth of Lemna. XII. The interaction of nitrogen and light intensity in relation to root length. – Annals of Botany, 1937. – № 1. – P. 649-654.
3. Brouwer R. Distribution of dry matter in the plant. – Netherlands Journal of Agriculture Science, 1962. – № 10. – P. 361-376.
4. Davidson R.L. Effect of root leaf temperature differentials on root – shoot ratios in some pasture grasses and clover. – Annals of Botany, 1969. – № 33. – P. 561-569.
5. Reunold J.E., Thornley J.H.M. A shoot: root partitioning model. – Annals of Botany, 1982. – № 49. – P. 585-597.
6. Charles-Edwards D.A. Shoot and root activities during steady – state plant growth. - Annals of Botany, 1978. – № 40. – P. 767-772.
7. Thornley J.H.M. Root: shoot interactions. – Symposium of the Society for Experimental Biology, 1977. – №31. – P.367-389.
8. Thornley J.H.M. A balanced quantitative model for root: shoot ratios in vegetative plants.. – Annals of Botany, 1972. – № 36. – P. 431-441.
9. Cooper A.J., Thornley J.H.M. Response of dry matter partitioning, growth and carbon, and nitrogen levels in the tomato plant to changes in root temperature: experiment and theory. – Annals of Botany, 1976. – № 40. – P. 1139-1152.
10. Строганова М.А. Математическое моделирование формирования качества урожая. –Л.: Гидрометеиздат, 1986. – 151 с.
11. Сиротенко О.Д., Абашина Е.В., Добрачев Ю.П. Двухфундовая феноменологическая модель морфогенеза и продуктивности яровой пшеницы //Труды ВНИИСХМ, 1985. – Вып.10. – С. 26-42.
12. Полевой А.Н. Прикладное моделирование и прогнозирование продуктивности посевов. – Л.: Гидрометеиздат, 1988. – 319 с.
13. Иванов В.Б. Клеточные основы роста растений. – М.: Наука, 1974. – 223 с.
14. Обручева Н.В. Физиология растущих клеток корня.– М.: Наука, 1965. – 111 с.
15. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. – М.: Наука, 1976. – 646 с.

Моделирование распределения ассимилятов в моделях продукционного процесса растений: функциональный подход. Полевой А.Н.

Рассматриваются различные подходы к моделированию функционального распределения ассимилятов при количественном описании продукционного процесса растений.

Ключевые слова: побег, корень, углеводы, азот, биомасса, ассимиляты, растение, метамер, распределение, ростовые функции.

Simulation of distribution assimilates in models of the production process of plants: the functional approach. Polevoj A.N.

Various functional approaches to modeling distribution assimilates are considered at the quantitative description production process of plants.

Key words: shoot, root, carbohydrates, nitrogen, biomass, assimilates, plant, metameasures, distribution, growth functions.