

УДК 630: 551.5: 581.14

А. М. Польовий, д.г.н., проф.

Одеський державний екологічний університет

МАТЕМАТИЧНЕ МОДЕЛЮВАННЯ ВЕГЕТАТИВНОГО ТА РЕПРОДУКТИВНОГО РОЗВИТКУ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР

Розвиток рослини розглядається як процес реалізації запрограмованих у геномі змін функціональної і морфогенетичної діяльності. Розвиток детермінується умовами навколишнього середовища.

***Ключові слова:** пагін, ріст, конус наростання, фітомер, листя, корені, фотосинтез, асиміляти, біомаса.*

Вступ. Закладка й формування вегетативної та репродуктивної сфери пагона визначаються генотипом і впливом факторів зовнішнього середовища. Моделювання вегетативного та репродуктивного розвитку рослин є найменш розробленою проблемою математичного моделювання процесів життєдіяльності рослин.

У дослідженнях з цієї проблеми виділяються три основних напрямки.

1. Створення математичних моделей переключення розвитку з вегетативного розвитку на репродуктивний. При цьому, перехід конуса наростання від вегетативного до репродуктивного росту пов'язується з критичним рівнем ферментів вегетативного росту і ферментів цвітіння [16], досягненням критичного розміру конуса наростання [10, 17], переключенням з вегетативного на репродуктивний розвиток при взаємодії деякого ендogenous метаболіту і зовнішнього фактора [11].

2. Дослідження, пов'язані з моделюванням органогенезу. На рівні клітини [16, 18] розглядається: ділення, розтягнення, вегетативний ріст і старіння рослини. У дослідженнях [3] запропонована модель росту фітомера як елемента морфологічної структури злакових, що описує збільшення довжини фітомера як динаміку розмірів клітин і кількості клітин диференційованої частини фітомера. У рамках розвитку цих досліджень [2] запропоновано математичний апарат для опису впливу первинних механізмів органогенезу на динаміку формування метамерів, в цілому рослини і морфологічної структури популяції.

3. Спроба описати процеси розвитку з урахуванням впливу ендogenous і екзогенних факторів. Швидкість куціння ячменю розглядається як функція температури і забезпеченості азотом і вуглеводами [14]. Новоутворення пагонів визначається рівнем доступних асимілятів [12]. Кількість зерен у колосі озимої пшениці розглядається як функція сухої надземної біомаси рослин [15]. Елементи продуктивності колоса (кількість колосся, колосків і зерен) описуються в залежності від кількості доступних вуглеводів [13]. Запропоновано модель продукційного процесу зернових культур із включенням опису елементів органогенезу, дається оцінка динаміки формування структурних елементів урожаю (формування пагонів, утворення зав'язей, наливу зерна) в залежності від основних факторів навколишнього середовища [1].

У дослідженнях [8] представлена модель, яка реалізує принцип індивідуального росту кожного фітомера. Варто відзначити, що поняття "фітомер", яке використовується в цій моделі, не збігається з прийнятим у фітоморфології (повторюваний елемент структури рослини). Під "фітомером" авторами [8] розуміється клас однойменних органів. Для ярової пшениці виділено дев'ять класів фітомерів: зернівка, паросток, головний корінь, первинні пари коренів, вторинні пари коренів,

листя, стебла, колоски, зерна. Процеси морфогенезу описані в залежності від внутрішнього стану рослини, який характеризується функцією забезпеченості ростових процесів субстратами – рухливими вуглеводами й азотом. Особлива увага приділяється моделюванню зв'язку між умовами навколишнього середовища та процесами росту й органогенезу.

Матеріали і методи дослідження. Моделювання розвитку рослин представляє значний теоретичний і практичний інтерес. Динамічні моделі розвитку сільськогосподарських культур на рівні всієї рослини дотепер не розроблялися. Метою цього дослідження є розробка математичної моделі вегетативного та репродуктивного розвитку сільськогосподарських культур.

Концепція, використана при моделюванні розвитку, розроблена на основі досліджень, викладених у [4, 6, 7, 9]. Розвиток вищої рослини розглядається авторами як процес реалізації запрограмованих у геномі змін функціональної і формотвірної діяльності. Розвиток детермінується умовами зовнішнього середовища. Визначальними умовами в розвитку всієї рослини є:

- органотвірна діяльність верхівки пагона в цілому, а також вегетативного і репродуктивного конуса наростання та якісна зміна органотвірної діяльності конуса при переході до репродуктивного розвитку;
- розвиток окремих органів з моменту їхнього виникнення до відмирання;
- корелятивні відношення між окремими органами, які розвиваються, а також між органами і верхівкою пагона.

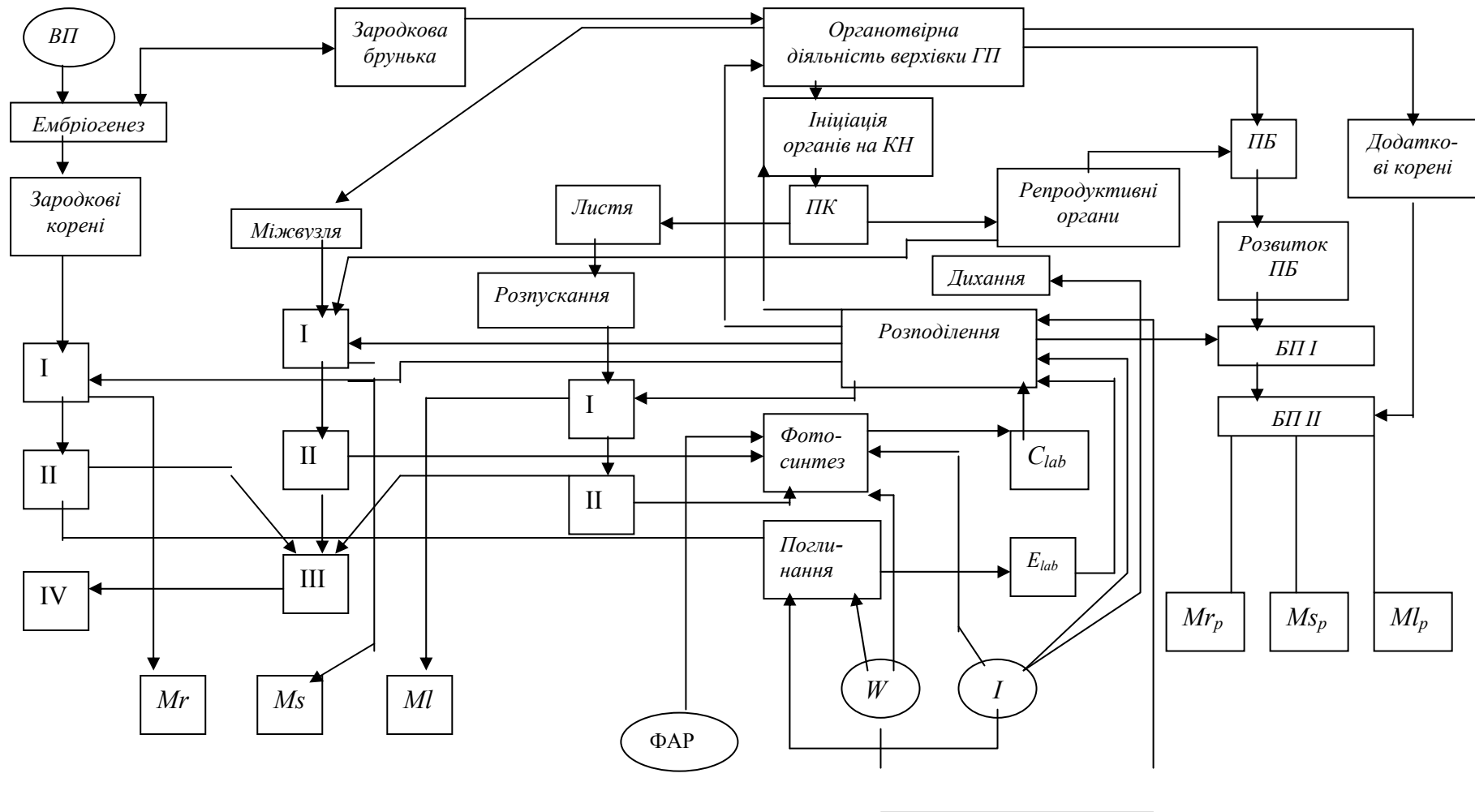
Основним методом дослідження є математичне моделювання морфогенезу сільськогосподарських культур, яке виконується в рамках розвитку кількісної теорії продукційного процесу рослин.

Результати дослідження та їх аналіз. Моделювання розвитку цілої рослини зводиться до математичного опису органотвірної діяльності верхівки пагона в цілому, а також вегетативного і репродуктивного конуса наростання та розвитку окремих органів з моменту їхнього виникнення до відмирання з урахуванням корелятивних відношень між ростом окремих органів, а також між органами і верхівкою пагона.

На блок-схемі моделі вегетативного розвитку (рис. 1) «включення» програми розвитку всього організму в момент утворення зиготи приймається одноактним. Органотвірна діяльність верхівки пагона описується в зв'язку з діяльністю конуса наростання, а в цілому формотвірна діяльність рослини описується в зв'язку з його функціональною діяльністю. Розвиток органа після його ініціації є послідовна зміна типів функціональної діяльності: ріст (новоутворення структур), досягання (здійснення структурами властивих їм життєвих функцій), старіння (розпад структур) і відмирання. Корелятивні відношення між органами моделюються в системі розподілу асимілятів.

При моделюванні переключення розвитку з вегетативного на репродуктивний автор використовував гормонально-трофічну теорію розвитку [9], суть якої полягає в тому, що регулююча роль у розвитку належить гормонам (гібереліни, ауксини, кініни) і трофічним факторам (сахари, амінокислоти). У всіх рослин незалежно від характеру їхньої фотоперіодичної реакції при довгому дні збільшується вміст у листках вуглеводів і гіберелінів, а в стеблових бруньках – ауксинів. При короткому дні в листках збільшується вміст азотистих сполук і антезинів, а в стеблових бруньках – метаболітів нуклеїнового обміну.

Для переходу конуса наростання з вегетативного стану у флоральний необхідно певне співвідношення зазначених компонентів, яке запрограмоване генетично. Рослини довгого дня переходять до репродуктивного розвитку при найбільших значеннях



VP – включення програми розвитку; *KH* – конус наростання; *ГП* – головний пагін; *БП I* – боковий пагін на початку кущіння; *БП II* – боковий пагін, який розвивається незалежно від головного; *ПБ* – пазушна брунька; *ПК* – переключення на репродуктивний розвиток; *I* – ріст; *II* – досягання; *III* – старіння; *IV* – відмирання; *ME* – елементи мінерального живлення; *Mr* (*Mr_p*), *Ms* (*Ms_p*), *Ml* (*Ml_p*) – маса коренів, стебел, листя головного (бокових) пагонів.

Рисунок 1 – Блок-схема моделі вегетативного розвитку сільськогосподарських культур.

наступних співвідношень: 1) вуглеводи/азот, 2) гібереліни/антезіни, 3) ауксини/метаболіти нуклеїнового обміну, а короткоденні – при найменших. По досягненні критичних значень цих співвідношень рослина в цілому переходить до репродуктивного розвитку. Блок-схема репродуктивного розвитку рослини представлена на рис. 2.

При моделюванні органотвірної діяльності конуса наростання (апекса) і верхівки пагона в цілому, взято за основну характеристику процесу *тривалість пластохрона*. Відомо, що відокремлення зачатка листка на апексі можливо лише після досягнення ним певної маси, найбільшої за інших рівних умов. Після відокремлення зачатка маса апекса мінімальна. Знаючи швидкість росту апекса, можна визначити тривалість τ_e пластохрона. Опишемо нагромадження маси вегетативного і репродуктивного апекса такими рівняннями:

$$\frac{dC(E)_{str_{av}}}{dt} = C(E)_{str_{av}}^{\max} \frac{C(E)_{av_{lab}}^{conc} F_{str}(T, W)}{C(E)_{av_{lab}}^{conc} + K_{C(E)_{str}}}; \quad (1)$$

$$\frac{dC(E)_{av_{lab}}}{dt} = \alpha_{C(E)_{av}} C(E)_{lab}; \quad (2)$$

$$\frac{dM_{av}}{dt} = C_{str_{av}} + E_{str_{av}}, \quad (3)$$

$$\text{при } M_{av_{\min}} < M_{av} < M_{av_{\max}},$$

$$\text{при } REL_{S_{reg}} < REL_{S_{reg.crit}}, \quad E \in N, P;$$

$$\frac{dC(E)_{str_{arep}}}{dt} = C(E)_{str_{arep}}^{\max} \frac{C(E)_{arep_{lab}}^{conc} F_{str}(T, W)}{C(E)_{arep_{lab}}^{conc} + K_{C(E)_{str}}}; \quad (4)$$

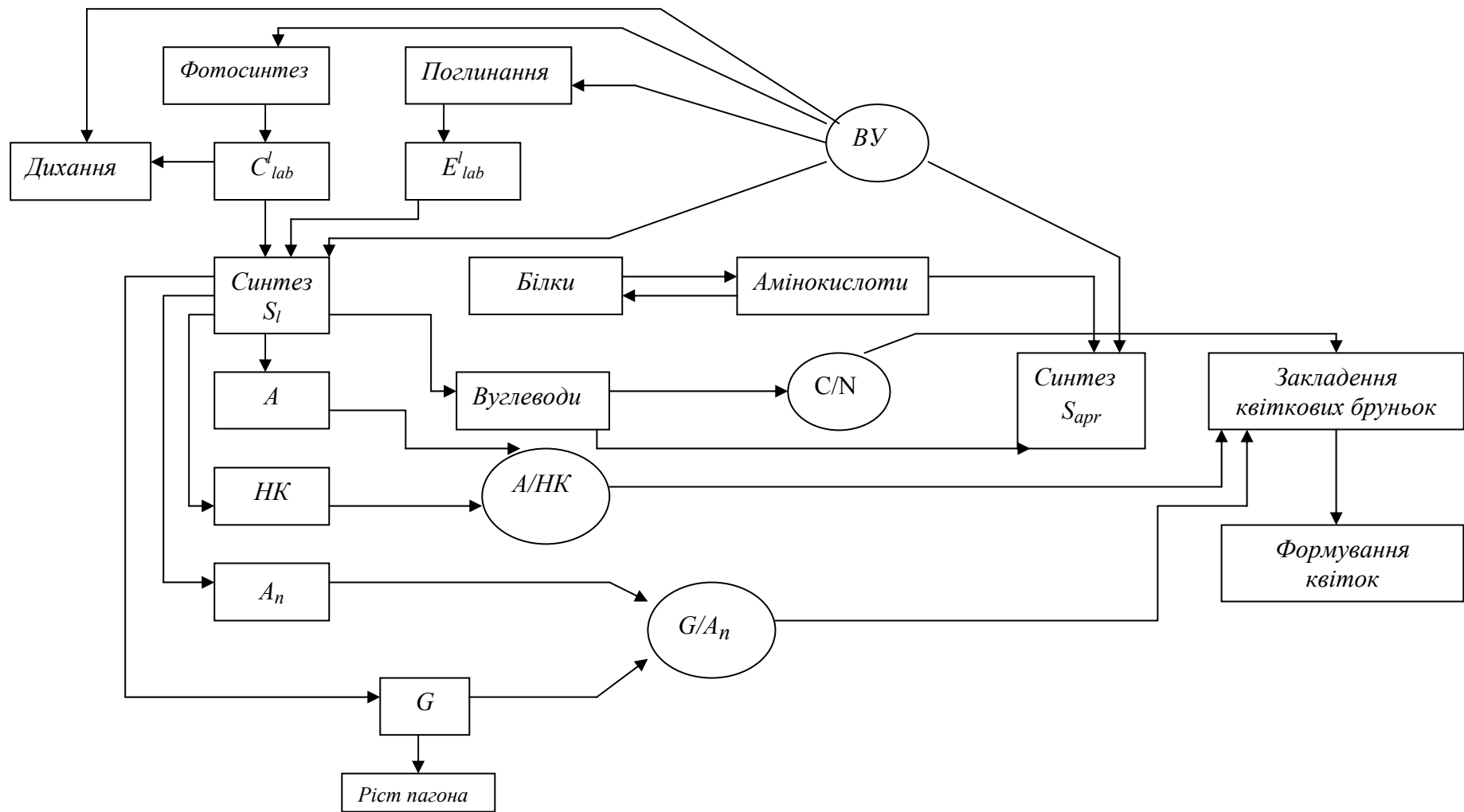
$$\frac{dC(E)_{arep_{lab}}}{dt} = \alpha_{C(E)_{arep}} C(E)_{lab}; \quad (5)$$

$$\frac{dM_{arep}}{dt} = C_{str_{arep}} + E_{str_{arep}}, \quad (6)$$

$$\text{при } M_{arep_{\min}} < M_{arep} < M_{arep_{\max}},$$

$$\text{при } REL_{S_{reg}} \geq REL_{S_{reg.crit}},$$

де $M_{av(arep)}$ – маса апекса; $M_{av(arep)_{\min(\max)}}$ – мінімальна (максимальна) маса апекса; $C(E)_{str_{av(arep)}}^{\max}$ – максимальна швидкість синтезу структур апекса; $C(E)_{av(arep)_{lab}}^{conc}$ – концентрація лабільних субстратів в апексі; $K_{C(E)_{str}}$ – константа Михаеліса-Ментен; $\alpha_{C(E)_{av(arep)}}$ – параметр розподілу асимілятів в апекс; $av(arep)$ – вегетативний (репродуктивний) апекс; $REL_{S_{reg}}$ – співвідношення маси структур-регуляторів; $REL_{S_{reg.crit}}$ – критичне значення співвідношення маси, за якого відбувається переключення на репродуктивний розвиток.



S_l – структура листя; S_{apr} – структура репродуктивного апекса; $НК$ – метаболіти нуклеїнового обміну; A – ауксини; A_n – антезини; G – гібереліни; C^l_{lab} – лабільні вуглеводи листя; E^l_{lab} – лабільні сполучення мінеральних елементів листя.

Рисунок 2 – Блок-схема моделі репродуктивного розвитку сільськогосподарських культур.

Тривалість пластохрона оцінюється як проміжок часу, протягом якого маса апекса збільшується від мінімальної величини до максимальної. Період ініціації міжвузля і придаткових коренів визначається з тривалості пластохрона. Періодом дозрівання пазушної бруньки вважається момент (t_{nn}), коли вона містить максимальну (для даного виду) кількість листових зачатків, які можна також оцінити за кількістю пластохронів.

Розвиток вегетативних органів за період після початку видимого росту до відмирання описується системою рівнянь:

$$\frac{dC(E)_{i_{str}}}{dt} = C(E)_{i_{str.s}} - k_{sen} C(E)_{i_{str}}, \quad i \in l, s, r \quad (7)$$

$$\text{при } C(E)_{i_{str.s}} > k_{sen} C(E)_{i_{str}} \text{ для } i_{gr},$$

$$\text{при } C(E)_{i_{str.s}} = k_{sen} C(E)_{i_{str}} \text{ для } i_{mat},$$

$$\text{при } C(E)_{i_{str.s}} < k_{sen} C(E)_{i_{str}} \text{ для } i_{sen};$$

$$\frac{dC(E)_{i_{str.s}}}{dt} = C(E)_{i_{str}}^{\max} \frac{C(E)_{i_{lab}}^{conc} F_{str}(T, W)}{C(E)_{i_{lab}}^{conc} + K_{C(E)_{str}}}; \quad (8)$$

$$\frac{dC_{i_{lab}}}{dt} = \begin{cases} \alpha_{C_i} C_{lab} & \text{для } i_{gr} \\ 0 & \text{для } i_{mat}, i_{sen} \end{cases}; \quad (9)$$

$$\frac{dC_{lab}}{dt} = \begin{cases} C_{P_{l(s)}} - \sum(\alpha_{C_i} C_{lab}) - C_{Rm} - C_{RGr} & \text{нпу } t < t_{rep} \\ C_{P_{l(s)}} - \sum(\alpha_{C_i} C_{lab}) - \alpha_{C_{rep}} C_{lab} - C_{Rm} - C_{RGr} & \text{нпу } t \geq t_{rep} \end{cases}; \quad (10)$$

$$\frac{dP_{l(s)}}{dt} = \frac{P_{\max} a_{PI}}{P_{\max} + a_{PI}} F_P(T, W) K_{CH_2O} L_{l(s)} t_D; \quad (11)$$

$$\frac{dE_{i_{lab}}}{dt} = \begin{cases} \alpha_{E_i} E_{lab} & \text{для } i_{gr} \\ 0 & \text{для } i_{mat}, i_{sen} \end{cases}; \quad (12)$$

$$\frac{dE_{lab}}{dt} = \begin{cases} E_{abs} - \alpha_{E_i} E_{lab} & \text{нпу } t < t_{rep} \\ E_{abs} - \alpha_{E_i} E_{lab} - \alpha_{E_{rep}} E_{lab} + k_{sen} E_{i_{str}} & \text{нпу } t \geq t_{rep} \end{cases}; \quad (13)$$

$$\frac{dE_{abs}}{dt} = \begin{cases} E_{r_{abs}}^{\max} \frac{E_{rsq} F_{abs}(T, W)}{E_{rsq} + K_{E_{abs}}} & \text{для } r_{gr}, r_{mat} \\ 0 & \text{для } r_{sen} \end{cases}, \quad (14)$$

$$\text{при } t_{0_e} = m_e \tau_e; \quad t_{0_s} = t_{rep}; \quad t_{0_r} = t_{em},$$

де $C(E)_{i_{str}}$ – структурна маса i -го органа; $C(E)_{i_{str}}^{\max}$ – максимальна швидкість синтезу структур i -го органа; $C(E)_{i_{lab}}^{conc}$ – концентрація лабільних вуглеводів в i -у органі; $C(E)_{i_{str.s}}$ – маса синтезованих структур; k_{sen} – параметр, який характеризує швидкість розпаду структур; $C(E)_{lab}$ – пул лабільних субстратів рослини; $C_{P_{l(s)}}$ – вуглеводи, які утворюються при фотосинтезі; $\alpha_{C(E)_i}$ – параметр розподілу субстратів у i -й орган; $C_{RGr(Rm)}$ – вуглеводи, витрачені на дихання росту (підтримки); $P_{l(s)}$ – фотосинтез; P_{\max}, a_P – параметри світлової кривої фотосинтезу; I – освітленість; k_{CH_2O} – параметр, який характеризує вплив на фотосинтез надлишку асимілятів; $L_{l(s)}$ – площа асимілюючої поверхні органа; t_D – тривалість світлого періоду доби; E_{abs} – мінеральні елементи, поглинені з ґрунту; E_{rsq} – концентрація мінеральних елементів у поверхні коренів; $F_{str(P,abs)}(T, W)$ – функції впливу температури і вологості на синтез структур (фотосинтез, поглинання); $K_{C(E)_{str}}, K_{E_{abs}}$ – константи Михаеліса-Ментен; $t_{0(l,s,r)}$ – період початку видимого росту (листка, стебла, кореня); t_{rep} – період переключення розвитку на репродуктивний шлях; t_{em} – період проростання; $i_{gr}(i_{mat} i_{sen})$ – орган, який росте (достигає, старіє).

Рівняння (8) описує в загальному вигляді синтез як основних, так і регуляторних структур.

При переході від росту до стиглості $\frac{dC(E)_{i_{str}}}{dt} \rightarrow 0$, а при переході від стиглості до старіння відношення $\frac{k_{sen} C(E)_{i_{str}}}{C(E)_{i_{str.s}}} \rightarrow f$, де $f > 1$. Ці умови вводяться у даному варіанті моделі через змінну $C(E)_{i_{lab}}$, яка змінюється при зміні внутрішнього стану рослин і зовнішніх умов.

Зміна сухої маси органа в період росту і стиглості, коли вся біомаса є функціонуючою, описується рівнянням

$$\frac{dM_i}{dt} = C(E)_{i_{str}} + C(E)_{i_{lab}}. \quad (15)$$

Оцінка кількості функціонуючої біомаси в період старіння проводиться згідно роботи [5], де вперше здійснено моделювання старіння. Орган відмирає, коли кількість функціонуючої біомаси дорівнює нулю. Розвиток репродуктивних органів після їхньої ініціації описується на основі тих же принципів: моделюється ріст, стиглість і старіння.

Система рівнянь (7) – (15) описує розвиток органів, які мають один пагін. Коли починається куціння, то частина асимілятів головного пагона розподіляється в бокові пагони і описується такими рівняннями:

$$\frac{dC_{lab_{pn}}}{dt} = \begin{cases} \alpha_{C_{pn}} C_{lab} & \text{при } t_0 = t_{pn} (t_{0_{p1}} t = t_{nn}) \\ k_{\alpha_C} (\alpha_{C_{pn}} C_{lab}) & \text{при } t \geq t_{p(n+1)} \\ 0 & \text{при } L_{pn} \geq L_{pn_{crit}} \end{cases} ; \quad (16)$$

$$\frac{dE_{lab_{pn}}}{dt} = \begin{cases} \alpha_{E_{pn}} E_{lab} & \text{при } M_{r_{pn}} = 0 \\ k_{\alpha_E} (\alpha_{E_{pn}} E_{lab}) & \text{при } 0 < M_{r_{pn}} < M_{r_{pn_{crit}}} \\ 0 & \text{при } M_{r_{pn}} \geq M_{r_{pn_{crit}}} \end{cases} , \quad (17)$$

де $\alpha_{C_{pn}} (\alpha_{E_{pn}})$ – параметри розподілу субстратів головного пагона у бокові; $k_{\alpha_C} (\alpha_E)$ – параметри, які описують зниження розподілу субстратів у n -й пагін з появою $(n+1)$ -го пагона; $M_{r_{pn}}$ – маса коренів n -го пагона; L_{pn} – асимілююча поверхня n -го пагона; $L_{pn_{crit}}$ – критичне значення асимілюючої поверхні n -го пагона; $M_{r_{pn_{crit}}}$ – критична маса коренів n -го пагона.

Критичними значеннями L_{pn} і $M_{r_{pn}}$ вважаються такі, за яких фотосинтез бокового пагона достатній для забезпечення вуглеводами засвоєння мінеральних елементів, поглинутих коренями. Ці значення розраховуються за допомогою моделі. Рівняння (16) і (17) застосовуються також для опису розподілу асимілятів із пагонів першого порядку у пагони другого порядку і т.д.

Висновки. Система рівнянь (1) – (17) описує основні принципи математичного моделювання розвитку сільськогосподарських культур. Вона може бути конкретизована для окремих культур з урахуванням особливостей їхнього розвитку. Запропонований автором підхід до моделювання розвитку рослин дозволяє сформулювати новий напрям у моделюванні продукційного процесу, розглядаючи його як процес формування біомаси, обумовлений зміною її інтенсивністю формоутворюючої і функціональної діяльності рослин при різноманітних умовах навколишнього середовища.

Список літератури

1. Добрачев Ю.П., Бурдюгов В.Г. и др. Построение и испытание модели продукционного процесса зерновых культур, включающей описание элементов органогенеза //Сельскохозяйственная биология. – 1985. – № 8. – С. 102–106.
2. Кан Н.А. Органогенез и морфологическая структура посевов злаков в моделях погода – урожай. – С-Пб.: Гидрометеиздат, 1992. – 133 с.

3. Кан Н.А., Кан Е.Е. Имитационная модель роста фитомера как элемента морфологической структуры злакового растения //В кн.: Высокоинтенсивное использование орошаемых земель. – Новочеркасск: 1981. – С. 135–138.
4. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. – М.: Высшая школа, 1977. – 288 с.
5. Полевой А.Н. Теория и расчет продуктивности сельскохозяйственных культур. – Л.: Гидрометеиздат, 1983. – 175 с.
6. Сабинин Д.А. Физиология развития растений. – М.: Изд-во АН СРСР, 1963. – 196 с.
7. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. – М.: Наука, 1971. – 360 с.
8. 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.
9. Чайлахян М.Х. Внутренние факторы развития растений //Успехи современной биологии. – 1967. – Т. 63. В. 2. – С. 202–231.
10. Charles-Edwards D.A., Cockshull K.A., Horridge J.S. A model of flowering in Chrysanthemum //Ann. Bot., 1979. – Vol. 44. N 5. – P. 557–566.
11. Charles-Edwards D.A. An hypothesis about control of flowering //Ann. Bot., 1983. – Vol. 52. N 1. – P. 105–107.
12. Dayan W., Keulen van H., Dovret A. Tiller dynamics and growth of Rhodes grass after defoliation: a model named TILDYN //Agroecosystems, 1981.– Vol. 7. N 2.– P. 197–208.
13. Keulen van H. A deterministic approach to modeling of organogenesis in wheat //In.: Simulation of plant growth and crop production.– Wageningen: Pudoc, 1982.– P.151–155.
14. Landsberg J.J. Effects of weather on plant development //In.: Environs effects on crop physical. – London etc.: Acad. Press, 1975 – P. 289–307.
15. Spiertz J.H.J. Ear development assimilates supply and grain growth of wheat //In.: Simulation of plant growth and crop production.– Wageningen: Pudoc, 1982.– P.136–144.
16. Thornley J.H.M. Mathematical models in plant physiology. A quantitative approach to problem in plant and crop physiology. – London – New York, Acad. Press, 1976.– 318 p.
17. Thornley J.H.M., Cockshull K.A. A catastrophe model for the switch from vegetative to reproductive growth in the shoot apex.– Ann. Bot. 1980. – Vol. 46.– N 3.– P. 333–341.
18. Thornley J.H.M. Organogenesis //In: Mathematics and Plant Physiology. – London etc.: Acad. Press, 1981. – P. 44–65.

Математическое моделирование вегетативного и репродуктивного развития сельскохозяйственных культур. Полевой А.Н.

Развитие растения рассматривается как процесс реализации запрограммированных в геноме изменений функциональной и морфогенетической деятельности. Развитие детерминируется условиями внешней среды.

Ключевые слова: стебель, рост, конус нарастания, фитомер, листья, корни, фотосинтез, ассимилянты, биомасса.

Mathematical modeling of vegetative and reproductive development of agricultural crops. Polevoy A.

Development of the plant is considered as process of realization programmed in genome changes functional and morphogenetic activity. Development is determined by conditions of an environment.

Key words: steams, growth, a cone of increase, phytomer, leaves, roots, photosynthesis, assimilates, biomass.