

ЦЕЛОСТНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКОГО ВРЕМЕНИ ОТ ФОТОСИНТЕЗА И ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ

В работе, на основе анализа логистической кривой роста растений дана связь между процессами течения биологического времени и газообмена растений. Считается, что газообмен растений зависит от совокупности факторов внешней среды. Проведены численные эксперименты, дающие конкретные значения связи фотосинтеза, дыхания и оси биологического времени

Ключевые слова: биологическое время, фотосинтез, дыхание, логистическая кривая, рост, развитие, продукционный процесс.

Введение. Процесс развития растительных организмов сопровождается процессом роста. Эти два процесса, развитие и рост, неразрывно связаны между собой. Весьма содержательное определение роста дано Д.А. Сабининым в его известной книге «Минеральное питание растений» (1940 г.) [1]. Рост по Сабинину, это процесс новообразования элементов структуры организма. Это определение включает в себя два процесса: рост и развитие. Согласно Э. Синноту [2] термин «рост» по-разному определяется биологами. Некоторые полагают, что он включает не только увеличение, но и сопровождающий его процесс дифференцировки. В тоже время, как отмечает Э.Синнот, в основе всякого роста лежит процесс самовоспроизведения живого вещества, поэтому – рост определяется как увеличение количества протоплазмы. Определение Э. Синнота включает в себя только отдельные стороны этих двух взаимосвязанных процессов. Обширная монография, посвященная процессам роста и развития, представлена А. Леопольдом [3]. Дальнейшие исследования роста и развития, представленные в трудах А.Т. Мокроносова [4], показали, что процессы роста и развития влияют на детерминацию фотосинтеза. При этом, большое внимание уделяется вопросам целостности растительного организма. В то же время, как отмечено в работе [4], сейчас нет исчерпывающего ответа на вопрос о том, в какой мере фотосинтез сам регулирует процессы роста и развития. В XX-ом веке были сделаны первые попытки описать рост математически. В основе математических выражений обычно лежат эмпирические данные наблюдений. Поэтому чаще всего математическое выражение роста является эмпирическим. При этом рассматривается как отдельные части организма, так и целый организм. В тоже время, изучение математических особенностей роста позволило выделить некоторые этапы роста. Рост растений описывается сигмоидной кривой. Кривую делят на три участка: экспоненциальная ветвь, логарифмическая ветвь, и середина – линейный участок [5].

Обзор функций роста. Одним из первых уравнений была предложена экспоненциальная кривая роста [2]

$$P_1 = P_0 e^{rt}, \quad (1)$$

где P_1 – размер в некоторый момент времени t ;
 P_0 – размер в начале роста;
 r – скорость роста;
 t – физическое время.

Однако, экспоненциальная кривая роста не описывает рост растений в онтогенезе, поскольку характер роста в течении онтогенеза меняется и имеет сигмоидный тип (S-образная кривая). Экспоненциальная кривая роста описывает

изменение выделенного показателя в начальный этап роста и определяется двумя параметрами: P_0 и r . Более развернутое выражение роста предложено Робертсоном [2]

$$\log \frac{x}{A-x} = k(t-t_1), \quad (2)$$

где x – объем органического вещества к некоторому моменту времени t ;

A – конечный размер структуры;

t_1 – время, за которое она достигает половины своего конечного размера;

k – константа роста;

t – физическое время.

Уравнение Робертсона трехпараметрическое: параметры A , k , t_1 . Это уравнение выражено в абсолютных единицах измерения.

В книге Дж. Франс и Дж.Х.М. Торнли [6] предложен обзор кривых роста. Так, в этой работе, предложено уравнение логистического роста

$$W = \frac{W_0 W_f}{W_0 + (W_f - W_0)e^{-kt}}, \quad (3)$$

где W – сухая масса растения;

W_0 – начальная сухая масса;

W_f – конечная сухая масса;

k – параметр;

t – физическое время.

Уравнение логистического роста зависит от трех параметров: W_0 , W_f , k . Кривая (3) имеет точку перегиба. В момент перегиба логистической кривой скорость роста dW/dt изменяется. Это изменение характеризуется тем, что скорость роста сначала увеличивается, затем, проходя через точку перегиба, скорость роста меняется и начинает снижаться.

Другая кривая роста предложена Гомпертцом [6]

$$W = W_0 \exp(k_0(1 - \exp(-Dt))/D), \quad (4)$$

где W – сухая масса растения;

W_0 – начальная сухая масса растения;

k_0 – удельный темп роста;

D – дополнительный параметр, характеризующий уменьшение k_0 ;

t – физическое время.

Так же, как и в логистическом уравнении, здесь используются три параметра, однако точка перегиба соответствует не половине результирующей массы, а массе, которая меньше результирующей в e раз.

Уравнение роста Ричардса [6] следует рассматривать как эмпирическую конструкцию:

$$W = \frac{W_0 W_f}{\left[W_0^n + (W_f^n - W_0^n)e^{-kt} \right]^{1/n}}, \quad (5)$$

где W – сухая масса растения;

W_0 – начальная сухая масса растения;

W_f – конечная сухая масса растения;

k – параметр;

n – параметр;

t – физическое время.

Уравнение Ричардса четырехпараметрическое: параметры W_0 , W_f , k , n . В этом уравнении образуется семейство кривых, при различных фиксированных значениях

параметра n . В отличие от кривых Гомпертца и логистической кривой точка перегиба здесь может соответствовать любой доле результирующей сухой биомассы. Это объясняется тем, что n изменяется в пределах $-1 \leq n < \infty$.

Функция Чантера представляет собой гибрид уравнений Гомпертца и логистического, при этом функция Чантера выражает скорость роста в зависимости от четырех параметров и не содержит в явном виде переменную физического времени t [6]

$$\frac{dW}{dt} = kW \left(\frac{B-W}{B} \right) \left(1 - \frac{D}{k} \ln \left(\left(\frac{W}{B-W} \right) \left(\frac{B-W_0}{W_0} \right) \right) \right), \quad (6)$$

где B – доступность питательной среды;
 W, W_0 – то же, что и в уравнении (5);
 k и D – параметры.

Кроме того, существует подход, выражаемый экспоненциальными полиномами [6]

$$W = \exp(a_0 + a_1 t + a_2 t^2 + a_3 t^3 + \dots) \quad (7)$$

где a_0, a_1, \dots – постоянные коэффициенты;
 t – физическое время.

Этот класс функций является чисто эмпирическим. Параметры a_0, a_1, \dots не несут никакой физиологической нагрузки.

А.Н. Полевой в качестве логистической кривой роста предлагает использовать трехпараметрическое уравнение вида [7]

$$M(T) = \frac{M_{\max}}{1 + 10^{a-bT}}, \quad (8)$$

где M – биомасса растения (органа);
 M_{\max} – максимальная биомасса растения (органа);
 a и b – параметры.

T – биологическое время, суммы эффективных температур.

Кривая имеет точку перегиба при $T_{\text{п}}=a/b$, при котором $M(a/b)=M_{\max}/2$. Кривая симметрична относительно точки перегиба. А.Н. Полевой впервые выразил логистическую кривую не в шкале физического времени, а в шкале времени, выражаемой суммами эффективных температур. Тем самым введена биологическая ось времени, зависящая от температурного фактора. Кроме того, уравнение (8) было преобразовано, и биомасса растения была выражена в относительных единицах измерения, где конечная биомасса равна 1.

В работе [8] автором получена логистическая кривая роста следующего вида

$$\mu = -\frac{1}{2\pi} \sin(2\pi \cdot T) + T, \quad (9)$$

где μ – биомасса растения, выраженная в относительных единицах измерения, изменяется от 0 до 1;

T – биологическое время растения, в течении периода от посева до созревания изменяется в относительных единицах измерения, то есть от 0 до 1.

Эта кривая в качестве параметра имеет постоянную, равную 2π , и зависит от одной переменной величины – T . Кривая симметрична относительно точки $T=0.5$. Биологическую ось времени T можно рассчитать любым известным способом.

Таким образом, большинство представленных уравнений выражают процесс роста в шкале физического времени. А, как известно, проведенные исследования агрометеорологов показали, что длительность онтогенеза растений и его отдельных отрезков (межфазных периодов) зависит от состояния факторов внешней среды [9, 10, 11, 12, 13]. Кроме того, первая производная по переменной времени имеет свойство

изменяться в течении онтогенеза. В начале роста первая производная увеличивается. Затем, после прохождения точки перегиба первая производная начинает уменьшаться. Вторая производная по переменной времени обязательно проходит через нулевое значение, изменяясь с + на -. То есть в начале роста вторая производная положительна, что характерно для вогнутой кривой. Во второй половине роста вторая производная отрицательна, что характерно для выпуклой кривой. При этом обязательно существует временная точка, в которой значение второй производной равно нулю. Все это говорит о том, что точка перегиба логистической кривой является кардинальной точкой роста. Здесь следует сказать, что точка перегиба является не только кардинальной точкой процессов роста, но и процессов развития, поскольку процессы роста и развития тесно взаимосвязаны. **Цель** данной работы исследовать один вид логистической кривой, на примере которой показать взаимосвязь процессов роста и процессов развития. При этом под ростом будем понимать накопление сухой биомассы, а развитие отождествим с процессами течения биологического времени.

Объекты и выходные материалы исследования. Объектом исследования являются процессы биологического времени в организме растений. На выходе исследования мы покажем зависимость скорости течения биологического времени от процессов фотосинтеза и дыхания, проходящие в онтогенезе растения. То есть развитие растений связывается с интенсивностью газообмена, интенсивностью процесса фотосинтеза и интенсивностью процесса дыхания.

Материалы и методы исследования. В качестве логистической кривой будем исследовать кривую, выраженную уравнением, состоящим из двух ветвей [14, 15]

$$\left\{ \begin{array}{ll} \mu = 2T^2, & T_{всх} \leq T \leq 0.5 \end{array} \right. \quad (10)$$

$$\left\{ \begin{array}{ll} \mu = -2T^2 + 4T - 1, & 0.5 \leq T \leq 1 \end{array} \right. \quad (11)$$

где μ - сухая биомасса растения, выраженная в относительных единицах;

T - биологическое время растения, выраженное в относительных единицах;

$T_{всх}$ - биологическое время на момент всходов.

Это уравнение (рис. 1) ставит в соответствие биологическое время и сухую биомассу растения. В подтверждение данного типа кривой можно привести данные о скорости роста общей сухой биомассы картофеля, полученные Х.Г. Тоомингом, рис. 2. При этом биологическое время всего онтогенеза изменяется в диапазоне от некоторого малого $T_{всх}=0,01$ до 1. Нормированная сухая биомасса растения изменяется от величины биомассы на момент всходов $\mu_{всх}$ до 1. Два уравнения (10) и (11) соответствуют трем этапам роста: экспоненциальный этап роста, линейный этап роста и логарифмический этап роста. Кардинальной точкой развития является точка половины онтогенеза $T=0.5$. В момент биологического времени $T=0.5$ нормированная сухая биомасса равна $\mu_{0.5}=0.5$. Первая производная по биологическому времени T равна (рис. 1)

$$\left\{ \begin{array}{ll} \frac{d\mu}{dT} = 4T, & T_{всх} \leq T \leq 0.5 \end{array} \right. \quad (12)$$

$$\left\{ \begin{array}{ll} \frac{d\mu}{dT} = 4 - 4T, & 0.5 \leq T \leq 1 \end{array} \right. \quad (13)$$

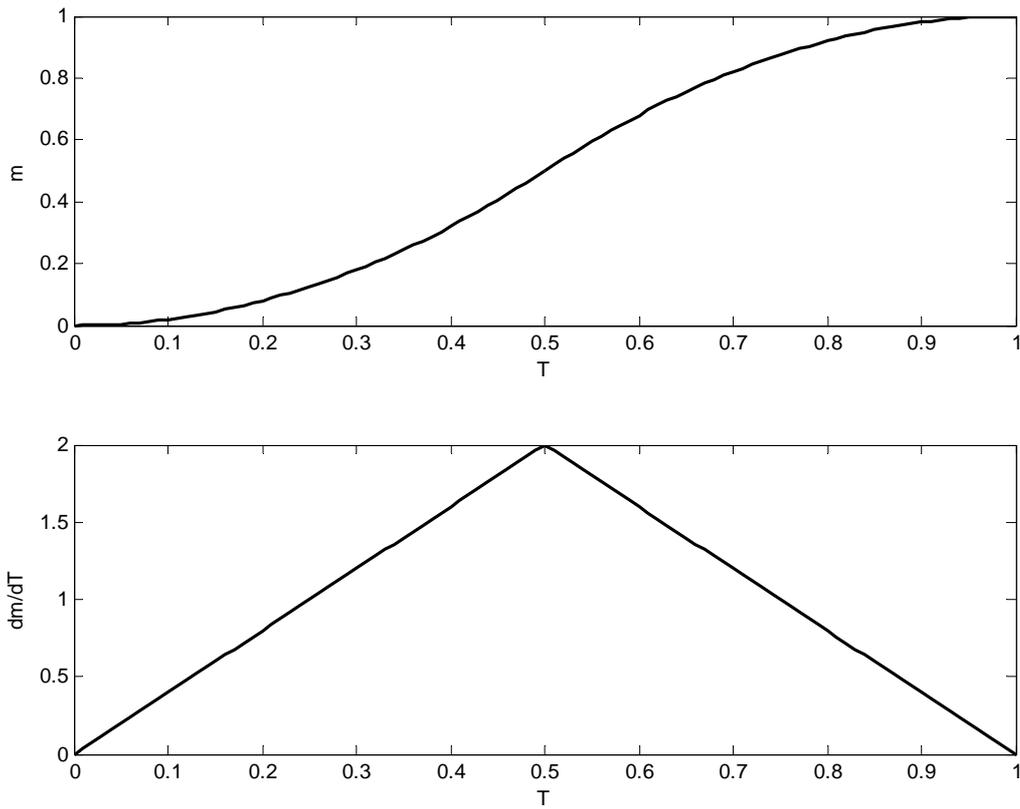


Рис.1 - Логистическая кривая роста m и её первая производная dm/dT выраженная в нормированных единицах. T – биологическое время.

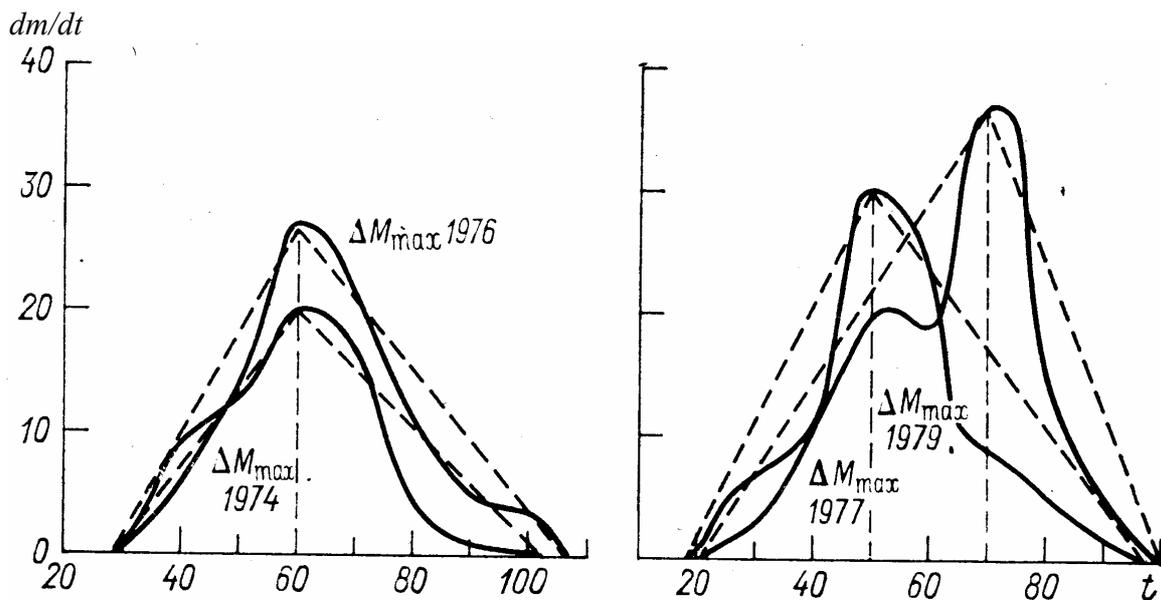


Рис.2 - Приросты общей сухой биомассы картофеля в онтогенезе (по данным [16]).

При этом как в уравнениях (10)-(11), так и в уравнениях (12)-(13) биологическое время зависит от факторов внешней среды: света, тепла, влаги [15]. Поэтому симметрия кривых роста в шкале физического времени нарушается и зависит от влияния напряженности факторов внешней среды. Известно, что газообмен целого растения определяет скорость роста биомассы растения согласно уравнению Давидсона и Филлипа [17]

$$\frac{dM}{dT} = \frac{d\Phi}{dT} - \frac{dR}{dT}, \quad (14)$$

где M – сухая общая биомасса растения;

Φ – выход фотосинтеза всего растения за весь онтогенез, абсолютные единицы;

R – расходы на дыхание всего растения за весь онтогенез, абсолютные единицы.

Все три переменных в уравнении (14) можно нормировать по отношению к половине максимальной величины скорости газообмена всего растения, которая наблюдается в середине онтогенеза. Такая нормировка следует из того, что диапазон изменения dm/dT есть от 0 до 2 (рис. 1). Выразив газообмен растения так же в нормированных единицах, мы можем сопоставить уравнение (14) с процессами течения биологического времени, уравнения (12)-(13)

$$\left\{ \begin{array}{l} 4T = \frac{d\Phi_{\mu}}{dT} - \frac{dR_{\mu}}{dT}, \quad T_{\text{всх}} \leq T \leq 0.5 \\ 4 - 4T = \frac{d\Phi_{\mu}}{dT} - \frac{dR_{\mu}}{dT}, \quad 0.5 \leq T \leq 1 \end{array} \right. \quad (15)$$

$$\left. \begin{array}{l} 4T = \frac{d\Phi_{\mu}}{dT} - \frac{dR_{\mu}}{dT}, \quad T_{\text{всх}} \leq T \leq 0.5 \\ 4 - 4T = \frac{d\Phi_{\mu}}{dT} - \frac{dR_{\mu}}{dT}, \quad 0.5 \leq T \leq 1 \end{array} \right\} \quad (16)$$

где Φ_{μ} - фотосинтез целого растения за весь онтогенез, относительные единицы;

R_{μ} - дыхание целого растения за весь онтогенез, относительные единицы.

После преобразования, получаем

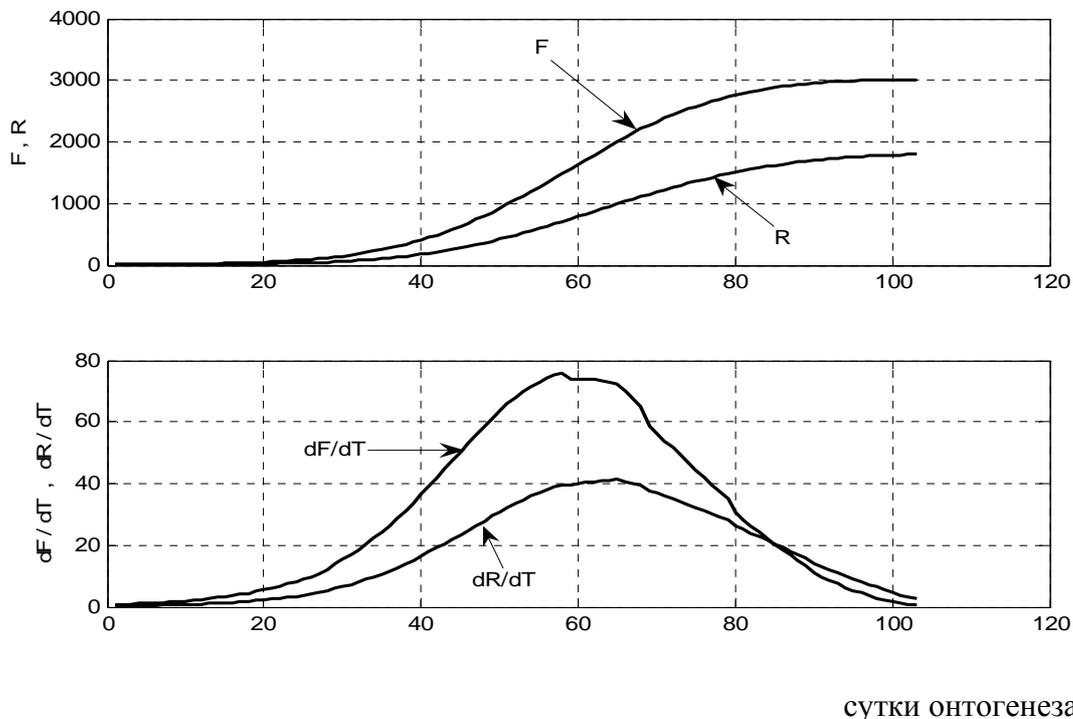
$$\left\{ \begin{array}{l} T = \frac{1}{4} \left(\frac{d\Phi_{\mu}}{dT} - \frac{dR_{\mu}}{dT} \right), \quad T_{\text{всх}} \leq T \leq 0.5 \\ T = \frac{1}{4} \left(\frac{dR_{\mu}}{dT} - \frac{d\Phi_{\mu}}{dT} \right) + 1, \quad 0.5 \leq T \leq 1 \end{array} \right. \quad (17)$$

$$\left. \begin{array}{l} T = \frac{1}{4} \left(\frac{d\Phi_{\mu}}{dT} - \frac{dR_{\mu}}{dT} \right), \quad T_{\text{всх}} \leq T \leq 0.5 \\ T = \frac{1}{4} \left(\frac{dR_{\mu}}{dT} - \frac{d\Phi_{\mu}}{dT} \right) + 1, \quad 0.5 \leq T \leq 1 \end{array} \right\} \quad (18)$$

где биологическое время зависит от интенсивности процессов фотосинтеза и дыхания. Таким образом, процессы развития зависят от газообмена растения. При этом, во второй половине роста (уравнение (18)) ведущим является процесс дыхания. Эта посылка согласуется с тем, что во второй половине роста преобладают процессы старения и отмирания вегетативной сферы растения. А, как известно, процесс дыхания разлагает органическое вещество до углекислоты и воды с выделением энергии [18]. Тем самым, уравнение (18) соответствует физиологическим процессам роста и развития растительного организма в период старения (в репродуктивный период). Кроме того, из уравнения (18) следует, что происходит сдвиг и вращение временной оси в момент биологического времени $T=0.5$. Таким образом, в момент перегиба логистической кривой происходит физиологический процесс смены системы отсчета биологического времени. Такой процесс может происходить только в период цветения. Следует отметить, что производные $d\Phi/dT$ и dR/dT характеризующие интенсивность фотосинтеза и дыхания рассматриваются здесь на уровне всего онтогенеза и не учитывают движения соответствующие суточному газообмену.

Результаты исследования и их анализ. Проведем исследование теоретических построений биологической оси времени на основе динамической модели продукционного процесса растений, при этом будем рассматривать продукционный процесс подсолнечника. Такая модель дает возможность получить в полной совокупности интегральные и дифференциальные характеристики процессов фотосинтеза и дыхания, зависящие от агрометеорологических условий. Так на рис. 3 представлены результаты численного эксперимента, характеризующие процессы фотосинтеза F и дыхания R подсолнечника, проходящие на онтогенетическом уровне в течении вегетационного периода. При этом, величины F и R являются интегральными характеристиками процессов фотосинтеза и дыхания, которые показывают общий выход фотосинтеза и расходы на дыхание за весь вегетационный период подсолнечника в единицах $г \cdot м^{-2}$. Конечная разность интегральных характеристик фотосинтеза и дыхания $F_k - R_k$ даст конечную величину общей биомассы посева растений. Производные dF/dT и dR/dT показывают интенсивность процессов фотосинтеза и дыхания соответственно в единицах массы растений, то есть в единицах $г \cdot м^{-2} \cdot сутки^{-1}$. Как видно из полученных данных длительность всего онтогенеза подсолнечника в условиях Одесской области в среднем составляет чуть более 100 суток. При этом, весь этот период физического времени соответствует одной единице биологического времени: $T=1$. Кардинальная точка роста и развития подсолнечника наблюдается на 60-е сутки. И при этом видно, что симметрия кривых в физической оси времени нарушена. 60-е сутки соответствуют завершению процесса цветения у подсолнечника. В целом можно отметить, что интегральные характеристики процессов фотосинтеза и дыхания подчиняются той же зависимости, что и логистическая кривая роста. Интенсивность процессов фотосинтеза и дыхания подчиняются закону треугольника.

$г \cdot м^{-2}, г \cdot м^{-2} \cdot сутки^{-1}$



сутки онтогенеза
 Рис.3 - Численные характеристики процессов фотосинтеза F и дыхания R подсолнечника в онтогенезе, наблюдаемые при среднемноголетних условиях в Одесской области.

Полученные данные позволяют произвести нормировку абсолютных значений фотосинтеза и дыхания согласно изложенным положениям. После этого мы рассчитали процесс течения биологического времени на основе уравнений (17) и (18) для подсолнечника, произрастающего в Одесской области для среднесезонных условий. Полученные данные течения процесса биологического времени для двух периодов роста и развития подсолнечника представлены на рис. 4. Как видно из полученных данных процесс течения биологического времени нелинеен по отношению к физической оси времени. Таким образом можно сделать вывод об изменении метрики биологического времени в течении онтогенеза в зависимости от газообмена рассматриваемой культуры. Метрика биологического времени изменяется в зависимости от напряженности агрометеорологических факторов внешней среды. Сделаем также следующие замечания. Численный эксперимент позволяет получить предварительные сведения о том либо ином процессе. Понятно, что абсолютные численные характеристики исследуемых процессов будут отличаться от реально наблюдаемых в посеве той либо иной культуры. В связи с этим, относиться к полученным данным надо с той либо иной степенью точности. В целом же, мы получили предварительные сведения о расчете процесса течения биологического времени в зависимости от интенсивности процессов фотосинтеза и дыхания.

отн. ед.

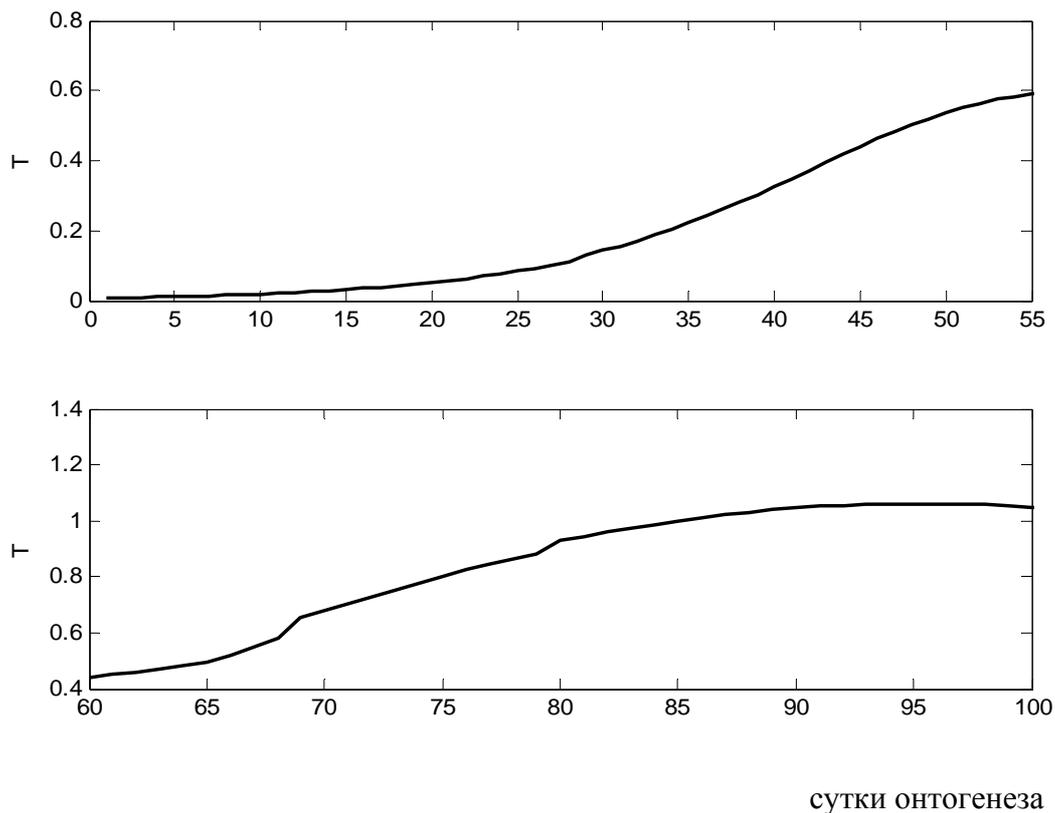


Рис.4 - Течение биологического времени подсолнечника T на двух отрезках онтогенеза: до цветения и после цветения, рассчитанное на основе уравнений (17) и (18).

Выводы. 1). Показано, что биологическое время (развитие) определяется двумя фундаментальными процессами растений: фотосинтезом и дыханием. 2). В кардинальной точке роста, соответствующей перегибу логистической кривой (момент цветения) происходит сдвиг, и вращение биологической оси времени во временном пространстве.

Список литературы

1. *Сабинин Д.А.* Избранные труды по минеральному питанию растений. Из-во «Наука», -Москва, -1971, 512 с.
2. *Синнот Э.* Морфогенез растений. Из-во иностранной литературы, -Москва, -1963, -603 с.
3. *Леопольд А.* Рост и развитие растений. Из-во «Мир», -Москва, -1968, 494 с.
4. *Мокроносов А.Т.* Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. Из-во «Наука», -Москва, -1983, 63 с.
5. *Обручева Н.В., Ковалев А.Г.* Клеточный анализ сигмоидной кривой роста корня. // ДАН СССР, -1975, т.225, №5, с.1213-1216.
6. *Франс Дж., Торнли Дж.Х.М.* Математические модели в сельском хозяйстве. Агропромиздат, -Москва, -1987, -400 с.
7. *Полевой А.Н.* Теория и расчет продуктивности сельскохозяйственных культур. Гидрометеиздат, -Ленинград, -1983, -175 с.
8. *Наумов М.М.* Векторный характер биологического времени растений. Циркуляция биологического времени. // Метеорологія, кліматологія та гідрологія, -2005, вип. 49, с.328-339.
9. *Венцкевич Г.З.* Из опыта работ по критической обработке фенологического материала агрометеорологических ежегодников. // Труды ЦИП, -1960, вып.98, с.99-108.
10. *Дмитренко В.П.* О совместном учете влияния факторов внешней среды на продолжительность межфазных периодов растений. // Труды УкрНИГМИ, -1987, вып. 223, с.3-23.
11. *ШигOLEV А.А.* Температура как количественный агрометеорологический показатель скорости развития растений и некоторых элементов их продуктивности. // Труды ЦИП, -1957, вып.53, с.75-81.
12. *Чирков Ю.И.* Агрометеорологические условия и продуктивность кукурузы. – Гидрометеиздат, -Ленинград, -1969, -251 с.
13. *Уланова Е.С.* Агрометеорологические условия и урожайность озимой пшеницы. – Гидрометеиздат, -Ленинград, -1975, -302 с.
14. *Наумов М.М.* Онтогенез, фотосинтез, дыхание и биологическое время в культуре подсолнечника. // Метеорологія, кліматологія та гідрологія, -1999, вип.39, с.185-200.
15. *Наумов М.М.* Рост растений и биологическое время. // Вісник ОДЕКУ, -2005, вип.1, с.72-78.
16. *Тооминг Х.Г.* Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. – Ленинград, - 1984, - 264 С.
17. *Davidson J.L., Philip J.R.* Light and pasture growth. –In.: Climatology and microclimatology. UNESCO, 1958, P.181-187.
18. *Полевой В.В.* Физиология растений. –«Высшая школа», -Москва, -1989, -464 с.

Цілісна залежність біологічного часу від фотосинтезу і дихання рослин

Наумов М.М.

В роботі, на основі аналізу логістичної кривої росту рослин даний зв'язок між процесами перебігу біологічного часу і газообміну рослин. Вважається, що газообмін рослин залежить від сукупності чинників зовнішнього середовища. Були проведені чисельні експерименти, даючи конкретні значення зв'язку фотосинтезу, дихання і осі біологічного часу

Ключові слова: біологічний час, фотосинтез, дихання, логістична крива, рост, розвиток, продукційний процес.

Complete dependence of biological time on photosynthesis and breath of plants

Naumov M.M.

In work, on the basis of the analysis of a logistical curve of growth of plants communication between processes of current of biological time and gas exchange of plants is given. It is considered, that gas exchange of plants depends on set of factors of an environment. The numerical experiments, giving concrete values of communication of photosynthesis, breath and an axis of biological time are lead

Keywords: biological time, photosynthesis, breath, a logistical curve, growth, development, productional process.