

ДЖ.Г.М.ТОРНЛИ

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ В физиологии растений

Перевод с английского
Д. М. ГРОДЗИНСКОГО

Под редакцией Б. И. ГУЛЯЕВА

КИЕВ
НАУКОВА ДУМКА
1982

J.H.M.THORNLEY

**MATHEMATICAL
MODELS**
in plant physiology

ACADEMIC PRESS
LONDON NEW YORK
SAN FRANCISCO 1976

Математические модели в физиологии растений / Торнли Дж. Г. М. ; Пер. с англ. Гродзинского Д. М. — Киев : Наук. думка, 1982. — 312 с.

В книге изложена общая теория математического моделирования и описана конкретная техника его применения в физиологии растений. Рассмотрены математические модели основных процессов жизни растения — ростовых реакций, фотосинтеза, дыхания, морфогенеза, регуляции цветения, взаимодействия света и посева, распределения продуктов фотосинтеза. Дан анализ биологической стороны моделируемых процессов и систем.

Для биологов, физиологов и биохимиков растений, ботаников, растениеводов, селекционеров, математиков; преподавателей и студентов биологических факультетов университетов и агрономических факультетов сельскохозяйственных вузов.

Ил. 83. Табл. 14. Библиогр.: с. 292—293.

Редакция физиологической, биохимической
и медицинской литературы

Т 200400000-561 БЗ-10-9-82
M221 (04)-82

© First edition, 1976 by Academic press London New
York San Francisco

© Перевод на русский язык, издательство «Наукова
думка», 1982

Предисловие автора к русскому изданию

Оказанная мне честь написать предисловие к изданию моей книги на русском языке явилась для меня приятной неожиданностью. Мне хорошо известны работы ученых Советского Союза, которые много сделали в области математического моделирования процессов растительного организма. Особо близки к моим интересам работы группы ученых из Тарту, которым удалось построить модели радиационных режимов в посевах культурных растений. Хочу высказать сожаление, что языковый барьер в некоторой мере служит препятствием на пути упрочения научных связей, и я надеюсь, что данный перевод моей книги сделает возможным дальнейшее сближение наших общих намерений и интересов.

После завершения работы над рукописью английского издания книги мне не удалось вернуться к ней, чтобы насытить ее более современными данными. В этом кратком предисловии я попытался дать сжатое обобщение результатов математического моделирования некоторых общих и частных вопросов физиологии растений.

Мне представляется, что за прошедшие несколько лет существенно углубилось понимание физиологами растений методологического значения математических методов в исследованиях. Очертились разные уровни математического описания и соответственно разные уровни приближения смысла моделей к реальным системам. Стало очевидным, что даже грубые модели могут оказаться эффективными средствами познания. В итоге упрочилось положение ряда методов математического моделирования, что способствовало их быстрому развитию. Конечно, в физиологии растений имеется еще много нерешенных задач, и это заставляет нас развивать разнообразные приемы построения математических моделей.

Далее я прокомментирую некоторые вопросы математического моделирования физиологических процессов растений, по которым за истекшие годы был достигнут значительный прогресс.

Глава 2.5. Транслокация веществ. Проведен подробный теоретический анализ гипотезы Мюнха о давлении потока в связи с объяснением механизма поступления воды из ксилемы во флоэму. Исследована зависимость вязкости растворов сосудистой системы растений от концентрации разнообразных веществ (см., например, Passioura, 1976). Полученные данные подтвердили обоснованность уравнения (2.53).

Глава 3. Взаимодействие света с растениями и посевом. В монографии Ю. К. Росса (1975) содержится очень корректное математическое описание явлений, относящихся к важной стороне функционирования посева. Очень жаль, что ценная книга Ю. К. Росса не была переведена на английский язык.

Глава 4. Фотосинтез. Вагенинская группа ученых (Sinclair et al., 1977) провела обстоятельное исследование мезофильного сопротивления и градиентов CO_2 в ткани листа. Составлены простые, но эффективные формулы, использование которых оказалось очень полезным для агрономических исследований (Charles-Edwards, 1977).

Глава 6. Рост, энергия и дыхание. Недавно я предложил новые подходы к математическому описанию роста и дыхательных процессов (Thornley, 1977). Однако пока еще не сделано сопоставления экспериментальных данных с предсказаниями моделей.

Главы 8 и 9. Распределение ассимилятов. Как мне кажется, каких-либо новых идей в этой области исследований не появилось, однако, сформулированные в данной книге положения и методы математического моделирования процессов распределения ассимилятов по органам растения получили дальнейшее развитие.

Дж. ТОРНЛИ

Charles-Edwards D. A., Acock B. (1977). Growth response of a chrysanthemum crop to the environment. II. A mathematical analysis relating photosynthesis and growth.— *Ann. Bot.*, **41**, 49—58.

Passioura J. B. (1976). Translocation and the diffusion equation.— In: Transport and transfer processes in plants, ed. I. F. Wardlaw and J. B. Passioura, N. Y., Acad. Press, 357—361.

Росс Ю. К. (1975). Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. Л., Гидрометеиздат.

Sinclair T. R., Goudriaan J., de Wit C. T. (1977). Mesophyll resistance and CO_2 compensation concentration in leaf photosynthesis models.— *Photosynthetica*, **11**, 56—65.

Thornley J. H. M. (1977). Root: shoot interactions.— In: Integration of activity in the higher plant. Symp. Soc. exp. Biol., **31**, ed. D. H. Jennings, Cambridge, 367—389.

Thornley J. H. M. (1977). Growth, maintenance and respiration: a reinterpretation.— *Ann. Bot.*, **41**, 1191—1203.

Предисловие автора к английскому изданию

Автора часто спрашивают, почему он решил добавить к обширному миру книг еще один том. Думаю, что написать эту книгу меня заставило глубокое убеждение в том, что многие проблемы физиологии растений могут быть решены с надлежащей полнотой в том случае, если в исследованиях использовать количественные методы. В самом деле, нельзя считать процесс или сложную систему полностью изученной, если им не дано количественное описание. В свою очередь для количественного описания системы требуется привлекать разные математические теории. Между качественным описанием и количественной интерпретацией исследуемых явлений скрывается много интересных и важных проблем. Математические методы преимущественно обеспечивают точное и однозначно воспринимаемое описание системы, вместе с тем с их помощью удается раскрывать механизмы реальных процессов живого организма. Иногда с виду очень простые уравнения приводят к самым неожиданным результатам и к новому пониманию сущности биологических явлений. Я полагаю, что цикл наук о растениях, в частности физиология растений, уже созрели до такой степени, что становится полной необходимостью использование математических методов исследования.

Данная книга посвящена количественным методам описания роста и развития растений. В мои намерения входило сделать эту книгу полезной и для научных работников, и для студентов. Я согласен с тем, что весьма часто прямые экспериментальные методы оказываются очень полезными и эффективными, однако мне ближе построение математических уравнений, основанных на понимании конкретных механизмов изучаемого процесса. При построении модели (стало традиционным использовать термин «математическая модель» или часто просто — модель, что обозначает математическое описание определенной системы или

процесса) получают уравнение либо систему уравнений, которые описывают поведение отдельных частей растения в их взаимодействии между собой. Подобно тому, как растение состоит из нескольких частей, так и модель растительного организма можно разделить на компоненты, называемые субмоделями; при этом каждая субмодель описывает определенный процесс, происходящий в растении либо в отдельном органе, который, как следует думать, играет важную роль в жизни всего организма. Большая часть книги посвящена уровню таких субмоделей.

Из исследований по математическому моделированию в последние 5—10 лет легко заметить, что очень часто ученые используют в физиологии растений модели, заимствованные из других областей науки. Изредка в эти заимствованные модели вносятся некоторые изменения. При построении частной модели процесса или системы используют ряд предположений о природе изучаемого объекта. Таких предположений бывает настолько много и они подчас оказываются настолько разнообразными и сложными, что мы имеем достаточно оснований не принимать во внимание по крайней мере многие из них. В связи с этим возникает сомнение, можно ли вообще определить базис идей и методов, которые характеризовались бы достаточно широкой применимостью. Я полагаю, что такой базис может быть создан и в данной книге попытался этого достичь. Полезную аналогию я усматриваю в физике, где создана общепринятая основная теория, вполне пригодная для решения частных проблем. Описываемые в книге модели ни в коем случае нельзя рассматривать в качестве рецепта, который можно огульно распространять на разные растения, произрастающие в разнообразных условиях.

В книге много внимания уделено наиболее широко применимым принципам и концепциям роста и развития растений. Я пытался дать количественную интерпретацию следствий из этих концепций и очертить круг понятий, которые можно применять, прибегая к некоторым модификациям их, к решению частных задач. Я стремился избегать утомительных расчетов, считая, что сложные вычисления подчас делают неясной сущность изучаемого или внушают доверие к некоторым предположениям весьма сомнительного смысла.

В книге приведены материалы, которые уже были использованы при написании разных статей, обзоров и монографий. Хотя я и стремился упоминать о работах, появившихся в последнее время и важных для математического моделирования физиологических процессов, я не ставил своей целью проследить за историей развития той или иной идеи, начиная с ее возникновения.

Вместе с тем я не пытался дать полную библиографию по математическому моделированию в физиологии растений. По-

этому если кто-либо вдруг обнаружит, что я не упомянул его работы, пусть отнесет это за счет моего незнания, а не недоброго намерения. Естественно, что в книге используются результаты моей работы.

Физиология растений обладает огромным количеством данных по самым разнообразным аспектам роста и развития растительного организма, и, конечно, было бы непосильной задачей осветить в книге построение математических моделей для всего разнообразия процессов. Мы коснулись лишь незначительной их части.

В большей части глав я избегал слишком подробного сопоставления математических моделей и реальных систем, хотя отчетливо сознаю, что такой стиль работы должен быть привычным для тех, кто занимается построением моделей. В данном случае мне хотелось анализировать модели более общего характера. Поэтому читателю следует обращать внимание на качественную сторону соответствия реального поведения растения и предсказаний, получаемых с помощью математических моделей. Если читателя удовлетворит наличие такого соответствия, то он сможет выбрать соответствующую модель, конкретизировать ее применительно к задачам своего исследования.

После введения, в котором изложены общие положения и принципы математического моделирования, я намеренно придавал каждой главе независимый характер, ограничиваясь указаниями, где и каким образом можно использовать субмодели в построении математических моделей более общего характера.

Такая форма построения книги была избрана по нескольким причинам. Во-первых, большая часть процессов, происходящих в системе «растение — среда», настолько разнообразны, что не было смысла разрабатывать математические модели унифицированного характера. Во-вторых, я не считал целесообразным создать единую систему символов, которые можно было бы использовать во всех рассматриваемых в книге проблемах, и которая была бы полезной для практического применения. И наконец, я учел то обстоятельство, что большинство исследователей интересуются преимущественно одним каким-либо компонентом системы.

Хочу надеяться, что выбранная структура книги делает использованные в ней материалы более доступными и полезными для читателей.

Перечень проблем, обсуждаемых в книге, наиболее полно отражен в содержании, в котором можно также увидеть и допущенные мною пробелы. Так, в книге очень мало говорится о микроклимате, роли воды в ростовых процессах, взаимосвязи генотипа и фенотипа, а также о многих увлекательных вопросах физиологии корня растений. Единственное, что оправдывает меня за эти упущения, так это мысль о том, что жизнь — слиш-

ком коротка, а область физиологии растений, которую я пытался осветить, стала уже очень обширной.

По-видимому, излишне сделать некоторые замечания о том, как расположен в книге справочный материал. Объяснение символов приведено там, где они вводились, однако, для облегчения ссылок символы повторно приведены в таблице, которая помещена в конце книги перед библиографией. Там же помещен словарь основных определений и математических понятий.

Было бы слишком оптимистичным ожидать, что все ошибки и несообразности в книге устранены (я, естественно, несу за них полную ответственность), поэтому я буду очень благодарен каждому, кто сообщит мне о них и выскажет пожелания, направленные на улучшение книги.

Дж. Г. М. ТОРЛИ

Основные идеи и подходы

Математические модели используются во многих областях человеческой деятельности, начиная от экономики и демографии и кончая ядерной физикой и астрономией. Хотя проблемы, исследуемые с применением этого подхода, могут быть очень различными, методы и их философская основа являются общими (Simon, 1962). Действительно, было показано (Nergmann, 1971), что физические теории имеют в своей основе математическое единство и что большинство соответствующих математических методов могут рассматриваться в качестве движущих сил, получивших применение в таких областях, как теория систем и теория управления. Имеются многочисленные публикации, посвященные этому вопросу на всех уровнях, однако я полагаю, что прочные знания элементарного анализа и дифференциальных уравнений (основные ссылки приведены в библиографии) являются достаточными для значительного прогресса во многих областях моделирования физиологических явлений. Эта глава посвящена вопросам, связанным с применением математических моделей в физиологии.

1. ЧТО ТАКОЕ МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ?

Прежде всего, обсуждая общую концепцию модели, мы должны подчеркнуть, что модель дает изображение системы, поэтому она должна быть похожей на саму систему, и если система является динамической, то модель должна быть способной имитировать ее движения. Моделировать можно различные явления или системы: например, такие, как устье реки, крыло самолета, экономику, посев, апекс корня. Возможно, наиболее важная черта модели состоит в том, что ее можно легче понимать и полнее описывать, чем реальную систему. Таким образом, модель обычно является упрощением реальной системы и поэтому более удобной для работы с ней. Однако существенные черты реальной системы должны отражаться в модели, чтобы ее поведение было таким же или сходным с тем, какое наблюдается у моделируемой системы.

Модели могут быть реальными (физическими) или абстрактными. Например, для исследования устья реки или крыла самолета обычно строят физические модели, чтобы прямо на них делать соответствующие измерения. Для решения экономических задач используют абстрактную модель, применяя для составления модели язык математики. В данной книге рассматриваются только абстрактные модели, которые можно описать математическими уравнениями, поэтому в дальнейшем будет использоваться термин «модель» для обозначения математической модели.

Математическая модель состоит из уравнения либо системы уравнений. Эти уравнения в количественном виде выражают предположения или гипотезы, сделанные в отношении реальной системы. Их решения позволяют получить значения, предсказываемые моделью. Модель, или более точно предположения, сделанные при построении модели, могут быть проверены путем сравнения предсказанных значений с результатами измерений на реальной системе. Математические уравнения модели не раскрывают ее биологическую или научную сущность, они просто выражают и интерпретируют гипотезы в количественной форме, давая возможность на основании результатов их анализа делать выводы об их правильности или ошибочности. Остальная часть этой главы посвящена, главным образом, разъяснению этого определения.

2. ЗНАЧЕНИЕ МОДЕЛЕЙ ДЛЯ НАУЧНОГО ИССЛЕДОВАНИЯ

Рассматривая моделирование применительно к решению исследовательских задач, отметим прежде всего, что исследования можно разделить на две большие категории: качественные и количественные. В то время как качественное исследование ставит вопрос «что происходит?» — или чаще, «происходит ли что-нибудь?» — количественное исследование задается вопросом «сколько произошло?» или «как это происходит?». С последними вопросами чаще всего ассоциируется математическое моделирование, однако в биологии имеется много экспериментальных проблем, для решения которых этот метод непосредственно не применим. Для многих проблем достаточны простые логические рассуждения, и в этом случае введение математической символики лишь затемняет их ясность. Моделирование не является панацеей, и попытки его неуместного применения лишь приведут исследователя к разочарованию и неза заслуженно испортят репутацию самого метода.

Было бы неверным считать, что современное модное использование термина «моделирование» подразумевает какое-то новое средство исследований. Это не так, поскольку моделирование ничто иное, как проверка количественных гипотез, используемое как нечто самое обычное (и с большим успехом) во многих физических

науках, по крайней мере в течение последнего столетия. Если здесь и есть что-то новое, так это более уверенное и интенсивное применение этого метода в физиологии растений наряду с традиционными подходами.

Успех моделирования зависит от существования вопроса, целей исследователя и типа избранной математической модели. Эти аспекты более детально обсуждаются в следующем разделе, хотя некоторые положения, представляющие общий интерес, перечислим:

а) математическая основа гипотезы способствует более углубленному количественному пониманию механизмов функционирования растений и их реакций на внешние условия;

б) попытка построения модели часто помогает точно указать те области, где имеет место недостаток знания и данных;

в) моделирование может стимулировать развитие новых идей и экспериментальных подходов;

г) моделирование может сокращать число проводимых экспериментов, оставляя те из них, которые дают ответы на поставленные вопросы и позволяют делать выбор между альтернативными гипотезами;

д) по сравнению с традиционными методами модели часто позволяют лучше использовать данные, имеющие повышенную точность, но являющиеся более дорогостоящими;

е) в модели может обобщаться информация о различных аспектах роста растений и воссоздаваться картина функционирования всей системы, что иногда является ценным стимулом для организации комплексных исследований;

ж) модель дает возможность в удобной форме обобщать данные;

з) модель позволяет производить интерполяции, экстраполяции и предсказания;

и) удачная модель может быть использована для подтверждения приоритетности прикладных исследований и их развития, а при проявлении осторожности — для помощи растениеводам в принятии решений.

Естественно, не всякая модель соответствует всем этим условиям, однако модели, описанные в этой книге, в основном удовлетворяют требованиям, изложенным в пунктах а, б, в и е.

3. ТИПЫ МОДЕЛЕЙ

Существуют два подхода к использованию математических моделей в исследовательской работе, которые могут быть здесь названы как «механистический» и «эмпирический». Какой из них выбрать зависит от того, что ожидается получить в результате моделирования. Важно, чтобы исследователь имел полное представление о своих целях и чтобы последние были вполне реальными; это поможет избежать создания неправильной модели.

В этом разделе рассматриваются оба типа моделей, общая схема разработки моделей, их интеграция с экспериментальными исследованиями и, наконец, обсуждаются преимущества и недостатки, которые могут быть связаны с каждым из рассматриваемых подходов.

А. Механистические модели

Если мы хотим понять поведение биологической системы на основе ее механизмов, следует использовать механистическую модель. Такую модель можно построить, рассматривая структуру системы, разделяя ее на компоненты и пытаясь понять поведение всей системы на основе представлений о поведении индивидуальных компонентов и их взаимодействия друг с другом.

Если решено построить механистическую модель, необходимо сформулировать некоторые предположения. Это должны быть предположения о том, какие из компонентов системы являются существенными, как они ведут себя, а также какими из компонентов можно пренебречь. Эти предположения составляют основу модели. Далее модель должна быть описана математически, при этом предположения воплощаются в уравнения. На практике оба шага — формулировка предположений и их математическое описание — часто делаются одновременно; например, в модели листа принимают, что поведение молекул углекислоты в газовой фазе можно описать с помощью уравнений, которые справедливы для идеальных газов.

Наконец, уравнения должны быть решены (этот процесс некорректно иногда называют имитацией), а эти решения дают ряд чисел (или данных), представляющих собой предсказание модели.

Наиболее важной частью процесса механистического моделирования являются первые две стадии — предположения и начальная математическая формулировка. На этих стадиях формируется истинное содержание модели, и они осуществляются сравнительно быстро. Последующие две стадии: решение и сравнение предсказанных значений с экспериментальными данными — в принципе являются совсем простыми, хотя на практике они занимают много времени и легко приводят к ошибкам. При испытании модели путем сравнения предсказанных ею данных с экспериментальными данными в действительности производится проверка предположений, лежащих в основе модели (естественно, при этом предполагается, что вся алгебраическая и вычислительная работа продельвается без ошибок). Вследствие того, что на оценку модели на последних двух стадиях подчас требуется много времени и сил, имеется реальная опасность надолго задержаться на отдельной модели; иными словами, даже если со временем становится очевидным, что исходные предположения оказались не столь удачными, какими они должны были бы быть, у исследователя может и не возникнуть желания изменить их, поскольку для этого требуется выполнить много работы по идентификации новой модели.

Б. Эмпирические модели

Поведение системы часто важно попытаться понять, не прибегая к рассмотрению ее структуры, на основе предположений о ее компонентах, используя математический аппарат для анализа этих предположений. Коротче, эмпирический метод связан с осмысливанием экспериментальных данных и подбором наиболее подходящих (обычно простых) формул или системы уравнений для их адекватного описания. Такой способ количественного обобщения экспериментальных данных может показаться произвольным, однако в ряде случаев он оказывается единственно возможным. Если с помощью эмпирических формул удалось получить четкую аппроксимацию экспериментальных данных, то затем можно попытаться в корректном виде рассмотреть механизмы, ответственные за реакции такого характера; имеет смысл попытаться проанализировать механизм, ответственный за реакции такого рода; именно таким является традиционный подход физиологов растений, которые часто делают выводы о механизме изучаемого ими явления по экспериментальным данным.

Следует подчеркнуть, что четкого различия между обоими методами не существует, и обычно в большинстве случаев при построении моделей в разных соотношениях объединяют и эмпирический и механистический подходы. Дело скорее в том, что разработчик механистической модели стремится построить модель до проведения эксперимента, принимая во внимание возможные механизмы и делая на основе модели соответствующие выводы; эксперимент используется затем для проверки гипотез и, возможно, для того, чтобы отдать предпочтение одному из них. Однако, размышляя априори о механизмах, исследователь, конечно, исходит из имеющихся знаний и экспериментальных данных и, следовательно, применяет характерную для него смесь эмпирического подхода к интуиции, с одной стороны. С другой стороны, разработчик эмпирических моделей может высказывать свои суждения о механизме и после того, как он проведет эксперимент и изучит полученные данные; таким образом, он может начинать исследования как эмпирик, а завершать их как сторонник механистического подхода. В действительности разработчик моделей подобно маятнику колеблется между механистическим и эмпирическим подходами; однако, если позволяет существо самой задачи, механистический подход является более предпочтительным.

В. Модели, предсказываемые ими результаты и экспериментальные данные

Далее рассматривается взаимосвязь экспериментальной системы, которую предстоит изучить, с моделью системы и математическим аппаратом. Как это можно сделать, показано в виде



Рис. 1.1
Схема метода математического моделирования.

схемы на рис. 1.1. Видно, что некоторые действия являются общими для механистического и эмпирического моделирования. Естественно, что при составлении модели одни исследователи могут исходить из существующих данных, имеющих отношение к задаче, и современного понимания вопроса, в то

время как другие — для испытания модели могут использовать результаты, специально полученные для данной цели.

Две темы, о которых еще не было упомянуто, — это компьютеры и статистика. К сожалению, модели часто слишком сложны, чтобы их можно было решать вручную, в связи с чем приходится прибегать к вычислительной машине. Компьютер следует рассматривать как полезный инструмент для проведения скучных расчетов, которые в принципе являются простыми. Следует отметить, что использование компьютера ничего нового к модели не прибавляет (хотя оно может умалить ее ценность, если расчеты будут сделаны неверно), поэтому достоверность и ценность модели почти полностью определяются тем, насколько разумны положенные в ее основу предположения.

Обычно очень важным в моделировании является использование статистики. Биологические данные являются переменными, поэтому никогда не может быть точного совпадения предсказанных моделью данных с экспериментальными. Статистические методы нужны для того, чтобы решить, насколько хорошо или плохо это совпадение, и для того, чтобы сравнить точность совпадения, получаемого с помощью альтернативных моделей. Блок «математических уравнений» на рис. 1.1 может включать многие различные области математики, например математический анализ, алгебру, тригонометрию, статистическую математику. Статистическая математика в особенности важна в моделях, содержащих стохастические элементы. Таким образом, статистика может включаться в модель; во всяком случае она используется при проверке и обосновании модели. Компьютеры используются для решения уравнений модели, а также для проверки и обоснования моделей путем сравнения предсказанных данных с экспериментальными. На практике обе эти операции осуществляются параллельно.

Г. Выводы

В обобщенной форме сравним относительные достоинства механистического и эмпирического моделирования.

Механистический подход характеризуется следующими особенностями:

а) параметры модели имеют биологический смысл, поэтому дают некоторые понимания системы;

б) параметры можно варьировать независимо друг от друга и оценивать роль каждого из них в реакции всей системы. Таким образом устанавливают, какие из внешних и внутренних параметров вызывают наибольший эффект;

в) механистическая модель обычно содержит намного больше параметров, чем соответствующая эмпирическая модель. Поэтому она менее удобна для обобщения данных, является громоздкой для расчетов реакций системы или экстраполяции и малоприменимой для целей сравнения;

г) в процессе создания решаемой механистической модели зачастую приходится концентрировать внимание на тех сторонах системы, которые наименее хорошо известны и где наибольшую трудность представляет выяснение того, какие из предположений являются обоснованными. Часто имеет смысл до проведения эксперимента построить небольшую модель, поскольку она может подсказать, как следует провести эксперимент, чтобы получить данные точно в тех областях, где это наиболее необходимо.

Однако имеется несколько убедительных причин, по которым можно предпочесть эмпирические модели:

а) интереснее прежде всего описывать реакцию всей системы в целом, чем выяснять причины, определяющие ее поведение. По существу эмпирическая модель просто еще раз описывает данные и не добавляет в них новую информацию;

б) система часто является настолько сложной, что при существующем уровне знаний анализ ее структуры не представляется возможным, поэтому пока не может ставиться вопрос о том, как действует эта система;

в) необходим удобный способ обобщения большого числа данных через малое число параметров. Такое обобщение представляется ценным для расчетов реакции системы и экстраполяции, а также для целей сравнения.

Преимущества эмпирического подхода состоят в том, что модель в общем проще, чем механистическая, и что ее можно значительно быстрее и легче построить. Основной недостаток модели состоит в том, что ее параметры обычно не имеют биологического смысла. Впрочем, если при сравнении разных сортов растения с помощью одной модели будет установлено, что сортовые различия отражаются в варьировании только одного параметра модели, то это указывает на его важное физиологическое значение. Это может помочь созданию механистической модели, которая выразится в таких же или аналогичных уравнениях.

4. ДВА ПРОСТЫХ ПРИМЕРА

Перед тем как перейти к общей постановке задачи, рассмотрим два конкретных примера построения модели и введем некоторые термины, используемые при моделировании.

А. Логистическое уравнение — кривая роста целого растения

а. Задача

Желательно найти кривую роста, которая дает хорошее описание изменения сухой массы растения в течение всего вегетационного периода. Если это окажется возможным, параметры уравнения роста должны иметь физиологический смысл, связанный либо с внешними условиями, либо с растением. Такое уравнение может быть использовано для обобщения экспериментальных данных и, возможно, для интерпретации данных, характеризующих рост, полученных в экспериментах, где изучали растения разных сортов или разные воздействия внешней среды.

б. Предположения (гипотезы)

I) Растение полностью определяется своей сухой массой W . Система описывается единственной переменной величиной — W . W является зависимой переменной, варьирующей во времени t , где t является независимой переменной.

II) Рост происходит при увеличении количества одного субстрата S .

III) Скорость ростовой реакции прямо пропорциональна уровню субстрата S и сухой массе растения, так что рост является автокаталитическим процессом. Скорость ростовой реакции равна kWS , где k — константа.

в. Математические уравнения

Из предположения (III) следует, что

$$\frac{dW}{dt} = kSW. \quad (1.1)$$

Это дифференциальное уравнение первого порядка не может быть решено, так как уровень субстрата S в процессе роста изменяется. Если W и S измерять в одинаковых единицах и если не происходит потеря вещества при превращении S в W , то

$$dW = -dS, \quad (1.2)$$

а из этого уравнения следует, что увеличение сухой массы точно соответствует уменьшению субстрата. Уравнение (1.2) можно написать в виде $d(W + S) = 0$, которое при интегрировании дает

$$W + S = W_i + S_i = \text{constant}, \quad (1.3)$$

где W_i и S_i — значения W и S в момент $t = 0$, то есть они обозначают начальные условия. Уравнения (1.2) и (1.3) выражают просто



Рис. 1.2

Логистическое уравнение — кривая роста целого растения. Кривая изображает уравнение (1.9) при $W_i = 1$, $W_f = 10$ и $k = 0,1$.

сохранение вещества. Поскольку W и S не могут быть отрицательными (такие величины не имели бы физиологического смысла), из уравнений (1.3) ясно, что W достигает максимального и конечного значений, когда исчерпывается субстрат и $S = 0$. Уравнение (1.3) можно переписать в виде

$$W + S = W_f = W_i + S_i, \quad (1.4)$$

где W_f — максимальное значение W . Заменяя S из уравнения (1.4) в уравнении (1.1), получим

$$\frac{dW}{dt} = k(W_f - W)W. \quad (1.5)$$

Это уравнение представляет модель в дифференциальной форме. Поскольку система имеет только одно переменное состояние, необходимо лишь одно уравнение. Динамические модели (те, в которых время является независимой переменной) обычно состоят из одного или большего числа дифференциальных уравнений первого порядка. Эти уравнения не могут быть аналитически решены, но может быть найдено алгебраическое решение и их необходимо интегрировать, получая соответствующие численные решения.

г. Решение

Уравнение (1.5) принадлежит к типу уравнений с разделяемыми переменными, и его можно представить в виде

$$\int_{W_i}^W \frac{dW}{(W_f - W)W} = \int_0^t k dt. \quad (1.6)$$

Левую часть можно преобразовать следующим образом:

$$\int_{W_i}^W \frac{1}{W_f} \left(\frac{1}{W_f - W} + \frac{1}{W} \right) dW = \int_0^t k dt. \quad (1.7)$$

Интегрирование дает

$$\frac{1}{W_f} \left[\ln \left(\frac{W}{W_i} \right) + \ln \left(\frac{W_f - W_i}{W_f - W} \right) \right] = kt, \quad (1.8)$$

из которого получаем

$$W = \frac{W_i W_f e^{W_f kt}}{W_f - W_i + W_i e^{W_f kt}}. \quad (1.9)$$

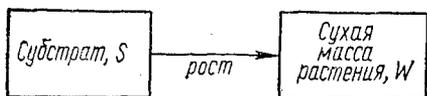


Рис. 1.3

Замкнутая двухкомпарментальная модель без входа и выхода. Если допустить, что скорость роста растения пропорциональна произведению уровня субстрата S и сухой массе растения W (уравнение (1.1)), то можно получить логистическое уравнение роста (уравнение (1.9)).

Полученная зависимость изображена на рис. 1.2. Для малых значений t

$$W = W_i e^{W_j k t}, \quad (1.10)$$

и при $t \rightarrow \infty$, $W \rightarrow W_f$. Отметим, что три константы этого уравнения имеют некоторый приближенный физиологический смысл. W_i — начальное значение сухой массы растения; произведение $W_j k$ — максимальная удельная скорость роста, достигаемая растением в начальной фазе роста, когда отсутствует ограничение субстратом, и W_f — конечная масса растения, которая определяется (из уравнения (1.4)) начальным количеством доступного субстрата и начальной массой сухого вещества растения.

д. Обсуждение

Многие модели растений полезно рассматривать как многокомпарментальные. При таком подходе логистическое уравнение может быть выведено из двухкомпарментальной модели, показанной на рис. 1.3. При разделении системы на компартменты обычно принимается, что они гомогенны или неструктурены и что с каждым компартментом модели связано одно или большее число параметров состояния. Например, в модели растения побег — корень (рис. 9.1, с. 173) задаются значения параметров (сухая масса, уровень углеродного субстрата и уровень азотного субстрата). Обычно двухкомпарментальная модель должна иметь по крайней мере два параметра состояния, хотя если система является полностью закрытой, не имеющей ни входа, ни выхода, связывающих систему с внешним миром, на основании закона сохранения вещества можно исключить из модели уровень субстрата S . Этому можно противопоставить схему (рис. 9.1), в которой имеются два входа (интенсивность истинного фотосинтеза и поглощения азота корнем) и один выход (потеря углеродного субстрата при дыхании); в этом случае, хотя уравнения сохранения применимы и к углероду, и к азоту, ни один из шести параметров состояния исключить из модели нельзя.

Б. Уравнение Михаэлиса — Ментен — модель субстрат-зависимого роста и мембранного транспорта

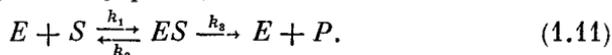
а. Задача

При моделировании растений часто встречаются два случая, когда требуется составить уравнение зависимости скорости процесса от уровня субстрата. Первая относится к скорости роста растения или его части и зависимости ее от уровня субстрата, вторая — к транспорту субстрата через мембрану и зависимости скорости этого транспорта от концентрации субстрата вне мембраны. Часто разработчик модели не стремится получить полное, точное и детальное описание процесса, даже если это возможно, так как оно будет слишком громоздким, чтобы служить в качестве субмодели в более общей модели. Однако он желает получить более простое выражение, поддающееся алгебраической и арифметической обработке; оно должно обеспечивать хорошее согласование с данными на уровне субмодели; и, если это возможно, выражение должно иметь некоторую механистическую основу, так чтобы его параметры имели какое-то (может быть, только ориентировочное) смысловое значение.

Прямоугольная гипербола превосходно удовлетворяет этим требованиям, и ее уравнение может быть получено из нескольких различных моделей. Биохимическая модель, в которой Михаэлис и Ментен получили уравнение для простой фермент-субстратной реакции, наиболее подходит для физиологического применения, и эта реакция описана здесь весьма детально, хотя выводы такого же математического содержания даны для кривой реакции в модели мембранного транспорта в гл. 2.6 А и Б.

б. Предположения и анализ

Принимаем такую схему реакции:



E , S и P обозначают соответственно фермент, его субстрат и продукт реакции; k_1 , k_2 и k_3 — константы скоростей. ES — фермент-субстратный комплекс. В стационарном состоянии концентрация ES — постоянная величина и поэтому

$$k_1 [E] [S] = (k_2 + k_3) [ES], \quad (1.12)$$

где квадратные скобки используются для обозначения концентрации. Если E_0 — общая концентрация имеющегося фермента (которая не изменяется со временем), то

$$E_0 = [E] + [ES]. \quad (1.13)$$

Заменяя $[E]$ в уравнении (1.12) его значением, взятым из уравнения (1.13), получаем

$$k_1 [S] E_0 = (k_1 [S] + k_2 + k_3) [ES], \quad (1.14)$$

или

$$[ES] = \frac{k_1 [S] E_0}{k_1 [S] + k_2 + k_3}. \quad (1.15)$$

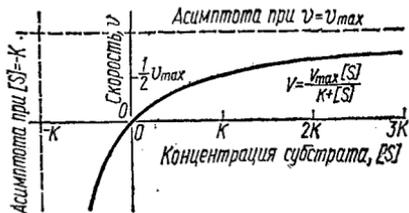


Рис. 1.4

Уравнение Михаэлиса — Ментен — простая модель зависимости роста и мембранного транспорта от субстрата (уравнение (1.17)):

v_{\max} и K — константы. Кривая является прямоугольной гиперболой, и обе асимптоты, обозначенные прерывистой линией, пересекаются под прямым углом.

Заметим, что это уравнение прямоугольной гиперболы описывает изменения концентрации молекул субстрата, которые соединяются (адсорбируются на поверхности) с молекулами фермента. Много лет тому назад получено точно совпадающее с этим уравнение, описывающее адсорбцию молекул газа на твердых поверхностях, известное под названием изотермы адсорбции Лангмюра.

Если через v обозначить скорость стационарной реакции, то

$$v = k_3 [ES] = \frac{k_1 k_3 E_0 [S]}{k_1 [S] + k_2 + k_3}, \quad (1.16)$$

которое может быть записано в следующей форме:

$$v = \frac{v_{\max} [S]}{K + [S]}, \quad (1.17)$$

где

$$v_{\max} = k_3 E_0 \quad \text{и} \quad K = \frac{k_2 + k_3}{k_1}. \quad (1.18)$$

v_{\max} — максимальная скорость реакции, которая достигается в том случае, когда все активные центры молекул фермента заняты молекулами субстрата. Параметр K (часто в литературе обозначается символом K_m) известен под названием константы Михаэлиса — Ментен, соответствует концентрации субстрата при скорости реакции, равной половине максимальной скорости, $v = \frac{1}{2} v_{\max}$.

Если $k_3 > k_2$, то $K \approx \frac{k_2}{k_1}$ и K можно рассматривать как константу связи; низкое значение K означает, что фермент имеет высокое сродство к субстрату, и реакция насыщается при низких концентрациях субстрата.

График уравнения (1.17) изображен на рис. 1.4. Важной особенностью реакции является то, что кривая проходит через начало координат, т. е. при $[S] = 0$ и $v = 0$, где ее наклон приближается к горизонтальной асимптоте при высоких значениях $[S]$, и не имеет точки перегиба. Вторая вертикальная асимптота имеет значение $[S] = -K$, хотя часть кривой для $[S] < 0$ физиологически бессмысленна. Дальнейшее обсуждение прямоугольной гиперболы, ее свойств и применений дано в гл. 2.3 А (с. 51).

В. Обсуждение и применение

Уравнение Михаэлиса — Ментен используется в биологии в разных случаях, однако биологам всегда следует помнить о лежащих в его основе предположениях. Многие сложные процессы можно описать с помощью этого уравнения, например рост микроорганизмов, рост частей растения и часто всего растения, скорости дыхания некоторых запасующих органов и транспорт через мембраны. Во всех этих случаях простая модель Михаэлиса — Ментен представляет собой удобный аппарат для обобщения данных, их интерпретации, дает некоторые указания на механизм и часто (что наиболее важно) является стимулом дальнейшего экспериментирования.

5. МОДЕЛИ И СУБМОДЕЛИ; ЭМПИРИЗМ И ФЕНОМЕНОЛОГИЯ

Эта книга в основном связана с механистическими моделями, с помощью которых пытаются понять поведение всей системы через поведение и взаимодействие составляющих ее компонентов. Целесообразно ввести идею об иерархии моделей на различных уровнях например:

культура
растение
органы
ткани
клетки
органеллы
макромолекулы
молекулы и атомы.

Обычно представляется наиболее удобным понимать поведение на одном уровне, определяя его поведением и механизмами, происходящими на соседнем, ниже расположенном уровне, и модель, которая предназначается для того, чтобы охватить сразу несколько уровней, обычно является громоздкой и мало полезной.

Модель состоит из субмоделей, а в механистической модели каждая субмодель должна описываться предположениями и уравнениями. Можно пытаться создавать механистическую модель для каждой субмодели и т. д., хотя такой подход должен приводить к моделям возрастающей сложности. Более практичным методом является описание каждой субмодели глубоко обоснованными феноменологическими уравнениями. Феноменологическое уравнение описывает явление или поведение системы непосредственно на том уровне, который представляет интерес. Уравнение должно быть экспериментально хорошо обоснованным и по возможности иметь некоторое теоретическое обоснование (например, оно может быть

получено аппроксимированием детального динамического исследования; сходные соотношения могут быть выведены из обычных законов сохранения, или такое уравнение можно непосредственно применить к упрощенной модели субмодели). Некоторые примеры полезных феноменологических уравнений в физиологии растений таковы: прямоугольная гипербола для описания зависимости фотосинтеза листа от интенсивности света и концентрации углекислоты, уравнение Михаэлиса — Ментен для описания зависимости от концентрации субстрата таких сложных процессов, как рост и дыхание, описание транспортных явлений через разность концентраций, деленную на сопротивление. Однако ни одно уравнение не может быть выведено из основной теории без ряда предположений, даже если все они имеют некоторое теоретическое обоснование, а опыт показывает, что они дают приблизительное описание широкого ряда экспериментальных ситуаций. При отсутствии хорошей феноменологии может оказаться необходимым описывать субмодель эмпирическим путем.

Создающий модель является прежде всего редукционистом, и составление модели он обычно начинает с разделения системы на субсистемы. Кроме того, он является также прагматическим холистом, поскольку сознает невозможность выведения тривиальным способом свойств целого из свойств частей и взаимодействия между ними.

6. ПОЛЕЗНЫЕ ЗАКОНЫ СОХРАНЕНИЯ

Установлено, что для решения широкого круга задач в области физики можно применить ряд законов сохранения при весьма ограниченном числе предположений. Эти законы перечислены в данном разделе. Хотя законы сохранения (которые в большей части самоочевидны) и могут быть использованы непосредственно в решении большинства задач в области физиологии растений, их применение иногда позволяет делать более общие выводы (см., например, гл. 6); если модель предсказывает результаты, которые противоречат законам сохранения, вполне вероятно, что она содержит какой-то серьезный недостаток. Однако в физиологии растений эти законы не применимы в тех случаях, когда речь идет о превращении вещества в энергию, а энергии в массу или о больших (релятивистских) скоростях.

А. Сохранение вещества

Вещество не возникает и не исчезает. Это относится к любому виду атомов. Например, в модели фотосинтеза листа количество атомов углерода, поступающих в лист, должно быть равным увеличению числа углеродных атомов во всех химических пулах углеродсодержащих соединений. Любая модель фотосинтеза или метаболизма углерода, как бы она ни была сложна, должна со-

гласовываться с этим законом. Правильность модели можно проверить, суммируя все уравнения (см., например, уравнение (8.16)). Проведение этой операции позволяет раскрывать тривиальные и нетривиальные ошибки в формулировке модели.

Б. Сохранение энергии

Как и вещество, энергия описывается уравнением баланса, включающим все рассматриваемые формы энергии, например химическую, тепловую, кинетическую, световую и т. д. Этот закон сохранения не так важен, как предыдущий, главным образом потому, что основные потоки энергии непосредственно не включаются в наиболее интересные процессы растения. Пример его использования дан в гл. 6, где выведены некоторые общие соотношения, касающиеся эффективности и энергетики роста.

В. Сохранение импульса и момента импульса

Импульс — произведение массы на скорость и момент импульса — произведение импульса на расстояние от оси вращения имеют по три компонента, каждый из которых сохраняется отдельно. Существует очень мало механических импульсов, связанных с процессами в растении, в результате чего этот закон, по-видимому, имеет узко специфическое применение в физиологии растений, возможно, только при описании некоторых транспортных явлений, таких как струйчатое движение.

7. ОБЩАЯ ЗАДАЧА

В гл. 1.3 (с. 13) модели были охарактеризованы как механистические, так и эмпирические; их можно также классифицировать далее как динамические и статистические, детерминистские и стохастические. Многие модели в точности не соответствуют этой схеме классификации. В этой книге рассматриваются преимущественно динамические детерминистские модели. Формальные аспекты этого подхода описываются ниже и обсуждаются с различных точек зрения, из которых одни представляют общий интерес, а другие — имеют отношение только к моделированию процессов растения.

А. Динамические детерминистские модели

Предположим, что интересующую нас систему можно описать q переменными

$$X_1, X_2, X_3 \dots X_q. \quad (1.19)$$

Состояние модельной системы в данный момент времени полностью определяется знанием численных значений всех этих переменных,

которые называют переменными состояниями. Задача математического моделирования состоит в отыскании выражений, описывающих зависимость скорости изменения каждой переменной состояния от всех остальных переменных состояний, а именно:

$$\begin{aligned}\frac{dX_1}{dt} &= f_1(X_1, X_2, \dots, X_q), \\ \frac{dX_2}{dt} &= f_2(X_1, X_2, \dots, X_q), \\ &\dots \\ \frac{dX_q}{dt} &= f_q(X_1, X_2, \dots, X_q),\end{aligned}\tag{1.20}$$

где t — переменная времени. Здесь выражение $f_i(X_1, X_2, \dots, X_q)$ обозначает функцию q переменных состояний X_1, X_2, \dots, X_q . Задавая начальные условия значения X_1, X_2, \dots, X_q при $t = 0$, уравнения (1.20) можно проинтегрировать и получить выражение, характеризующее состояние системы для всех значений времени t . Поясним этот тип формулировки.

В уравнениях (1.20) скорости изменения переменных состояний, находящихся слева, являются функциями переменных состояний, находящихся справа; уравнения (1.20) можно описать словами

$$\text{скорости зависят от состояния,}\tag{1.21}$$

где состояние обозначает состояние системы. Члены в правой части уравнений (1.20) выражают процессы, скорость которых определенным образом зависит от переменных состояний. Например, предположим, что X_1 — количество углекислоты в листе, тогда процессами, которые могут влиять на эту величину, являются диффузия CO_2 в лист, выделение CO_2 в процессе дыхания листа и поглощение CO_2 при фотосинтезе. С этой точки зрения разработчик модели должен высказать предположение о том, как интенсивность фотосинтеза зависит от X_1 или как дыхание зависит от содержания сахара в листе и от других факторов, оказывающих влияние на этот процесс. Некоторые выражения, приведенные ниже, включают предположения о том, как происходят соответствующие процессы.

Уравнения (1.20) представляют собой q уравнений первого порядка; в принципе можно преобразовать их в форму дифференциального уравнения n -го порядка. Например, два уравнения первого порядка

$$\frac{dX_1}{dt} = aX_1 - X_2\tag{1.22}$$

и
$$\frac{dX_2}{dt} = -X_1.$$

эквивалентны уравнению

$$\frac{d^2X_1}{dt^2} = a \frac{dX_1}{dt} + X_1.$$

Это уравнение получено дифференцированием первого уравнения и исключением X_2 с помощью второго уравнения системы (1.22).

В общем переменная времени t в явном виде не должна появляться в правой части уравнений (1.20). Заметим, что в уравнении (1.22) правая часть изменяется во времени вследствие того, что во времени изменяются X_1 и X_2 и нет непосредственной зависимости от времени, как, например, в случае, если бы правая часть имела вид $aX_1 - X_2 + bt$, где b — константа.

Однако иногда удобно иметь t в явном виде, появляющееся в уравнении для объяснения того коэффициента, о котором не имеется соответствующих сведений. Например, уравнение кривой роста Гомпертца можно получить из дифференциального уравнения первого порядка

$$\frac{dW}{dt} = \mu_0 W e^{-St}, \quad (1.23)$$

где W — сухая масса, μ_0 — константа (удельная скорость роста в момент $t = 0$) и S — параметр старения. Система определяется переменной состояния W и независимой переменной t . Альтернативная формулировка уравнения Гомпертца достигается двумя уравнениями первого порядка

$$\frac{dW}{dt} = \mu W \quad (1.24)$$

и

$$\frac{d\mu}{dt} = -S\mu,$$

где μ — вторая переменная состояния, а t в явном виде больше не фигурирует в правой части уравнений. Интегрирование второго из уравнений (1.24) дает

$$\mu = \mu_0 e^{-St},$$

подставив это выражение в первое из уравнений (1.24), снова получаем уравнение (1.23). Система (1.24) описывается двумя переменными состояния W и μ вместо W и t в уравнении (1.23). Следовало бы здесь указать, что уравнение (1.24) более информативно, поскольку оно показывает, что удельное количество аппарата роста (μ) падает в соответствии с кинетикой первого порядка. Если система полностью выражена через переменные состояния, то t не появляется в правой части уравнений (1.20), и система не «знает», что такое время: она «знает» только значения переменных состояния. Если t появляется в явном виде, то имеется некоторая скрытая переменная состояния (такая, как μ в примере с кривой Гомпертца), которая следит за временем; это можно интерпретировать как память или знание о прошлой истории системы.

Рассмотренная модельная система имеет q переменных X_1, X_2, \dots, X_q и можно предстать, что положение точки в q -мерном пространстве определяется текущими значениями этих переменных. Такое пространство называют пространством системы. Состояние системы задается определенным положением точки в этом

пространстве. Уравнения (1.20) описывают движение точки системы, и во времени точка системы совершает путь в пространстве системы.

Существует много проблем оценки правильности решений уравнений (1.20); это составляет область математических исследований, в которой еще много нерешенных вопросов. Наши интересы сосредоточены в первую очередь на изучении решений уравнений (1.20) численными методами (Gear, 1971) с использованием доступной в настоящее время техники.

Определенные внешние факторы, такие как плотность светового потока и температура, могут оказаться важными для модели. Они часто варьируют во времени и обычно имеют явную временную зависимость, не связанную с поведением системы. Некоторые исследователи относят такие величины к переменным или к «движущим» переменным, однако другие авторы сохраняют термин переменные только для переменных систем. Плотность светового потока и температуру следует рассматривать как параметры внешней среды, влияющие на модель, которые могут зависеть либо не зависеть от времени. Используемый нами термин «параметр» обсуждается в гл. 1.7 (с. 25), и мы предпочитаем называть переменные, как правило, относящиеся к факторам внешней среды и имеющие автономную временную зависимость, «движущими» переменными.

Б. Процессы и свойства; переменные

В гл. 1.5 (с. 23) отмечалось, что модель можно строить на многих разных уровнях, а общий подход к составлению динамических детерминистских моделей был только что описан. В этом подходе процессы происходят со скоростями, которые определяются состоянием системы (значениями переменных состояния), а состояние системы получают интегрированием скоростей по времени при заданных начальных условиях. Мгновенные свойства системы есть величины, которые определяют ее состояние. Рассмотрим некоторые свойства и процессы, применимые к растениям.

Каждый процесс характеризуется скоростью, выражаемой «на единицу времени». Существует только два основных типа процессов — транспорт и химическое превращение. Иногда полезно разделять процессы на происходящие в растениях либо вне их и процессы категории растения — среда. В табл. 1.1 перечисляются многие важные процессы.

Мгновенные свойства системы (некоторые перечислены в табл. 1.1) могут быть переменными в модели системы. Эти свойства также можно делить на различные группы, такие как основные и производные, механические и химические и т. п. Целесообразно делить переменные модели на категории «интенсивных» и «экстенсивных» переменных (Zeman sky, 1957). Если система разделена на две равные части (конечно, это иногда не представляется возможным), то те значения, которые для каждой половины системы остаются

Таблица 1.1. ПРОЦЕССЫ РАСТЕНИЙ И СВОЙСТВА

Процессы	Свойства
Поглощение, отражение, рассеяние, пропускание света	Размер, масса, число, длина, площадь, объем
Поглощение питательных веществ	Структура, внутренняя структура
Поглощение воды	Внешняя форма, геометрия, положение, облик
Транспорт в растении газов, сахаров, гормонов, факторов роста, других веществ	Состав, химические концентрации
Фотосинтез	Температура
Дыхание	Давление
дыхание поддержания	Электрические и оптические свойства
Использование углерода ассимилятов, других веществ	Поглотительная способность, проводимость, отражательная способность, светорассеивающая способность, светопронускающая способность
Другие аспекты метаболизма, утечка	Механические свойства, эластичность, проницаемость
Утечка, потеря вещества	
Запасание	
Рост	
Развитие	
прорастание	
морфогенез	
репродукция	
старение	
Уборка	
Послеуборочные процессы	

ся такими же, как и для целой системы, называются интенсивными, те же, значения которых становятся в два раза меньше, называются экстенсивными. Например, температура, давление, концентрация и плотность являются интенсивными свойствами, в то время как объем, масса, энергия и число клеток — экстенсивные свойства. Некоторые производные свойства системы, такие как сопротивление транспорту, не являются ни интенсивными, ни экстенсивными; они могут сложным образом зависеть от геометрии и не могут быть просто оценены.

В. Параметры и константы

Уравнения модели (уравнения 1.20) могут содержать ряд параметров и констант. Хотя иногда понятия параметр и константа мало различаются между собой, эти термины используются здесь в следующем смысле. Параметры — это величины, часто изменяющиеся от решения к решению, но сохраняющие определенное значение для единичного решения; обычно следует решать модель с разными значениями параметра, изучать, как определенные предположения влияют на результат моделирования. Например, внешняя концентрация CO_2 , константа скорости биохимической реакции, устойчивое сопротивление являются типичными параметрами. С другой стороны, число секунд в сутках или молекулярную массу

сахарозы следует рассматривать как константы. Параметры также следует классифицировать на интенсивные и экстенсивные, как это ранее было показано для переменных.

Г. Детерминистские и стохастические модели

Рассмотренные далее модели в большинстве случаев являются детерминистскими и могут быть описаны такой, как (1.20), системой уравнений. Стохастические модели — это модели, которые как часть содержат некоторые элементы случайности. В конечном счете на молекулярном и атомарном уровнях все процессы случайны, хотя для процессов, в которых участвует очень большое число молекул, характерна известная определенность (см., например, Mc Quarrie, 1967). Многие из наших моделей основаны на аналогиях с химической кинетикой и всюду в них использовано детерминистское описание химической кинетики. Следует, однако, заметить, что, если в процесс вовлечено небольшое количество молекул (а в случае биологических процессов это бывает) или детерминистские модели имеют определенные элементы нестабильности, стохастический подход может предсказать поведение, качественно отличное от предсказываемого соответствующей детерминистской моделью.

Д. Структура и форма

Биологические структура и форма многие столетия увлекали ученых, и можно утверждать, что количественное описание структуры и скорости изменения этой структуры в зависимости от внешних факторов и свойств структуры является центральной проблемой биологии. В целях экономии времени и для упрощения задачи изучаемые явления часто рассматриваются как находящиеся в «стационарном состоянии». Существует три типа задач, связанных с биологической структурой и формой: первая отыскивает адекватное описание, которое должно быть полным и легко в количественной форме сопоставляться с экспериментом; вторая относится к описанию системы с ее свойствами и функциями в естественных условиях; а третья должна давать объяснение механизмов, создающих структуру или форму. Функциональное и механистическое описание завершают решение этих трех задач.

Исторически простое описание явления всегда предшествовало его пониманию; примеры этому мы находим во всех науках от физики до биологии. Например, движение планет довольно точно описано еще задолго до Ньютона; многие из замечательных структур атомных спектров описаны до возникновения квантовой механики; в текущем столетии исследование кристаллических структур с помощью рентгеновских лучей предшествовало развитию физических и химических представлений, позволивших объяснить, как возникают структуры. Прошел большой период времени от описа-

ния структуры отдельных молекул белков либо нуклеиновой кислоты до понимания того, почему наблюдаемая конфигурация в данных условиях должна иметь самую низкую свободную энергию. Наши знания подобных проблем были неполными до познания сути явлений. В животном и растительном мире существуют большие различия в происхождении и распространении структуры и формы, что следует принимать во внимание. В животном мире при эмбриональном развитии структура возникает благодаря событиям, происходящим одновременно во всем организме, но обычно на протяжении короткого в сравнении с длительностью жизненного цикла организма периода времени. У растений же структура генерируется благодаря событиям, происходящим в очень ограниченном участке растения — в его меристематических тканях; этот процесс продолжается на протяжении большей части жизненного цикла растения (при прорастании семян и раннем развитии проростка весь организм в сущности меристематичен). Рост растений в известном смысле непредопределен, в то время как у животных рост, как правило, предопределен. Таким образом, имеется качественное различие путей интеграции пространственных и временных событий роста и формообразования, поэтому необходимы различные подходы к моделированию этого процесса у растений и животных.

Для животного организма существенно то обстоятельство, что взаимодействия между компонентами организма включаются в модель до интегрирования во времени и рассматриваются в системе целого организма. У растения взаимодействие между разными компонентами обычно более слабое и, по-видимому, допустимо каждый компонент рассматривать изолированно, а влияние остальных части растения и окружающих условий включать в модель в виде параметров, варьирующих сравнительно медленно. Имеются также и другие различия, такие, например, как большая роль подвижности клеток у животных, наличие сравнительно ограниченного числа типов структур у растений. Перечисленные факторы могут оказаться причиной значительных различий между ботаническими и зоологическими методами решения этих задач.

Е. Ограничения

Ограничения следует рассматривать как потерю или лимитирование степеней свободы. Эта общая концепция является решающей для всех типов моделирования. Ограничения степеней свободы обычно применяют для того, чтобы добиться упрощения описания. При их использовании подразумевается, что возможно также альтернативное описание системы.

Рассмотрим шар, движущийся по поверхности стола. Было бы естественным описать его движение, используя две горизонтальные координаты x и y . Этот способ дает точное и простое описание, доказывая тем самым, что допущенное ограничение степеней

свободы является обоснованным и что сил, действующих на шар в горизонтальной плоскости, вполне достаточно для описания его движения. Однако имеется альтернативное и более сложное описание, которое является и более полным. При этом принимается во внимание вертикальная координата z , и в динамические уравнения включаются действующие на шар гравитационные и химические силы, прижимающие его к поверхности стола. Простая двухмерная модель очень точна для поверхности мраморного стола, но в других случаях, когда разработчик модели, чувствуя, что ограничение обосновано слишком слабо, возможно, должен выбрать более детальное описание в трех измерениях. Моделирующий растение, стремясь к максимальному упрощению при сохранении достоверности модели, должен вводить в модель возможно большее число ограничений, однако следует делать это так, чтобы не утрачивался смысл описания.

В качестве другого примера рассмотрим часовой механизм. Обычно этот механизм описывают, используя язык шестерен, зубчиков колес, регулятора хода и т. д. Все виды ограничений выражены в этом описании. В принципе можно было бы описать эту систему через атомные и молекулярные движения и химические силы взаимодействия между атомами и молекулами, хотя такое описание было бы крайне неэффективным и, кроме того, его нельзя было бы «считать». Ученый, полагающий, что растение — это «только биохимия», занимает позицию физика, который заявляет, что часы — это «только квантовая механика». При моделировании растений необходимо стремиться находить адекватное описание на определенном уровне организации, и тщательный выбор ограничений степеней свободы (которые часто определяют язык моделирования) является важнейшим условием.

Ж. Сигналы и их интерпретация

Сигнал или сообщение может быть эффективным лишь в том случае, когда реципиент знает, как их интерпретировать; это означает, что он знает язык информации и (как отмечено в конце гл. 1.7 E) язык системы ограничений. Если молекула описывается как «сообщение», то это означает, что существуют определенные структуры, способные узнавать эту молекулу и соответствующим образом реагировать. Описание такого типа для определенных целей может оказаться значительно более полезным, чем описание через молекулярные взаимодействия; это не означает, что молекулярное описание является не правомочным — большинство физиков и химиков полагает, что атомы и молекулы в растении следуют общим законам физики и химии; просто такое описание менее уместно. Если структуры, опознающие сигнальную молекулу, не являются специфичными в процессе опознавания или в последующей реакции, то, по-видимому, вряд ли стоит говорить о сигнале. Поэтому при построении моделей важно различать строгие и слабые

ограничения (такие как высокоспецифичное молекулярное взаимодействие или твердая поверхность стола), которые предоставляют возможность упрощенного описания системы.

3. Альтернативные пути развития; переключатели

При размышлении о развитии может оказаться очень полезной аналогия с ландшафтом, предложенная Уоддингтоном (Waddington, 1966, с. 49). В этой аналогии пространство системы представлено в виде «эпигенетического ландшафта», состоящего из долин и холмов; если представить мяч, который катится по дну долины, то он будет изображать точку системы, движущуюся в пространстве «эпигенетического ландшафта». Ширина дна долины и высота ее сторон являются факторами, определяющими устойчивость движения. Путь развития растения — это линия, которую описывает точка системы, пересекая «эпигенетический ландшафт». В некоторых случаях две долины, расположенные рядом на некотором расстоянии, могут сходиться, в то время как в других случаях долины могут расходиться. Эта картина подходит для описания некоторых проблем цветения и вегетативного роста растений — системы, которая детально анализируется в гл. 12. Возможности построения моделей, включающих переключатели, имеют некоторые общие черты, которые в последующем будут кратко обсуждаться в связи с изложенной выше аналогией.

Переключение требует наличия оператора, а это означает, что вся система разделена по крайней мере на два компонента, в нашем случае — на растение и его окружение. Переключатель срабатывает в том случае, когда при данных внешних условиях происходит качественное и почти непрерывное изменение типа развития, в то время как в иных условиях это изменение не происходит. Используя аналогию с ландшафтом, находим два способа интерпретации переключателя. В первом случае точке системы сообщается импульс, перебрасывающий ее через холм в соседнюю долину. Во втором — первая долина перестает существовать: «геологическое» вмешательство поднимает долину над окружающими холмами, так что точка системы вынуждена скатиться вниз, в другую долину. Обе интерпретации отличаются сложностью. В первой предполагают, что точка системы может обладать инерцией или что переключатель изменяет ограничения, и некие силы перебрасывают точку через холм. В этом случае путь наименьшего сопротивления направлен вверх и, если рассматривать систему в целом (включая переключатель), то можно просто рассматривать точку системы, движущуюся вдоль дна долины в другом ландшафте. Во втором случае аналогия с ландшафтом менее привлекательна, поскольку сам ландшафт изменяется; может быть, целесообразнее было бы рассматривать точку системы, пересекающую фиксированный ландшафт, с различными маршрутами и неодинаковыми

скоростями. Несмотря на эти проблемы, представление об «эпигенетическом ландшафте» может помочь тем, кто изучает развитие растений, правильно формулировать задачи исследований.

И. Стабильность

На практике абсолютной стабильности систем не наблюдается — речь идет о степени стабильности. Систему считают стабильной, если при небольшом возмущении или нарушении она возвращается в исходное состояние в случае стационарного состояния или, если она возвращается к соответствующему предопределенному пути развития в случае динамической системы. Растения отличаются высокой стабильностью и могут противостоять сильным хирургическим вмешательствам или резким изменениям среды. Далеко не всегда достаточно просто придать модели такую стабильность, которой обладает реальная моделируемая система. Часто модели являются нестабильными вследствие того, что слишком велик интервал интегрирования или из-за того, что избран неподходящий способ интегрирования (см. следующий раздел). Всегда следует тщательно исследовать поведение модели по отношению к интервалу и способу интегрирования, прежде чем считать ее удовлетворительной.

К. Масштабы времени

Биологические процессы происходят с очень различными скоростями, с временами релаксации от наносекунд до нескольких лет. Моделирующий растения должен учитывать это разнообразие и делать возможные упрощения. Настоящее обсуждение многим обязано тому, что было сделано Гудвином (Goodwin, 1963, гл. 2).

Если два процесса имеют очень различные скорости, то по отношению к более медленному процессу быстрый процесс рассматривается как находящийся в стационарном состоянии. Параметры этого стационарного состояния будут представлены в уравнении, описывающем временной ход медленного процесса. В уравнении быстрого процесса переменные, относящиеся к медленному процессу, со временем существенно не изменяются, в связи с чем их можно рассматривать в качестве параметров. При расчетах могут возникнуть трудности, если в интересующей области временной шкалы события определяются гораздо более быстрыми процессами. Когда проводится численное интегрирование, приходится использовать очень короткие временные шаги, чтобы с надлежащей точностью учесть быстрые процессы, и может оказаться невозможным найти решение за разумное счетное время. Например, чтобы проинтегрировать уравнение за период около 10 недель при шаге интегрирования 10 мс потребовалось бы около 600 млн. повторений (итераций), причем каждое повторение может в свою очередь включать несколько сотен основных арифметических дей-

ствий. Такой случай приведен на рис. 9.5 (с. 186), где в модели распределения веществ в растении отношение корень : побег варьирует намного медленнее, чем уровень субстрата в растении, который может подвергаться сравнительно сильным и быстрым флюктуациям без существенного влияния на структуру распределения сухого вещества. Описание транспортных процессов связано с особыми трудностями (см. гл. 11.4, с. 220) из-за их скорости, а также вследствие того, что поток обычно зависит от градиента концентрации, а для расчета концентраций необходима большая точность. Проблема «негибкости» или «плохого составления» дифференциальных уравнений обсуждена в работах Gear (1971) и Cooper (1969).

Разработчик моделей растений должен избегать включения в одну модель процессов, протекающих с резко различными скоростями, хотя это и не всегда возможно. Часто модель создается для того, чтобы описать поведение системы в течение определенного периода времени, составляющего, например, несколько минут, сутки, два или три месяца, или даже несколько лет. Лучше создавать разные модели, чтобы применять их к этим неодинаковым условиям, поскольку свойства системы, которые могут быть важными в «быстрых» моделях, будут относительно несущественными в «медленных» моделях. Например, соотношение структура: запас может испытывать большие суточные флюктуации, хотя для периода в несколько дней оно может быть относительно постоянным, если измерять его в одно и то же время суток.

Л. Биологическая изменчивость и неопределенность

Биолог-экспериментатор хорошо знает изменчивость биологического материала и значение неразрушающих способов проведения измерений, позволяющих избегать повторностей. Большинство моделей растений служит для описания поведения некоего «среднего» растения, хотя иногда дополнительная информация может быть получена при рассмотрении отдельного растения. Например, при филлотаксисе (гл. 13) данные об углах между последовательно расположенными листьями значительно более информативны, если они получены на конкретном растении, а не усреднены для многих растений. Некоторые модели растений применимы только к случаям, где возможны неразрушающие измерения.

Задачи, связанные с биологической изменчивостью, могут быть очень разнообразными в зависимости от того, какой исследуется объект — микроорганизмы, салат или растение томата, плодовое дерево или сообщество. В некоторых случаях (Flsasser, 1972) число процессов, над которыми можно проводить наблюдения, оказывается крайне малым в сравнении с числом всех возможных процессов. Даже наиболее вероятные процессы могут быть исключительно маловероятными, и может оказаться, что не

существует способ выражений численных значений вероятностей наблюдаемых процессов. Эти обстоятельства могут быть важными при рассмотрении эволюции конкретных растений.

8. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ТЕРМОДИНАМИКИ И ТЕРМОДИНАМИКИ НЕОБРАТИМЫХ ПРОЦЕССОВ В МОДЕЛИРОВАНИИ

Составитель модели или желающий заниматься моделированием должен хорошо уяснить, в какой степени использование термодинамики целесообразно при моделировании, и должен ли он тратить время на ее изучение. В этом разделе я дам не намного больше сведений, чем следует из моего собственного мнения по этому вопросу (некоторые могут назвать его предубеждением). Это мнение вкратце сводится к тому, что термодинамика имеет ограниченное специфическое применение при моделировании растений, хотя знание ее законов несомненно является важным.

Первый закон термодинамики — закон сохранения энергии (гл. 1.6.Б, с. 24), безусловно, соблюдается в биологических процессах. Второй закон утверждает, что увеличение энтропии в изолированной системе больше или равно нулю. Большинство моделей растений не формулируют на основе этого закона, хотя всякая хорошо задуманная модель должна согласовываться со вторым законом термодинамики, если модель включает все потоки энергии и температуру различных компонентов системы. Третий закон, касающийся недостижимости абсолютного нуля, по-видимому, в настоящее время не может найти применения в проблемах физиологии растений.

Термодинамика неравновесных процессов не имеет еще хорошо устоявшейся и общепринятой теоретической структуры, как классическая термодинамика, хотя с ее дальнейшим развитием она может все с большей эффективностью использоваться для решения биологических задач, в частности, касающихся транспорта. Моделирование на основе термодинамики является феноменологическим, и вводимые коэффициенты с трудом поддаются интерпретации как величины, представляющие интерес для физиологов. Это — обычно линейная (близкая к равновесию) форма термодинамики необратимых процессов (Ketchalsky, Curran, 1967); она включает линейные зависимости между потоками и силами, соотношение Онзагера между феноменологическими коэффициентами в уравнениях поток — энергия и условие стационарности (дающее стабильность), при котором скорость производства энтропии равна нулю. Было бы триумфом разъяснить, что биологические процессы существенно нелинейны и системы функционируют далеко от состояния равновесия. Часто трудно решить вопрос о том, насколько близка система к состоянию равновесия, чтобы с достаточной уверенностью использовать линейную неравновесную термодина-

мику. Даже если это оказывается возможным, в модель иногда приходится вводить коэффициенты, лишенные физиологического смысла, поэтому в таких случаях лучше с самого начала отдать предпочтение механистическому подходу. В развитии обособленной теории для далеких от равновесия систем произошел существенный прогресс (Glansdorf, Prigogine, 1971), хотя здесь можно заметить, что для решения отдельных задач сперва был использован механистический подход, и результаты оказалось возможным получить без помощи термодинамической теории. Тем не менее термодинамические теории могут дать единый каркас для идей и методов моделирования.

9. Роль компьютеров

В гл. 1.3. В (с. 13) вкратце было отмечено, что компьютеры, по-видимому, следует использовать на двух этапах моделирования. Первый из них — решение модели, а второй связан с проверкой модели, осуществляемой путем сравнения предсказанных данных с экспериментально установленными. Иногда оба этапа осуществляются совместно, эти операции можно назвать процедурой подгонки.

А. Подгонка

Предположим, что в результате решения модели получено m предсказанных значений

$$Y_1, Y_2, \dots, Y_{m-1}, Y_m, \quad (1.25)$$

и пусть в модели содержатся n параметров

$$\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_{n-1}, \lambda_n. \quad (1.26)$$

Значения Y зависят от λ . Некоторые из λ будут иметь конкретные значения, возможно, полученные из более общей теории, или из экспериментов нижнего уровня, а другие — могут быть известны только лишь приблизительно. Предположим, что измерения, проведенные на реальной системе, дают совокупность данных:

$$y_1, y_2, \dots, y_{m-1}, y_m. \quad (1.27)$$

Тогда величина сумм квадратов разности R , определяемая выражением

$$R = \sum_{i=1}^m (y_i - Y_i)^2, \quad (1.28)$$

является мерой недостаточности подгонки модели на основании стандартной ошибки. [Уравнение (1.28) должно быть оценено, хотя мы в данном случае пренебрегаем этим. Если некоторые из данных имеют повторности, то каждое значение y_i должно быть



Рис. 1.5

Чувствительные и нечувствительные параметры модели. На кривой I остаток R (показатель недостаточности подгонки) быстро изменяется с изменением параметра λ , значение которого поэтому является критическим по отношению к свойствам модели. На кривой II λ оказывает гораздо меньшее влияние на величину остатка, поэтому достаточно знать приближенное значение этого параметра.

средневзвешенным из значений этих повторностей]. Наилучшая подгонка рассчитывается при таком выборе значений некоторых либо всех параметров λ , при которых R находится в минимуме. Предположим, что модель имеет только один параметр λ . Если R в минимуме, то

$$\frac{dR}{d\lambda} = 0 \quad \text{и} \quad \frac{d^2R}{d\lambda^2} > 0. \quad (1.29)$$

На рис. 1.5 графически изображен пример чувствительного и нечувствительного параметров. Ясно, что λ будет наиболее точно соответствовать модели, если значение $\frac{d^2R}{d\lambda^2}$ велико, как на кривой I.

Если модель детерминистская, предсказываемые ею результаты Y дают без учета кривой распределения. Однако экспериментальные данные y могут содержать ошибку, и это определяет минимальное значение R , которое достигается корректировкой параметров модели. Сумму квадратов разности можно разделить на две составляющие

$$R = R_e + R_l, \quad (1.30)$$

R_e — обусловлено ошибкой эксперимента и может иметь такое ожидаемое значение:

$$R_e = (m - n) \sigma^2, \quad (1.31)$$

где σ^2 — дисперсия. Компонент R_l отражает расхождение модели с экспериментом. Параметры λ влияют только на R_e и если R_e слишком велико, R может оказаться почти полностью нечувствительным к значениям λ . R_e можно определить, если имеется повторность, хотя часто это оказывается невозможным. В таком случае определяется верхний предел R_e (а поэтому и σ^2) как минимальное значение R , полученное выбором параметров λ .

Сумма квадратов разности R зависит от Y , которые в свою очередь зависят от параметров λ , и эту зависимость можно выразить следующим образом:

$$R = R(\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n). \quad (1.32)$$

Дифференцируя дважды R по λ , получаем матрицу A

$$A = \frac{\partial^2 R}{\partial \lambda_i \partial \lambda_j}, \quad i, j = 1, n. \quad (1.33)$$

Если модель совпадает по двум параметрам, то матрица A должна состоять из членов

$$\begin{vmatrix} \frac{\partial^2 R}{\partial \lambda_1^2} & \frac{\partial^2 R}{\partial \lambda_1 \partial \lambda_2} \\ \frac{\partial^2 R}{\partial \lambda_2 \partial \lambda_1} & \frac{\partial^2 R}{\partial \lambda_2^2} \end{vmatrix},$$

хотя два диагональных элемента должны быть равны между собой, поскольку A — матрица симметричная. Пусть матрица B является обратной величиной A :

$$B = A^{-1}. \quad (1.34)$$

Степень свободы ν задается выражением

$$\nu = m - n. \quad (1.35)$$

Объективная оценка дисперсии параметра λ_i следующая:

$$\text{var}(\lambda_i) = \frac{2R}{\nu} B_{ii}, \quad (1.36)$$

а объективная оценка общей дисперсии параметров λ_i и λ_j —

$$\text{covar}(\lambda_i, \lambda_j) = \frac{2R}{\nu} B_{ij}. \quad (1.37)$$

100 (1 - P)%-ный доверительный интервал для λ_i равен

$$\lambda_i \pm [\text{var}(\lambda_i)]^{1/2} t_{P,\nu}, \quad (1.38)$$

где $t_{P,\nu}$ — 100 P %-ная точка в распределении Стьюдента со степенью свободы $\nu = m - n$. Например, если требуется 95%-ный доверительный интервал при $\nu = 60$, то $t_{0,95,60} = 2,00$.

В общем виде процедура такова:

1) при данных параметрах модели $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$ найти решения

$$Y_1, Y_2, \dots, Y_m = \text{решать модель } (\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n); \quad (1.39)$$

2) использовать экспериментальные данные и рассчитать остаток (уравнение (1.28));

3) минимизировать остаток по отношению к λ и получить значения $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$, соответствующие лучшей подгонке модели:

$$\lambda \text{ (лучшая подгонка)} = \text{минимизировать } [R(\lambda)]; \quad (1.40)$$

4) для получения приблизительных ошибок в определении лучшим образом подогаанного параметра λ рассчитать вторую производную матрицы A (уравнение (1.33)) в точке $\lambda = \lambda$ (лучшая подгонка).

$A =$ дважды дифференцировать $[R(\lambda$ (лучшая подгонка))], (1.41)
рассчитать обратную матрицу

$B =$ обратить (A) , (1.42)

и применить уравнения (1.35) — (1.38);

5) если имеются повторности, то сравнение суммы квадратов разностей, обусловленной отсутствием подогаданности R_i , с суммой квадратов разностей ошибок R_e с помощью F -теста даст количественную меру добротности подгонки; иначе составитель модели должен сделать свое собственное качественное суждение по этому вопросу.

Б. Расчеты

Компьютер почти определенно будет использоваться на тех этапах, которые были описаны в общих чертах в предыдущем разделе. В действительности приходится затратить много усилий при работе со стандартными подпрограммами, и только когда модель решается, можно реально проверить математические и расчетные способности специалиста по моделям. Здесь многое определяется правильным выбором подпрограмм. Следует, однако, подчеркнуть, что компьютер не заменяет напряженных и точных мыслей. Легкость, с какой можно осуществлять расчеты с помощью некоторого устройства, служит постоянным искушением надлежащим образом не анализировать задачу. Это подобно зову сирены. Роль компьютера заключается в помощи, существенной помощи, необходимой для образного понимания сущности моделируемых процессов.

Физиолог не должен вводить себя в заблуждение, полагая, что серьезные, осмысленные модели можно создать без определенного уровня знаний математики, вычислительных методов и компьютеров. Почти неизменная ошибка — обращаться к компьютеру, когда еще возможен дальнейший анализ. Большая часть вычислительных центров может обеспечить подпрограммы для решения уравнений (1.40) — (1.42), однако бездумное пользование такими подпрограммами приводит к неудаче с большими потерями времени и усилий. Пример трудностей, которые могут возникнуть при использовании субпрограммы общей минимизации для плохо поставленной задачи, дан в приложении к гл. 9. Мы очень рекомендуем книгу (Fox, Mayers, 1968), посвященную этой технике, но в случае возникновения сомнений составитель модели должен консультироваться со специалистами по численному анализу или по использованию компьютеров.

Возможно, наиболее ценной подпрограммой для составителя моделей является подпрограмма многосторонней минимизации. Она часто может быть использована при решении моделей (например, модели стационарного состояния), которые могут состоять из системы совместных нелинейных уравнений (как в гл. 9.1.Е,

с. 180) и могут быть также использованы при создании программ подгонки общего назначения для подгонки линейных реакций, реакций второго и более высокого порядков.

В. Языки специального назначения для моделирования

Существует ряд таких языков (Radford, 1970, 1972), и так как эти языки дают большую экономию в программировании, они заслуженно пользуются возрастающей популярностью. Например, CSMP (IBM, 1968) предназначен для решения динамических детерминистических моделей (уравнения (1.20)); на этом языке можно быстро написать короткие, но емкие программы для этого типа задач. Опасность использования программы, написанной на языке высокого уровня, заключается в том, что составитель модели не может полностью осознавать математический смысл того, что он делает (одно утверждение может повлечь за собой операцию, состоящую из ряда усложняющихся подпрограмм) и он может легко получить бессмысленные результаты. Специалист, программирующий на Алголе или Фортране, неизбежно больше занимается отбором соответствующих подпрограмм и спецификацией параметров этих подпрограмм. Хотя, возможно, ему и не очень приятно заниматься лишней работой, он все же больше осведомлен в том, что делает. Другой недостаток языков высокого уровня заключается в сложности доводки программы, связанной с тем, что записанные формулировки могут сильно отличаться от численных операций, однако эти трудности могут преодолеваться по мере развития языков.

Язык высокого уровня может быть использован, если он приемлем для решения данной проблемы, однако это нужно делать осторожно и во всяком случае вначале относиться к результатам со скептицизмом.

Г. Обоснование

Конечно, доказать абсолютную правильность модели невозможно. Судьба многих теорий в физике и химии зависела не от доказательства их правильности, а от того, что они были включены в более общую теорию как ее составная часть и частный случай. Многие из моделей растений, безусловно, будут иметь такой же удел. Во многих случаях они не требуют каких-либо обоснований, так как являются просто средством исследований (см. гл. 1.2 (а — е), с. 13). Однако если модель имеет конкретное назначение, то ее нужно обосновать. Для этой цели следует четко определить область ее применения и необходимую точность для того, чтобы модель могла стать эффективным инструментом.

Если после подгонки модели достигается требуемая точность, модель можно рассматривать как обоснованную для данного конкретного объекта.

Механистическая модель основана на предположениях и ее можно использовать для получения предсказаний*. Модель может проверяться и обосновываться на уровне ее предсказаний и на уровне предположений, а составитель модели должен пытаться, если это возможно, сделать обе проверки. Например, модель распределений в гл. 8 и 9 основана на предположениях, касающихся использования субстратов и их транспорта в растении. Она предсказывает рост растения и его реакции на внешние условия. Желательно изучить данные, непосредственно касающиеся использования и транспорта веществ, чтобы увидеть, согласуются ли они с предположениями, а также сопоставить общие предсказания модели с реакцией растения. Оба аспекта модели должны быть удовлетворительно обоснованы.

10. ЕДИНИЦЫ И ПОЛЕЗНЫЕ КОЭФФИЦИЕНТЫ ПЕРЕВОДА

Для составителя моделей растения единицы являются навязчивым кошмаром и могут быть непрерывным источником ошибок и непонимания. Единственное решение этого досадного вопроса — строгая приверженность к единой системе единиц при составлении данной модели; и только после полного решения модели можно преобразовать результаты в более привычные и приемлемые для физиолога растений величины. Такой подход исключает необходимость введения каких-либо переводных коэффициентов в модель и устраняет все сомнения в правильности размерностей параметров. Это облегчает эффективный контроль над размерностью уравнений, который следует непрерывно осуществлять.

За исключением очень простой модели гл. 7, я избрал Международную систему единиц СИ (Royal Society, 1971) (с одним небольшим отступлением, о котором написано ниже) и, насколько это было возможно, использовал рекомендованные символы для физических и химических величин. Поэтому основными единицами длины, массы и времени являются метр (м), килограмм (кг) и секунда (с), производные единицы, такие как энергия (Джоуль, J), давление (Паскаль, Pa) и сила (Ньютон, N), получены из этих основных единиц. Динамические модели растения и посева описывают их поведение на протяжении определенных периодов времени, и часто сутки являются естественной единицей времени, в частности, для моделей, которые описывают поведение растения день ото дня, а не на протяжении дня. Поэтому в некоторых

* В специальной литературе по математическому моделированию часто используется выражение «численное экспериментирование на модели» (прим. ред.).

моделях сутки применяют в качестве единицы времени:

$$1 \text{ сутки} = 86\,400 \text{ с},$$

однако лучше всего использовать секунду.

Согласно системе СИ, моль — это количество вещества системы, которое содержит столько элементарных единиц, сколько атомов содержится в 0,012 кг ^{12}C (Royal Society, 1971, с. 22). Его использование может загромождать уравнения некоторых моделей множителем 10^3 . Поэтому взамен ниже предлагаем следующие единицы.

Относительная молекулярная масса, M

Относительная молекулярная масса — это отношение средней массы молекулы природного изотопного состава элемента к $\frac{1}{12}$ массы атома ^{12}C . Это сформулировано в точности, как в СИ, и обычно используется как «молекулярная масса». Пример: относительная молекулярная масса кислорода (O_2) — 31,9988.

Кг моль

Килограмм моль — это количество вещества системы, которое содержит столько элементарных частиц, сколько содержится атомов в 12,0 кг ^{12}C . Это в 10^3 раз больше, чем по определению СИ. Пример: кг моль CO_2 равен 44,01 кг CO_2 .

Концентрация

Концентрация вещества выражается в единицах килограмма моля вещества на кубический метр, кг моль $\cdot \text{м}^{-3}$. Это в 10^3 раз больше, чем по определению СИ. Заметим, что единица 1 кг моль $\times \text{м}^{-3}$ в точности равна старой единице 1 г моль/л, которая также может оказаться удобной.

Плотность

Плотность вещества выражается в килограмме вещества в одном кубическом метре, кг $\cdot \text{м}^{-3}$. Это в точности соответствует единице СИ.

Три из описанных выше величин связаны уравнением

$$\text{плотность} = \text{относительная молекулярная масса} \times \text{концентрация.} \quad (1.43)$$

Следует отметить, что это уравнение не содержит множителя 10^3 , который неизменно появился бы при использовании рекомендации СИ.

А. Концентрации и плотности углекислоты

Относительная молекулярная масса двуокиси углерода M_{CO_2} составляет

$$M_{\text{CO}_2} = 44,01. \quad (1.44)$$

При нормальных температуре (273,15 К) и давлении (101325,0 Па, что эквивалентно 0,760 м ртутного столба), 44,01 кг CO₂ занимает объем 22,4136 м³. Концентрация чистого CO₂ (или любого другого газа) при нормальных температуре и давлении составляет поэтому

$$0,0446158 \text{ кг моль} \cdot \text{м}^{-3}, \quad (1.45)$$

а его плотность—

$$1,96354 \text{ кг CO}_2 \cdot \text{м}^{-3}. \quad (1.46)$$

Физиологи растений часто выражают «концентрацию» CO₂ в *ppm* или *vpm*. Если давление P (Па) и температура T (К), эти единицы можно превратить в концентрации следующим образом:

$$\begin{aligned} \text{концентрация} &= \\ &= \frac{ppm}{10^6} \frac{273,15}{T} \frac{P}{101325,0} \cdot 0,446158 \text{ кг моль, CO}_2 \cdot \text{м}^{-3} \quad (1.47) \end{aligned}$$

и

$$\text{плотность} = \frac{ppm}{10^6} \frac{273,15}{T} \frac{P}{101325,0} \cdot 1,96354 \text{ кг CO}_2 \cdot \text{м}^{-3}. \quad (1.48)$$

Некоторые вопросы общего физиологического значения

В этой главе рассматриваются вопросы, затрагивающие ряд проблем в области физиологии растений. Эти проблемы обсуждаются на основе общепринятых понятий для установления терминологии формализации тех идей, которые приведены дальше.

1. СТРУКТУРА И ЗАПАС

Модели растений неизменно основываются на сильном упрощении реальной системы. Упрощение, которое, как кажется, имеет некоторый физиологический смысл, состоит в том, что растительный материал разделяется на две категории: структуру и запас. Это разделение полезно связать с величинами, которые могут быть измерены; можно постулировать, что в том случае, когда доступ внешних субстратов к нормально растущему растению прекращен, количество запасных веществ будет уменьшаться; те же вещества, которые при этом увеличиваются в своей массе или не уменьшаются, могут быть отнесены к веществам структурным. Деление на структуру : запас и его функциональное определение являются, конечно, приближением, и в некоторых случаях модель должна основываться на более детальных данных, учитывающих значительно большее количество веществ и их взаимопревращения.

На рис. 2.1 показано разделение растительного материала на два компонента — структуру и запас. Обозначим через W сухую массу растения (или органа растения), а через W_G и W_S — соответственно сухую массу структурного и запасного компонентов, так что

$$W = W_G + W_S. \quad (2.1)$$

Определив слово «рост» непосредственно как увеличение сухой массы и дифференцируя (2.1) по времени, приходим к тому,

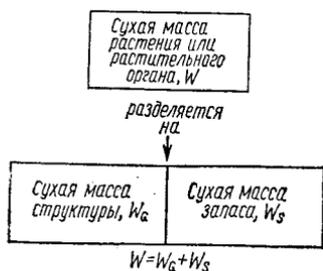


Рис. 2.1 -

Иллюстрация деления растительного материала на две категории: структуру и запас.

что общая скорость роста состоит из двух слагаемых

$$\frac{dW}{dt} = \frac{dW_G}{dt} + \frac{dW_S}{dt} . \quad (2.2)$$

Скорость роста структуры — dW_G/dt вместе со скоростью роста запаса dW_S/dt составляет общую скорость роста — dW/dt . Таким образом, возможно, у растения, имеющего отрицательную общую скорость роста, она состоит из положительной скорости роста структуры и отрицательной скорости роста запаса. Примером этого может служить рост ночью, когда у многих растений сильно уменьшается запас при значительном росте структуры, а общее уменьшение сухой массы обусловливается дыханием.

Физиологи традиционно используют символ R_W , чтобы обозначать относительную скорость роста (иногда сокращенно RGR), которая определяется соотношением

$$R_W = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt} , \quad (2.3)$$

где переменная времени t' измеряется в сутках. Здесь использование термина «относительная» является неточным, а возможно, даже неверным и лучше использовать слово «удельная», которое имеет смысл «деленная на массу» (Royal Society, 1971, с. 10). Более того, термин «удельная скорость роста» нашел сходное применение в зоологии и микробиологии, где символ μ используется для обозначения этой величины. В данной книге я буду использовать термин «удельная скорость роста» с символом μ , определяемого соотношением

$$\mu = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt} , \quad (2.4)$$

с размерностью s^{-1} при сохранении выражения «относительная скорость роста» для аналогичной единицы, определяемой уравнением (2.3) с размерностью сутки $^{-1}$.

Заметим, что удельная скорость роста (уравнение (2.4)) определяется в расчете на «общую сухую массу», включающую структуру и запас; эта величина может и не иметь смысла в тех условиях, где соотношение структура : запас варьирует в больших пределах, например, в суточном эксперименте, когда растение подвержено действию темнового и светового периодов. Если образование нового структурного материала рассматривается как определяющий процесс, то, может быть, лучше рассчитывать удельную скорость рос-

та структуры μ_G :

$$\mu_G = \frac{1}{W_G} \frac{dW_G}{dt}; \quad (2.5)$$

с другой стороны, при исследованиях роста запасующих органов может оказаться более существенной удельная скорость роста запаса μ_S .

2. ИСТОЧНИКИ И СТОКИ

Слова «источник» и «сток» часто используются физиологами растений в связи с проблемами роста растений. Эти термины применялись разными исследователями различным образом (см., например, Warren, Wilson, 1972, с. 14), что приводило к некоторой неразберихе. Все существующие определения источника и стока имеют определенные недостатки. По моему мнению, понятие источник — сток с наибольшей пользой можно применять на уровне органов, и тогда оно может быть отнесено к веществам, которые транспортируются через границы органа. Использование понятия источник — сток отнюдь не является необходимым и в сомнительных случаях его следует избегать.

В растении углеводы являются наиболее важным соединением, однако следует строго обуславливать, по отношению к какому веществу орган или ткань рассматриваются в качестве источника или стока. Например, возможны случаи, когда орган является углеводным стоком и аминокислотным источником. Мы определяем силу источника следующим образом:

F_X = сила источника части растения по отношению к веществу

X = видимая (чистая) скорость, с которой X
транспортируется из этой части растения. (2.6)

Иными словами, силу источника какой-то части (или целого) растения можно рассматривать просто как видимый поток из этой части и определять ее можно только на основе транспортных процессов, идущих через границы части. Сила стока равна отрицательному значению силы источника, так что если значение F_X отрицательно, то размер стока равен $-F_X$. Силу источника F_X обычно измеряют в кг вещества X в с (кг с^{-1}) или иногда в кг моль вещества X в с ($\text{кг моль} \cdot \text{с}^{-1}$). Закон сохранения вещества позволяет написать уравнение неразрывности, а именно:

F_X = видимая скорость образования X
в части растения — видимая скорость
запасания X в этой части. (2.7)

Все эти величины измеряют в тех же единицах, что и F_X . Ниже приводим некоторые примеры применения этих определений в конкретных случаях.

1. Изолированный лист, растущий и осуществляющий фотосинтез. Этот лист является стоком для углекислоты, но не является ни источником, ни стоком для углеводов. Оба члена в правой части уравнения (2.7) равны; следует помнить, что видимая скорость образования углеводов включает интенсивность истинного фотосинтеза, а также скорость использования углеводов для роста и дыхания. Этот пример иллюстрирует дальнейшее усложнение смысла источник — сток, поскольку в растущем органе определяющие его границы со временем изменяются; в этом случае наше определение (уравнение (2.6)) применяется к движущимся границам.

2. Прорастание семян в темноте. Вся система является источником CO_2 , но не является ни источником, ни стоком для углеводов. С другой стороны, если разделить такую систему как семядольное семя на развивающиеся оси (побег и корень), то они окажутся стоком для углеводов, а семядоли — источником углеводов. Похожие рассуждения применимы к семени эндоспермы, поглощающему вещества из внеэмбрионного источника.

3. Быстрорастущий фотосинтезирующий молодой лист, который также импортирует углеводы. Видимый статус листа состоит в том, что он является стоком для углеводов, хотя наряду с импортом частично может происходить и экспорт углеводов, что отражает уравнение (2.7). Скорость образования углевода при фотосинтезе меньше скорости, с которой углеводы используются для роста; разница должна покрываться за счет использования запасных углеводов листа (т. е. за счет уменьшения концентрации углеводов). Однако в этом случае наблюдается также импорт углеводов.

Таким образом, в определении описывается общее состояние, хотя оно может содержать и положительные и отрицательные члены, относящиеся к силе источника. Важно то, что область пространства (ткань или орган) и период времени, характеризующие источник, точно указаны. Например, если данную область разделить на две подобласти, то это может сказаться положительно или отрицательно на силе источника. Аналогичным образом в течение всего периода времени орган может быть источником, хотя внутри этого периода он некоторое время может быть стоком. В таких случаях интегрирование по времени или пространству является прямым, а вклады от различных частей пространства и времени просто суммируются.

Уравнение (2.7) представлено в самом общем виде; в моделях часто применяют описанное далее уравнение. Пусть P_X — видимая скорость образования вещества X в рассматриваемой части растения; P_X включает все метаболические реакции, в которых X принимает участие в качестве субстрата или продукта, и является первым слагаемым в правой части уравнения (2.7). Пусть V — объем изучаемого растения, а X означает плотность вещества X в этом объеме, причем предположим, что X равномерно распределен в V . X имеет размерность $\text{кг } X \cdot \text{м}^{-3}$. Тогда количество X

в объеме V будет равно VX и уравнение неразрывности (2.7) приобретает вид

$$\frac{d}{dt}(VX) = P_X - F_X. \quad (2.8)$$

Отметим, что количество X , имеющегося или запасенного в объеме V , равно VX . Если, например, сахара превращается в крахмал, то это превращение рассматривается как метаболическое; оно включается в величину P_X , если X по условиям не включает и сахарозу и крахмал. В модели растения X редко соответствует одному виду молекул, а обычно рассматривается как один пул нескольких тесно связанных между собой молекул, достаточно быстро приходящих в равновесие.

Можно упростить уравнение (2.8), делая аппроксимацию и принимая, что член в левой части уравнения мал в сравнении с членами в правой части. В результате получим

$$F_X \approx P_X. \quad (2.9)$$

Иными словами, видимая скорость образования X в объеме V равна видимой скорости транспорта X из объема; это означает, что пул X , VX является малым. Такое предположение не всегда делается в описанных далее моделях. Но здесь оно принято, так как это позволит нам немного дальше обсудить проблему источник — сток.

Уоррен Вильсон (Warren Wilson, 1972) высказал предположение, что понятие «активность» источника (стока) является полезной дополнительной концепцией, и определил это понятие следующим образом:

сила источника = размер источника \times активность источника. (2.10)

В использовании этого выражения имеются некоторые трудности, на что указывал и В. Вильсон (1972). Сейчас мы рассмотрим, как в свете сделанных нами определений можно использовать уравнение (2.10).

Первая задача — выбор критерия размера источника. Среди возможных показателей, очевидно, можно назвать объем V , общую сухую массу W , сухую массу структуры W_G и сухую массу запаса W_S . Рассмотрим сначала общую сухую массу W (активность источника в этом случае лучше называть «удельной силой источника»). Используя уравнения (2.6) и (2.10), получаем

$$\text{активность источника}_X = \frac{F_X}{W}, \quad (2.11)$$

где индекс X используется для того, чтобы отметить, что активность источника относится к веществу X . Используя уравнение (2.9) (вспоминая, что оно явилось результатом аппроксимации), уравнение (2.11) можно написать в виде

$$\text{активность источника}_X = \frac{P_X}{W}. \quad (2.12)$$

Теперь предположим, что X — относится к углеводу (CH_2O) и что видимая скорость использования углевода — $P_{\{\text{CH}_2\text{O}\}}$ связана со скоростью образования сухой массы соотношением

$$\frac{dW}{dt} = -Y P_{\{\text{CH}_2\text{O}\}}, \quad (2.13)$$

где Y — эффективность конверсии с размерностью килограмм сухой массы на килограмм углеводов (здесь не делается различий между структурой и запасанием образуемого сухого вещества или использованием углевода для поддержания) (см. гл. 6). Подставляя уравнение (2.13) в (2.12), получим

$$\text{активность стока}_{\{\text{CH}_2\text{O}\}} = \frac{1}{Y} \frac{1}{W} \frac{dW}{dt} \quad (2.14)$$

или, наоборот,

$$\frac{dW}{dt} = WY \text{ (активность стока}_{\{\text{CH}_2\text{O}\}}). \quad (2.15)$$

В. Вильсон (Warren Wilson, 1972, с. 19) интерпретирует уравнение (2.10) таким образом:

$$\text{скорость роста} = \text{сухая масса} \times \text{удельная скорость роста.} \quad (2.16)$$

Однако из уравнения (2.14) видно, что активность стока не является синонимом удельной скорости роста, а связана с ней посредством эффективности конверсии. Это имеет основания, так как возможно, что орган, деградирующий углеводы, может иметь удельную скорость роста, равную нулю, и в то же время является существенным стоком для углеводов; эта ситуация описана уравнением (2.14), при коэффициенте Y , равном нулю. Наши определения приводят к заключению, что у отрезанного растущего листа, осуществляющего фотосинтез, активность стока по отношению к $\{\text{CH}_2\text{O}\}$ равна нулю, но не равна нулю по отношению к CO_2 ; в уравнении (2.14) коэффициент Y в этом случае описывает превращение CO_2 в сухое вещество.

Как отмечено ранее, сила источника может быть связана с другими критериями величины источника. Однако терминологию концепции источник — сток лучше всего использовать лишь в тех случаях, когда основной интерес представляют общая сухая масса и органы, биохимический состав которых существенно не изменяется во времени. Эффективность конверсии в уравнении (2.14), конечно, будет зависеть от того, является ли орган преимущественно структурным, запасующим или чем-то промежуточным.

3. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СУБСТРАТОВ

Рост и развитие органа растения зависят от доступности в нужных количествах субстратов, необходимых для этих процессов. В этом разделе выводятся некоторые феноменологические уравне-

ния использования субстратов, которые часто являются важными компонентами моделей растений. Эти уравнения не претендуют на описание деталей указанных, в общем очень сложных процессов; поэтому их следует рассматривать как приближение, хотя они и могут быть получены из простых биохимических моделей. Имеющиеся данные обычно подтверждают применимость этих приближенных уравнений; однако часто приходится делать определенное обоснование вследствие трудностей надлежащего выбора между математическими уравнениями с аналогичными характеристиками.

А. Прямоугольная гипербола (один субстрат)

Это уравнение, по-видимому, является самым важным при разработке моделей растений. Обычно оно известно биологам как уравнение Михаэлиса — Ментен. Его биохимическое обоснование дано в гл. 1.4 (с. 18) в качестве простого примера моделирования. Оно часто используется, когда рассматриваемый процесс зависит от уровня одного субстрата X . Скорость использования X (или скорость процесса, в который вовлекается X) задается в виде

$$U = \frac{kX}{K + X}, \quad (2.17)$$

где k и K — константы, а символом X обозначена плотность субстрата X . Графически это уравнение изображено на рис. 2.2. Когда $X \rightarrow \infty$, U приближается к асимптоте (максимальному значению) — $U \simeq k$. Такой характер кривой представляется логичным, так как очевидно, что при достаточно больших значениях X использующая его ферментная система насыщается. При малых значениях X U линейна по отношению к X с наклоном k/K и приближается к нулю при X , стремящемся к нулю. Значение X для половинного максимального значения реакции составляет

$$\begin{aligned} X \text{ (половину максимального значения)} &= \frac{\text{асимптота}}{\text{начальный наклон}} = \\ &= \frac{k}{(k/K)} = K. \end{aligned} \quad (2.18)$$

Градиент и производная градиента описываются такими выражениями:

$$\frac{dU}{dX} = \frac{kK}{(K + X)^2}$$

и

$$\frac{d^2U}{dX^2} = -\frac{2kK}{(K + X)^3}.$$

Градиент непрерывно уменьшается с увеличением X (K и $X > 0$), и кривая не имеет точек перегиба. В противоположность этому иногда предполагают, что градиент наиболее быстро изменяется



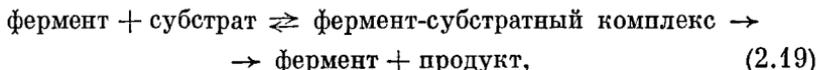
Рис. 2.2

Прямоугольная гипербола — $U = kx/(K + X)$ (уравнение (2.17)):

U — скорость утилизации субстрата X ; k и K — константы. Реакция, равная половине максимального значения, получается при $X = K$. Прерывистыми линиями обозначены асимптоты.

вблизи точки $X \geq 0$; эта область кривой является ее участком, который наиболее точно аппроксимируется прямой линией. Рассматриваемую кривую называют прямоугольной гиперболой, так как обе ее асимптоты перпендикулярны друг к другу. Кривая характеризуется двумя параметрами: начальным наклоном и положением горизонтальной асимптоты.

Прямоугольная гипербола и уравнение Михаэлиса — Ментен широко используются для описания ферментативных реакций (Fruto Simmonds, 1958). Например, это уравнение может быть выведено для реакции (гл. 1, 4 Б, с. 24):



являющейся одноферментной двухэтапной реакцией. Однако оно может иногда применяться к одноферментным многоступенчатым реакциям (Dixon, Webb, 1964, с. 99), а также к многоферментным реакциям (Heagon, 1952, с. 506—509). Многие биологические процессы описываются уравнением типа (2.17). Так, удельные скорости роста микроорганизмов достаточно точно описываются этим уравнением (Dean, Hinshelwood, 1966), так же как интенсивность дыхания зрелых листьев (Yemm, 1965), дыхания картофеля (Barker, 1956). Совершенно иной пример представляет зависимость между поглощением ионов и их внешней концентрацией (Epstein, 1972).

Уравнение (2.17) может описывать также действие гормонов, факторов роста растений, питательных веществ при условии выбора соответствующих значений k и K . Такой подход обычно приемлем лишь в том случае, когда изучаемые эффекты постоянны, т. е. k и K в процессе роста растения не изменяются. В других случаях следует предпочесть более детальное описание (гл. 2.3.В, с. 54 или гл. 9.2. Б, с. 189).

Б. Непрямоугольная гипербола (один субстрат)

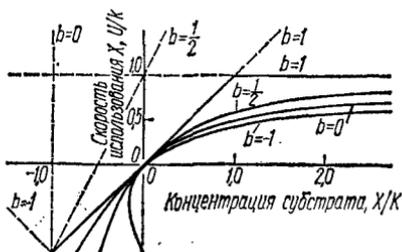
Прямоугольная гипербола (уравнение (2.17)) может быть представлена в виде

$$XU + KU - kX = 0, \quad (2.20)$$

Рис. 2.3

Непрямоугольная гипербола $-bU^2 + kU(1 + X/K) - k^2X/K = 0$ (уравнение (2.25)):

U — скорость использования субстрата X ; k , K и b — константы. Для $b = 0$ кривая упрощается до прямоугольной гиперболы, показанной на рис. 2.2. Прерывистыми линиями обозначены асимптоты. Обсуждение см. в тексте



Это уравнение можно изменить, добавив к левой части член $-aU^2$, где a — константа:

$$-aU^2 + XU + KU - kX = 0. \quad (2.21)$$

Уравнение (2.21) описывает гиперболу, асимптоты которой уже не образуют прямого угла. В данном случае асимптоты — две прямые линии

$$U = k \quad \text{и} \quad U = \frac{X}{a} = \frac{K}{a} \cdot k. \quad (2.22)$$

Для того чтобы уравнение (2.21) представить графически на рис. 2.2, запишем его в виде

$$-\frac{ak}{K} \left(\frac{U}{k}\right)^2 + \left(1 + \frac{X}{K}\right) \left(\frac{U}{k}\right) - \frac{X}{K} = 0. \quad (2.23)$$

В уравнение (2.23) удобно ввести константу b , выразив ее через a

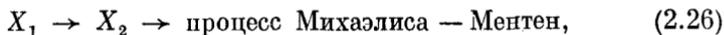
$$b = \frac{ak}{K}, \quad (2.24)$$

тогда оно приобретет следующий вид:

$$-b \left(\frac{U}{k}\right)^2 + \left(1 + \frac{X}{K}\right) \left(\frac{U}{k}\right) - \frac{X}{K} = 0. \quad (2.25)$$

На рис. 2.3 изображен график функции (2.25). Начальный наклон и горизонтальная асимптота такие же, как и в случае прямоугольной гиперболы (см. рис. 2.2). Однако дополнительная константа b позволяет рассмотреть область, заключенную между указанными прямыми.

Существует несколько физиологических процессов, которые проявляют кинетику, описываемую непрямоугольной гиперболой. Одним из наиболее обычных примеров является реакция Михаэлиса — Ментен (уравнение (2.19)) в сочетании с диффузионным процессом. Рассмотрим систему



где X_1 — субстрат, который недоступен для использования, но после «диффузии» во второй компартмент становится доступным, как X_2 . Утилизация X_2 зависит от плотности X_2 , согласно уравнению Михаэлиса — Ментен. Если R — сопротивление между

компартаментами X_1 и X_2 , то скорость передвижения от X_1 к X_2 равна

$$\frac{X_1 - X_2}{R}.$$

X_2 используется со скоростью (уравнение (2.17))

$$\frac{kX_2}{K + X_2}.$$

В стационарном состоянии оба процесса происходят с равными скоростями, и утилизация U дается в виде

$$U = \frac{X_1 - X_2}{R} \quad \text{и} \quad U = \frac{kX_2}{K + X_2}. \quad (2.27)$$

Исключив X_2 из первого уравнения (2.27) с помощью второго уравнения, после преобразований получим

$$0 = -RU^2 + (Rk + K + X_1)U - kX_1. \quad (2.28)$$

Это уравнение может быть преобразовано в формулу уравнения (2.25)

$$0 = -\frac{Rk}{Rk + K} \left(\frac{U}{k}\right)^2 + \left(1 + \frac{X_1}{Rk + K}\right) \left(\frac{U}{k}\right) - \frac{X_1}{Rk + K}. \quad (2.29)$$

К физиологическим процессам, которые можно изучать, используя непрямоугольную гиперболическую функцию, относятся фотосинтез листа (CO_2 диффундирует в лист до фиксации в процессах типа Михаэлиса — Ментен), клеточный рост и реакция его на субстрат, а также питательные вещества (когда поступление последних в клетку сходно с диффузией, после которой осуществляется процесс типа Михаэлиса — Ментен).

В. Прямоугольная гипербола (два субстрата)

Многие процессы растения требуют снабжения по крайней мере двумя субстратами. Например, для фотосинтеза нужны CO_2 и H_2O , для роста растений требуется углерод, азот, а также другие субстраты. Предположим, что субстраты X_1 и X_2 необходимы для процесса в равном соотношении и что U — скорость использования X_1 или X_2 . Уравнение

$$U = \frac{k'X_1X_2}{1 + L_1X_1 + L_2X_2 + L_{12}X_1X_2}, \quad (2.30)$$

где k' , L_1 , L_2 и L_{12} — константы. Это уравнение при определенных условиях характеризует также кинетику двухсубстратной ферментативной реакции (Dixon, Webb, 1964, с. 100). Зависимость между U и X_1 является прямоугольной гиперболой, у которой начальный наклон и асимптота зависят от значения X_2 . Поскольку уравнение (2.30) симметрично относительно X_1 и X_2 , аналогичные соображения применимы к X_2 . Зависимость реакций от концентраций X_1 и X_2 изображены на рис. 2.4. Существуют хорошо разработанные

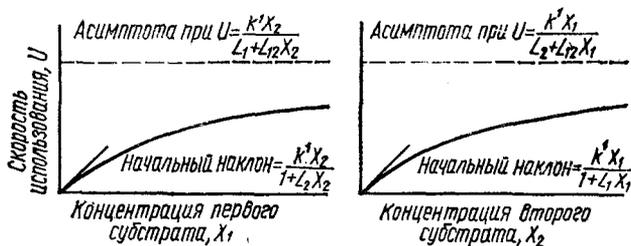


Рис. 2.4

Кривые реакции использования двух субстратов (уравнение (2.30)).

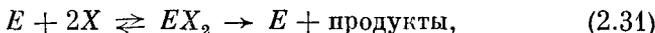
Прерывистыми линиями обозначены горизонтальные асимптоты. Обе кривые являются прямоугольными гиперболами, у которых асимптота и начальный наклон по отношению к одному субстрату зависят от концентрации второго субстрата.

ные методы графического определения констант уравнения (2.30) на основании экспериментальных данных (Dixon, Webb, 1964, с. 101).

На основе уравнения (2.30) можно получить феноменологические уравнения, выражающие реакцию типа прямоугольной гиперболы с любым количеством субстрата. Если в уравнении (2.30) X_2 рассматривать как уровень фактора роста или гормона, то оно может быть написано в форме уравнения (2.17) со значением X_2 , выраженным через константы k и K .

Г. Сигмоидальная реакция [один субстрат]

Ни одна из описанных выше кривых реакций не имела точек перегиба; однако они являются характерной особенностью многих биологических процессов. Предположим, что реакция типа нормальной кинетики Михаэлиса — Ментен (уравнение (2.19)) представлена в следующем виде:



где E обозначает фермент, а X — его субстрат. В этом случае с одной молекулой E соединяются две молекулы X .

Можно показать (используя способ, изложенный в гл. 1.4 Б, с. 24), что скорость использования субстрата $X - U$ — составляет

$$U = \frac{kX^2}{K^2 + X^2}, \quad (2.32)$$

где k и K — константы. Уравнение имеет асимптоту $U \approx K$, начальный наклон, равный нулю, и точку перегиба при $X/K = 1/\sqrt{3}$. Кривая этого уравнения изображена на рис. 2.5.

Другие кривые, отражающие реакцию, промежуточную между реакциями, показанными на рис. 2.2 и 2.5, можно получить,



Рис. 2.5

Кривая реакции сигмоидального типа $U = kX^2/(K^2 + X^2)$ (уравнение (2.32)):

U — скорость утилизации субстрата X , k и K — константы. Прерывистой линией обозначена асимптота; начальный наклон равен нулю, имеется точка перегиба при $X/K = 1/\sqrt{3}$.

используя уравнение $U = (aX + bX^2)(c + fX + gX^2)$, где a, b, c, f и g — константы.

Могут быть построены кривые с более выраженным характером сигмоиды, что и обсуждается в следующем разделе.

4. КРИВЫЕ ПОРОГОВОЙ РЕАКЦИИ

Некоторые подсистемы растения проявляют реакцию порогового типа. Это означает, что поведение системы зависит от того, будет ли некий фактор X выше или ниже критического значения X_c . Ниже описаны два типа кривых сигмоидальной реакции. Они могут быть получены на основании молекулярных моделей, хотя бы эмпирических, для описания ряда задач, таких как использование субстрата, активация или ингибирование процессов, индукция или репрессия синтетических систем, токсические эффекты в питании растений и переключение альтернативных путей развития (гл. 1.7 З, с. 33 и гл. 12).

Первой рассмотрим следующую кривую пороговой реакции:

$$U = \frac{kX^n}{X_c^n + X^n}, \quad (2.33)$$

где U — реакция, X — концентрация, уровень некоторого вещества или фактора, X_c — значение X для половины максимальной скорости реакции, n — число (которое часто удобно задавать как положительное целое число) и k — константа. Уравнение (2.33) может быть записано в виде

$$\frac{U}{k} = \frac{(X/X_c)^n}{(1 + X/X_c)^n}. \quad (2.34)$$

На рис. 2.6 график этого уравнения изображен при различных n . При $n = 1$ кривая идентична прямоугольной гиперболы, показанной на рис. 2.2, без точки перегиба; при $n = 2$ проявляется слабая сигмоидальность кривой. Она такая же, как на рис. 2.5; для возрастающих значений n сигмоидальность становится все более выраженной, пока в пределе при $n \rightarrow \infty$ не возникнет ступенчатая функция. При $X \rightarrow \infty$ U приближается к асимптоте $U \simeq k$, для

$n \geq 2$ начальный наклон равен нулю, и можно показать, что имеется точка перегиба при

$$\frac{X}{X_c} = \left[\frac{n-1}{n+1} \right]^{1/n}. \quad (2.35)$$

С увеличением n точка перегиба перемещается все ближе и ближе к точке $X = X_c$. Если уравнение (2.34) рассматривать как эмпирическую зависимость, то n может быть и не целым числом. Если же устанавливается связь между уравнением (2.34) и конкретной молекулярной моделью, например такой, где предполагается определенное число активных центров на молекулу белка, тогда n является целым числом, равным числу активных центров на молекулу.

Уравнение (2.34) и рис. 2.6 показывают тип режима «включения», где резкость характеристики включения зависит от значения n . Можно получить близкое к рассмотренному уравнение типа «выключения». Это уравнение дополняет уравнение (2.34) и имеет вид

$$\frac{U}{k} = \frac{1}{1 + (X/X_c)^n}, \quad (2.36)$$

где символы имеют то же значение, что и ранее. Кривые, полученные для разных значений n , показаны на рис. 2.7. Связь между уравнениями (2.36) и (2.34) очевидна: правые части в сумме дают единицу. Асимптота в этом случае при $U \simeq 0$ вместо $U \simeq k$ и точка перегиба даются уравнением (2.35).

Рис. 2.6

Кривые пороговой реакции (типа «включателя»):

U — реакция, варьирующая между 0 и k ; k — константа; X — концентрация или уровень субстрата либо некоторого иного фактора; X_c — значение X для половины максимальной реакции; n — положительное число, обычно выбираемое как целое число. Сигмоидальная реакция и тип включения проявляются при $n \geq 2$. Подробное обсуждение уравнения (2.34) см. в тексте.

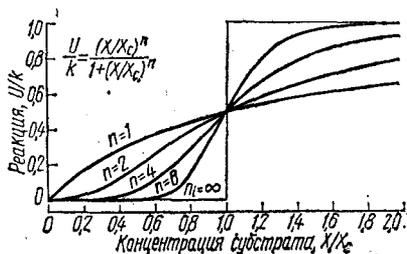
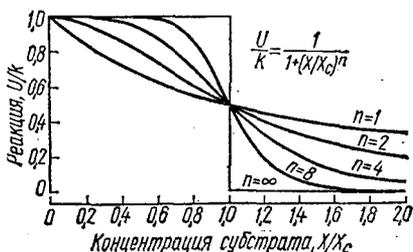


Рис. 2.7

Кривые пороговой реакции (типа «выключателя»):

U — реакция, варьирующая в пределах $k - 0$; k — константа; X — концентрация или уровень вещества либо некоторого иного фактора; X_c значение X для половины максимальной реакции; n — положительное число, обычно выбираемое как целое число. Сигмоидальная реакция и тип включения проявляются при $n \geq 2$. См. уравнение (2.36) и обсуждение в тексте.



5. ТРАНСЛОКАЦИЯ

Растения не могли бы расти без осуществления транспорта веществ в те места, где они используются для соответствующих синтезов. Если модель растения предназначается для изучения роли транспорта веществ в процессах роста и формообразования, то в ней должно найти отражение и описание транспортных процессов. Здесь рассмотрим некоторые подходы к решению этой проблемы. Две физиологические трактовки данной проблемы опубликовали Кэнни (Canny, 1973) и Пил (Peel, 1974).

Этот вопрос рассмотрен здесь главным образом в связи с транспортом сахаров. Немного найдется проблем в физиологии растений, которые были бы исследованы так обстоятельно и породили так много противоречий, как эта. Несмотря на это, до сих пор не достигнуто должного понимания существующих механизмов транспорта. К счастью, знание деталей механизма в ряде случаев и не требуется, важно уметь описывать общие закономерности транспорта с учетом свойств растения. Короче, достаточно феноменологического описания процесса. В связи с этим целесообразно рассмотреть некоторые свойства простых физических систем, которые могут помочь в понимании свойств транспортных процессов в растениях. После обсуждения терминологии и определений оставшуюся часть раздела посвятим изучению простых физических систем и выведению феноменологических уравнений, которые могут оказаться полезными при моделировании растений.

Ограничимся здесь рассмотрением объемного транспорта жидкостей и растворов, транспорта ионов или молекул субстрата путем диффузии и «активных» механизмов. Не будем касаться вопросов транспорта через поверхности (Sutcliffe, Collins, 1975) или транспорта в газовой фазе; они относятся к процессам диффузии CO_2 и H_2O в листья и из листьев, а также к транспортным явлениям в почве и не связаны непосредственно с указанными выше вопросами.

Транспорт — сугубо полярное явление, хотя многие связанные с ним механизмы по своей природе являются неполярными и полярность обусловлена лишь системой расположения источников и стоков. В таких случаях направление транспорта может изменяться при изменении знака источников и стоков.

А. Определения

В данных ниже определениях я пытался насколько возможно быть близким к обычно используемым терминам.

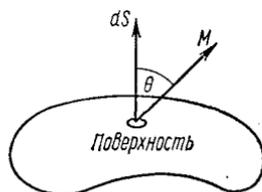
Поток, F

Поток вещества X — это количество вещества, проходящее через данную поверхность в единицу времени. Он обозначен символом F ; его размерность $\text{кг } X \text{ в с}$ ($\text{кг } X \cdot \text{с}^{-1}$) или менее часто — $\text{кг моль } X \text{ в с}$. Если данная поверхность полностью заключает ка-

Рис. 2.8

Связь между плотностью M и потоком F (уравнение (2.37)):

dS — элемент рассматриваемой поверхности, который можно представить в виде вектора, перпендикулярного к элементу поверхности. Значение M должно быть представлено его компонентом, пересекающим dS , т. е. в виде $MdS \cos \theta$. Поток F через поверхность получают суммированием всех составляющих $MdS \cos \theta$ по поверхности.



кой-либо участок растения, то поток F обозначает силу источника или стока этого участка (уравнение (2.6)). Поток является скалярной величиной (см. Словарь), и для данной поверхности достаточно одно число для его характеристики.

Плотность потока, M

Плотность потока — векторная величина с тремя компонентами. Компонент плотности потока вещества X в данной точке пространства и в данном направлении — это количество вещества, пересекающее единицу площади поверхности в данной точке в направлении, перпендикулярном к данному, в единицу времени. M имеет размерность $\text{кг } X \cdot \text{м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ (иногда $\text{кг } X \cdot \text{м}^{-2} \text{ с}^{-1}$), F и M формально связаны интегралом

$$F = \int_{\text{поверхность}} \bar{M}d\bar{S}, \quad (2.37)$$

где dS — элемент поверхности, $\bar{M}d\bar{S}$ — скалярное произведение вектора \bar{M} и $d\bar{S}$ ($MdS \cos \theta$, где θ — угол между M и нормалью к dS); интеграл берется по поверхности, через которую рассчитывают поток. Это схематически показано на рис. 2.8.

Скорость, v

Если X означает плотность вещества X с размерностью $\text{кг} \cdot \text{м}^{-3}$ (иногда $\text{кг } \text{моль } X \cdot \text{м}^{-3}$), скорость v определяется выражением

$$v = \frac{M}{X} \quad (2.38)$$

с размерностью $\text{м} \cdot \text{с}^{-1}$. Следует отметить, что величина v может быть, а может и не быть связанной с какой-либо реальной скоростью в системе, зависящей от типа транспорта; это будет обсуждаться позже при рассмотрении конкретных механизмов.

Массовый поток

Термин «массовый поток» используется для описания такого типа транспорта, при котором все компоненты многокомпонентной жидкости движутся с одинаковой скоростью, представляя поток массы. В областях иных, чем транслокация вещества в растениях, этот тип потока чаще принято называть «конвективным»

током», хотя из уважения к традиции для вразумительности я буду использовать термин «массовый поток». Следует напомнить, что транспорт, в основном, выражает движение массы, даже если он диффузионного типа.

Активный транспорт

Хотя многие физиологи растений считают, что они знают смысл активного транспорта, четкое его определение вызывает затруднения. Это связано с тем, что все непрерывные транспортные процессы активны, поскольку для их поддержания необходима энергия. В то же время имеются встречные транспортные процессы, которые не могут рассматриваться как активные. Например, у транспирирующего растения, чьи корни не поглощают определенные виды ионов, происходит движение ионов в питательном или почвенном растворе против ионного градиента к корню; аналогично ионы в реке Иордан движутся к области высокой концентрации ионов в Мертвое море. Пренебрегая инерционными эффектами (рассмотрим, например, мяч, движущийся в воздухе), можно допускать, что молекулы и ионы всегда движутся в направлении, определяемом общей движущей силой; лишь в том случае, когда рассматриваются отдельные компоненты движущей силы, один из них может дать появление «встречного» транспорта.

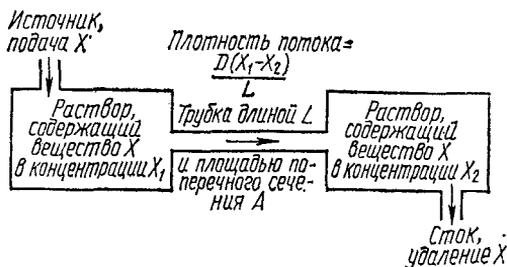
Учебники по термодинамике часто определяют активный транспорт на основе представлений линейной термодинамики необратимых процессов (гл. 1.8, с. 36), однако этот способ сопряжен с некоторыми трудностями. Например, Спаннер (Spanner, 1964) пишет так: «Если общий сложный процесс можно анализировать как ряд независимых движений в потоках, то среди последних «активными» следует считать те, у которых существенны коэффициенты переноса». Однако следует отметить, что в абсолютном смысле коэффициент переноса всегда существует и приходится решать, насколько он важен. Я предпочитаю специальное определение, вытекающее из утверждения Уссинга (Briggs, Норе, Robertson, 1961): активный транспорт — это процесс, в котором поток может поддерживаться против градиента электрохимического потенциала и для которого необходимо прямое использование метаболической энергии где-то вдоль транспортного пути. Хотя активные механизмы способны осуществлять восходящий транспорт, они могут также ускорять нисходящие потоки.

Б. Диффузия и облегченная диффузия

Обычная диффузия не требует объяснения. Облегченная диффузия по существу также диффузионный процесс, однако имеющий более высокое значение константы диффузии, чем это можно было бы ожидать. Например, отдельная молекула может благодаря своим размерам и электрическим свойствам диффундировать относительно медленно в данной среде; однако в комбинации или ассо-

Рис. 2.9

Диффузия и облегченная диффузия. Источник и сток относятся только к растворенному веществу, но не к растворителю.



циации с некоторыми другими молекулами она приобретает способность диффундировать быстрее; это — пример облегченной диффузии. Как диффузия, так и облегченная диффузия имеют одни и те же особенности, хотя иногда концентрация агента, облегчающего диффузию, может достигать насыщающих значений, и тогда проявляется различие реакций.

Рассмотрим два резервуара (рис. 2.9), в каждом из которых содержится вещество X. Если X_1 — концентрация X в первом резервуаре, X_2 — концентрация X во втором резервуаре, и при этом резервуары соединены трубкой длиной l с площадью поперечного сечения A , то плотность потока X — M из первого резервуара во второй составляет

$$M = \frac{D(X_1 - X_2)}{l}, \quad (2.39)$$

где D — константа диффузии. В этом случае поток F равен:

$$F = AM = \frac{AD(X_1 - X_2)}{l}, \quad (2.40)$$

а скорость его [из уравнения (2.38), если $X = \frac{1}{2}(X_1 + X_2)$] составляет

$$v = \frac{2D(X_1 - X_2)}{l(X_1 + X_2)}. \quad (2.41)$$

Здесь v обозначает среднюю скорость переноса молекул. Она не связана с реальными скоростями движения молекул. Рассматриваемая система в основном неполярна; полярность задается источником и стоком. Источник и сток обеспечивают энергию, которая расходуется на транспортные процессы. Если $X_1 > X_2$, то количество свободной энергии, приходящейся на единицу X, выше в резервуаре 1, чем в резервуаре 2. Для поддержания системы в стационарном состоянии необходимо непрерывно обеспечивать энергией источник либо сток, добавляя молекулы в компартмент источника и (или) удаляя их из компартмента стока.

В. Массовый поток, вызванный осмотическим давлением

Этот механизм был впервые предложен Мюнхом (Münch, 1930) для объяснения транспорта сахаров в растениях. В настоящее время его обычно называют гипотезой Мюнха. На рис. 2.10 изображена схема, описывающая транспорт этого типа; к простой системе диффузии, показанной на рис. 2.9, добавлены полупроницаемые мембраны и путь с низким сопротивлением для возврата растворителя. Осмотическое давление в резервуарах p_1 и p_2 равны:

$$p_1 = X_1 \beta T \quad \text{и} \quad p_2 = X_2 \beta T, \quad (2.42)$$

где β — константа Больцмана в соответствующих единицах, T — абсолютная температура. Принимая, что поток нетурбулентный, по формуле Пуазейля получим выражение для объемной скорости потока

$$\frac{(p_1 - p_2) \pi r^4}{8l\eta}, \quad (2.43)$$

где r — радиус трубки (принимая, что трубка имеет круглое сечение), а η — коэффициент вязкости. Записав для площади поперечного сечения трубки $A = \pi r^2$, заменив значения p_1 и p_2 выражением из (2.42) и умножив на X_1 (чтобы получить количество транспортируемого X), получаем уравнение потока X

$$F = \frac{\beta T A^2}{8l\eta\pi} X_1 (X_1 - X_2). \quad (2.44)$$

Плотность потока M равна:

$$M = \frac{F}{A} = \frac{\beta T A}{8l\eta\pi} X_1 (X_1 - X_2), \quad (2.45)$$

а скорость v

$$v = \frac{M}{X_1} = \frac{\beta T A}{8l\eta\pi} (X_1 - X_2). \quad (2.46)$$

В этом случае скорость равна реальной скорости движения раствора и растворителя, которые движутся сопряженно.

Как и в случае диффузии, система в основном неполярна; полярность связана с наличием источника и стока, которые обеспечивают систему движущей энергией путем добавления молекул в первый компартмент (X_1) и (или) удаления молекул из второго компартмента (X_2). Сравнение уравнений (2.44) и (2.40) показывает, что механизм Мюнха сильнее зависит от концентрации раствора X_1 , чем механизм диффузии.

Применимость гипотезы Мюнха для объяснения механизма транслокации зависит от состояния пор ситовидных пластинок и степени их открытости. Удивительно, что возможность неньютон-

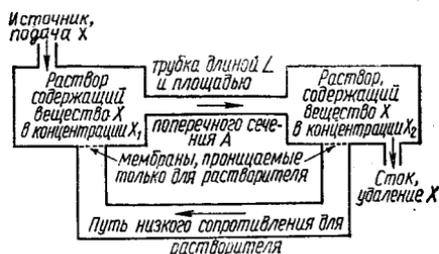


Рис. 2.10

Схема циклозиса массового потока, поддерживаемого осмотическим давлением — гипотеза Мюнха.

ского потока и соответствующих отклонений от формулы Пуазейля серьезно еще не была исследована. Например, из исследований потока крови (Nubar, 1971) и других растворов видно, что присутствие небольших количеств белка приводит к значительным изменениям характеристики потока; более высокие скорости потока в этих случаях в сравнении с теми, которые дают обычные расчеты, указывают на возрастающее значение малых проводящих сосудов. Все эти обстоятельства заставляют совершенствовать гипотезу Мюнха.

Г. Массовый поток — простой циклозис

Схема этого процесса показана на рис. 2.11. Раствор циркулирует по кругу (с помощью механизмов, которые не уточняются), а на его пути нет полупроницаемых мембран. Принято, что оба компартмента хорошо перемешиваются. Если q — объемная скорость потока, то поток вещества X из первого компартмента во второй составляет

$$F = q(X_1 - X_2). \quad (2.47)$$

Если A — площадь поперечного сечения транспортного пути, то плотность потока M и скорость v в обеих трубках соответственно равны:

$$M = \frac{q}{A} (X_1 - X_2) \quad (2.48)$$

и

$$v = \frac{M}{X_1} \quad \text{или} \quad \frac{M}{X_2}. \quad (2.49)$$

Скорости, полученные из уравнений (2.49), не связаны с действительной скоростью раствора, которая составляет q/A .

Система — неполярна; полярность обусловлена наличием источника и стока. Общее поведение концентраций раствора — диффузионного типа (уравнение (2.40)). Имеются два источника энергии, приводящие систему в движение. Первым из них является какой-то агент, ответственный за поддержание циркуляции раствора;

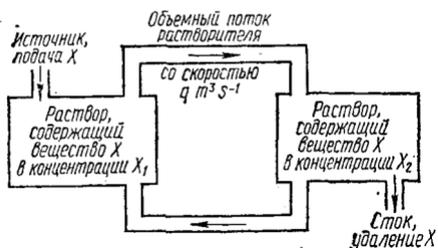


Рис. 2.11

Простой циклозис массового потока.
Поток равен $q(X_1 - X_2)$.

вторым — система источник — сток, которая доставляет или удаляет молекулы так, чтобы $X_1 \neq X_2$, и мог происходить транспорт вещества X . В стационарном режиме скорость транспорта X не зависит от объемной скорости потока, а определяется скоростями нагрузки и разгрузки (которые в случае стационарного состояния равны друг другу). Как и по гипотезе Мюнха, существует тесная связь между концентрациями, зависящими от нагрузки и разгрузки, и значением потока.

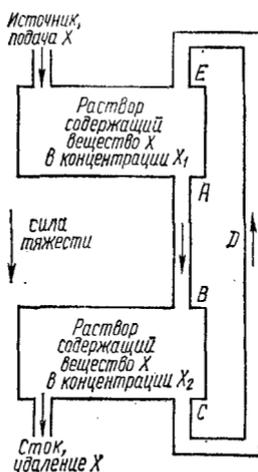
Д. Массовый поток — другие механизмы

Электро-осмос

Спаннер (Spanner, 1958, 1970) предположил, что электро-осмос в ситовидных пластинках во флоэме может выступать в качестве движущей силы, обеспечивающей движение раствора, который может циркулировать так, как это показано на рис. 2.10 и 2.11, или при наличии полупроницаемой мембраны, или без нее. В самом элементарном виде действие электро-осмоса можно описать следующим образом. Предположим, что в растворе, содержащем ионы калия K^+ , поддерживается электрическое поле, так что ионы K^+ движутся к отрицательно заряженному электроду. Между ионами K^+ и молекулами воды проявляются силы трения, вследствие чего ионы K^+ стремятся увлечь молекулы воды (и всех веществ, растворенных в воде), образуя вместе с ними массовый поток. Для поддержания транспорта, очевидно, должен существовать возвратный путь, чтобы ионы K^+ могли непрерывно циркулировать. Предполагают, что для поддержания разности потенциалов и активного транспорта ионов K^+ расходуется метаболическая активность и что важную роль в транспорте играют заряженные поры в ситовидных пластинках. В этой системе движущая сила приложена вдоль направления транспорта (в отличие от описанного в гл. 2.5, с. 58); поэтому следует ожидать, что процесс должен быть относительно независимым от длины транспортной трубки. Как уже говорилось, для того чтобы система могла непрерывно функционировать, должен существовать путь для возврата растворителя (рис. 2.10 или 2.11). Уравнения (2.47), (2.48) и (2.49) в данном случае применимы,

Рис. 2.12

Циклосис массового потока, приводимый в движение силами гравитации. Плотность X по AB составляет X_1 , а по CDE — X_2 . Поскольку $X_1 > X_2$ и увеличение значения X обычно сопровождается повышением концентрации раствора, это указывает направление потока.



хотя с точки зрения целого растения представляет интерес, в какой степени объемная скорость потока q находится под контролем источника — стока, и зависит от X_1 и X_2 .

Прежде чем завершить рассмотрение электро-осмоса, следует отметить, что этот механизм может осуществляться и в чистой воде в отсутствие растворенных веществ (Venet-Clark, 1959). Это является следствием большого электрического дипольного момента молекулы H_2O и результирующей высокой диэлектрической константы, благодаря чему прямой электро-осмос воды может оказаться заметным.

Перистальтика

Возможную роль перистальтики в движении раствора и в транслокации веществ изучили Эйкман и Андерсон (Aikman, Anderson, 1971). Это также активный механизм с движущей силой, приложенной вдоль транспортного пути. Здесь применимы замечания, высказанные в предыдущем разделе [как и уравнения (2.47) — (2.49)], и представляет интерес, имеется ли при таком механизме контроль перистальтической активности со стороны источника — стока и какова объемная скорость потока q .

Сила тяжести

Этот пассивный механизм сходен с тем, который проявляется в действии гравитации системы центрального отопления, и поскольку при обсуждении транслокации им полностью пренебрегают, здесь рассмотрим его вкратце. Простая схема процесса изображена на рис. 2.12. Диффузии здесь не принимаются во внимание. В левой трубке на рис. 2.12 AB — концентрация вещества X в растворе X_1 , а вдоль CDE — она составляет X_2 . При показанном на рисунке расположении источника и стока $X_1 > X_2$; вследствие того, что при увеличении величины X обычно возрастает плотность раствора, сила тяжести будет обуславливать поток в указанном направлении.

Пусть A — площадь поперечного сечения трубки (рис. 2.12), $L = AB$ и $l = AB + CDE$. Если X измерять в единицах $kg X \cdot m^3$, то можно предположить (чтобы упростить расчеты), что

концентрация раствора равна $(1000 + X)$ кг · м³. Сила, приходящаяся на единицу площади, по контуру $ABCDE$ [принимая, что резервуары малы] равна:

$$Lg(X_1 - X_2), \quad (2.50)$$

где g — ускорение силы тяжести. Допуская, что поток ламинарный, и используя формулу Пуазейля, получим выражение для объемной скорости потока q

$$q = \frac{(X_1 - X_2) Lg \pi r^4}{8l\eta}, \quad (2.51)$$

где r — радиус цилиндрической трубки, а η — вязкость. Поэтому поток X составляет

$$F = qX_1 = \frac{Lg A^2}{8l\eta\pi} X_1(X_1 - X_2). \quad (2.52)$$

Это выражение сходно с уравнением (2.44), полученным для массового тока, обусловленного осмотическим давлением. Относительные значения потоков можно рассчитать, сравнивая βT (уравнение (2.44)) с lg [уравнение (2.52)]. Для 1 кг сахарозы при 293 К $\beta T = 7,12 \cdot 10^3 I$ и lg [для $L = 1$ м] = 9,81 I.

Таким образом, доля гравитации составляет около 0,1% осмотического давления и в обычных нормальных условиях незначительна. Однако в некоторых случаях роль этого фактора нужно учитывать.

В связи с вопросом о феноменологии следует заметить, что уравнения (2.44) и (2.52) характеризуют одинаковую зависимость от концентрации раствора и могут иногда решаться совместно. Однако гравитационный механизм характеризуется направленностью в противоположность осмотическому механизму, в связи с чем не всегда возможно их одинаковое описание. Энергия, используемая для гравитационного потока, обеспечивается источником и (или) стоком; при этом, хотя сила и связана с гравитацией, чистая энергия не черпается из гравитационного поля.

Следует отметить, что этот механизм относится к хорошо известной проблеме Бенара о гидродинамической нестабильности (Chandrasekhar, 1961), согласно которой гомогенная жидкость, будучи подвержена действию градиента температур, изменяет плотность и при определенных условиях может переходить к стабильному типу вихревого движения. Концентрационный градиент также может порождать вихри в клетках и в целом растении.

Е. Обсуждение — феноменология передвижения

Рассмотрим вначале физиологическую реальность механизмов, описанных в последних разделах главы. Обычная диффузия по своей величине по крайней мере на два порядка меньше, чем это

необходимо для обеспечения наблюдаемых скоростей транспорта. Трудно себе представить, каким образом любой агент мог бы облегчить или ускорить диффузию в требуемых пределах. Гипотеза Мюнха проста и поэтому привлекательна, хотя способность поддерживать измеряемые скорости потока, согласно этой гипотезе, зависит от состояния пор ситовидных пластинок, от того, насколько открыты последние, при этом могут оказаться важными неньютон-овские эффекты. И электро-осмос, и перистальтика для своего действия требуют наличия сложных механизмов, а против них имеются возражения физиологического характера (Canny, 1973). Сила тяжести, подобно диффузии, является простым и повсеместным явлением, но точно так же она не способна обеспечить наблюдаемые скорости транспорта, хотя оба механизма могут принимать участие в общем процессе транспорта.

К счастью, все указанные механизмы описываются одним из следующих выражений для потока вещества X между двумя резервуарами:

$$F = \frac{X_1 - X_2}{R_1}, \quad (2.53)$$

$$F = \frac{X_1(X_1 - X_2)}{R_2}, \quad (2.54)$$

где R_1 и R_2 — сопротивления определенного типа. Транспорт такого типа по градиентам концентрации наблюдали Мэзон и Маскелл (Mason, Maskell, 1928). Активный транспорт на концах системы (загрузка и разгрузка) должен просто приводить к увеличению концентраций раствора, скажем, в α раз. Поэтому следует умножить значение потоков, выраженных уравнениями (2.53) и (2.54), на α или α^2 и рассматривать это как усиление потоков при сохранении математических соотношений в основном неизменными. Активный транспорт по транспортному пути можно интерпретировать как явление, обусловленное понижением сопротивления, можно даже допускать наличие отрицательного сопротивления (например, в электронике идея об отрицательном сопротивлении явилась в высшей степени ценной); этот подход может быть плодотворным, если активный механизм не зависит от состояния источника или стока, т. е. если R_1 или R_2 не зависят от X_1 и X_2 .

Представляется допустимым использовать уравнения типа (2.53) или (2.54) в качестве удобного этапа на длинном пути между реакцией на уровне целого растения или его органа и деталями транспорта на клеточном и субклеточном уровнях. Как физиологи, занимающиеся целым растением, так и исследователи передвижения веществ должны стремиться установить такие зависимости, которые можно использовать для исследования роли транспорта в реакции растений и их продуктивности.

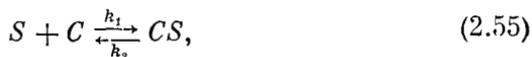
6. МЕМБРАННЫЙ ТРАНСПОРТ

Транспорт ионов и других веществ через мембраны в клетку либо из нее является важной частью жизненных процессов в физиологии животных и растений. Он представляет область непрерывных исследований, и современное положение изучения мембран растений описано в нескольких работах, например в статьях Эпштейна (1972), Андерсона (1973) и Ниссена (Nissen, 1974). В этом разделе рассматриваются две элементарные модели мембранного транспорта, обсуждаются результаты наложения двух или более параллельных или последовательных процессов Михаэлиса — Ментен (данные по мембранному транспорту иногда интерпретируются как результат двух либо большего числа налагающихся процессов), делается краткий обзор относящихся к этой проблеме работ.

А. АТФ-зависимый транспорт с быстродиффундирующим носителем

Одна из наиболее ценных концепций мембранного транспорта допускает наличие носителей в мембране. Идея заключается в том, что если субстрат S не растворим в мембране, транспортирование S через мембрану может осуществляться при условии, что S может соединиться с молекулой носителя C , образуя мембранорастворимое соединение CS . В самом простом случае гипотеза носителей объясняет ускоренную диффузию, хотя она хорошо соответствует и активным механизмам. Например, можно принять, что процесс образования (или растворения) комплекса CS является энергозависимым (и таким образом связывается с другими процессами клеточного метаболизма). Рассмотрим схему активного транспорта, связывая его с использованием носителя.

На рис. 2.13 показана модель, представляющая одну из нескольких возможностей. Два компартмента, обозначенные как «внешний» и «внутренний», разделены мембраной, асимметричной в отношении реакций, которые могут происходить на ее обеих поверхностях. На внешней поверхности молекулы субстрата S могут обратимо соединяться с носителем C в соответствии с реакцией



где k_1 и k_2 — константы. Расчеты удобно проводить, пользуясь понятиями поверхностных концентраций носителя C и комплекса носитель — субстрат CS , так что k_1 и k_2 не являются истинными константами скорости, но учитывают также толщину мембраны. Носитель заключен в мембране; здесь допускается, что и C , и сложная молекула CS очень быстро диффундируют в мембране, так что по всей мембране концентрации C и CS сохраняют одинаковые значения. На внутренней поверхности CS необратимо реагирует

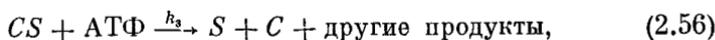
Рис. 2.13

Модель активного транспорта с быстро диффундирующим носителем:

S — переносимый субстрат, C — носитель, связанный с мембраной таким образом, что может соединяться с субстратом только на внешней поверхности мембраны. «АТФ» — высокоэнергетическое соединение, обуславливающее необратимую реакцию на внутренней поверхности мембраны. В гл. 2.6 А охарактеризована быстрая диффузия в мембране, описываемая уравнением (2.59); реакция с медленно диффундирующим носителем показана на рис. 2.14 и обсуждается в гл. 2.6 Б.



с высокоэнергетическим соединением, например с аденозинтрифосфатом (АТФ), образуя свободный субстрат на внутренней стороне мембраны и освобождая носитель в самой мембране



где k_3 — константа скорости. В стационарном состоянии плотность потока S через мембрану имеет следующий вид:

$$M = k_1 [C] [S] - k_2 [CS]$$

и

$$M = k_3 [CS] [\text{АТФ}], \quad (2.57)$$

где квадратными скобками обозначены концентрации. Пусть общая концентрация имеющегося носителя равна C_0 , так что

$$C_0 = [C] + [CS]. \quad (2.58)$$

Используя уравнение (2.58) для подстановки значения $[C]$ в уравнение (2.57), а затем с помощью полученного выражения, исключив $[CS]$ из второго уравнения (2.57), получим

$$M = \frac{k_1 k_3 C_0 [S] [\text{АТФ}]}{k_1 [S] + k_2 + k_3 [\text{АТФ}]}. \quad (2.59)$$

Это — знакомое выражение. В соответствии с ним плотность потока, обусловленного активным транспортом, характеризуется прямоугольной гиперболической зависимостью (рис. 2.2) от концентрации субстрата вне мембраны S , а также от концентрации высокоэнергетического промежуточного продукта (обозначенного здесь как АТФ), который используется для того, чтобы приводить в движение активный процесс. Заметим, что начальный наклон кривой равен:

$$\frac{dM}{dS} (S = 0) = \frac{k_1 k_3 C_0 [\text{АТФ}]}{k_2 + k_3 [\text{АТФ}]}, \quad (2.60)$$

асимптота описывается следующим образом:

$$M (S \rightarrow \infty) \simeq k_3 C_0 [\text{АТФ}]. \quad (2.61)$$

Обе эти величины зависят от уровня АТФ. Начальный наклон насыщается при больших значениях $[\text{АТФ}]$, в то время как асимптота

безгранично возрастает по мере увеличения [АТФ], что лишено физиологического смысла; это связано с допущением об очень быстрой диффузии C и CS в мембране; в следующем разделе это допущение будет изменено таким образом, чтобы получить более реалистическую модель. Уровень АТФ можно непосредственно связать с такими параметрами, как интенсивность дыхания и удельная скорость роста, которые можно измерить. Уравнение (2.59) напоминает уравнение скорости двухсубстратной ферментативной реакции [уравнение (2.30) и рис. 2.4]; оно напоминает также тип уравнения, которое давало хорошее эмпирическое описание зависимости фотосинтеза листа от света (дающего энергию) и от CO_2 (субстрата) (см. гл. 5).

Б. АТФ-зависимый транспорт с медленнодиффундирующим носителем

На рис. 2.14 показана схема, которая похожа на схему, изображенную на рис. 2.13 и описанную в предыдущем разделе; различие лишь в том, что сопротивления диффузии в мембране по предположению являются конечными величинами, так что на обеих сторонах мембраны могут быть разные концентрации веществ. Уравнения (2.55) и (2.56) в таком случае принимают вид



и



В стационарном состоянии плотность потока M описывается четырьмя уравнениями:

$$M = k_1 [C_1] [S] - k_2 [CS]_1, \quad (2.64)$$

$$M = k_3 [CS]_2 [\text{АТФ}], \quad (2.65)$$

$$M = \frac{[CS]_1 - [CS]_2}{R_1} \quad (2.66)$$

и

$$M = \frac{[C]_2 - [C]_1}{R_2} \quad (2.67)$$

R_1 и R_2 — сопротивления. Общая концентрация носителя — постоянная величина, равная C_0 , в связи с чем

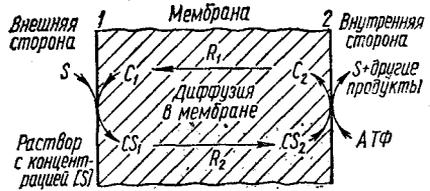
$$C_0 = \frac{1}{2} ([C]_1 + [C]_2 + [CS]_1 + [CS]_2), \quad (2.68)$$

где принято, что концентрации в мембране изменяются линейно и, как указывалось выше, они являются поверхностными концентрациями. Теперь математическая задача заключается в том, чтобы из

Рис. 2.14

Модель активного транспорта с медленно диффундирующим носителем. См. объяснения к рис. 2.13.

Индексы 1 и 2 обозначают две поверхности мембраны. R_1 и R_2 — сопротивления диффузии. Реакция выводится в гл. 2.6.В и описывается уравнением (2.72).



пяти уравнений (2.64) — (2.68) исключить четыре величины $[C]_1$, $[C]_2$, $[CS]_1$ и $[CS]_2$ и получить выражение для M .

Из уравнений (2.66) и (2.67) следует

$$[C]_2 = [C]_1 + MR_2 \quad \text{и} \quad [CS]_1 = [CS]_2 + MR_1. \quad (2.69)$$

Подставив эти значения в уравнения (2.68), получим

$$C_0 = \frac{1}{2} (2 [C]_1 + MR_2 + 2 [CS]_2 + MR_1). \quad (2.70)$$

Исключив $[CS]_1$ из уравнения (2.64) и из второго уравнения (2.69), будем иметь

$$[C]_1 = \frac{M + k_2 ([CS]_2 + MR_1)}{k_1 [S]},$$

а подставив это значение $[C]_1$ в уравнение (2.70), получим

$$2k_1 C_0 [S] = 2M + 2k_2 R_1 M + k_1 [S] (MR_1 + MR_2) + 2 [CS]_2 (k_2 + k_1 [S]). \quad (2.71)$$

Наконец, используем уравнение (2.65), чтобы заменить $[CS]_2$ в уравнении (2.71), после преобразований получаем

$$M = \frac{k_1 k_3 C_0 [AT\Phi] [S]}{k_2 + k_1 [S] + k_3 (1 + k_2 R_1) [AT\Phi] + \frac{1}{2} k_1 k_3 (R_1 + R_2) [S] [AT\Phi]}. \quad (2.72)$$

Это — кривая реакции Михаэлиса — Ментен, которую можно записать в виде

$$M = \frac{k_m [S]}{K_m + [S]}, \quad (2.73)$$

где

$$k_m = \frac{k_3 C_0 [AT\Phi]}{1 + \frac{1}{2} k_3 (R_1 + R_2) [AT\Phi]} \quad (2.74)$$

и

$$K_m = \frac{k_2 + k_3 (1 + k_2 R_1) [AT\Phi]}{k_1 + \frac{1}{2} k_1 k_3 (R_1 + R_2) [AT\Phi]}. \quad (2.75)$$

Асимптота $M : [S]$ реакции равна K_m , а начальный наклон составляет

$$\left. \frac{dM}{dS} \right|_{S=0} = \frac{k_m}{K_m} = \frac{k_1 k_2 C_0 [\text{ATФ}]}{k_2 + k_3 (1 + k_2 R_1) [\text{ATФ}]} \quad (2.76)$$

Заметим, что все четыре уравнения (2.73) — (2.76) описывают прямоугольную гиперболу по отношению к $[S]$ или к $[\text{ATФ}]$, хотя лишь уравнения (2.73), (2.74) и (2.76) строго соответствуют реакции типа Михаэлиса — Ментен; кривые проходят через начало координат. Изменения параметров k_m и K_m или начального наклона можно объяснить с помощью уравнений (2.74) — (2.76) как изменения концентрации носителя C_0 , диффузионных сопротивлений R_1 и R_2 , концентрации $\text{ATФ} - [\text{ATФ}]$ или констант скоростей k_1 , k_2 и k_3 . Этот результат рассмотрен в гл. 2.6. Д (с. 74), где обсуждаются многофазные механизмы.

В. Параллельные процессы Михаэлиса — Ментен

В этом разделе описано общее поведение двух процессов транспорта, осуществляющихся по типу реакции Михаэлиса — Ментен, действующих параллельно и независимо друг от друга. Общая плотность потока M должна быть

$$M = M_1 + M_2 = \frac{k_1 [S]}{K_1 + [S]} + \frac{k_2 [S]}{K_2 + [S]}, \quad (2.77)$$

где M_1 и M_2 — составляющие процесса, а k_1 , k_2 , K_1 и K_2 — константы. Дважды дифференцируя (2.77) по $[S]$, получаем

$$\frac{dM}{d[S]} = \frac{k_1 K_1}{(K_1 + [S])^2} + \frac{k_2 K_2}{(K_2 + [S])^2} \quad (2.78)$$

и

$$\frac{d^2 M}{d[S]^2} = -\frac{2k_1 K_1}{(K_1 + [S])^3} - \frac{2k_2 K_2}{(K_2 + [S])^3}. \quad (2.79)$$

Из уравнения (2.77) получаем выражение для асимптоты

$$M ([S] \rightarrow \infty) \simeq k_1 + k_2, \quad (2.80)$$

а из уравнения (2.78) — для начального наклона

$$\left. \frac{dM}{d[S]} \right|_{[S]=0} = \frac{k_1}{K_1} + \frac{k_2}{K_2}. \quad (2.81)$$

Отметим, что уравнение (2.79) для $[S] \geq 0$ всегда имеет отрицательное значение, и, таким образом, градиент реакции $M : [S]$ постепенно уменьшается и для положительных значений $[S]$ на кривой нет точки перегиба. Асимптота и начальный наклон кривой общей реакции являются суммой асимптот и начальных наклонов кривых для обеих отдельных реакций. Однако для комбинированной реакции больше не сохраняется простое соотношение

между асимптотой и начальным наклоном (см. уравнение (2.18)). В данном случае, если $[S]_{1/2}$ — значение $[S]$ для половины максимальной скорости реакции, то значение $[S]_{1/2}$ получают решением квадратичного уравнения (из уравнений (2.77) и (2.80))

$$\frac{k_1 + k_2}{2} = \frac{k_1 [S]_{1/2}}{K_1 + [S]_{1/2}} + \frac{k_2 [S]_{1/2}}{K_2 + [S]_{1/2}}.$$

После преобразований получим

$$0 = [S]_{1/2}^2 + [S]_{1/2} \frac{(k_1 - k_2) K_2 + (k_2 - k_1) K_1}{(k_1 + k_2)} - K_1 K_2. \quad (2.82)$$

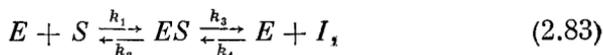
Если $k_1 = 0$, $[S]_{1/2} = K_2$; если же $k_1 = k_2$, $[S]_{1/2} = (K_1 K_2)^{1/2}$ — среднее геометрическое K ; и если $K_1 = 0$ (давая ступенчатую зависимость реакции для M_1), $[S]_{1/2} = 0$ или $\frac{K_2(k_2 - k_1)}{k_1 + k_2}$ для $k_2 \geq k_1$.

Г. Последовательные процессы Михаэлиса — Ментен

Рассмотрим две следующие реакции

субстрат \rightarrow промежуточные продукты \rightarrow конечные продукты.

Если только уровень промежуточных продуктов не влияет на скорость первого процесса, первая реакция происходит со скоростью, зависящей от уровня начального субстрата. Для получения нужного результата скорость первой реакции рассчитывается как для обратимого процесса Михаэлиса — Ментен. Допустим, что первый процесс подчиняется схеме реакции



где E , S и I — означают соответственно фермент, субстрат и промежуточные продукты, а k_1 , k_2 , k_3 и k_4 — константы. Из уравнения (2.83) можно получить, что

$$M = \frac{E_0 (k_1 k_3 [S] - k_2 k_4 [I])}{k_2 - k_3 + k_1 [S] + k_4 [I]}, \quad (2.84)$$

где E_0 — общая концентрация имеющегося фермента. Далее, пусть промежуточный продукт является субстратом для второго необратимого процесса Михаэлиса — Ментен, согласно общей схеме:



где P обозначает конечные продукты. Скорость второй реакции в стационарном состоянии равна скорости первой реакции и должна иметь значение

$$M = \frac{k [I]}{K + [I]}. \quad (2.87)$$

Исключая $[I]$ из уравнений (2.84) и (2.87), получаем

$$0 = -M^2 (k_2 + k_3 - k_4 K + k_1 [S]) +$$

$$+ M (kk_2 + kk_3 + E_0k_2k_4K + kk_1[S] + E_0k_1k_3[S]) - E_0kk_1k_3[S]. \quad (2.88)$$

Это квадратное уравнение не является строгой гиперболой, хотя и выражает кривую гиперболического типа, но без точки перегиба. График проходит через начало координат ($[S] = 0, M = 0$) с наклоном

$$\frac{dM}{dS} \Big|_{[S]=0} = \frac{E_0k_1k_3}{k_2 + k_3 + E_0k_2k_4K/k}; \quad (2.89)$$

начальный наклон меньше, чем для единичного процесса Михаэлиса — Ментен благодаря последнему члену в знаменателе. Асимптота равна:

$$M ([S] \rightarrow \infty) \simeq k \text{ или } k_3E_0. \quad (2.90)$$

Положение асимптоты определяет меньшее значение одного из этих двух параметров, зависящее от лимитирующего процесса. Если $[S] = [S]_{1/2}$ — значение $[S]$ для половины максимальной скорости, то $[S]_{1/2}$ может быть получена подстановкой $M = 1/2 k$ или $1/2 k_3E_0$ в уравнение (2.88) и решением полученного уравнения, линейного относительно $[S]$.

Результирующая двух процессов Михаэлиса — Ментен, совершающихся параллельно либо последовательно, лишь немного изменяет характер реакции; в этом случае она уже не является истинной прямоугольной гиперболой (подчиняющейся взаимосвязи $[S]_{1/2} = \frac{\text{асимптота}}{\text{начальный наклон}}$). Однако обычно чрезвычайно трудно сделать выбор между этими реакциями, используя обычные биологические данные (см., например, рис. 4.1), и всякое обобщение, основанное на таком выборе, должно оцениваться с надлежащей осторожностью.

Д. Двойные и многофазные механизмы

Обычно для описания реакции систем транспорта определенного иона через мембрану обращаются к двум гипотезам. Концепция «двойных механизмов» предполагает, что имеются два (а иногда и больше) транспортных механизма, действующих параллельно, и что общая реакция получается суммированием отдельных реакций (Epstein, 1972). Однако, если оба составляющих процесса относятся к типу Михаэлиса — Ментен, суммарная реакция не будет иметь точки перегиба (гл. 2.6 В, с. 72), хотя в некоторых случаях при измерениях точка перегиба отчетливо наблюдается. Если предположить, что одна из составляющих процессов является сигмоидальной (рис. 2.5 или 2.6), то в общей реакции может появиться точка перегиба. В противном случае (Nissen, 1974) функционирует лишь один механизм, однако последний испытывает резкий пере-

ход от одного режима функционирования к другому. Такими могут быть структурные или фазовые переходы в мембранах или аллостерические переходы в белках. Для большей ясности, используя уравнения (2.73) — (2.75) (напомним, что эти уравнения были получены для модели АТФ-зависимого транспорта с медленно диффундирующим носителем), можем отметить, что такие переходы должны вызываться внезапными изменениями концентрации носителя (C_0), интенсивности дыхания или обеспечения АТФ ([АТФ]), либо внезапным изменением сопротивлений диффузии через мембрану (R_1, R_2). Биофизическое и биохимическое изучение мембран поможет прояснить реальность этих возможностей или же их отбросить.

Е. Электрокинетическая модель Телье

Телье (Thellier, 1971, 1973) предложил объяснение транспорта ионов через мембрану, названное им «электрокинетическим». Обсудим вкратце его модель.

Устройство, подчиняющееся закону Ома, характеризуется линейной зависимостью между электрическим током i и напряжением E

$$i = c_1 E, \quad (2.91)$$

где c_1 — константа.

Для описания эмиссии электронов из металлов и тонких пленок, электронных токов в вакуумных трубках и полупроводниках используют много нелинейных зависимостей между i и E ; в этих случаях экспериментально наблюдаемые характеристики $i : E$ обычно можно выводить из теории путем соответствующих приближений. Телье решил использовать характеристику ток : напряжение у прибора, известного под названием варистор (переменное сопротивление),

$$i = c_2 E^m, \quad (2.92)$$

где c_2 и m — константы. Варистор используют обычно для защиты цепи от повышения напряжения; значение m — достаточно велико — обычно около 25, при этом реакция имеет ступенчатый характер. Если в уравнении (2.93) $E < 1$, ток i мал; как только $E > 1$, i возрастает, вызывая короткое замыкание, и дальнейшее уменьшение E сопровождается очень быстрым возрастанием i .

Следует подчеркнуть, что масса положительного иона, например калия, или небольшой биологической молекулы типа глюкозы почти на пять порядков больше массы электрона. Более того, участие тяжелых частиц в формировании свойств вещества существенно отличается от электронов. Может оказаться целесообразным и детальное сопоставление электронного транспорта в полупроводниках или других приборах с транспортом субстрата через мембраны. Видимо, подход Телье следует рассматривать как чисто эмпирический, при котором для описания мембранной системы приме-

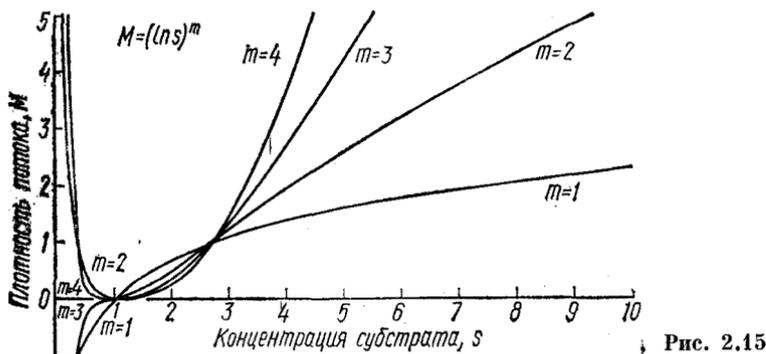


Рис. 2.15

$M = (\ln s)^m$ для различных значений m . Для $m = 1$ нет точки перегиба, в то время как для $m \geq 2$ имеется по крайней мере одна точка перегиба.

нено подходящее уравнение из областей, не имеющих прямого отношения к моделируемому явлению.

Для общего случая Телье, суммируя уравнения (2.91) и (2.92), принял

$$i = c_1 E + c_2 E^m. \quad (2.93)$$

Он принял, что электрический ток i равен плотности потока M , и, базируясь на термодинамических доводах, составил уравнение

$$E = c_3 \ln(c_4 [S]), \quad (2.94)$$

где c_3 и c_4 — константы, а $[S]$ — концентрация субстрата вне мембраны. Это означает, что внутри мембраны концентрация субстрата является постоянной величиной и что транспортный процесс не отклоняется слишком далеко от равновесия.

Подставив уравнение (2.94) в уравнение (2.93) и допустив, что

$$M = i, \quad a = c_1 c_3, \quad b = c_2 c_3 \quad \text{и} \quad c_4 [S] = s, \quad (2.95)$$

получим

$$M = a \ln(s) + b (\ln(s))^m. \quad (2.96)$$

Дифференцирование уравнения (2.96) дает

$$\frac{dM}{ds} = \frac{a}{s} + \frac{mb [\ln(s)]^{m-1}}{s} \quad (2.97)$$

и

$$\frac{d^2 M}{ds^2} = -\frac{a}{s^2} + \frac{m(m-1)b [\ln(s)]^{m-2}}{s^2} - \frac{mb [\ln(s)]^{m-1}}{s^2}. \quad (2.98)$$

Если уравнение (2.98) приравнять к нулю, можно определить точки перегиба.

Рис. 2.16

Схематическое изображение уравнения (2.96) при $a = 2,25$, $b = 1$ и $m = 3$. Кривая очень плавная, и точки перегиба слабо заметны.

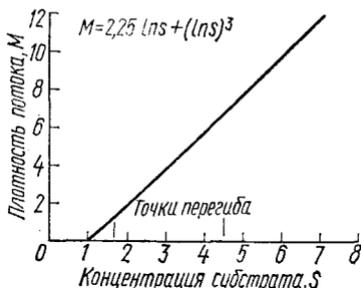


График $M = (\ln s)^m$ для различных значений m изображен на рис. 2.15. Можно видеть (или заключить по уравнению (2.98) при $a = 0$), что если $m \geq 2$, то кривая имеет точку перегиба при

$$m - 1 = \ln s. \quad (2.99)$$

Сложная кривая (уравнение (2.96)) может совсем не иметь, иметь одну или большее число точек перегиба в зависимости от значений a/b и m . Однако, как можно видеть из рис. 2.16, такие кривые являются гладкими и не обнаруживают резких «переходов».

Телье (Thellier, 1971) отметил сходство между свойством нелинейного члена в уравнениях (2.93) или (2.96) и термодинамическими характеристиками системы при удалении ее от точки равновесия. Значение этой аналогии неясно. Во-первых, подходы термодинамики являются феноменологическими, и может оказаться очень трудным увязать термодинамические коэффициенты с параметрами, представляющими интерес с точки зрения физиологии и биохимии; во-вторых, использование уравнений равновесного состояния не всегда может быть обоснованным, а далекая от равновесного состояния ситуация теряет ясное теоретическое обоснование; наконец, уравнения Телье не описывают скачок в плотности потока, который иногда наблюдается в системе растительных мембран.

7. ТРАНСЛОКАЦИЯ С АКТИВНЫМ ТРАНСПОРТОМ — НЕПОЛЯРНАЯ МОДЕЛЬ

В некоторых случаях желательно непосредственно в модель транслокации включить и активный и пассивный механизмы. В этом разделе вкратце описан один из способов, с помощью которого это можно сделать. Так, мы в единой схеме объединяем уравнение, по-видимому, часто дающее обоснованное описание дальнего транспорта (уравнение (2.53)), и уравнение, которое вполне удовлетворительно описывает активный транспорт через мембрану (уравнение (2.73)). Эта попытка обсуждается в гл. 2.5 и 2.6.

Схема изображена на рис. 2.17. Источник и сток разделены на два компартмента или резервуара; для описания скоростей процесса

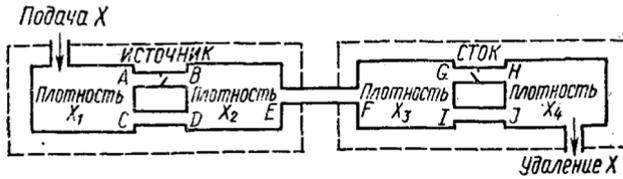


Рис. 2.17

Модель неполярного транспорта, включающая активный механизм:

X_1 , X_2 , X_3 и X_4 — концентрации вещества X в четырех изображенных резервуарах. Первые два резервуара размещены в органе — источнике, последние два — в стоке. Пути AB и HG изображают активный транспорт в направлении, указанном в долушках с клапаном; CD и IJ — пути утечки, по которым транспорт может происходить в любом направлении; EF — транспортный путь между обоими органами, который по предположению не ориентирован. Начальное математическое описание этой модели приведено в гл. 2.7.

использованы уравнения типа (2.53) и (2.73). Основываясь на очевидных представлениях, можно написать пять уравнений потоков, составляющих модель:

$$\text{ПОТОК}_{AB} = \frac{k_1 X_1}{k_2 + X_1},$$

$$\text{ПОТОК}_{CD} = \frac{X_1 - X_2}{r_1},$$

$$\text{ПОТОК}_{EF} = \frac{X_2 - X_3}{r_2},$$

$$\text{ПОТОК}_{HG} = \frac{k_3 X_4}{k_4 + X_4},$$

и

$$\text{ПОТОК}_{IJ} = \frac{X_3 - X_4}{r_3}.$$

Модель имеет четыре переменных; принимая, что компартменты не-растущие, можно составить четыре дифференциальных уравнения первого порядка, основываясь на количествах вещества в четырех компартментах. В стационарном состоянии при отсутствии роста поток F равен:

$$F = \text{ПОТОК}_{AB} + \text{ПОТОК}_{CD} = \text{ПОТОК}_{EF} = \text{ПОТОК}_{HG} + \text{ПОТОК}_{IJ},$$

исключение X_2 и X_3 позволяет получить (численно) зависимость потока F от X_1 и X_4 — концентраций вещества на концах пути.

**Поглощение света
растениями и посевами**

Важнейшей частью многих моделей роста растений и посева является взаимодействие системы со световым климатом. Способ такого взаимодействия определяет плотность светового потока, падающего на каждую часть поверхности растения или посева, и это в свою очередь через фотосинтез может оказывать сильное действие на скорость и характер роста. Проведено много теоретических исследований, посвященных этой проблеме, и автор не пытался последовательно изложить итог всей этой работы или даже сделать общий обзор. Данная глава больше походит на очерк, в котором рассмотрена общая суть задачи, описано использование ряда математических методов и связанные с ними ограничения, рассмотрены практические возможности дальнейшего развития проблемы; при этом автор старался не заблудиться в джунглях математики или в бесконечном разнообразии уже имеющихся результатов.

1. ИЗОЛИРОВАННОЕ РАСТЕНИЕ

Обычно рассмотрение изолированного растения представляет собой более сложную теоретическую задачу, чем изучение посева, за исключением некоторых растений, таких, например, как ряска, которые имеют ограниченное экономическое значение. На первый взгляд может показаться странным, что свойства единичного организма оказываются менее поддающимися объяснению, чем свойства совокупности организмов, однако эта кажущаяся странность в известной степени обусловлена тем, что, в то время как для описания изолированных растений требуется использование двух или трех координат, задача для посева часто упрощается, так как используется лишь одна координата (в том случае, если взаимодействие между растениями велико). Вследствие этой трудности на изолированное растение обращали меньше внимания, даже несмотря на то, что на ранних стадиях роста растения в рядках в посевах обычно

практически открыты со всех сторон, взаимодействуя со светом более или менее независимо друг от друга. Эти особенности раннего периода роста могут существенно влиять на последующие характеристики посева.

Могут появиться сомнения, в какой мере расчеты, основанные на усредненном растении, пригодны для решения реальных задач. Например, рассматривая эксперименты, проведенные над единственным растением или над небольшой группой растений, можно выявить настолько значительные отклонения от усредненного светового режима, что дальнейшие расчеты характеристик растений приведут к неприемлемым ошибкам. Более того, некоторые из разработанных методов расчетов, по-видимому, являются слишком сложными для обычного использования, а для единичного растения пока еще не имеется простых эмпирических или полуэмпирических методов расчета, аналогичных уравнению Монси — Саэки (1953) для посева (уравнение (3.29)). Если исследователь намерен изучить световой климат растения для расчетов фотосинтеза или других целей моделирования, может быть, лучше взять прибор и сделать необходимые измерения (которых должно быть не слишком много), чем на основе данных немногочисленных измерений заниматься длинными расчетами сомнительной достоверности. Однако, если желательно понять роль структуры растения в формировании его климата, необходимо провести более глубокую теоретическую и экспериментальную работу. Первые исследования в этом направлении провел Филип (Philip, 1965). А методы, которые недавно разработали Чарльз-Эдвардс и Торнли (Charles-Edwards, Thornley, 1973), рассматриваются ниже.

А. Полуэмпирический метод

В этом разделе описан метод, использованный Чарльзом-Эдвардсом и Торнли для расчета плотностей светового потока в листе изолированного растения. Он основан на многочисленных приближениях и упрощениях, правомерность которых в общем не исследовалась, и дает относительно простой способ расчетов, в известной мере аналогичный предложенному Монси и Саэки (Monsi, Saeki, 1953) для посева.

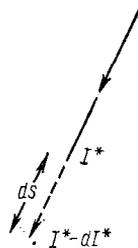
Указанный метод следует использовать с надлежащей осторожностью; нужно отметить, что он не применим к конкретному растению, а может служить лишь для оценки среднего режима группы растений, которые взаимодействуют со светом независимо друг от друга (гл. 14.3, с. 265).

Пусть $F(\bar{r})$ — плотность листовой поверхности (площадь листовой поверхности в единице объема пространства) (Warren, Wilson, 1959) в точке P , положение которой определяется вектором \bar{r} . Пусть I^* — интенсивность света ($\text{Вт м}^2 \cdot \text{стерадиан}^{-1}$) в некотором определенном направлении в точке P (рис. 3.1). Если

Рис. 3.1

Свет интенсивности I^* ослабляется на величину dI^* , проходя расстояние ds в листовом покрове (см. уравнение (3.1)).

лучи света, проходя элемент пути ds вблизи точки P , пересекают листовую поверхность, ее индекс равен $F(\bar{r}) ds$. Примем, что интенсивность света I^* уменьшается на величину, пропорциональную индексу пересекаемой листовой поверхности, и I^* , а именно:



$$dI^* = -kI^*F(\bar{r}) ds, \quad (3.1)$$

где k — константа. Интегрирование этого уравнения дает

$$I^* = I_0^* \exp \left[- \int_0^s kF(\bar{r}) ds \right], \quad (3.2)$$

где I_0^* — значение I^* для $s = 0^\circ$. Если далее принять, что k и F не изменяются вдоль пути лучей, то

$$I^* = I_0^* e^{-kFs}. \quad (3.3)$$

s — общая длина пути света в листе равномерной плотности F по всем направлениям. Это уравнение представляет собой обычное уравнение закона Бера, которое было впервые применено к посеву Монси и Саэки (Monsi, Saeki, 1953). Константа k включает три эффекта. Во-первых, листва может располагаться под определенным наклоном и ориентацией, что определяет эффективность перехвата света листвой в данном направлении; во-вторых, на значении k сказываются также оптические свойства листа; и, наконец, если листва распределена в пространстве неравномерно, то это тоже может влиять на значение k (Acock, Thornley, Warren Wilson, 1970) (Вт $m^{-2} \cdot$ стерадиан $^{-1}$).

Если $B(\theta, \Phi)$ — яркость неба в направлении, определяемом (θ, Φ) (см. рис. 14.1, где указаны углы θ и Φ), I_P — плотность светового потока, проходящего через горизонтальную поверхность в точке P (эта точка может быть внутри и вне листвы), то I_P можно получить, суммируя вклады от различных участков неба, учитывая их ослабление в листе в соответствии с уравнением (3.3)

$$I_P = \int_0^{2\pi} \int_0^{\pi/2} B(\theta, \Phi) e^{-kFs} \cos \theta \sin \theta d\theta d\Phi. \quad (3.4)$$

В подынтегральном выражении $\sin \theta d\theta d\Phi$ — элемент телесного угла, $\cos \theta$ — отражает то, что здесь рассматривается плотность светового потока, проходящего через горизонтальную плоскость; если для измерения света используется приемник, $\cos \theta$ следует опустить. Длина пути s зависит от положения рассматриваемых

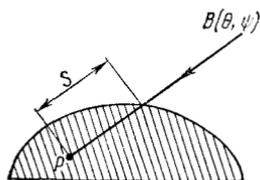


Рис. 3.2

Показано, что на пути к точке P луч света проходит в растительном покрове путь s при данном направлении луча, описываемом полярными координатами θ и Φ , s зависит от координат P и от θ и Φ (см. уравнение (3.4) и др.).

точки P и направления (θ, Φ) лучей света; для того чтобы оценить значение интеграла для данных P , следует рассчитать s для каждой θ и Φ . Некоторые из этих точек изображены на рис. 3.2. Чарльз-Эдвардс и Торнли (Charles-Edwards, Thornley, 1973) провели такие расчеты для эллипсоидального и плоского растительного покрова, получив профили плотности светового потока, хорошо согласующиеся с экспериментом.

Уравнение (3.4) выражает плотность светового потока через горизонтальную плоскость. Аналогичным образом можно описать поток через вертикальную плоскость, хотя в этом случае имеются дополнительные трудности, обусловленные тем, что необходимо определить ориентацию плоскости по отношению к углу Φ (скажем, посредством угла Φ'), а для двух вертикальных плоскостей, образующих прямой угол, в уравнении (3.4) множитель $\cos \theta$ — заменить на $\sin \theta \cos (\Phi - \Phi')$ и $\sin \theta \sin (\Phi - \Phi')$.

В противоположность посеву для единичного растения горизонтальные световые потоки (через вертикальные плоскости) могут быть такими же большими и даже больше, чем вертикальные световые потоки через горизонтальную плоскость. Во многих моделях посева первым шагом является расчет плотности светового потока, падающего на листовую поверхность, так как это позволяет определять интенсивность фотосинтеза. Для посева часто используют предложенную Саеки (Saeki, 1963, уравнение (3.29) с $r = 0$) процедуру, при которой пренебрегают всеми световыми потоками, отличающимися по направлению от доминирующего вертикального. Этот метод состоит в умножении плотности вертикального светового потока на $k/(1 - m)$, где m — коэффициент пропускания листа, что дает плотность светового потока, падающего на поверхность листа. Для изолированного растения он непригоден, хотя с помощью поправки погрешность расчетов можно было бы уменьшить до 20%, однако других методов не существует.

Описанная выше математическая обработка может быть проведена более или менее обычным способом (см., например, Charles-Edwards, Thorpe, 1976), хотя обычно приходится применять численные методы, что может увеличивать время машинных расчетов. Возможно, более важно то, что некоторые предположения (например, что растение занимает четко определенный объем и что в пределах этого объема листья распределены равномерно) нереальны для многих растений. С другой трудностью приходится встречать-

ся при расчетах плотностей потока рассеянного в растительном покрове света, падающего на листья, а они должны быть как-то преодолены для расчетов фотосинтеза. В заключение отметим, что недостатки метода видны даже при теоретическом анализе, поэтому использовать его нужно с соответствующей осторожностью.

Б. Описание строгой модели

Имеются различные способы решения этой задачи. Одни из них заключаются в использовании типа решения, которое применял Коуэн (Cowan, 1968), составляя систему интегрально-дифференциальных уравнений, описывающих световое поле во всех точках пространства. Другой, возможно, более простой метод заключается в расчете одной лишь радиации, падающей на поверхность растения (физиологически эффективная составляющая радиационного поля), а для этого используется метод последовательных приближений. Последний метод имеет дело с одним растением определенной формы (см. гл. 14), поэтому при его использовании можно избегать неопределенных предположений, таких, какие сформулированы в предыдущем разделе относительно равномерного распределения листьев в объеме пространства. Рассмотрим этот метод.

Пусть поверхность растения описывается уравнением

$$S(\bar{r}) = 0. \quad (3.5)$$

Это означает, что если вектор \bar{r} , который определяет положение точки в пространстве, удовлетворяет уравнению (3.5), то точка лежит на поверхности растения. Пусть, как и ранее, $B(\theta, \Phi)$ — яркость неба в направлении (θ, Φ) , $I_1(\bar{r})$ — плотность светового потока, падающего на поверхность растения в точке P , определяемой вектором \bar{r} , и поступающего непосредственно от неба, без отражения, пропускания или рассеяния. Тогда $I_1(\bar{r})$ выражается интегралом

$$I_1(\bar{r}) = \int_0^{2\pi} \int_0^{\pi/2} B(\theta, \Phi) \delta(i) \cos \alpha' \sin \theta d\theta d\Phi. \quad (3.6)$$

В подынтегральном выражении $\sin \theta d\theta d\Phi$ — элементы телесного угла, α' — угол между падающей радиацией и нормалью к поверхности растения в точке P , $\delta(i)$ — дельта-функция, свойства которой описаны далее (см. Словарь). Проведем линию от поверхности растения через точку P в направлении, обозначенном (θ, Φ) . Пусть эта линия пересекает поверхность растения (уравнение (3.5)) в $2i$ местах, где i — целое число. Если $i = 0$, то $\delta(i) = 1$, если $i > 0$, то $\delta(i) = 0$. Это определение неточное, однако оно показывает, как ведет себя функция; дельта-функция определяется только под знаком интеграла (см. Словарь). Это — просто способ включения в интеграл только направленного света. Для α' можно

написать вполне конкретное выражение: отношения направлений нормалей к поверхности растения равны

$$\frac{\partial S}{\partial x}, \quad \frac{\partial S}{\partial y}, \quad \frac{\partial S}{\partial z},$$

а направляющие косинусы направления света, идущего от элемента неба, определяемые углами (θ, Φ) :

$$\sin \theta \cos \Phi, \quad \sin \theta \sin \Phi, \quad \cos \theta;$$

поэтому α' выражается следующим образом:

$$\cos \alpha' = \frac{\sin \theta \cos \Phi \frac{\partial S}{\partial x} + \sin \theta \sin \Phi \frac{\partial S}{\partial y} + \cos \theta \frac{\partial S}{\partial z}}{\left\{ \left(\frac{\partial S}{\partial x} \right)^2 + \left(\frac{\partial S}{\partial y} \right)^2 + \left(\frac{\partial S}{\partial z} \right)^2 \right\}^{1/2}}.$$

$I_1(\bar{r})$ можно рассматривать как первое приближение к плотности светового потока в точке $P(\bar{r})$ на поверхности растения.

Во втором приближении принимается во внимание однократно рассеянный свет. Предположим (возможны в этом отношении и альтернативные предположения), что точка $Q(\bar{r}')$ на поверхности растения действует как изотропный источник света (в пределах 2π) с плотностью потока $fI_1(\bar{r}')$. Дополнительный вклад в плотность светового потока в точке $P(\bar{r})$ — $I_2(\bar{r})$ выражается таким образом:

$$I_2(\bar{r}) = \int_{\text{поверхность растения}} \frac{fI_1(\bar{r}') \delta(i) \cos \beta \cos \alpha' dS(\bar{r}')}{|\bar{r} - \bar{r}'|^2}. \quad (3.7)$$

$dS(\bar{r}')$ — элемент поверхности растения в положении \bar{r}' , α' — угол между нормалью к поверхности растения в точке \bar{r} и вектором $\bar{r} - \bar{r}'$, β — угол между нормалью к поверхности растения в точке \bar{r} и вектором $\bar{r} - \bar{r}'$, $\delta(i)$ — ранее упомянутая дельта-функция, в данном случае — линия, соединяющая $Q(\bar{r}')$ и $P(\bar{r})$ и пересекающая поверхность растения в $2i$ местах. Знаменатель в подынтегральном выражении является отражением обычного закона обратной зависимости интенсивности света от квадрата расстояния.

Этот расчет можно повторить с $I_2(\bar{r}')$ в подынтегральном выражении и с $I_3(\bar{r})$ в правой части уравнения (3.7), что даст третью составляющую в плотность светового потока, падающего на поверхность растения. Последующие члены уменьшаются по величине, и процесс можно продолжать до тех пор, пока не будет получена желаемая точность.

В принципе нет реальных трудностей в выполнении этих расчетов, однако затруднение вызывает определение поверхности растения (см. гл. 14); если это удастся сделать, то оставшаяся часть

задачи решается с помощью ЭВМ. Преимущество метода состоит в том, что он пригоден для описания отдельного растения, и различия между отдельными растениями не ограничивают его возможностей.

2. ПЕРЕХОД ОТ ХАРАКТЕРИСТИКИ РАСТЕНИЯ К ПОСЕВУ; ЗАТЕНЕНИЕ ВНУТРИ РАСТЕНИЯ И МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ; ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПОГЛОЩЕНИЯ СВЕТА ОРГАНАМИ, РАСТЕНИЯМИ И ПОСЕВАМИ

Плотность светового потока, падающего на данный элемент поверхности растения в посеве, обычно бывает меньше его оптимального значения; оптимум достигается в том случае, если не перехватывается какая-либо часть света, направляющегося к поверхности растения от расположенных над ним участков неба. Это ослабление света можно разделить на две части. Некоторое затенение обусловлено частями того же растения, на котором находится рассматриваемый элемент поверхности, остальное — частями других растений. Первое можно назвать затенением внутри растений, второе — затенением между растениями; очевидно, оба эффекта влияют на общее затенение, имеющее место в посевах. В этом разделе показано, как можно количественно учитывать обе составляющие затенения в посевах и оценивать их относительную роль.

Пусть I_0 — плотность светового потока (принимая его однородным), который падает на поле с площадью A_f . Если I_0 — максимальное значение светового потока, который может поглощаться, то

$$I_0 = A_f I_0. \quad (3.8)$$

Пусть далее I_c — фактический световой поток, поглощенный посевом в поле. Общая эффективность поглощения света посевом f_c равна:

$$f_c = \frac{I_c}{I_0}. \quad (3.9)$$

Пусть посев состоит из n_c растений, а поверхность листьев посева — $n_c A_p$, где A_p — средняя листовая поверхность одного растения. Средняя величина светового потока, поглощенного одним растением в посевах, равна I_c/n_c . Далее предположим, что расстояния между растениями сильно увеличились, например, за счет расширения поля, но ориентация и наклон каждого растения не изменились. В результате такого процесса затенение между растениями исчезнет. В случае очень свободного размещения растений $n_c I_p$ означает световой поток, поглощенный посевом, а I_p — световой поток, поглощенный средним растением в отсутствие затенения между растениями. Если f_p — эффективность поглощения света

растениями в посеве, то f_p имеет следующий вид:

$$f_p = \frac{I_c}{n_c I_p}. \quad (3.10)$$

Имеется явное противоречие между высокой общей эффективностью света f_c (уравнение (3.9)) и эффективным поглощением света одним растением, выражаемым большим значением f_p . Для того чтобы полнее выявить это противоречие, рассмотрим, как в данной ситуации применяется теория посевов Монси — Саэки.

Если A_p — листовая поверхность единичного (среднего) растения, индекс листовой поверхности посева L равен:

$$L = \frac{n_c A_p}{A_f}. \quad (3.11)$$

В соответствии со всеми предположениями, лежащими в основе теории Монси — Саэки (см. далее), плотность светового потока почвы I_g выражается следующим образом:

$$I_g = I_0 e^{-kL}, \quad (3.12)$$

где k — константа. Пренебрегая отражением от посева и от почвы, принимаем, что поглощенный посевом световой поток I_c равен:

$$I_c = A_f (I_0 - I_g) = A_f I_0 (1 - e^{-kL}). \quad (3.13)$$

Здесь L выражается уравнением (3.11), и хотя I_c будет возрастать с увеличением n_c , но не так быстро, как n_c , так что эффективность растения f_p в уравнении (3.10) будет уменьшаться с увеличением n_c . Из уравнений (3.13), (3.9) и (3.8) получим

$$f_c = 1 - e^{-kL}. \quad (3.14)$$

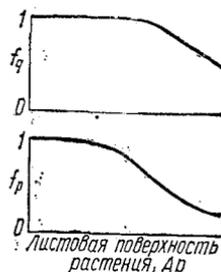
При повышении густоты посева (n_c) увеличивается общий поглощенный световой поток, но уменьшается световой поток, доступный каждому растению (Charles-Edwards, Thorpe, 1976). Однако с увеличением листовой поверхности на одно растение (A_p) при константной плотности посева (n_c) возрастает и общий поглощенный световой поток, и световой поток, поглощенный растением. Если общая эффективность f_c превышает 0,9, мало что можно выиграть этим путем.

Подобным образом можно рассмотреть и эффективность поглощения света растением. Пусть I_p — поток света, поглощенного растением в отсутствие затенения со стороны других растений. Теперь представим себе, что растение разделено на части, причем эти части настолько удалены друг от друга, что они не затеняют друг друга, однако находятся в таком же положении, как и на растении. Пусть L_q — световой поток, поглощенный всеми этими частями, когда они полностью разделены. Эффективность поглоще-

Рис. 3.3

Иллюстрация перехода от режима изолированного растения к режиму посева при возрастании листовой поверхности растения A_p :

f_q — эффективность поглощения света растением по отношению к его частям (уравнение (3.15)); f_p — эффективность поглощения света посевом по отношению к растениям (уравнение (3.10)). На этом примере видно, что с ростом посева A_p (площадь листовой поверхности единичного растения) возрастает, а поскольку f_q уменьшается медленнее, чем f_p , затенение между растениями играет более важную роль, чем затенение внутри растения. Более низкая плотность посева не должна влиять на f_q , но должна приводить к более медленному понижению f_p .



ния света всеми частями растения, когда они составляют целое растение, имеет вид

$$f_q = \frac{f_p}{I_q} \cdot \quad (3.15)$$

Однако имеется значительная свобода в выборе способа, с помощью которого растение можно разделить на части. Такое разделение лучше всего производить по отдельным органам растения. В этом случае площадь поверхности разделенных частей заметно не превышает площадь поверхности целого растения, но затенение все же будет происходить и внутри каждой части.

На рис. 3.3 показано, как с ростом растений в посеве изменяется затенение, обусловленное самозатенением в растении (f_p) и затенением соседними растениями (f_q). С ростом посева густота его (n_c) не изменяется, зато возрастает листовая площадь растения A_p . В конечном счете становится существенным затенение внутри растения и значение A_p , при котором начинает проявляться влияние затенения между растениями, будет зависеть от густоты посева. Ясно, что физические размеры растения и плотность листовой поверхности также являются факторами, влияющими на результат. Если, как показано на рис. 3.3, затенение между растениями происходит гораздо раньше, чем самозатенение, то лучше в первом приближении использовать теорию посева, согласно которой свет поглощается в течение всей жизни посева; это не приведет к заметным ошибкам, даже когда посев молодой и растения существенно не взаимодействуют. В противоположном случае (когда растения, равномерно размещенные в посеве, имеют плотную листву) использование теории посева может приводить к серьезным ошибкам, связанным с переоценкой плотности светового потока, падающего на листву, и к переоценке интенсивности фотосинтеза.

3. ПОСЕВЫ

Многие исследователи изучали поглощение света посевами. Например, посевы, в которых по предположению листва размещена равномерно, теоретически были изучены де Витом (de Wit,

1965), Андерсоном (Anderson, 1966), Шартье (Chartier, 1966), Кованом (Cowan, 1968), а также Идсо и де Витом (Idso, de Wit, 1970). Некоторые из исследователей, включая Эйкока, Торнли и Вильсона (Acock, Thornley, Warren Wilson, 1970), а также Нильсона (Nilson, 1971), пытались принимать во внимание неравномерность распределения листьев. По этим вопросам имеется обширная литература, и сделанные выше ссылки вовсе не претендуют на исчерпывающую полноту. С теоретической точки зрения, однако, эту проблему нельзя считать удовлетворительно решенной. Даже в хорошо развитой теории Идсо и де Вита игнорируются эффекты, обусловленные неравномерным распределением листьев, и не принимается во внимание варьирование в пространстве плотности светового потока. Более серьезным недостатком некоторых из этих теорий является трудоемкость экспериментального определения теоретических параметров. Действительно, в том случае, когда теорию желательнее использовать для оценки плотностей световых потоков в покрове с целью применения последних для дальнейших расчетов, то часто проще и точнее непосредственно измерить интересующие плотности световых потоков. Это не должно уменьшать значения теорий, которые позволили нам хорошо понять роль таких факторов, как геометрия стеблестоя, эффекты неравномерности, рассеянный и прямой свет в ослаблении поглощения света посевам. Для того чтобы показать это, потребовалась многолетняя работа, и нужна отдельная монография, чтобы ее отразить. В данной книге большое внимание уделено аспектам моделирования растения, и в этом смысле ослабление и поглощение света растением или посевам, по-видимому, удобнее оценивать, используя приближенные, но приемлемые эмпирические методы, либо просто используя измерения света, необходимые для последующих расчетов, связанных с моделированием.

А. Эмпирический метод

Монси и Саэки (Monsi, Saeki, 1953) показали, что закон Бера дает хорошее описание светового режима растительного покрова определенных культур, предложив очень удобное для эмпирического применения уравнение. На основе уравнения Монси—Саэки рассмотрим эмпирически плотности восходящего светового потока, варьирования света на данном горизонтальном уровне в растительном покрове и последствия неравномерного распределения листьев. Тем читателям, которых не интересует подробное описание взаимодействия структуры растительного покрова и света, чтобы избежать трудностей, сопряженных с обоснованием метода, мы советуем ограничиться чтением до уравнения (3.17), а затем переходить к гл. 3.3.Б (с. 92).

Пусть I_0 — плотность потока света, падающего на горизонтальную поверхность, L — суммарный индекс листовой поверхности, измеренный от верхней поверхности покрова до некоторого

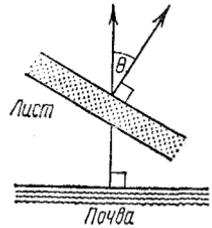


Рис. 3.4

Определение угла наклона листовой поверхности θ ; $0 \leq \theta \leq \pi$. Этот угол используется при расчете плотности светового потока, падающего от горизонтального потока на лист, расположенный под углом (уравнение (3.18)).

уровня в покрове. Примем, что плотность нисходящего потока через горизонтальную плоскость на уровне в покрове I^+ , обозначенном L , составляет

$$I^+ = I_0 e^{-kL}, \quad (3.16)$$

где k — константа, часто называемая коэффициентом экстинкции. Пренебрегая измерениями качества света с глубиной в растительном покрове, для расчетов фотосинтеза в модели учтем только фотосинтетически активную часть радиации. Далее примем, что плотность восходящего светового потока через горизонтальную плоскость I^- равна:

$$I^- = r I_0 e^{-kL}, \quad (3.17)$$

где r — константа, значения которой заключены между 0 и 1. Уравнение (3.17), по-видимому, экспериментально не исследовано, как уравнение (3.16), однако это соотношение представляется справедливым.

Величины I^+ и I^- относятся к средним плотностям светового потока через горизонтальные плоскости. Для расчета фотосинтеза нужно знать плотности световых потоков, падающих на листовые поверхности. Имеются два фактора, которые могут влиять на этот процесс: один из них — ориентация рассматриваемого листа, второй — равномерность расположения листьев по отношению к вариациям плотности светового потока, которые могут наблюдаться в растительном покрове на уровне L .

Рассмотрим первый фактор — ориентацию листа. Пусть угол между нормалью к поверхности листа (направленной от листа) и восходящей вертикалью равен θ (рис. 3.4). При этом горизонтальная внешняя поверхность имеет $\theta = 0$, а обращенная вниз — $\theta = \pi$. Примем, что плотность потока, падающего на поверхность под углом θ , равна:

$$I(\theta) = \frac{1}{2}(I^+ + I^-) + \frac{1}{2}(I^+ - I^-) \cos \theta. \quad (3.18)$$

На рис. 3.5 показано, как с изменением угла θ изменяется плотность светового потока. Если $\theta = 0$, $I(\theta)$ имеет значение I^+ , при $\theta = \pi$, $I(\theta)$ приобретает значение I^- .

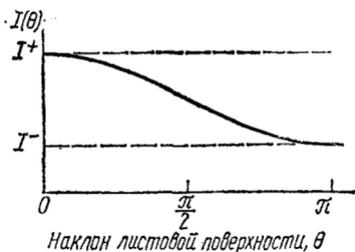


Рис. 3.5

$I(\theta)$ — плотность светового потока, падающего на листовую поверхность, наклоненную под углом θ (рис. 3.4). I^+ и I^- — плотности падающего и восходящего потоков света через горизонтальную поверхность (уравнения (3.16) и (3.17)).

Второй эффект, который может отражаться на плотности светового потока, падающего на листья, связан с неравномерным распределением листьев. Эйкок и соавторы (Ascock, Thornley, 1970) уже подчеркивали, что если листья размещены в горизонтальной плоскости, то средняя плотность падающего на них светового потока должна быть такой же, как и средняя плотность светового потока, падающего на плоскость. Это обусловлено тем, что средняя плотность светового потока на плоскости является результатом измерений по всей плоскости, а это эквивалентно (если речь идет о средней величине) случайному размещению светоприемников в различных точках плоскости. Если на данной плоскости имеются пятна света и тени, то это означает, что плотность светового потока является варьирующей величиной; в этом случае может оказаться, что листья не располагаются независимо от пятен света и тени, и тогда средняя плотность светового потока, падающего на листья, не совпадает со средней плотностью светового потока, падающего на плоскость. Это возможно только в том случае, когда плотность светового потока варьирует. Если же в данной плоскости плотность светового потока однородна (как, например, на поверхности растительного покрова), то не имеет значения, насколько неравномерно размещены листья; листья должны лишь одинаково взаимодействовать со светом.

Пусть v — коэффициент варьирования плотности светового потока относительно горизонтальной плоскости, что определяется следующим образом:

$$v = \frac{\text{стандартное отклонение плотности светового потока}}{\text{среднее значение плотности светового потока}}. \quad (3.19)$$

v является мерой варьирования плотности светового потока. Принимается, что на данном уровне в растительном покрове v не зависит от направления света, а зависит только от глубины.

Далее определим параметр λ , который описывает неоднородность плотности светового потока в растительном покрове. $I(\theta)$ — средняя плотность светового потока, падающего на плоскость под углом θ . Пусть $I_1(\theta)$ — средняя плотность светового потока, падающего на листья под углом θ , тогда λ определяется

следующим уравнением:

$$I_l(\theta) = I(\theta)(1 + \lambda v). \quad (3.20)$$

Это — эмпирическое уравнение, нуждающееся в обосновании. Его использование здесь связано с тем, что оно характеризует общий режим и позволяет легко рассчитывать некоторые важные величины. Если листья размещены равномерно, $\lambda = 0$; если $\lambda > 0$, покров относится к типу, называемому регулярным (листья имеют тенденцию не располагаться друг над другом, что обеспечивает улавливание ими большего количества света); если $\lambda < 0$, покров является сгруппированным (листья располагаются друг под другом и поэтому улавливают меньшее количество света). Если нет изменений в плотности светового потока и $v = 0$, то $I_l(\theta)$ и $I(\theta)$ одинаковы для любых расположений листа и значений λ .

Эйкок и соавторы (Ascock et al., 1970, рис. 2) представили данные, которые показывают, что варьирование света резко нарастает при вхождении в растительный покров сверху, а затем имеет тенденцию к затуханию. Поскольку обычно вариабельность света над растительным покровом равна нулю, изменения степени ее с глубиной вполне обоснованно можно описывать уравнением

$$v = \frac{v_m L}{b + L}, \quad (3.21)$$

где v_m и b — константы. График этого выражения показан на рис. 3.6.

Для применения предыдущего метода к конкретному растительному покрову нужно, согласно уравнениям (3.16) — (3.18), (3.20) и (3.21), определить значения параметров, характеризующих данный растительный покров. Для этой цели рекомендуется следующая программа.

1. На разных глубинах в покрове проводят измерения с помощью горизонтальных и наклонных датчиков, установленных равномерно по площади и в разных положениях.

2. После проведения случайных измерений можно прямо проверить уравнения (3.16) — (3.18).

3. Вычисление коэффициента вариации (уравнение (3.19)) дает возможность проверить уравнение (3.21) и, возможно, оценить параметры v_m и b .

4. Проверка уравнения (3.20) сопряжена с определенными трудностями, так как необходимы данные соответствующей точности, однако она позволяет определять λ .

5. После определения углового распределения листьев в растительном покрове уравнения модели могут быть применены для расчетов фотосинтеза, как это показано в гл. 3.4 (с. 94). Отметим, что для характеристики взаимодействия света и растительного покрова требуется 5 параметров — k , r , λ , v_m и b , а также функция углового распределения листьев.

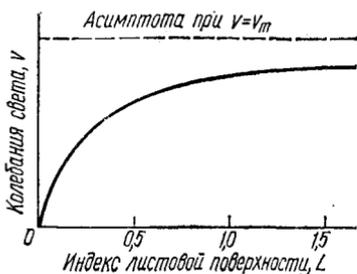


Рис. 3.6

Предлагаемый эмпирический вид зависимости variability света v от глубины растительного покрова:

L — кумулятивный индекс листовой поверхности, измеренный от поверхности растительного покрова (уравнение (3.21)).

Варьирование света может влиять на фотосинтез двумя путями. Прежде всего средняя плотность светового потока, падающего на листовую поверхность, может отличаться от плотности светового потока, падающего на плоскость с такой же ориентацией, как показано уравнением (3.20), при λ и v , не равными нулю. Второй эффект оказывается существенным даже тогда, когда листья расположены равномерно при $\lambda = 0$, и зависит от взаимодействия нелинейности световой кривой и варьирования света (гл. 3.4).

Б. Метод Саэки для определения плотности светового потока, падающего на поверхность листьев

Саэки (Saeki, 1963) предложил метод, который во многих отношениях в использовании проще, чем описанный в предыдущем разделе. Например, для использования уравнения (3.18) требуются определенные знания о наклонах листа и неравномерности, отраженной в дополнительном параметре λ (уравнение (3.20)). Оба эти эффекта сказываются на фактическом профиле света в растительном покрове; метод Саэки учитывает это обстоятельство, так что в случае, если световой профиль измерен, или предполагается, что он известен, дальнейшие измерения наклона листьев или неравномерности не являются необходимыми. Используя обозначения уравнения (3.16), напишем выражение

$$I^+ = I_0 f^+(L), \quad (3.22)$$

где $f^+(L)$ обозначает функцию индекса листовой поверхности L . Рассмотрим сначала нисходящий поток. Пусть изменение I^+ на элементе ΔL составляет ΔI^+ (для положительного значения ΔL ΔI^+ — отрицательно). Это уменьшение плотности светового потока связано с поглощением и рассеянием света листьями в элементе ΔL . Пусть I_i^+ — средняя плотность светового потока, падающего на верхние поверхности листьев в ΔL . I_i^+ можно разделить на три части, соответственно тому, рассеивается, поглощается или пропускается свет:

$$nI_i^+, \quad (1 - n - m)I_i^+, \quad mI_i^+, \quad (3.23)$$

где n и m — доли рассеянного и пропущенного света. Принимая, что рассеянный свет nI_l^+ направлен вверх, а пропущенный свет проходит ниже, имеем, что свет, потерянный из I^+ , составляет $\Delta L (1 - m) I_l^+$ (суммируя доли рассеянного и поглощенного света), так что

$$-\Delta I^+ = \Delta L (1 - m) I_l^+. \quad (3.24)$$

Для листьев, расположенных под углом, часть рассеянного света может распространяться вниз, а часть пропущенного света направляться вверх, так что эти оба эффекта в известной степени могут компенсировать друг друга. В результате, используя уравнение (3.22), получаем

$$I_l^+ = \frac{1}{1-m} \frac{dI^+}{dL} = \frac{I_0}{1-m} \frac{df^+}{dL}. \quad (3.25)$$

Если для плотности восходящего светового потока примем

$$I^- = rI_0 f^-(L), \quad (3.26)$$

где r — константа, а $f^-(L)$ — функция от L , для среднего значения светового потока, падающего на нижние поверхности листьев, можно аналогично получить уравнение

$$I_l^- = \frac{rI_0}{1-m} \frac{df^-}{dL}. \quad (3.27)$$

Объединяя эти уравнения, получим уравнение плотности световых потоков, падающих на обе поверхности листа,

$$I_l = -\frac{I_0}{1-m} \left(\frac{df^+}{dL} + r \frac{df^-}{dL} \right). \quad (3.28)$$

Если использовать уравнения (3.16) и (3.17), то можно получить

$$I_l = \frac{1+r}{1-m} kI_0 e^{-kL}. \quad (3.29)$$

Уравнение (3.29) недействительно при $k > 1$ в верхней части посева, поскольку в этом случае недействительно уравнение (3.16). Однако уравнение (3.28) все же сохраняет правомочность вблизи верхней части покрова. Плотность светового потока I_l , выражаемого уравнением (3.28) или (3.29), может варьировать намного больше, чем плотность светового потока в горизонтальной плоскости (уравнение (3.19)), поскольку имеется дополнительное варьирование, вызванное распределением ориентации листьев. Отсутствие информации о наклонах листьев может приводить к заметной ошибке, если наклон листьев сильно варьирует. Необходимая информация в этом случае может быть получена с помощью датчика, соответствующим образом располагаемого в растительном покрове для оценки вариабельности света. Это более важно, чем просто измерения варьирования интенсивности света на горизонтальной плоскости.

Существенное преимущество этого подхода состоит в том, что уравнение (3.28) может быть применено к растительному покрову, где и наклоны листьев, и неравномерность их распределения изменяются с глубиной покрова и при этом вовсе не обязательны изменения этих параметров.

4. ФОТОСИНТЕЗ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ ВАРИИРОВАНИЕ СВЕТА

В этом разделе описывается простой метод введения поправок в расчеты фотосинтеза при переменной освещенности. Пусть I — плотность светового потока, падающего на лист, и пусть интенсивность видимого фотосинтеза P является функцией

$$P = P(I). \quad (3.30)$$

Если I изменяется на ΔI и соответствующее (стационарное) изменение P равно ΔP , тогда уравнение второго порядка имеет вид

$$\Delta P = \frac{\partial P}{\partial I} \Delta I + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 P}{\partial I^2} (\Delta I)^2, \quad (3.31)$$

где производные взяты по I . Теперь рассмотрим влияние N флуктуаций, где N — большое число, и рассчитаем средний результат

$$\Delta P = \frac{1}{2} \frac{\partial^2 P}{\partial I^2} \frac{1}{N} \Sigma (\Delta I)^2. \quad (3.32)$$

Члены первого порядка сократились, поскольку около среднего значения $I \Sigma (\Delta I) = 0$. Это выражение, используя коэффициент вариаций (уравнение (3.19)), можно записать следующим образом:

$$\Delta P = \frac{1}{2} I^2 \frac{\partial^2 P}{\partial I^2} v^2. \quad (3.33)$$

Полученное выражение можно сравнить с уравнением (5.24), с помощью которого рассчитано влияние временных флуктуаций света на фотосинтез.

Легко продемонстрировать использование уравнения (3.33) на примере конкретной световой кривой фотосинтеза листа. Рассмотрим часто применяющуюся прямоугольную гиперболу (см. уравнение (4.2)), выражающую зависимость интенсивности фотосинтеза P от плотности светового потока I и концентрации CO_2 C , а именно:

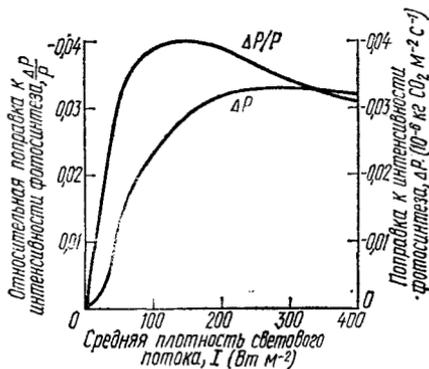
$$P = \frac{\alpha I \tau C}{\alpha I + \tau C}, \quad (3.34)$$

где α и τ — константы (последующие расчеты могут быть повторены для любой требуемой кривой реакции). Применяя данное уравнение к уравнению (3.33), можно показать, что

$$\Delta P = - \frac{(\alpha I \tau C)^2}{(\alpha I + \tau C)^3} v^2. \quad (3.35)$$

Рис. 3.7

Расчетные относительные и абсолютные поправки к интенсивности фотосинтеза P , обусловленные пространственной вариабельностью света. Получены с помощью уравнений (3.35) и (3.36) при коэффициенте варьирования ν 0,4, фотосинтетических параметрах α и τ соответственно $1, 0, 10^{-8}$ кг $\text{CO}_2 \text{ J}^{-1}$ и $0,002$ м с^{-1} ; концентрация CO_2 C равна $0,0007$ кг $\text{CO}_2 \text{ м}^{-3}$ (около 300 ppm).



Это выражение дает значение абсолютной поправки к интенсивности фотосинтеза. Относительная поправка рассчитывается следующим образом:

$$\frac{\Delta P}{P} = - \frac{\alpha I \tau C}{(\alpha I + \tau C)^2} \nu^2. \quad (3.36)$$

На рис. 3.7 изображен характер кривых, описываемых уравнениями (3.35) и (3.36). Для высоких и низких значений плотности светового потока абсолютная (ΔP) и относительная поправка ($\Delta P/P$) приближаются к нулю. ΔP достигает своего максимального значения при

$$\alpha I = 2\tau C, \quad \text{когда} \quad \Delta P_{\max} = - \frac{4\tau C}{27} \nu^2; \quad (3.37)$$

в то же время $\frac{\Delta P}{P}$ достигает максимума при

$$\alpha I = \tau C, \quad \text{когда} \quad \left(\frac{\Delta P}{P} \right)_{\max} = - \frac{1}{4} \nu^2. \quad (3.38)$$

Коэффициент вариации ν для приведенных на рис. 3.7 данных равен 0,4; это типичное его значение для посева томатов высотой около 1 м. Можно видеть, что в удивительно широком ряду плотностей световых потоков поправки, которые необходимо вводить в значения интенсивности фотосинтеза, составляют всего лишь 3—4%. Наконец, можно отметить, что вариабельность и коэффициент вариации плотности светового потока, падающего на листья, вовсе не обязательно такие же, как для плотности светового потока, падающего на горизонтальную плоскость, и коэффициент вариации может принимать различные значения, зависящие от наклона листа. В настоящее время, может быть, вряд ли имеет смысл проводить дальнейшие уточнения, и, по-видимому, является приемлемым допущение, что вариабельность восходящих и нисходящих световых потоков одинакова.

Известно много разных моделей фотосинтеза от простых эмпирических до описывающих детали механизма и от одного простого уравнения до сложных систем уравнений, где возможны лишь численные решения. Среди этого пестрого разнообразия моделей важно, чтобы разработчик более общей модели ясно наметил путь построения и выбрал модель или тип модели, наиболее соответствующий своей цели. Цель этой главы — обобщить вопросы, которые могут помочь в этом отношении. Многие найдут мою интерпретацию неадекватной: фотохимик или физик не найдет упоминания об экситонах или электронном транспорте, биохимик не найдет обсуждения роли рибулозодифосфаткарбоксилазы или фосфоэнолпируваткарбоксилазы, а физиолог вряд ли обнаружит достаточно много ссылок на мезофильное, устьичное и воздушное сопротивление. По каждой из этих тем имеются целые книги и было бы нетрудно заполнить несколько учебников описанием уже опубликованных моделей фотосинтеза. Чтобы избежать невыполнимой попытки осветить эту область в одной главе, я просто обошел ее, ограничившись анализом эмпирических или, лучше сказать, полуэмпирических моделей фотосинтеза, которые, по всей вероятности, наиболее интересны для физиологов, занимающихся целым растением и посевом. Мимоходом я рискну высказать личное мнение, что нельзя ожидать значительного прогресса в моделировании фотосинтеза листа, пока понимание внутренней структуры листа и его процессов будет оставаться на таком же уровне, какое в настоящее время существует в отношении взаимо-

* Для обозначения фотосинтеза в книге используются три термина, которые переведены на русский язык с учетом наиболее общепринятой терминологии: интенсивность нетто ассимиляции («Net assimilation rate») выражает суточный прирост сухого вещества на единицу площади листовой поверхности (этот показатель у нас известен как «чистая продуктивность фотосинтеза»); интенсивности видимого («net photosynthesis rate») и истинного («gross photosynthesis rate») фотосинтеза (прим. пер. и ред.).

связей структуры растительного покрова, света и CO_2 внутри растительного покрова.

Фотосинтез можно рассматривать на трех уровнях: хлоропласта, целого листа и растения или посева. Если бы имелось достаточно удовлетворительное количественное описание фотосинтетической реакции единичного хлоропласта на световой поток, концентрацию или плотность CO_2 и на все другие внешние факторы, которые нуждаются в уточнении, тогда суммирование вклада всех хлоропластов в листе давало бы описание реакции листа в целом. Для этого требуется точное, но желательнее простое уравнение или эмпирическая модель реакции хлоропласта. Далее можно построить механистическую модель фотосинтеза целого листа, и эта модель позволит понять механизмы, ответственные за реакцию листа, включая реакции хлоропластов, описываемые эмпирически. Однако механистическая модель растения или посева, построенная на такой основе, была бы слишком сложной для анализа; в этом случае целесообразно опять начинать с точной, но простой и скорее всего эмпирической модели целого листа.

Следовало бы отметить, что ни одна из механистических моделей фотосинтеза листа (Setlik, 1970; Acock, Thornley, Warren Wilson, 1971) не может быть принята с полной серьезностью, поскольку они обычно основываются на допущении гомогенности локальных условий и индивидуальных характеристик хлоропласта по всему листу. Разрабатывая механистические модели посева либо листа, приходится основываться на гетерогенности условий. Поэтому мы начнем с ряда уравнений, которые можно использовать для описания фотосинтетической реакции на увеличение плотности светового потока. Далее покажем, как поверхности, описывающие фотосинтетическую реакцию на свет и CO_2 , можно получить из уравнений световой кривой. Далее рассмотрим влияние гетерогенности плотности светового потока или уровней концентрации CO_2 на некоторые из кривых реакции. Механистическая модель зависимости интенсивности фотосинтеза от плотности светового потока и концентрации CO_2 рассматривается детально для иллюстрации общего подхода с привлечением для этой цели модели Рабиновича, ставшей классической, с включением в нее констант дыхания. В пункте 5 обсуждена более современная полуэмпирическая модель, в которой сделана попытка принять во внимание световое дыхание и влияние кислорода. Наконец, приведены уравнения реакции посева, полученные интегрированием ряда уравнений, описывающих реакцию листа.

1. ОБЗОР НЕКОТОРЫХ СВЕТОВЫХ КРИВЫХ

В этом разделе рассмотрены шесть уравнений, которые иногда используются для описания интенсивности фотосинтеза как функции плотности светового потока. Эти кривые имеют некоторые общие характеристики: все они проходят через начало координат,

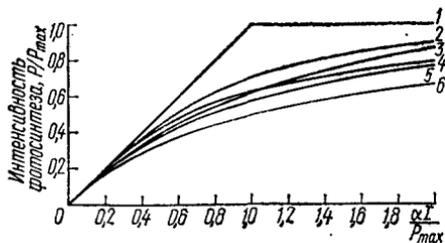


Рис. 4.1

Шесть световых кривых:

P — интенсивность фотосинтеза, I — плотность светового потока, α — начальный наклон P ; I -кривой и P_{\max} — значение асимптоты P при $I \rightarrow \infty$. Цифры у кривых соответствуют уравнениям табл. 4.1; уравнение 5 изображено для $\theta = 1/2$. Масштабы осей выбраны таким образом, чтобы все кривые имели один и тот же начальный наклон и одинаковую асимптоту.

не имеют точки перегиба и при высоких плотностях светового потока приближаются к асимптоте. Пока пренебрегаем дыханием, далее будут описаны некоторые способы его включения в модель.

Упомянутые шесть уравнений перечислены в табл. 4.1. Соответствующие им кривые изображены на рис. 4.1. Кривые представлены таким образом, что все они имеют одинаковые наклон и асимптоту, благодаря чему легко обнаруживаются различия между ними. Один из крайних случаев (кривые 1) представлен типом реакции Блекмана с ограничивающим фактором, согласно которому происходит резкое изменение между двумя линейными участками, другой — кривой 6, которая соответствует прямоугольной гиперболе и описывает более постепенную реакцию. Прочие кривые лежат между ними. Кривая 2, как было выяснено (Vollenweider, 1970), хорошо описывает фотосинтез в фитопланктонных сообществах. Пит (Peat, 1970) обнаружил, что кривая, сходная с кривой 3, дает лучшее описание фотосинтетической реакции листьев томатов, чем обычно чаще используемая прямоугольная гипербола

Таблица 4.1. СВОДКА СВЕТОЗАВИСИМЫХ КРИВЫХ ФОТОСИНТЕЗА

1. $P = \alpha I$, $P = P_{\max}$. Ограниченная реакция Блекмана. Уравнение 5 с $\theta = 1$

$$2. P = \frac{\alpha I P_{\max}}{(P_{\max}^2 + \alpha^2 I^2)^{1/2}}.$$

$$3. P = P_{\max} [1 - e^{-(\alpha I / P_{\max})}].$$

$$4. P = \alpha I [1 - e^{-(P_{\max} / \alpha I)}].$$

5. $0 = P^2 \theta - P (\alpha I + P_{\max}) + \alpha I P_{\max}$. Непрямоугольная гипербола.

$$6. P = \frac{\alpha I P_{\max}}{\alpha I + P_{\max}}. \text{ Прямоугольная гипербола. Уравнение 5 с } \theta = 0,$$

Примечание. P — интенсивность фотосинтеза; I — плотность светового потока α — начальный наклон P ; I -кривой; P_{\max} — значение асимптоты P при $I \rightarrow \infty$ и θ — безразмерная константа.

(кривая б). Кривая 4 объединяет более крутую раннюю реакцию с более постепенным приближением к асимптоте — черты, которые могут придать этому уравнению реакции эмпирическое значение. Кривая 5 — непрямоугольная гиперболоа. Следует отметить, что из всех шести уравнений только это одно имеет третий параметр θ , благодаря чему с его помощью можно получать семейство кривых, обладающих одним и тем же начальным наклоном и конечной асимптотой. Кривые 1, 5 и 6 на рис. 4.1 можно получить из уравнения 5 в табл. 4.1 выбором разных значений θ . Это уравнение имеет еще одно дополнительное преимущество: как показано Рабиновичем, оно может быть выведено из механистической модели фотосинтетического процесса; это уравнение проанализировано в гл. 4.4 (с. 105).

2. РЕАКЦИЯ ФОТОСИНТЕЗА НА СВЕТ И CO_2

Приведенные в табл. 4.1 уравнения можно дополнить таким образом, чтобы они учитывали различия в концентрации CO_2 ; сделать это можно довольно просто, допустив, что положение асимптоты P_{\max} зависит от плотности $\text{CO}_2 = C$. Например, принимая, что

$$P_{\max} = \tau C, \quad (4.1)$$

где τ — константа, из уравнения 6 получаем

$$P = \frac{\alpha I \tau C}{\alpha I + \tau C}. \quad (4.2)$$

Это уравнение, которое часто применяют для связывания интенсивности фотосинтеза со светом и CO_2 , описывает прямоугольную гиперболу по отношению к I и C . Подставляя уравнение (4.1) в

Таблица 4.2. ХАРАКТЕРИСТИКИ РЕАКЦИЙ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА НА ПЛОТНОСТЬ СВЕТОВОГО ПОТОКА I И КОНЦЕНТРАЦИЮ CO_2 — C

Уравнение	Число параметров	$P (I = \infty)$	$P (C = \infty)$	$\frac{\partial P}{\partial I} (I = 0)$	$\frac{\partial P}{\partial C} (C = 0)$
(4.2)	2	τC	αI	α	τ
(4.3)	3	τC	αI	α	τ
(4.5)	3	$\frac{P_0 \eta C}{P_0 + \eta C}$	$\frac{P_0 \alpha I}{P_0 + \alpha I}$	α	η
(4.6)	4	$\frac{P_0 \eta C}{P_0 + \eta C}$	$\frac{P_0 \alpha I}{P_0 + \alpha I}$	α	η
(4.7)	4	$\frac{\alpha \tau C}{\alpha + \zeta C}$	$\frac{\alpha I \tau}{\tau + \zeta I}$	$\frac{\alpha \tau C}{\tau C + \gamma}$	$\frac{\alpha I \tau}{\alpha I + \gamma}$

уравнение 5 табл. 4.1, получаем

$$0 = P^2\theta - P(\alpha I + \tau C) + \alpha I \tau C. \quad (4.3)$$

Уравнение (4.3) (непрямоугольная гипербола по отношению к I или к C) дает более гибкую поверхность реакции, чем уравнение (4.2), хотя оно все еще имеет ряд сильных ограничений. Например, начальный наклон светозависимой кривой связан с асимптотой кривой зависимости от CO_2 и точно так же начальный наклон кривой зависимости от CO_2 связан с асимптотой светозависимой кривой (табл. 4.2). Уравнение (4.1) можно подставлять в любое из уравнений табл. 4.1 и получать поверхность реакции, хотя все получаемые при этом уравнения имеют асимптоту, которая с возрастанием I и C увеличивается без ограничения, что является явно нефизиологическим результатом.

Альтернативная процедура, которая приводит к абсолютному максимуму интенсивности фотосинтеза, основана на том, что вместо уравнения (4.1) используется выражение

$$P_{\max} = \frac{P_0 \eta C}{P_0 + \eta C}, \quad (4.4)$$

где η — константа, а P_0 — максимальное значение интенсивности фотосинтеза, достигающееся при насыщающих значениях света и CO_2 . Подставляя уравнение (4.4) в уравнение 6 табл. 4.1, получаем

$$P = \frac{P_0 \alpha I \eta C}{P_0 \alpha I + P_0 \eta C + \alpha I \eta C}. \quad (4.5)$$

В этом уравнении ослаблены связи между начальными наклонами и асимптотами кривых, которые проявлялись в уравнениях (4.2) и (4.3) табл. 4.2.

Это обуславливает лучшее совпадение экспериментальных и предсказанных данных (см. Acock et al., 1971, с. 61). Наконец, если уравнение (4.4) подставить в уравнение 5 табл. 4.1, уравнение поверхности реакции принимает вид

$$0 = P^2\theta - P \left(\alpha I + \frac{P_0 \eta C}{P_0 + \eta C} \right) + \alpha I \frac{P_0 \eta C}{P_0 + \eta C}. \quad (4.6)$$

Это уравнение сходно с уравнением (4.5), отличаясь тем преимуществом, что дополнительный параметр θ позволяет регулировать среднюю область поверхности, не изменяя ни начальных наклонов, ни асимптот (табл. 4.2).

Отметим, что в уравнениях (4.2), (4.3), (4.5) и (4.6) начальный наклон кривой световой реакции $P : I$ равен α и что он не зависит от концентрации CO_2 . Однако получено много доказательств и для отдельных листьев, и для посевов, что начальный наклон $P : I$ кривой возрастает с повышением концентрации CO_2 . В гл. 4.5 (с. 107) описана модель, включающая световое дыхание и влияние кислорода, хотя подобный результат может быть получен путем

эмпирической модификации уравнения (4.2)

$$P = \frac{\alpha I \tau C}{\alpha I + \tau C + \gamma + \zeta IC}, \quad (4.7)$$

где γ и ζ — дополнительные константы. Это четырехпараметрическое уравнение позволяет варьировать начальные наклоны кривых $P : I$ и $P : C$ с изменениями C и I соответственно (см. табл. 4.2).

3. ВЛИЯНИЕ ГЕТЕРОГЕННОСТИ ПЛОТНОСТИ СВЕТОВОГО ПОТОКА И КОНЦЕНТРАЦИИ CO_2 НА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКУЮ РЕАКЦИЮ

Предположим, что плотность светового потока I варьирует по координате z по закону Ламберта — Бэра, так что

$$I = I_0 e^{-kz}, \quad (4.8)$$

где k — коэффициент экстинкции, а I_0 — значение плотности светового потока при $z = 0$. Координату z можно рассматривать как переменную величину, описывающую толщину листа или увеличение индекса листовой поверхности с углублением в растительный покров; в обоих случаях используются одни и те же формальные решения. Сейчас мы попытаемся оценить общую фотосинтетическую реакцию P' для некоторых уравнений, описанных в табл. 4.1, используя уравнение

$$P' = \int_0^h P dz, \quad (4.9)$$

где интегрирование производится от $z = 0$ до $z = h$, так что P может относиться к толщине листа или к индексу листовой поверхности растительного покрова h .

А. Интегрирование кривой реакции Блекмана

Уравнение реакции Блекмана (уравнение 1, табл. 4.1) имеет разрыв, в связи с чем те пределы, в которых можно рассчитывать интеграл, зависят от значений I_0 и $I_0 e^{-kh}$, при которых наблюдается непрерывность. При малых значениях I_0 , где проявляется линейная часть кривой реакции

$$P' = \int_0^h P dz = \int_0^h \alpha I dz = \int_0^h \alpha I_0 e^{-kz} dz,$$

а поэтому

$$P' = \alpha I \left(\frac{1 - e^{-kh}}{k} \right). \quad (4.10)$$

Начальный наклон в этом уравнении задается следующим образом:

$$\alpha' = \frac{\partial P'}{\partial I_0} (I_0 = 0) = \alpha \left(\frac{1 - e^{-kh}}{k} \right).$$

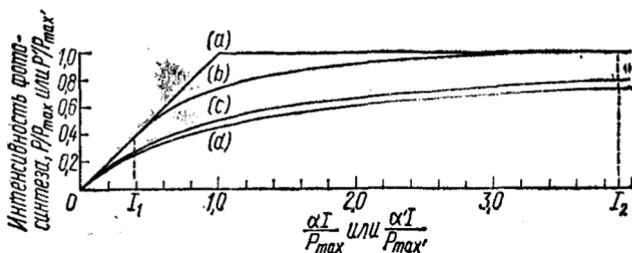


Рис. 4.2

Влияние распределения плотности светового потока на фотосинтетическую реакцию:

(a) — кривая реакции Блекмана (уравнение 1 табл. 4.1, кривая 1 рис. 4.1) и (b) — результаты интегрирования (a) по всем плотностям светового потока, ослабляемого в соответствии с законом Ламберта — Бира (уравнения (4.8), (4.10), (4.12) и (4.13) при $kh = 2, 3$). Сходные кривые (c) и (d) описывают реакцию типа прямоугольной гиперболы до (уравнение 6 табл. 4.1) и после (уравнение (4.15) при $kh = 2, 3$) интегрирования. P и P' , α и α' , P_{\max} и P'_{\max} соответственно означают интенсивности фотосинтеза, начальные наклоны и асимптоты до и после интегрирования. I_1 указывает на точку, где расходятся кривые (a) и (c), а I_2 — где они вновь сходятся.

При промежуточных значениях плотности светового потока I_0 часть системы находится при световом насыщении, а часть — в области линейной зависимости, так что

$$\alpha I_0 > P_{\max} > \alpha_0 e^{-kh}. \quad (4.11)$$

Расчет P' дает

$$P' = -\frac{P_{\max}}{k} \ln \left(\frac{\alpha I_0}{P_{\max}} \right) + \frac{1}{k} (P_{\max} - \alpha I_0 e^{-kh}). \quad (4.12)$$

Наконец, при высоких значениях I_0 общий фотосинтез P' достигает новой асимптоты, а именно:

$$P' = P'_{\max} = hP_{\max}. \quad (4.13)$$

На рис. 4.2 изображена кривая (b), описываемая уравнениями (4.10), (4.12) и (4.13), там же приведена реакция Блекмана (a). Обе кривые построены таким образом, что они имеют одни и те же начальные наклоны и асимптоты, и можно видеть, что основной результат интегрирования по плотностям светового потока сглаживается и перестает быть разрывным. На рис. 4.2 принято $kh = 2, 3$, что соответствует пропусканию листа или посева, равному 10%.

Б. Интегрирование кривой реакции типа прямоугольной гиперболы

Уравнение 6 в табл. 4.1 может быть проинтегрировано на основе допущения, что плотность светового потока изменяется в соответствии с законом Ламберта — Бира (уравнение (4.8)). Если P' —

общая интенсивность фотосинтеза, то

$$P' = \int_0^h P dz = \int_0^h \frac{\alpha I P_{\max}}{\alpha I + P_{\max}} dz = \int_0^h \frac{\alpha I_0 P_{\max} e^{-kz}}{\alpha I_0 e^{-kz} + P_{\max}} dz. \quad (4.14)$$

Отсюда

$$P' = \frac{P_{\max}}{k} \ln \left(\frac{P_{\max} + \alpha I_0}{P_{\max} + \alpha I_0 e^{-kh}} \right). \quad (4.15)$$

Начальный наклон α' в уравнении (4.15) составляет

$$\alpha' = \alpha \left(\frac{1 - e^{-kh}}{k} \right). \quad (4.16)$$

Если P'_{\max} — максимальное значение асимптоты P'_z , получаемое для $I_0 \rightarrow \infty$, то

$$P'_{\max} = h P_{\max}. \quad (4.17)$$

График уравнения (4.15) и исходная прямоугольная гипербола (уравнение 6 табл. 4.1) со значением $kh = 2, 3$ изображены на рис. 4.2 (соответственно кривые *c* и *d*), при этом масштабы оси выбраны таким образом, чтобы начальные наклоны и асимптоты для обеих кривых совпадали. Видно, что обе кривые имеют практически одинаковую форму.

В. Интегрирование кривой реакции типа непрямоугольной гиперболы

Уравнение 5 в табл. 4.1 можно решить относительно P . Принимая, что плотность светового потока I распределяется по закону Ламберта — Бира (уравнение (4.8)), интегрируя P , можно получить общую интенсивность фотосинтеза P' . Полученные интегралы, выраженные в стандартной форме, являются длинными и запутанными и, по-видимому, не представляют достаточного интереса для их рассмотрения. Результаты, полученные в предшествующем разделе, при интегрировании в широких пределах плотностей светового потока, показавшие очень небольшую разницу в форме кривой реакции, справедливы и в этом случае.

Г. Распределение концентрации CO_2

Если допустить, что максимальная интенсивность фотосинтеза P_{\max} зависит от концентрации CO_2 — C в соответствии с уравнением (4.1), то распределение C должно быть таким же, как P_{\max} . Здесь принимается, что P_{\max} равномерно распределено между

$$P_m - \Delta P \text{ и } P_m + \Delta P, \quad (4.18)$$

где P_m — среднее значение P_{\max} . Средняя интенсивность

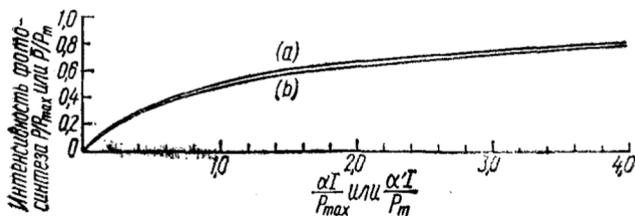


Рис. 4.3

Влияние распределения концентрации CO_2 на световую кривую фотосинтеза: Кривая (а) является кривой реакции типа прямоугольной гиперболы (уравнение 6 табл. 4.1), кривая отражает уравнение (4.20) с $\Delta P = 1/2 P_m$, P и \bar{P} , α и α' , P_{\max} и P_m соответственно обозначают интенсивности фотосинтеза, начальные наклоны и асимптоты до и после учета плотности распределения CO_2 .

фотосинтеза — \bar{P} распределенной системы составляет:

$$\bar{P} = \frac{1}{2\Delta P} \int_{P_m - \Delta P}^{P_m + \Delta P} P dP_{\max}. \quad (4.19)$$

Принимая, что P описывается кривой типа прямоугольной гиперболы (уравнение 6 табл. 4.1), имеем

$$\bar{P} = \frac{1}{2\Delta P} \int_{P_m - \Delta P}^{P_m + \Delta P} \frac{\alpha I P_{\max}}{\alpha I + P_{\max}} dP_{\max},$$

решение этого интеграла дает:

$$\bar{P} = \alpha I - \frac{\alpha^2 I^2}{2\Delta P} \ln \left(\frac{\alpha I + P_m + \Delta P}{\alpha I + P_m - \Delta P} \right). \quad (4.20)$$

Начальный наклон кривой зависимости фотосинтеза от света не изменяется и равен α , а значение асимптоты \bar{P} равно P_m . На рис. 4.3 изображен график уравнения (4.20) при $\Delta P = \frac{1}{2} P_m$, так что можно видеть практическое влияние распределения P_{\max} . Следует отметить, что вызванное им изменение кривой реакции едва заметно.

Д. Обсуждение влияния распределений плотностей светового потока и концентраций CO_2 на фотосинтез

На рис. 4.2 и 4.3 показано, как влияет распределение плотности светового потока и CO_2 на некоторые световые кривые фотосинтеза. В случае кривой реакции Блекмана (рис. 4.2, а) влияние указанных факторов заметно, однако в случае прямоугольной гиперболы влияние распределения света или CO_2 весьма незначительное, оно просто выражается в более медленном приближении к асимптоте. Поэтому кривые (с) и (d) на рис. 4.2 или кривые (а) и (b) на рис. 4.3 отличаются совсем незначительно. Таким образом,

с эмпирической точки зрения мало что можно выиграть от использования более сложных уравнений (4.15) или (4.20) по сравнению с более простыми уравнениями табл. 4.1. В заключение отметим, что вряд ли по данным фотосинтетической реакции на уровне посева или листа можно получить информацию о какой-либо гетерогенности плотности светового потока или концентрации CO_2 .

4. МОДЕЛЬ РАБИНОВИЧА С КОНСТАНТНЫМ ДЫХАНИЕМ

В этом разделе описывается механистическая модель фотосинтетической реакции листа на плотность светового потока и концентрацию CO_2 . Впервые эта модель была предложена Рабиновичем (Rabinowitch, 1951) и с тех пор она анализировалась многими авторами, в частности с большой скрупулезностью эту модель исследовал Шартье (Chartier, 1970). В настоящее время она, по-видимому, является наиболее сложной моделью, однако имеет относительно простое алгебраическое решение; для интерпретации экспериментальных данных модель обладает серьезным преимуществом, состоящим в том, что в решении отдельно параметризованы процессы диффузии и биохимической реакции. Предположения, лежащие в основе модели, следующие:

- 1) система гомогенна. Каждый фотосинтезирующий центр испытывает влияние одинаковых локальных значений плотности светового потока I и концентрации углекислоты C_i ;
- 2) интенсивность истинного фотосинтеза P_g фотосинтезирующих центров зависит от I и C_i в соответствии с выражением

$$P_g = \frac{\alpha I C_i / r_x}{\alpha I + C_i / r_x}, \quad (4.21)$$

где α и r_x — константы, известные соответственно как фотохимическая эффективность и сопротивление карбоксилированию;

- 3) дыхание происходит с постоянной скоростью R и CO_2 выделяется в фотосинтетических центрах. Шартье смягчил это предположение (Chartier, 1970). Поэтому интенсивность видимого фотосинтеза равна:

$$P_n = P_g - R; \quad (4.22)$$

- 4) движение CO_2 между фотосинтезирующими центрами и окружающей средой происходит диффузионным путем, так что

$$P_n = \frac{C - C_i}{r_d}, \quad (4.23)$$

где C — концентрация CO_2 в окружающей среде, а r_d — диффузионное сопротивление. Принято, что все фотосинтезирующие центры имеют одинаковое r_d ; можно непосредственно, хотя и путем

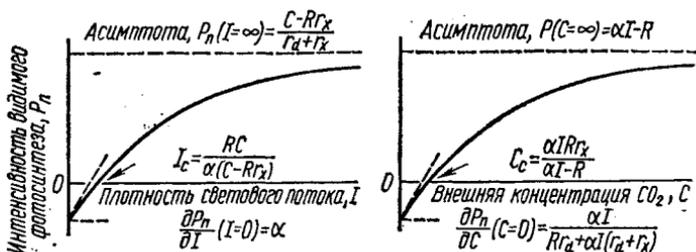


Рис. 4.4

Зависимость интенсивности видимого фотосинтеза P_n от плотности светового потока I и концентрации CO_2 C , рассчитанная с помощью диффузионно-биохимической модели Рабиновича при постоянной интенсивности дыхания (уравнение (4.24)):

I_c и C_c — световой и углекислотный компенсационные пункты, начальные наклоны кривых световой и углекислотных реакций $\frac{\partial P_n}{\partial I}(I=0)$ и $\frac{\partial P_n}{\partial C}(C=0)$.

скудных расчетов, решить эту модель, принимая, что имеет место линейное распределение диффузионных сопротивлений r_d .

Уравнение (4.21) является обычной формой уравнения Михаэлиса — Ментен; ему могут быть даны некоторые обоснования в соответствии с обычно принятой биохимической схемой фотосинтеза (Rabinowitch, 1951; Chartier, 1966).

При решении модели используем уравнение (4.22) для замены P_g в уравнении (4.21) и из полученного уравнения с помощью уравнения (4.23) исключаем C_i . После некоторых перестановок получаем

$$0 = P_n^2 r_d - P_n [\alpha I (r_x + r_d) + C - R r_d] + \alpha I C - R (\alpha I r_x + C). \quad (4.24)$$

Это уравнение описывает непрямоугольную гиперболу для обоих отношений — $P_n : I$ и $P_n : C$. Результирующие кривые изображены на рис. 4.4. Четыре параметра уравнения (4.24) — α , r_x , r_d и R обеспечивают поверхность реакции большой гибкостью. Световой компенсационный пункт I_c и углекислотный компенсационный пункт C_c зависят от концентрации CO_2 C и плотности светового потока I соответственно, согласно уравнениям, приведенным на рис. 4.4. Начальный наклон углекислотной кривой зависит от плотности светового потока, а начальный наклон световой кривой — постоянная величина, равная α .

При всех своих достоинствах модель Рабиновича, однако, не описывает ни влияния кислорода на интенсивность фотосинтеза, ни светоиндуцируемого дыхания; другой существенный недостаток модели в том, что она не описывает зависимость начального наклона световой кривой от концентрации CO_2 , которая была установлена у некоторых C_3 -растений, таких как томаты. Было бы полезным включить в модель Рабиновича и эти зависимости.

5. МОДЕЛЬ ФОТОСИНТЕЗА ЛИСТА, ВКЛЮЧАЮЩАЯ ФОТОДЫХАНИЕ И КИСЛОРОДНЫЙ ЭФФЕКТ

Недавно Чарльз-Эдвардс и Людвиг (Charles-Edwards, Ludwig, 1974) построили модель фотосинтеза листа, которая учитывает световое и темновое дыхание, а также влияние кислорода. Составленная ими схема объединяет диффузию углекислоты из атмосферы через межклеточные воздушные пространства к местам фотосинтеза в клетках мезофильной ткани с упрощенной системой биохимических реакций. Математическое выражение, полученное для этой модели, логично включает в себя 12 параметров в квадратичной форме, такой как в уравнении (4.24); оно описывает непрямоугольную гиперболу, выражая зависимость видимой скорости фотосинтеза от CO_2 и кислорода. Аналогичный характер имеет и световая кривая. Ряд предположений позволяет получить более простое уравнение, содержащее только три параметра. Это уравнение имеет определенные преимущества перед уравнениями (4.2) и (4.24): оно учитывает зависимость угла наклона световой кривой от концентрации CO_2 и, кроме того, в нем более ясно отражены фотодыхание и кислородный эффект (Ludwig, 1972). Трехпараметрическое уравнение вполне пригодно для полуэмпирического применения, и в этом разделе обсуждаются его свойства.

Видимую скорость фотосинтеза P_n можно записать в виде суммы трех компонентов

$$P_n = P_g - R_l - R_d, \quad (4.25)$$

где P_g — истинная скорость фотосинтеза, R_l — компонента дыхания, зависящая от плотности светового потока (фотодыхание), и R_d — компонента дыхания («темновое» дыхание), значение которой остается на одном и том же уровне как на свету, так и в темноте. Примем, что R_d — константа и что P_g выражается в традиционной форме

$$P_g = \frac{\alpha I \tau C}{\alpha I + \tau C}. \quad (4.26)$$

Важным элементом модели Чарльза-Эдвардса и Людвига является фотодыхание R_l . Здесь примем, что R_l описывается уравнением

$$R_l = \frac{\beta \alpha I}{\alpha I + \tau C}, \quad (4.27)$$

где β — константа.

Реакция фотодыхания на свет показана на рис. 4.5. Уравнение описывает прямоугольную гиперболу с горизонтальной асимптотой $R_l = \beta$, которая не зависит от концентрации CO_2 C . Начальный наклон кривой равен:

$$\frac{\partial R_l}{\partial I} (I = 0) = \frac{\beta \alpha}{\tau C}, \quad (4.28)$$

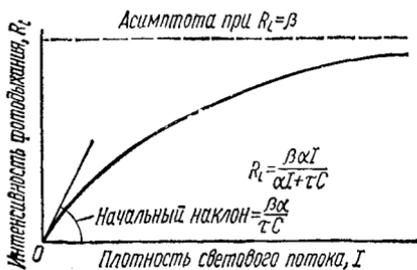


Рис. 4.5
Зависимость фотодыхания R_l от плотности светового потока I :

α , β и τ — константы, C — концентрация CO_2 (уравнение (4.27)). Отметим, что положение асимптоты не зависит от C , в то время как начальный наклон обратно пропорционален C , что приводит к подавлению фотодыхания при высоких концентрациях CO_2 .

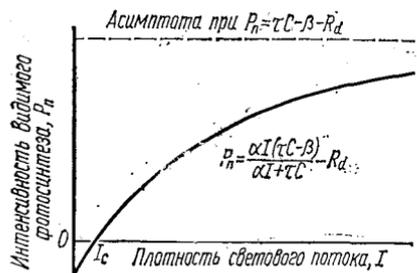


Рис. 4.6
Зависимость интенсивности фотосинтеза P_n от плотности светового потока I :

α , β и τ — константы; R_d — константный член темнового дыхания и C — концентрация CO_2 (уравнение (4.29)). I_c — световой компенсационный пункт, в котором $P_n = 0$ (уравнение (4.23)); начальный наклон (уравнение (4.31)) зависит от C , что связано с расположением асимптоты (уравнение (4.30)).

так что с увеличением концентрации углекислоты он уменьшается. В явном виде кислород в уравнении (4.27) не фигурирует; однако можно предположить, что β является функцией концентрации кислорода; логично принять эту зависимость как гиперболическую:

$$\beta = \frac{c_1 0}{1 + c_2 0},$$

где 0 — концентрация кислорода, а C_1 и C_2 — константы.

Подставив уравнения (4.26) и (4.27) в уравнение (4.25), получим выражение для видимого фотосинтеза P_n

$$P_n = \frac{\alpha I (\tau C - \beta)}{\alpha I + \tau C} - R_d. \quad (4.29)$$

Реакция P_n на свет изображена на рис. 4.6. Асимптоты по отношению к свету и CO_2 соответственно следующие:

$$P_n |_{I \rightarrow \infty} = \tau C - \beta - R_d \text{ и } P_n |_{C \rightarrow \infty} = \alpha I - R_d, \quad (4.30)$$

а начальные наклоны —

$$\frac{\partial P_n}{\partial I} \Big|_{I=0} = \alpha \left(1 - \frac{\beta}{\tau C}\right) \text{ и } \frac{\partial P_n}{\partial C} \Big|_{C=0} = \tau \left(1 + \frac{\beta}{\alpha I}\right). \quad (4.31)$$

Отметим, что начальный наклон кривой уравнения (4.31) становится бесконечно большим при $C \rightarrow 0$. Такое нефизиологическое поведение (которое не является результатом оригинальной детальной модели, а только лишь следствием сделанных упрощений) отражено в уравнении (4.29), где P_n не определено при одновременном

стремлении I и C к нулю; эти особенности модели делают ее мало удовлетворительной, и она не имеет существенной практической ценности.

Значения светового компенсационного пункта I_c и углекислотного компенсационного пункта C_c можно рассчитать, приравняв уравнение (4.29) к нулю:

$$\alpha I_c = \frac{R_d \tau C}{\tau C - \beta - R_d} \quad \text{и} \quad \tau C_c = \frac{\alpha I (\beta + R_d)}{\alpha I - R_d}. \quad (4.32)$$

Отметим, что I_c и C_c зависят соответственно от концентрации CO_2 и плотности светового потока за исключением случая, когда значения β и R_d пренебрежительно малы.

6. ФОТОСИНТЕЗ ПОСЕВА

В этом разделе выводится уравнение реакции посева на основе нескольких часто встречающихся уравнений реакции листа. Чтобы сделать это, в первую очередь следует сформулировать предположение, касающееся плотности падающего на листья светового потока и его изменений в покрове. В гл. 3.3 Б выведено уравнение (уравнение (3.29)), для чего был использован метод аппроксимации Саэки. Если I_0 — плотность светового потока, проходящего вниз через горизонтальную плоскость над покровом, k — коэффициент экстинкции, L — индекс листовой поверхности, измеренный от верхней части покрова, m — коэффициент пропускания листа, r — коэффициент, связывающий плотности восходящего и нисходящего световых потоков (уравнение (3.17)), то I_l — средний световой поток, падающий на единицу поверхности листа (с учетом обеих поверхностей), выражается следующим образом:

$$I_l = \frac{1+r}{1-m} k I_0 e^{-kL}. \quad (4.33)$$

Некоторые аспекты, обосновывающие гетерогенность плотности светового потока, отражены в гл. 4.3 (с. 101), чтобы избежать повторения, выкладки далее изложены очень сжато, цель их — дать уравнения, которые могут быть непосредственно применены для посева. В каждом случае принимается, что концентрация углекислоты C внутри растительного покрова одинакова и определяется светонасыщенным значением интенсивности истинного фотосинтеза P_{\max} (например, в соответствии с некоторыми уравнениями, такими как (4.1) или (4.4)).

Если P_n — интенсивность видимого фотосинтеза (на единицу площади листа), интенсивность фотосинтеза посева (на единицу поверхности почвы) получают из уравнения

$$P_c = \int_0^L P_n dL. \quad (4.34)$$

В каждом случае интенсивность видимого фотосинтеза посева P_c при нулевой плотности светового потока равна

$$P_c|_{I_0=0} = -R_d L,$$

где R_d — темновое дыхание на единицу листовой поверхности.

А. Реакция Блекмана с учетом темнового дыхания

Эта реакция выражается двумя уравнениями (см. уравнение 1 табл. 4.1 и кривая 1 рис. 4.1):

$$P_n = \alpha I_l - R_d \text{ и } P_n = P_{\max} - R_d. \quad (4.35)$$

Используя уравнения (4.33) и (4.34), получаем следующие выражения для фотосинтеза растительного покрова:

$$\begin{aligned} \text{а) } \quad & I_0 \leq (1-m) P_{\max} / \{k\alpha(1+r)\}, \\ & P_c = \frac{1+r}{1-m} \alpha I_0 (1 - e^{-kL}) - R_d L; \end{aligned} \quad (4.36)$$

$$\begin{aligned} \text{б) } \quad & (1-m) P_{\max} / \{k\alpha(1+r)\} \leq I_0 \leq (1-m) e^{kL} P_{\max} / \{k\alpha(1+r)\}, \\ P_c = & \frac{P_{\max}}{k} - \frac{1+r}{1-m} \alpha I_0 e^{-kL} + \frac{P_{\max}}{k} \ln \left\{ \frac{(1+r) k \alpha I_0}{(1-m) P_{\max}} \right\} - R_d L; \end{aligned} \quad (4.37)$$

$$\begin{aligned} \text{в) } \quad & I_0 > (1-m) e^{kL} P_{\max} / \{k\alpha(1+r)\}, \\ & P_c = P_{\max} L - R_d L. \end{aligned} \quad (4.38)$$

Начальный наклон равен:

$$\left. \frac{\partial P_c}{\partial I_0} \right|_{I_0=0} = \frac{\alpha(1+r)(1 - e^{-kL})}{(1-m)}, \quad (4.39)$$

асимптота

$$P_c|_{I_0 \rightarrow \infty} = P_{\max} L - R_d L. \quad (4.40)$$

Отметим, что начальный наклон световой кривой не зависит от P_{\max} и поэтому он не зависит и от концентрации CO_2 .

Б. Простая прямоугольная гипербола с учетом темнового дыхания

Уравнение

$$P_n = \frac{\alpha I_l P_{\max}}{\alpha I_l + P_{\max}} - R_d \quad (4.41)$$

описывает реакцию листа на световой поток плотностью I_l . Применение уравнений (4.33) и (4.34) дают для растительного покрова уравнение

$$P_c = \frac{P_{\max}}{k} \ln \left\{ \frac{(1-m) P_{\max} + (1+r) \alpha k I_0}{(1-m) P_{\max} + (1+r) \alpha k I_0 e^{-kL}} \right\} - R_d L. \quad (4.42)$$

Начальный наклон кривой составляет

$$\left. \frac{\partial P_c}{\partial I_0} \right|_{I_0=0} = \frac{\alpha(1+r)(1-e^{-kL})}{(1-m)}, \quad (4.43)$$

он не зависит от P_{\max} и концентрации CO_2 ; асимптота кривой равна:

$$P_c|_{I_0 \rightarrow \infty} = P_{\max}L - R_dL. \quad (4.44)$$

В. Прямоугольная гиперболa с компенсационными пунктами

Уоррен Вильсон (Warren Wilson, 1971) и Эйкок и соавт. (Askoek et al., 1971) для учета дыхания в реакции листа ввели компенсационные пункты для света и CO_2 — I_c и C_c :

$$P_n = \frac{\alpha(I_l - I_c)\tau(C - C_c)}{\alpha(I_l - I_c) + (C - C_c)}. \quad (4.45)$$

Применение уравнений (4.33) и (4.34) для растительного покрова дает

$$P_c = \frac{1}{Z_1} \left[\frac{\tau(C - C_c)}{k} \ln \left\{ \frac{(1-m)Z_1 + (1 \pm r)Z_2}{(1-m)Z_1 + (1+r)Z_2 e^{-kL}} \right\} - \alpha I_c L \right], \quad (4.46)$$

где

$$Z_1 = 1 - \frac{\alpha I_c}{\tau(C - C_c)} \quad \text{и} \quad Z_2 = \frac{\alpha I_0 k}{\tau(C - C_c)}. \quad (4.47)$$

Начальный наклон кривой равен:

$$\left. \frac{\partial P_c}{\partial I_0} \right|_{I_0=0} = \frac{\alpha(1+r)(1-e^{-kL})}{Z_1(1-m)} \quad (4.48)$$

и существенно не зависит от плотности CO_2 ; асимптота кривой равна:

$$P_c|_{I_0 \rightarrow \infty} = \frac{1}{Z_1} (\tau CL - \tau C_c L - \alpha I_c L). \quad (4.49)$$

Г. Уравнение реакции листа, включающее фотодыхание

Уравнение реакции листа, выведенное Чарльзом-Эдвардсом и Людвигом (Charles-Edwards, Ludwig, 1974) и рассмотренное в гл. 4.5, имеет вид (см. уравнение (4.29))

$$P_n = \frac{\alpha I_l (P_{\max} - \beta)}{\alpha I_l + P_{\max}} - R_d, \quad (4.50)$$

применяя уравнения (4.33) и (4.34), получаем выражение для интенсивности видимого фотосинтеза растительного покрова

$$P_c = \frac{(P_{\max} - \beta)}{k} \ln \left\{ \frac{(1-m)P_{\max} + (1+r)\alpha k I_0}{(1-m)P_{\max} + (1+r)\alpha k I_0 e^{-kL}} \right\} - R_d L. \quad (4.51)$$

Начальный наклон кривой составляет

$$\left. \frac{\partial P_c}{\partial I_0} \right|_{I_0=0} = \alpha (1+r) \left(1 - \frac{\beta}{P_{\max}} \right) \frac{(1 - e^{-hL})}{(1-m)}, \quad (4.52)$$

асимптота равна:

$$P_c |_{I_0 \rightarrow \infty} = P_{\max} L - \beta L - R_d L. \quad (4.53)$$

Если принять, что P_{\max} с увеличением концентрации CO_2 возрастает, то, согласно уравнению (4.52), начальный наклон кривой возрастает с увеличением концентрации CO_2 . Модель фотосинтеза листа Чарльза-Эдвардса и Людвига (Charles-Edwards, Ludwig, 1974) предполагает, что $P_{\max} = \tau C$ (сравните уравнения (4.50) и (4.29)), хотя можно предпочесть и другую альтернативу (например, уравнение (4.4)).

Д. Модифицированная прямоугольная гипербола, включающая темновое дыхание

В гл. 4.2 (с. 99) было отмечено, что эмпирическое изменение прямоугольной гиперболы (уравнение (4.2)), приводящее к уравнению (4.7), должно дать более адекватное описание реакции листа. Сейчас рассмотрим, как уравнение (4.7) применить для описания фотосинтеза посева. Примем, что кривая реакции листа на интенсивность потока света I_l и концентрацию углекислоты C имеет вид

$$P_n = \frac{\alpha I_l \tau C}{\alpha I_l + \tau C + \gamma + \zeta I_l C} - R_d. \quad (4.54)$$

Используя уравнения (4.33) и (4.34), получаем

$$P_c = \frac{\alpha \tau C}{k(\alpha + \zeta C)} \ln \left\{ \frac{(1-m)(\tau C + \gamma) + (1+r)(\alpha + \zeta C) k I_0}{(1-m)(\tau C + \gamma) + 1+r)(\alpha + \zeta C) k I_0 e^{-hL}} \right\} - R_d L. \quad (4.55)$$

Начальный наклон кривой равен:

$$\left. \frac{\partial P_c}{\partial I_0} \right|_{I_0=0} = \frac{\alpha (1+r) (1 - e^{-hL})}{(1-m) \left(1 + \frac{\gamma}{\tau C} \right)}. \quad (4.56)$$

При близких к нулю концентрациях CO_2 угол наклона приближается к нулю и возрастает с увеличением концентрации CO_2 , стремясь к пределу $\alpha (1-r) [1 - \exp(-hL)] / (1-m)$. Асимптота описывается выражением

$$P_c |_{I_0 \rightarrow \infty} = \frac{\alpha \tau C L}{(\alpha + \zeta C)} - R_d L. \quad (4.57)$$

В некоторых отношениях последние три уравнения более удовлетворительны, чем рассмотренные в гл. 4.6 Г.

Е. Уравнение Рабиновича

Модель Рабиновича с постоянным значением дыхания обсуждена в гл. 4.4 (с. 105). Она позволяет получить уравнение реакции листа для видимого фотосинтеза, которое при использованных ранее обозначениях имеет вид

$$0 = P_n^2 r_d - P_n [\alpha I_l (r_x + r_d) + C - R_d r_d] + \alpha I_l C - R_d (\alpha I_l r_x + C). \quad (4.58)$$

Это выражение может быть представлено в виде

$$0 = aP_n^2 - bP_n + c,$$

где a , b и c — константы. Это квадратное уравнение имеет решение

$$P_n = \frac{b - (b^2 - 4ac)^{1/2}}{2a} = P_n(I_l). \quad (4.59)$$

В уравнении (4.59) обозначение $P_n = P_n(I_l)$ отчетливо указывает на то, что P_n зависит от плотности светового потока, падающего на лист I_l , и что все остальные величины α , r_x , r_d , R_d и C из уравнения (4.58) рассматриваются как имеющие постоянные значения для всего растительного покрова.

Подставляя I_l из уравнения (4.33), получаем

$$P_n = P_n(L),$$

что выражает зависимость P_n от суммарного индекса листовой поверхности L . Это позволяет уравнение (4.34) написать в таком виде:

$$P_c = \int_0^L P_n(L) dL. \quad (4.60)$$

Эти уравнения, описывающие фотосинтез растительного покрова на основе модели листа Рабиновича, лучше всего решаются численными методами.

Фотосинтез при переменном освещении

Фотосинтез листа, растения или посева часто определяют по данным измерений плотности светового потока и по соответствующей световой кривой, а полученные при этом результаты сравнивают с данными измерений газообмена или анализа роста растений. Расчетные и экспериментальные данные не всегда согласуются, и иногда это отчасти связано с изменениями плотности потока падающей радиации во времени. Количество образующихся при поглощении света продуктов фотосинтеза может зависеть от характера поступления радиации, что и приводит к отмеченным выше расхождениям данных. Это может создать трудности при оценке влияния различных аспектов светового климата на растение, рост и урожай. Между тем такие оценки представляются очень важными с экономической и научной точек зрения, в связи с чем в этой главе мы рассмотрим влияние флуктуаций светового потока на фотосинтез. Приведенный материал частично заимствован из недавно опубликованной работы Торнли (Thornley, 1974).

1. ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ

По-видимому, имеется несколько временных характеристик рассматриваемой фотосинтетической системы, и флуктуации света, слишком быстрые в сравнении с ними, не влияют на фотосинтетическую реакцию. Поэтому, какой бы метод не использовался для регистрации плотностей светового потока и для расчетов фотосинтеза по данным этих измерений, быстрыми флуктуациями света следует пренебрегать. Наиболее надежная оценка фотосинтеза при данных условиях светового режима может быть получена при использовании самого листа как измерительного устройства. Из научных и практических соображений можно заменить лист более удобным светоприемником, а затем обрабатывать получаемые данные таким образом, чтобы воспроизводить общий характер реак-

ции. Способ, с помощью которого обрабатывают результаты, прямо или косвенно зависит от модели фотосинтетической реакции системы.

Наша цель состоит в том, чтобы рассмотреть вопросы, связанные с оценкой действия условий флуктуирующего света с помощью разных моделей фотосинтеза системы. Поскольку желательно применять по возможности несложные математические методы, соответствующие выкладки выполнены на основе наиболее простой модели фотосинтеза листа, которая позволяет получать в явном виде аналитические решения для определенных типов флуктуаций света.

Для описания стационарной фотосинтетической реакции на свет и CO_2 часто используют уравнение прямоугольной гиперболы (см. гл. 4)

$$P_s = \frac{\alpha I \beta C}{\alpha I + \beta C}, \quad (5.1)$$

где P_s — интенсивность стационарного фотосинтеза (здесь не делается различий между видимым и истинным фотосинтезом), I — плотность светового потока, C — концентрация CO_2 , α и β — константы. Это уравнение популярно, так как часто дает приемлемое описание реальных кривых и является удобным для применения, хотя и не основывается на учете процессов, играющих важную роль в фотосинтезе. Однако его можно вывести из простой биохимической модели фотосинтеза листа (описанного, например, Thornley, 1974); если не сделано приведение к стационарному состоянию, можно вывести уравнение, которое описывает зависимость интенсивности фотосинтеза от изменений плотности светового потока

$$\frac{dP}{dt} = \frac{1}{\tau} (P_s - P). \quad (5.2)$$

В этом уравнении P — интенсивность фотосинтеза в момент времени t , P_s выражается уравнением (5.1), в котором I принимает мгновенное значение в момент времени t , а τ можно рассматривать как временную константу системы. Используя простую модель, на которой основано уравнение (5.1), можно показать, что τ выражается следующим образом:

$$\tau = \frac{\gamma}{\alpha I + \beta C}, \quad (5.3)$$

где γ — константа. Уравнения (5.2) и (5.3) соблюдаются только для постоянной концентрации углекислоты C .

В уравнении (5.2) единственный временный параметр τ связан с интенсивностью фотосинтеза. Это обусловлено тем, что в простой биохимической модели, для которой получены уравнения (5.1) — (5.3), имеется лишь один связанный с фотосинтезом пул вещества. Более сложная модель Эйкока (Acock et al., 1974) имеет четыре

пула соединений, связанных с фотосинтезом (в частности, C_i , A , G и X в уравнениях (4.13) — (4.16)); соответственно должно быть четыре различных временных параметра, связанных с изменениями интенсивности фотосинтеза при истощении или заполнении пулов. При желании можно заменить простую модель моделью Эйкока (Acock et al., 1971), для чего вместо уравнения (5.1) используют уравнения (4.3) и (4.17) — (4.20), которые совместно определяют стационарный фотосинтез. Если уравнение (5.2) заменим уравнениями (4.13) — (4.16) и дифференцированным один раз по времени уравнением (4.3), то получим уравнения, характеризующие скорость изменения интенсивности фотосинтеза. Таким образом, проведенные выше преобразования, основанные на простой модели и приведенные к уравнениям (5.1) — (5.3), можно легко сочетать с более сложными моделями.

Отметим, что модель имеет три параметра: α , β и γ . Два параметра уравнения (5.1) дополнены еще одним параметром γ , который отражает временную зависимость процесса. Согласно уравнению (5.2), интенсивность фотосинтеза P приближается к стационарному состоянию P_s асимптотически. Однако временная константа τ приближения фотосинтеза к P_s зависит, согласно уравнению (5.3), от плотности светового потока I и концентрации углекислоты C , так что более быстрая реакция проявляется для более высоких значений I и C . В связи с этим быстрее достигается высокий, чем низкий, уровень интенсивности фотосинтеза листа.

2. РЕАКЦИЯ НА СТУПЕНЧАТОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ПЛОТНОСТИ СВЕТОВОГО ПОТОКА

Рассмотрим, как влияет изменение плотности светового потока от исходного постоянного значения I_1 до нового стационарного значения I_2 на интенсивность фотосинтеза. Предположим, что это изменение происходит очень быстро в момент времени $t = 0$, в связи с чем $I = I_1$ при $t < 0$, и $I = I_2$ при $t \geq 0$. Допустим также, что концентрация CO_2 постоянна и равна C , и что до ступенчатого изменения света фотосинтезирующая система находилась в стационарном состоянии P_1 , выражаемом следующим образом:

$$P_1 = \frac{\alpha I_1 \beta C}{\alpha I_1 + \beta C}. \quad (5.4)$$

После ступенчатого изменения светового потока устанавливается новое стационарное значение интенсивности фотосинтеза P_2

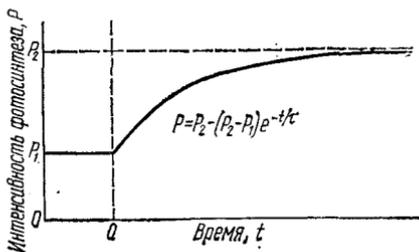
$$P_2 = \frac{\alpha I_2 \beta C}{\alpha I_2 + \beta C}, \quad (5.5)$$

при временной константе τ , выражаемой уравнением (5.3),

$$\tau = \frac{\gamma}{\alpha I_2 + \beta C}. \quad (5.6)$$

Рис. 5.1

Переходная реакция интенсивности фотосинтеза на ступенчатое изменение интенсивности светового потока в момент $t = 0$. Реакция рассчитана по уравнению (5.7), основанном на простой модели фотосинтеза листа.



Для $t \geq 0$ уравнение (5.2) можно записать в виде

$$\frac{dP}{P_2 - P} = \frac{dt}{\tau},$$

а это уравнение можно интегрировать, получая значение интенсивности фотосинтеза P в момент времени t , а именно:

$$P = P_2 - (P_2 - P_1)e^{-t/\tau}. \quad (5.7)$$

Описываемая уравнением (5.7) реакция изображена на рис. 5.1. Кривая носит знакомый уже характер с экспоненциальным приближением к асимптоте. Из уравнения (5.6) видно, что с возрастанием плотности светового потока увеличивается скорость реакции $\left(\frac{1}{\tau}\right)$, так что реакция на увеличение плотности светового потока (что означает увеличение стационарной интенсивности фотосинтеза) более быстрая, чем на понижение. Как будет видно из гл. 5.3, это не означает, что при наличии флуктуаций света фотосинтез может возрастать. Таким образом, простая модель не позволяет оценивать влияние переменной плотности светового потока на среднюю интенсивность фотосинтеза.

3. РЕАКЦИЯ НА ПЕРЕМЕННУЮ ПЛОТНОСТЬ СВЕТОВОГО ПОТОКА

Относительно просто поставить эксперимент по измерению интенсивности фотосинтеза при непрерывном переключении плотности светового потока от I_1 до I_2 и обратно. В связи с этим получены решения уравнения модели, учитывающие такой случай. Пусть плотность светового потока равна I_1 в момент времени t_1 , затем приобретает значение I_2 в момент времени t_2 , возвращается в момент времени t_1 к значению I_1 и т. д. Концентрация углекислоты C принимается постоянной. Схема этого процесса изображена на рис. 5.2. После начальной переходной фазы интенсивность фотосинтеза изменяется до нового стационарного состояния; этот процесс повторяется каждый период $(t_1 + t_2)$ и можно показать, что

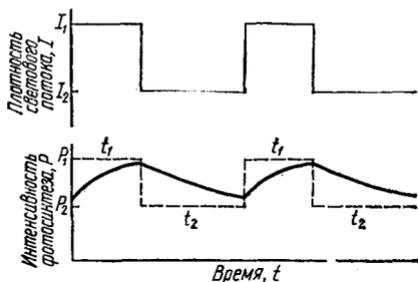


Рис. 5.2

Реакция интенсивности фотосинтеза на переменную плотность светового потока. Плотность светового потока имеет значение I_1 для момента t_1 , I_2 — для t_2 , I_3 — для t_3 и т. д.:

Прерывистой линией показана реакция, которая имела бы место в случае, если бы фотосинтетическая система характеризовалась очень быстрой реакцией (τ небольшое); сплошные линии обозначают действительную интенсивность процесса, которая постоянно приближается к прерывистой линии.

фотосинтез, происходящий в период $(t_1 + t_2)$, равен

$$(P_1 t_1 + P_2 t_2) (1 + \theta), \quad (5.8)$$

где θ — фактор усиления, который описывается следующим образом:

$$\theta = \frac{P_1 - P_2}{P_1 t_1 + P_2 t_2} (\tau_2 - \tau_1) \frac{2 \operatorname{sh} \left(\frac{1}{2} \frac{t_1}{\tau_1} \right) \operatorname{sh} \left(\frac{1}{2} \frac{t_2}{\tau_2} \right)}{\operatorname{sh} \left[\frac{1}{2} \left(\frac{t_1}{\tau_1} \right) + \frac{t_2}{\tau_2} \right]}. \quad (5.9)$$

P_1 и P_2 находят из уравнений (5.4) и (5.5), τ_1 и τ_2 — из следующих соотношений, полученных из уравнения (5.3):

$$\tau_1 = \frac{\gamma}{\alpha I_1 + \beta C} \quad \text{и} \quad \tau_2 = \frac{\gamma}{\alpha I_2 + \beta C}. \quad (5.10)$$

Следует отметить, что если $P_1 > P_2$, то $\tau_2 > \tau_1$ (и наоборот), в связи с чем фактор усиления θ всегда имеет положительное значение.

Вывод уравнения (5.9) очевиден и в общих чертах производится следующим образом. Пусть P_2^* и P_1^* — интенсивности стационарного фотосинтеза в моменты времени $t = 0$, $t_1 + t_2$, $2(t_1 + t_2)$, ..., и $t = t_1$, $t_1 + (t_1 + t_2)$, $t_1 + 2(t_1 + t_2)$, ..., соответственно. P_1 и P_2 представляют собой экстремальные значения, к которым стремится интенсивность фотосинтеза P , асимптотически приближаясь к P_1 и P_2 (см. рис. 5.2). Применяя к периодам времени t_1 и t_2 уравнение (5.7), получаем два уравнения

$$P_1^* = P_1 - (P_1 - P_2^*) e^{-t_1/\tau_1},$$

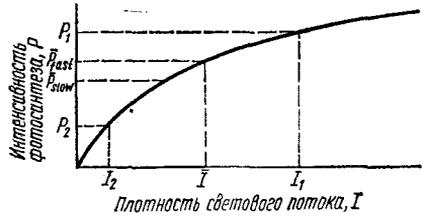
и

$$P_2^* = P_2 - (P_2 - P_1^*) e^{-t_2/\tau_2}.$$

Совместное решение этих уравнений дает значения P_1^* и P_2^* . Снова используем уравнение (5.7) при соответствующих подстановках и получаем выражения для интенсивности фотосинтеза в момент времени t : одно — для периода t_1 , другое — аналогичное — для периода t_2 . Интегрирование по t_1 и по t_2 , суммирование и преобразования дают уравнения (5.8) и (5.9).

Рис. 5.3

Влияние нелинейной реакции и флуктуации света на интенсивность фотосинтеза. Плотности светового потока через равные промежутки времени ступенчато переключали от I_1 к I_2 и обратно (см. рис. 5.2); средняя плотность светового потока $\bar{I} = 1/2 (I_1 + I_2)$:



P_1 и P_2 — стационарные интенсивности фотосинтеза, соответствующие I_1 и I_2 . $\bar{P}_{\text{медл}}$ — средняя интенсивность фотосинтеза при медленных флуктуациях света, равная $1/2 (P_1 + P_2)$, а $\bar{P}_{\text{быстр}}$ — средняя интенсивность фотосинтеза при быстрых флуктуациях света, соответствует средней плотности светового потока \bar{I} . Согласно данной модели $\bar{P}_{\text{быстр}}$ всегда больше, чем $\bar{P}_{\text{медл}}$.

Средняя интенсивность фотосинтеза \bar{P} (из уравнения (5.8)) составляет

$$\bar{P} = (1 + \theta) \frac{P_1 t_1 + P_2 t_2}{t_1 + t_2}. \quad (5.11)$$

Пределы уравнения (5.11) можно брать в виде очень медленных и очень быстрых флуктуаций световых потоков, помня, что $\text{sh}(x) \rightarrow x$ при $x \rightarrow 0$, и $\text{sh}(x) \rightarrow \frac{1}{2} e^x$, когда $x \rightarrow \infty$.

Для быстрых флуктуаций t_1 и $t_2 \rightarrow 0$, θ имеет свое максимальное значение, и можно показать, что

$$\bar{P}_{\text{быстр}} = \frac{P_1 t_1 / \tau_1 + P_2 t_2 / \tau_2}{t_1 / \tau_1 + t_2 / \tau_2}, \quad (5.12)$$

комбинируя это выражение с уравнениями (5.4), (5.5) и (5.10), получаем

$$\bar{P}_{\text{быстр}} = \frac{\alpha \bar{I} \beta C}{\alpha \bar{I} + \beta C}, \quad \text{где } \bar{I} = \frac{I_1 t_1 + I_2 t_2}{t_1 + t_2}. \quad (5.13)$$

Как видим, для флуктуаций, которые достаточно быстры в сравнении со временем реакции фотосинтезирующей системы τ , среднюю интенсивность фотосинтеза можно рассчитывать, просто используя среднюю плотность светового потока \bar{I} (уравнение (5.13)) в стационарной световой кривой (уравнение (5.1)).

Для медленных флуктуаций, когда t_1 и $t_2 \rightarrow \infty$, θ стремится к нулю, средняя интенсивность фотосинтеза выражается следующим образом (уравнение (5.11)):

$$\bar{P}_{\text{медл}} = \frac{P_1 t_1 + P_2 t_2}{t_1 + t_2}. \quad (5.14)$$

Этим уравнением описывается именно среднее из интенсивностей фотосинтеза за период $(t_1 + t_2)$.

Интересно сравнить результаты для очень медленных и очень быстрых флуктуаций света. Можно показать, что в случае, когда

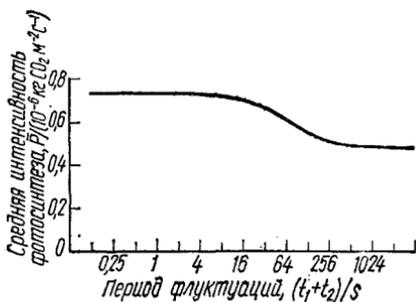


Рис. 5.4

Моделирование влияния периода $t_1 + t_2$ световых флуктуаций на среднюю интенсивность фотосинтеза \bar{P} . $t_1 = t_2$, так что световой и темновой периоды имеют равную продолжительность. Частота флуктуаций составляет

$\frac{1}{t_1 + t_2}$ Герц. $I_1 = 300$ и $I_2 = 0$ Дж м⁻² с⁻¹, $\alpha = 10^{-8}$ кг CO₂ Дж⁻¹, $\beta = 0,002$ м с⁻¹. $C = 0,0007$ кг CO₂ м⁻³ (около 300

ppm); $\tau_1 = 10$ и $\tau_2 = 32$ с. $P_1 = 0,95$; $P_2 = 0$; $\bar{P}_{\text{быстр}} = 0,72$; $\bar{P}_{\text{медл}} = 0,48 \times 10^{-6}$ кг CO₂ м⁻² с⁻¹. См. рис. 5.3.

значение βC настолько велико, что кривая световой реакции является линейной, или когда значение βC так мало, что система находится в состоянии светового насыщения, $\bar{P}_{\text{быстр}}$ и $\bar{P}_{\text{медл}}$ — одинаковы, и наличие флуктуаций света — медленных либо быстрых — не влияет на среднюю интенсивность фотосинтеза. В соответствии с простой моделью введение флуктуаций света (при выдерживании одной и той же средней плотности светового потока) всегда понижает среднюю интенсивность фотосинтеза; максимальная интенсивность фотосинтеза наблюдается при постоянной величине плотности светового потока. Наименьшее влияние оказывают флуктуации очень большой частоты. Эти рассуждения подкреплены рис. 5.3.

На рис. 5.4 показано, как на средней интенсивности фотосинтеза сказывается постепенное увеличение периода флуктуаций $t_1 + t_2$. Реакция изменяется, когда $t_1 + t_2$ примерно в два раза превышает постоянную времени: в рассматриваемом случае для $t_1 + t_2 \approx 64$ с. Переход от быстрой реакции к медленной является весьма постепенным: на рис. 5.4 он происходит, когда период возрастает примерно от 16 до 256 с, при этом интенсивность фотосинтеза уменьшается на 30%.

4. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФОТОСИНТЕЗА ПО ДАННЫМ ПЛОТНОСТИ СВЕТОВОГО ПОТОКА

Предположим, что на протяжении периода T секунд сделано $n - 1$ измерений плотности светового потока через равные промежутки времени

$$\Delta T = \frac{T}{n}, \quad (5.15)$$

при этом получен ряд значений:

$$I_{01} \ I_{11} \ I_{21} \ \dots \ I_{n-11} \ I_{n1}. \quad (5.16)$$

Примем, что

$$I_0 = I_{-1} = I_{-2} = \dots = 0 \text{ и } I_n = I_{n+1} = I_{n+2} = \dots = 0,$$

и что каждое измерение характеризует среднее значение плотности светового потока в предшествующий интервал времени ΔT ; такой результат с хорошим приближением можно получить при использовании установки с постоянной времени ΔT . Имеется несколько способов, с помощью которых эти данные можно использовать для определения фотосинтеза.

Один из них заключается в прямом использовании данных измерений, когда принимается, что интенсивность фотосинтеза повторяет все флуктуации интенсивности света. Если

$$P = P(I) \quad (5.17)$$

установившаяся световая кривая, то величина фотосинтеза A_1 , происходящего в течение времени T , должна составить

$$A_1 = \Delta T \left[\frac{1}{2} P(I_0) + P(I_1) + \dots + P(I_{n-1}) + \frac{1}{2} P(I_n) \right]. \quad (5.18)$$

По обсужденным ранее причинам этот метод может приводить к недооценке интенсивности фотосинтеза, если лист (или растение) не способен следовать за всеми флуктуациями света, регистрируемыми при измерении ($\tau > \Delta T$), либо приводить к его переоценке, если флуктуации света происходят быстрее по сравнению с ΔT и поэтому не проявляются в данных измерений, в то время как лист способен реагировать на них ($\tau < \Delta T$).

Предположим, что измерение света производится быстрее, чем длится время реакции листа, так что $\tau > \Delta T$, в таком случае недооценка фотосинтеза может почти полностью исключаться путем усреднения измерений светового потока за период времени $m\Delta T$, так что $\tau \approx m\Delta T$. Из исходных данных (5.16) можно получить ряд сглаженных чисел I'_j , для чего используется соотношение

$$I'_j = \frac{1}{m} (I_j + I_{j-1} + \dots + I_{j-m+1}). \quad (5.19)$$

Можно также использовать альтернативную технику сглаживания данных. Например, применив уравнение (5.19) к ряду значений (5.16), получим сглаженный ряд

$$I'_0, I'_1, \dots, I'_{n-1}, I'_n, \quad (5.20)$$

который можно использовать для получения другой оценки величины фотосинтеза A_2 , пользуясь уравнением

$$A_2 = \Delta T \left[\frac{1}{2} P(I'_0) + P(I'_1) + \dots + P(I'_{n-1}) + \frac{1}{2} P(I'_n) \right]. \quad (5.21)$$

Если измерения плотностей светового потока (5.16) производятся инерционными методами, то переоценка величины фотосинтеза при использовании уравнения (5.18) не может быть исправлена

сглаживанием данных, так как это скорее увеличивает переоценку. В таком случае, возможно, стоило бы применять какую-либо эмпирическую коррекцию данных.

Обсуждаемые выше оценки фотосинтеза являются стационарными и дают представления о переходных реакциях на флуктуации света. С помощью описанной ранее модели такие эффекты можно рассчитывать, используя два дифференциальных уравнения первого порядка (уравнение (5.2), (5.1) и (5.3)):

$$\frac{dP}{dt} = \left(\frac{\alpha I + \beta C}{\gamma} \right) \left(\frac{\alpha I \beta C}{\alpha I + \beta C} - P \right) \quad (5.22)$$

и

$$\frac{dA}{dt} = P, \quad (5.23)$$

которые описывают соответственно скорость изменения интенсивности фотосинтеза P и скорость изменения величины интегрального фотосинтеза A . Начальные условия здесь таковы:

$$t = 0, I = I_0 = 0, P = 0 \text{ и } A = 0.$$

Помня, что I изменяется во времени, можно проинтегрировать уравнения (5.22) и (5.23) и получить значения интенсивности фотосинтеза для отдельных моментов времени и величину интегрального фотосинтеза, который происходил до данного момента. В тех пределах, в которых правомерна модель, послужившая основой для выведения уравнения (5.22), описанный метод будет давать правильные результаты для интенсивности фотосинтеза и для интегрального фотосинтеза. Уравнение (5.22) учитывает и эффекты нелинейности световых кривых, и временную реакцию фотосинтетической системы листа или растения в переходные периоды. Однако интегрирование уравнений (5.22) и (5.23) производится численными методами, которые являются приближенными. При их использовании удобно применять интервал интегрирования, равный промежутку времени между измерениями плотности светового потока ΔT . Для этого нужно, чтобы ΔT был коротким в сравнении с константой времени τ , входящей в уравнение (5.22) (см. уравнения (5.2) и (5.3)).

Существует и другой способ коррекции данных при флуктуации света. Если допустить, что интенсивность фотосинтеза листа может следовать за флуктуациями света, то временные флуктуации фотосинтеза можно подвергать расчетам такого же типа, как и пространственные флуктуации (гл. 3.4, с. 94 и гл. 4.3, с. 101). Можно показать, что коррекция интенсивности фотосинтеза равна:

$$\Delta P = \frac{1}{2} \frac{\partial^2 P}{\partial I^2} (\text{стандартное отклонение } I)^2. \quad (5.24)$$

Вторую частную производную рассчитывают по стационарной световой кривой при $I = \bar{I}$ (уравнение (5.17)). Стандартное отклоне-

ние можно получить из серии измерений (см. уравнение (5.16)), однако при этом необходимо, чтобы постоянная времени регистрирующего прибора была бы близкой к постоянной времени листа. Предлагаемый метод не обладает каким-либо преимуществом в сравнении с ранее описанным способом, однако он показывает, что величина поправки зависит от изгиба световой кривой и что поправка относится к эффектам второго порядка. Сравнение уравнений (5.24) и (3.33) свидетельствует о том, что при рассмотрении «быстрой реакции» и пространственная и временная вариабельность могут рассчитываться аналогично.

В трех случаях фотосинтез не зависит от флуктуации света.

1. Если значение βC мало в сравнении со значением αI для ряда плотностей падающего светового потока, система функционирует при световом насыщении, и P имеет постоянное значение βC . Флуктуации света не влияют на это значение и поэтому ими можно пренебречь.

2. Если значение βC велико в сравнении с αI , система функционирует на линейном участке световой кривой, где интенсивность стационарного фотосинтеза $\frac{P^s}{P}$ равна αI . Средняя интенсивность фотосинтеза \bar{P} равна $\alpha \bar{I}$, где \bar{I} — средняя плотность светового потока, которая не зависит от наличия флуктуаций света.

3. Если для любого значения I отклонение ее от среднего значения мало, то для реакции первого порядка такие отклонения не сказываются на средней интенсивности фотосинтеза.

Первая из рассмотренных ситуаций (βC — малб) вполне ясна; следующие две — менее очевидны. Однако они могут быть достаточно строго доказаны, поскольку в этих случаях уравнение (5.22) становится линейным (см. следующий раздел, где дано определение линейности) и его можно решить для синусоидально модулированной плотности светового потока. Кроме того, интегрирование этого уравнения по времени показывает, что синусоидальный характер хода интенсивности фотосинтеза не сказывается на среднем значении его интенсивности.

5. КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПА ДНЯ

Имея ряд измеренных значений светового потока, можно применить методы временного анализа и спектральной теории (Kendall, Stuart, 1966) с целью построить коррелограмму и функцию спектральной плотности (или спектра мощности). Функция спектральной плотности выражает флуктуацию световой энергии с различной длиной волны. Выше это представление по ряду причин не учитывалось. Во-первых, вследствие световой кривой фотосинтеза листа или растения трудно рассчитывать характеристики фото-

синтеза; проще сделать это по результатам непосредственного измерения плотности светового потока. Во-вторых, по имеющимся экспериментальным данным трудно определить функцию спектральной плотности. Наконец, для исследователя, желающего узнать, какого характера был день, более полезную информацию дадут измерения плотности светового потока, чем расчетные числа, описывающие функцию спектральной плотности.

В предыдущем параграфе термин линейность использовался в связи с дифференциальным уравнением (Piaggio, 1952). Нелинейность означает, что реакция на плотность светового потока, модулированного синусоидально с данной частотой, не является просто модулированием интенсивности фотосинтеза с той же частотой, так как при этом происходит и возбуждение дополнительных частотных компонентов. Далее, если плотность светового потока модулируется по двум частотам, нельзя просто рассчитывать реакцию фотосинтетической системы по двум частотам, принимая, что они действуют независимо, как это было бы для линейной системы, так как происходят эффекты усиления. Нелинейность такого типа резко ограничивает возможность использования данных о спектральной плотности.

В заключение можно сказать, что в настоящее время немного можно получить от приложения спектрального анализа к измерениям плотности светового потока для расчетов фотосинтеза. Лучше всего фотосинтез рассчитывать непосредственно по данным измерений светового потока двумя способами. Первый из них является наиболее простым и в большинстве случаев имеет достаточную точность. Этот способ заключается в использовании световой кривой стационарного состояния; при этом важно, чтобы измерения света были выполнены с помощью прибора, имеющего постоянную времени, близкую к постоянной времени исследуемой фотосинтетической системы. Другой способ, отличающийся большей точностью, требует более быстрых измерений света. Он состоит в использовании уравнений (5.22) и (5.23) или аналогичных соотношений, основанных на альтернативных моделях.

Детальное описание светового режима в течение дня, по-видимому, лучше всего обеспечивают данные прямых измерений. Чем больше частота измерений и чем короче временная константа измерительного прибора, тем более ценна получаемая информация. Число измерений, которое нужно произвести, чтобы охарактеризовать световой режим, зависит от той ошибки, которая допустима при расчетах фотосинтеза.

6. ОБСУЖДЕНИЕ

Описание влияния флуктуаций плотности светового потока на фотосинтез было проведено частично на основе общих понятий и частично на основе простой модели фотосинтезирующего листа.

Использованная модель не является теоретической, однако она имеет аналитическое решение, и это позволило четко проанализировать задачу, что, по-видимому, сделать легче, чем дать полное общее описание. Тем не менее модель может иметь значение как первое приближение, поскольку она позволила получить разумную стационарную кривую фотосинтетической реакции. Проверка модели не является слишком трудной, так как дает вполне определенное предсказание для двух случаев: для единичного ступенчатого изменения плотности светового потока и для условий освещения, при которых свет прерывается вращающимся кругом с секторным вырезом.

Для оценки фотосинтеза предложено несколько методов использования измерений плотности светового потока. Не имеет смысла производить измерения плотности светового потока с интервалами времени, которые намного короче времени реакции фотосинтетической системы листа или растения. Обычно вполне достаточно, чтобы промежутком времени между измерениями был примерно таким же, как время фотосинтетической реакции. При более продолжительных интервалах между измерениями световой режим будет охарактеризован не с такой полнотой, которая требуется для оценки фотосинтеза, и чем продолжительнее интервал времени между измерениями, тем значительнее расхождение между истинным и расчетным значениями интенсивности фотосинтеза. Для различных типов дня было бы полезным достаточно часто измерять плотности потоков света, чтобы, используя уравнение (5.19) при разных значениях m (начиная от $m = 1$), сглаживать результаты и с помощью уравнения (5.21) рассчитывать интенсивности фотосинтеза; полученные значения следует сравнивать с результатами расчетов, выполненных с использованием уравнений (5.22) и (5.23). Такое сравнение должно показать допустимую частоту измерения потоков света (насколько может быть велико значение m) для данного типа дня при расчетах фотосинтеза с заданной точностью и вместе с тем оно даст рациональную основу для выбора требуемой частоты измерений света, что позволит сэкономить усилия, направленные на контроль светового режима.

Рост, энергия и дыхание

В процессе роста растения или части растения происходит одновременно и поглощение и выделение энергии и вещества. Например, может поглощаться лучистая энергия, CO_2 или углеводы, а выделяться — кислород, CO_2 или вновь образовавшиеся в растении вещества. Можно допустить, что процессы, протекающие в растении, подчиняются физическим законам, выражающим сохранение энергии и вещества (гл. 1.6, с. 24), и применение этих законов по отношению к росту растений позволяет вывести несколько общих соотношений. Сохранение вещества, или уравнение неразрывности, может быть составлено для любого химического соединения растения — углерода, кислорода, азота, калия и т. д. Однако поскольку достаточно доказательств того, что углерод играет основную роль в растении, излагаемые далее выкладки будут в основном базироваться на балансе углерода.

С энергетикой роста растений тесно связано дыхание. Часто применяется разделение дыхания на несколько компонентов. Например, конструктивное дыхание представляет собой ту часть дыхания, которая связана с синтезом нового вещества; дыхание поддержания является частью дыхания, которое связано с поддержанием *status quo* уже имеющегося материала. Эта терминология получила развитие главным образом в связи с исследованием дыхания животного организма, большую часть своего жизненного цикла существующего в зрелом состоянии и пребывающего преимущественно в стационарных условиях. Даже в этом случае неясно, что может означать выделение компонентов дыхания на биохимическом уровне. Тем не менее, используя идею о двух составляющих дыхания, Пирт (Pirt, 1965) экспериментально показал, что дыхание бактериальных культур можно разделить на два компонента. А сравнительно недавно получены данные на растениях (Hesketh, Baker, Duncan, 1970; McCree, 1970), которые указывают на то, что аналогичные представления могут быть применены и по отношению к растениям. Известно несколько попыток формального описания дыхания растений (Hesketh, Baker, Duncan, 1970; Thorn-

Iey, 1970, 1971; Thornley, Hesketh, 1972), и материалы, представленные в этой главе, большей частью будут отражать эти работы. Наш преимуществом эмпирический подход, быть может, в наибольшей мере соответствует уровням — орган — растение — посев и может сопоставляться с биологическим анализом проблемы (Penning de Vries, 1972). Макроскопические величины, такие, например, как показатели урожая или эффективности превращений, конечно, зависят от биохимических процессов, и можно ожидать, что изменения внешних условий, которые влияют на направление метаболизма растения, также действуют на эти величины.

Обсуждение в основном будет сосредоточено на взаимоотношениях между конструктивным дыханием, дыханием поддержания и скоростью роста. Однако в общих чертах описывается возможное существование компонента холостого дыхания и его место в общей картине дыхания. Такая интерпретация дыхания, возможно, более важна в физиологическом, нежели в биохимическом отношении. В схему включено также образование тепла. Кроме того, кратко обсуждается вопрос о том, как изменить предлагаемую схему, чтобы она описывала систему, содержащую больше одного компартамента растения (побег и корни, структура и запас).

1. ДЫХАНИЕ, РОСТ И ПОДДЕРЖАНИЕ В ГОМОГЕННОЙ СИСТЕМЕ

Примем, что растение (или часть растения) за интервал времени Δt получает количество субстрата Δs . Для стационарного роста принято считать, что количество субстрата Δs полностью используется за время Δt . Далее примем, что этот субстрат используется только на поддержание и рост. Таким образом, если Δs_m — количество субстрата, используемое на поддержание, то

$$\Delta s_g = \Delta s - \Delta s_m. \quad (6.1)$$

Здесь Δs_g — доля субстрата, используемая на рост. Весь субстрат Δs_m тратится на дыхание, в то время как субстрат Δs_g только частично расходуется на дыхание, остальная его часть превращается в растительный материал ΔW . Поэтому предполагаем, что Δs_g можно разделить на два компонента:

$$\Delta s_g = \Delta W + \Delta s_r, \quad (6.2)$$

где Δs_r — полностью тратится на дыхание и получаемая при этом энергия используется на превращение Δs в ΔW вещества растения без потери массы. Все эти величины измеряются в одних и тех же единицах; для удобства мы используем эквиваленты CO_2 . Читатель может заинтересоваться, как в этой схеме учитываются представления о структурном и запасном материале. Дело в том, что если соотношение структура : запас в растении является постоянной величиной, то предлагаемое формальное описание может быть

использовано. Часть субстрата Δs_g без какой-либо конверсии может включаться в ΔW ; предположение о стационарности означает, что соотношение структура : запас в приросте ΔW является таким же, как и во всем растении, имеющем массу W , и поэтому необходимо только описать общий процесс (см. гл. 6.5, с. 137, где это изложено).

Из уравнения (6.2) видно, что чем меньше значение дыхательного компонента Δs_r , тем эффективнее субстрат Δs_g превращается в вещество растения ΔW . Эту эффективность превращения можно выразить коэффициентом Y_G , который описывает выход процесса конструктивного роста и определяется выражением

$$Y_G = \frac{\Delta W}{\Delta W + \Delta s_r}. \quad (6.3)$$

Однако Δs_r является только одним компонентом дыхания, другой представляет собой дыхание поддержания Δs_m ; коэффициент превращения, относящийся к общему процессу, равен:

$$Y = \frac{\Delta W}{\Delta s}, \quad (6.4)$$

что вместе с уравнениями (6.1) и (6.2) дает такое выражение:

$$Y = \frac{\Delta W}{\Delta W + \Delta s_m + \Delta s_r}. \quad (6.5)$$

Рассматривая обратные значения обеих частей уравнения (6.5) и используя уравнение (6.3), заменяя $(\Delta W + \Delta s_r)/\Delta W$, получаем

$$\frac{1}{Y} = \frac{1}{Y_G} + \frac{\Delta s_m}{\Delta W}. \quad (6.6)$$

Это уравнение описывает очевидный результат: если нет поддерживающего дыхания, общий выход Y такой же, как и выход конструктивного роста Y_G . Однако, следуя Пирту (Pirt, 1965), можно получить более интересное соотношение, предположив, что скорость дыхания поддержания зависит только от массы растения W , и определив коэффициент поддержания m как

$$m = \frac{1}{W} \frac{\Delta s_m}{\Delta t}. \quad (6.7)$$

Сделав соответствующую замену переменных в уравнении (6.6) и используя уравнение (6.7), получим

$$\frac{1}{Y} = \frac{1}{Y_G} + mW \frac{\Delta t}{\Delta W}. \quad (6.8)$$

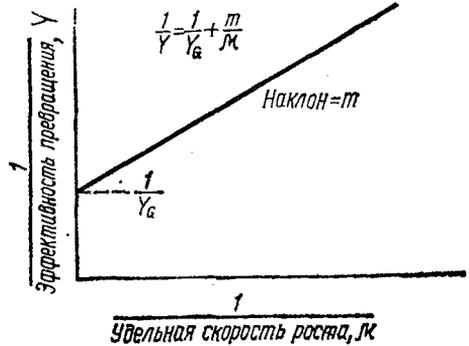
Удельную скорость роста μ растения (уравнение (2.4)) определяем следующим образом:

$$\mu = \frac{1}{W} \frac{\Delta W}{\Delta t}. \quad (6.9)$$

Рис. 6.1

Зависимость между общей эффективностью конверсии или выходом Y и удельной скоростью роста μ (уравнение (6.10)):

Y_G — эффективность конверсии одного лишь ростового процесса, а m — удельная интенсивность поддержания.



Подставив это выражение в уравнение (6.8), получим

$$\frac{1}{Y} = \frac{1}{Y_G} + \frac{m}{\mu}. \quad (6.10)$$

Пирт (Pirt, 1965) применил это уравнение к микроорганизмам, растущим в условиях непрерывной культуры, где сравнительно несложно определить общий выход Y и относительную скорость роста μ ; более того, в непрерывной культуре можно экспериментально варьировать μ , в связи с чем появляется возможность изучать изменение Y в зависимости от μ . Если $1/Y$ выразить как функцию $1/\mu$, вытекающее из уравнения (6.10) взаимоотношение имеет вид, показанный на рис. 6.1. Видно, что для очень больших скоростей роста поддержание становится несущественным, и эффективность конверсии принимает максимальное значение Y_G , в то время как при медленных скоростях роста роль дыхания поддержания возрастает, а общая эффективность превращения постепенно уменьшается.

Если R — скорость дыхания, то оно выражается следующим соотношением:

$$R = \frac{\Delta s_r}{\Delta t} + \frac{\Delta s_m}{\Delta t}. \quad (6.11)$$

Из уравнений (6.1) и (6.2) получаем

$$\frac{\Delta s}{\Delta t} = \frac{\Delta W}{\Delta t} + \frac{\Delta s_r}{\Delta t} + \frac{\Delta s_m}{\Delta t}, \quad (6.12)$$

Из уравнения (6.3) имеем

$$\frac{\Delta W}{\Delta t} = \frac{Y_G}{1 - Y_G} \cdot \frac{\Delta s_r}{\Delta t}, \quad (6.13)$$

а из уравнений (6.11) и (6.12) следует

$$\frac{\Delta s}{\Delta t} = \frac{\Delta W}{\Delta t} + R. \quad (6.14)$$

Используя уравнение (6.13), исключим $\frac{\Delta W}{\Delta t}$ из уравнения (6.14), и далее применив уравнение (6.11), исключим из результирующего уравнения $\frac{\Delta s_r}{\Delta t}$. После соответствующих преобразований имеем

$$R = (1 - Y_G) \frac{\Delta s}{\Delta t} + Y_G \frac{\Delta s_m}{\Delta t}. \quad (6.15)$$

Это соотношение связывает интенсивность дыхания R с общей скоростью поглощения субстрата $\Delta s/\Delta t$ и интенсивностью дыхания поддержания. Используя уравнение (6.14), в уравнении (6.15) можно перейти от $\frac{\Delta s}{\Delta t}$ к $\frac{\Delta W}{\Delta t}$, что дает

$$R = \left(\frac{1 - Y_G}{Y_G} \right) \frac{\Delta W}{\Delta t} + \frac{\Delta s_m}{\Delta t}. \quad (6.16)$$

Если принять, что дыхание поддержания описывается уравнением (6.7), то, исключив из уравнений (6.15) и (6.16) $\frac{\Delta s}{\Delta t}$, получим

$$R = (1 - Y_G) \frac{\Delta s}{\Delta t} + mY_G W. \quad (6.17)$$

и

$$R = \left(\frac{1 - Y_G}{Y_G} \right) \frac{\Delta W}{\Delta t} + mW. \quad (6.18)$$

Уравнение (6.17) аналогично уравнению, полученному МакКри (McCree, 1970) для описания зависимости дыхания белого клевера от суммарного фотосинтеза и сухой массы растения. Из уравнения (6.17) при использовании уравнений (6.14) следует

$$\frac{\Delta s}{\Delta t} - R = Y_G \frac{\Delta s}{\Delta t} - mY_G W = \frac{\Delta W}{\Delta t}. \quad (6.19)$$

Удельная скорость роста поэтому описывается уравнением (6.9)

$$\mu = \frac{Y_G \left(\frac{\Delta s}{\Delta t} - mW \right)}{W}. \quad (6.20)$$

Наконец, если R выразить «на единицу массы», определив удельную интенсивность дыхания как

$$r = \frac{R}{W}, \quad (6.21)$$

то, подставив это выражение в уравнение (6.18), получим

$$r = \left(\frac{1 - Y_G}{Y_G} \right) \frac{1}{W} \frac{\Delta W}{\Delta t} + m. \quad (6.22)$$

Последнее уравнение показывает, что растение или его часть, растущие с постоянной удельной скоростью и имеющие постоянную

скорость поддержания, должны иметь и постоянную удельную интенсивность дыхания, если эффективность конверсии Y_G также константна.

2. НЕКОТОРЫЕ ПРИЛОЖЕНИЯ

В этом разделе кратко описаны некоторые примеры приложения предлагаемой теории к экспериментальным данным.

А. Опыты МакКри с белым клевером

МакКри (McCree, 1970) описал опыты с растениями белого клевера, в которых он исследовал взаимосвязи скорости дыхания, истинного фотосинтеза и сухой массы растения. Он нашел, что соблюдается следующее уравнение:

$$R = 0,25 \frac{\Delta s}{\Delta t} + 0,015W. \quad (6.23)$$

Сравнивая этот результат с уравнением (6.17), мы можем выразить параметры уравнения МакКри через эффективность превращения Y_G и скорость поддержания m со значениями

$$Y_G = 0,75 \text{ и } m = 0,020 \text{ г CO}_2/\text{день} \\ (\text{г CO}_2 \text{ эквивалент сухой массы})^{-1}. \quad (6.24)$$

Б. Рост и дыхание коробочек хлопчатника

Хескет, Бейкер и Данкен (Hesketh, Baker, Duncan, 1970) измеряли рост (на единицах сухой массы) и дыхание коробочек хлопчатника как функцию времени, а Торнли и Хескет (Thornley, Hesketh, 1972) к этим данным применили развитую в гл. 6.1 теорию.

Предложенное Хьюджемсом и Фрименом (Hughes, Freeman, 1967) эмпирическое уравнение, которое часто дает хорошее описание нарастания сухой массы растений во времени, имеет вид

$$\ln W = a_0 + a_1 t + a_2 t^2 + a_3 t^3, \quad (6.25)$$

где t — переменная времени, a_0, \dots, a_3 — константы. Дифференцирование уравнения (6.25) по времени дает

$$\frac{1}{W} \frac{\Delta W}{\Delta t} = a_1 + 2a_2 t + 3a_3 t^2. \quad (6.26)$$

Подставляя выражение (6.26) в уравнение (6.22), получаем уравнение для удельной скорости дыхания r :

$$r = \left[m + \left(\frac{1 - Y_G}{Y_G} \right) a_1 \right] + \left(\frac{1 - Y_G}{Y_G} \right) 2a_2 t + \left(\frac{1 - Y_G}{Y_G} \right) 3a_3 t^2. \quad (6.27)$$

Следует отметить, что уравнение (6.27) — квадратное.

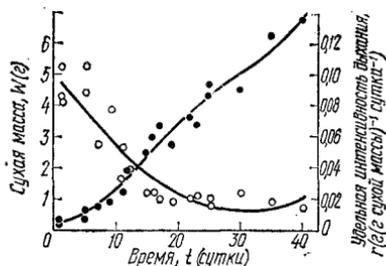


Рис. 6.2

Сухая масса и дыхание коробочек хлопчатника.

● и ○ — экспериментально установленные значения сухой массы и интенсивности фотосинтеза. Сплошные кривые получены путем расчета по уравнениям (6.25) и (6.28). Обсуждение см. в тексте.

Процедура, проделанная Торнли и Хескетом (Thornley, Hes-keth, 1972), состояла в отыскании связи между данными $W : t$ по уравнению (6.25) и данными $r : t$, независимо определенных по квадратному уравнению

$$r = b_0 + b_1 t + b_2 t^2, \quad (6.28)$$

где b_0 , b_1 и b_2 — константы. Сравнением коэффициентов уравнений (6.27) и (6.28) было получено

$$b_0 = m + \left(\frac{1 - Y_G}{Y_G} \right) a_1, \quad (6.29a)$$

$$b_1 = 2 \left(\frac{1 - Y_G}{Y_G} \right) a_2 \quad (6.29б)$$

и

$$b_2 = 3 \left(\frac{1 - Y_G}{Y_G} \right) a_3. \quad (6.29в)$$

Установлено, что уравнения (6.25) и (6.28) дают вполне удовлетворительное совпадение данных $W : t$ и $r : t$ при следующих значениях коэффициентов:

$$\begin{aligned} a_0 &= -1,786 \pm 0,081; & a_1 &= 0,2721 \pm 0,0204; \\ a_2 &= -0,0077 \pm 0,0013; & a_3 &= 0,000079 \pm 0,000022; \\ b_0 &= 0,1004 \pm 0,0072; & b_1 &= -0,0053 \pm 0,0018 \end{aligned} \quad (6.30)$$

и

$$b_2 = 0,00007 \pm 0,00012.$$

Подставляя эти значения в уравнения (6.29), получаем три соотношения, которые должны быть удовлетворены одновременно только двумя согласующимися параметрами V_G и m . Решение уравнений (6.29а) и (6.29б) дает (с соответствующими ошибками) такие их значения:

$$\begin{aligned} Y_G &= 0,74 \pm 0,10 \text{ и } m = 0,006 \pm 0,010 \text{ г CO}_2/\text{сутки} \\ &(\text{г CO}_2 \text{ эквивалент сухой массы})^{-1}. \end{aligned} \quad (6.31)$$

Эти значения удовлетворяют уравнение (6.29в) с учетом ошибки. На рис. 6.2 показаны расчетные кривые изменения сухой массы и интенсивности дыхания во времени, там же приведены экспериментальные точки.

Сравнение уравнения (6.31) и (6.24) подтверждает, что оба метода анализа дают сходную картину. Пеннинг де Фриз (Penning de Vries, 1972, табл. 11) определил эффективность конверсии для растительного материала данного состава при использовании в качестве субстрата глюкозы. Для этого он использовал сведения о биохимических путях биосинтеза и получил значение Y_G , равное $1/1,384 = 0,723$; в табл. IV он приводит ряд коэффициентов дыхания поддержания, которые лежат в пределах $0,008-0,022 \text{ г } \{ \text{CН}_2\text{O} \} \text{ г}^{-1} \text{ сутки}^{-1}$.

3. СУБСТРАТНАЯ ЗАВИСИМОСТЬ КОМПОНЕНТОВ ДЫХАНИЯ. ХОЛОСТОЕ ДЫХАНИЕ

В изложенном в гл. 6.1 (с. 127) анализе дыхание было разделено на два компонента, связанные с ростом и поддержанием. МакКри (McCree, 1970) на основе экспериментов, в которых независимо изменяли скорость роста и накопление сухой массы, заключил, что дыхание явно имеет два компонента, один из которых пропорционален общему поступлению субстрата и не зависит от сухой массы растения, другой — пропорционален сухой массе растения и не зависит от обеспеченности растения субстратом. Эти два компонента разделимы благодаря различным зависимостям их от уровня субстрата, хотя было бы ошибочным приписывать физиологическую роль роста и поддержания компонентам, разделенным на этой основе.

Пусть c — концентрация субстрата S в растении (принимается равномерной). Есть достаточно оснований использовать соотношение Михаэлиса — Ментен для описания зависимости удельной скорости роста μ от концентрации субстрата c (гл. 2.3 А, с. 50, гл. 7.1, с. 142):

$$\mu = \mu_0 \frac{c}{K_G + c}, \quad (6.32)$$

где μ_0 и K_G — константы. Уравнение (6.32) выражает скорость роста в зависимости от снабжения субстратом, и если эффективность конверсии роста постоянна и не зависит от скорости роста, то это будет означать, что дыхание зависит от роста; именно это и было обнаружено МакКри и другими исследователями.

Дыхание поддержания выдвигает еще одну проблему: если принять, что оно не зависит от c , то для очень низкой или нулевой скорости поступления субстрата возникает абсурдная ситуация, при которой c приобретает отрицательное значение. Представляется разумным допустить, что дыхание поддержания m также

описывается выражением Михаэлиса — Ментен, а именно:

$$m = m_0 \frac{c}{K_m + c}, \quad (6.33)$$

где m_0 и K_m — константы. Если K_m очень мало, то это приведет к тому, что m достигнет максимума m_0 при небольших значениях c , после чего будет сохранять постоянную величину. К тому же значения дыхательного компонента этого типа должны согласовываться с экспериментальными данными. Было бы неверным заключить, что этот единственный член обеспечивает поддержание, поскольку нельзя исключить возможность того, что есть компонент поддержания, имеющий такую же зависимость от субстрата, как и удельная скорость роста (уравнение (6.32)); это должно проявляться в уменьшении эффективности конверсии.

Возможно, что значительная часть субстрата, поступающего в растение, не используется ни для роста, ни для поддержания, а сразу расходуется на дыхание. Это будет происходить в том случае, если компонент холостого дыхания также имеет зависимость от субстрата, выражаемую в уравнениях (6.32) или (6.33), и их невозможно разделить. Холостое дыхание нужно будет интерпретировать как пониженную эффективность конверсии роста либо как повышенную интенсивность поддержания, либо и то и другое. До сих пор не имеется данных, которые показывали бы наличие третьего компонента дыхания, тем самым подтверждается, что если существует холостое дыхание, то оно спрятано в компоненте роста и (или) в компоненте поддержания.

Другая возможность состоит в том, что некоторые растения могут иметь механизмы «предохранительного клапана», с помощью которого они могут тратить на дыхание избыток субстрата как способ его удаления из системы. В таком случае должны иметься способы воздействия на растения для ослабления процессов подобного типа. Кроме того, может иметь место некоторая потеря вещества из-за того, что эффективность биохимических процессов в растении значительно ниже термодинамически возможной. Здесь следует напомнить, что энергетическая эффективность является только одной гранью жизненного цикла, который включает в себя много разного типа ограничений, и целесообразно может вынудить растение использовать энергетически неэффективные процессы (Charles-Edwards, 1975).

4. ЭНЕРГИЯ И ТЕПЛОПРОДУКЦИЯ

Обсуждение материалов гл. 6.1 (с. 127) основано на учете баланса углерода; получен ряд уравнений для интенсивности дыхания целого растения (уравнения (6.17), (6.18) и (6.22)). В настоящем разделе мы снова обратимся к анализу этого процесса, но при этом будем принимать во внимание запасание энергии; это даст нам воз-

возможность вывести соотношение, основанное на рассмотрении превращений энергии и, в частности, получить некоторые уравнения скорости образования тепла.

Уравнения (6.1) и (6.2) эквивалентны следующему:

$$\Delta s = \Delta W + \Delta s_r + \Delta s_m. \quad (6.34)$$

Написав уравнение энергетического баланса для роста растения, при котором субстрат Δs используется на образование сухой массы растения ΔW и на компоненты дыхания Δs_r и Δs_m , получим

$$E_s \Delta s = E_W \Delta W + E_r (\Delta s_r + \Delta s_m) + \Delta Q, \quad (6.35)$$

где E_s — теплота сгорания субстрата, E_W — теплота сгорания растительного материала и E_r — теплота сгорания продуктов дыхания, выраженные в единицах энергии на CO_2 эквивалент. ΔQ — количество энергии, выделяемой в виде тепла. Мы можем принять E_r равным нулю, и тогда уравнение (6.35) упрощается:

$$E_s \Delta s = E_W \Delta W + \Delta Q. \quad (6.36)$$

По аналогии с уравнениями (6.3) и (6.5) эффективности превращения энергии для роста — Y_G и для общего процесса Y' можно определить следующим образом:

$$Y_G = \frac{E_W \Delta W}{E_s (\Delta W + \Delta s_r)} = \frac{E_W}{E_s} Y_G \quad (6.37)$$

и

$$Y' = \frac{E_W \Delta W}{E_s (\Delta W + \Delta s_r + \Delta s_m)} = \frac{E_W}{E_s} Y. \quad (6.38)$$

Эквивалентное уравнению (6.6) отношение имеет вид

$$\frac{1}{Y'} = \frac{1}{Y_G} + \frac{E_s \Delta s_m}{E_W \Delta W}. \quad (6.39)$$

Коэффициент энергии поддержания m_E можно определить как энергию, необходимую для поддержания в единицу времени на CO_2 эквивалент растительного материала (см. уравнение (6.7)):

$$m_E = \frac{E_s \Delta s_m}{W \Delta t} = m E_s. \quad (6.40)$$

Из уравнений (6.36) и (6.14) имеем

$$\frac{\Delta Q}{\Delta t} = E_s R + (E_s - E_W) \frac{\Delta W}{\Delta t}. \quad (6.41)$$

Если $E_W = E_s$, так что теплосодержание растительного материала такое же, как и теплосодержание субстрата, скорость теплообразования прямо пропорциональна интенсивности дыхания.

Скорость теплопродукции можно также выразить через истинную $(\Delta s/\Delta t)$ или наблюдаемую $(\Delta W/\Delta t)$ скорости поступления субстрата и интенсивности дыхания поддержания. Исключив $\Delta s_r/\Delta t$

из уравнений (6.12) и (6.13), получим

$$\frac{\Delta W}{\Delta t} = Y_G \left(\frac{\Delta s}{\Delta t} - \frac{\Delta s_m}{\Delta t} \right); \quad (6.42)$$

используем это уравнение, чтобы заменить ΔW в уравнении (6.36), с помощью уравнения (6.40) исключим Δs_m и, наконец, применив уравнение (6.37), получим

$$\frac{\Delta Q}{\Delta t} = E_s(1 - Y'_G) \frac{\Delta s}{\Delta t} + Y'_G m_E W. \quad (6.43)$$

Очевидно, что это уравнение теплопродукции очень сходно с выведенным ранее для дыхания уравнением (6.17). Уравнение (6.42) можно использовать для преобразования уравнения (6.43) путем введения величины, характеризующей скорость видимого, а не истинного поступления субстрата:

$$\frac{\Delta Q}{\Delta t} = E_s \left(\frac{1 - Y'_G}{Y_G} \right) \frac{\Delta W}{\Delta t} + m_E W. \quad (6.44)$$

Это выражение аналогично уравнению (6.18). Наконец, уравнение удельной скорости теплообразования приобретает вид

$$\frac{1}{W} \frac{\Delta Q}{\Delta t} = \mu E_s \left(\frac{1 - Y'_G}{Y_G} \right) + m_E, \quad (6.45)$$

что соответствует уравнению удельной скорости дыхания (6.22).

Скорость производства энтропии $\Delta S/\Delta t$, где S — энтропия, можно рассчитывать по скорости теплопродукции с помощью выражения

$$\frac{\Delta S}{\Delta t} = \frac{1}{T} \frac{\Delta Q}{\Delta t}, \quad (6.46)$$

где T — абсолютная температура. Это уравнение может оказаться удобным отправным пунктом для рассмотрения термодинамических эффективностей процессов.

5. ДЫХАНИЕ, РОСТ И ПОДДЕРЖАНИЕ В ДВУХКОМПОНЕНТНОЙ СИСТЕМЕ

В гл. 6.1 получен ряд соотношений между эффективностью конверсии, дыханием поддержания, общим дыханием, скоростью роста и массой растения, и все это относилось к системе, которая по предположению является гомогенной. Далее выводятся по существу эквивалентные соотношения для системы, которая состоит из двух компартментов, обозначенных через A и B . Результаты данного анализа можно применять к растению, которое разделено, например, на побег и корень или на структурное и запасное вещества.

Пусть W — масса растения, а W_A и W_B — масса компонентов. Так что

$$W = W_A + W_B. \quad (6.47)$$

Фракции F_A и F_B можно определить следующим образом:

$$F_A = \frac{W_A}{W} \text{ и } F_B = \frac{W_B}{W}; \quad F_A + F_B = 1. \quad (6.48)$$

Приращение субстрата Δs используется за период времени Δt , и в соответствии с уравнениями (6.1) и (6.2) мы можем записать

$$\Delta s = \Delta W_A + \Delta W_B + \Delta s_{r,A} + \Delta s_{r,B} + \Delta s_{m,A} + \Delta s_{m,B}, \quad (6.49)$$

где $\Delta s_{m,A}$ и $\Delta s_{m,B}$ — дыхательные траты, расходуемые на поддержание системы W_A и W_B , а $\Delta s_{r,A}$ и $\Delta s_{r,B}$ — компоненты конструктивного дыхания, которое осуществляется за счет нового материала, возникающего в ΔW_A и ΔW_B . Фракции f_A и f_B , описывающие, как распределяется новый материал, можно определить следующим образом:

$$f_A = \frac{\Delta W_A}{\Delta W} \text{ и } f_B = \frac{\Delta W_B}{\Delta W}; \quad f_A + f_B = 1. \quad (6.50)$$

Эффективность конверсии для конструктивного роста A и B

$$Y_A = \frac{\Delta W_A}{\Delta W_A + \Delta s_{r,A}} \text{ и } Y_B = \frac{\Delta W_B}{\Delta W_B + \Delta s_{r,B}}. \quad (6.51)$$

Эффективность конверсии для конструктивного роста совместно A и B такова:

$$Y_W = \frac{\Delta W_A + \Delta W_B}{\Delta W_A + \Delta W_B + \Delta s_{r,A} + \Delta s_{r,B}}. \quad (6.52)$$

Используя уравнение (6.51) и (6.50), можно показать, что

$$\frac{1}{Y_W} = \frac{f_A}{Y_A} + \frac{f_B}{Y_B}. \quad (6.53)$$

Коэффициенты поддержания m_A и m_B определяются следующим образом (ср. уравнение (6.7)):

$$m_A = \frac{1}{W_A} \frac{\Delta s_{m,A}}{\Delta t} \text{ и } m_B = \frac{1}{W_B} \frac{\Delta s_{m,B}}{\Delta t}. \quad (6.54)$$

Общий коэффициент выхода или эффективности конверсии — Y , учитывающий поддержание, составляет

$$Y = \frac{\Delta W_A + \Delta W_B}{\Delta W_A + \Delta W_B + \Delta s_{r,A} + \Delta s_{r,B} + \Delta s_{m,A} + \Delta s_{m,B}}. \quad (6.55)$$

Как и ранее, удельная скорость роста μ определяется соотношением

$$\mu = \frac{1}{W} \frac{\Delta W}{\Delta t}. \quad (6.56)$$

применяя уравнения (6.51), (6.54), (6.48), (6.50) и (6.56) для преобразования уравнения (6.55), получаем

$$\frac{1}{Y} = \frac{I_A}{Y_A} + \frac{I_B}{Y_B} + \frac{1}{\mu} (F_A m_A + F_B m_B).$$

Определяя общую интенсивность поддержания с помощью выражения

$$mW = m_A W_A + m_B W_B \text{ или } m = F_A m_A + F_B m_B, \quad (6.57)$$

и применяя одно из этих уравнений вместе с уравнением (6.53), можно написать такое уравнение для Y :

$$\frac{1}{Y} = \frac{1}{Y_W} + \frac{m}{\mu}. \quad (6.58)$$

Это уравнение имеет такую же форму, как и уравнение (6.10); однако поскольку Y_W и m описываются теперь уравнениями (6.53) и (6.57), значения рассматриваемых величин могут варьировать в пределах, соответствующих характеру распределения.

Удельные скорости роста μ_A и μ_B для компартментов растения A и B имеют вид

$$\mu_A = \frac{1}{W_A} \frac{\Delta W_A}{\Delta t} \text{ и } \mu_B = \frac{1}{W_B} \frac{\Delta W_B}{\Delta t}. \quad (6.59)$$

Основываясь на уравнениях (6.56) и (6.48), можно показать, что

$$\mu = F_A \mu_A + F_B \mu_B. \quad (6.60)$$

В гл. 6.1 выведены уравнения интенсивности дыхания (6.17) и (6.18) и уравнение удельной скорости роста (6.20). Проведя анализ для случая двух компартментов, можно показать, что эквивалентные уравнения имеют вид

$$R = (1 - Y_W) \frac{\Delta s}{\Delta t} + m Y_W W, \quad (6.61)$$

$$R = \left(\frac{1 - Y_W}{Y_W} \right) \frac{\Delta W}{\Delta t} + m W \quad (6.62)$$

и

$$\mu = \frac{Y_W \left(\frac{\Delta s}{\Delta t} - m W \right)}{W}. \quad (6.63)$$

Итак, Y_W и m не обязательно должны быть постоянными величинами (уравнения (6.53) и (6.57)); видимую несостоятельность уравнения МакКри (уравнение (6.17)) можно объяснить изменением отношения структура : запас или корень : побег, при этом основные предпосылки модели остаются нетронутыми.

Модель целого растения с разделением структуры

Попытка построить модель целого растения, согласно которой биомасса разделяется на структурное и запасное вещества, может показаться противоречивой. Тем не менее в описываемой здесь модели вполне однозначно делается ударение на стремление получить простое полумеханическое объяснение адаптации целого растения и его реакции на изменение внешних условий. Модель, в которой не учитывается распределение вещества и которая, следовательно, является однокомпарментальной, применима только лишь для описания роста, но не адаптации растения. Традиционный анализ роста (Evans, 1972) основан на измерении таких величин, как относительная скорость роста (R_W), интенсивность нетто ассимиляции* (E_A) и относительная площадь листьев растения F_A . Для растения томата (Hurd, Thornley, 1974) характерно проявление вполне определенной реакции упомянутых величин на изменения внешних условий, например варьирования плотности светового потока, продолжительности освещения, концентрации CO_2 . Хард и Торнли (Hurd, Thornley, 1974; Thornley, Hurd, 1974) построили простую схему для описания указанных реакций; на результатах исследований этих авторов основывается представленная здесь модель.

Адаптивная модель прямо либо косвенно должна быть разделенной (или компарментизованной); в таком случае адаптация может проявляться в форме изменения в характере распределения вещества между компарментами растения. Как более обстоятельно показано в гл. 8, распределение вещества может быть топографическим (например, между побегом и корнем) или химическим (например, между различными формами химических веществ, возникающих примерно в одном и том же месте). Ниже будет показано, насколько полезна модель структура : запас, которая способна описывать реакции молодых растений томатов на определенный ряд

* По смыслу E_A здесь «чистая продуктивность фотосинтеза», однако автор под этим показателем подразумевает «интенсивность фотосинтеза».

внешних факторов. При этом обнаруживается, что у томатов химическое распределение вещества может иметь большее значение, чем топографическое.

Модель, описанная в гл. 8, включает обе формы распределения; например, уравнение (8.38), выражающее относительную площадь листьев растения, содержит коэффициент F_L , который характеризует топографическое распределение, и множитель $(1 + \bar{S}/\rho)$, являющийся критерием химического распределения. Модели, включающие обе формы распределения, обычно слишком сложны, чтобы даже для стационарного роста можно было получить их аналитические решения. Более того, объем расчетной работы, требуемой для получения решений, может оказаться обескураживающе большим, и нужна твердая уверенность в том, что модель разработана правильно; значительную трудность могут представить определения параметров, если не будут получены соответствующие экспериментальные данные. Сравнительно простая модель целого растения, учитывающая структуру и запас, в этом случае может оказаться полезной по следующим причинам. Во-первых, если пренебречь сопротивлениями транспорту и принять, что использование субстрата (или запасного вещества) описывается одним и тем же уравнением в топографически разных местах (таких, например, как побег и корень), сложная модель часто сводится к более простому виду, который, как известно, для определенных видов растений может быть вполне удовлетворительным. Если нельзя делать упрощение, то это может означать, что более сложная модель была неверно составлена или были неточно сформулированы ее предпосылки. Во-вторых, после упрощения модели в качестве ее параметров используются комбинации параметров сложной модели; параметры простой модели обычно более близки к экспериментальным данным, и получаемые взаимосвязи полезны для определения значений параметров, используемых в более сложной модели.

Описанные выше приемы непосредственно изложены в гл. 8, где рассматривается модель, примененная для описания роста растения томата.

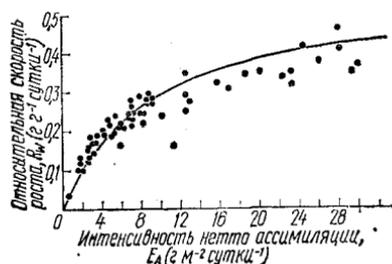
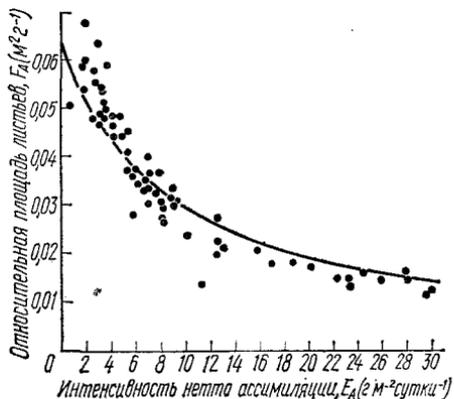


Рис. 7.1

Данные, полученные Хардом и Торнли (Hurd, Thornley, 1974). Сплошная кривая описывает подогнанное уравнение $R_W = R_G R E_A / (R + F_G E_A)$ со значениями $R = 0,551$ г/г сутки и $F_G = 0,063$ м²/г (гл. 7.3, с. 148).

Рис. 7.2

Данные, полученные Хардом и Торнли (1974). Сплошной кривой изображено подогнанное уравнение $F_A = F_G R / (R + F_G E_A)$ со значением $R = 0,551$ г/г сутки и $F_G = 0,063$ м²/г (гл. 7.3, с. 148).



Существенная особенность данных ростового анализа Харда и Торнли (Hurd, Thornley, 1974) состоит в том, что в период стационарного логарифмического роста взаимосвязь интенсивности нетто ассимиляции (E_A), относительной скорости роста (R_W) и относительной площади листьев растения (F_A) не зависит от того, какой из трех атмосферных факторов (плотность светового потока, продолжительность освещения) подвергается варьированию.

Это очевидно из данных, приведенных на рис. 7.1 и 7.2, где точки кривых заимствованы из результатов экспериментов Харда и Торнли (Hurd, Thornley, 1974). В общем, увеличение E_A сопровождается увеличением R_W и уменьшением F_A ; однако с продолжающимся возрастанием E_A изменения R_W и F_A постепенно уменьшаются. Модель, разработанная для описания этих взаимодействий, является развитием модели Уоррена Вильсона (Warren Wilson, 1972), которая не дает удовлетворительного совпадения предсказанных ею результатов с данными экспериментов, показанными на рис. 7.1 и 7.2.

В рассматриваемой модели растение разделено на структурный и запасный компоненты, но каких-либо дополнительных делений растения на органы не сделано. Сформулированы такие два важные предположения о моделируемой системе: во-первых, что листовая поверхность пропорциональна структурной сухой массе и, во-вторых, что структурный рост зависит от количества имеющегося запасного вещества. Наиболее важным фактором, определяющим рост, является интенсивность фотосинтеза. Определенные трудности могут встречаться при применении данной модели к тем растениям, которые имеют четко выраженную фотопериодическую реакцию, хотя можно было бы, несколько расширив модель, усовершенствовать ее таким образом, чтобы была отражена и эта особенность процесса.

1. ПРЕДПОЛОЖЕНИЯ

Модель основана на трех сформулированных далее предположениях.

Во-первых, состояние растения в данный момент времени определяется двумя переменными состояниями W_G и W_S . W_G — сухая масса структурного материала, а W_S — сухая масса запасаемого вещества. Общая сухая масса растения W составляет

$$W = W_G + W_S. \quad (7.1)$$

Во-вторых, относительная площадь листьев растения A пропорциональна структурной массе W_G , так что

$$A = F_G W_G, \quad (7.2)$$

где F_G — константа. F_G можно рассматривать как структурную относительную площадь листьев.

В-третьих, заключительное предположение отражает зависимость скорости роста структуры от количества наличного запасного вещества. Относительная скорость роста структурной сухой массы R_G определяется следующим образом:

$$R_G = \frac{1}{W_G} \frac{dW_G}{dt}. \quad (7.3)$$

Зависимость R_G от относительных количеств структуры и запаса растения равна:

$$R_G = \frac{1}{W_G} \frac{dW_G}{dt} = R \frac{W_S}{W_S + bW_G}, \quad (7.4)$$

где R и b — константы. Уравнение (7.4) представляет собой прямоугольную гиперболу по отношению к W_S (см. рис. 2.2, с. 52). Если $W_S = 0$, то $R_G = 0$, и структурный рост не происходит; начальный наклон $R_G : W_S$ кривой равен $R/(bW_G)$; наконец, при больших количествах запасного материала ($W_S \rightarrow \infty$) достигается теоретический максимум относительной скорости роста R . В Приложении (с. 151) показано, как выводится уравнение (7.4), основанное на рассуждениях о некоторых биохимических процессах; показано, что данное уравнение не было выбрано чисто произвольно. Кроме того, показано, что константа b может принимать значения, лежащие только между нулем и единицей. Если $b = 0$, уравнение (7.4) приобретает вид

$$R_G = R; \quad (7.5)$$

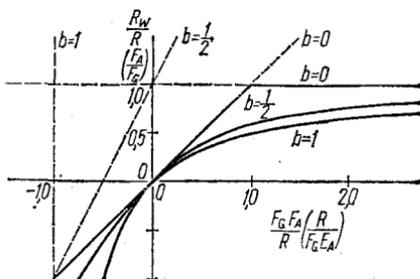
относительная скорость роста структуры является постоянной, при этом модель упрощается до модели, предложенной Вильсоном (Warren Wilson, 1972). Если $b = 1$, то из уравнения (7.4), используя уравнение (7.1), получим

$$R_G = R \frac{W_S}{W}. \quad (7.6)$$

Рис. 7.3

Зависимость относительной скорости роста R_W от интенсивности нетто ассимиляции E_A (уравнение (7.19)):

R , F_G и b — три параметра модели. Пунктирной кривой показаны положения асимптот. Обозначения у осей, заключенные в скобки, показывают, что такие же кривые получаются, если построить зависимость F_A/F_G от $R/F_G E_A$ (уравнение (7.27)). F_A — относительная площадь листьев.



Значение R_G теперь прямо пропорционально относительному содержанию запасного вещества с максимальным значением, равным единице. Фактически при $b \approx 1$ модель хорошо описывает результаты опытов на растениях томата, хотя вариабельность данных не позволяет точно определить значение b .

Модель содержит две зависимых переменных состояния W_G и W_S , независимое переменное время t и три параметра F_G , R и b . Один из этих параметров — F_G — описывает источник и представлен в уравнении (7.2) в виде отношения ассимиляционной площади к структурной сухой массе. Остальные два параметра характеризуют сток: R обозначает максимально возможную скорость роста, которая наблюдается при высоком уровне запаса, а b определяет, при каких значениях отношения структура : запас достигается максимальная скорость. Далее будет показано (рис. 7.3), что параметр b играет важную роль в определении степени взаимодействия источника и стока.

А. Обоснованность предположений

1. Два компонента сухой массы W_G и W_S определяют состояние растения. Следует ожидать, что другие компоненты, такие как вода, азот или зольные элементы, сохраняют постоянное соотношение с сухой массой; это предположение представляется обоснованным для стационарных условий роста растений в водной культуре. За W_S принято общее содержание неструктурных углеводов, какими у вегетирующих растений томата в основном являются глюкоза, сахароза и крахмал (Van Die, 1962); на долю этих углеводов может приходиться до половины сухой массы растения (Arthur, Guthrie, Newell, 1930). W_G — оставшийся компонент сухой массы.

2. Относительная площадь листьев пропорциональна структурной сухой массе. Это предположение характеризуется некоторой приближенностью, так как листья, образующиеся при высоком значении E_A , толще (с большим числом клеток между верхним и нижним эпидермисом), чем образующиеся при низком

значении E_A . Это обстоятельство следует соответствующим образом учитывать, хотя при этом может усложниться рассматриваемая простая модель.

3. R_W зависит от W_S . Эта взаимосвязь растений томата показана на рис. 3 в работе Торнли и Харда (Thornley, Hurd, 1974).

2. МАТЕМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Количественные показатели роста E_A , R_W и F_A определяются следующим образом:

$$E_A = \frac{1}{A} \frac{dW}{dt}, \quad (7.7)$$

$$R_W = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt} \quad (7.8)$$

и

$$F_A = \frac{A}{W}. \quad (7.9)$$

Эти показатели связаны между собой таким соотношением:

$$R_W = F_A \cdot E_A. \quad (7.10)$$

Исключая из уравнений величину A , а также используя уравнения (7.2) и (7.9), получаем

$$\frac{W_G}{W} = \frac{F_A}{F_G}. \quad (7.11)$$

Как видим, относительное количество имеющегося структурного материала (левая сторона уравнения (7.11)) пропорциональна относительной площади листьев F_A ; F_A достигает максимального значения F_G , когда имеется один лишь структурный материал, т. е. при $W_S = 0$ и $W = W_G$.

Поскольку система описывается двумя переменными состояниями — W_G и W_S , необходимо иметь два дифференциальных уравнения первого порядка. Из уравнений (7.1) и (7.7) имеем

$$\frac{dW_S}{dt} = AE_A - \frac{dW_G}{dt}, \quad (7.12)$$

которому с помощью уравнений (7.2) и (7.4) можно придать вид

$$\frac{dW_S}{dt} = F_G E_A W_G - R \frac{W_G \cdot W_S}{W_S + bW_G}. \quad (7.13)$$

Второе уравнение получается непосредственно из уравнения (7.4):

$$\frac{dW_G}{dt} = R \frac{W_G W_S}{W_S + bW_G}. \quad (7.14)$$

Уравнения (7.13) и (7.14) являются основными уравнениями модели. Уравнение (7.13) описывает скорость роста запасных веществ, а уравнение (7.14) учитывает третье предположение модели. В гл. 7.4 (с. 149) получено учтено зависящее от времени решение уравнений (7.13) и (7.14), когда внешние условия изменяются резко от одного стационарного состояния роста к другому. Задача с временной зависимостью позволяет получать только численные решения; однако для стационарного роста растений можно отыскать аналитическое решение. Проанализируем этот случай.

Допустим, что масса и структурного и запасного вещества растения во времени возрастает с одной и той же экспоненциальной скоростью R_W , т. е.

$$W_G = W_G(0) e^{R_W t} \text{ и } W_S = W_S(0) e^{R_W t}. \quad (7.15)$$

$W_G(0)$ и $W_S(0)$ — значения W_G и W_S в момент времени $t = 0$. Подстановка этих значений уравнений (7.15) в уравнения (7.13) и (7.14) после сокращения общего множителя $e^{R_W t}$ даст

$$R_W W_S(0) = F_G E_A W_G(0) - R \frac{W_G(0) W_S(0)}{W_S(0) + b W_G(0)}, \quad (7.16)$$

$$R_W W_G(0) = R \frac{W_G(0) W_S(0)}{W_S(0) + b W_G(0)}. \quad (7.17)$$

Из уравнения (7.17) можно получить уравнение для $W_S(0)$; подставляя значение $W_S(0)$ в уравнение (7.16), сокращая $W_G(0)$, после преобразований получим

$$R_W^2 (1 - b) - R_W (R + F_G E_A) + F_G R E_A = 0. \quad (7.18)$$

Это уравнение связывает относительную скорость роста R_W с интенсивностью нетто ассимиляции E_A для стационарного роста в константных условиях. Чтобы проанализировать уравнение (7.18), следует изобразить его графически так, чтобы кривые не зависели от значений, задаваемых двум из трех параметров, а именно R и F_G ; для этого представим его в следующем виде:

$$\left(\frac{R_W}{R}\right)^2 (1 - b) - \frac{R_W}{R} \left(1 + \frac{F_G E_A}{R}\right) + \frac{F_G E_A}{R} = 0. \quad (7.19)$$

График строится так, как показано на рис. 7.3 для уравнения

$$y^2 (1 - b) - y (1 + x) + x = 0; \quad (7.20)$$

в результате получается семейство кривых, каждая из которых соответствует отдельному значению b . Уравнение (7.20) является уравнением прямоугольной гиперболы, и его преобразование дает

$$(y - 1) [y (1 - b) - x - b] = b; \quad (7.21)$$

асимптоты получают приравниванием каждого из множителей к нулю:

$$R = R_W \text{ и } R_W = \frac{F_G E_A + R b}{1 - b}. \quad (7.22)$$

Все рассматриваемые кривые проходят через начало координат ($E_A = 0, R_W = 0$); все они имеют одинаковый начальный наклон

$$\left. \frac{dR_W}{dE_A} \right|_{E_A=0} = F_G \quad (7.23)$$

и стремятся к одной и той же асимптоте $R_W = R$. Форма кривой (см. рис. 7.3) в различных областях определения зависит от того, какой из параметров имеет решающее влияние. При низких значениях E_A приблизительно соблюдается равенство $R_W = F_G \cdot E_A$, и в этой области рост нужно описывать как рост с ограниченным источником, при этом параметр F_G является параметром источника. При высоких значениях E_A приближается к R ; эта ситуация может быть характеризована как рост с ограниченным стоком, причем R — параметр стока. Характер перехода от роста с ограниченным источником к росту с ограниченным стоком зависит от значения b , который, таким образом, определяет пределы, в которых взаимодействуют источник и сток. Для $b = 0$ этот переход является довольно резким (см. также Warren Wilson, 1972, рис. 7), в то время как для $b = 1$ переход постепенный, и имеется некоторая область кривых реакций, где функцию вполне можно описывать как ограничиваемую и источником, и стоком.

При $b = 0$ уравнение (7.18) можно разложить на множители (это видно также из уравнения (7.22)), и решение представляет собой две прямые линии

$$R_W = F_G E_A \text{ и } R_W = R. \quad (7.24)$$

Первая из этих прямых непосредственно описывает рост, ограниченный источником, а вторая — рост, ограниченный стоком; этот случай рассматривался Вильсоном (Warren Wilson, 1972).

При $b = 1$ уравнение (7.18) упрощается для прямоугольной гиперболы:

$$R_W = \frac{F_G R E_A}{R + F_G E_A}. \quad (7.25)$$

Уравнение имеет линейную форму:

$$\frac{1}{R_W} = \frac{1}{R} + \frac{1}{F_G E_A}, \quad (7.26)$$

которая облегчает его исследование.

Зависимость относительной площади листьев F_A от интенсивности нетто ассимиляции E_A для стационарного роста растений получена путем исключения R_W из уравнения (7.18) с помощью уравнения (7.10)

$$E_A^2 F_A^2 (1 - b) - E_A F_A (R + F_G E_A) + F_G R E_A.$$

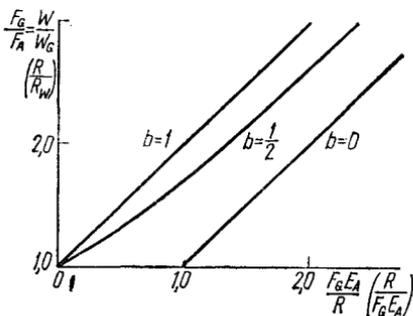
Более удобна следующая форма этого уравнения:

$$\left(\frac{F_A}{F_G} \right)^2 (1 - b) - \left(\frac{F_A}{F_G} \right) \left(1 + \frac{R}{F_G E_A} \right) + \frac{R}{F_G E_A} = 0. \quad (7.27)$$

Рис. 7.4

Зависимость обратной величины от относительной площади листьев F_A и состава растения W/W_G от интенсивности нетто ассимиляции E_A (уравнения (7.32) и (7.11)):

W_G и W — соответственно структурная и общая массы растения. R , F_G и b — три параметра модели. График описывает также взаимосвязь координат, указанных в скобках (уравнение (7.31)).



Это выражение в точности воспроизводит форму уравнения (7.20) с результирующими кривыми, как на рис. 7.3, однако с координатными осями, показанными в скобках. Все замечания, сделанные в отношении взаимосвязи $R_W : E_A$, применимы соответственно к взаимосвязи $F_A : (1/E_A)$. При низких значениях $1/E_A$ значение F_A приближенно равно $F_A = R/E_A$ и рост ограничивается стоком. При высоких значениях $1/E_A$ F_A приближается к F_G и рост ограничивается источником. При $b = 0$ получаются две прямые:

$$F_A = \frac{R}{E_A} \text{ и } F_A = F_G. \quad (7.28)$$

При $b = 1$

$$F_A = \frac{F_G R \frac{1}{E_A}}{F_G + R \frac{1}{E_A}} = \frac{F_G R}{R + F_G E_A}. \quad (7.29)$$

Это выражение можно привести к линейному виду

$$\frac{1}{F_A} = \frac{1}{F_G} + \frac{E_A}{R}. \quad (7.30)$$

Другой полезный способ рассмотрения зависимости между величинами, характеризующими рост, получаем, представив уравнение (7.19) в виде

$$\left(\frac{R}{R_W}\right)^2 - \left(\frac{R}{R_W}\right)\left(1 + \frac{R}{F_G E_A}\right) + (1-b) \frac{R}{F_G E_A} = 0, \quad (7.31)$$

а уравнения (7.27) в виде

$$\left(\frac{F_G}{F_A}\right)^2 - \left(\frac{F_G}{F_A}\right)\left(1 + \frac{F_A E_A}{R}\right) + (1-b) \frac{F_G E_A}{R} = 0. \quad (7.32)$$

Оба эти уравнения имеют форму

$$y^2 - y(1+x) + (1-b)x = 0. \quad (7.33)$$

Это семейство прямоугольных гипербол, изображенных на рис. 7.4. Преимущество такого представления изучаемых зависимостей состоит в том, что в случае $b = 1$ график становится линейным, а при $b = 0$ он имеет совсем другую форму. Таким образом, зрительно выбор между различными значениями b , по-видимому, сделать проще, если данные изобразить так, как это сделано на рис. 7.4.

В заключение отметим, что доля структурного сухого вещества растения связана с относительной площадью листьев уравнением (7.11), и нет нужды отдельно изучать зависимость между E_A и W_G/W .

3. ПОДГОНКА СТАЦИОНАРНОЙ МОДЕЛИ ПО ДАННЫМ АНАЛИЗА РОСТА РАСТЕНИЯ ТОМАТА

Поскольку три величины, характеризующие рост, связаны уравнением (7.10), данные, показанные на рис. 7.1 и 7.2, не являются независимыми, и поэтому мы используем только те из них, которые изображены на рис. 7.1. После того как рассчитаны значения обратных величин, мы наносим их на рис. 7.5, а затем сравниваем с предсказаниями модели, показанными на рис. 7.4. По-видимому, $b = 1$, а при таком предположении модель упрощается до уравнения такого вида, какой имеют уравнения (7.25) и (7.29):

$$R_W = \frac{F_G R E_A}{R + F_G E_A}, \quad (7.34)$$

и

$$F_A = \frac{F_G R}{R + F_G E_A}. \quad (7.35)$$

Значения двух остальных параметров — R и F_G подогнаны так, чтобы достичь лучшего совпадения:

$$R = 0,551 \text{ сутки}^{-1}$$

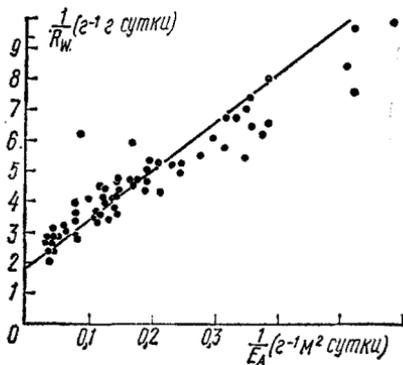


Рис. 7.5

Здесь построена взаимосвязь обратных величин, представленных на рис. 7.1, для изучения справедливости уравнения (7.31), свойства которого показаны на рис. 7.4.

Сплошной линией описана зависимость $1/R_W = \frac{1}{R} + 1/F_G E_A$ при значениях $R = 0,551$ г/сутки и $F_G = 0,063$ м²/г. Это уравнение получено из уравнения (7.31) при $b = 1$.

$$F_G = 0,063 \text{ м}^2 \text{ г}^{-1}. \quad (7.36)$$

Данные, полученные при таких значениях параметров, изображены сплошной линией на рис. 7.1, 7.2, 7.5. Несомненно то, что точность аппроксимации могла бы быть выше при $b < 1$, однако для подтверждения этого не имеется соответствующих экспериментальных данных. Анализ в Приложении (с. 151) показывает, что $b = 1$ не является каким-то особым предположением, а представляет собой скорее граничное условие.

4. РЕАКЦИЯ НА СТУПЕНЧАТОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ

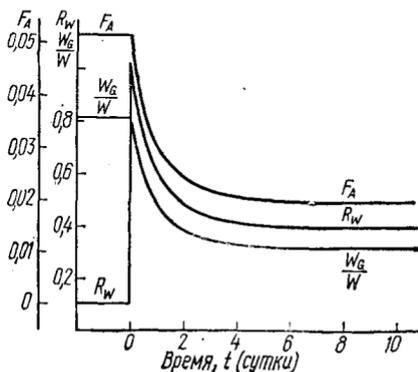
На рис. 7.6 показано, как ступенчатое изменение интенсивности нетто ассимиляции влияет на растение. Из уравнений (7.1), (7.13) и (7.14) следует

$$\frac{dW}{dt} = F_G W_G E_A, \quad (7.37)$$

отсюда можно видеть, что мгновенное изменение E_A приведет к мгновенному изменению относительной скорости роста R_W . Из рис. 7.6 видно, что после ступенчатого увеличения E_A и R_N значение R_W падает до нового стационарного значения в течение примерно 10 дней. С другой стороны, относительная площадь листьев F_A и содержание структурного вещества W_G/W не изменяются скачкообразно (только скорость может изменяться скачкообразно), а монотонно стремятся к своим новым стационарным значениям, не обнаруживая какого-либо всплеска. Численным интегрированием уравнений (7.13) и (7.14) получены результаты, приведенные на рис. 7.6; имеются многочисленные примеры такого типа поведения системы, которые могут встретиться на практике (например, Warren Wilson, 1972, рис. 9).

Рис. 7.6

Реакция на ступенчатое изменение интенсивности нетто ассимиляции E_A . Для $t < 0$ $E_A = 2,0$ г/м² сутки и для $t \geq 0$ $E_A = 20$ г/м² сутки. Показаны временные зависимости относительной скорости роста R_W -г/г сутки, относительной площади листьев F_A м²/г и доли структурного материала W_G/W . Значения параметров уравнения (7.36) при $b = 1$. См. уравнения (7.13), (7.14) и следующие.



5. ОБСУЖДЕНИЕ

Предложенная в этой главе модель дает удовлетворительное описание данных анализа роста вегетирующих растений томата (Hurd, Thornley, 1974); все воспроизведенные в эксперименте воздействия — это модификация внешних условий; для надземной части растений правомочность модели подтверждается наличием четкой зависимости относительной скорости роста и относительной площади листьев от интенсивности нетто ассимиляции. Таким образом, оказалось возможным вывести одно уравнение (уравнение (7.18)), связывающее E_A и R_W . В гл. 9 сформулированы положения о модели, в которой учтена роль как активности побега, так и корня в росте растения, а в гл. 9.1 Г (с. 178) показано, как эту модель распределения вещества можно упростить и получить модель, описанную в данной главе. Из уравнения (9.38) следует, что параметры R и b в модели целого растения должны быть чувствительными к условиям в среде корнеобитания, а это означает, что если при изменениях условий корневой среды интенсивность нетто ассимиляции изменяется, то уравнение (7.18), связывающее R_W и E_A , неприменимо. Очевидно, простое соотношение между R_W и E_A , полученное при варьировании активности побега (см. табл. 9.1 и рис. 9.2), неприемлемо, если изменяется корневая активность (см. табл. 9.2); однако при возможности соответствующего варьирования значений параметров (например, это показано уравнением (9.38), где изменяется значение N) модель целого растения может еще сохранять определенный полезный смысл.

В модели содержится три параметра: R — представляет собой максимальную относительную скорость роста, которая достигается, когда «ростовая машина» насыщена субстратами; F_G — максимальная относительная площадь листьев, которая достигается при отсутствии в растении запасного вещества; b — параметр, характеризующий реакцию «ростовой машины» на уровень субстрата. Условие $b = 0$ соблюдается в том случае, когда «ростовая машина» функционирует с постоянной скоростью независимо от уровня субстрата до тех пор, пока этот уровень не понизится до нуля; в этом случае «ростовая машина» работает со скоростью, равной скорости производства субстрата, вследствие чего и поддерживается нулевой уровень субстрата. Так было в опыте, описанном Вильсоном (Warren Wilson, 1972). Условие $b = 1$ соответствует случаю, когда «ростовая машина», имеющая низкое сродство к субстрату, поддерживает иные уровни субстрата, чем обычно наблюдающиеся в растениях. Такая ситуация проявляется в том, что «ростовая машина» реагирует линейно на изменения концентрации субстрата (уравнения (7.A8) и (7.A3) с большим значением K). Рассмотренные здесь данные подтверждают, что для вегетирующего растения томатов b лежит в пределах 0,5—1. Это означает, что для ряда созданных условий реакции растения томата не могут быть охарактеризованы одними лишь значениями источника и стока; оба параметра должны существенно влиять на характер роста.

Приложение. Подтверждение третьего предложения

Наиболее важные предположения, на которых основана описанная выше модель, вероятно, касаются скорости роста структурного материала и его зависимости от относительных количеств структуры и запаса (уравнение (7.4)). Ниже дается вывод этого уравнения, но на основе биохимических параметров, позволяющих исключить некоторую произвольность допущения. Далее раскрывается более определенный смысл параметра b , значения которого изменяются от 0 до 1; он определяет степень взаимодействия источника и стока.

Пусть V — объем растения; предположим, что V пропорционален общей сухой массе W

$$W = \rho V, \quad (7.A1)$$

где ρ — плотность растительного материала. Примем, что ρ — константа, которая не зависит от состава растения, т. е. от соотношения структуры и запаса. Концентрация запасного вещества C выражается следующим образом:

$$C = \frac{W_S}{V}. \quad (7.A2)$$

Далее примем, что скорость использования запаса описывается уравнением Михаэлиса — Ментен и, таким образом, общая скорость реакции равна

$$\frac{WkEC}{K + C}, \quad (7.A3)$$

где k и K — константы, а E — концентрация фермента, катализирующего реакцию. Принимая, что ферменты роста принадлежат к структурным компонентам растения, по-видимому, имеются основания (не считая констант) полагать, что

$$E = \frac{W_G}{V}. \quad (7.A4)$$

Используя уравнение (7.A2) и (7.A4) для преобразования уравнения (7.A3), получим следующее выражение для скорости использования запаса:

$$\frac{kW_G W_S}{kV + W_S}. \quad (7.A5)$$

Этим выражением описывается скорость, с которой используется запасный материал. Принимая, что использование каждой единицы запасного вещества приводит к образованию Y_G единиц структурного материала, где Y_G — эффективность превращения, получаем

$$\frac{dW_G}{dt} = \frac{Y_G k W_G W_S}{kV + W_S}. \quad (7.A6)$$

Наконец, используя уравнение (7.A1), можно из уравнения (7.A6), исключив V , получить

$$\frac{dW_G}{dt} = \frac{Y_G^k W_G W_S}{\frac{K}{\rho} (W_G + W_S) + W_S}. \quad (7.A7)$$

Введя

$$R = \frac{\rho Y_G^k}{\rho + K} \text{ и } b = \frac{K}{\rho + K}, \quad (7.A8)$$

придадим уравнению (7.A7) следующий вид:

$$\frac{dW_G}{dt} = R \frac{W_G W_S}{W_S + b W_G}. \quad (7.A9)$$

Теперь полученное уравнение идентично уравнению (7.4). Если использованное преобразование логически оправдано, то b может принимать только положительные значения, заключенные между 0 и 1. В модели Вильсона (Warren Wilson, 1972), которая соответствует случаю $b = 0$, подразумевается, что $K \ll \rho$. Проанализированные выше данные подтверждают, что в этом случае b лежит ближе к единице, возможно, между 0,5 и 1; и это согласуется с условием $K \geq \rho$.

Константа K имеет размерность плотности, и из уравнения (7.A3) видно, что K соответствует значению C , при котором утилизация субстрата происходит со скоростью, равной половине максимальной скорости. Из уравнений (7.1) и (7.A1) следует

$$\rho = \frac{W_G + W_S}{V} = \frac{W_G}{V} + C, \quad (7.A10)$$

откуда видно, что ρ представляет собой максимально возможное значение C , которое, по-видимому, будет лишь немного меньше, чем ρ . Если $b = 1$, то $\rho \ll K$ и, поскольку $C \leq \rho$, то $C \ll K$, в связи с чем в уравнении (7.A3) утилизация субстрата линейно зависит от концентрации C . Это и объясняет, почему значение $b \approx 1$.

Распределение продуктов фотосинтеза в период вегетативного роста растений

Существуют, по меньшей мере, два пути распределения вещества, важные для роста растения. Первый из них можно назвать химическим распределением, при котором, например, рассматривается распределение углерода (или какого-нибудь другого элемента или соединения) между другими соединениями, такими как, например, углеводы, белки, органические кислоты и т. д. Второй путь (топографическое распределение) связан с распределением вещества между различными частями растения, такими как листья, корни, плод, стебель и т. д. Конечно, можно условиться рассматривать оба эти распределения — распределение вещества между разными частями растения и распределение вещества в данной части растения между разными химическими соединениями — одновременно. В отдельных случаях следует предпочесть еще и другие способы разделения вещества растения, например, на структурное и запасное, либо на категории, связанные с экспериментально определенными величинами, такими, например, как водорастворимые и водонерастворимые соединения. Какие бы типы разделения не были бы выбраны как наиболее приемлемые, методы описания, изложенные в данной и последующих главах, действительно, однако разработчик модели должен помнить, что увеличение количества химических категорий или компарментов растения может привести к такому усложнению модели, с которым трудно будет справляться. Хотя реальное растение является далеко не простым, модели, описанные здесь и в гл. 9, очень сильно упрощены, и сделано это для того, чтобы можно было продемонстрировать самые общие принципы моделирования.

Модель, описанная в данной главе, является односубстратным, трехкомпарментальным вариантом модели, и ее можно рассматривать как специальный случай модели более общего двухсубстратного типа, обсужденной в гл. 9. Поскольку очень важно понимать взаимосвязь одно- и двухсубстратной моделей, некоторые повторения в гл. 8 и 9 представляются оправданными. *n*-Субстратную

модель можно свести к $(n - 1)$ -субстратной модели (и т. д.), а для упрощения моделей этот процесс крайне важен. Хотелось бы надеяться, что когда читатель ознакомится с гл. 9, он приобретет ясное представление об иерархической взаимосвязи уравнений (8.1), (9.2) и (9.50) и сможет выбрать модели, наиболее подходящие для цели своего исследования. Читатель должен уметь также упростить n -субстратную m -компарментальную модель распределения до n -субстратной $(m - 1)$ -компарментальной модели и далее до n -субстратной однокомпарментальной модели целого растения; в этом состоит второй этап упрощения модели, который позволяет проверить правильность формулировки модели и помогает определению параметров.

Многие авторы (например, de Wit, Brouwer, Penning de Vries, 1970; Patefield, Austin, 1971; Fick, Williams, Loomis, 1973) разработали модели с целью количественного описания роста растений, при этом в моделях большое внимание уделено проблеме распределения ассимилятов между разными частями растения. Развиваемое здесь положение состоит в том, что если модель предназначена для оценки относительного влияния таких процессов, как транспорт, химическое превращение или использование вещества (размер стока) на характер роста растений, то желательно, чтобы эти процессы были описаны в механистической форме. Часто для этих целей применяют эмпирический или полуэмпирический подход, имеющий тот недостаток, что при сравнении свойств модельного растения с реальным обычно трудно установить, в какой степени наблюдаемое совпадение определяется корректностью включенных в модель механистических и структурных взаимосвязей, а в какой — их эмпирической подгонкой. Это резко ограничивает использование модели для целей предсказаний или для изучения следствий из отдельных предположений о механизмах. Однако следует помнить, что эмпирические предположения иногда можно интерпретировать механистически. Например, конкурирующие стоки с различной силой аттрагирования ассимилятов следует рассматривать на основе кривой реакции использования субстрата (см. уравнение (2.17) и рис. 2.2), задавая различные значения параметров или же, напротив, на основе учета различий в сопротивлении транспорту субстрата к конкурирующим стокам (см. уравнения (2.53) и (2.54)). Часто могут использоваться идеи, касающиеся утилизации и транспорта, изложенные в гл. 2.3 (с. 50) и гл. 2.5 (с. 58). Представленный в этой главе материал заимствован из двух работ по данной проблеме (Thornley, 1972a, б).

1. ПРЕДПОЛОЖЕНИЯ

Обсуждаемая в этой главе модель принадлежит к односубстратному трехкомпарментальному типу, в ней описывается судьба сахаров, возникающих при фотосинтезе. Используемая в модели схема изображена на рис. 8.1, где растение показано как состоящее

Снабжение субстратом;
интенсивность истинного фотосинтеза, P_0



Рис. 8.1.

Модель распределения ассимилятов между листом, стеблем и корнем. В явном виде дыхание не показано, хотя часть используемого субстрата теряется системой при дыхании.

из листа, стебля и корня, для которых введены три обозначения — l , s и r . Соответственно этому рассматриваются и три компартмента. Образующиеся при фотосинтезе ассимиляты поступают в компартмент листа. Субстрат может затем оставаться в листе в субстратном пуле (где его можно рассматривать как краткосрочный запасный материал), он может также использоваться для роста листа либо, наконец, транспортироваться из листа в стебель. Аналогичные рассуждения применяются к стеблю и корню. В простейшем виде эта модель не учитывает использования субстрата для нужд поддержания.

Поглощение субстрата для роста листа зависит от уровня субстрата в листе и не зависит от уровней субстрата в стебле или в корне, кроме того, принято, что можно применить уравнение Михаэлиса — Ментен (см. уравнение (2.17) и рис. 2.2), в связи с чем соотношение

$$\frac{V_l k_l S_l}{K_l + S_l} \text{ кг моль углерода с}^{-1} \quad (8.1)$$

выражает скорость накопления субстрата в компартменте листа.

V_l — объем листовой ткани, S_l — концентрация субстрата в листовом компартменте, k_l — константа, отражающая максимальную скорость утилизации вещества ($S_l \rightarrow \infty$); K_l — константа Михаэлиса — Ментен (значение S_l для половины максимальной скорости утилизации), являющаяся приближенным критерием сродства компартмента листа субстрату. Аналогичные с (8.1) выражения, однако с индексами s и r , примем для описания скорости накопления субстрата соответственно в компартментах стебля и корня.

Субстрат, используемый для роста в соответствии с уравнением (9.1), превращается в растительное вещество с эффективностью Y_G (гл. 6.1, с. 128). Так, один кг субстрата дает кг растительной сухой массы (используются одни и те же единицы измерения субстрата и сухого вещества растения), а остальная часть субстрата

($1 - V_G$) кг тратится на дыхание. Отсюда использование субстрата со скоростью (8.1) приводит к накоплению нового вещества листа со скоростью

$$\frac{Y_G V_l k_l S_l}{K_l + S_l} \text{ кг моль углерода/с.} \quad (8.2)$$

Здесь принимается одно и то же значение эффективности превращения Y_G для всех трех компартментов — листа, стебля и корня. Однако это предположение необходимо смягчить, если эти три части заметно отличаются по своему химическому составу.

В отношении транспорта субстрата из листа в стебель делается очень простое предположение о том, что значение потока субстрата зависит от разности его концентраций (см. уравнение (2.53) и гл. 2.5, с. 58), в связи с чем поток субстрата из листа в стебель может быть представлен в таком виде:

$$\frac{\beta (S_l - S_s)}{r_{ls}} \text{ кг моль углерода/с,} \quad (8.3)$$

где r_{ls} — сопротивление транспорту между листом и стеблем, а β — масштабный коэффициент, который вводится для учета зависимости сопротивления от размеров растения. Соответственно r_{sr} — сопротивление между стеблем и корнем. Чтобы проиллюстрировать роль β , рассмотрим ситуацию, при которой все части растения имеют одинаковую удельную скорость роста, за определенный период времени удваивая свои размеры. При стационарном росте концентрации субстрата будут оставаться неизменными. Однако, поскольку каждая часть растения увеличилась в два раза, для продолжения роста с той же удельной скоростью требуется и удвоение снабжения субстратом. Уравнение (8.3) не удовлетворяет этому условию, если $\beta = 1$, а r_{es} сохраняет постоянное значение. Если принять, что $\beta = W$, где W — общая сухая масса растения, то удвоение размеров растения удвоит транспортные потоки, и станет возможным стационарный рост. Следует сказать, что сопротивление потоку часто пропорционально длине пути, деленной на

площадь поперечного сечения; в этом случае равенство $\beta = W^{\frac{4}{3}}$ может оказаться вполне оправданным, хотя при этом условии не получается стационарного роста, и баланс между различными частями растения со временем будет постепенно изменяться.

Принято считать, что основным фактором, определяющим рост растения, является углеродный субстрат, который возникает благодаря фотосинтетической активности. Если факторы микроокружения (отличные от субстратной концентрации) идентичны в листе, стебле и корне, то в уравнении (8.2) и в соответствующих выражениях должны принимать одни и те же значения параметры

$$k_l = k_s = k_r \text{ и } K_l = K_s = K_r. \quad (8.4)$$

Принятый здесь формализм в известной мере может согласовываться с ситуацией, при которой в ростовых процессах определен-

ную роль играют субстраты нефотосинтетического происхождения и факторы роста. Например, если доступность азота корню, стеблю или листу неодинакова, то это можно учесть соответствующей подгонкой значений k и K . В гл. 9 более подробно описаны методы, с помощью которых эти эффекты можно включать в модель.

2. МАТЕМАТИКА МОДЕЛИ

Каждый из трех компарментов модели (см. рис. 8.1) описывается двумя переменными: сухой массой и концентрацией субстрата. При этом принимается, что растительный материал имеет постоянную плотность, так что его объем пропорционален сухой массе. Поэтому имеется шесть переменных состояний, описывающих систему, и соответственно необходимо иметь шесть уравнений. Из принципа сохранения вещества (уравнение неразрывности) следует:

$$\begin{aligned} \text{скорость изменения субстратного пула} = \\ = \text{приток} - \text{отток} - \text{утилизация.} \end{aligned} \quad (8.5)$$

Это уравнение можно применить к трем компартаментам растения. Например, для листового компартамента размер пула субстрата — $V_l S_l$, приток — интенсивность истинного фотосинтеза P_g , отток — транспортный поток в стебель, описываемый уравнением (8.3), и, наконец, скорость утилизации субстрата отражена в уравнении (8.1). Объединяя все эти выражения, получаем

$$\frac{d}{dt} (V_l S_l) = P_g - \frac{\beta (S_l - S_s)}{r_{ls}} - \frac{V_l k_l S_l}{K_l + S_l}, \quad (8.6)$$

где t — переменная времени. Аналогичное выражение можно записать для компарментов стебля и корня

$$\frac{d}{dt} (V_s S_s) = \frac{\beta (S_l - S_s)}{r_{ls}} - \frac{\beta (S_s - S_r)}{r_{sr}} - \frac{V_s k_s S_s}{K_s + S_s} \quad (8.7)$$

и

$$\frac{d}{dt} (V_r S_r) = \frac{\beta (S_s - S_r)}{r_{sr}} - \frac{V_r k_r S_r}{K_r + S_r}. \quad (8.8)$$

Пусть плотность растения ρ кг моль углерода/м³, тогда

$$W_G = \rho V \quad \text{и} \quad W_i = \rho V_i, \quad i = l, s, r. \quad (8.9)$$

В уравнении (8.9) W_G и V являются соответственно величинами общего структурного сухого вещества растения и его объема, а W_i и V_i применяются к каждому из трех компарментов.

Скорость синтеза нового материала в листе описывается уравнением (8.2), откуда получаем

$$\frac{dW_l}{dt} = \frac{Y_G V_l k_l S_l}{K_l + S_l}, \quad (8.10)$$

и простая замена обозначений на s и r дает соответствующие уравнения для стебля и корня. Удобно записывать уравнение в виде

функции только объема, либо одной лишь сухой массы. Сухая масса выбрана как параметр, более предпочтительный в сравнении с объемом, поскольку его значения обычно проще измерять. Используя уравнение (8.9) для постановки в уравнения (8.7), (8.8) и (8.10) с целью замены V на W , получим

$$\frac{d}{dt} (W_l S_l) = \rho P_g - \frac{\rho \beta (S_l - S_s)}{r_{ls}} - \frac{W_l k_l S_l}{K_l + S_l}, \quad (8.11a)$$

$$\frac{d}{dt} (W_s S_s) = \frac{\rho \beta (S_l - S_s)}{r_{ls}} - \frac{\rho \beta (S_s - S_r)}{r_{sr}} - \frac{W_s k_s S_s}{K_s + S_s} \quad (8.11б)$$

и

$$\frac{d}{dt} (W_r S_r) = \frac{\rho \beta (S_s - S_r)}{r_{sr}} - \frac{W_r k_r S_r}{K_r + S_r}; \quad (8.11в)$$

а также

$$\frac{dW_l}{dt} = \frac{Y_G W_l k_l S_l}{\rho (K_l + S_l)}, \quad (8.12a)$$

$$\frac{dW_s}{dt} = \frac{Y_G W_s k_s S_s}{\rho (K_s + S_s)} \quad (8.12б)$$

и

$$\frac{dW_r}{dt} = \frac{Y_G W_r k_r S_r}{\rho (K_r + S_r)}. \quad (8.12в)$$

Эти шесть уравнений математически описывают нашу модель. Они содержат шесть неизвестных (переменных состояния) — W_l , W_s , W_r , S_l , S_s и S_r , кроме того, имеется 12 параметров: ρ , P_g , β , r_{ls} , r_{sr} , k_l , k_s , k_r , K_l , K_s , K_r и Y_G .

Уравнение, описывающее систему как целое, можно вывести из уравнений (8.11) и (8.12). Для этого умножим обе части уравнения (8.12) на ρ/Y_G и сложим полученные уравнения; добавив к ним уравнение (8.11), получим

$$\frac{d}{dt} (W_l S_l + W_s S_s + W_r S_r) + \frac{\rho}{Y_G} \frac{d}{dt} (W_l + W_s + W_r) = \rho P_g. \quad (8.13)$$

Так как общая структурная масса W_G равна:

$$W_G = W_l + W_s + W_r, \quad (8.14)$$

а средняя концентрация субстрата \bar{S} выражается в виде

$$W_G \bar{S} = W_l S_l + W_s S_s + W_r S_r, \quad (8.15)$$

то, подставив эти выражения в уравнение (8.13), после преобразований получим

$$P_g = \frac{1}{Y_G} \frac{dW_G}{dt} + \frac{d}{dt} \left(\frac{W_G \bar{S}}{\rho} \right). \quad (8.16)$$

Так как $\frac{W_G}{\rho} = V$, то член в скобках в правой части уравнения (8.16) представляет собой общий субстратный пул. Словами содержание уравнения (8.16) можно выразить так: продукты фотосинтеза либо используются в синтезе нового растительного вещества (увеличение структурной сухой массы W_G), либо появляются в запасяющем пуле $W_G\bar{S}/\rho$.

Слова «структура» и «запас» непосредственно не были использованы при разработке этой модели. Однако следует отметить, что общая сухая масса W является суммой структурной сухой массы W_G и субстрата $V\bar{S} = WS/\rho$:

$$W = W_G + V\bar{S} = W_G \left(1 + \frac{\bar{S}}{\rho}\right). \quad (8.17)$$

Компонент структурной сухой массы W_G включает любые относительно нестабильные запасные компоненты; компонент запаса $W_G\bar{S}/\rho$ можно идентифицировать как углеводный компонент, уровень которого в основном и определяет рост растения в соответствии с уравнением (8.1). В зависимости от выбранных значений параметра запасной компонент уравнения (8.17) может быть, а может и не быть значительной частью общей сухой массы (табл. 8.1 и 8.2).

Прежде чем заняться решением уравнений (8.11) и (8.12), полезно обсудить характер величин и понятий, которые встречаются в этих уравнениях, используя при этом введенные в гл. 1.7 (с. 25) представления об «интенсивных» и «экстенсивных» величинах и обращая особое внимание на характер изменения разных величин с увеличением размеров растения. Решения для условий стационарного роста можно получить в случае, если все величины в уравнениях (8.11) и (8.12) выражены в соответствующем масштабе тривиальным решением при $P_g = 0$ и $S_l = S_s = S_r = 0$, когда рост не происходит. Поскольку значения сухой массы являются экстенсивными величинами, а концентрации — интенсивными, можно видеть, что все величины в уравнениях экстенсивные за исключением величин транспорта и скорости истинного фотосинтеза. Если принять, что P_g — константа и (или) $\beta = 1$, то, поскольку уравнения (8.11) содержат и интенсивные и экстенсивные величины, очевидно, невозможно отыскать решение стационарного роста. Для получения таких решений следует предположить, что значения этих величин линейно возрастают с увеличением размера растения.

В связи с этим удобными допущениями являются

$$P_g = W_l p_g \text{ и } \beta = W_G, \quad (8.18)$$

где p_g — константа скорости истинного фотосинтеза на единицу листового структурного вещества (удельная скорость истинного фотосинтеза).

Таблица 8.1. РЕШЕНИЯ СТАЦИОНАРНОГО ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОГО РОСТА МОДЕЛИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДУКТОВ
 ФОТОСИНТЕЗА ДЛЯ ЗНАЧЕНИЙ ПАРАМЕТРОВ УРАВНЕНИЙ (8.51)

Интенсивность истинного фотосинтеза (10^{-3} г, CO_2 м $^{-2}$ с $^{-1}$)	0,0444	0,0909	0,140	0,192	0,248	0,309	0,376	0,451	0,537	0,638
Относительная скорость роста, R_w (сутки $^{-1}$)	0,0432	0,0864	0,130	0,173	0,216	0,259	0,302	0,346	0,389	0,432
Интенсивность нетто ассимиляции, F_A (г м $^{-2}$ сутки $^{-1}$)	1,31	2,68	4,12	5,66	7,31	9,11	11,1	13,3	15,8	18,8
Относительная площадь листьев, F_A (м 2 г $^{-1}$)	0,0330	0,323	0,0314	0,0305	0,0295	0,0285	0,0273	0,0260	0,0246	0,0230
Концентрация субстрата листа, S_l (10^{-3} кг моль м $^{-3}$)	0,345	0,714	1,11	1,54	2,00	2,50	3,04	3,64	4,29	5,00
Концентрация субстрата стебля, S_{st} (10^{-3} кг моль м $^{-3}$)	0,119	0,241	0,368	0,500	0,636	0,778	0,925	1,08	1,24	1,40
Концентрация субстрата корня, S_r (10^{-3} кг моль м $^{-3}$)	0,056	0,114	0,172	0,233	0,294	0,357	0,422	0,488	0,556	0,625
Доля листа, f_l	0,661	0,645	0,629	0,611	0,591	0,570	0,546	0,520	0,492	0,460
Доля стебля, f_{st}	0,246	0,259	0,273	0,289	0,306	0,325	0,346	0,369	0,395	0,424
Доля корня, f_r	0,094	0,096	0,098	0,100	0,103	0,105	0,108	0,111	0,113	0,116
Средняя концентрация субстрата, \bar{S} (10^{-3} кг моль м $^{-3}$)	0,262	0,534	0,816	1,11	1,41	1,71	2,03	2,34	2,66	2,97
Отношение запас : структура, $r \cdot 10^{-3}$	0,079	0,160	0,245	0,332	0,422	0,514	0,608	0,703	0,797	0,890

Таблица 8.2. РЕШЕНИЯ СТАЦИОНАРНОГО ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОГО РОСТА МОДЕЛИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДУКТОВ ФОТОСИНТЕЗА ДЛЯ ЗНАЧЕНИЙ ПАРАМЕТРОВ УРАВНЕНИЙ (8.51), ИЗМЕНЕННЫХ С ПОМОЩЬЮ УРАВНЕНИЯ (8.53)

Интенсивность истинного фотосинтеза (10^{-3} г CO_2 $\text{м}^{-2}\text{с}^{-1}$)	0,0458	0,0967	0,153	0,217	0,287	0,367	0,456	0,557	0,673	0,805
Относительная скорость роста, R_W (сутки $^{-1}$)	0,0432	0,0864	0,130	0,173	0,216	0,259	0,302	0,346	0,389	0,432
Интенсивность нетто ассимиляции, E_A (г м^{-2} сутки $^{-1}$)	1,40	3,06	5,02	7,30	9,97	13,1	16,7	20,9	25,8	31,5
Относительная площадь листьев, F_A (м^2 г^{-1})	0,0309	0,0282	0,0258	0,0237	0,0217	0,0198	0,0181	0,0166	0,0151	0,0137
Концентрация субстрата листа, S_l (кг моль м^{-3})	0,345	0,714	1,11	1,54	2,00	2,50	3,04	3,64	4,29	5,00
Концентрация субстрата стебля, S_{st} (кг моль м^{-3})	0,119	0,241	0,368	0,500	0,636	0,778	0,925	1,08	1,24	1,40
Концентрация субстрата корня, S_r (кг моль м^{-3})	0,056	0,114	0,172	0,233	0,294	0,357	0,422	0,488	0,556	0,625
Доля листа, f_l	0,666	0,656	0,645	0,634	0,622	0,609	0,595	0,579	0,562	0,544
Доля стебля, f_{st}	0,241	0,250	0,259	0,269	0,280	0,291	0,304	0,318	0,333	0,350
Доля корня, f_r	0,093	0,094	0,096	0,097	0,098	0,100	0,101	0,103	0,105	0,106
Средняя концентрация субстрата, \bar{S} (кг моль м^{-3})	0,263	0,540	0,829	1,13	1,45	1,78	2,13	2,50	2,88	3,27
Отношение запас: структура, r	0,079	0,162	0,249	0,340	0,435	0,535	0,640	0,750	0,864	0,982

3. СТАЦИОНАРНЫЙ ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНЫЙ РОСТ

В этом разделе рассматриваются решения модели стационарного экспоненциального роста растения. Имеются многочисленные примеры, когда значительную часть жизни растения проходят через фазу экспоненциального роста (например, см. Hughes, Cockshull, 1969, рис. 6), и этим подтверждается, что такие решения с физиологической точки зрения заслуживают внимания. Предполагается, что переменные интенсивного типа S_l , S_s и S_r во времени не изменяются

$$\frac{d}{dt}(S_i) = 0, \quad i = l, s \text{ и } r, \quad (8.19)$$

а переменные экстенсивного типа во времени экспоненциально возрастают

$$W_l = W_l(0) e^{\mu t}, \quad W_s = W_s(0) e^{\mu t}, \quad W_r = W_r(0) e^{\mu t}, \\ W_G = W_G(0) e^{\mu t}, \quad (8.20)$$

где $W_l(0)$ и другие обозначают значение W_l и другие при $t = 0$, а μ — удельная скорость роста. Подставляя уравнения (8.20) и (8.18) в уравнения (8.11) и (8.12), используя (8.19) и сокращая общий множитель $e^{\mu t}$, получаем

$$\mu W_l(0) S_l = \rho W_l(0) P_g - \frac{W_G(0)(S_l - S_s)}{r_{ls}} - \frac{W_l(0) k_l S_l}{K_l + S_l}, \\ \mu W_s(0) S_s = \frac{W_G(0)(S_l - S_s)}{r_{ls}} - \frac{W_r(0)(S_s - S_r)}{r_{sr}} - \frac{W_s(0) k_s S_s}{K_s + S_s} \quad (8.21)$$

и

$$\mu W_r(0) S_r = \frac{W_G(0)(S_s - S_r)}{r_{sr}} - \frac{W_r(0) k_r S_r}{K_r + S_r},$$

а также

$$\mu = \frac{Y_G k_l S_l}{\rho(K_l + S_l)}, \\ \mu = \frac{Y_G k_s S_s}{\rho(K_s + S_s)}, \\ \mu = \frac{Y_G k_r S_r}{\rho(K_r + S_r)}. \quad (8.22)$$

В уравнение (8.21) целесообразно включить относительные концентрации структурного сухого вещества в трех компартментах, равные,

$$f_l = \frac{W_l}{W_G}, \quad f_s = \frac{W_s}{W_G} \quad \text{и} \quad f_r = \frac{W_r}{W_G}. \quad (8.23)$$

Из уравнения (8.14) следует, что

$$f + f_s + f_r = 1, \quad (8.24)$$

а из уравнения (8.15)

$$\bar{S} = f_l S_l + f_s S_s + f_r S_r. \quad (8.25)$$

С помощью уравнений (8.23) и (8.21) получаем

$$\begin{aligned} \mu f_l S_l &= \rho f_l P_g - \frac{(S_l - S_s)}{r_{ls}} - \frac{f_l k_l S_l}{K_l + S_l}, \\ \mu f_s S_s &= \frac{(S_l - S_s)}{r_{ls}} - \frac{(S_s - S_r)}{r_{sr}} - \frac{f_s k_s S_s}{K_s + S_s} \end{aligned} \quad (8.26)$$

и

$$\mu f_r S_r = \frac{(S_s - S_r)}{r_{sr}} - \frac{f_r k_r S_r}{K_r + S_r}.$$

Таким образом, задача формируется семью уравнениями (8.22), (8.24) и (8.26), которые могут быть решены совместно относительно семи неизвестных μ , S_l , S_s , S_r , f_l , f_s и f_r . Из уравнения (8.22) видно, что если

$$k = k_l = k_s = k_r \text{ и } K = K_l = K_s = K_r, \quad (8.27)$$

то одновременно выполняется условие

$$S_l = S_s = S_r. \quad (8.28)$$

Однако в этом случае не удовлетворяется уравнение (8.26), поскольку все величины, описывающие транспорт, становятся равными нулю (при этом принимается, что сопротивления не равны нулю). Таким образом, для стационарного роста решения не существует, если параметры утилизации одинаковы в листе, стебле и корне, как это показано в уравнении (8.27), за исключением случая, когда сопротивления транспорту очень малы. Существование решений стационарного роста означает, что либо параметры утилизации одинаковы по всему растению, а сопротивления транспорту малы, либо сопротивления транспорту существенны по величине, а параметры утилизации варьируют, так что для одного и того же уровня субстрата утилизация происходит тем быстрее, чем дальше он находится от источника субстрата. Первая возможность относится к растению, которое не реагирует (путем изменения содержания сухого вещества в различных частях растения) на изменения скорости истинного фотосинтеза. Вторая возможность с конечными величинами сопротивлений транспорту и варьирующими параметрами утилизации в листе, стебле и корне рассмотрена далее в гл. 6 (с. 126).

4. ВЕЛИЧИНЫ, ПОЛУЧАЕМЫЕ ПРИ АНАЛИЗЕ РОСТА РАСТЕНИЯ

Модель распределения дает информацию о том, как растут отдельные части растения; суммирование этих частей, очевидно, даст описание поведения всего растения. Несмотря на то что решающим тестом для модели является сравнение предсказываемых данных с результатами эксперимента, полученными на разных частях растения, легче и намного быстрее проводить приближенное испытание модели, сравнивая ее предсказания с реакциями целого растения. С этой целью можно вывести выражения для параметров, характерных для традиционного анализа роста, использовав для этого переменные и параметры модели распределения. При этом используются традиционные единицы измерения.

Пусть W' (г) — сухая масса растения (включая и структурные, и запасные компоненты), A (м^2) — листовая поверхность и t' (дни) — переменная времени. Относительная скорость роста — R_W (г/г·сутки), интенсивность нетто ассимиляции — E_A (г/м²·сутки), относительная площадь листьев — F_A (м²/г) определяются такими выражениями:

$$R_W = \frac{1}{W'} \frac{dW'}{dt'}, \quad (8.29)$$

$$E_A = \frac{1}{A} \frac{dW'}{dt'} \quad (8.30)$$

и

$$F_A = \frac{A}{W'}. \quad (8.31)$$

Эти три выражения не являются независимыми, а связаны между собой соотношением

$$R_W = E_A F_A. \quad (8.32)$$

Из уравнения (8.20) следует, что в течение стационарного экспоненциального роста удельная скорость роста — μ (с^{-1}) равна:

$$\mu = \frac{1}{W_G} \frac{dW_G}{dt}, \quad (8.33)$$

и поскольку отношение запас : структура при стационарном состоянии является постоянным, а в сутках содержится 86 400 с, то R_W составляет

$$R_W = 86\,400\mu. \quad (8.34)$$

Площадь листьев A рассчитывается по формуле

$$A = \frac{V_l}{h} = \frac{W_l}{\rho h} = \frac{f_l W_G}{\rho h}, \quad (8.35)$$

где h (м) — толщина свежего листа; в этом случае используются уравнения (8.9) и (8.23). Интенсивность истинного фотосинтеза на

единицу структурной массы листовой ткани P_g встречается в первом из уравнений (8.26) (см. уравнение (8.18)). Она связана с более привычным выражением для интенсивности истинного фотосинтеза на единицу поверхности листовой ткани P_g^A

$$P_g^A = 44\,000 \rho h p_g \text{ г CO}_2/\text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}.$$

Принимая, что 1 кг/моль углерода в сухой массе растения эквивалентен 30 000 г сухого вещества растения (считая, что растение состоит из единиц $\{\text{CH}_2\text{O}\}$), скорость роста можно выразить следующим образом:

$$\frac{dW'}{dt'} = 30\,000 \times 86\,400 = \frac{dW}{dt} = 30\,000 \times 86\,400 \left(1 + \frac{\bar{S}}{\rho}\right) \frac{dW_G}{dt}; \quad (8.36)$$

здесь использовано уравнение для стационарного роста (8.17). Из уравнений (8.30), (8.35), (8.36) и (8.34) следует

$$E_A = 30\,000 \frac{\rho h}{f_l} \left(1 + \frac{\bar{S}}{\rho}\right) R_W. \quad (8.37)$$

Наконец, уравнение

$$F_A = \frac{1}{30\,000} \frac{f_l}{\rho h} \frac{1}{1 + \frac{\bar{S}}{\rho}} \quad (8.38)$$

описывает относительную площадь листьев (оно получено преобразованием уравнения (8.37) на основе уравнения (8.32)).

Иногда полезно применять другой параметр растения — отношение запасного и структурного материала всего растения; это отношение можно обозначить через r и рассчитывать его по такой формуле:

$$r = \frac{\bar{S}}{\rho}. \quad (8.39)$$

Интенсивность видимого фотосинтеза для всего растения P_n выражается следующим образом (см. уравнение (8.16)):

$$P_n = \frac{dW}{dt} = \frac{dW_G}{dt} + \frac{d}{dt} \left(\frac{W_G \bar{S}}{\rho} \right), \quad (8.40)$$

что получается из уравнения (8.17). Коэффициент эффективности θ можно определить как отношение P_n к P_g , он отражает, какая часть усвоенного углерода остается в растении. Для стационарного роста из уравнений (8.40), (8.16), (8.20), (8.19) и (9.39) вытекают следующие соотношения:

$$P_n = \mu (1 + r) W_G, \quad (8.41)$$

$$P_g = \mu \left(\frac{1}{Y_G} + r \right) W_G \quad (8.42)$$

$$\theta = \frac{P_n}{P_g} = \frac{1+r}{\frac{1}{Y_G} + r}. \quad (8.43)$$

В этих соотношениях отражаются многие общие идеи о росте растения. Из уравнения (8.42) очевидно, что для растения с данной интенсивностью истинного фотосинтеза целого растения P_g удельная (или относительная) скорость роста μ достигает максимального значения при r (отношение запас : структура), равном нулю. С другой стороны, низкое значение r дает пониженные эффективности (θ , уравнение (8.43)) связывания углерода; это вытекает из предположения, что образование запасного вещества не сопровождается потерями, в то время как в процессе синтеза структурного материала теряется часть субстрата, равная $(1 - Y_G)$. В определенных условиях, например, когда рост растений происходит при слабой освещенности зимой, желательно, чтобы высокое значение R_W достигалось при низком значении E_A . Согласно уравнению (8.37), для этого желательно иметь высокое значение f_l , т. е. чтобы большая часть структурного вещества была сосредоточена в ткани листа (источника). Уменьшение отношения запас : структура, r (более низкий средний уровень субстрата \bar{S}), при постоянном значении R_W или μ означает, что для поддержания данной удельной скорости роста необходимы более низкие значения видимого или истинного фотосинтеза; такой эффект должен получаться при увеличении величины потенциального стока, например, путем увеличения параметра утилизации k .

5. ПРЕОБРАЗОВАНИЕ СТАЦИОНАРНОЙ МОДЕЛИ В МОДЕЛЬ ЦЕЛОГО РАСТЕНИЯ

Здесь сформулированы упрощающие предположения, благодаря которым рассматриваемая модель сводится к аналитически решаемой модели целого растения, разработанной Торнли и Хардом (Thornley, Hurd, 1974), которые успешно применили ее для большой серии измерений роста растений томата (Hurd, Thornley, 1974).

Приравняем к нулю сопротивление транспорту так, что

$$S = S_l = S_s = S_r, \quad (8.44)$$

применяя уравнение (8.27), приведем уравнение (8.22) к такому виду:

$$\mu = \frac{1}{W_G} \frac{dW_G}{dt} = \frac{Y_G k S}{\rho(K + S)}. \quad (8.45)$$

Модель целого растения в гл. 7 построена на основе понятий о структурном и запасном веществах растения — W_G и W_S . Преобра-

зуюм уравнение (8.45), используя соотношения

$$VS = W_S \text{ и } V = \frac{W_G}{\rho}. \quad (8.46)$$

Подставим эти величины в уравнение (8.45) и получим

$$\frac{1}{W_G} \frac{dW_G}{dt} = \frac{Y_G k W_S}{\rho \left(W_S + \frac{K}{\rho} W_G \right)}, \quad (8.47)$$

при

$$R = 86\,400 \frac{Y_G k}{\rho} \text{ и } b = \frac{K}{\rho} \quad (8.48)$$

уравнение (8.47) становится сходным с уравнением (7.4), а именно:

$$\frac{1}{W_G} \cdot \frac{dW_G}{dt'} = R \frac{W_S}{W_S + bW_G}. \quad (8.49)$$

Третий параметр модели целого растения (уравнение (7.2)) «структурная относительная площадь листьев» F_G , как легко показать, можно выразить следующим образом:

$$F_G = \frac{1}{30} \cdot \frac{1}{1000} \frac{f_l}{\rho h} \text{ м}^2/\text{г}. \quad (8.50)$$

Показано, что модель целого растения Торнли и Харда (Thornley, Hurd, 1974, и гл. 7) является специальным случаем описанной здесь модели распределения. Три параметра модели целого растения относительно легко определяются по данным анализа роста, что дает возможность определять начальные значения параметров в модели распределения.

6. СТАЦИОНАРНЫЕ РЕШЕНИЯ

Для изучения предсказаний модели роста с ограниченным транспортом использовались следующие значения параметров:

$$\begin{aligned} k_l &= 1,0 \cdot 10^{-4} \text{ кг моль углерода/м}^3 \cdot \text{с}, \\ k_s &= 2,0 \cdot 10^{-4} \text{ кг моль углерода/м}^3 \cdot \text{с}, \\ k_r &= 3,0 \cdot 10^{-4} \text{ кг моль углерода/м}^3 \cdot \text{с}, \\ K_l &= 0,010 \text{ кг моль углерода/м}^3, \\ K_s &= 0,007 \text{ кг моль углерода/м}^3, \\ K_r &= 0,005 \text{ кг моль углерода/м}^3, \\ r_{ls} &= 667 \text{ с}, \\ r_{sr} &= 667 \text{ с}, \\ Y_G &= 0,5 \text{ эквивалентов углерода ткани} \\ &\quad \text{на эквивалент углерода субстрата}, \\ \rho &= 3,333 \text{ кг моль углерода на м}^3 \\ &\quad \text{сырой ткани растения}, \\ h &= 0,0002 \text{ м}. \end{aligned} \quad (8.51)$$

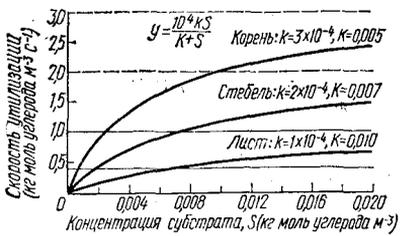


Рис. 8.2

Реакция скорости утилизации на увеличение концентрации субстрата S в листе, стебле и корне. Пунктирными линиями показаны положения асимптот, точечной линией обозначено возможное решение стационарного роста. См. текст и уравнения (8.21), (8.22) и (8.28).

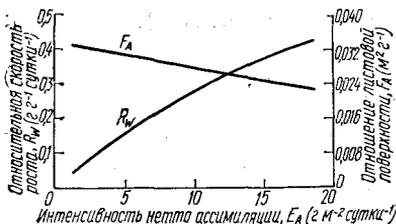


Рис. 8.3

Изменения относительной скорости роста R_w и относительной площади листьев F_A с увеличением интенсивности нетто ассимиляции E_A . Используются значения параметров, приведенные в уравнениях (8.51), и численные решения стационарного роста, приведенные в таблице 8.1.

Единица «кг моль углерода» легко превращается в кг углерода CO_2 или углеводов умножением соответственно на 12,44 или 30. Как обсуждалось в гл. 1.10 (с. 42), поскольку 1 кг/м^3 — это то же, что и 1 г/л , $K_r = 0,005 \text{ кг моль углерода м}^{-3}$ — это то же, что и $0,005$ молей, или 5 миллимолей.

На рис. 8.2 изображены кривые утилизации (8.4) в листе, стебле и корне при значениях параметров (8.51). В случае стационарного роста все части растения растут с одной и той же удельной скоростью и используют субстрат с одинаковой удельной скоростью, и, таким образом, решение может изображаться горизонтальной линией, как на рис. 8.2, а концентрации субстрата в листе, стебле и корне определяются пересечением этой линии с кривыми утилизации. Максимальная удельная скорость роста целого растения (в сбалансированном росте) определяется максимальной удельной скоростью роста того компонента растения, который растет с наименьшей скоростью при данной концентрации субстрата. В данном случае это лист; из первого уравнения (8.22), при $S_1 \rightarrow \infty$, следует, что максимальная удельная скорость его роста для значений параметров (8.51) равна:

$$\mu = \frac{Y_g k_l}{\rho} = 1,5 \cdot 10^{-5} \text{ с}^{-1}, \quad (8.52)$$

что соответствует (уравнение (8.34)) относительной скорости роста (R_w), равной $1,3 \text{ сут}^{-1}$.

Решения задачи получены таким образом, чтобы избежать решения системы нелинейных уравнений. Вместо того, чтобы рассматривать удельную скорость роста μ как неизвестную величину,

Рис. 8.4

Изменения концентраций субстрата в листе S_l , стебле S_s и корне S_r , а также среднего значения \bar{S} с увеличением интенсивности нетто ассимиляции E_A . Используются значения параметров, приведенных в уравнениях (8.5), и численные решения для стационарного роста, представленные в табл. 8.1.

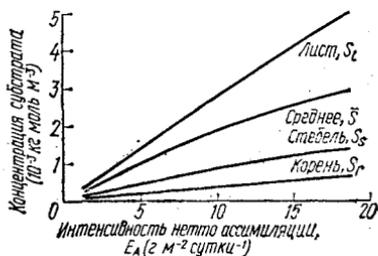
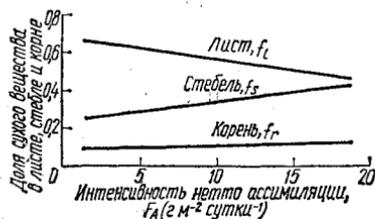


Рис. 8.5

Изменения доли сухого вещества в листе f_l , стебле f_s и корне f_r с увеличением интенсивности нетто ассимиляции E_A . Используются значения параметров, приведенные в уравнении (8.51), и численные решения для стационарной скорости роста, описанные в табл. 8.1.



а интенсивность истинного фотосинтеза как параметр с заданным численным значением, зависящий от внешних условий, задается значение μ , после чего уравнения решаются относительно S_l , S_s , S_r , f_l , f_s , f_r и p_g . Более конкретно, задавая μ по уравнению (8.26), определяют S_l , S_s и S_r ; из второго и третьего уравнений (8.26) находят f_r и f_s ; а затем по уравнению (8.24) вычисляют f_l . Наконец, первое уравнение (8.26) позволяет рассчитать p_g . Решения для стационарного роста, полученные таким путем с параметрами уравнения (8.51), приведены в табл. 8.1, а графически изображены на рис. 8.3—8.5.

Значения параметров (8.51) дают только небольшие отношения запас : структура, обуславливая разумные величины интенсивности фотосинтеза; так, даже растение с относительной скоростью роста $0,432 \text{ сутки}^{-1}$ имеет свыше 99% структуры. Таким образом, отношение между относительной скоростью роста R_w , интенсивностью нетто ассимиляции E_A и относительной площадью листьев F_A (уравнение (8.37) и (8.38) зависит от f_l — содержания сухого вещества в листовой ткани; величина $(1 + \bar{S}/\rho)$ в этих уравнениях существенно не отличается от единицы. Параметры (8.51), решения, отраженные в табл. 8.1, и рис. 8.3—8.5 описывают растение, адаптивная реакция которого обусловлена дифференциальной способностью различных его частей реагировать на изменение концентрации углеводов, составляющей лишь незначительную часть общей сухой массы растения. У некоторых растений, таких как томаты, углеводы образуют значительную часть сухой массы растения, и их количество зависит преимущественно от относительной скорости роста (Thornley, Hurd, 1974, рис. 3). Для такой более сложной ситуации получены решения, где соотношения между параметрами

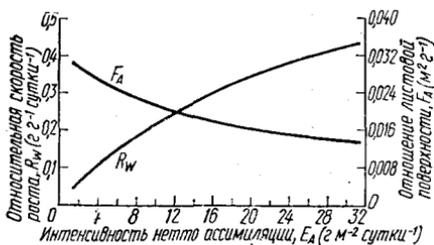


Рис. 8.6

Изменения относительной скорости роста R_W , а также относительной площади листьев F_A с увеличением интенсивности нетто ассимиляции E_A . Используются значения параметров, приведенные в (8.51), (8.53). Численные решения даны в табл. 8.2.

ростового анализа (уравнение (8.37) и (8.38) зависят от двух параметров f_l и $(1 + \bar{S}/\rho)$.

Предположим, что пять из параметров (8.51) увеличились в тысячу раз и стали равными:

$$\begin{aligned}
 K_l &= 10 \text{ кг моль углерода/м}^3, \\
 K_s &= 7 \text{ кг моль углерода/м}^3, \\
 K_r &= 5 \text{ кг моль углерода/м}^3, \\
 r_{ls} &= 667 \cdot 10^3 \text{ с}, \\
 r_{sr} &= 667 \cdot 10^3 \text{ с}.
 \end{aligned}
 \tag{8.53}$$

Влияние этих изменений (см. табл. 8.2) состоит просто в умножении концентраций субстрата на 1000 (уравнение (8.22)) для одной и той же удельной скорости роста; однако применение уравнений (8.26) приводит к разным значениям доли распределения f_l , f_s и f_r , а отсюда также и таких величин, как интенсивность нетто ассимиляции, относительная площадь листьев, отношение запас : структура, относительная скорость роста. Эти результаты показаны в табл. 8.2 и на рис. 8.6. Отношения между параметрами анализа роста E_A , R_W и F_A заметно отклоняются от линейности (сравни например, данные рис. 8.6 и 8.3); с другой стороны, значительно более стабильными являются доли распределения f_l , f_s , f_r , иначе говоря, распределительная реакция растения сократилась благодаря этим изменениям параметров.

Можно рассматривать три различных типа моделей растений. В первом из них запас не играет существенной роли, и реакция на влияние среды достигается посредством изменения топографии распределения структурного сухого вещества. Во втором характер распределения структуры является довольно константным, а адаптацию можно приписывать преимущественно изменениям отношения запас : структура. В третьем типе оба эффекта имеют существенное значение для адаптивной реакции. Имеющиеся сведения подтверждают, что растение томата принадлежит ко второму типу.

Распределение углерода и азота в процессе вегетативного роста растения

В описанной в предыдущей главе модели вегетирующего растения единственный субстрат (углерод) распределялся между тремя компартментами (листом, стеблем и корнем). Хотя эта модель в отдельных случаях адекватно описывает рост и реакции растения, в других ее свойства явно нефизиологичны. Это, по крайней мере частично, обусловлено ее несбалансированностью по структуре. На самом деле модель учитывает три компартмента растения — лист, стебель и корень, однако только один из них (лист) необходим для обеспечения роста модельного растения. Это приводит к произвольности выбора значений параметров, обеспечивающих стационарный экспоненциальный рост. Здесь показано, как устранить этот недостаток путем «сбалансирования» модели. Например, можно построить модель, в которой количество субстратов (или факторов роста, гормонов), важных для роста, равно числу компартментов растения, а в каждом из компартментов образуется один из этих субстратов. Поскольку в таком случае рост каждого компартмента будет зависеть от активностей всех прочих компартментов, между ними установится определенный функциональный баланс. Такая модель должна быть описана как полностью сбалансированная, в таком случае она будет реагировать на изменения внешних условий как целое, чтобы продемонстрировать метод, мы сначала опишем простейший пример сбалансированной двухкомpartmentальной и двухсубстратной модели. Компартменты — побег и корни, а необходимые субстраты — углерод и азот поступают в растение благодаря активности побега и корня. Такая модель здесь детально рассматривается. Пример использования ее для описания роста и реакции растения томата на изменения температуры корня показан в работе Купера и Торнли (Cooper, Thornley, 1976). Далее обсуждается частично сбалансированная модель, в которой растение представлено состоящим из трех компартментов — листа, стебля и корня; рост их зависит от углерода, поставляемого листом, и азота, подаваемого корнем.

Таким образом, здесь стебель не является существенной частью растения. Однако затем показано, как эту модель можно сделать полностью сбалансированной, принимая, что ростовой фактор, синтез которого происходит только в стебле, играет важную роль в росте листа и корня (это в равной мере может быть достигнуто альтернативным предположением: например, если принять, что сопротивление транспорту обратно пропорционально сухой массе стебля).

1. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ УГЛЕРОДА И АЗОТА МЕЖДУ ПОБЕГОМ И КОРНЕМ

Описываемый здесь тип модели качественно рассмотрел Уайт (White, 1937); излагаемая математическая трактовка задачи близка к той, которая дана Торнли (Thornley, 1972).

А. Предположения

Диаграмма процесса показана на рис. 9.1. Переменные W , V , C и N относятся к структурной сухой массе, объему, концентрации углерода и концентрации азота соответственно; эти величины имеют индексы s и r , обозначающие побег и корень. Плотность структурного материала ρ принята одинаковой и в побеге и в корне, поэтому

$$W_s = \rho V_s, \text{ и } W_r = \rho V_r. \quad (9.1)$$

Использованы единицы: кг — для W , м^3 — для V и $\text{кг}/\text{м}^3$ — для ρ , для C — $\text{кг моль углерода}/\text{м}^3$, для N — $\text{кг моль азота}/\text{м}^3$. Поэтому $C_s V_s$ выражает количество углеродного субстрата в побеге в единицах кг моль углерода . Чтобы превратить эту величину в кг, нужно умножить ее на M_C — «молекулярную массу» углеродного субстрата на атом C (если углеродный субстрат — углевод $\{\text{CH}_2\text{O}\}$, $M_C = 30$). Точно так же M_N относится к «молекулярной массе» азотного субстрата на атом азота.

Принимаем, что рост структурного материала зависит только от наличия двух субстратов, поставляющих углерод и азот, другие же факторы либо не влияют на рост, либо сохраняют постоянное значение. Допускаем далее, что может быть применено простое выражение для двухферментной кинетики (см. гл. 2.3.В (с. 54), уравнение (2.30), рис. 2.4), так что

скорость использования углеродного субстрата =

$$= \frac{kCN}{1 + \sigma_C C + \sigma_N N + \sigma_{CN} CN} \quad (9.2)$$

в единицах $\text{кг моль}/\text{м}^3 \text{ с}$; в этом уравнении k , σ_C , σ_N и σ_{CN} — константы, C и N — соответственно концентрации углерода и азота.

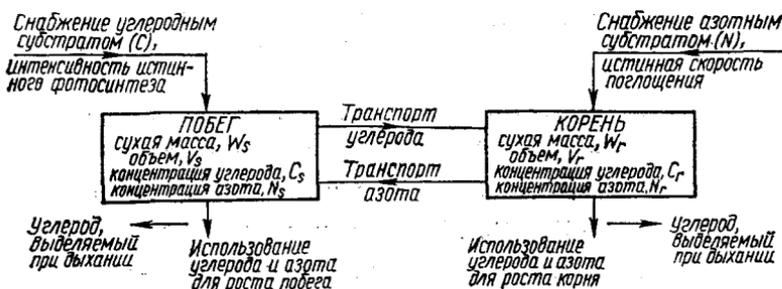


Рис. 9.1

Модель распределения углерода (C) и азота (N) между побегом и корнем.

Чтобы выразить этот результат более кратко, введем выражение

$$F(C, N) = \frac{kCN}{1 + \sigma_C C + \sigma_N N + \sigma_{CN} CN} \quad (9.3)$$

Это выражение можно назвать удельной силой стока или активностью стока (Waggen Wilson, 1972, уравнение 5). Отсюда следует

$$\begin{aligned} \text{скорость использования углерода побегом} = \\ = V_s F(C_s, N_s) \text{ кг моль углерода/с.} \end{aligned} \quad (9.4)$$

В этой модели не учитываются потребности поддержания. Допустив, что углеродный субстрат превращается в новый структурный материал с постоянной эффективностью конверсии Y_G , приходим к выводу о том, что использование углерода со скоростью, выражаемой уравнением (9.4), сопровождается образованием нового структурного материала стебля со скоростью $Y_G V_s F(C_s, N_s)$ кг моль углерода/с; обозначив дополнительный фактор конверсии γ , который характеризует превращение структурной сухой массы в кг моль углерода к кг структурного материала, получаем эквивалентное первому другое выражение

$$\gamma Y_G V_s F(C_s, N_s) \text{ кг/с.} \quad (9.5)$$

Предположим, что атомное отношение азота к углероду в структурном материале равно константе λ . Она сохраняет одно и то же значение в побеге и корне и не изменяется при изменениях относительных количеств запасного азота и запасного углерода (N/C отношение), доступных для структурного роста. Таким образом, появление одного углеродного атома в структурном материале неизбежно сопровождается включением в структуру λ атомов азота, какими бы ни были концентрации углерода и азота в субстрате. Хотя по предположению отношение углерод : азот в структурном материале устанавливается на постоянном уровне, возможно варьирование отношения углерод : азот в целом растении, в побеге или корне в результате изменений количеств запасных углерода

и азота. Фактор эффективности конверсии Y_G относится только к углероду субстрата в модели, хотя он может быть непосредственно применен как сходный фактор использования азота.

Отсюда

$$\begin{aligned} & \text{скорость использования азота побегом} = \\ & \quad = \lambda Y_G V_s F(C_s, N_s) \text{ кг моль азота/с,} \\ & \text{скорость использования углерода корнем} = \\ & \quad = V_r F(C_r, N_r) \text{ кг моль углерода/с} \end{aligned} \quad (9.6)$$

и

$$\begin{aligned} & \text{скорость использования азота корнем} = \\ & \quad = \lambda Y_G V_r F(C_r, N_r) \text{ кг моль азота/с.} \end{aligned}$$

Наконец, скорость синтеза нового структурного материала корнем (аналогично уравнению (9.5)) равна

$$\gamma Y_G V_r F(C_r, N_r) \text{ кг/с.} \quad (9.7)$$

Транспорт углеродного и азотного субстратов может быть описан сходным образом с помощью простых уравнений гл. 8 (уравнение (8.3) и др. и гл. 2.5 (с. 58), а именно:

$$\begin{aligned} & \text{скорость транспорта субстрата} = \\ & \quad = \frac{\text{разности концентрации субстрата}}{\text{сопротивление}}. \end{aligned}$$

Поток углеродного субстрата из побега в корень равен

$$\frac{\beta (C_s - C_r)}{r_C} \text{ кг моль углерода/с,} \quad (9.8)$$

а азота из корня в побег

$$\frac{\beta (N_r - N_s)}{r_N} \text{ кг моль азота/с,} \quad (9.9)$$

где r_C и r_N — сопротивление транспорту углерода и азота, β — фактор размерности, который вводится, чтобы определить характер зависимости изменений этих сопротивлений от размера растения (уравнение (8.3)).

В модели допускается, что скорости поглощения углеродного субстрата побегом и азотного субстрата корнем пропорциональны соответственно структурным сухим массам побега и корня, что дает такие соотношения:

$$\begin{aligned} & \text{скорость суммарного поглощения углеродного субстрата} \\ & \quad \text{побегом} = k_C W_s \text{ кг моль углерода/с} \end{aligned} \quad (9.10)$$

и

$$\begin{aligned} & \text{скорость суммарного поглощения азотного субстрата} \\ & \quad \text{корнем} = k_N W_r \text{ кг моль азота/с,} \end{aligned} \quad (9.11)$$

где k_C и k_N — константы. Поскольку удельная интенсивность фотосинтеза часто является постоянной величиной при неизменных внешних условиях, представляется разумным считать k_C константой. Предположение о том, что k_N — константа, обосновать труднее. Например, если k_N зависит от метаболической активности корня и от дыхания, можно аргументировать зависимость k_N от C_r — концентрации углеродного субстрата в корне. Это должно быть сделано, хотя наш анализ основан на более простом допущении о константности данной величины.

Б. Математика модели

Модель (рис. 9.1) имеет шесть переменных: W_s , C_s , N_s , W_r , C_r , и N_r (V — пропорциональна W по предположению — уравнение (9.1)). Поэтому для решения задачи необходимо иметь шесть дифференциальных уравнений первого порядка. Применяя уравнение (8.5) к пулам углерода и азота в побеге и корне и обращаясь к уравнениям (9.4) — (9.11), получаем

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}(V_s C_s) &= k_C W_s - \frac{\beta(C_s - C_r)}{r_C} - V_s F(C_s, N_s), \\ \frac{d}{dt}(V_s N_s) &= \frac{\beta(N_r - N_s)}{r_N} - \lambda Y_G V_s F(C_s, N_s), \\ \frac{d}{dt}(V_r C_r) &= \frac{\beta(C_s - C_r)}{r_C} - V_r F(C_r, N_r)\end{aligned}$$

и

$$\frac{d}{dt}(V_r N_r) = k_N W_r - \frac{\beta(N_r - N_s)}{r_N} - \lambda Y_G V_r F(C_r, N_r). \quad (9.12)$$

В дополнение к этим уравнениям необходимы еще два уравнения, выражающие скорость роста структурного материала побега и корня (из уравнений (9.5) и (9.7)):

$$\frac{dW_s}{dt} = \gamma Y_G V_s F(C_s, N_s)$$

и

$$\frac{dW_r}{dt} = \gamma Y_G V_r F(C_r, N_r). \quad (9.13)$$

Используя уравнение (9.1), преобразуем уравнения (9.12) и (9.13) для замены объема на сухую массу и получим:

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}\left(\frac{W_s C_s}{\rho}\right) &= k_C W_s - \frac{\beta(C_s - C_r)}{r_C} - \frac{W_s}{\rho} F(C_s, N_s), \\ \frac{d}{dt}\left(\frac{W_s N_s}{\rho}\right) &= \frac{\beta(N_r - N_s)}{r_N} - \frac{\lambda Y_G W_s}{\rho} F(C_s, N_s), \\ \frac{d}{dt}\left(\frac{W_r C_r}{\rho}\right) &= \frac{\beta(C_s - C_r)}{r_C} - \frac{W_r}{\rho} F(C_r, N_r)\end{aligned} \quad (9.14)$$

и

$$\frac{d}{dt} \left(\frac{W_r N_r}{\rho} \right) = k_N W_r - \frac{\beta (N_r - N_s)}{N} - \frac{\lambda Y_G N_r}{\rho} F(C_r, W_r),$$

а также

$$\frac{dW_s}{dt} = \frac{\gamma Y_G W_s F(C_s, N_s)}{\rho}$$

и

$$\frac{dW_r}{dt} = \frac{\gamma Y_G W_r F(C_r, N_r)}{\rho}. \quad (9.15)$$

Шесть уравнений (9.14) и (9.15) дают полное математическое описание модели и вместе с системой начальных условий могут быть использованы для расчета роста растения.

Из этих уравнений можно вывести соотношения, описывающие всю систему, которые позволяют проверить формулировки модели и не зависят от частных предположений, сделанных в отношении утилизации и транспорта субстратов. С некоторым приближением можно получить общее уравнение, связывающее соотношение корень : побег с активностями корня и побега.

Сложив первое и третье из уравнений (9.14) и прибавив затем уравнения (9.15), после умножения обеих частей на $1/\gamma Y_G$ получим

$$\frac{d}{dt} (W_s C_s + W_r C_r) + \frac{\rho}{\gamma Y_G} \frac{d}{dt} (W_s + W_r) = \rho k_C W_s. \quad (9.16)$$

Общие структурная и запасная сухие массы растения W_G и W_s связаны следующим соотношением:

$$W_G = W_s + W_r$$

и

$$W_s = \frac{W_s}{\rho} (M_C C_s + M_N N_s) + \frac{W_r}{\rho} (M_C C_r + M_N N_r). \quad (9.17)$$

Средние концентрации субстратов углерода и азота \bar{C} и \bar{N} таковы:

$$W_G \bar{C} = W_s C_s + W_r C_r \quad \text{и} \quad W_G \bar{N} = W_s N_s + W_r N_r. \quad (9.18)$$

Подставив выражения (9.17) и (9.18) в уравнение (9.16), пишем

$$\frac{1}{\rho} \frac{d}{dt} (W_G \bar{C}) + \frac{1}{\gamma Y_G} \frac{dW_G}{dt} = k_C W_s. \quad (9.19)$$

Полученное уравнение описывает общее использование углерода: первое слагаемое слева — скорость изменения запасного углерода, второе — скорость, с которой углерод используется для структурного роста, а член справа — истинная скорость поглощения углерода. Сходное выражение может быть получено для общего использования азота, для этого обе части уравнения (9.15) умножим на $\lambda \rho / \gamma$, прибавим второе и четвертое из уравнений (9.14), исполь-

вовав уравнения (9.17) и (9.18), после преобразований получим

$$\frac{1}{\rho} \frac{d}{dt} (W_G \bar{N}) + \frac{\lambda}{\gamma} \frac{dW_G}{dt} = k_N W_r. \quad (9.20)$$

Если принять, что на долю запасных субстратов приходится относительно небольшая часть растений, так что в уравнениях (9.19) и (9.20) можно принять $\bar{C} = \bar{N} = 0$, то исключением dW_G/dt из этих двух уравнений получаем

$$k_N W_r = \lambda Y_G k_C W_s. \quad (9.21)$$

Это отношение показывает, что, пренебрегая запасными материалами, независимо от конкретных предположений, касающихся утилизации и транспорта, можно допускать, что между активностями побега и корня существует постоянная пропорциональность.

Наконец, общая сухая масса растения W равна:

$$W = W_G + W_s, \quad (9.22)$$

а удельная скорость роста всего растения —

$$\mu = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt}. \quad (9.23)$$

В. Величины, получаемые при анализе роста целого растения

Развивая обсуждение гл. 8.4 (с. 164), получаем выражение для относительной скорости роста R_w (г/г·сутки), интенсивности нетто ассимиляции E_A (г/м²·сутки) и относительной площади листьев F_A (м²/г), определенные уравнениями (8.29), (8.30) и (8.31), и некоторые другие полезные параметры, характеризующие целое растение.

Общая сухая масса растения W' (г) равна:

$$W' = 1000W, \quad (9.24)$$

а время t' (сутки) —

$$86\,400t' = t. \quad (9.25)$$

Из уравнений (8.29) и (9.23) получаем

$$R_W = 86\,400\mu. \quad (9.26)$$

Если f — часть материала — побега, сосредоточенная в листовой ткани, то относительная площадь листьев выражается следующим образом:

$$A = \frac{fW_{s'}}{\rho h}, \quad (9.27)$$

где h (м) — толщина листа. Интенсивность истинного фотосинтеза целого растения по определению равна $k_C W_s$ (уравнение (9.10)), так что скорость истинного фотосинтеза на единицу поверхности листа — P_g равна

$$P_g = 44\,000 \frac{\rho h k_C}{f} \text{ г CO}_2/\text{м}^2 \cdot \text{с}. \quad (9.28)$$

Удельная скорость поглощения азота корнями U_N в более привычных единицах составляет

$$U_N = 14k_N \text{ г азота на г структурной сухой массы корня в секунду.} \quad (9.29)$$

Из уравнений (8.30), (9.24), (9.25) и (9.27) следует, что интенсивность нетто ассимиляции равна:

$$E_A = 86\,400\,000 \frac{\rho h}{f} \cdot \frac{1}{W_s} \cdot \frac{dW}{dt}, \quad (9.30)$$

а относительная площадь листьев (из уравнения (8.31), (9.24) и (9.27)) равна:

$$F_A = \frac{A}{W'} = \frac{fW_s}{1000\rho hW}. \quad (9.31)$$

Наконец, отношение запас : структура равно:

$$r = \frac{W_s}{W_G} = \frac{M_C\bar{C} + M_N\bar{N}}{\rho}, \quad (9.32)$$

где использовано уравнение (9.17), которое позволяет написать

$$W_s = \frac{W_G}{\rho} (M_C\bar{C} + M_N\bar{N}), \quad (9.33)$$

и уравнение (9.22)

$$W = W_G \left[1 + \frac{1}{\rho} (M_C\bar{C} + M_N\bar{N}) \right]. \quad (9.34)$$

Некоторые из этих выражений можно упростить, если считать рост стационарным (см. гл. 9.1 Д, с. 179).

Г. Упрощение модели до модели целого растения

В этом разделе показывается, как можно упростить рассматриваемую модель, получив модель, описанную в гл. 7; это иллюстрирует иерархическую взаимосвязь, существующую между многими моделями растений; при этом получаются уравнения, в которых комбинируются введенные параметры с тремя параметрами более простой модели. Следующим здесь расчетам, изложенным в гл. 8.5 (с. 166).

Примем сопротивления транспорту равными нулю; в связи с чем

$$C = C_s = C_r \text{ и } N = N_s = N_r, \quad (9.35)$$

где C и N — обозначения концентрации углерода и азота для целого растения. Любое из уравнений (9.15) вместе с уравнением (9.3) дает [при использовании соотношения $\mu = (1/W) (dW/dt)$]:

$$\mu = \frac{\gamma Y_G k C N}{\rho (1 + \sigma_C C + \sigma_N N + \sigma_{CN} C N)}. \quad (9.36)$$

После перестановки получаем

$$\mu = \frac{\gamma Y_G \left(\frac{kN}{\sigma + \sigma_{CN}N} \right) C}{\rho \left[\left(\frac{1 + \sigma_{N}N}{\sigma_C + \sigma_{CN}N} \right) + C \right]}. \quad (9.37)$$

Это выражение, как можно видеть, имеет сходный с уравнением (8.45) вид. Действуя, как описано ранее, получаем [ср. уравнения (8.48) и (7.4)]:

$$R = 86\,400 \frac{\gamma Y_G kN}{\rho (\sigma_C + \sigma_{CN}N)} \quad \text{и} \quad b = \frac{M_C (1 + \sigma_N N)}{\rho (\sigma_C + \sigma_{CN}N)}. \quad (9.38)$$

Третий параметр модели целого растения F_G равен (уравнения (7.2) и (9.27)):

$$F_G = \frac{1}{1000} \cdot \frac{A}{W_G} = \frac{1}{1000} \cdot \frac{f}{\rho h} \cdot \frac{W_s}{W_G} \text{ м}^2/\text{г}. \quad (9.39)$$

Следует заметить, что при таком упрощении термин «запасные вещества» имеет уже несколько иной смысл, чем в уравнении (9.17), хотя в обоих случаях подразумевается, что запасные вещества наряду с углеродным компонентом включают и азот.

Д. Стационарный экспоненциальный рост

Теперь выведем уравнение, описывающее экспоненциальный рост растения и его частей при одной и той же удельной скорости роста μ . Примем, что

$$W_s = W_s(0) e^{\mu t}, \quad W_r = W_r(0) e^{\mu t} \quad \text{и} \quad W_G = W_G(0) e^{\mu t}, \quad (9.40)$$

где $W_s(0)$ и прочие обозначают W_s и прочие в момент времени $t = 0$. Концентрации C_s , N_s , C_r и N_r при стационарном росте — постоянные величины. Далее допустим (см. уравнение (8.3) и другие и ср. уравнение (8.18)), что

$$\beta = W_G, \quad (9.41)$$

в таком случае получают решения стационарного состояния. Исключая из уравнений (9.14) и (9.15) общий множитель $e^{\mu t}$, получаем

$$\frac{\mu W_s(0) C_s}{\rho} = k_C W_s - \frac{W_G(0) (C_s - C_r)}{r_C} - \frac{W_s(0)}{\rho} F(C_s, N_s),$$

$$\frac{\mu W_s(0) N_s}{\rho} = \frac{W_G(0) (N_r - N_s)}{r_N} - \frac{\lambda Y_G W_s(0)}{\rho} F(C_s, N_s),$$

$$\frac{\mu W_r(0) C_r}{\rho} = \frac{W_G(0) (C_s - C_r)}{r_C} - \frac{W_r(0)}{\rho} F(C_r, N_r),$$

$$\frac{\mu W_r(0) N_r}{\rho} = k_N W_r(0) - \frac{W_G(0) (N_r - N_s)}{r_N} - \frac{\lambda Y_G W_r(0)}{\rho} F(C_r, N_r),$$

$$\begin{aligned}\rho\mu W_s(0) &= \gamma Y_G W_s(0) F(C_s, N_s), \\ \rho\mu W_r(0) &= \gamma Y_G W_r(0) F(C_r, N_r).\end{aligned}\quad (9.42)$$

Эти уравнения можно упростить путем введения коэффициентов, выражающих долю структурной массы в побеге и корне, определяемых в виде

$$f_s = \frac{W_s}{W_G}, \quad f_r = \frac{W_r}{W_G}, \quad \text{где } f_s + f_r = 1. \quad (9.43)$$

Уравнения (9.42) приобретают вид

$$\mu f_s C_s = \rho k C f_s - \frac{\rho(C_s - C_r)}{r_C} - f_s F(C_s, N_s),$$

$$\mu f_s N_s = \frac{\rho(N_r - N_s)}{r_N} - \lambda Y_G f_s F(C_s, N_s),$$

$$\mu f_r C_r = \frac{\rho(C_s - C_r)}{r_C} - f_r F(C_r, N_r),$$

$$\mu f_r N_r = \rho k N f_r - \frac{\rho(N_r - N_s)}{r_N} - \lambda Y_G f_r F(C_r, N_r), \quad \rho\mu = \gamma Y_G F(C_s, N_s)$$

$$\text{и} \quad \rho\mu = \gamma Y_G F(C_r, N_r). \quad (9.44)$$

В этих уравнениях содержится семь неизвестных: μ , f_s , f_r , C_s , C_r , N_s , N_r ; семь уравнений — (9.44) и (9.43), связывающих f_s и f_r . Из двенадцати параметров десять (k , σ_C , σ_N , σ_{CN} , r_C , r_N , ρ , γ , Y_G и λ) следует рассматривать как константы, и можно определить, как модельное растение реагирует на изменения удельных активностей побега (K_C) и корня (K_C). Детали, связанные с получением решения уравнений (9.44) и (9.43), освещены в Приложении (с. 190).

Е. Стационарные решения

Принимаем следующие значения параметров:

$$k = 9 \cdot 10^{-4} \text{ (кг моль)}^{-1} \text{ м}^3 \cdot \text{с}^{-1};$$

$$\sigma_C = 0 \text{ (кг моль)}^{-1} \text{ м}^3;$$

$$\sigma_N = 0 \text{ (кг моль)}^{-1} \text{ м}^3;$$

$$\sigma_{CN} = 0 \text{ (кг моль)}^{-2} \text{ м}^6;$$

$$r_C = 5 \cdot 10^5 \text{ с};$$

$$r_N = 1 \cdot 10^8 \text{ с};$$

$Y_G = 0,5$ углеродного эквивалента растительной ткани на природный эквивалент субстрата;

$$\rho = 100, 0 \text{ кг на м}^3 \text{ сырой растительной массы};$$

$$\lambda = \frac{2}{9} \text{ кг моль азота на кг моль углерода}$$

структурного растительного материала;

Т а б л и ц а 9.1. РЕШЕНИЯ СТАЦИОНАРНОГО ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОГО РОСТА

Интенсивность истинного фотосинтеза, P (10^{-3} г CO_2 м $^{-2}$ с $^{-2}$) ^g	0,11	0,15	0,22	0,31	0,44
Интенсивность нетто ассимиляции, E_A (г м $^{-2}$ сутки $^{-1}$)	3,3	4,7	6,8	9,5	13,6
Относительная скорость роста R_W (сутки $^{-1}$)	0,10	0,14	0,18	0,23	0,28
Относительная площадь листьев, F_A (м 2 г $^{-1}$) $\cdot 10^{-3}$	32	30	27	24	20
Отношение запас : структура, $r \cdot 10^{-3}$	45	53	66	82	101
Концентрация углеродного субстрата в побеге, C_s (кг моль м $^{-3}$)	0,091	0,12	0,17	0,23	0,31
Концентрация углеродного субстрата в корне, C_r (кг моль м $^{-3}$)	0,084	0,11	0,15	0,20	0,26
Концентрация азотного субстрата в побеге, N_s (кг моль м $^{-3}$)	0,10	0,096	0,090	0,084	0,077
Концентрация азотного субстрата в корне, N_r (кг моль м $^{-3}$)	0,11	0,11	0,10	0,098	0,092
Доля побега, f_s	0,83	0,78	0,71	0,64	0,56
Доля корня, f_r	0,17	0,22	0,29	0,36	0,44

П р и м е ч а н и е. Интенсивность истинного фотосинтеза варьирует с варьированием удельной активности побега (k_C). Параметр активности корня k_N сохраняется постоянным при значении, эквивалентном скорости поглощения азота корнем U_N , равной $0,84 \cdot 10^{-6}$ г азота на г структурной сухой массы корня в секунду. Используются значения параметров из (9.45).

$f = 0,8$ [часть ткани побега, приходящаяся на листья];

$h = 0,0002$ м;

$\gamma = 30$ кг структурного материала на кг моль углерода в структуре;

$M_C = 30$ [подразумевается, что углеродный субстрат является углеводом];

$M_N = 18$ [подразумевается, что субстратом азота является аммоний].

(9.45)

Удельным активностям побега (k_C) и корня (k_N) заданы численные значения. С указанными выше значениями параметров задача решена относительно C_{s_2} , N_{s_2} , C_r и N_r ; подстановка значений по

Т а б л и ц а 9.2 РЕШЕНИЯ СТАЦИОНАРНОГО ЭКСПОНЕНЦИАЛЬНОГО РОСТА

Удельная скорость поглощения корня (10^{-6} г сухого в-ва с^{-1})	0,42	0,59	0,84	1,2	1,7
Интенсивность нетто ассимиляции, E_A (г м^{-2} сутки $^{-1}$)	6,6	6,8	6,8	6,9	6,7
Относительная скорость роста, R_W (сутки $^{-1}$)	0,14	0,16	0,18	0,20	0,21
Относительная площадь листьев, F_A ($\text{м}^2 \text{г}^{-1}$) $\cdot 10^{-3}$	21	24	27	29	31
Отношение запас : структура, $r \cdot 10^{-3}$	71	68	66	64	64
Концентрация углеродного субстрата побега, C_s (кг моль м^{-3})	0,21	0,19	0,17	0,15	0,13
Концентрация углеродного субстрата корня, C_r (кг моль м^{-3})	0,19	0,17	0,15	0,13	0,12
Концентрация азотного субстрата побега, N_s (кг моль м^{-3})	0,057	0,071	0,091	0,11	0,14
Концентрация азотного субстрата корня, N_r (кг моль м^{-3})	0,064	0,081	0,10	0,13	0,16
Доля побега, f_s	0,56	0,64	0,71	0,77	0,82
Доля корня, f_r	0,44	0,36	0,29	0,23	0,18

П р и м е ч а н и е. Удельная скорость поглощения корня варьирует с варьированием удельной активности корня (k_N). Параметр активности побега k_C сохраняется постоянным при значении, эквивалентном интенсивности истинного фотосинтеза, равной $0,22 \cdot 10^{-3}$ г $\text{CO}_2 \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Используются значения параметров из (9.45).

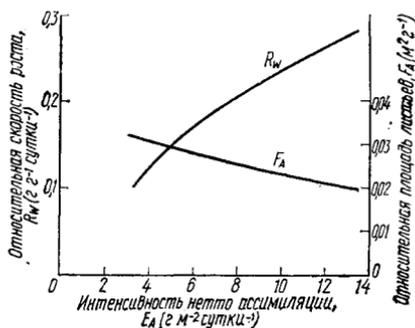
следних в уравнения (9.А14) и (9.А15) позволяет получить f_s и f_r , а при использовании уравнения (9.А6) — μ . Относительная скорость роста (R_W), интенсивность истинного фотосинтеза P_g , скорость поглощения азота U_N получены соответственно с помощью уравнений (9.26), (9.28) и (9.29).

Отношение запас : структура — r (уравнение (9.32)) при стационарном состоянии является константой. Относительная площадь листьев (уравнение (9.31)) равна:

$$F_A = \frac{f_s}{1000\rho h(1+r)} \cdot \quad (9.46)$$

Рис. 9.2

Изменения относительной скорости роста R_W и относительной площади листьев F_A в зависимости от интенсивности нетто ассимиляции E_A . Увеличение E_A обеспечивается возрастанием интенсивности истинного фотосинтеза (активности побега) при поддержании постоянной удельной активности корня. Численные значения приведены в табл. 9.1.



Отметим, что это уравнение применимо также для нестационарного роста. Для стационарного роста можно показать, что интенсивность нетто ассимиляции E_A и относительная скорость роста R_W связаны друг с другом следующим образом:

$$E_A = \frac{1000\rho h R_W (1+r)}{f \cdot f_s} \quad (9.47)$$

Из уравнения (9.47) видно, как параметры химического отношения (запас : структура — r) и топографического разделения (фракция сухого вещества растения в стебле f_s) связаны с интенсивностью нетто ассимиляции E_A и относительной скоростью роста R_W . Для данного значения $E_A R_W$ максимизируется, если поддерживать в минимуме компонент запаса ($r \approx 0$) и если наибольшая доля сухого вещества растения сосредоточена в побеге ($f_s \approx 1$).

В табл. 9.1 приведены результаты, полученные для возрастающих значений интенсивности истинного фотосинтеза (при увеличении K_C), а в табл. 9.2 — для возрастающих значений удельной скорости корневого поглощения (k_N). Некоторые из этих результатов изображены на рис. 9.2—9.4.

Ж. Обсуждение результатов моделирования стационарного состояния

Сравнение рис. 9.2 с рис. 7.1 и 7.2 показывает, что поведение целого растения, предсказанное моделью, качественно согласуется с данными анализа роста томатов; этого следовало ожидать, так как в гл. 9.1 Γ (с. 178) показано, как модель распределения можно свести к модели целого растения (гл. 7). В этом случае с параметрами уравнения (9.45) с помощью уравнения (9.38) непосредственно нельзя получить параметры модели целого растения, хотя можно показать, что

$$\frac{R}{b} = \frac{86400\gamma Y_G k_N}{M_C} \quad \text{и} \quad F_G = \frac{f f_s}{1000\rho h} \cdot$$

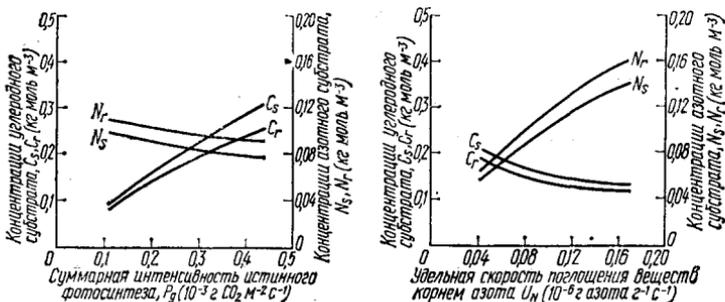


Рис. 9.3

Изменения концентраций субстратов — углерода и азота в побеге (C_s , N_s) и в корне (C_r , N_r) с увеличением интенсивности истинного фотосинтеза. См. табл. 9.1.

Рис. 9.4

Изменения концентраций субстратов — углерода и азота в побеге (C_s , N_s) и в корне (C_r , N_r) с увеличением относительной скорости корневого поглощения. См. табл. 9.2.

Из данных табл. 9.1 и 9.2 видно, что относительная скорость роста R_W зависит от изменения активностей побега либо корня. Ранее описанный метод дает большие изменения в интенсивности нетто ассимиляции E_A , сопровождающиеся изменениями относительной скорости роста. Однако при изменении активности корня не выявляется положительной связи между R_W и E_A (табл. 9.2), так как E_A совсем не изменяется. Это указывает на то, что модель целого растения (гл. 7), где E_A и R_W связаны друг с другом при изменениях условий для надземной части, не отражает влияния изменения условий в зоне корней.

Из рис. 9.3 и 9.4 видно, что концентрация субстрата, удельная скорость поступления которого изменяется, подвергается большим изменениям, чем концентрация субстрата, характеризующегося постоянной удельной скоростью поступления. Так, на рис. 9.3 k_C варьирует, C заметно изменяется, в то время как N изменяется не сильно.

Важно видеть различия между удельной активностью побега (корня) — k_C (k_N) и общей активностью побега (корня), которые пропорциональны $f_s k_C$ ($f_r k_N$). Используя данные табл. 9.1 и 9.2, можно продемонстрировать, как растение автоматически регулирует свой рост, в связи с чем общие активности побега $f_s k_C$ и корня $f_r k_N$ остаются сбалансированными, и соблюдается соотношение, выраженное уравнением (9.21).

Модель стационарного состояния реагирует на константные условия среды интегрированно и стабильно, вполне адекватно

описывая реальное поведение растения. Возможно, наиболее важный вывод, следующий из модели, содержится в уравнении (9.21), согласно которому в условиях стационарного роста соотношение активностей побега и корня растения сохраняется постоянным. Зависимость такого типа экспериментально подтверждена многими авторами, хотя здесь она появилась естественно из математических выкладок. Правомочно еще одно обобщение: если растение проявляет ряд химических активностей, каждая из которых является существенной для роста, то растение, находящееся в состоянии стационарного роста в константных условиях среды, неизбежно будет регулировать характер своего роста таким образом, чтобы сохранить постоянное отношение этих активностей независимо от внешних условий. Это правило строго применимо только к растениям, структурные и относительно ненадежные запасные компоненты которых имеют постоянный состав; однако оно может с успехом применяться во многих случаях как первое и очень важное приближение.

3. Критические параметры модели

Из 14 параметров уравнений (9.45), дополненных удельными активностями побега k_C и корня k_N , некоторые, очевидно, являются более важными по их влиянию на свойства модели. Значения, выбранные для k_C и k_N , играют основную роль в определении относительной скорости роста модельного растения и отношения побег : корень. Как только выбраны значения k_C и k_N , концентрации углерода и азота в растении в основном начинают зависеть от значения k : более высокое значение k обозначает более низкие величины концентраций углерода и азота и наоборот. Чтобы изменить соотношение концентраций углерода и азота, следует изменить относительные значения сопротивлений транспорту r_C и r_N . Например, увеличение r_C приводит к повышению концентрации углерода в модельном растении, но к понижению концентрации азота при этом сохраняется постоянство их произведения.

И. Временной ход восстановления растения после удаления части побега

Ступенчатым интегрированием уравнений (9.14) и (9.15) можно имитировать переходные эффекты. В этом разделе анализируется предвидимая реакция растения на удаление 50% побега. Параметры, включенные в уравнения (9.45), дополняются константами удельных активностей побега и корня

$$k_C = 2,0 \cdot 10^{-7} \text{ кг моль углерода (кг структурного сухого вещества)}^{-1} \text{ с}^{-1} \quad (9.48)$$

и

$$k_N = 0,6 \cdot 10^{-7} \text{ кг моль азота (кг структурного сухого вещества)}^{-1} \text{ с}^{-1}.$$

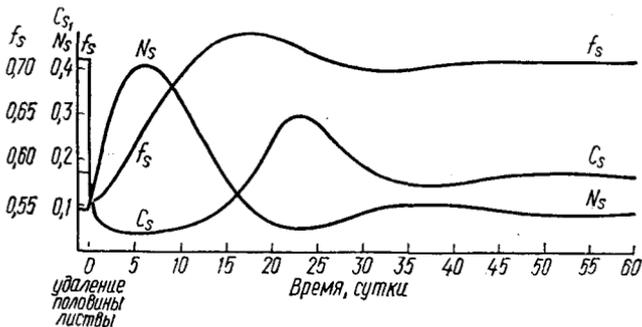


Рис. 9.5

Моделирование реакций побега на хирургические воздействия. В начальный момент удалена половина побега, кривая показывает, как восстанавливается стационарное состояние роста:

f_s — доля структурной сухой массы растения в побеге, C_s и N_s — концентрации углерода и азота в побеге (кг моль/м³). Параметры модели отражают значения, приведенные в уравнениях (9.45) и (9.48).

Эти значения соответствуют значению интенсивности истинного фотосинтеза

$$P_g = 0,22 \cdot 10^{-3} \text{ г CO}_2/\text{м}^2 \cdot \text{с}$$

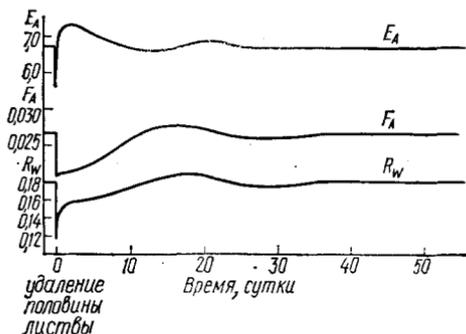
и удельной скорости поглощения азота корнями U_N — $U_N = 0,84 \cdot 10^{-6}$ г азота (г углерода в структурной сухой массе)⁻¹с⁻¹. Отметим, что при указанных значениях получаются стационарные решения, показанные в третьих колонках табл. 9.1 и 9.2.

Модельное растение может переходить в состояние стационарного роста. Хирургию побега моделируют уменьшением структурной массы побега — W_s до половины его исходного значения при сохранении тех же самых значений для всех других переменных. При этом модель предсказывает, как происходит восстановление стационарного состояния роста. Результаты расчетов показаны на рис. 9.5, где изображены заключенная в побеге часть растения f_s и концентрации углерода и азота в побеге — C_s и N_s , а на рис. 9.6 иллюстрируется влияние отсечения части побега на показатели, характеризующие рост целого растения.

Рассмотрим изменения, происходящие сразу же после удаления части побега и показанные на рис. 9.5. Обеспечение углеродом сокращается на половину. Структурные части растения продолжают еще расти (в первые сутки после хирургического вмешательства) с прежней удельной скоростью; поскольку часть растения удалена, скорость использования углерода падает, хотя и меньше чем на половину. Как только поглощение углерода превышает его поступление, концентрация углерода быстро снижается, приводя к уменьшению относительной скорости роста. Аналогичным образом обеспечение азотом превышает его потребление, в связи

Рис. 9.6

Моделирование влияния хирургической операции побега на интенсивность нетто ассимиляции E_A ($\text{г м}^{-2} \text{сутки}^{-1}$), относительную площадь листьев F_A ($\text{м}^2 \text{г}^{-1}$) и относительную скорость роста R_W ($\text{г г}^{-1} \text{сутки}^{-1}$). См. подтекстовку к рис. 9.5.



с чем концентрация азота резко возрастает. Относительная скорость роста побега превышает скорость роста корней (это не показано на рис. 9.5 и 9.6), так что часть растения, приходящаяся на побег f_s , возвращается к своему первоначальному значению. Модель дает резко выраженный эффект перерегулировки, хотя нужно подчеркнуть, что и амплитуда, и скорость этих эффектов очень сильно зависят от значений параметров. Размах колебаний параметров кривой роста и f_s намного меньше, чем колебания концентраций. Модель показывает, что концентрации субстратов в растениях могут быть слабо демпфированными и из-за этого испытывать сложные флуктуации, так что сравнительно малые изменения среды могут оказывать на них очень сильное влияние. Эта особенность системы может вызвать некоторые трудности при производстве последовательных измерений уровней субстрата и при определении их связи с поведением целого растения.

2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ УГЛЕРОДА И АЗОТА МЕЖДУ ЛИСТОМ, СТЕБЛЕМ И КОРНЕМ

В этом разделе описана схема распределения двух субстратов (углерода и азота) между тремя компартментами (листом, стеблем и корнем). Предположения относительно их использования и транспорта идентичны тем, которые изложены в гл. 9.1 (с. 172). Схема сопротивлений показана на рис. 9.7, где объяснены и использованные символы. На основании этого рисунка можно написать уравнения, эквивалентные уравнениям (9.12) и (9.13):

$$\frac{d}{dt} (V_l C_l) = P_g - \frac{\beta (C_l - C_s)}{r_{C,l} + r_{C,s}} - \frac{\beta (C_l - C_r)}{r_{C,l} + r_{C,r}} - V_l F (C_l, N_l),$$

$$\frac{d}{dt} (V_l N_l) = \frac{\beta (N_r - N_l)}{r_{N,l} + r_{N,r}} + \frac{\beta (N_s - N_l)}{r_{N,l} + r_{N,s}} - \lambda Y_G V_l F (C_l, N_l),$$

$$\frac{d}{dt} (V_s C_s) = \frac{\beta (C_l - C_s)}{r_{C,s} + r_{C,l}} - \frac{\beta (C_s - C_r)}{r_{C,s} + r_{C,r}} - V_s F (C_s, N_s),$$

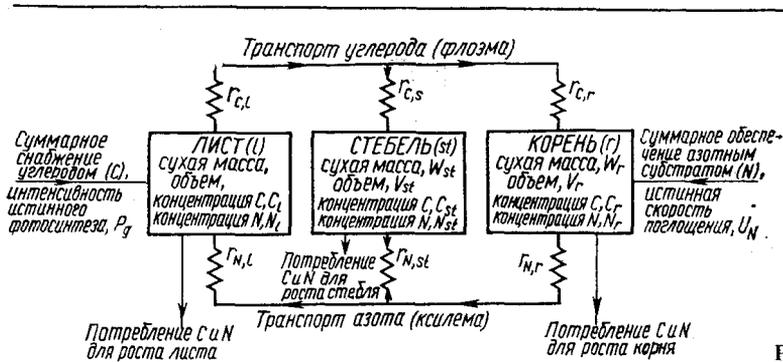


Рис. 9.7

Модель разделения углерода (C) и азота (N) между листом (l), стеблем (s) и корнем (r). См. гл. 9.2 и уравнения (9.49).

$$\begin{aligned}
 \frac{d}{dt} (V_s, N_s) &= \frac{\beta (N_r - N_s)}{r_{N,s} + r_{N,r}} - \frac{\beta (N_s - N_l)}{r_{N,s} + r_{N,l}} - \lambda Y_G V_s F (C_s, N_s), \\
 \frac{d}{dt} (V_r, C_r) &= \frac{\beta (C_l - C_r)}{r_{C,r} + r_{C,l}} + \frac{\beta (C_s - C_r)}{r_{C,r} + r_{C,s}} - V_r F (C_r, N_r), \\
 \frac{d}{dt} (V_r, N_r) &= U_N - \frac{\beta (N_r - N_s)}{r_{N,r} + r_{N,s}} - \frac{\beta (N_r - N_l)}{r_{N,r} + r_{N,l}} - \lambda Y_G V_r F (C_r, N_r), \\
 \frac{dW_l}{dt} &= \gamma Y_G V_l F (C_l, N_l), \\
 \frac{dW_s}{dt} &= \gamma Y_G V_s F (C_s, N_s), \\
 \frac{dW_r}{dt} &= \gamma Y_G V_r F (C_r, N_r).
 \end{aligned} \tag{9.49}$$

Объемы связаны с сухой массой органов уравнениями, аналогичными уравнениям (9.1), так что уравнения (9.49) содержат 9 переменных $W_l, W_s, W_r, C_l, C_s, C_r, N_l, N_s$ и N_r . Ясно, что такой тип математической модели строится просто путем изучения диаграмм, подобных изображенной на рис. 9.7. Рис. 9.7 отражает систему связей, наличие которых допускается; другие допущения касаются транспорта и утилизации пользования субстратов; при необходимости их изменить следует просто заменить параметры в уравнениях (9.49), отражая в них новые предположения, но сохранив такую же систему связанных элементов.

Метод отыскания стационарных решений уравнений (9.49) описан в гл. 9.1 Д, и мы не будем его здесь повторять. Далее обсуждаются некоторые аспекты структуры этой более сложной модели.

А. Преобразование «звезда-дельта»

Полезно напомнить, что для линейной связи «напряжения» и «силы тока» некоторые из сетей сопротивлений эквивалентны между собой, иными словами, способы связи между элементами модели, изображенной на рис. 9.7, могут быть неодинаковыми. Однако, несмотря на несходство, они могут быть формально эквивалентными и описываются одной и той же математической моделью. В частности, говоря о потоке углерода, можно сказать, что схема рис. 9.7 равноценна схеме, изображенной на рис. 9.8, а, которая известна под названием соединения по типу «звезды». Как хорошо известно в электротехнике (Hughes, 1954, с. 18), соединение звездой может быть заменено соединением треугольником, что показано на рис. 9.8, б, где

$$R_1 = R_b + R_c + \frac{R_b R_c}{R_a},$$

$$R_2 = R_c + R_a + \frac{R_c R_a}{R_b},$$

$$R_3 = R_a + R_b + \frac{R_a R_b}{R_c}.$$

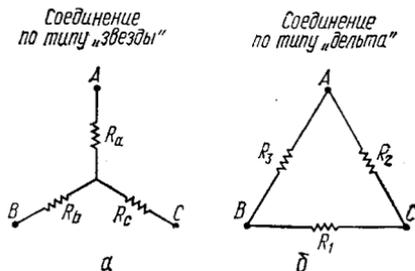
Таким образом, схему рис. 9.7 можно заменить схемой, в которой лист, стебель и корень связаны между собой с помощью общего сопротивления. Наличие таких эквивалентных схем потоков может облегчить разработку модели.

Б. Влияние гормонов. Сбалансированная и несбалансированная модель

Показанная на рис. 9.7 схема является несбалансированной: наличие и рост стеблевого компартмента не являются существенными для роста всего растения. Здесь показано, как можно сбалансировать схему введением предположения о том, что существенный для роста гормон H образуется в стебле, из которого он распространяется по всему растению.

Рис. 9.8

Преобразование сопротивлений «звезда-дельта». Если рассматриваются только углерод или азот, то схема рис. 9.7 эквивалентна схеме соединений сопротивлений по типу «звезды» (а). Можно показать, что оно эквивалентно соединению сопротивлений по типу «дельта» (б), так что сопротивления в обеих цепях связаны между собой, как описано в тексте.



Вначале примем, что скорость синтеза гормона равна

$$k_H W_{st},$$

где k_H — константа, а W_{st} — структурная сухая масса стебля. Использование углерода и азота для синтеза H пренебрежимо мало, поскольку предполагается, что H содержится в очень низкой концентрации. Далее допускаем, что гормон транспортируется из стебля в лист и из стебля в корень согласно выражениям

$$\frac{\beta (H_{st} - H_l)}{r_{H,st} - r_{H,l}} \quad \text{и} \quad \frac{\beta (H_{st} - H_r)}{r_{H,st} - r_{H,r}},$$

в которых индексы имеют очевидный смысл, а схема движения гормона принята такой же, как для углерода и азота. Наконец, вместо использования уравнения (9.3) в качестве функции утилизации мы применим уравнение такого вида:

$$F(C, N, H) = \frac{k'CNH}{1 + \sigma'_C C + \sigma'_N N + \sigma'_H H + \sigma'_{NH} NH + \sigma'_{CH} CH + \sigma'_{CN} CN + \sigma'_{CNH} CNH}.$$

В девяти уравнениях (9.49) $F(CN)$ заменяем уравнением (9.50). Модель имеет три дополнительных неизвестных H_l , H_{st} и H_r , поэтому, допуская, что гормон не деградирует и не используется для каких-либо иных процессов, получаем три дополнительных уравнения, составляющих

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} (V_l H_l) &= \frac{\beta (H_{st} - H_l)}{r_{H,st} + r_{H,l}}, \\ \frac{d}{dt} (V_{st} H_{st}) &= k_H W_{st} - \frac{\beta (H_{st} - H_l)}{r_{H,st} + r_{H,l}} - \frac{\beta (H_{st} - H_r)}{r_{H,st} + r_{H,r}}, \\ \frac{d}{dt} (V_r H_r) &= \frac{\beta (H_{st} - H_r)}{r_{H,st} + r_{H,r}}. \end{aligned}$$

Измененная модель имеет 12 уравнений и 12 неизвестных, однако теперь она сбалансирована благодаря уравнению (9.50), которое отражает представление о том, что для осуществления ростовых процессов необходимо одновременное наличие углерода, азота и гормона. Число компарментов такое же, как и число субстратов или кофакторов, необходимых для роста, причем каждый компармент ответствен за образование одного из этих веществ.

Приложение. Метод получения стационарных решений

В этом приложении излагаются некоторые методы получения семи нелинейных совместных уравнений (уравнение (9.44) и (9.43)). Сперва определяем T_C и T_N :

$$T_C = \frac{C_s - C_r}{r_C} \quad \text{и} \quad T_N = \frac{N_r - N_s}{r_N}. \quad (9.A1)$$

Затем уравнения (9.44) и (9.43) перепишем следующим образом:

$$0 = f_s [\rho k_C - \mu C_s - F(C_s, N_s)] - \rho T_C, \quad (9.A2)$$

$$0 = \rho T_N - f_s [\mu N_s + \lambda Y_{GF}(C_s, N_s)], \quad (9.A3)$$

$$0 = \rho T_C - f_r [\mu C_r + F(C_r, N_r)], \quad (9.A4)$$

$$0 = f_r [\rho k_N - \mu N_r - \lambda Y_{GF}(C_r, N_r)] - \rho T_N, \quad (9.A5)$$

$$\rho \mu = \gamma Y_{GF}(C_s, N_s), \quad (9.A6)$$

$$\rho \mu = \gamma Y_{GF}(C_r, N_r) \quad (9.A7)$$

и

$$1 = f_s + f_r.$$

Далее используем уравнение (9.A6), чтобы исключить μ из уравнения (9.A2), уравнения (9.A3) и (9.A7) для исключения μ из уравнений (9.A4) и (9.A5), а также исключая μ из уравнений (9.A6) и (9.A7), получаем

$$0 = f_s [\rho^2 k_C - F(C_s, N_s) (\rho + C_s \gamma Y_G)] - \rho^2 T_C, \quad (9.A8)$$

$$0 = \rho^2 T_N - f_s Y_{GF}(C_s, N_s) (\gamma N_s + \rho \lambda), \quad (9.A9)$$

$$0 = \rho^2 T_C - f_r F(C_r, N_r) (\gamma Y_G C_r + \rho), \quad (9.A10)$$

$$0 = f_r [\rho^2 k_N - Y_{GF}(C_r, N_r) (\gamma N_r + \rho \lambda)] - \rho^2 T_N, \quad (9.A11)$$

$$0 = F(C_s, N_s) - F(C_r, N_r) \quad (9.A12)$$

и

$$0 = 1 - f_s - f_r. \quad (9.A13)$$

Из уравнения (9.A9) имеем

$$f_s = \frac{\rho^2 T_N}{Y_G (\gamma N_s + \rho \lambda) F(C_s, N_s)}, \quad (9.A14)$$

а из уравнения (9.A10)

$$f_r = \frac{\rho^2 T_C}{(\gamma Y_G C_r + \rho) F(C_r, N_r)}. \quad (9.A15)$$

Подстановкой полученных выражений в уравнения (9.A8), (9.A11) и (9.A13) получаем

$$0 = T_N [\rho^2 k_C - F(C_s, N_s) (\rho + C_s \gamma Y_G)] - T_C Y_{GF}(C_s, N_s) (\gamma N_s + \rho \lambda), \quad (9.A16)$$

$$0 = T_C [\rho^2 k_N - Y_{GF}(C_r, N_r) (\gamma N_r + \rho \lambda)] - T_N F(C_r, N_r) (\gamma Y_G C_r + \rho),$$

$$0 = F(C_s, N_s) - F(C_r, N_r),$$

$$0 = 1 - \frac{\rho^2 T_N}{Y_G (\gamma N_s + \rho \lambda) F(C_s, N_s)} - \frac{\rho^2 T_C}{(\gamma Y_G C_r + \rho) F(C_r, N_r)}.$$

Наконец, из уравнений (9.A16) определим четыре показателя f_1 , f_2 ; f_3 и f_4 :

$$\begin{aligned}
 f_1 &= 1 - \frac{T_C Y_G F(C_s, N_s) (\gamma N_s + \rho \lambda)}{T_N [\rho^2 k_C - F(C_s, N_s) (\rho + C_s \gamma Y_G)]}, \\
 f_2 &= 1 - \frac{T_N F(C_r, N_r) (\gamma Y_G C_r + \rho)}{T_C [\rho^2 k_N - Y_G F(C_r, N_r) (\gamma N_r + \rho \lambda)]}, \\
 f_3 &= 1 - \frac{F(C_r, N_r)}{F(C_s, N_s)},
 \end{aligned}
 \tag{9.A17}$$

$$f_4 = 1 - \frac{\rho^2 T_N}{Y_G (\gamma N_s - \rho \lambda) F(C_s, N_s)} - \frac{\rho^2 T_C}{(\gamma T_G C_r + \rho) F(C_r, N_r)}.$$

Задача свелась к нахождению значений четырех переменных C_s , N_s , C_r и N_r , которые удовлетворяют четырем уравнениям $f_1 = 0$, $f_2 = 0$, $f_3 = 0$ и $f_4 = 0$. Один из методов решения состоит в использовании алгоритма минимизации (который предложил автору К. Е. Бикнелл из отдела компьютеров Ротамстедской опытной станции) для минимизации суммы

$$f_1^2 + f_2^2 + f_3^2 + f_4^2$$

по отношению C_s , N_s , C_r и N_r с последующей проверкой соответствия минимума $f_1 = 0$, $f_2 = 0$, $f_3 = 0$ и $f_4 = 0$. Тщательный анализ показал, что эта процедура дает удовлетворительные результаты. Следует отметить, что уравнения (9.A17) представлены так, что каждый член, стоящий справа, имеет порядок, равный единице; обнаружено, что это очень важное обстоятельство, хотя в принципе решение $f_1 = 0$, $f_2 = 0$ и $f_4 = 0$ такое же, как, скажем, $10^{10} f_1 = 0$, $f_2 = 0$, $f_3 = 0$ и $f_4 = 0$; в последнем случае описанный выше метод численного решения встречается со значительными трудностями.

Развитие и старение; новое уравнение роста

Модели, описанные в гл. 8 и 9, не учитывают многие грубые и общие детали реальных растений. Так, на рис. 8.1 изображены три компартмента — лист, стебель и корень, и сделано предположение об их гомогенности, хотя причинное исследование большинства растений сразу же раскрывает высокую степень их гетерогенности. Действительно, для многих физиологов гетерогенность растения представляет первостепенный интерес, в связи с чем более простые модели не находят широкого применения. Следует сказать, что основная задача, которая решается с помощью более простых моделей, состоит в том, чтобы дать ясные контуры идей и математических методов для создания более реалистичных, но значительно более сложных моделей, хотя, по моему мнению, простые модели обладают и самостоятельной ценностью.

В этой главе рассмотрен количественный подход к описанию развития растений, который при соответствующей модификации пригоден для описания таких явлений, как рост апекса побега, продольный и поперечный рост стебля, рост листа. Поскольку и физиологически, и умозрительно клетка является удобной единицей, использована клеточная основа роста. Вначале получен ряд элементарных соотношений, касающихся возрастного распределения клеток, скоростей их делений и роста, которые обычно хорошо известны микробиологам и менее знакомы физиологам растений. Развитие этого направления позволило получить новую кривую роста целого растения. Уравнение роста включает неполную гамма-функцию и содержит пять параметров, каждый из которых имеет физиологический смысл (см. уравнение (10.48) и посл.).

1. ДВА ОСНОВНЫХ ТИПА РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Развитие растений можно рассматривать как процесс, происходящий двумя путями. В первом случае система является неоднородной, содержащей как молодые, так и старые ткани. Соотноше-

ние между молодыми и старыми тканями изменяется во времени обычно в пользу последних, хотя каких-либо новых типов тканей и не образуется. В конечном счете это нарушение баланса приводит к изменению свойств на уровне органа или растения. Во втором случае рассматривается относительно гомогенная группа клеток, идентичных по своим основным свойствам; во времени эти клетки одновременно и одинаково изменяют свои свойства, и развитие обусловлено изменением свойств на клеточном уровне. Основная задача моделирования развития состоит в том, чтобы получить математическое описание процесса развития на клеточном уровне, свойств на уровне органа и целого растения как результат суммирования свойств различных типов клеток.

2. ДИНАМИКА ДЕЛЕНИЯ И РОСТА КЛЕТКИ — ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ СООБРАЖЕНИЯ

Представленные в этом разделе результаты не выводятся с начала, поскольку это заняло бы слишком много места. Можно надеяться, что такой подход не доставит читателю каких-либо затруднений и для большей детализации его можно отсылать к соответствующим литературным источникам.

Важно напомнить, что деление клетки и ее рост представляют собой совсем разные процессы, которые могут проявляться либо порознь, либо вместе; для характеристики культуры оказываются полезными обе величины — общее количество клеток и общая (клеточная) сухая масса. Рассмотрим культуру из N_0 клеток в нулевой момент времени. Возрасты этих клеток распределены по клеточному циклу так, что культура как целое растет в стационарном режиме. Принято считать, что клетка делится на две дочерние с интервалом между делениями t_d , причем все клетки имеют одно и то же значение t_d . Величина t_d — время удвоения клеток в культуре, она связана со скоростью деления клеток v соотношением

$$t_d = \frac{\ln 2}{v}. \quad (10.1)$$

Пусть $n(t, \tau)$ — число клеток в момент времени t с возрастом, заключенном в интервале от τ до $\tau + \Delta\tau$, тогда в случае сохранения всего потомства живым можно показать, что (Powell, 1956)

$$n(t, \tau) = (2vN_0) e^{-vt} e^{v\tau}. \quad (10.2)$$

Член $(2vN_0)$ является просто нормирующим множителем; если $N_m(t)$ — общее число клеток в момент времени t , то

$$N_m(t) = \int_0^{t_d} n(t, \tau) d\tau.$$

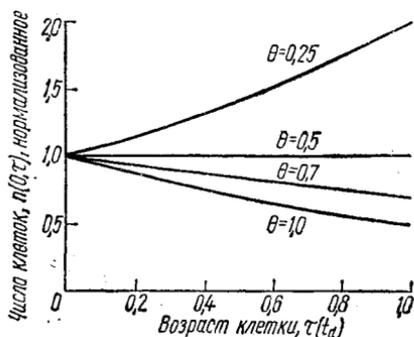
Поскольку $\exp(-vt_d) = \frac{1}{2}$, то

$$N_m(t) = N_0 e^{vt}. \quad (10.3)$$

Рис. 10.1

Возрастное распределение в клеточной культуре, воспроизводящейся двойным делением со временем деления t_d :

τ — возраст клетки, а $n(0, \tau)$ — количество клеток в момент $t = 0$ с возрастными делениями между τ и $\tau + d$. θ — доля только что разделившихся клеток, которые жизнеспособны в том смысле, что они по прошествии следующего периода t_d вновь будут делиться. См. уравнения (10.2), (10.5) и текст.



Это обычное уравнение, описывающее экспоненциальный рост числа клеток. Распределение возраста, описанное уравнением (10.2), изображено на рис. 10.1 (кривая при $\theta = 1$). Здесь хотелось бы отметить некоторое обстоятельство, на которое часто не обращают внимания, а именно: в стационарной культуре преобладают молодые клетки. В такой культуре вновь разделившихся клеток вдвое больше клеток, приближающихся к делению. Заметим, что возрастное распределение, изображенное на рис. 10.1, применимо к числу клеток, но не к их сухой массе. Возрастное распределение сухого вещества зависит от характера кривой роста сухого вещества между последовательными делениями при $\tau = 0$ и $\tau = t_d$. Если эта кривая представляет собой экспоненту с константой роста ν , то легко показать, что распределение сухое вещество — возраст является постоянным: имеются равные количества «нового» и «старого» сухого вещества.

Далее примем, что только часть из вновь разделившихся клеток θ продолжает делиться, и можно предположить, что оставшиеся $(1 - \theta)$ клеток удаляются из системы. Этот факт обусловлен несколькими причинами. С одной стороны, некоторые из новых разделившихся клеток могут оказаться нежизнеспособными. С другой — некоторые из клеток могут вовлекаться в разные пути развития, которые исключают клеточное деление. Можно полагать, что в реальном растении делящиеся клетки являются меристематическими, некоторые поколения клеток сохраняют меристематическую активность, в то время как остальные переходят на вегетативный путь развития. Удобно ввести параметр λ , определяемый через

$$\lambda = 1 + \frac{\ln \theta}{\ln 2}. \quad (10.4)$$

Можно показать, что функция возрастного распределения (уравнение (10.2)) и уравнение роста общего числа клеток (уравнение (10.3)) принимают вид

$$n(t, \tau) = \frac{\nu \lambda}{1 - e^{-\lambda \ln 2}} \cdot e^{-\nu \lambda \tau} N_m(t) \quad (10.5)$$

$$N_m(t) = N_0 e^{v\lambda t}. \quad (10.6)$$

Можно видеть, что скорость роста числа делящихся клеток уменьшилась от v до λv и, более того, возрастное распределение стало более ровным (рис. 10.1). Если $\theta = \frac{1}{2}$, уравнение (10.4) дает значение $\lambda = 0$, и популяция делящихся клеток только поддерживает себя; в этом случае возрастное распределение становится совершенно ровным. Заметим, что θ может принимать значение в области $0 \leq \theta \leq 1$, обуславливая значения λ в области $-\infty \leq \lambda \leq \leq 1$. Если θ меньше $\frac{1}{2}$, λ — отрицательна, и популяция делящихся клеток со временем уменьшается.

Особое значение для роста растения имеет число вегетативных или неделяющихся клеток, которые исключаются этим процессом. Пусть N_v обозначает общее число таких клеток; рассмотрим скорость, с какой эти клетки образуются растущей меристемой в момент времени t . $n(t, t_d) dt$ — число клеток в момент времени t с возрастом, заключенным между t_d и $t_d - dt$. За последующий интервал времени dt все эти клетки разделятся, образуя $2n(t, t_d)dt$ клеток; часть θ этих клеток способна к дальнейшим делениям (меристематические клетки), а часть $(1 - \theta)$ не может вновь подвергаться делению (вегетативные клетки). Таким образом, увеличение числа вегетативных клеток dN_v выражается следующим образом:

$$dN_v = 2(1 - \theta)n(t, t_d)dt.$$

Используя уравнение (10.5) с $\tau = t_d$, а также уравнения (10.1) и (10.4), получаем

$$\frac{dN_v}{dt} = vN_m(t) \frac{\lambda(2 - e^{\lambda \ln 2})}{e^{\lambda \ln 2} - 1}. \quad (10.7)$$

Показатель удобно определить в виде

$$f = \frac{\lambda(2 - e^{\lambda \ln 2})}{e^{\lambda \ln 2} - 1}, \quad (10.8)$$

тогда уравнение (10.7) упрощается до

$$\frac{dN_v}{dt}(t) = vfN_m(t). \quad (10.9)$$

Если $\theta \approx 1$, $f \approx 2(1 - \theta)$, так что удельная скорость образования вегетативных клеток пропорциональна $(1 - \theta)$. Абсолютная скорость возрастает с увеличением $N_m(t)$. Если же $\theta = \frac{1}{2}$, $\lambda = 0$, $f = 1/\ln 2$, $N_m(t) = N_0$ — константа (уравнение (10.6)), то, используя уравнение (10.1), получим выражение $\frac{dN_v}{dt}(t) = \frac{N_0}{t_d}$,

описывающее постоянную скорость образования вегетативных клеток.

Отметим, что во многих случаях, когда поддерживается постоянство распределения клеток по размерам, можно заменять скорость клеточного деления ν более знакомой величиной — удельной скоростью роста сухого вещества μ из уравнений (10.5) — (10.9).

А. Взаимосвязи сухой массы

В этом разделе вводятся уравнения, связывающие сухую массу клетки с общей сухой массой культуры. Пусть $w_m(t, \tau)$ — сухая масса единичной меристематической клетки возраста τ в момент времени t ; предположим далее, что $w_m(t, \tau)$ не зависит от t , так что

$$w_m(t, \tau) = w_m(\tau). \quad (10.10)$$

Общую сухую массу меристемы $W_m(t)$ рассчитывают интегрированием

$$W_m(t) = \int_0^t n(t, \tau) W_m(\tau) d\tau. \quad (10.11)$$

Пусть w_b — сухая масса меристематической клетки сразу же после деления. Предположим также, что между делениями единичной клетки сухая масса экспоненциально возрастает с увеличением удельной скорости роста μ

$$w_m(\tau) = w_b e^{\mu\tau}. \quad (10.12)$$

Далее отметим, что скорость клеточного деления ν и удельная скорость роста сухого вещества идентичны, так что ν можно заменить на μ . Подстановка соотношений (10.5) и (10.12) в уравнение (10.11) и интегрирование дают

$$W_m(t) = N_m(t) w_b \frac{\lambda (2 - e^{\lambda \ln 2})}{(1 - \lambda) (e^{\lambda \ln 2} - 1)};$$

полученные выражения при использовании уравнения (10.8) приводят к соотношению:

$$W_m(t) = N_m(t) w_b \frac{f}{1 - \lambda}. \quad (10.13)$$

Удобно ввести значение средней сухой массы меристематической клетки \bar{w}_m :

$$\bar{w}_m = w_b \frac{f}{1 - \lambda}, \quad (10.14)$$

и тогда уравнение (10.13) упрощается

$$W_m(t) = N_m(t) \bar{w}_m. \quad (10.15)$$

Отметим, что если $\theta = 1$, $\lambda = 1$, и принимая предел $f / (1 - \lambda)$ при $\lambda \rightarrow 1$, то $w_m = 2w_b \ln 2$, а если $\theta = \frac{1}{2}$, $\lambda = 0$, то $w_m = w_b / \ln 2$.

Если w_b — сухая масса вегетативной (неделяющейся) клетки сразу же после деления, то скорость, с которой в таких клетках образуется сухое вещество, составляет

$$w_b \frac{dN_v}{dt} (t). \quad (10.16)$$

Б. ОБСУЖДЕНИЕ

Хотелось бы здесь сделать несколько общих выводов, непосредственно вытекающих из только что полученных результатов и применимых в ситуации, когда имеется растущая и делящаяся меристематическая ткань, из которой одновременно образуются вегетативные клетки.

Из уравнения (10.6) видно, что скорость увеличения числа клеток меристематической ткани ($v\lambda$) может принимать те или иные значения независимо от скорости деления клеток v с тем ограничением, что возможное максимальное значение $v\lambda$ равно v . Таким образом, можно иметь быстро делящиеся меристемы, которые растут очень медленно или даже уменьшаются в размерах потому, что часть клеточных делений дает немеристемные клетки. Это явление отмечал, например, Линдон (Lyndon, 1972). Оно раскрывает возможности влияния на размеры меристемы и скорость роста путем воздействия на механизм, управляющий распределением клеток между продолжающими меристематическую активность и вступившими на вегетативный путь развития, при сохранении константной скорости клеточного деления в меристеме.

При необходимости некоторым образом оптимизировать число возникающих вегетативных клеток следует учитывать, какой период времени является критическим. При низком значении θ и большой отрицательной величине λ наблюдается немедленное образование вегетативных клеток (уравнение (10.7)). Поскольку при этом $N_m(t)$ быстро уменьшается (уравнение (10.6)), то в дальнейшем уменьшается производство вегетативных клеток. Для оптимизации образования вегетативных клеток наперед или в течение всего периода времени можно использовать уравнения (10.7) и (10.6).

3. УВЕЛИЧЕНИЕ СУХОЙ МАССЫ ЕДИНИЧНОЙ КЛЕТКИ

Делящиеся меристематические клетки порождают некоторое количество клеток, прекративших деление. Для удобства они были названы вегетативными клетками. Рассмотрим выражения для

описания роста сухого вещества таких клеток. Для описания роста организма или его частей предложено много разных уравнений роста (см. Richards, 1969 — обзор этой области исследований). Здесь использовано уравнение, которое, очевидно, наиболее соответствует поставленной задаче. Удобно получить уравнение, в котором параметрически отражено старение или постепенная потеря способности к росту, оно должно также позволить легко учитывать влияние субстрата на скорость роста и конечную сухую массу. Этим двум требованиям отвечает уравнение роста Гомпертца, которое можно вывести из следующего дифференциального уравнения:

$$\frac{1}{w} \frac{dw}{dt} = \mu e^{-St}, \quad (10.17)$$

где w — сухая масса клетки, t — время, прошедшее с момента ее рождения, μ — удельная скорость роста при $t = 0$, S — параметр, эмпирически описывающий нарастающее снижение удаленной скорости роста, обусловленное старением или дифференциацией. Таким образом, правая часть уравнения (10.17) выражает удельную скорость роста в момент времени t ; она непрерывно уменьшается во времени от значения μ с константой скорости S . Коэффициент старения S можно истолковать, предположив, что активность механизма ростовых процессов в клетке уменьшается в соответствии с кинетикой первого порядка с константой скорости S .

В гл. 1.7А (с. 25) обсуждены некоторые выводы, относящиеся к появлению независимой переменной времени t в правой части уравнения (10.17).

Для интегрирования уравнения (10.17) сперва перепишем его в виде

$$\int_{w_0}^w \frac{dw}{w} \int_0^t \mu e^{-St} dt, \quad (10.18)$$

где w_0 — начальная масса при $t = 0$. Интегрирование приводит к уравнению

$$w = w_0 e^{\mu(t - e^{-St})/S}. \quad (10.19)$$

Это уравнение описывает хорошо известную кривую роста Гомпертца. Для больших значений t сухая масса асимптотически приближается к $w = w_f$, где w_f описывается соотношением

$$w_f = w_0 e^{\mu/S}. \quad (10.20)$$

На этой кривой имеется точка перегиба при $t = t_i$, где

$$t_i = \frac{1}{S} \ln \left(\frac{\mu}{S} \right). \quad (10.21)$$

График уравнения (10.19) изображен на рис. 10.2.

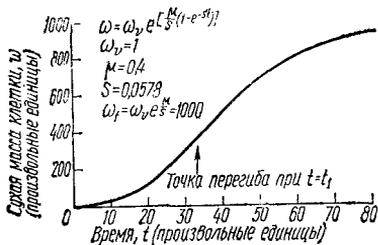


Рис. 10.2

Кривая роста Гомпертца (уравнение (10.19)). Используемые выше значения соответствуют максимальному времени удвоения молодых клеток, составляющему 1,7 единиц времени и периоду старения в 12 единиц времени. Модификация этой кривой позволяет включать эффекты ограничения роста клеток субстратом.

Далее предположим, что параметр роста μ в уравнении (10.18) не является постоянной величиной. В этом случае интегрирование невозможно, однако уравнение (10.19) можно записать в виде

$$w = w_0 e^{\int_0^t \mu(t') e^{-S t'} dt'} \quad (10.22)$$

где t' — промежуточная переменная времени. Представляется логичным допущение, что параметр μ зависит от локальной концентрации субстрата S и зависимость, которая часто используется в этой книге (гл. 2.3А (с. 51), гл. 7.1 (с. 142) и гл. 8.1 (с. 154)), имеет вид

$$\mu = \mu_m \frac{s}{K + s} \quad (10.23)$$

где μ_m — максимальное значение удельной скорости роста при насыщающих значениях s , K — константа. В уравнении (10.22) значение μ в момент времени t' ($\mu(t')$) определено первой оценкой уровня субстрата s в момент времени t' , $s(t')$, после чего применяется уравнение (10.23).

Лимитирование субстратом может быть связано либо с его нехваткой (рост при ограниченном источнике), либо с недостаточным поступлением субстрата в точки роста из-за большого транспортного сопротивления (рост, ограниченный транспортом). Оба эти механизма могут приводить к субоптимальным уровням субстрата. В описанной модели это приводит, во-первых, к снижению текущей скорости роста (уравнения (10.23) и (10.17)), и во-вторых, к уменьшению конечной массы (асимптоты, уравнение (10.20)). Последний эффект проявляется как результат сделанного ранее допущения (уравнение (10.17)) о том, что старение или дифференциация происходят с постоянной скоростью в реальном времени и не зависят от степени реализации роста. В случае необходимости это ограничение можно смягчить при дальнейшем усовершенствовании модели.

4. ВЕГЕТАТИВНЫЙ РОСТ РАСТЕНИЯ СО СТАРЕНИЕМ, ЗАВЕРШАЮЩИЙСЯ ЦВЕТЕНИЕМ, БЕЗ УЧЕТА ТРАНСПОРТНЫХ СОПРОТИВЛЕНИЙ

В этом разделе сформулирована элементарная модель целого растения на основе субмоделей роста меристемы, образования и роста вегетативных клеток, описанных выше. Принимается, что сопротивления транспорту пренебрежимо малы, поэтому по всему растению концентрация субстрата одинакова, кроме того, допускается, что уровень субстрата или очень высокий, или со временем не изменяется, в связи с чем удельная скорость роста μ (уравнение (10.23)) — постоянная величина; поэтому модель должна описывать растение, растущее в оптимальных условиях, когда оно обильно обеспечено субстратом, и рост полностью ограничен стоком. Преимущество этих предположений состоит в том, что модель имеет аналитическое решение в виде неполной гамма-функции. Таким образом, получено подробное уравнение зависимости сухой массы растений от времени: его можно рассматривать как новый тип кривой роста, в которой в параметрической форме учитываются некоторые характеристики меристемы (скорость деления клеток, скорость образования новых вегетативных клеток) и некоторые свойства вегетативных клеток (максимальная скорость роста, скорость старения). Автор глубоко благодарен Шпрингеру из Ротамстедской опытной станции за помощь в анализе модели.

Для описания меристемы можно непосредственно применить результаты, изложенные в гл. 10.1. Число меристематических клеток в момент времени t — $N_m(t)$ описано уравнением (10.6):

$$N_m(t) = N_0 e^{\lambda \mu t}. \quad (10.24)$$

Допускаем, что скорость деления клеток в меристеме v такая же, как и удельная скорость роста сухого вещества μ , и что константа удельной скорости роста применима к начальному росту вновь образуемых вегетативных клеток. В момент времени t сухая масса меристемы $W_m(t)$ в соответствии с уравнениями (10.15) и (10.24) составляет

$$W_m(t) = N_0 \bar{w}_m e^{\lambda \mu t}. \quad (10.25)$$

Образование вегетативных клеток в модели отражено введением в нее эмпирического члена, основанного на предположении, что в момент времени $t = t_j$ образование вегетативных клеток (уравнение (10.9)) прекращается. Можно принять, что t_j соответствует моменту начала цветения, который с помощью модели образования примордиев можно связать с размером апекса. Используя уравнение (10.24) и положив $v = \mu$, уравнение (10.9) представим в виде

$$\frac{dN_v}{dt}(t) = \mu N_0 f e^{\lambda \mu t}. \quad (10.26)$$

Для получения числа вегетативных клеток в момент времени t интегрируем от $t = 0$ до t и получаем следующее выражение для

Числа вегетативных клеток в момент времени t :

$$N_v(t) = \frac{fN_0}{\lambda} (e^{\lambda\mu t} - 1). \quad (10.27)$$

Это число достигает конечного значения при $t = t_i$; оно равно

$$\frac{fN_0}{\lambda} (e^{\lambda\mu t_i} - 1). \quad (10.28)$$

Труднее получить выражение для вегетативной сухой массы в момент времени $t - W_v(t)$, поскольку для этого требуется производить интегрирование по всему спектру распределения клеток разного возраста. Используем условную переменную времени t' и принимаем, что $W(t - t')$ — сухая масса вегетативной клетки в момент времени t , которое отсчитывается от деления в момент t' . $W_v(t)$ при этом дается в виде

$$W_v(t) = \int_0^t \frac{dN_v(t')}{dt'} w(t - t') dt'. \quad (10.29)$$

Принимая, что начальная масса вегетативной клетки W_v равна w_b , можно переписать уравнение (10.19) в виде

$$w(t - t') = w_b e^{[\mu/S(1 - e^{-S(t-t')})]}. \quad (10.30)$$

$\frac{dN_v(t')}{dt}$ получено подстановкой в уравнение (10.26) $t = t'$. Уравнение (10.29) приобретает вид

$$W_v(t) = \mu N_0 w_b f \int_0^t e^{\lambda\mu t'} e^{(\mu/S)[1 - e^{-S(t-t')}]} dt'. \quad (10.31)$$

С целью упростить это выражение примем

$$z_1 = \mu N_0 w_b f e^{\mu/S} \quad (10.32)$$

и

$$z_2 = \frac{\mu}{S} e^{-S t}. \quad (10.33)$$

Уравнение (10.31) упрощаем до

$$W_v(t) = z_1 \int_0^t e^{\lambda\mu t'} e^{-(z_2 e^{S t'})} dt'. \quad (10.34)$$

Далее вводим переменную q

$$q = z_2 e^{S t'}, \quad dq = S z_2 e^{S t'} dt' = S q dt' \quad (10.35)$$

и из уравнения (10.34) после преобразований получаем

$$W_v(t) = z_1 \int_{z_2}^{z_2 e^{S t}} \left(\frac{q}{z_2}\right)^{\lambda\mu/S} \cdot e^{-q} \cdot \frac{1}{S q} dq =$$

$$\begin{aligned}
&= \frac{z_1}{S} (z_2)^{-\lambda\mu/S} \int_{z_2}^{z_2 e^{St}} q^{(\lambda\mu/S-1)} e^{-q} dq = & (10.36) \\
&= \frac{z_1}{S} (z_2)^{-\lambda\mu/S} \left[\int_0^{z_2 e^{St}} q^{(\lambda\mu/S-1)} e^{-q} dq - \int_0^{z_2} q^{(\lambda\mu/S-1)} e^{-q} dq \right].
\end{aligned}$$

Неполная гамма-функция — $\gamma(a, x)$ (по определению Abramowitz, Stegun, 1965, с. 260) имеет вид

$$\gamma(a, x) = \int_0^x q^{a-1} e^{-q} dq. \quad (10.37)$$

Объединяя уравнения (10.37), (10.32), (10.33) и (10.36), получаем

$$\begin{aligned}
W_v(t) = N_0 \cdot w_b \cdot f \cdot e^{\mu/S} \left(\frac{S}{\mu}\right)^{(\lambda\mu/S-1)} \times \\
\times e^{\lambda\mu t} \left[\gamma\left(\frac{\lambda\mu}{S}, \frac{\mu}{S}\right) - \gamma\left(\frac{\lambda\mu}{S}, \frac{\mu}{S} e^{-St}\right) \right]. & (10.38)
\end{aligned}$$

Это выражение действительно для $t \leq t_f$ до момента времени, когда начинается цветение, а образование вегетативных клеток прекращается. Для $t > t_f$ пределы интегрирования уравнения (10.31) становятся 0 и t_f и легко показать, что

$$\begin{aligned}
W_v(t) = N_0 w_b f e^{\mu/S} \left(\frac{S}{\mu}\right)^{(\lambda\mu/S-1)} \times \\
\times e^{\lambda\mu t} \left[\gamma\left(\frac{\lambda\mu}{S}, \frac{\mu}{S} e^{-S(t-t_f)}\right) - \gamma\left(\frac{\lambda\mu}{S}, \frac{\mu}{S} e^{-St}\right) \right]. & (10.39)
\end{aligned}$$

Для числа клеток в меристеме и числа вегетативных клеток получены точные выражения (уравнения (10.24) и (10.27)), как и для сухой массы обоих типов тканей (уравнения (10.25), (10.38) или (10.39)). Эти уравнения имеют простую структуру и очень легко поддаются расчетам. Модель содержит пять параметров $N_0 w_b$, λ , μ , S и t_f . Произведение $N_0 w_b$ отражает начальные условия, N_0 — число меристематических клеток в момент времени $t = 0$, а w_b — сухая масса меристематической клетки сразу после деления клетки. Второй параметр λ показывает, как возникающие после деления клетки распределяются между клетками, сохраняющими меристематическую активность, и клетками, потерявшими способность к делению и вступившими на вегетативный путь развития (см. уравнение (10.4)). Удельная скорость роста μ определяет скорость клеточного деления в меристеме, а также начальную удельную скорость роста вегетативных клеток. Параметр старения S определяет скорость, начиная с которой прогрессивно уменьшается удельная скорость роста вегетативных клеток, и, наконец, время цветения t_f указывает момент, когда прекращается

образование вегетативных клеток. Все эти параметры имеют физиологический смысл и могут быть измерены.

Прежде чем перейти к расчетам на модели, выведем выражения для скоростей роста. Из уравнения (10.25) определим скорость роста меристемы

$$\frac{\partial W_m(t)}{\partial t} = \lambda \mu W_m(t). \quad (10.40)$$

Для вегетативного материала выражение для скорости роста можно получить из уравнений (10.38) и (10.39), используя важное соотношение

$$\frac{\partial \gamma(a, x)}{\partial x} = x^{a-1} e^{-x}. \quad (10.41)$$

Для $t < t_j$

$$\frac{dW_v(t)}{dt} = \lambda \mu W_v(t) + z_1 e^{-[(\mu/S) \cdot e^{-St}]}, \quad (10.42)$$

а для $t > t_j$

$$\frac{dW_v(t)}{dt} = \lambda \mu W_v(t) + z_1 \{ e^{-[(\mu/S) e^{-St}] - e^{[\lambda \mu t_j - (\mu/S) e^{-S(t-t_j)]}} \}. \quad (10.43)$$

В обоих выражениях z_1 задано уравнением (10.32). Отметим, что в момент времени $t = t_j$ непрерывность скорости роста вегетативного вещества не сохраняется, поскольку уравнения (10.42) и (10.43) не дают одного и того же результата для $t \rightarrow t_j$. Такого поведения системы следовало ожидать, поскольку по предположению образование вегетативных клеток резко прекращается при $t = t_j$.

Общую сухую массу в момент времени t — $W(t)$ получают из соотношения

$$W(t) = W_m(t) + W_v(t). \quad (10.44)$$

Относительную скорость роста меристемы рассчитывают непосредственно с помощью уравнения (10.40), откуда

$$\frac{1}{W_m(t)} \cdot \frac{dW_m(t)}{dt} = \lambda \mu, \quad (10.45)$$

а для вегетативной ткани — путем решения уравнений (10.38) и (10.42) либо уравнений (10.39) и (10.43) относительно

$$\frac{1}{W_v(t)} \cdot \frac{dW_v(t)}{dt}. \quad (10.46)$$

Относительная скорость роста всего растения R_W задается соотношением

$$R_W = \frac{1}{W} \left(\frac{dW_m}{dt} + \frac{dW_v}{dt} \right). \quad (10.47)$$

Из уравнения (10.40) видно, что относительная скорость роста меристемы имеет постоянное значение $\lambda\mu$. Из уравнений (10.46), (10.42) и (10.38) следует, что относительная скорость роста вегетативного материала бесконечна при $t = 0$, где $W_r = 0$, и падает до значения $\lambda\mu$ при $0 < t < t_f$. При $t = t_f$ относительная скорость роста испытывает скачок, а затем уменьшается постепенно до нуля. Эти особые точки проиллюстрированы результатами, описанными в следующем разделе.

А. Результаты

Параметрам модели роста заданы следующие значения:

$$\begin{aligned} N_0 &= 3,7 \cdot 10^6, \\ w_b &= 3,75 \cdot 10^{14} \text{ кг}, \\ \lambda &= 0,4854, \\ \mu &= 0,3466 \text{ сутки}^{-1}, \\ S &= 0,1316 \text{ сутки}^{-1}, \\ t_f &= 50 \text{ суток}. \end{aligned}$$

N_0 и W_b определяют начальную сухую массу, которую можно рассматривать как структурный компонент (в противоположность компоненту запаса) сухой массы семени. Из уравнения (10.8) $f = 0,73$, по уравнению (10.14) $\bar{w}_m = 5,306 \times 10^{-14}$ кг, начальная сухая масса, согласно уравнению (10.25) при $t = 0$, составляет $1,963 \cdot 10^{-7}$ кг.

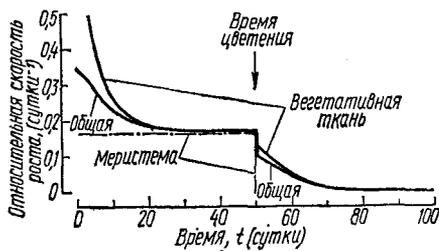
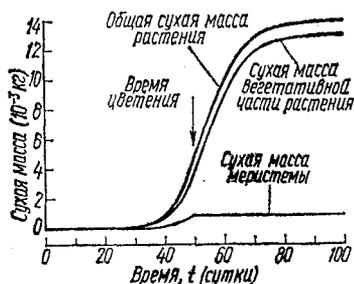


Рис. 10.3

Рост сухой массы у стареющего растения, состоящего только из вегетативной и меристематической тканей. Модель пренебрегает сопротивлениями транспорту, и рост останавливается при наступлении цветения. Уравнения (10.25), (10.38), (10.39) и (10.44) применены со значениями параметров уравнения (10.48).

Рис. 10.4

Относительные скорости роста сухой массы стареющего растения, состоящего только из вегетативной и меристематической тканей. Модель пренебрегает сопротивлениями транспорту, а рост прекращается с наступлением цветения. Применены уравнения (10.45) — (10.47) с параметрами уравнений (10.48).

γ показывает, как распределяются вновь образующиеся клетки между клетками, продолжающими меристематическую активность и вегетативный рост. Приведенное выше значение λ соответствует $\theta = 0,7$ (уравнение (10.4)), так что 70% вновь образованных клеток продолжает делиться, а 30% — вступает на вегетативный путь развития.

μ — максимальная удельная скорость роста сухого вещества, принимаемая равной скорости деления меристематических клеток ν . Из уравнения (10.1) получаем, что время удвоения t_d равно двум суткам. Таким образом, средняя продолжительность периода между последовательными делениями клетки в меристеме составляет двое суток, и скорость увеличения сухого вещества у вегетативных клеток с начала развития такова, что каждые двое суток удваивается масса их сухого вещества.

Параметр старения S определяет, насколько быстро убывает удельная скорость роста вегетативной ткани; значения, полученные из уравнения (10.20), соответствуют полупериоду 5—3 суток. Это обуславливает (уравнение (10.20)) увеличение сухого вещества вегетативной клетки в течение ее жизни примерно в 14 раз.

Время, когда наступает цветение, приводящее к прекращению образования вегетативных клеток, обозначено через t_f , значение его (50 суток) характерно для ряда растений.

На рис. 10.3 и 10.4 показаны рассчитанные данные о скоростях роста сухого вещества и относительных скоростях роста. Результаты получены с помощью компьютера, для расчета значений неполной гамма-функции использован численный алгоритм (Bhattacharjee, 1970). Кривая роста общей сухой массы — сигмоидальная по форме и, безусловно, более приемлема, чем обычная кривая Гомпертца, которая больше соответствует уровню единичной клетки. До цветения ($t < t_f$) растение подчиняется экспоненциальному росту со скоростью $\lambda\mu$; при $t = t_f$ имеет место едва заметный скачок на кривой роста, после которого удельная скорость роста постепенно уменьшается до нуля, хотя абсолютная скорость роста спустя некоторое время после $t = t_f$ продолжает возрастать. Однако скорость, с которой кривая роста приближается к горизонтальной асимптоте после $t = t_f$, очень сильно зависит от коэффициента старения S , крутизна падения регулируется величиной S . Скорость экспоненциального роста целого растения до цветения $\lambda\mu$ в данной модели сильно отличается от удельной скорости роста на клеточном уровне μ или от скорости деления ν . Параметр λ , который связывает эти величины, может давать ценную информацию о связи между поведением системы на уровне клетки и на уровне целого растения.

Неограниченный рост вегетирующего растения со старением и транспортом

В гл. 10.4 (с. 201) описана модель стареющего вегетирующего растения; эта модель имеет аналитическое решение, хотя в ней и пренебрегается транспортными сопротивлениями, а это означает, что во всем растении уровни субстрата одинаковы. В данной главе это предположение изменено таким образом, что рост ограничивается сопротивлениями транспорту и обеспечением субстратом. Кроме того, в модель в упрощенном виде включены взаимодействия растения со светом и фотосинтез листа. Модель основана, главным образом, на клеточных субмоделях гл. 10: в ней учитывается возрастное распределение вещества побега; свойства ткани побега рассматриваются зависящими от его возраста, что позволяет описывать развитие и старение; принято, что транспорт ассимилятов в побеге и из побега в корень происходит через цепь сопротивлений и что углеродный продукт является единственным субстратом, необходимым для роста, в то время как другие питательные вещества содержатся в постоянном или насыщающем количестве. Поскольку модель описывает рост только побега в зависимости от обеспеченности субстратом, транспорта последнего и утилизации запасных веществ, корневая система рассматривается как единственный гомогенный компартмент. Можно было бы учесть в модели гетерогенность корневой системы, используя описанные здесь методы моделирования побега, и влияние на рост снабжения элементами питания, используя подходы в гл. 9. Однако это приведет к дополнительным ненужным усложнениям. Модель является нестационарной, поэтому применима для анализа и временного хода данных для растущих растений и данных полученных в фиксированный момент времени.

Опишем сначала общую схему модели и лежащие в ее основе предположения, обратив особое внимание на сопротивления транспорту. Далее составим уравнения модели. И наконец, задав параметрам численные значения, выполним расчеты роста растения. В заключение кратко обсудим ограничения модели,

приемлемость ее предположений с физиологической точки зрения и рассмотрим возможные пути дальнейшего развития этого типа моделей.

1. ПРЕДПОЛОЖЕНИЯ

А. Меристема и рост побега

Общая схема модели изображена на рис. 11.1. В меристеме содержится N_m клеток при средней сухой массе меристематической клетки \bar{w}_m . Таким образом, сухая масса меристемы W_m равна:

$$W_m = N_m \bar{w}_m. \quad (11.1)$$

Концентрация субстрата в меристеме в момент времени t обозначена через $s_{p+1}(t)$. Примем, что в результате деления меристематической клетки возникают две дочерние клетки: меристематическая клетка и клетка побега, обеспечивающая вегетативный рост и не претерпевающая дальнейших делений. Поэтому N_m сохраняет постоянное значение (уравнения (10.4) и (10.6) при $\theta = \frac{1}{2}$).

Пусть w_b — сухая масса только что разделившейся меристематической клетки; примем, что клеточное деление симметрично по отношению к массе, в связи с чем начальная масса клетки побега также равна w_b . Допуская, что возрастание сухой массы меристематической клетки происходит экспоненциально между клеточными делениями, можно показать (используя уравнение (10.15)), что

$$\bar{w}_m = \frac{w_b}{\ln 2} = 1,443w_b. \quad (11.2)$$

Концентрация субстрата в меристеме $s_{p+1}(t)$ может варьировать, поскольку ее значение зависит от соотношения между фотосинтезом, использованием и транспортом субстрата в растении. Примем, что w_b , а, следовательно, \bar{w}_m не зависят от s_{p+1} .

Предположим, что жизнь растения начинается в момент $t = 0$, когда оно состоит только из меристемы и корня. В момент времени t возрасты стеблевых клеток варьируют в пределах от 0 до 1. Распределение клеток по возрасту в модели принимается дискретным, а не непрерывным. Такой выбор распределения сделан, во-первых, потому, что измерения можно проводить лишь на конечном числе тканей, так что дискретное представление облегчает их сравнение с результатами экспериментов; во-вторых, уравнения модели интегрируются численным методом, для чего должны выбираться конечные временные интервалы, что во всяком случае вынуждает к дискретному представлению распределения; и, наконец, хотя непрерывное распределение в некоторых отношениях

Рис. 11.1

Разделение растительного материала и расположение сопротивлений, принятое в модели. Компартмент 1 содержит самый старый материал побега, а компартмент p — самый молодой (немеристематический).

является более удовлетворительным, оно почти всегда менее доступно в физиологии растений (в приложении описано подобное непрерывное представление результатов, с. 223).

Пусть $\Delta\tau$ — некоторый интервал времени и пусть переменная τ обозначает возраст клетки. Вегетативные клетки разделены на компартменты (рис. 11.1), так что

$$n_i(t), \quad (11.3)$$

где n_i — число клеток в момент времени t с возрастом, заключенным между

$$(p - i) \Delta\tau < \tau \leq (p - i + 1) \Delta\tau, \quad (11.4)$$

где p определяется из соотношения

$$t = p \Delta\tau. \quad (11.5)$$

Самые молодые клетки с возрастaми между 0 и $\Delta\tau$ заключены в p -м компартменте; самые старые клетки с возрастaми между $(p - 1) \Delta\tau$ и $p \Delta\tau$ содержатся в первом компартменте. В i -м компартменте возраст $n_i(t)$ клеток примем равным:

$$\tau_i = (p - i) \Delta\tau = t - i \Delta\tau. \quad (11.6)$$

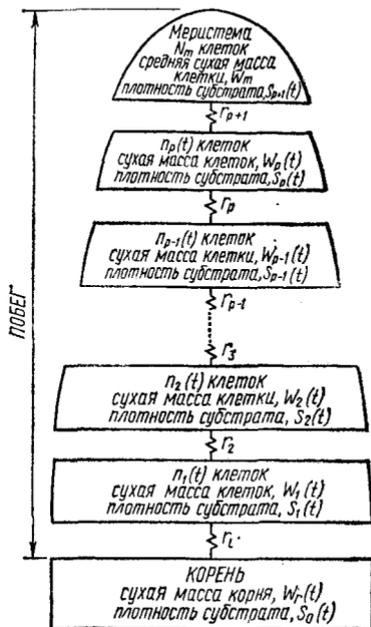
События, которые в данный промежуток времени происходят в том или ином компартменте, относятся к состоянию компартмента (например, концентрация субстрата, масса клетки и т. п.) в начале этого временного периода. Компартменты обозначены так же, как описано выше и показано на рис. 11.1, и чтобы избежать необходимости изменять индекс с ростом растения, используется интегральный индекс p .

Пусть скорость клеточного деления в меристеме равна $v(t)$. Тогда из уравнения (10.9) получим выражение для скорости образования вегетативных клеток

$$v(t) f N_m(t). \quad (11.7)$$

Если $\theta = \frac{1}{2}$, а N_m — константа (уравнения (10.8), (10.4) и (10.6)),

$$f = \frac{1}{\ln^2}. \quad (11.8)$$



Принимая также, что вегетативные клетки не погибают и не удаляются из системы, легко заключить, что число клеток в i -м компартменте в момент времени t — $n_i(t)$ — это клетки, возникшие за время $t - \tau_i$. Поэтому

$$n_i(t) = fN_m v(t - \tau_i) \Delta\tau, \quad i = 1, 2, \dots, p. \quad (11.9)$$

Пусть $s_{p+1}(t)$ — концентрация субстрата в меристеме в момент времени t (рис. 11.1). Примем, что скорость клеточного деления зависит от концентрации субстрата в соответствии с уравнением

$$v(t) = \frac{v_m s_{p+1}(t)}{K_m + s_{p+1}(t)}, \quad (11.10)$$

где v_m и K_m — константы. Общее количество клеток побега в момент t — $N_s(t)$ получаем суммированием

$$N_s(t) = N_m + \sum_{i=1}^p n_i(t). \quad (11.11)$$

Пусть $w_i(t)$ — сухая масса клетки в i -м компартменте в момент времени t . Приняв, что в данном случае можно применить уравнение роста Гомпертца, используя уравнение (10.17), получим

$$\frac{dw_i(t)}{dt} = w_i(t) \mu(s_i) e^{-S\tau_i}, \quad (11.12)$$

где $s_i(t)$ — уровень субстрата в i -м компартменте в момент времени t , μ — удельная скорость роста и S — константа старения. [См. гл. 10.3 (с. 198), где детально обсуждено уравнение (11.12)]. Пусть удельная скорость роста μ зависит от концентрации субстрата следующим образом:

$$\mu(s_i) = \frac{\mu_s s_i(t)}{K_s + s_i(t)}, \quad (11.13)$$

где μ_s и K_s — константы. Примем также, что начальные скорости роста вегетативной и меристематической клеток одинаковы, так что из сравнения уравнений (11.10) и (11.13) имеем

$$\mu_s = v_m \quad \text{и} \quad K_m = K_s. \quad (11.14)$$

Общая сухая масса побега в момент времени t — $W_s(t)$ выражается таким соотношением:

$$W_s(t) = N_m \bar{w}_m + \sum_{i=1}^p n_i(t) w_i(t), \quad (11.15)$$

а скорость увеличения сухой массы побега (из уравнений (11.7) и (11.14)) такова:

$$\frac{dW_s(t)}{dt} = \mu(s_{p+1}) fN_m w_b + \sum_{i=1}^p n_i \frac{dw_i(t)}{dt}. \quad (11.16)$$

Это выражение имеет смысл, если n_i не изменяется во времени.

Б. Рост корня

Корень предполагается гомогенным (см. рис. 11.1) и описывается такими же коэффициентами поддержания и эффективности превращения Y_G , как и побег. Обозначив сухую массу корня через W_r и приняв, что скорость роста корня зависит от субстрата по типу реакции Михаэлиса — Ментен, имеем

$$\frac{dW_r(t)}{dt} = \frac{W_r \mu_r s_0(t)}{K_r + s_0(t)}, \quad (11.17)$$

где μ_r и K_r — константы.

В. Фотосинтез и взаимодействие со светом

Пусть $f_g(I, C, i)$ — мгновенная удельная интенсивность истинного фотосинтеза листовой ткани в i -м компартменте в момент времени t при плотности светового потока I и концентрации CO_2 в единицах кг $\{CH_2O\}$ на кг $\{CH_2O\}$ сухой массы в секунду. Пусть далее u — часть побега в форме листовой ткани; примем, что эта часть не зависит от i и что только эта ткань способна осуществлять фотосинтез. Интенсивность истинного фотосинтеза целого растения F_g составляет

$$F_g = u \sum_{i=1}^p f_g(I, C, i) n_i w_i \text{ кг } \{CH_2O\} \text{ с}^{-1}. \quad (11.18)$$

Количество субстрата, получаемого растением за счет фотосинтеза за период времени Δt , равный 1 суткам, в которых содержится q дневного света со средней плотностью светового потока \bar{I} (пренебрегая флуктуациями света днем и принимая концентрацию CO_2 постоянной), равно

$$q F_g \text{ кг } \{CH_2O\} \text{ сутки}^{-1}. \quad (11.19)$$

Если l — удельная поверхностная плотность листьев (площадь листа/сухая масса листа); то, принимая, что l не изменяется от компартмента к компартменту, листовую поверхность всего растения A можно выразить (уравнение (11.15)) следующим образом:

$$A = lu (W_s - N_m \bar{w}_m) \text{ м}^2. \quad (11.20)$$

Интенсивность истинного фотосинтеза растения в расчете на площадь листа P_g выражается в виде

$$P_g = \frac{F_g}{A} \text{ кг } \{CH_2O\} \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}. \quad (11.21)$$

Примем, что концентрация CO_2 вокруг растения одинакова. Для растения с малой плотностью листьев, что наблюдается в посевах с низким индексом листовой поверхности, аналогичное предположение можно сделать в отношении плотности светового потока \bar{I} .

Рассмотрим посев с густотой q растений на единицу площади. Далее предположим, что ткань данного возраста размещена в одном горизонтальном слое так, что возраст ткани уменьшается с увеличением высоты над уровнем почвы, и что плотность падающего на листья светового потока уменьшается с глубиной в листе в соответствии с экспоненциальным уравнением Монси и Саэки (уравнение (3.16)). Если $L_i(t)$ — индекс листовой поверхности во всех компартаментах, расположенных над i -м компарментом, в момент t , то

$$L_i(t) = q \sum_{j=i+1}^p l u n_j w_j(t), \quad (11.22)$$

где j — индекс суммирования. Плотность светового потока, падающего на листья в i -м компарменте в момент времени t — $I_i(t)$, описывается с помощью уравнения (3.29) при $r = 0$

$$I_i(t) = \frac{1}{1-m} k I_0 e^{-k L_i(t)}, \quad (11.23)$$

где k — коэффициент экстинкции, m — коэффициент пропускания листа, r — константа и I_0 — плотность светового потока над посевом.

Обычно более старые ткани характеризуются менее эффективным фотосинтезом; предположим, что уменьшение этой эффективности можно описать произведением $f_g(I, C, i)$ на

$$e^{-S_p \tau_i}, \quad (11.24)$$

где S_p — параметр, характеризующий скорость старения фотосинтетического аппарата. Для описания зависимости фотосинтеза от I и C (см. уравнение (4.2)) используется известная уже прямоугольная гипербола

$$f_g(\bar{I}, C, i) = \frac{\alpha \bar{I} \beta C}{\alpha \bar{I} + \beta C} e^{-S_p \tau_i}, \quad i = 1, 2, \dots, p-3; \quad (11.25)$$

$$\text{и} \quad f_g(\bar{I}, C, i) = 0, \quad i = p-2, p-1, p.$$

α и β — константы. Поскольку $\Delta \tau = 1$ сутки, эти уравнения подразумевают, что листовая ткань до 3-дневного возраста фотосинтетически неактивна.

Г. Транспорт

r_i обозначает (см. рис. 11.1) сопротивление транспорту между i -м и $(i-1)$ -м компартаментами. Предположим, что поток субстрата B (иногда называемого скоростью массового потока) из компартамента i в компармент $(i-1)$ выражается следующим образом:

$$B = \frac{s_i - s_{i-1}}{r_i}. \quad (11.26)$$

Суть дела состоит в том, как рассчитать r_i по переменным состояниям, описывающих i -й и $(i-1)$ -й компартменты. Здесь мы примем, что

$$r_i = \frac{1}{2} r (n_i + n_{i-1}), \quad i = 2, 3, \dots, p, p+1 \quad (11.27)$$

и

$$r_1 = r n_1. \quad (11.28)$$

r является параметром сопротивления. Если v — доля клеток i -го компартмента, относящаяся к проводящей ткани, n_0 — число проводящих клеток на площадь поперечного сечения (в допущении что n_0 не зависит от n_i), проводящие клетки имеют длину h и площадь сечения a , D — константа «диффузии», можно показать, что

$$r = \frac{bh}{Dn_0^2 a}. \quad (11.29)$$

Если для проводящей клетки отношение длины к площади поперечного сечения n/a является величиной постоянной, то r не зависит от размеров рассматриваемых клеток w_i . Поскольку в модели n_i во времени не изменяется, рассчитываемые из выражения (11.27) сопротивления также не изменяются (за исключением r_{p+1}). Отметим, что по этому поводу возможны альтернативные предположения, например, можно допустить, что сопротивления зависят от сухой массы компартментов, а не просто от числа клеток.

Если M — плотность потока субстрата (или скорость удельного переноса массы), можно показать, что

$$M = D \frac{ds}{dz}, \quad (11.30)$$

где z — высота над почвой; это соотношение согласуется с уравнениями (11.29), (11.27) и (11.26).

Д. Использование субстрата и субстратный баланс

n_i — клетки в i -м компартменте, каждая из которых имеет сухую массу $w_i(t)$ и растет со скоростью $\frac{dw_i(t)}{dt}$, потребляя субстрат со скоростью

$$\frac{n_i}{Y_G} \frac{dw_i(t)}{dt} + m n_i w_i(t), \quad (11.31)$$

где Y_G — эффективность конверсии, m — удельная скорость поддержания (см. гл. 6.1, с. 127). Уравнение (11.31) описывает все стоки в i -м компартменте.

Скорость образования субстрата (сила источника) в этом компартменте следующая (см. уравнение (11.18)):

$$uf_g(I, C, i) n_i w_i. \quad (11.32)$$

Примем, что в i -м компартменте количество субстрата равно

$$\frac{s_i(t) n_i w_i(t)}{\rho}; \quad (11.33)$$

ρ — концентрация структурного сухого вещества, принятая за константу (сухая масса w_i относится только к структурным компонентам).

Теперь можно написать уравнение баланса субстрата (для $i = 1, 2, \dots, p$):

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \left(\frac{s_i n_i w_i}{\rho} \right) = & uf_g(I, C, i) n_i w_i - \frac{n_i}{Y_G} \frac{dw_i}{dt} - m n_i w_i + \\ & + \frac{s_{i+1} - s_i}{r_{i+1}} - \frac{s_i - s_{i-1}}{r_i}. \end{aligned} \quad (11.34)$$

Это уравнение следует рассматривать как определяющее скорость изменения s_i , поскольку встречающаяся здесь другая производная dw_i/dt выражается уравнением (11.12).

Для корня:

$$\frac{d}{dt} \left(\frac{s_0 W_r}{\rho} \right) = - \frac{1}{Y_G} \frac{dW_r}{dt} - m W_r + \frac{s_i - s_0}{r_i}. \quad (11.35)$$

Для меристемы:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \left[\frac{(N_m \bar{w}_m + n_{p+1} w_b) s_{p+1}}{\rho} \right] = & - \frac{1}{Y_G} \frac{dn_{p+1}}{dt} w_b - \\ & - m (N_m \bar{w}_m + n_{p+1} w_b) + \frac{s_p - s_{p+1}}{r_{p+1}}. \end{aligned} \quad (11.36)$$

Е. Рост целого растения

Если U_G — структурная сухая масса всего растения, то

$$W_G = W_s + W_{r_s} \quad (11.37)$$

а скорость роста W_G равна:

$$\frac{dW_G}{dt} = \frac{dW_s}{dt} + \frac{dW_{r_s}}{dt}. \quad (11.38)$$

Запасное сухое вещество W_s выражается в виде

$$W_s = \frac{1}{\rho} \left[W_r s_0 + N_m \bar{w}_m s_{p+1} + \sum_{i=1}^{i=p} n_i w_i s_i \right], \quad (11.39)$$

а средняя концентрация субстрата \bar{s} равна:

$$\bar{s} = \frac{\rho W_s}{W_G}. \quad (11.40)$$

Интенсивность дыхания растения можно рассчитать по уравнению (6.18)

$$R = \left(\frac{1 - Y_G}{Y_G} \right) \frac{dW_G}{dt} + mW_G, \quad (11.41)$$

а интенсивность истинного фотосинтеза F_g — с помощью уравнения (11.18) или уравнения

$$F_g = R + \frac{d}{dt} (W_G + W_S). \quad (11.42)$$

Общая сухая масса растения W равна:

$$W = W_G + W_S, \quad (11.43)$$

отсюда можно получить величины, характеризующие рост: относительную скорость роста R_W , интенсивность видимого фотосинтеза E_A , относительную площадь листьев F_A :

$$R_W = \frac{1}{W} \frac{dW}{dt}, \quad E_A = \frac{1000}{A} \frac{dW}{dt} \quad \text{и} \quad F_A = \frac{A}{1000W}. \quad (11.44)$$

Ж. Запасы семени

В изложенной ранее модели запасы семени в явном виде не были отражены. Однако если растение в начальный период роста (в момент времени $t = 0$) не обеспечено достаточными запасами для образования фотосинтетически активного побега, что, как видно из уравнения (11.25), происходит в течение трех дней, то оно не сможет расти. Чтобы решить эту задачу математически наиболее экономно без введения в систему дополнительного компартамента (что в физиологическом смысле могло бы быть более правильным), задаются более высокие начальные концентрации субстрата в меристеме и корне — $s_1 (t = 0)$ и $s_0 (t = 0)$, достаточные для поддержания роста в темноте на протяжении шести дней. В связи с этим рассчитанные концентрации субстрата в ранний период роста нужно использовать с осторожностью.

2. ОБЩАЯ МАТЕМАТИЧЕСКАЯ ФОРМУЛИРОВКА

Теперь обсужденные выше положения объединены в систему уравнений, пригодную для численного решения.

Состояние системы в момент t ($t = \rho \Delta t$) определяется значениями переменных состояния

$$n_1, n_2, \dots, n_p, N_m; \\ W_r, w_1, w_2, \dots, w_{p-1}, w_p, \bar{w}_m$$

$$s_0, s_1, s_2, \dots, s_{p-1}, s_p, s_{p+1}. \quad (11.45)$$

Из них n_i не изменяется во времени, N_m — константа (см. гл. 11.1 А, с. 208); w_p равна w_b и \bar{w}_m выражается уравнением (11.2); s_{p+1} равно s_p . Сопротивления r_i можно рассчитать по уравнению (11.35) с помощью уравнений (11.27) и (11.28).

Переменные состояния в момент $t + \Delta t$ рассчитывают теперь по их значениям в момент времени t . n_{p+1} выражено следующим образом (уравнения (11.9), (11.10) и (11.14)):

$$n_{p+1} = \frac{fN_m \mu_s s_{p+1}(t) \Delta t}{K_s + s_{p+1}(t)}. \quad (11.46)$$

Для массы корня (уравнение (11.17)) имеем

$$W_r(t + \Delta t) = W_r(t) + \frac{W_r(t) \mu_r s_0(t) \Delta t}{K_r + s_0(t)}, \quad (11.47)$$

для масс компартментов побега (уравнения (11.12) и (11.13))

$$w_i(t + \Delta t) = w_i(t) + \frac{w_i(t) \mu_s S_i(t) e^{-S_i \tau_i} \Delta t}{K_s + s_i(t)},$$

для $i = 1, 2, \dots, p$;

и

$$w_{p+1} = w_b. \quad (11.48)$$

Концентрация субстрата в корне выражается в виде (уравнение (11.35))

$$\begin{aligned} \frac{1}{\rho} s_0(t + \Delta t) W_r(t + \Delta t) &= \frac{1}{\rho} s_0(t) W_r(t) - \\ - \frac{1}{Y_G} [W_r(t + \Delta t) - W_r(t)] - m W_r(t) \Delta t &+ \frac{s_i(t) - s_0(t)}{r_1} \Delta t. \end{aligned} \quad (11.49)$$

Концентрация субстрата в корне выражается в виде (уравнение (11.34))

для $i = 1, 2, \dots, p$

$$\begin{aligned} \frac{1}{\rho} n_i s_i(t + \Delta t) w_i(t + \Delta t) &= \frac{1}{\rho} n_i s_i(t) w_i(t) + \\ + u g f_g(\bar{I}, C, i) n_i w_i(t) \Delta t - \frac{n_i}{Y_G} [w_i(t + \Delta t) - w_i(t)] - \\ - m n_i w_i(t) \Delta t + \left[\frac{s_{i+1}(t) - s_i(t)}{r_{i+1}} - \frac{s_i(t) - s_{i-1}(t)}{r_i} \right] \Delta t, \end{aligned} \quad (11.50)$$

для $i = p + 1$ (уравнение (11.36)) имеем

$$\begin{aligned} \frac{1}{\rho} (N_m \bar{w}_m + n_{p+1} w_b) s_{p+1}(t + \Delta t) &= \frac{1}{\rho} N_m \bar{w}_m s_{p+1}(t) - \\ - \frac{1}{Y_G} n_{p+1} w_b - m N_m \bar{w}_m \Delta t + \left[\frac{s_p(t) - s_{p+1}(t)}{r_{p+1}} \right] \Delta t, \end{aligned} \quad (11.51)$$

кроме того, примем, что

$$s_{p+2}(t + \Delta\tau) = s_{p+1}(t + \Delta\tau). \quad (11.52)$$

Это соотношение дополняет модель.

Начальные условия ($t = 0$, $p = 0$) определяют четыре величины:

$$N_m, W_r(t = 0), s_0(t = 0) \text{ и } s_1(t = 0), \quad (11.53)$$

к ним следует добавить также 18 параметров:

$$\rho, w_b, \mu_s, K_s, S, l, \alpha, \beta, S_p, u, I, C, \quad (11.54)$$

$$g, r, Y_G, m, \mu_r \text{ и } K_r.$$

3. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ДОПУЩЕНИЯ

Поскольку модель предназначена для описания поведения растений в течение длительного периода времени — один-два месяца, естественной единицей измерения времени являются сутки. Растительный материал измеряют в кг (CH_2O) и, чтобы исключить коэффициент превращения в уравнениях, дыхание и фотосинтез также выражены в кг (CH_2O), а не в CO_2 , как обычно.

1. Плотность светового потока I , концентрация CO_2 — C_2 и длина дня g .

Эти три параметра внешней среды имеют такие значения:

$$\bar{I} = 237 J \text{ м}^{-2} \text{ с}^{-1}, \quad C = 0,374 \cdot 10^{-3} \text{ кг } \{\text{CH}_2\text{O}\} \text{ м}^{-3}$$

$$\text{и} \quad g = 43\,200 \text{ с}, \quad (11.55)$$

что соответствует условиям Литлхемптона в сентябре со средним значением светового потока $10,25 MJ \text{ м}^{-2} \text{ сутки}^{-1}$, концентрацией CO_2 0,03% при атмосферном давлении и температуре 293°K и 12-часовой длине дня.

При расчете фотосинтеза сделаны упрощающие предположения о том, что все листья освещаются равномерно со средней плотностью светового потока I вместо использования модели взаимодействия света и посева, состоящей из уравнений (11.22) и (11.23). Принято также, что фотосинтез, происходящий в течение 12-часового светового периода, имеет постоянную интенсивность на протяжении целых суток (24 ч).

2. Удельная поверхностная плотность листьев l , параметры фотосинтеза листа α и β , коэффициент старения фотосинтетического аппарата S_p и доля материала побега в листьях u .

Использованы величины, характерные для тищичных растений томата, растущих при хорошем освещении и естественных концентрациях CO_2 . Удельная поверхностная плотность листьев равна примерно 50 м^2 (кг сухой массы) $^{-1}$, поэтому примем, что

$$l = 50 \text{ м}^2 \text{ (кг } \{\text{CH}_2\text{O}\})^{-1}. \quad (11.56)$$

Это среднее значение для всех листьев молодого вегетирующего растения томата. Подобные же средние значения параметров α и β составляют

$$\alpha = 14 \cdot 10^{-9} \text{ кг } \{ \text{CH}_2\text{O} \} \text{ } J^{-1} \text{ и } \beta = 0,001 \text{ мс}^{-1}. \quad (11.57)$$

Данные Хардвика, Вуда и Вулхауза (Hardwick, Wood, Woolhouse, 1968) показывают, что фотосинтез не падает в соответствии с кинетикой первого порядка, как принято в уравнении (11.25), но резко уменьшается спустя 50 дней. Примем, что

$$S_p = 0,014 \text{ сутки}^{-1}, \quad (11.58)$$

это соответствует полупериоду жизни около 50 дней.

Принято также, что около 70% вещества побега сосредоточено в листьях, в связи с чем

$$u = 0,7. \quad (11.59)$$

3. Эффективность превращения Y_G и удельная интенсивность поддержания m .

Эти величины для растения томата еще не определяли, хотя для других культур они определены и экспериментально, и теоретически (гл. 6.2, с. 131). Пользуясь значениями гл. 6.2, возьмем следующие величины:

$$Y_G = 0,75 \text{ кг } \{ \text{CH}_2\text{O} \} \text{ в растительном материале (кг } \{ \text{CH}_2\text{O} \} \text{ субстрата)}^{-1}$$

и

$$m = 0,01 \text{ кг } \{ \text{CH}_2\text{O} \} \text{ субстрата, использованного для поддержания (кг } \{ \text{CH}_2\text{O} \} \text{ в растительном материале)}^{-1} \text{ сутки}^{-1}. \quad (11.60)$$

4. Параметры утилизации μ_{r_1} , μ_{s_2} , K_r и K_s и плотность растительной ткани ρ .

μ_r и μ_s представляют максимальные удельные скорости роста корня и побега при насыщающих уровнях субстрата (уравнения (11.13) и (11.17)), хотя μ_s применяется только к самой молодой части побега, в то время как μ_r — ко всему корню. Примем также, что μ_s и K_s описывают скорость деления в меристеме. Взяты следующие значения этих параметров:

$$\mu_s = 0,3466 \text{ сутки}^{-1} \text{ и } \mu_r = 0,1733 \text{ сутки}^{-1}. \quad (11.61)$$

Таким образом, принято, что корень в среднем растет вдвое медленнее, чем самая молодая часть побега. Минимальное время деления меристематической клетки — два дня.

K_r и K_s определяют, при каких концентрациях субстрата скорость роста зависит от их изменений. Для молодых растений томата концентрация растворимых углеводов и крахмала обычно лежит в пределах 1—20% (к общей сухой массе) в зависимости от условий роста растений и времени уборки. Здесь примем, что и K_{r_1} и K_s (которые соответствуют концентрациям субстрата для

половины максимальной скорости роста) эквивалентны концентрации углеводов 9,1%. Для отношения сырая масса/структурная масса, равном 13, сырая растительная масса объемом $1 \text{ м}^3 \equiv 10^3 \text{ кг}$ сырой массы $\equiv 71,4 \text{ кг}$ структурной сухой массы $\equiv 7,14 \text{ кг}$ углеводов при 9,1%. Таким образом,

$$K_r = K_s = 7,14 \text{ кг } \{\text{CH}_2\text{O}\} \text{ м}^{-3}. \quad (11.62)$$

При таком же отношении сырая масса/сухая масса, равном 13, плотность структурного материала растений, включая воздушные пространства, равна

$$\rho = 71,4 \text{ кг } \{\text{CH}_2\text{O}\} \text{ м}^{-3}. \quad (11.63)$$

5. Начальная структурная сухая масса побега w_b и коэффициент старения S .

Следуя Клаузу и Джаниперу (Clowes, Juniper, 1968, гл. 2), примем, что значение w_b , равное массе клетки меристемы сразу после клеточного деления, составляет

$$w_b = 37,5 \cdot 10^{-15} \text{ кг } \{\text{CH}_2\text{O}\}. \quad (11.64)$$

Если сухая масса составляет примерно 10% сырой массы, то это соответствует прямоугольной клетке с размерами $5 \text{ мкм} \times 5 \text{ мкм} \times 15 \text{ мкм}$. Далее допустим, что, когда рост происходит в оптимальных условиях питания, конечная структурная масса клетки побега увеличивается в 2000 раз и достигает значения $75 \cdot 10^{-12} \text{ кг } \{\text{CH}_2\text{O}\}$. Это приблизительно соответствует размерам $50 \text{ мкм} \times 50 \text{ мкм} \times 300 \text{ мкм}$. Коэффициент старения S получаем из уравнения (10.20) при $w_j/w_v = 2000$ и $\mu = 0,3466$ (уравнение (11.61)), что дает

$$S = 0,0456 \text{ сутки}^{-1}. \quad (11.65)$$

Эта величина соответствует полупериоду старения 15,2 дня.

6. Параметр сопротивления транспорту r .

Это, возможно, наиболее трудный для оценки параметр модели. Для того чтобы получить хотя бы ориентировочное представление о его величине, можно сначала рассчитать r на основе чистой диффузии. Константа диффузии для сахарозы в воде при температуре 35°C составляет $45 \cdot 10^{-6} \text{ м}^2 \text{ сутки}^{-1}$. Применив уравнение (11.29) со значениями $b = 0,1$; $n_0 = 200$ и $h/a = 10^6 \text{ м}^{-1}$, получим

$$r \approx 50\,000 \text{ сутки м}^{-3}. \quad (11.66)$$

Хорошо известно, что обычная диффузия — слишком медленный процесс, чтобы им можно было объяснить транспорт сахарозы, реальная скорость которого больше, возможно, на 2—4 порядка (см., например, Саппу, 1971). Поэтому значение r лежит в пределах

$$5 < r < 500,$$

приняв середину этого интервала за значение r , имеем

$$r = 50 \text{ м}^{-3} \text{ сутки.} \quad (11.67)$$

7. Начальные условия.

Сухая масса семени томата составляет около $3,3 \cdot 10^{-6}$ кг. Примем, что на долю семенной оболочки приходится $1,7 \cdot 10^{-6}$ кг (52%), из оставшейся части $1,6 \cdot 10^{-6}$ кг — 75% ($1,2 \cdot 10^{-6}$ кг) составляет запас, а 25% ($0,4 \cdot 10^{-6}$ кг) — структурное вещество; эти запасные и структурные компоненты распределены равномерно между корнем и побегом.

Отсюда

$$W_r(t=0) = 0,2 \cdot 10^{-6} \text{ кг } \{\text{CH}_2\text{O}\}$$

и

$$N_m \bar{w}_m = 0,2 \cdot 10^{-6} \text{ кг } \{\text{CH}_2\text{O}\}, \quad (11.68)$$

что в соответствии с уравнениями (11.2) и (11.64) дает

$$N_m = 3,7 \cdot 10^6. \quad (11.69)$$

Принимая концентрацию субстрата в начальный момент равномерно распределенной между меристемой и корнем, получаем для субстрата, находящегося в корне, значение $0,6 \cdot 10^{-6}$ кг, так что

$$\frac{W_r(t=0) s_0(t=0)}{\rho} = 0,6 \cdot 10^{-6},$$

а отсюда (использовав уравнения (11.63) и (11.68))

$$s_0(t=0) = s_1(t=0) = 214,2 \text{ кг } \{\text{CH}_2\text{O}\} \text{ м}^{-3}. \quad (11.70)$$

4. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Используя принятые в последнем разделе численные значения, мы получили решения уравнений, составленных в гл. 11.2 на с. 215; результаты изображены на рис. 11.2—11.5, однако, прежде чем их обсуждать, сделаем некоторые разъяснения по поводу технических аспектов.

Для решения уравнений была написана программа на Фортране, так как было ощущение — верное или ложное, что при этом меньше опасности ошибиться, чем при использовании машинного языка более высокого уровня. Был применен простой метод трапециевидального интегрирования; для обеспечения приемлемой точности использовано двойное уточнение (16 десятичных знаков). Пришлось встретиться со значительными трудностями при получении устойчивости решений; причиной неудовлетворительного поведения модели, как было установлено, являются транспортные сопротивления, имеющие величины на порядок более высокие, чем остальные члены уравнения (см., например, уравнение (11.А3)).

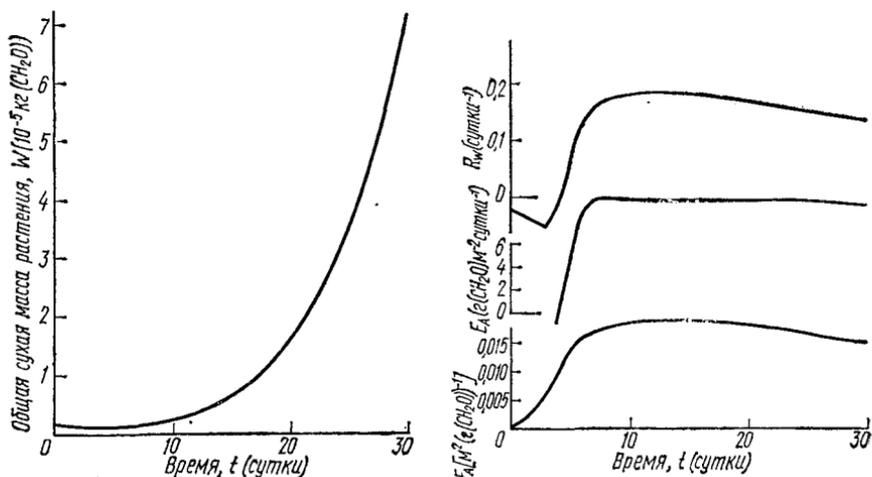


Рис. 11.2

Предсказанная зависимость общей сухой массы от времени.

Рис. 11.3

Предсказанная зависимость параметров ростового анализа от времени:

R_n — относительная скорость роста, E_n — интенсивность нетто ассимиляции и F_n — относительная площадь листьев.

В действительности, хотя модель представлена как модель суточная, и плотность светового потока, и фотосинтез осредняются. Для получения стабильных значений интегрирование в течение суток пришлось производить с интервалом времени в 0,001 суток. Следует отметить, что даже в принципе простая схема рис. 11.1 приводит к серьезным трудностям в расчетах; из этого следует извлечь урок, состоящий в том, что разработчик моделей должен избегать сложных описаний и включать их в модель лишь в том случае, если разумные упрощения невозможны.

Мы еще не предпринимали попыток подобрать значения параметров и сопоставить модель с поведением конкретного растения. Кривая роста сухого вещества за 30-дневный период изображена на рис. 11.2, откуда видно, что масса сухого вещества падает в первые четыре дня, а затем с 6-го по 30-й день возрастает примерно по логарифмическому закону. Более отчетливо это видно на рис. 11.3, где построены кривые изменения во времени параметров продукционного ростового анализа. Относительная скорость роста R_n достаточно постоянна в период с 6-го по 30-й день; аналогичные результаты получены и для скорости нетто ассимиляции E_n и для относительной площади листьев F_n .

С другой стороны, расчетные переменные, изображенные на рис. 11.4, обнаруживают значительно бóльшую зависимость от

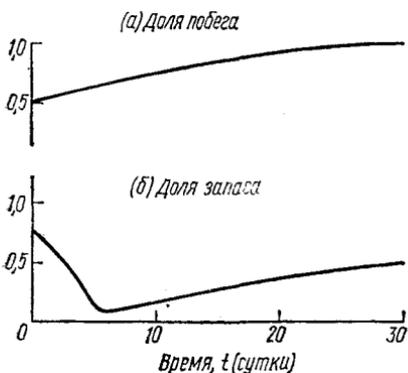


Рис. 11.4

Доля общей сухой массы стебля (а) и доля общей сухой массы в форме запасного вещества (б).

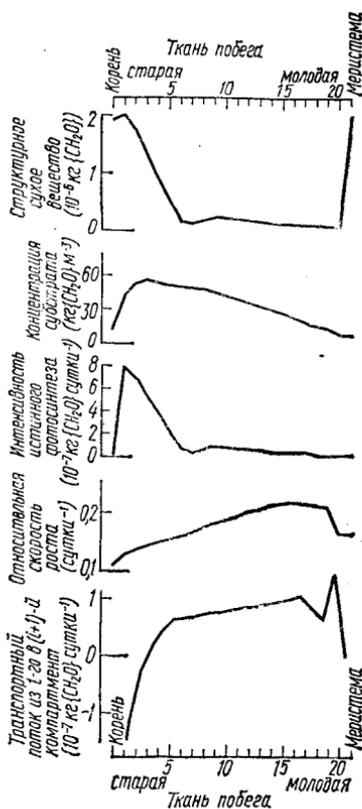


Рис. 11.5

Распределение ряда свойств побега по возрасту ткани.

Самая старая ткань — компартмент 1, прилегающий к корню; самая молодая — компартмент 20, прилегающий к меристеме. Вещество побега разделено на однодневные компартменты.

времени. На рис. 11.4, а показано, что доля сухого вещества побега во времени возрастает до единицы даже спустя 30 дней; в этом проявляется основной недостаток модели, делающий ее непригодной для описания отношения побег: корень. Этот недостаток обусловлен тем, что модель относится к односубстратному типу, в которой рост побега не находится в абсолютной зависимости от активности корня. Мы уже встречались с такой ситуацией в модели распределения, описанной в гл. 8, и видели, как с помощью введения второго субстрата удалось преодолеть возникшую трудность.

Аналогичным образом можно поступить и в данном случае, хотя это не нужно, если модель используют только для того, чтобы понять свойства надземных частей растения. На рис. 11.4, б изображена зависимость от времени части сухого вещества растения, содержащейся в форме запасного материала; эта зависимость также имеет нефизиологический характер, поскольку следовало бы ожидать более быстрого установления приблизительно постоян-

Рис. 11.6

Непрерывное представление схемы, показанной в дискретном виде на рис. 11.1. Меристема и корень рассматриваются отдельно:

t — фактическое время, t' — время, когда вещество возникло в меристеме в результате клеточного деления. Таким образом, $n(t, t')$ относится к числу клеток в момент времени t , возникших при делении клеток в меристеме в момент времени t' . Возраст ткани $\tau = t - t'$.

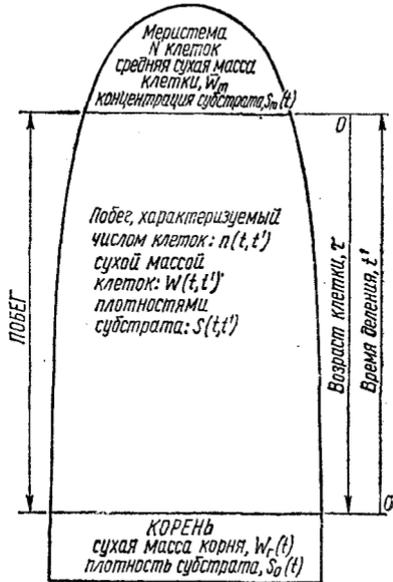
ного значения. Хотя этот вопрос обстоятельно не исследовался, причина, по-видимому, кроется в несоответствии между интенсивностью фотосинтеза и максимальной скоростью, с которой субстрат может быть использован для нужд роста.

На рис. 11.5 показано возрастное распределение ряда показателей на 20-й день роста растения, представляющее собой тот тип информации, которая может быть получена с помощью обсуждаемой модели. Сухое вещество побега преобладает у более старых компонентов, то же самое справедливо и для интенсивности истинного фотосинтеза, где влияние размеров фотосинтезирующих органов перекрывает большую фотосинтетическую активность молодых частей. Распределение концентрации субстрата в основном определяется характером фотосинтеза, и здесь следовало бы отметить, что отказ от допущения о равномерности освещения всех листьев растения (с. 217) должен сильно изменить поведение модели в указанных выше двух аспектах. Хотя более молодые ткани обнаруживают более высокие относительные скорости роста, абсолютная скорость роста всего растения все еще продолжает зависеть от более старых тканей. В заключение следует отметить, что транслокация веществ направлена к апексу побега за исключением самых старых тканей, хотя и здесь наибольшее значение имеет характер фотосинтеза.

Следующим шагом в развитии рассматриваемой модели являются общее сравнение предсказанных с ее помощью данных с известными экспериментальными данными, улучшение оценок параметров и возможное усовершенствование положенных в основу модели предположений, особенно тех, из-за которых возникают существенные расхождения сравниваемых результатов.

Приложение. Непрерывное представление модели

Здесь мы дадим очень краткое описание непрерывного представления (рис. 11.6) рассмотренной выше модели (рис. 11.1). Сначала



ла определим переменную t' через время t и возраст клетки τ с помощью выражения

$$t' = t - \tau. \quad (11.A1)$$

Пусть

$$n(t, t') dt' \quad (11.A2)$$

число клеток в момент времени t , возникающих благодаря клеточным делениям в период между t' и $t' + dt'$. Переменная t' более удобна, чем возраст клетки τ , так как она, в отличие от τ , не изменяется во времени. Подобным же образом $w(t, t')$ — сухая масса в момент времени t клетки, возникшей путем деления за время t' , а $s(t, t')$ — концентрация субстрата в момент времени t в клетке, возникшей в результате деления за время t' . Можно показать, что дифференциальное уравнение, соответствующее уравнению (11.50), имеет вид (принимая, что $n(t, t')$ не изменяется во времени t)

$$\frac{n(t, t')}{\rho} \cdot \frac{d}{dt} [w(t, t') s(t, t')] = u g f_g (\bar{I}, C, t') n(t, t') w(t, t') - mn(t, t') w(t, t') - \frac{1}{Y_G} n(t, t') \frac{dw(t, t')}{dt} - \frac{Dn_0^2 a}{bhn} \frac{\partial^2 s(t, t')}{\partial t'^2}, \quad (11.A3)$$

где

$$\frac{dw(t, t')}{dt} = w(t, t') \frac{\mu_s s(t, t') e^{-S(t-t')}}{K_s + s(t, t')}. \quad (11.A4)$$

Поскольку было допущено, что в растении клетки не погибают и не теряются, получаем (ср. уравнение (11.46))

$$n(t, t') = n(t', t') = f N_m \frac{\mu_s s_m(t')}{K_s + s_m(t')}. \quad (11.A5)$$

Для корня и меристемы можно составить отдельные уравнения. Для корня имеем

$$\frac{1}{\rho} \frac{d}{dt} [W_r(t) s_0(t)] = -m W_r(t) - \frac{1}{Y_G} \frac{dW_r(t)}{dt} + \frac{Dn_0^2 a}{bhn} \frac{\partial S(t, t')}{\partial t'} \Big|_{t'=0}, \quad (11.A6)$$

где

$$\frac{dW_r(t)}{dt} = W_r(t) \frac{\mu_r s_0(t)}{K_r + s_0(t)}, \quad (11.A7)$$

и последний член в уравнении (11.A6) оценивается при $t' = 0$. В дополнение соблюдается условие

$$s_0(t) = s(t, 0). \quad (11.A8)$$

Для меристемы уравнение имеет вид

$$\frac{1}{\rho} \frac{d}{dt} [N_m \bar{w}_m s_m(t)] = m N_m \bar{w}_m - \frac{1}{Y_G} n(t, t) w_b -$$

$$- \frac{D n_0^2 a}{b h n} \cdot \frac{\partial s(t, t')}{\partial t'} \Big|_{t'=t}, \quad (11.A9)$$

где

$$n(t, t) = f N_m \frac{\mu_s s_m(t)}{K_s + s_m(t)} \quad (11.A10)$$

и

$$s_m(t) = s(t, t). \quad (11.A11)$$

Очевидно тесное соответствие между этими уравнениями и приведенными в гл. 11.2 (с. 215).

Биохимический переключатель, развитие растения и инициация цветения

Для разработчика моделей растения может оказаться важным описание процессов, происходящих на макроскопическом уровне, характеризующихся разрывами и связанных с альтернативными путями развития. В программу для ЭВМ легко ввести такое утверждение, как «если $x > y$, то делай A , в противном случае — B ». Однако важно, чтобы утверждения этого рода можно было интерпретировать, используя понятия биохимии растений, кроме того, они должны относиться к свойствам, которые можно измерять химическими либо биохимическими методами.

В этой главе описывается модель, в которой учтены два пути использования субстрата; модель имеет два стационарных состояния, так что систему можно переключать из одного состояния в другое посредством возмущения, которым может оказаться и внешний стимул. В соответствии с обсужденной в гл. 1 методологией моделирования, которая призывает к максимальному упрощению модели при сохранении ее обоснованности, в этой главе анализируется модель, имеющая, насколько это возможно, простую форму, но сохраняющая способность описывать два стационарных состояния или два альтернативных пути развития. Хотя в некоторых отношениях эта модель представляется физиологически нереальной и ее весьма трудно проверить экспериментально, она обладает некоторыми полезными особенностями. Например, легко воспринимается принцип химической схемы, объясняющей действия переключателя развития, решение уравнений находится прямым путем, в связи с чем рассматриваемая модель полезна для дальнейшего развития количественных и полуколичественных идей, которые могут пригодиться для построения более утонченных моделей. С небольшими изменениями настоящие рассуждения основаны на одной из моих работ (Thornley, 1972).

Использование термина «переключатель» (гл. 3, с. 79) подразумевает, что система непременно разделена на две части. Одну ее часть можно описывать как внешнюю среду или агент, управляющий переключателем, другая представляет собой сам переключатель.

тель, который в данном случае является двустабильной системой, имеющей два устойчивых состояния. Автономная система не может проявлять свойств истинного переключателя. Например, система, состоящая из хризантемы и внешней среды по времени развивается по несложной программе. Макроскопически тип развития можно описать как «вегетативный» или «цветение» в зависимости от того, какая часть ландшафта системы пересекается точкой системы, хотя, пренебрегая квантовомеханическими и механико-статистическими соображениями, нельзя представить существование других путей развития. Разделение рассматриваемой системы на две части — растение хризантемы и его окружение — важно, поскольку позволяет допускать, что основные свойства среды не зависят от характера развития растения, в то время как развитие растения очень сильно зависит от внешних условий. При изменениях условий среды реакции растения во многих отношениях характеризуются непрерывным изменением, и в этом смысле вряд ли стоило бы говорить о «переключении». Однако, очевидно, у растений не имеется каких-либо промежуточных органов между двумя типами — вегетативным и репродуктивным, в связи с чем термин «переключение» представляется вполне уместным.

Модель разработана в связи с проблемой вегетативного и репродуктивного роста растений, но она может оказаться применимой и по отношению к другим проблемам развития в биологии.

1. ПРЕДПОЛОЖЕНИЯ

Ниже обсуждаются схема, изображенная на рис. 12.1, и предположения, сделанные для того, чтобы модель можно было математически описать.

А. Субстрат

Рост растения или органа обеспечивается пулом субстрата с концентрацией S ; предполагается, что S поддерживается на неизменном уровне. Как показано на рис. 12.1, этот субстрат может использоваться либо для образования вегетативного материала растения по верхнему пути, либо для образования материала генеративных органов по нижнему пути. На рис. 12.1 точка разветвления изображена непосредственно у субстратного пула, хотя можно отметить, что общая идея схемы может использоваться даже в том случае, когда точка разветвления на несколько ступеней удалена от пула субстрата.

Б. Морфогены

Одним из метаболитов вегетативного пути развития является вегетативный морфоген с концентрацией M_v . Допускаем, что M_v определяется концентрацией вегетативного фермента E_v ,

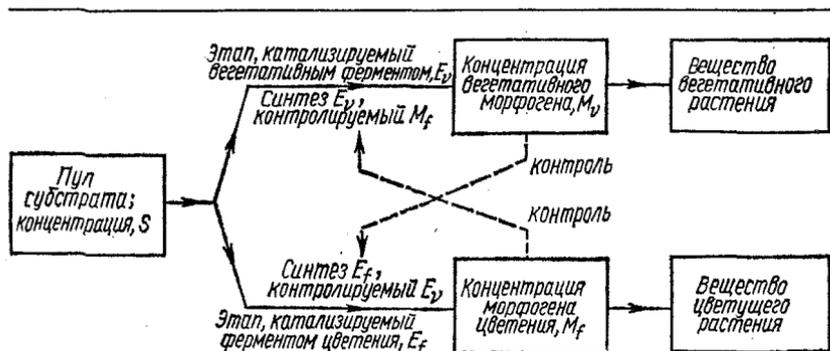


Рис. 12.1

Схема модели переключаемых путей развития. Сплошными линиями обозначены потоки вещества, прерывистыми — пути регуляции.

который катализирует синтез M_v в соответствии с уравнением

$$M_v = K_v E_v, \quad (12.1)$$

где K_v — константа, которая, вероятно, отражает концентрацию субстрата S . Уравнение (12.1) описывает линейную зависимость, которая, по-видимому, соблюдается в ограниченных пределах колебания E_v ; рассматриваемый процесс не требует каких-либо механизмов, которые были бы необычными для биохимии. Поведение модели не очень сильно зависит от того, принимает ли участие в этом процессе один фермент E_v или же уровень M_v определяется рядом ферментов; более того, фермент или ферменты могут быть включены в цепь событий до и (или) после морфогена M_v . На рис. 12.1 показан морфоген, появляющийся непосредственно на основном пути использования субстрата, хотя не исключена возможность того, что морфоген связан с основным путем посредством отщепления. Поскольку поведение модели относительно независимо от детального механизма, здесь высказываются самые простые предположения.

Аналогичным образом принято, что в период цветения одним из метаболитов является морфоген цветения с концентрацией M_f , зависящей от уровня фермента цветения E_f , катализирующего процесс на этапе биосинтеза M_f в соответствии с уравнением

$$M_f = K_f E_f, \quad (12.2)$$

где K_f — константа. Из уравнений (12.1) и (12.2) видно, что концентрация морфогенов зависит от преобладающего уровня соответствующего фермента; это означает, что размеры пулов M_v и M_f не играют важной роли, поскольку они не вызывают лаг-периода в реакциях развития растения.

В. Синтез и распад фермента

Допустим, что синтез вегетативного фермента E_v контролируется уровнем морфогена цветения M_f таким образом, что по мере увеличения M_f скорость его синтеза уменьшается. Сигмоидальная кривая репрессии этого типа, показанная на рис. 2.7, характерна для данного процесса, в связи с чем скорость синтеза E_v составляет

$$\frac{k_v}{1 + (M_f/m_f)^n}, \quad (12.3)$$

где K_v и m_f — константы, а n — положительное целое число. Кривые идентичного уравнения для различных значений n изображены на рис. 2.7; из него видно, что уравнение (12.3) достигает максимального значения, равного K_v , при $M_f = 0$ и уменьшается до половины этого значения при $M_f = m_f$. Крутизна падения зависит от значения n . При $n = 1$ реакция не является сигмоидальной, кривая не имеет точки перегиба и схема рис. 12.1 не проявляет действия переключателя. При $n = 2$ эффект переключения уже обнаруживается, а при более высоких значениях n характеристики переключения становятся все более и более отчетливыми. Как говорилось в гл. 2.4 (с. 56), хотя при интерпретации уравнения (12.3) с помощью механистической молекулярной модели обычно требуется, чтобы значение n было представлено целым числом, можно использовать и его дробное значение, если уравнение рассматривать в качестве феноменологического или эмпирического соотношения. Наиболее просто и адекватно в данном случае взять $n = 2$, в связи с чем уравнение реакции ингибирования, используемое в модели, имеет вид

$$\frac{k_v}{1 + (M_f/m_f)^2}. \quad (12.4)$$

Аналогично примем, что скорость образования фермента цветения E_f контролируется уровнем вегетативного морфогена M_f , согласно уравнению

$$\frac{k_f}{1 + (M_v/m_v)^2}, \quad (12.5)$$

где K_f и m_v — константы.

И репрессия синтеза фермента при наличии метаболитов и сигмоидальный характер соответствующих кривых реакции являются хорошо установленными фактами (см., например, Mahler, Cordes, 1966 или Dixon, Webb, 1964). Таким образом, использование уравнений (12.4) и (12.5) не требует приписания системе каких-то необычных свойств.

Распад белка — явление широко распространенное в природе; здесь принимается, что оба фермента E_v и E_f претерпевают распад

по кинетике первого порядка с временными константами соответственно ζ_v и ζ_f . Скорости распада этих ферментов равны

$$\frac{E_v}{\zeta_v} \text{ и } \frac{E_f}{\zeta_f}. \quad (12.6)$$

2. МАТЕМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Предположим, что объемы пулов константны, так что изменения количеств ферментов и морфогенов происходят только лишь за счет изменения их концентраций; благодаря этому предположению удастся избежать дополнительных сложностей, которые могут возникать, например, при использовании уравнений (8.6) — (8.8), когда изменяются и концентрации, и объемы. Уравнения скоростей в таком случае можно выразить на единицу объема. Скорость увеличения уровня E_v или E_f выражается как разность между скоростями синтеза (уравнения (12.4) или (12.5)) и распада (уравнения (12.6)), что дает:

$$\frac{dE_v}{dt} = \frac{k_v}{1 + (M_f/m_f)^2} - \frac{E_v}{\xi_v}$$

и

$$\frac{dE_f}{dt} = \frac{k_f}{1 + (M_v/m_v)^2} - \frac{E_f}{\xi_f}, \quad (12.7)$$

где t — переменная времени. Исключая M_v и M_f из уравнений (12.7) и пользуясь соответствующей заменой в уравнениях (12.1) и (12.2), получаем

$$\frac{dE_v}{dt} = \frac{k_v}{1 + (K_f E_f/m_f)^2} - \frac{E_v}{\xi_v} \text{ и } \frac{dE_f}{dt} = \frac{k_f}{1 + (K_v E_v/m_v)^2} - \frac{E_f}{\xi_f}. \quad (12.8)$$

Эти совместные дифференциальные уравнения первой степени двух зависимых переменных E_v и E_f полностью определяют характер поведения модели. Можно значительно упростить модель, допуская, что она является симметричной, так что

$$k_v = k_f = k, \quad K_v = K_f = K, \quad \xi_v = \xi_f = \xi \text{ и } m_v = m_f = m, \quad (12.9)$$

чем и определяются значения констант k , K , ξ и m . Благодаря упрощению уравнения (12.8) принимают следующий вид:

$$\frac{dE_v}{dt} = \frac{k}{1 + (KE_f/m)^2} - \frac{E_v}{\xi} \text{ и } \frac{dE_f}{dt} = \frac{k}{1 + \left(\frac{KE_v}{m}\right)^2} - \frac{E_f}{\xi}. \quad (12.10)$$

Предположение о симметричности уравнений (12.9) в биологическом смысле является нереальным, поскольку вегетативный и репродуктивный рост асимметричны и во времени, и в пространстве. Например, вегетативный рост происходит до репродуктивного роста. Орган, растущий как вегетативный, может переключаться

на репродуктивный рост, в то время как обратный процесс обычно не происходит. Введение представления о симметрии оправдывается тем, что оно позволяет легче находить решение, и нетрудно видеть, как введение асимметрии сказывается на решениях и на общем поведении системы.

Четыре параметра — k , K , m и ζ можно свести к одному путем преобразования переменных E_v , E_f и t в новые переменные e_v , e_f и t' в соответствии с такими соотношениями:

$$E_v = k\zeta e_v, \quad E_f = k\zeta e_f \quad \text{и} \quad t = \zeta t', \quad (12.11)$$

в которых уровни ферментов e_v и e_f измеряются здесь в единицах $k\zeta$, время t' — в единицах ζ . Сделав дополнительную замену

$$\frac{K}{m} = \frac{1}{k\zeta e}, \quad (12.12)$$

где e — константа, приведем уравнения (12.10) к виду:

$$\frac{de_v}{dt'} = \frac{1}{1 + (e_f/e)^2} - e_v \quad \text{и} \quad \frac{de_f}{dt} = \frac{1}{1 + (e_v/e)^2} - e_f. \quad (12.13)$$

Полученные уравнения (12.13) удобны для решения. Состояние системы в определенный момент времени определяется численными значениями двух зависимых переменных e_v и e_f , которые обозначают наличные количества ферментов вегетативного роста и цветения; их можно представить в виде точек в двухмерном пространстве. Таким образом, пространство системы является двухмерным. Скорости изменений e_v и e_f , получаемые из уравнений (12.13), характеризуют «скорость» движения точки системы. Отметим, что скорость точки системы зависит только от положения и точка системы не имеет «инерции».

А. Стационарные решения

Решения, соответствующие стационарному росту с константными размерами пулов, можно получить, приняв скорости изменения (уравнения (12.13)) равными нулю, что дает два совместных уравнения:

$$0 = \frac{1}{1 + (e_f/e)^2} - e_v \quad \text{и} \quad 0 = \frac{1}{1 + (e_v/e)^2} - e_f. \quad (12.14)$$

Исключая из этих двух уравнений e_f , получим

$$0 = e_v^5 + e_v^4 + 2e^2 e_v^3 - 2e^2 e_v^2 + (e^4 + e^2) e_v - e^4. \quad (12.15)$$

Хотя, используя обычную технику, можно отыскать решение этого уравнения пятой степени, более наглядно решить задачу, построив две кривые

$$e_v = \frac{1}{1 + (e_f/e)^2} \quad \text{и} \quad e_f = \frac{1}{1 + (e_v/e)^2} \quad (12.16)$$

и находя точки их пересечения. На рис. 12.2 это сделано для

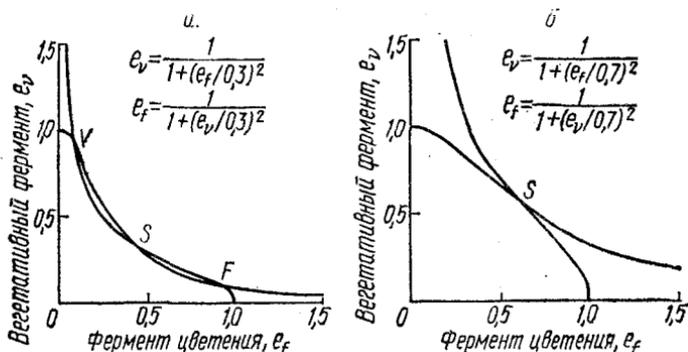


Рис. 12.2

Графическое изображение решений уравнений (12.16) с параметром e , принимающим значения 0,3 и 0,7. Решения даны в виде точек пересечения кривых:

a — точками V и F указаны стабильные решения; они интерпретируются соответственно как вегетативный рост и цветение; симметричное решение в точке S нестабильно; b — единственное стабильное решение в точке S .

двух конкретных значений параметра e . На рис. 12.2, b для $e = 0,7$ имеется лишь одно стабильное решение в точке S , где $e_v = e_f$, и система не проявляет какого-либо двойственного поведения. С другой стороны, при $e = 0,3$ имеются три решения, обозначенные на рис. 12.2, a через V , S и F . Симметричное решение S при $e_v = e_f$ нестабильно; оба решения V и F являются стабильными и соответствуют состояниям, в которых преобладает фермент вегетативного роста либо фермент цветения. Между V и F расположена зона нестабильности; система может функционировать как переключатель и посредством надлежащих изменений переключаться с V -состояния в F -состояние. На рис. 12.2, a S соответствует «верхнему мертвому положению» в механическом переключателе, и если система пребывает в этой точке S , бесконечно малые отклонения могут заставить систему двигаться к V или F . Можно показать, что в случае $e < 0,5$ получают двухстабильное состояние переключателя, и когда e становится меньше 0,5 точки, V и F удаляются от точки S . Если $e > 0,5$, существует единственное стабильное состояние в S , и с возрастанием значения e увеличивается ее стабильность.

Б. Динамический режим

Два дифференциальных уравнения первого порядка (уравнения (12.13)) определяют путь движения точки системы с координатами (e_v, e_f) в плоскости $e_v e_f$. Представляет интерес только положительный квадрант этой плоскости, поскольку физиологический смысл имеют только положительные значения e_v и e_f . При значе-

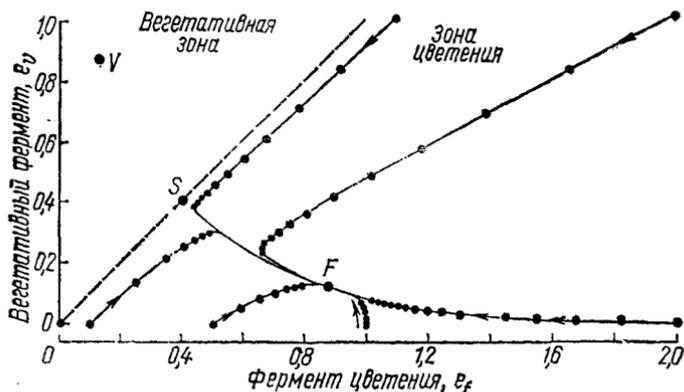


Рис. 12.3

Динамические решения уравнений (12.13) с параметром $\epsilon = 0,333$. Точка системы сначала была помещена в различные положения в зоне цветения: V и F — стационарные решения, соответствующие вегетативному и генеративному развитию, пунктирная кривая разделяет эти две зоны. S — неустойчивое симметричное стационарное решение. Нанесенные точки разделены временным интервалом $\Delta t' = 0,2$.

нии параметра ϵ , меньшем 0,5, можно показать, что если точка системы расположена в некоторой области положительного квадранта, то она движется к точке V или к точке F , указанных на рис. 12.2, а. Это изображено на рис. 12.3. Пространство системы можно разделить на две области, обозначенные на рис. 12.3 как «вегетативная зона» и «зона цветения». Основываясь на симметрии модели, которая отражена в уравнениях (12.13), можно показать, что прямая линия $e_v = e_f$ образует границу между вегетативной зоной и зоной цветения. Если точка системы расположена где-либо в зоне вегетативного роста, она будет двигаться к V точно так же, как она будет двигаться к F , если расположена в зоне цветения. Движение точки системы из различных стартовых положений показано на рис. 12.3, где использованы результаты, полученные путем обычного интегрирования уравнений (12.13). На этом рисунке изображены только движения в зоне цветения; вследствие симметрии системы в точности эквивалентные пути получаются и для зоны вегетативного роста. Из рис. 12.13 можно видеть, что могут быть точки, лежащие по разным сторонам линии $e_v = e_f$, но на бесконечно близком расстоянии друг от друга.

В связи с этим может оказаться невозможным из измерений состояния растения в определенный момент времени определить, будет ли растение переходить к цветению; это можно установить по временному ходу развития. Если ввести в модель стохастические элементы, какие действительно имеют место, то для растений, где состояние близко к линии $e_v = e_f$, характерна 50%-ная вероятность перехода к цветению.

3. ЦВЕТЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Из рассмотренной модели вытекают некоторые идеи, касающиеся цветения растений. Здесь к цветению будут применены термины: компетентность, инициация и выбор решения, которые часто используются в описании спорообразования у бактериальных систем (см., например, Mandelstam, 1969).

Если растение компетентно к цветению, то это означает, что влиянием соответствующего стимула можно индуцировать ход процессов развития, приводящих к цветению. Обращаясь к рис. 12.3, предположим, что нарушение, обусловленное влиянием некоторого внешнего стимула, приводит к перемещению точки в $e_v e_f$ плоскости. Инициация цветения соответствует движению точки системы через линию, разделяющую зоны вегетативного роста и цветения. Если точка системы расположена далеко от разделительной линии, вероятно, что самое большое из возможных влияний все же окажется недостаточным, чтобы вызвать цветение; такое растение следует рассматривать как некомпетентное. Если молодое растение начинает жизнь при высоких значениях e_v , но низких значениях e_f , то должно пройти много времени, пока точка системы приблизится к разделительной линии зон. Это дает возможности иметь количественное основание для таких используемых многими физиологами понятий, как «подготовка к цветению» и «ювенильная фаза». Принятие решения к цветению означает, что начавшиеся после инициации процессы являются необратимыми. Представляется вероятным, что вскоре после инициации, когда точка системы расположена относительно близко к разделительной линии, применение соответствующего стимулирующего фактора может переместить точку системы в вегетативную зону и тем самым остановить процессы цветения.

Модель предполагает, что даже у вегетирующих растений в низких концентрациях содержатся ферменты цветения; это, вероятно, отражает синтез «утечки», который соответствует току рассеяния в электрическом переключателе, находящемся в выключенном положении. Действие включения можно сделать более резким, а синтез «утечки» слабым путем увеличения константы n (уравнение (12.3) и рис. 2.7); с возрастом n кривые реакции становятся все ближе к ступенчатой функции. Для бактериальных систем различие степени подавления и полной репрессии синтеза белка примерно в 50 раз не является чем-то необычным. Однако вероятно, что действие биохимических переключателей является менее четким. Поэтому предполагается, что агрегатные свойства, характерные для макроскопической структуры и морфологии, в большей мере определяются балансом существующих компонентов, чем только наличием или отсутствием каких-то из них.

Экспериментальные исследования цветения показали, что имеются по крайней мере два процесса, принимающих участие в инициации цветения (см., например, Evans, 1969; Cockshull,

Рис. 12.4

Моделирование вегетативного развития растения и его цветения:

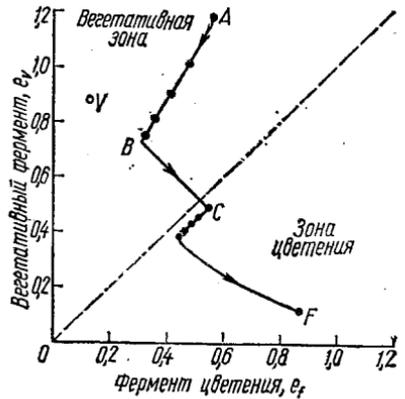
AB отражает вегетативное развитие. BC — переход, индуцируемый воздействием стимула (уравнение (12.17)), который вызывает цветение, и CF отражает генеративное развитие. Остальные детали см. рис. 12.3.

1972). Первый из них связан со стимулом, образуемым листьями, а второй — с реакцией апекса на этот стимул. По-видимому, в более реальных моделях цветения идеи о компетентности, инициации и принятии решения можно применять к любому из указанных процессов или к ним обоим.

Существует большое разнообразие типов реакций цветения на фотопериод и другие стимулы, известные в природе. Например, некоторые растения вовсе не будут цвести, пока не получат соответствующего стимула, в то время как другие со временем зацветут даже в отсутствие стимула. Интересно рассмотреть, как описываемая здесь схема может быть приспособлена для этих разных потребностей.

На рис. 12.2, б изображена система, имеющая только одно стабильное состояние. Это возможно для параметра e (который следует рассматривать как феноменологический параметр, обобщающий влияние многих взаимодействий в реальной системе), изменяющегося во времени в процессе развития растения. Таким образом, система с единственным разрешенным стационарным состоянием роста (может быть, вегетативного характера) может развиваться в систему с двумя альтернативными состояниями роста. Наличие асимметрии системы может приводить к тому, что разделительная линия рис. 12.3 разделит пространство системы на две неравные части. Кроме того, развитие асимметрии во времени должно приводить к тому, что разделительная линия протянется через все пространство системы. Точка системы обычно движется от разделительной линии, но возможна ситуация, при которой разделительная линия перемещается быстрее, чем двигается точка системы, что может приводить к соответствующей инициации цветения без обычного стимулирующего воздействия.

В качестве стимула, который может вызывать перемещение точки системы в плоскости $e_v e_f$, рассмотрим следующий фактор. Предположим, что воздействие светом определенной длины волны вызывает реакцию, вследствие которой вегетативный фермент превращается в фермент цветения при сохранении молекулярного соотношения один к одному, так что



Активация такой реакции приводит точку системы в движение по направлению к зоне цветения. На рис. 12.4 показан результат моделирования вегетативного роста, стимула цветения и конечного приближения к цветению. По-видимому, морфологические эффекты цветения могут обнаруживаться только тогда, когда точка системы движется в зону цветения со значительного расстояния.

4. ОБСУЖДЕНИЕ

Центральной задачей биологии является количественное описание структуры и скорости изменения этой структуры в зависимости от самой структуры и ее окружения. Как было отмечено в гл. 1.3; 1.5 и 1.7. Е, по-видимому, нереально пытаться начинать описание реакции растения с процессов на молекулярном уровне, так как это все равно, что описывать работу часов на основе атомной и молекулярной физики. В отношении часов более приемлемым является механическое описание без какого-либо обоснования совместимости такого описания с лежащими в его основе законами физики и химии. Для цветущего растения разработчик модели должен пытаться использовать феноменологию и разработать язык, который применим для уровня его интересов, но они должны быть справедливыми и для более низкого и детального уровня. Под этим углом зрения следует рассматривать представленную в данной главе модель. При использовании терминов «фермент» и «морфоген» их не следует отождествлять с какими-то конкретными видами молекул, так как это целая группа взаимодействующих молекул различного типа. Потери в детальности описания должны уравновешиваться выигрышем в простоте. Основная цель модели состоит в том, чтобы дать теоретическую схему с некоторыми характеристиками ситуаций, при которых имеют место альтернативные пути развития, а также сформулировать основу тех идей, которые могут оказаться полезными для биологов, работающих в данной области.

Инициация примордиев и филлотаксис

Филлотаксис — расположение листьев на растении — является проблемой, имеющей несколько аспектов (гл. 1.7, с. 25). Количественное, достаточно полное и экспериментально подтверждаемое описание филлотаксиса сделано Ричардсом (Richards, 1951) и детально обсуждено Торнли (Thornley, 1975в). Функциональная сторона проблемы, которая связывает описание системы с ее функцией или поведением в естественных условиях, может быть рассмотрена с помощью методов, изложенных в гл. 3 и 14, хотя следует отметить, что пока еще не получено удовлетворительного решения этой проблемы. Настоящая глава посвящена построению механистической модели, способной описывать характер встречающегося в природе филлотаксиса (Thornley, 1975а). Модель содержит два основных параметра описательной теории Ричардса: угол дивергенции β и пластохронное отношение p . Описанный далее метод является упрощенным для некоторых физиологов и основывается на двух хорошо установленных принципах или законах (диффузия и химическая кинетика первого порядка).

Здесь мы не имеем намерения делать обзор по этой проблеме, и читатель может ознакомиться с ней по работам Ричардса (Richards, 1951, 1956), Ричардса и Швабе (Richards, Schwabe, 1969), Швабе (Schwabe, 1971) и Адлера (Adler, 1974). Наиболее часто встречается листорасположение спирального типа, при котором листья расположены по спирали вокруг главной оси. При этом у большинства растений со спиральным филлотаксисом угол между последовательно расположенными листьями (угол дивергенции) близок к углу Фибоначчи — $137,51^\circ$. Представленная ниже модель дает количественное описание спирального филлотаксиса с листьями, разделенными углом Фибоначчи.

Известны два подхода к изучению филлотаксиса: первый из них обычно называют теорией поля, а второй — теорией упаковки. В методе теории поля принимается, что поле имеет химическую

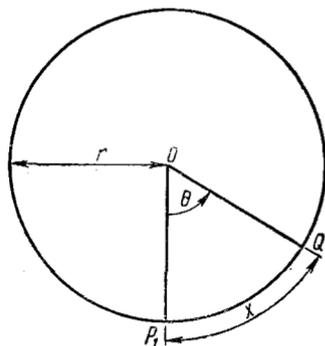
природу и что клетки или группы клеток реагируют на это поле соответствующей дифференциацией и развитием. Хотя ограничение, обусловленное упаковкой, может быть выражено на языке химических взаимодействий (напомним, что использование ограничения подразумевает альтернативное описание системы, гл. 1.7 Е, с. 31), теория поля может быть использована для того, чтобы выражать эффекты упаковки, в связи с чем такое описание вряд ли окажется удобным. Более того, трудно представить, как механические ограничения способны воздействовать на инициацию примордиев, хотя они и могут оказаться существенными для более поздних стадий развития примордиев и роста.

Тьюринг (Turing, 1952), используя морфогенную теорию поля, показал, как комбинация диффузии и химической реакции может приводить к стационарной модели. Развиваемая здесь теория отличается некоторой относительностью: она опирается на концентрацию морфогена M , однако природа морфогена остается открытой для разных интерпретаций. Принято, во-первых, что морфоген способен к передвижению в соответствии с уравнением диффузии; во-вторых, что он распадается со скоростью, пропорциональной его концентрации; в-третьих, что имеющиеся примордии являются точечными источниками морфогенов и, наконец, что новые примордии могут иницироваться в том случае, когда уровень морфогена падает ниже определенного значения. Упрощая задачу до одномерной, можно получить решения, которые позволяют рассчитывать углы между последовательными примордиями. В конечном счете углы приближаются к стационарным углам дивергенции β , и для определенных значений ограничивающих параметров угол β становится близким к хорошо известному углу Фибоначчи $(360^\circ \times \frac{1}{2} (3 - \sqrt{5}) = 137,51^\circ)$. Таким образом, простая модель, у которой основными компонентами являются диффузия и химическая реакция, способна объяснить угол Фибоначчи, которому придается такое большое значение при обсуждении филлотаксиса.

Хотя модель весьма просто объясняет спиральный филлотаксис, для описания неспирального листорасположения можно постулировать дополнительное условие, которое называют пространственной компетентностью. Такая дополнительная гипотеза дает результаты, очень близкие к тем, которые получают при использовании представлений об ограничениях, обусловленных упаковкой, с тем различием, что в этом случае перед инициацией примордиев могут возникать пространственные «запросы». Имеются разные возможности для осуществления этой функции. Например, можно представить, что инициация примордиев является кооперативным процессом, происходящим в определенном количестве одинаковых клеток, причем для того чтобы это могло произойти, нужно некоторое минимальное число клеток. Можно было бы провести аналогию с хорошо изученными кооперативными процесса-

Рис. 13.1

Используемая в модели система координат. Центр окружности — 0. Радиус r изображен в горизонтальном положении. Все примордии располагаются по окружности. Первый примордий размещен в P_1 , а OP_1 выбрано в качестве начала отсчета угловой координаты θ . Дуга длиной P_1Q обозначена через x , так что $x = r\theta$.



ми, такими как ферромагнетизм и сверхпроводимость, где возникновение новых типов упорядочения является результатом определенных пространственных ограничений.

1. ПРЕДПОЛОЖЕНИЯ И АНАЛИЗ

Предположения, положенные в основу модели, и их соответствующие математические формулировки трудно разделимы, в связи с чем они описываются параллельно.

А. Форма и размеры апекса

На рис. 13.1 изображена использованная в модели система координат: 0 — обозначает вертикальную ось апикальной меристемы, а все новые примордии начинают свое существование на расстоянии r по горизонтали от 0; в этой зоне апикальная ткань характеризуется компетентностью по отношению к инициации примордиев. Все углы и расстояния относят к горизонтальной плоскости и допускают симметрию по отношению к вращению вокруг вертикальной оси; отклонения в форме апекса не принимают во внимание. Первый примордий расположен в точке P_1 , которая принята как начало отсчета угловой координаты θ . Расстояние точки Q от P_1 по окружности обозначено через x

$$x = r\theta. \quad (13.1)$$

Б. Источники, стоки и диффузия. Морфогенное поле единичного примордия

Предполагают, что каждый примордий действует как точечный источник морфогена M ; сила источника S_1 отнесена к первому примордию в точке P_1 ($x = 0$). Морфоген диффундирует по окружности (рис. 13.1) и распадается со скоростью kM , где k — константа. Поскольку рассматривается только диффузия в одном из-

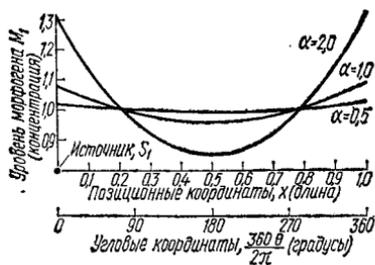


Рис. 13.2

Стационарные морфогенные поля, образуемые источником силы S_1 , размещенным в начале координат, $x = 0$. Кривые описывают уравнение (13.8) при $S_1 = 1$, $x_m = 1$, $k = 1$; D приписаны три значения 4; 1 и 0,25, так что (уравнение (13.4)) $\alpha = 0,5, 1$ и 2. Среднее значение $M - \bar{M}_i$ равно единице во всех трех случаях.

мерении, характеризующее состояние M уравнение имеет вид

$$\frac{\partial M}{\partial t} = D \frac{\partial^2 M}{\partial x^2} - kM, \quad (13.2)$$

где t — переменная времени, а D — константа диффузии. Символом M обозначена концентрация морфогена, который в силу того, что задача сведена к одномерной, выражается в единицах количества на единицу длины.

В стационарном состоянии уравнение (13.2) приобретает вид

$$0 = \frac{d^2 M}{dx^2} - \alpha^2 M, \quad (13.3)$$

где

$$\alpha = \left(\frac{k}{D} \right)^{1/2}. \quad (13.4)$$

Решение уравнения (13.3) в общем виде таково:

$$M = Ae^{\alpha x} + Be^{-\alpha x}, \quad (13.5)$$

где A и B — константы, значения которых определяются граничными условиями. На рис. 13.2 развернута окружность, изображенная на рис. 13.1, так что

$$0 \leq x < x_m, \text{ где } x_m = 2\pi r. \quad (13.6)$$

Точечный источник морфогена силы S_1 помещен в начале координат $x = 0$, и морфоген диффундирует в обоих направлениях от $x = 0$. Градиент M в начале координат имеет разрыв, однако M — функция непрерывная. Граничные условия таковы:

$$M(x=0) = M(x=x_m) \text{ и } \frac{1}{2} S_1 = -D \frac{dM}{dx}(x=0+). \quad (13.7)$$

Множитель $\frac{1}{2}$ появился вследствие того, что половина морфогена диффундирует в положительном направлении, а половина — в противоположном. Выражение $x = 0 +$ указывает на положительную часть оси от точки начала координат. Подставляя уравнение (13.5) в уравнение (13.7), получаем

$$A + B = Ae^{\alpha x_m} + Be^{-\alpha x_m} \text{ и } \frac{1}{2} S_1 = -D\alpha(A - B).$$

Найдя значения A и B и подставляя их в уравнение (13.5), получим

$$M_1 = \frac{S_1}{2D\alpha \operatorname{sh}\left(\frac{1}{2}\alpha x_m\right)} \operatorname{ch}\left[\alpha\left(x - \frac{1}{2}x_m\right)\right]. \quad (13.8)$$

M_1 характеризует морфогенное поле, обязанное своим возникновением источнику S_1 ; эта величина для разных значений α изображена на рис. 13.2. Можно показать, что среднее значение $M_1 - \bar{M}_1$ имеет вид

$$\bar{M}_1 = \frac{S_1}{kx_m}. \quad (13.9)$$

Дифференцирование уравнения (13.8) дает

$$\frac{dM_1}{dx} = \frac{S_1}{2D \operatorname{sh}\left(\frac{1}{2}\alpha x_m\right)} \operatorname{sh}\left[\alpha\left(x - \frac{1}{2}x_m\right)\right]. \quad (13.10)$$

$\frac{dM}{dx} = 0$ и M_1 имеет минимальное значение при $x = \frac{1}{2}x_m$, т. е. в точке, противоположной источнику ($\theta = 180^\circ$). Максимальное значение M_1 , $M_1(\max)$, наблюдается в самом источнике. Из уравнения (13.8) следует

$$M_1(\min) = \frac{S_1}{2D\alpha \operatorname{sh}\left(\frac{1}{2}\alpha x_m\right)}$$

и

$$M_1(\max) = S_1 \operatorname{ch}\left(\frac{1}{2}\alpha x_m\right) : 2D\alpha \operatorname{sh}\left(\frac{1}{2}\alpha x_m\right).$$

Рассмотрим влияние значения x_m как показателя размера апекса на эти величины. И \bar{M}_1 и $M_1(\min)$ уменьшаются с увеличением x_m , стремясь к нулю при больших значениях x_m . $M_1(\max)$ уменьшается по мере возрастания x_m , приближаясь к асимптоте $S_1/2D\alpha$. Если инициация примордиев происходит тогда, когда морфогенное поле становится меньше определенного значения, то это легче происходит у апекса, размеры которого увеличиваются.

Отметим также, что уравнения (13.2) и (13.3) являются линейными: если M_1 — морфогенное поле от источника S_1 , а M_2 — поле от источника S_2 , то $M_1 + M_2$ — поле, обусловленное обоими источниками $S_1 + S_2$. Каждый из источников вносит свой вклад в поле независимо от других имеющих источники.

Наконец, уравнения (13.8) и (13.10) обобщены для источников в любом положении. Пусть M_i — морфогенное поле от i -го источника силы S_i в положении x_i ; s_i определяется (для удобства) через

$$s_i = \frac{S_i}{2D\alpha \operatorname{sh}\left(\frac{1}{2}\alpha x_m\right)}. \quad (13.11)$$

Можно показать, что

$$M_i(x) = s_i \operatorname{ch} \left[\alpha \left(x - x_i + \frac{1}{2} x_m \right) \right], \quad 0 \leq x < x_i;$$

и

$$M_i(x) = s_i \operatorname{ch} \left[\alpha \left(x - x_i - \frac{1}{2} x_m \right) \right], \quad x_i \leq x < x_m.$$

Эти два уравнения удобно заменить одним. Для этого определим величину f_i следующим образом:

$$f_i = -1, \quad 0 \leq x < x_i;$$

и

$$f_i = +1, \quad x_i \leq x < x_m. \quad (13.12)$$

Тогда поле морфогенов и его градиент выражаются в виде

$$M_i(x) = s_i \operatorname{ch} \left[\alpha \left(x - x_i - \frac{1}{2} f_i x_m \right) \right] \quad (13.13)$$

и

$$\frac{dM_i(x)}{dx} = \alpha s_i \operatorname{sh} \left[\alpha \left(x - x_i - \frac{1}{2} f_i x_m \right) \right]. \quad (13.14)$$

В. Инициация примордиев: два, три и четыре примордия

Допустим, что инициация примордиев происходит тогда, когда поле морфогенов меньше порогового значения; совершенно очевидно, это условие наиболее вероятно получить в точке минимума поля. Развивая модель как можно в более простом виде, предположим далее, что поле быстро приближается к стационарному состоянию; в таком случае расчеты минимума стационарного поля определяют местонахождение следующего примордия.

Из рис. 13.2 или уравнения (13.10) видно, что второй примордий возникает напротив первого, а именно при $x_2 = \frac{1}{2} x_m$ или $\theta = 180^\circ$. После инициации второй примордий действует как точечный источник морфогенов силой S_2 ; стационарное поле морфогенов создается источниками S_1 при $x_1 = 0$ и S_2 при $x = \frac{1}{2} x_m$ равно (уравнение (13.13))

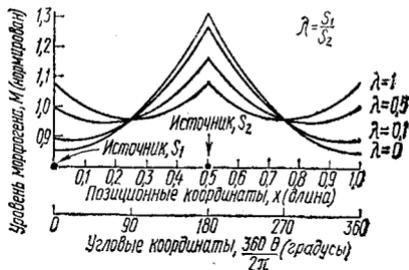
$$M(x) = s_2 \operatorname{ch} [\alpha (x - x_m)] + s_1 \operatorname{ch} \left[\alpha \left(x - \frac{1}{2} x_m \right) \right], \quad \frac{1}{2} x_m \leq x \leq x_m. \quad (13.15)$$

Градиент M имеет такой вид:

$$\frac{dM(x)}{dx} = \alpha s_2 \operatorname{sh} [\alpha (x - x_m)] + \alpha s_1 \operatorname{sh} \left[\alpha \left(x - \frac{1}{2} x_m \right) \right], \quad \frac{1}{2} x_m \leq x < x_m.$$

Рис. 13.3

Стационарные морфогенные поля, образуемые двумя источниками: S_1 при $x = 0$ и S_2 при $x = 0,5$. Общие поля нормированы таким образом, чтобы они имели среднее значение 1; кривые рассчитаны с помощью уравнения (13.15) при $\alpha = 2$ и для значений $\lambda = S_1/S_2$.



Помня, что $\text{sh}(A - B) = \text{sh}(A) \text{ch}(B) - \text{ch}(A) \times \text{Sh}(B)$, и приравняв градиент нулю, получаем положение x_3 для минимума поля из выражения

$$\text{th}(\alpha x_3) = \frac{s_2 \text{sh}(\alpha x_m) + s_1 \text{sh}\left(\frac{1}{2} \alpha x_m\right)}{s_2 \text{ch}(\alpha x_m) + s_1 \text{ch}\left(\frac{1}{2} \alpha x_m\right)}. \quad (13.16)$$

Эти уравнения действительны только в области $\frac{1}{2} x_m \leq x \leq x_m$.

Как видно из рис. 13.3, поле симметрично относительно $x = \frac{1}{2} x_m$.

Поле морфогенов и его минимум зависят от относительной силы обоих источников. Определив параметр λ как

$$\lambda = \frac{s_1}{s_2} = \frac{S_1}{S_2}, \quad (13.17)$$

уравнения (13.15) и (13.16) можно написать в таком виде:

$$M(x) = s_2 \left\{ \text{ch}[\alpha(x - x_m)] + \lambda \text{ch}\left[\alpha\left(x - \frac{1}{2} x_m\right)\right] \right\},$$

$$\text{th}(\alpha x_3) = \frac{\text{sh}(\alpha x_m) + \lambda \text{sh}\left(\frac{1}{2} \alpha x_m\right)}{\text{ch}(\alpha x_m) + \lambda \text{ch}\left(\frac{1}{2} \alpha x_m\right)}. \quad (13.18)$$

Конкурирующие влияния двух источников разной силы можно изучить, задавая различные значения λ , что и изображено на рис. 13.3. Крайние случаи представлены при $\lambda = 0$ и $\lambda = 1$. При $\lambda = 0$ первому примордию задается нулевая сила источника, так что поле целиком определяется вторым примордием, третий примордий возникает при $x = 0$ напротив второго примордия, и система в таком состоянии и далее будет производить противостоящие примордии. При $\lambda = 1$ оба примордия являются источником равных отталкивающих сил и образуют два одинаковых минимума, лежащих посередине между источниками с $x = 0,25$ (90°)

Таблица 13.1 ПРЕДСКАЗАННЫЕ УГЛЫ МЕЖДУ ВТОРЫМ И ТРЕТЬИМ ПРИМОРДИЯМИ $P_2\widehat{OP}_3$, КОНКУРЕНТНОЕ ВЛИЯНИЕ ПЕРВОГО И ВТОРОГО ПРИМОРДИЕВ ПОКАЗАНЫ ДЛЯ РЯДА ЗНАЧЕНИЙ ПАРАМЕТРОВ α И λ (СМ. РИС. 13.3 И УРАВНЕНИЕ (13.18))

λ	α								
	0	0,1	0,2	0,5	1,0	2,0	5,0	10,0	∞
0	180	180	180	180	180	180	180	180	—
0,01	178,2	178,2	178,2	178,2	178,1	177,9	175,9	163,6	90
0,1	163,6	163,6	163,6	163,5	163,1	161,6	151,6	130,3	90
0,2	150,0	150,0	150,0	149,8	149,3	147,3	136,2	118,4	90
0,5	120,0	120,0	120,0	119,9	119,5	118,0	110,9	102,3	90
0,7	105,9	105,9	105,9	105,8	105,6	104,7	100,9	96,3	90
0,9	94,7	94,7	94,7	94,7	94,6	94,4	93,2	91,9	90
1,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90

и $x = 0,75$ (270°). Третий источник формируется в одной из этих точек. Для промежуточных значений λ минимумы находятся в промежуточных положениях.

Угол между вторым и третьим примордиями рассчитан для широкого предела значений параметров α и λ (табл. 13.1), что позволяет оценить относительное влияние этих двух параметров на положение третьего примордия. Рассчитывая предел уравнения (13.8), можно показать, что

$$\frac{x_3}{x_m} = \frac{1 + \frac{1}{2}\lambda}{1 + \lambda}, \quad \text{для } \alpha \rightarrow 0;$$

и
$$x_3 = \frac{3x_m}{4} - \frac{1}{2\alpha} \ln \lambda \quad \text{для } \alpha \rightarrow \infty \text{ при } \lambda \neq 0.$$

Для небольшого значения λ , записав $x_3 = x_m + \Delta x_3$, можно показать, что

$$\alpha \Delta x_3 \approx \lambda \operatorname{sh} \left(\frac{1}{2} \alpha x_m \right). \quad (13.19)$$

Варьируя λ от 0 до 1 (табл. 13.1), можно плавно изменять положение минимума поля (положение третьего примордия) от $x = 1$ (180°) до $x = \frac{3}{4}$ (90°). Варьирование α влияет иначе: угол не изменяется существенно с увеличением α от 0 до 1, хотя при дальнейшем возрастании α происходит быстрое уменьшение угла до его предельного значения, равного 90° . Источники неравной силы конкурируют между собой как равные, если α достаточно велико.

В следующем разделе рассматривается объединенный эффект большого числа примордиев в определении положения последующего примордия. Более старый примордий влияет на поле и в связи с этим на положение последующего примордия весьма слабо.

Можно сэкономить много расчетного времени, если пренебречь слабыми примордиями, и уравнение (13.19) позволяет нам оценивать ошибку в положении примордия, обусловленную этим упрощением. Например, для $\alpha = 2$ и $x_m = 1$

$$\Delta x_3 \approx 0,6\lambda.$$

Если $\lambda = 0,0005$, то $\Delta x_3 \approx 0,0003$, что эквивалентно $\Delta\theta$, равному $0,1^\circ$. Таким образом, допуская, что ошибка угла может быть около $0,1^\circ$, при $\alpha = 2$ можно пренебрегать источниками, которые имеют силу, меньшую чем $0,05\%$ самого сильного источника.

Третий примордий может располагаться в любом из двух эквивалентных позиций, показанных на рис. 13.3, хотя мы и избрали область $\frac{1}{2}x_m \leq x_3 \leq x_m$. Морфогенное поле, обусловленное первыми тремя примордиями, составляет (уравнение (13.13))

$$M(x) = s_3 \operatorname{ch} \left[\alpha \left(x - x_3 + \frac{1}{2} x_m \right) \right] + s_2 \operatorname{ch}(\alpha x) + \\ + s_1 \operatorname{ch} \left[\alpha \left(x - \frac{1}{2} x_m \right) \right], \quad 0 \leq x < \frac{1}{2} x_m;$$

а его градиент:

$$\frac{dM(x)}{dx} = \alpha s_3 \operatorname{sh} \left[\alpha \left(x - x_3 + \frac{1}{2} x_m \right) \right] + \alpha s_2 \operatorname{sh}(\alpha x) + \\ + \alpha s_1 \operatorname{sh} \left[\alpha \left(x - \frac{1}{2} x_m \right) \right], \quad 0 \leq x < \frac{1}{2} x_m.$$

Приравнявая градиент к нулю, можно доказать, что положение четвертого примордия x_4 определяется следующим выражением:

$$\operatorname{th}(\alpha x_4) = \frac{s_3 \operatorname{sh} \left[\alpha \left(x_3 - \frac{1}{2} x_m \right) \right] + s_2 + s_3 \operatorname{sh} \left(\frac{1}{2} \alpha x_m \right)}{s_3 \operatorname{ch} \left[\alpha \left(x_3 - \frac{1}{2} x_m \right) \right] + s_2 + s_1 \operatorname{ch} \left(\frac{1}{2} \alpha x_m \right)}.$$

Поскольку избранное значение x_3 лежит в пределах $\frac{1}{2}x_m \leq x_3 < x_m$, x_4 расположено в пределах $0 \leq x_4 < \frac{1}{2}x_m$.

Г. Пятый и последующие примордии

Далее рассматривается общая задача расчета положения $(j + 1)$ -го примордия в зависимости от положения и силы источников уже имеющихся примордиев. Пусть j примордиев расположены в позициях x_i , $i = 1, 2, \dots, j$, и пусть s_i — сила источника примордия i . Уравнение (13.13) характеризует морфогенное поле

$$M(x) = \sum_{i=1}^j s_i \operatorname{ch} \left[\alpha \left(x - x_i - \frac{1}{2} f_i x_m \right) \right], \quad (13.20)$$

его градиент равен (уравнение (13.14))

$$\frac{dM(x)}{dt} = \sum_{i=1}^j \alpha s_i \operatorname{sh} \left[\alpha \left(x - x_i - \frac{1}{2} f_i x_m \right) \right]. \quad (13.21)$$

Пусть $x = x'$ — точка минимума M . Приравнявая уравнение (13.21) к нулю, получим

$$\operatorname{th}(\alpha x') = \frac{\sum_{i=1}^j s_i \operatorname{sh} \left[\alpha \left(x_i + \frac{1}{2} f_i x_m \right) \right]}{\sum_{i=1}^j s_i \operatorname{ch} \left[\alpha \left(x_i + \frac{1}{2} f_i x_m \right) \right]}. \quad (13.22)$$

Морфогенный потенциал при $x = x'$ равен (уравнения (13.20) и (13.22)):

$$M(x') = \operatorname{ch}(\alpha x') \sum_{i=1}^j s_i \operatorname{ch} \left[\alpha \left(x_i + \frac{1}{2} f_i x_m \right) \right] - \\ - \operatorname{sh}(\alpha x') \sum_{i=1}^j s_i \operatorname{sh} \left[\alpha \left(x_i + \frac{1}{2} f_i x_m \right) \right].$$

Поле может иметь несколько минимумов (различные значения x'), самый низкий из них выбран как позиция, где происходит инициация ($j+1$)-го примордия. Можно показать, что существует не больше j минимумов и не больше одного минимума, лежащего в каждом из j интервалов между i примордиями.

Для того чтобы оценить выведенные выше выражения, следует задать определенное значение силам источников. Для этого можно просто применить предположение, отраженное в уравнении (13.17), согласно которому соотношение между относительными силами источников, располагающихся по возрасту на один пластохрон, составляет $\lambda : 1$, и чем старше примордий, тем слабее он как источник морфогена. Примем, что

$$s_j = 1, \quad s_{j-1} = \lambda, \quad \dots, \quad s_i = \lambda^{j-i}, \quad \dots, \quad s_1 = \lambda^{j-1}. \quad (13.23)$$

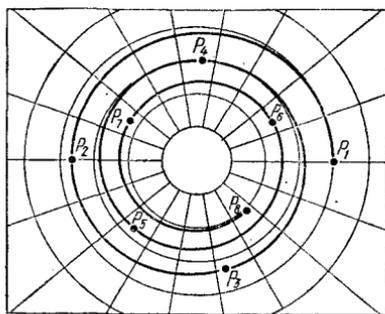
Отметим, что с допущением об ослаблении силы источника во времени в задачу вводится некоторая степень временной зависимости; тем не менее морфогенное поле рассчитывается на основе предположения о стационарном состоянии, из которого следует, что источники сохраняют свою силу постоянной. Это предположение верно, если константа скорости k , определяющая то, насколько быстро поле приходит в состояние равновесия, велика в сравнении со скоростью, с которой уменьшается сила источника. К этому мы вернемся несколько позже.

2. РЕШЕНИЯ

Для нахождения численных решений модели используются два метода. Первый из них просто состоит в расчете образования последовательных примордиев, начиная с первого из них. Угол

Рис. 13.4

Последовательное образование примордиев. Показаны положения первых восьми примордиев; параметры α и λ имеют соответственно значения 2 и 0,7. Радиальное расположение определяется пластохронным отношением, которое принято константным и равным 1,1. Проведенная через примордии спираль приблизительно логарифмическая.



дивергенции (угол между последовательными примордиями) обычно быстро устанавливается на постоянном уровне (табл. 13.2, первые четыре строки), хотя для некоторых значений параметра стабильные решения не получены (табл. 13.2, последняя строка).

Однако здравый смысл подсказывает нам, что должны существовать решения, соответствующие константному углу дивергенции, хотя определение таких решений должно приобретать возрастающую сложность при $\lambda \rightarrow 1$, $\alpha \rightarrow 0$ или при $\alpha \rightarrow \infty$. Сведение к стационарному решению не может быть достигнуто использованием детерминистского метода для получения последовательно возникающих примордиев при определенных значениях параметров; на результат может влиять и наличие погрешностей при машинном счете. Чтобы преодолеть эту трудность, был применен метод автоматической коррекции с целью отыскать решения, соответствующие постоянному углу дивергенции. Этот метод позволяет получать оценку всех стационарных решений, хотя многие из них не являются приемлемыми для первого метода; если в модель введены стохастические элементы с определенными вероятностями, могут быть получены все такие решения.

А. Последовательное образование примордиев

Применение данного метода отражено в уравнениях (13.20) — (13.23), и некоторые типичные решения показаны в табл. 13.2 и на рис. 13.4. Как ранее было отмечено, потенциальное поле может иметь несколько минимумов, и углы, приведенные в табл. 13.2, получены при размещении последующего примордия при самом низком из этих минимумов. Этот процесс физиологически можно объяснить следующим образом: примордий образуется в том случае, если морфогенное поле снижается до определенного порогового значения; это, в первую очередь, будет достигаться для самого низкого из нескольких минимумов поля; после инициации примордия он действует как источник морфогена, общий уровень которого будет возрастать, предотвращая немедленное заложение следующих примордиев; устанавливается новое стационарное

Таблица 13.2 ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОЕ ОБРАЗОВАНИЕ ПРИМОРДИЕВ

λ	Угол $P_j \widehat{OP}_{j+1}$, образуемый примордиями P_j и P_{j+1} в начале координат (рис. 1)											Ограничивающий угол
	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	10—11	11—12	
0,1	180,0	151,6	159,2	157,5	157,9	157,8	157,9	157,9	157,9	157,9	157,9	157,9
0,2	180,0	135,2	152,8	148,4	149,7	149,5	149,4	149,5	149,5	149,5	149,5	149,5
0,5	180,0	110,9	156,0	141,5	149,6	133,2	154,7	130,7	140,6	140,8	138,8	139,9
0,7	180,0	100,9	165,1	139,5	160,1	118,0	168,4	117,3	138,2	141,3	134,9	138,2
0,8	180,0	96,8	170,1	138,2	166,7	108,8	174,2	244,3	222,6	202,5	210,8	нестабильный

Примечание. Для 12 первых примордиев приведены углы (в градусах) между последовательно расположенными примордиями. Везде принято значение параметра $\alpha = 5$. В левой крайней колонке приведены значения параметра λ , а в правой крайней колонке — предельные углы; их можно сравнить с идеальным углом Фибоначчи, который равен $137,5^\circ$. При $\lambda = 0,8$ угол не обнаруживает признаков стабилизации даже после образования 80-го примордия.

Таблица 13.3 ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОЕ ОБРАЗОВАНИЕ ПРИМОРДИЕВ

	Угол $P_j \widehat{OP}_{j+1}$, образованный примордиями P_j и P_{j+1} в начале координат (рис. 1)											Лимитирующий угол
	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10	10—11	11—12	
A	180,0	104,7	163,2	140,5	159,7	120,5	165,3	149,9	147,6	150,7	148,5	148,8
B	180,0	104,7	163,2	140,5	159,7	120,5	135,6	142,9	138,9	137,9	139,6	139,2

Примечание. Показано влияние малых возмущений системы в образовании различных углов расхождения. В обоих случаях $\alpha = 2$ и $\lambda = 0,7$. В A избран самый низкий из минимумов, дающий положение следующего примордия при угле дивергенции $148,8^\circ$. В B принято, что некоторые нерегулярности, связанные с 8-м примордием, вызваны инициацией примордиев при минимуме, примыкающем к самому низкому минимуму; результирующий угол расхождения равен $139,2^\circ$.

морфогенное поле; и, наконец, иницируется следующий примордий, когда самый низкий из минимумов морфогенного поля достигнет порогового значения. Предсказания модели, касающиеся динамики процесса, еще не изучены, хотя некоторые аспекты позднее будут обсуждены.

Минимумы в морфогенном поле различаются не очень сильно, и не исключено, что некоторая нерегулярность в системе может сопровождаться инициацией примордиев и в том минимуме, который не является самым низким. Эффект такого рода может приводить к отличающемуся от обычного ограничивающему углу, пример чему приведен в табл. 13.3. Таким образом, представляется вполне вероятным, что модель, воплощающая одни и те же физиологические и биохимические свойства, может описывать разное поведение системы на макроскопическом уровне в результате изменения, которое может быть сравнительно просто выявлено на микроскопическом уровне. Швабе (Schwabe, 1971) показал, что листорасположение можно изменять с помощью химического воздействия; это подтверждает мысль о том, что жизнеспособная модель должна включать несколько возможных типов филлотаксиса, одни из которых предпочтительнее других.

Б. Метод автоматической коррекции для стационарных решений

Примем, что угол дивергенции постоянен, соответствуя значению Δx , равному $x_m \beta / 2\pi$. Рассмотрим большое число примордиев, скажем 100, и поместим последний примордий в начало координат, так что $x(P_{100}) = 0$, предшествующий ему — в $x(P_{99}) = x_m - \Delta x$ и так далее, так что $x(P_i) = (\text{целое число}) x_m - (100 - i) \Delta x$. Целое число выбрано так, что $x(P_i)$ лежит в области $0 \leq x(P_i) < x_m$. Силам источников примордиев заданы значения в соответствии с уравнением (13.23) при $j = 100$. Используя уравнения (13.20) и (13.22), мы рассчитали результирующее поле и получили самое низкое значение минимума: оно определяет положение 101-го примордия $x(P_{101})$. Если угол между P_{100} и P_{101} равен постоянному первоначально принятому углу дивергенции β , то β должно быть одним из решений задачи.

Для того чтобы время расчетов находилось в приемлемых границах, пренебрегали примордиями, у которых сила источника не превышает 0,05%, а к ним принадлежит большая часть вновь образованных примордиев; это обуславливает ошибку около 0,2° для $\alpha = 5$, которая с уменьшением α уменьшается до 0,1° уравнение (13.19). В табл. 13.4 приведены стационарные решения для ряда значений двух параметров α и λ .

Следует отметить, что решения лежат в ряду вполне хорошо определенных зон: 78—85°, 97—101°, 105—110°, 132—134°, 136—143° и 146—180°. Одна из этих зон перекрывает угол Фибоначчи 137,51°, и учитывая аппроксимации, применяемые при расчетах,

Таблица 13.4 СТАЦИОНАРНЫЕ РЕШЕНИЯ, ПОЛУЧЕННЫЕ МЕТОДОМ АВТОМАТИЧЕСКОЙ КОРРЕКЦИИ. УГЛЫ (В ГРАДУСАХ) ПОЛУЧЕНЫ ДЛЯ РЯДА ПАРАМЕТРОВ α И λ . В ТОМ СЛУЧАЕ, ЕСЛИ ДЛЯ ДАННЫХ ЗНАЧЕНИЙ ИМЕЕТСЯ БОЛЬШЕ ОДНОГО РЕШЕНИЯ; ПОДЧЕРКНУТЫ РЕШЕНИЯ, ПОЛУЧЕННЫЕ МЕТОДОМ РАСЧЕТА ОБРАЗОВАНИЯ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫХ ПРИМОРДИЕВ

λ	α														
	0,2			0,5			1,0			2,0			5,0		
0,1	<u>165,3</u>			<u>165,2</u>			<u>164,9</u>			<u>163,9</u>			<u>157,9</u>		
0,2	<u>156,0</u>			<u>155,9</u>			<u>155,7</u>			<u>154,7</u>			<u>149,4</u>		
0,5	142,3	<u>148,1</u>		142,2	<u>148,1</u>		142,1	<u>148,0</u>		141,7	<u>147,7</u>		139,9	<u>146,7</u>	
0,7	109,7	139,3	<u>148,9</u>	109,6	139,3	<u>148,9</u>	109,6	139,3	<u>148,9</u>	109,3	139,2	<u>148,8</u>	106,7	<u>138,2</u>	148,7
													82,4		83,9
	100,7	106,8	109,4	101,0	106,6	109,3	101,0	106,5	109,3	101,0	106,5	109,3	99,8		100,5
0,9	133,6	137,6	139,2	133,6	137,7	139,2	133,8	137,7	139,2	133,5	137,6	139,2	105,6	106,4	109,1
	149,1	150,8	156,2	149,1	150,8	156,2	149,1	150,8	156,2	149,1	150,8	156,2	133,5	137,6	139,1
													149,1	150,8	156,2
	99,7	101,0	105,5	82,5	99,7	101,0	82,5	99,7	100,6	82,5	84,2	99,7	78,9	82,2	83,9
	106,5	109,3	111,3	105,5	106,5	106,9	106,5	106,5	106,8	100,6	105,5	106,5	85,0	97,4	99,7
0,95	133,1	137,0	137,5	109,3	109,7	111,3	109,3	109,8	111,3	106,8	109,3	111,3	100,4	105,5	106,5
	139,2	140,3	147,9	133,1	137,0	137,5	133,0	133,5	136,8	133,1	133,5	136,9	133,5	136,9	137,5
	149,1	150,8	156,2	139,2	140,3	147,8	137,5	139,2	140,3	137,5	139,2	139,5	133,5	136,9	137,5
				149,1	150,8	156,2	147,7	149,1	150,1	140,3	147,9	149,1	139,1	139,5	147,9
							151,8	156,2	156,8	150,8	151,8	156,2	149,1	151,1	151,8
							157,8			156,8	157,7		156,2	156,8	157,8

одно из стационарных решений, по-видимому, приближается к углу Фибоначчи при $\lambda \rightarrow 1$. Угол, близкий к углу Фибоначчи, может получиться в качестве одного из возможных решений в том случае, когда λ превысит значение 0,5. Интересно отметить, что решения, близкие к другим «идеальным» углам — $99,50^\circ$ и $77,96^\circ$ (см. Richards, 1951; Thornley, 1976в, уравнения (27)), получаются при более высоких значениях параметров α и λ . Модель подтверждает, что существуют зоны, в пределах которых углы дивергенции встречаются не могут. В табл. 13.4 линией подчеркнуты стационарные решения, которые можно получить также методом последовательных построений с такими же значениями параметров: очевидно, большая часть решений с помощью этого метода не может быть получена. Это является следствием предположения о том, что примордий может образоваться в любой точке, в зависимости только от уровня морфогенного поля. В следующем разделе вводится представление о пространственном споре. Это дополнительное ограничение следует рассматривать как исключение из многих решений табл. 13.4 на пространственной основе, заставляющее систему вести себя определенным образом; оно означает также, что решения, лежащие вблизи угла Фибоначчи или родственных углов, являются более предпочтительными в этом процессе. В принципе такое требование следовало бы включить и в описанный в предыдущем разделе метод расчета образования последовательных примордиев.

3. РЕШЕНИЯ, ЗАВИСЯЩИЕ ОТ ВРЕМЕНИ

Стационарное решение уравнения (13.13) верно лишь для примордия с постоянной силой источника. По-видимому, скорость возникновения морфогена будет изменяться во времени в зависимости от таких факторов, как рост, старение или увеличение удаленности от зоны инициации примордиев. Временная зависимость может быть сравнительно сложной, например, в случае неспирального листорасположения и при образовании примордиев соцветий. В этом разделе кратко рассматриваются решения, зависящие от времени, и показывается, что для простой экспоненциальной зависимости силы источников морфогенов от времени можно еще применять теорию стационарных процессов, но с измененными значениями параметров α и λ .

Можно убедиться в том, что выражение

$$M_i(x, t) = \frac{S_i e^{-\mu t}}{2D\alpha \operatorname{sh}\left(\frac{1}{2}\alpha x_m\right)} \operatorname{ch}\left[\alpha\left(x - x_i - \frac{1}{2}f_i x_m\right)\right] \quad (13.24)$$

удовлетворяет уравнению (13.2), если

$$\alpha = \left(\frac{k - \mu}{D}\right)^{1/2} \quad (13.25)$$

для источника морфогена в положении $x = x_i$ и силой $S_i e^{-\mu t}$. Для ряда источников, каждый из которых распадается с удельной скоростью μ_i , уравнение (13.20) принимает вид

$$M(x, t) = \sum_{i=1}^j s_i e^{-\mu_i t} \operatorname{ch} \left[\alpha_i \left(x - x_i - \frac{1}{2} f_i x_m \right) \right], \quad (13.26)$$

где α_i получают из уравнения (13.25), заменяя μ на μ_i . Если константы μ_i все одинаковы и равны μ , то сравнение уравнения (13.26) с уравнениями (13.20) и (13.23) показывает, что можно применять теорию стационарного состояния, если α рассчитывать по уравнению (13.25), а не по уравнению (13.4), и если λ заменить на $\lambda \exp \cdot (\mu \Delta t_p)$, где Δt_p — интервал времени между инициацией последовательных примордиев.

4. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЛОЖЕНИЯ

А. Размер апекса и пространственная компетентность

Показателем размера апекса является параметр x_m , который ограничивает зону инициации примордиев. Как говорилось при выведении уравнения (13.10), если размеры апекса возрастают, уровень морфогена понижается и инициация примордия происходит раньше, чем в апексе постоянного размера, но с одинаковыми прочими характеристиками. Модель предсказывает, что инициация примордиев должна происходить с возрастающей скоростью в апексе возрастающего размера.

Модель, первоначально построенная для случая, когда единственный примордий образуется примерно через одинаковые интервалы времени, не может с надлежащей легкостью описывать случаи, когда примордии образуются внезапно, как это бывает при некоторых типах неспирального листорасположения или на определенных стадиях цветения. Чтобы учесть эти явления, в модель введена дополнительная гипотеза, названная пространственной компетентностью.

Пространственная компетентность необходима для предотвращения беспорядочного образования примордиев, когда уровень морфогена снижается ниже порогового значения. Теперь должны соблюдаться три условия, чтобы могла проходить инициация примордиев; во-первых, ткань должна быть в обычном смысле компетентной к примордиальному развитию; во-вторых, уровень морфогена должен быть ниже порогового значения; и, наконец, пространственная компетентность требует наличия достаточного количества компетентной ткани для того, чтобы была возможной самоорганизация клеток в примордии. Пространственная компетентность предусматривает существование механизма, посредством которого растение может предопределять образование примордиев по про-

странственным причинам еще до их инициации; это равноценно утверждению, что в ранних фазах развития примордий имеет определенный минимальный размер, причем существование меньшего примордия невозможно. В физике имеются убедительные примеры такого поведения системы, которые относят к кооперативным явлениям, в частности, ферромагнетизм и сверхпроводимость. В этих случаях масса вещества может проявлять уникальные свойства, которые не выявляются на атомарном или молекулярном уровнях: должно иметься некоторое минимальное количество вещества, чтобы оказались эффективными те взаимодействия, благодаря которым проявляются особые свойства массы.

Б. Неспиральное листорасположение

В этом разделе изложена качественная предпосылка того, как модель, дополненная идеей о пространственной компетентности, способна объяснить более сложные формы филотаксиса. Сначала рассматривается мутовчатая система, где образуется мутовка из шести листьев. Возьмем растущий апекс, у которого имеется морфогенное поле, обусловленное каким-то весьма удаленным примордием. Предположим, что апекс достаточно большой, чтобы обеспечить наличие шести примордиев на одном и том же горизонтальном уровне, но что морфогенное поле находится выше того порогового значения, при котором может происходить инициация примордиев. Апекс продолжает расти, а уровень морфогена падать. В конечном счете достигается пороговое значение и иницируется примордий. Морфогенное поле продолжает уменьшаться, что приводит к быстрой инициации последующих пяти примордиев, пока условия пространственной компетентности не предотвратят дальнейшую инициацию примордиев. Постепенно усиливается образование морфогена шестью новыми примордиями, и поле морфогена начинает превышать пороговое значение. В то же самое время апекс (точнее часть апекса, компетентная в отношении инициации примордиев), который из-за образования шести примордиев, видимо, сильно уменьшился в размерах, продолжает расти. Со временем он становится достаточно крупным, чтобы сформировать пространственные условия для заложения нового примордия, однако пока морфогенное поле прерывает инициацию. Проходит сравнительно продолжительное время до того, как морфогенное поле достигнет порогового значения, в этот момент времени апекс вырастает до таких пределов, когда условия пространственной компетентности снова позволят заложиться шести примордиям. Затем цикл соответствующих событий повторяется вновь.

Листья в мутовке обычно выглядят как симметрично расположенные по отношению к азимуту. Однако, согласно данной модели, примордии, по крайней мере на их ранних стадиях развития, могут быть расположены не через равные углы, а, например, так,

как показано на рис. 13.4 для первых шести примордиев. Однако есть основания думать, что в процессе роста примордии занимают свое конечное расположение.

Более простая форма модели легко применима для объяснения таких листорасположений, как спиральное, двурядное и спиралевидно двурядное; модель, дополненная концепцией пространственной компетентности, способна описывать попарно-противоположное, двупарное и мутовчатое листорасположения.

В. Образование прицветника и цветение

Здесь не будет попыток количественного анализа скоростей инициации примордиев в процессе репродуктивного роста; однако весьма важно исследование явно скачкообразных изменений, приводящих к намного более высоким скоростям инициации примордиев. Имеется ряд способов включения этого явления в модель, однако нельзя чрезмерно увлекаться высказыванием спекулятивных гипотез, не подкрепленных экспериментальными данными. Например, можно включить в модель механизм переключения, как это было сделано в гл. 12, хотя такая процедура будет иметь черты произвольности. С другой стороны, можно расширить модель филлотаксиса, объединяя ее с моделями апикального роста и удлинения стебля, изложенными в гл. 10 и 11. Действительно, предварительная работа в этом направлении показала вполне многообещающей. Например, размер апекса является важным параметром модели филлотаксиса, поскольку он влияет на уровень морфогена и на пространственную компетентность; почти неуловимые изменения в размере апекса или в скорости роста, по видимому, должны сказаться на свойствах апекса, характеризующих репродуктивный рост.

Г. Параметры α и λ и пластохронное отношение r

Параметр α представляет собой отношение скорости химического распада к константе диффузии, в связи с этим можно ожидать, что в процессе роста величина α не должна подвергаться широким варьированиям или же изменяться от растения к растению, если у них функционирует один и тот же морфоген. С другой стороны, λ является комбинированной величиной, отражающей многие стороны рассматриваемой задачи, о которых мало или даже совсем нет информации. λ описывает относительную эффективность вклада в морфогенное поле последовательных во времени примордиев. Разделение примордиев по вертикали в процессе роста стебля может оказаться существенным для величины λ , так же как и их разделение по радиальному направлению, которое отражено в пластохронном отношении r . Сила источника морфогена примордия может сильно изменяться с размерами примордия, и это, очевидно, оказывает прямое влияние на λ . Константа

диффузии, содержащаяся в модели, относится к движению по касательной; может оказывать существенной радиальная и вертикальная диффузия, и возможно, что в определенных условиях их следует рассматривать в качестве компонент параметра λ .

5. ОБСУЖДЕНИЕ

Описанная модель имеет четыре главные особенности. Во-первых, существующие центры роста или примордии действуют в качестве источников некоторого регуляторного влияния, которое было названо морфогеном. Во-вторых, в модели применимы обычные законы диффузии и химических реакций. В-третьих, инициация примордий возможна лишь в том случае, если уровень морфогена ниже определенного порогового значения. Наконец, требование пространственной компетентности гарантирует, что иницированные центры роста дискретны, вместе с тем оно обеспечивает пригодность модели для описания неспиральных типов листорасположения.

Уордлоу (Wardlaw, 1968, с. 243) в обзоре по филлотаксису сказал:

«1. Как аспект их организации и физиологической активности апикальные меристемы побега образуют регулярно расположенные дискретные центры роста, которые обычно вырастают как листовые примордии.

2. Имеющиеся примордии проявляют регуляторные воздействия на появляющиеся примордии.

3. Апекс побега и его боковые органы растут как взаиморегулируемое и интегрированное целое, всегда стремящееся к стационарному состоянию или динамическому равновесию».

Без каких-либо усложнений модель удовлетворяет этим условиям. Однако это вряд ли может слишком удивить, поскольку разработчик модели пытается создать свою модель так, чтобы она совпадала с имеющимися данными и имитировала известное поведение системы. Тем не менее полученный итог, состоящий в том, что расчет, основанный на простых физико-химических механизмах, может проводить к углу дивергенции, равному знаменитому и еще загадочному углу Фибоначчи, бросает новый свет на филлотаксис. Биолог-теоретик может получить удовлетворение от попыток моделировать сложные структуры и характер поведения системы на основе неструктурных уравнений и предположений. В табл. 13.3 проиллюстрировано, как малое возмущение может дискретно переключать угол дивергенции от одного значения к другому. Разнообразие решений, приведенное в табл. 13.4, показывает, как простая модель может учитывать различия форм на макроскопическом уровне посредством тонких, а может быть, неразличимых изменений параметров на микроскопическом уровне.

Адекватная модель указывает направления новых экспериментальных исследований, поэтому правомерен вопрос, предлагает ли рассмотренная выше модель что-нибудь специалистам, изучающим филлотаксис и цветение. Прежде всего тот факт, что теория поля объясняет главные черты филлотаксиса, указывает на необходимость поиска агента этого поля. Далее, модель указывает на тесную взаимосвязь размеров апекса и скорости инициации примордиев, которая в свою очередь тесно связана с наступлением цветения. В частности, обработка, которая увеличивает скорость образования примордиев, может также увеличивать размер апекса; воздействие, ускоряющее наступление цветения, должно повышать скорость роста апекса, при этом должна проявляться четкая тенденция у апексов растений, подвергнутых различным воздействиям и зацветающих в разные моменты времени, иметь примерно одинаковые размеры. Представляют интерес выяснить, в какой степени изменения скорости апикального роста, которые можно индуцировать, обусловлены реальными изменениями скорости роста на клеточном уровне или просто вызваны измененным распределением новых веществ между апексом и стеблем (Lyndon, 1972; гл. 10.2 Б, с. 198). Возможно, что интегральное изучение апикального роста, образование вегетативных примордиев, наступление цветения, образования цветковых примордиев в сочетании с оценкой сухой массы и размеров апекса и стебля могли бы дать интересные результаты. Наконец, тот факт, что оказалось нужным ввести в модель идею о пространственной компетентности для объяснения ряда явлений, подтверждает, что первичные морфогенетические события, связанные с инициацией примордиев, возможно, следует искать в группе клеток, а не на уровне единичной клетки.

Модель ставит также некоторые интересные теоретические задачи. Численно показано, что стационарный угол дивергенции, очень близкий к углу Фибоначчи, получается при определенных значениях ограничивающих параметров. Если бы оказалось возможным получить результат нечисленными методами, то он был бы более удовлетворительным и при этом могло бы возникнуть некое новое понимание. Идея пространственной компетентности была введена как качественная с целью дать ограничения типа упаковок, которые могли бы оказывать действие еще до появления примордиев. Это оставляет открытым вопрос о том, как такое макроскопическое поведение может развиваться на основе постулированных механизмов на микроскопическом уровне. Математики могут видеть в этом задачи, относящиеся к теории катастроф (см., например, Waddington, 1972), хотя физики могут предпочесть идеи фазовых переходов, обусловленных кооперативными взаимодействиями.

Видимые аспекты формы или внешней структуры растений и посева

Для наблюдателя растение представляет собой сравнительно хорошо очерченный объект с вполне определенными геометрическими формами. Человеческий глаз обладает достаточной остротой восприятия, чтобы обнаруживать ясные различия между растением, тем, из чего оно состоит, и остальной частью мира. Однако не только растение является легко опознаваемым объектом, легко установить и различия между отдельными растениями. Очевидно, растения обладают свойствами, которые дают возможность различать их и визуально разбираться в компонентах растительного мира. В данной главе рассматриваются вопросы количественного описания этих свойств. Было бы слишком оптимистично утверждать, что предпринятая здесь попытка больше, чем поверхностное обсуждение такой сложной проблемы. Однако важно знать, в какой мере эта задача в принципе разрешима. Читатель, который не интересуется подобными вопросами или испытывает затруднения в понимании математических выкладок, может опустить эту главу, хотя некоторые из соображений, высказанных в нематематических частях текста, заслуживают внимания.

Растительный мир замечателен своим разнообразием, и даже выращиваемый в контролируемых условиях клон может обнаруживать значительные вариации. Тем не менее вопреки этому разнообразию сходство между растениями обычно легко различимо, и даже у одного и того же растения может быть много повторяющихся структур. Ряд наук, надо полагать, имеют отношение к этой проблеме, среди них — теория информации, топология, алгебраическая стереометрия, некоторые методы физики твердого тела и кристаллография.

В последние два десятилетия теория информации быстро развивалась, стимулируя прогресс в электронике, теории связей и обработки данных (см., например, Brillouin, 1962). Обычно принятое определение содержания информации является статистическим,

и количество информации зависит от редкости, низкой частоты встречаемости рассматриваемой ситуации. Различий между полезной и бесполезной информацией не делается, и не ясно, как эти концепции могут с пользой применяться при изучении растений.

Топология представляет собой относительно новую область математики, занимающуюся изучением свойств фигур, не изменяющихся при очень общих трансформациях, при которых нарушаются длины и углы. Например, при двухмерной размерности окружность, эллипс и квадрат топологически эквивалентны, однако топологически неодинаковы окружность и прямая линия. Площадь на поверхности, которую можно очертить одной линией, топологически отличается от площади, для очертания которой нужны две линии. Точно так же сфера и тор топологически различны. Топология может показывать, что является существенным в количественной характеристике, и в этом отношении, не считая обычных отклонений, все растения топологически эквивалентны. Поэтому топология не в состоянии что-либо дать для решения обсуждаемой здесь проблемы, хотя некоторые авторы считают, что методы топологии в большей мере применимы к проблемам развития и морфогенеза (Thom, 1972).

Алгебраическая стереометрия оперирует приемами математического описания линий, поверхностей и пространственных объектов в трех измерениях, и, принимая во внимание, что растение ограничено хорошо заметной поверхностью, эти приемы (Green, 1950; Sokolnikoff and Sokolnikoff, 1941), очевидно, могут быть применены для решения поставленной задачи.

Физика твердого тела (Kittel, 1966) предоставляет возможности использовать разнообразные методы для описания структуры и свойств молекул и кристаллов, хотя в этой науке основное упорство делается на описании множества точек в пространстве и соответствующих связей атомов или молекул с этими точками. Использование оценки симметрии, которое включено в ряд математических подходов и известно под названием теории групп (Tinkham, 1964), имеет большое значение в классификации структур и позволяет быстро и легко выводить многие качественные характеристики системы. Методы симметрии, очевидно, имеют вполне обоснованное применение, если система, которую хотят описать, может быть расчленена на ряд сходных или почти сходных компонент, благодаря этому задача сводится к описаниям немногих строительных блоков и тому, как они собраны в пространстве, чтобы образовать целую систему.

Развиваемые ниже методы описания геометрических свойств растений и посевов в большей части основываются на алгебраической стереометрии и физике твердого состояния; в настоящее время эта задача рассматривается на примере ростового цикла, и я не касался вопроса о том, как со временем будет изменяться способ такого описания. Изложенный же здесь способ описания

пригоден, например, для расчетов поглощения света, и это может иметь непосредственное отношение к росту и развитию растений (см. гл. 3).

Поскольку среди индивидуумов одного и того же клона даже в контролируемых условиях выращивания может оказаться весьма значительным варьирование форм, описывается метод, с помощью которого данные, полученные на идентичных растениях, можно использовать для оценки их неоднородности, а также для объективного выбора «типичного» растения. Далее математически описывается единичное растение. Количественное описание должно быть экономичным и осмысленным: экономичное описание содержит возможно меньшее число параметров и с наибольшей полнотой учитывает тот факт, что многие части растения проходят через аналогичные фазы роста, но с разными пространственными и временными координатами; осмысленное описание позволяет рассчитывать обычно измеряемые величины, такие, как сырую и сухую массу, число листьев, площадь листьев и индекс листовой поверхности, поглощение света и т. п. Предлагаемые далее методы не полностью отвечают этим требованиям, однако, возможно, они представляют небольшой шаг в правильном направлении. Распространение такой теории на временные изменения и их интеграцию в модель роста растений является еще более сложной задачей, которую мы здесь не рассматриваем.

1. ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЯ И ВЫБОР «ТИПИЧНОГО» РАСТЕНИЯ

В этом разделе дается описание разнообразия популяции растений и способа отбора из популяции единичного растения, которое в определенном смысле является типичным для этой популяции.

Рассмотрим в один и тот же момент времени некоторое число растений N , выращиваемых в одинаковых условиях. Предположим, что i -тое растение может быть охарактеризовано функцией плотности

$$\rho_i(\bar{r}), \quad (14.1)$$

где \bar{r} — вектор (рис. 14.1), который обозначает положение точки P относительно некоторого фиксированного начала координат. Например, \bar{r} можно выразить в трех декартовых координатах x , y и z или эквивалентным образом в трех полярных координатах r , θ , Φ . Элементарный объем в точке P обозначим через dv

$$dv = dx dy dz \quad \text{или} \quad dv = r dr \sin \theta d\theta d\Phi. \quad (14.2)$$

Количество (сырой массы) растительного вещества в объеме dv в точке P составляет

$$\rho_i(\bar{r}) dv, \quad (14.3)$$

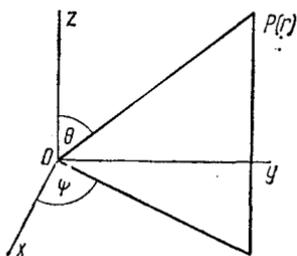


Рис. 14.1

Координатные системы. Вектор r определяет положение точки P в отношении начала координат O . r можно выразить через декартовы координаты (x, y, z) или через полярные координаты (r, θ, Φ) . Обе системы связаны между собой соотношениями $x = r \sin \theta \cos \Phi$, $y = r \sin \theta \sin \Phi$, $z = r \cos \theta$.

(Более полное описание можно получить, используя систему функций плотности $\rho_{i,x}(\bar{r})$ и рассматривая плотность вещества X и i -го растения в положении \bar{r}). Сырая масса — W_i i -го растения задается выражением

$$W_i = \int_{\text{все пространство}} \rho_i(\bar{r}) dv. \quad (14.4)$$

Функция плотности $\rho_i(\bar{r})$ содержит информацию о внутренней структуре и о внешней форме растения, но, поскольку анализируется задача описания внешних очертаний растения, полезно рассмотреть более простую функцию $\sigma_i(\bar{r})$, которую можно назвать функцией формы и получить ее из $\rho_i(\bar{r})$ следующим образом:

$$\begin{aligned} \sigma_i(\bar{r}) &= 1, \quad \text{если } \rho_i(\bar{r}) \neq 0, \\ \sigma_i(\bar{r}) &= 0, \quad \text{если } \rho_i(\bar{r}) = 0. \end{aligned} \quad (14.5)$$

Говоря о внешней структуре, не следует принимать во внимание газовые полости в растении или устьичные поры; важен принцип разложения растения на элементарные части, на основе которых может быть построена функция. Хотя для обоснования метода следовало бы обозначить эти части, здесь они останутся необозначенными.

Объем V_i i -го растения выражается теперь следующим образом:

$$V_i = \int_{\text{все пространство}} \sigma_i(\bar{r}) dv. \quad (14.6)$$

Функция $\sigma_i(\bar{r})$ обладает следующим свойством;

$$\sigma_i(\bar{r}) = \sigma_i^2(\bar{r}) = \sigma_i^3(\bar{r}) = \dots \quad (14.7)$$

Для того чтобы определить, в какой мере сходны $i = e$ и $j = e$ растения, необходим некий критерий; для этого можно использовать объем перекрытия V_{ij} , равный

$$V_{ij} = \int_{\text{все пространство}} \sigma_i(\bar{r}) \sigma_j(\bar{r}) dv. \quad (14.8)$$

Имеется еще одна трудность, обусловленная положением i -го и j -го растения по отношению друг к другу. Например, растения i и j могут иметь одинаковую структуру, так что значение интеграла перекрытия V_{ij} оказывается очень малым, близким к нулю. В таком случае принято считать, что растение j ориентировано относительно растения i (путем перемещения и вращения) таким образом, чтобы V_{ij} имело максимальное значение. При рассмотрении трех растений можно максимизировать V_{12} и V_{13} , хотя ориентировка таким методом растений N_2 и N_3 относительно растения N_1 не приводит к максимуму V_{23} . С тремя или большим числом растений ориентация их относительно друг друга производится так, чтобы общий объем перекрытия

$$\sum_{\substack{i < j \\ i, j = 1, N}} V_{ij} \quad (14.9)$$

оказался максимальным. Если \bar{V} — средний объем растения:

$$\bar{V} = \frac{1}{N} \sum_{i=1, N} V_i, \quad (14.10)$$

и если $\bar{\sigma}(\bar{r})$ — средняя функция формы растения, то

$$\bar{\sigma}(\bar{r}) = \frac{1}{N} \sum_{i=1, N} \sigma_i(\bar{r}). \quad (14.11)$$

Дисперсия u выражается следующим образом:

$$u = \frac{1}{N-1} \sum_{i=1, N} \int_{\text{все пространства}} \{\sigma_i(\bar{r}) - \bar{\sigma}(\bar{r})\}^2 dv, \quad (14.12)$$

можно показать, что

$$2 \sum_{\substack{i < j \\ i, j = 1, N}} V_{ij} = N(N-1)(\bar{V} - u).$$

Меру сходства растений s , нормализованной так, что ее значения находятся между нулем и единицей, можно определить с помощью выражения

$$s = \frac{2 \left[\sum_{\substack{i < j \\ i, j = 1, N}} V_{ij} \right]}{\sum N(N-1) \bar{V}} = 1 - \frac{u}{\bar{V}}. \quad (14.13)$$

Таким образом, максимизация s равнозначна минимизации u ; в принципе это дает метод ориентировки N растений относительно друг друга. Если $u = 0$, $s = 1$, то растения идентичны по форме; если растения не имеют общих объемных элементов, то u имеет свое максимальное значение \bar{V} и $s = 0$. Заметим, что функция $\bar{\sigma}(\bar{r})$ не состоит просто из двух значений (0 и 1), как $\sigma_i(\bar{r})$, и не описывает реального растения.

Желательно путем объективного метода выбрать из популяции «типичное» растение. Этот выбор основан на том, что такое растение дает минимальный вклад в дисперсию уравнения (14.12). Пусть «типичное» растение имеет следующие плотность и функции внешних структур:

$$\rho_p(\bar{r}) \text{ и } \sigma_p(\bar{r}). \quad (14.14)$$

Это растение является в известном смысле самым близким к среднему ($\bar{\sigma}(\bar{r})$) реальному растению, при выборе которого следует учитывать, что типичное растение может настолько мало походить на реальное, что его рассмотрение вряд ли будет полезным. В дополнение отметим, что, очевидно, растение $\rho_p(\bar{r})$ будет характеризоваться большей симметрией, чем растения, которые в дальнейшем исключаются из рассмотрения; это приводит к более простому описанию, которое во многих отношениях является наиболее типичным для популяции растений.

Для того чтобы описанная выше процедура была правомерной, популяция растений должна быть качественно гомогенной. Таким образом, если половина популяции находится в вегетативном состоянии, а другая половина — в состоянии цветения, в первую очередь необходимо разделить популяцию на две группы. Метод может обеспечить рациональными объективными критериями практику, обычную в физиологии растений, которая сопоставляет растения и для уменьшения вариации отбирает относительно однородную субпопуляцию из большей популяции.

2. ФОРМА РАСТЕНИЯ И МЕТОД НАКЛОННОЙ ИГЛЫ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ СВОЙСТВ РАСТЕНИЙ

Рассмотрим свойства растения, связанные с функцией плотности $\rho(\bar{r})$. Растение может быть любым, реальным индивидуумом, выбранным из популяции, или же «типичным» растением (уравнение (14.14)), о котором говорилось в предыдущем разделе.

Любую поверхность можно описать уравнением. Так, уравнение $r^2 - a^2 = 0$ или эквивалентное ему выражение в декартовых координатах $x^2 + y^2 + z^2 - a^2 = 0$ описывает поверхность сферы радиуса a . Поверхность прямого цилиндра радиуса a и высоты h записывается уравнением $x^2 + y^2 - a^2 = 0$ для $0 \leq z \leq h$. Уравнение, описывающее поверхность растения с плотностью $\rho(\bar{r})$, имеет вид

$$S(\bar{r}) = 0. \quad (14.15)$$

Если границей растения считать ту область, где плотность растительной массы равна q , то поверхность растения описывается выражением $\rho(\bar{r}) = q$ или

$$S(r) = \rho(\bar{r}) - q = 0. \quad (14.16)$$

Уравнение, описывающее поверхность, получается непосредственно из функции плотности. Площадь поверхности растения A можно определить интегрированием элементов поверхности dS по поверхности растения

$$A = \int_{\text{поверхность растения}} dS, \quad (14.17)$$

где интеграл вычисляются по поверхности, определяемой уравнением (14.16).

Светопоглощающие свойства растений и посевов часто изучают с помощью метода наклонной иглы (Warren Wilson, 1965). Согласно этому методу, прямая линия или длинная тонкая игла под определенным углом пропускается через данную точку пространства*. Затем учитываются точки пересечения иглы с элементами поверхности растения. Прямая линия в трехмерном пространстве описывается двумя уравнениями, которые обычно записываются совместно в виде

$$\frac{x-a}{l} = \frac{y-b}{m} = \frac{z-c}{n}. \quad (14.18)$$

Эта прямая проходит через точку с координатами (a, b, c) и имеет косинусы направления (l, m, n) . Уравнение поверхности растения (уравнение (14.15)) можно написать в виде

$$S(x, y, z) = 0. \quad (14.19)$$

Из уравнения (14.18) следует

$$x = a + \frac{l(z-c)}{n} \quad \text{и} \quad y = b + \frac{m(z-c)}{n}. \quad (14.20)$$

Уравнение (14.20) можно подставить в уравнение (14.19), чтобы исключить x и y , и полученное уравнение решить относительно z . Существуют две возможности: либо действительных решений не существует, и наклонная игла $(a, b, c; l, m, n)$ не пересекает поверхность растения $S(x, y, z) = 0$; либо существует $2i$ решений, где i — целое число, равное числу контактов наклонной иглы с растением (поскольку растение имеет замкнутую поверхность, должно быть четное число решений).

Для каждого направления иглы, обозначенного через $(a, b, c; l, m, n)$, можно осуществлять подстановки и решения, и таким образом получать прерывистую функцию

$$i(a, b, c; l, m, n) \quad (14.21)$$

с допустимыми значениями

$$i = 0, 1, 2, \dots \quad (14.22)$$

Рассмотрим теперь те иглы, которые проходят через плоскость

* Растительный покров прокалывается тонкой иглой в данном направлении (прим. ред.).

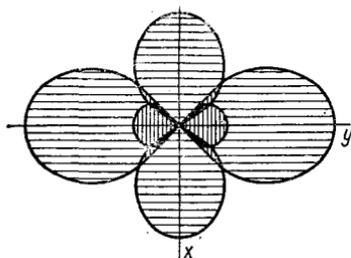


Рис. 14.2

Пример дискретной функции $i(x, y, 0; l, m, n)$ (уравнение (14.23)) для растения с шестью листьями. Листья растения прокальывалась вертикально установленной иглой ($l = m = 0, n = 1$). Горизонтальная штриховка соответствует одному контакту с $i = 1$, вертикальная — $i = 2$, зачерненная часть — $i = 3$.

x, y , так что $c = 0$, и имеют постоянный заданный наклон. Функция контактов иглы (14.21) имеет вид

$$i(a, b, 0; l, m, n),$$

и если точка $(a, b, 0)$ двигается по плоскости x, y , принимая значения $x = a$ и $y = b$, то

$$i(x, y, 0; l, m, n). \quad (14.23)$$

Используя эту функцию, можно построить контурную карту на плоскости x, y с контурными линиями, определяющими площади, где число контактов иглы данного наклона является постоянным. Такой пример показан на рис. 14.2.

Для описания каждой контурной линии можно вывести уравнения через x и y из уравнения (14.23), обозначив их следующим образом:

$$L_i^j(x, y, 0; l, m, n) = 0; \quad i = 1, 2, \dots; \quad j = 1, 2, \dots, \quad (14.24)$$

L_i^j является j -й замкнутой кривой, ограничивающей площадь на плоскости x, y , где имеется i контактов.

Теперь можно рассчитать

$$A_i, \quad i = 1, 2, \dots, \quad (14.25)$$

площадь на плоскости, перпендикулярной направлению наклонной иглы, где игла имеет i контактов. Общую площадь C_i^j , ограниченную замкнутой линией L_i^j на плоскости x, y , можно получить линейным интегрированием, а именно:

$$C_i^j(l, m, n) = \frac{1}{2} \int_{L_i^j} (x dy - y dx), \quad (14.26)$$

причем интеграл вычисляется по контуру в направлении, обратном ходу часовой стрелки.

Область A_i (проектируемая на плоскость, перпендикулярную к (l, m, n)) равна

$$A_i = n \sum_j (C_i^j). \quad (14.27)$$

Если $P_i(l, m, n)$ — вероятность того, что наклонная игла, погруженная в направлении (l, m, n) , будет иметь i контактов с растением, то

$$P_i(l, m, n) = A_i / (\sum A_i), \quad i = 1, 2, \dots \quad (14.28)$$

Вероятность P_0 контактов иглы с воздухом исключается, так как она зависит от пространства вокруг растения.

Известен альтернативный метод получения контурных линий L , который рассмотрим очень кратко. Контурная линия должна быть касательной к некоторой части поверхности растения. Поэтому $l \frac{\partial S}{\partial x} + m \frac{\partial S}{\partial y} + n \frac{\partial S}{\partial z} = 0$; это уравнение и уравнение (14.19) описывают поверхности, пересекающиеся по определенной линии. Эта линия может быть описана параметрически, для чего используются выражения $x = x(\lambda)$, $y = y(\lambda)$ и $z = z(\lambda)$, где λ — параметр. Уравнение прямой линии через точку $x(\lambda)$, $y(\lambda)$ и $z(\lambda)$ с косинусами направления l, m, n имеет вид

$$\frac{x - x(\lambda)}{l} = \frac{y - y(\lambda)}{m} = \frac{z - z(\lambda)}{n}.$$

Эта линия пересекает плоскость $z = 0$ в точках $x = x(\lambda) - lz(\lambda)/n$ и $y = y(\lambda) - mz(\lambda)/n$. При изменениях λ точка (x, y) , задаваемая этими двумя выражениями, описывает контур на плоскости xy . Путем исключения λ из этих выражений можно получить уравнение $L(x, y)$ необходимого вида.

При выведении уравнения (14.28) было показано, что если форма растения описывается путем использования соответствующей математической техники, то из этого описания можно рассчитать, как растение будет взаимодействовать с наклонной иглой. Метод наклонной иглы (Warren Wilson, 1965) может быть использован для изучения индекса листовой поверхности, поглощения света и т. д. В некоторых случаях можно использовать сокращенные функции, которые описывают только часть растения (возможно, надземные его органы), а не функции, описывающие все растение.

Проекцию листовой поверхности растения $A(l, m, n)$ получают непосредственно из площади, описываемой уравнением (14.27)

$$A(l, m, n) = \sum_{i=1}^{\infty} i A_i. \quad (14.29)$$

Эта величина, по-видимому, очень сильно зависит от косинусов направлений наклонной иглы (l, m, n) .

3. ПОСЕВЫ; НЕКОТОРЫЕ СВОЙСТВА ПОСЕВА СО СЛУЧАЙНО РАСПРЕДЕЛЕННЫМИ РАСТЕНИЯМИ

Посев представляет собой сообщество растений, и часто эти растения бывают почти одинаковыми. Если растение имеет поверхность, определяемую уравнением $S(\bar{r}) = 0$, отнесенным к заданному началу координат, тогда при перенесении растения на расстояние \bar{a} от начала координат уравнение приобретает вид $S(\bar{r} - \bar{a}) = 0$. Пусть N растений имеют поверхности, определяемые уравнениями

$$S_1(\bar{r}) = 0, \quad S_2(\bar{r}) = 0, \quad \dots, \quad S_N(\bar{r}) = 0, \quad (14.30)$$

причем каждое уравнение относится к локальному началу отсчета каждого растения.

Затем растения разместим в положениях, задаваемых векторами $\bar{a}_1, \bar{a}_2, \bar{a}_3, \dots, \bar{a}_N$ и отнесенных к общей системе отсчета. В таком случае уравнения приобретают вид

$$S_1(\bar{r} - \bar{a}_1) = 0, \quad \dots, \quad S_N(\bar{r} - \bar{a}_N) = 0. \quad (14.31)$$

Уравнение, описывающее поверхность посева $S_C(\bar{r})$, может быть построено в виде произведения функций

$$S_C(\bar{r}) = S_1(\bar{r} - \bar{a}_1) S_2(\bar{r} - \bar{a}_2) \dots S_N(\bar{r} - \bar{a}_N) = 0. \quad (14.32)$$

Здесь мы принимаем во внимание смещение растений относительно друг друга при сохранении одной и той же ориентации; можно также учесть изменения в ориентации, приняв $\bar{r} \rightarrow B\bar{r} - \bar{a}_i$, где B — матрица вращения.

Путь, вдоль которого наклонная игла имеет контакты с элементами посева, может быть рассчитан так же, как и для единичного растения, и поскольку уравнение (14.32) является произведением функций, то можно показать, что результат для посева получается простым суммированием всех соответствующих решений для единичных растений.

Рассмотрим частный случай, когда имеется N идентичных растений (N — большое число), случайно (равномерно) распределенных по полю площадью A_j . Предположим также, что измерения с помощью наклонной иглы на отдельном растении в направлении (l, m, n) дают площади A_1, A_2, A_3 и A_4 , как это было показано в предыдущем разделе. Они представляют собой площади проекции на плоскость, перпендикулярную наклонной игле. По всей площади A_1 игла имеет только один контакт, по площади A_2 — два контакта и аналогично для A_3 и A_4 . Если для упрощения задачи принято считать, что $A_5 = A_6 = \dots = 0$, то решение может быть представлено в конечном виде.

Определяются следующие величины:

$$m_1 = \frac{NA_1}{A_f}, \quad m_2 = \frac{NA_2}{A_f}, \quad m_3 = \frac{NA_3}{A_f} \quad \text{и} \quad m_4 = \frac{NA_4}{A_f}. \quad (14.33)$$

Если $P_{1,i}$ — вероятность i контактов наклонной иглы с элементами площади A_1 , то

$$P_{1,i} = \frac{e^{-m_1} m_1^i}{i!}, \quad (14.34)$$

$P_{2,i}$, $P_{3,i}$ и $P_{4,i}$ — вероятности i контактов иглы с элементами площади A_2 , A_3 и A_4 соответственно — могут быть представлены аналогичными выражениями. Данный элемент A_1 расположен независимо и случайно от $(N-1)$ A_2A_3 и A_4 элементов других растений.

Принимая $N-1 \approx N$, рассчитаем произведение четырех распределений Пуассона, и полученные значения вычтем из требуемого числа контактов. Произведение распределений можно записать следующим образом:

$$\left(\sum_{i_1=0}^{\infty} P_{1,i_1} \right) \left(\sum_{i_2=0}^{\infty} P_{2,i_2} \right) \left(\sum_{i_3=0}^{\infty} P_{3,i_3} \right) \left(\sum_{i_4=0}^{\infty} P_{4,i_4} \right), \quad (14.35)$$

где i_1 , i_2 , i_3 и i_4 — индексы. Если P_i — вероятность i контактов для посева, то она выражается как сумма всех значений из произведения распределения

$$i = i_1 + 2i_2 + 3i_3 + 4i_4. \quad (14.36)$$

Можно показать, что

$$\begin{aligned} P_0 &= e^{-(m_1+m_2+m_3+m_4)}, \\ P_1 &= P_0 m_1, \\ P_2 &= P_0 \left(\frac{m_1^2}{2!} + m_2 \right), \\ P_3 &= P_0 \left(\frac{m_1^3}{3!} + m_1 m_2 + m_3 \right), \\ P_4 &= P_0 \left(\frac{m_1^4}{4!} + \frac{m_1^2 m_2}{2!} + m_1 m_3 + \frac{m_2^2}{2!} + m_4 \right), \\ P_5 &= P_0 \left(\frac{m_1^5}{5!} + \frac{m_1^3 m_2}{3!} + \frac{m_1^2 m_3}{2!} + m_1 m_4 + m_2 m_3 + \frac{m_1 m_2^2}{2!} \right) \end{aligned} \quad (14.37)$$

и т. д.

Если в уравнениях (14.37) величины m_1 , m_2 , m_3 и m_4 , находящиеся только в правой части, велики, то данные о распределении фитоэлементов в посеве в принципе могут быть получены по данным измерений с помощью наклонной иглы на отдельной растении; этот случай наблюдается при $A_f \rightarrow \infty$. С другой стороны, если

$m_1^2 > m_2, m_1^3 > m_3$, то результаты для посева меньшей степени зависят от данных для одного растения. Эти уравнения могут описывать переход от посева, который является сообществом не взаимодействующих растений (редкий посев — прим. ред), к посеву, где растения оказывают существенное влияние друг на друга.

Посев, в котором растения распределены не случайно (неравномерно), является более сложным для расчетов. Необходимо как-то выразить характер распределения растений ($\bar{a}_1, \bar{a}_2, \dots, a_n$ уравнения (14.32)) и следовало бы, вероятно, также принять случайную ориентацию растений. В принципе эта задача является вполне ясной, но практически очень сложна и не будет здесь обсуждаться. К этой задаче могут быть применены некоторые из методов, используемых в химической физике и в физике твердого тела. Например, у некоторых кристаллов свойства преимущественно определяются свойствами атомов или молекул, составляющих кристалл; у других свойства совсем иного характера обусловлены наличием сильных межмолекулярных взаимодействий. Известны также кристаллы, у которых взаимодействия вдоль линейной цепи молекул могут быть сильными или могут оказаться сильными взаимодействия атомов в данной плоскости. Очевидна аналогия с посевом и его структурой.

Определения основных символов

*указаны уравнения, в которых символы
приводятся впервые или упоминаются
в связи с этими уравнениями*

ГЛАВА 1

A	вторая производная матрица (уравнение (1.33))	
B	обратная величина матрицы A (уравнение (1.34))	
$[E]$	концентрация фермента E (уравнение (1.12))	кг моль m^{-3}
$[ES]$	концентрация фермент-субстратного комплекса ES (уравнение (1.12))	кг моль m^{-3}
E_0	общая концентрация фермента (уравнение (1.13))	кг моль m^{-3}
$f_i, i = 1, \dots, q$	функции переменных состояния (уравнение (1.20))	
K	константа Михаэлиса — Ментен (уравнение (1.18))	кг моль m^{-3}
k	константа (уравнение (1.1))	кг $^{-1}$ с $^{-1}$
k_1, k_2, k_3	константы скорости (уравнение (1.11))	
m	число экспериментальных точек (1.25 и 1.27)	
n	число параметров модели (1.26)	
q	число переменных состояния в модели (1.19)	
R	остаточная сумма квадратов, остающаяся после подгонки модели по экспериментальным данным (уравнение (1.28))	
S	количество субстрата (уравнение (1.1))	кг
$[S]$	концентрация субстрата (уравнение (1.12))	кг моль m^{-3}
S_i	начальное количество субстрата (уравнение (1.3))	кг

t	переменная времени (уравнение (1.1))	с
v	скорость реакции (уравнение (1.16))	кг моль $\text{м}^{-3}\text{с}^{-1}$
v_{\max}	максимальное значение v (уравнение (1.18))	кг моль $\text{м}^{-3}\text{с}^{-1}$
W	сухая масса растения (уравнение (1.1))	кг
W_f, W_i	конечное и начальное значения сухой массы растения W (уравнения (1.4) и (1.3))	кг
$x_i, i=1, \dots, q$	переменные состояния (1.19)	
$Y_i, i=1, \dots, m$	данные, предсказанные моделью (1.25)	
$y_i, i=1, \dots, m$	данные, полученные с помощью измерений в реальной системе (1.27)	
$\lambda_i, i=1, \dots, n$	параметры модели (1.26)	
ν	степень свободы (уравнение (1.35))	
σ^2	дисперсия ошибки (уравнение (1.31))	

ГЛАВА 2

A	площадь поперечного сечения проводящих сосудов (уравнение (2.40))	м^2
$[AT\Phi]$	концентрация гипотетического макроэргического соединения (уравнение (2.56))	кг моль м^{-3}
a	константа прямоугольной гиперболы (уравнение (2.21))	с
b	константа (уравнение (2.24))	
$\{C\}$	поверхностная концентрация молекул носителя C (уравнение (2.55))	кг моль м^{-2} мембраны
$\{CS\}$	поверхностная концентрация комплекса носитель — субстрат CS (уравнение (2.55))	кг моль м^{-2} мембраны
C_0	общая поверхностная концентрация носителя (уравнение (2.58))	кг моль м^{-2} мембраны
D	константа «диффузии» (уравнение (2.39))	$\text{м}^2\text{с}^{-1}$
F	поток вещества X , в количестве X , пересекающего в единицу времени данную поверхность (гл. 2.5 А, с. 58)	кг с^{-1}
F_x	сила источника участка растения по отношению к веществу X (уравнение (2.6))	кг с^{-1}
g	ускорение силы тяжести (уравнение (2.50))	мс^{-2}
K	константа Михаэлиса — Ментен (уравнение (2.17))	кг м^{-3}
k	константа (уравнение (2.17))	кг $\text{м}^{-3}\text{с}^{-1}$
k_1	константа (2.55)	(кг моль м^{-3}) $^{-1}\text{с}^{-1}$

k_2	константа (2.55)	c^{-1}
k_3	константа (2.56)	$(\text{кг моль м}^{-3})^{-1} c^{-1}$
L	длина участка транспортного пути (2.50) и рис. 2.12)	м
l	длина транспортного пути (уравнение (2.39))	м
M	плотность потока (гл. 2.5 А, уравнение (2.37))	$\text{кг м}^{-2} c^{-1}$
M	плотность потока (уравнение (2.64) и следующие)	$\text{кг моль м}^{-2} c^{-1}$
n	параметр кривой пороговой реакции (уравнение (2.33))	
P_x	видимая скорость образования веществ X (уравнение (2.8))	кг с^{-1}
p_1, p_2	давление (уравнение (2.42))	$\text{кг м}^{-1} c^{-2}$
q	объемная скорость потока (уравнение (2.47))	$\text{м}^3 c^{-1}$
R, R_1, R_2	сопротивления (уравнения (2.27), (2.66) и (2.67))	с
R_W	относительная скорость роста (уравне- ние (2.3))	$\text{кг кг}^{-1} \text{сутки}^{-1}$
$[S]$	концентрация субстрата S (уравнение (2.55))	кг моль м^{-3}
T	абсолютная температура (уравнение (2.42))	К
t	переменная времени (уравнение (2.2))	с
t'	переменная времени (уравнение (2.3))	сутки
U	скорость утилизации (уравнение (2.17))	$\text{кг м}^{-3} c^{-1}$
V	объем растения или части растения (уравнение (2.8))	м^3
v	скорость (уравнение (2.38))	м с^{-1}
W	общая сухая масса (уравнение (2.1))	кг
W_G, W_S	сухая масса структурного и запасного компонентов W (уравнение (2.1))	кг
X	концентрация вещества X (уравнение (2.8))	кг м^{-3}
X_1, X_2	концентрации вещества X в резервуа- рах 1 и 2 (уравнение (2.39))	кг м^{-3}
X	значение X для реакции, равной поло- вине максимальной (уравнение (2.33))	кг м^{-3}
Y	эффективность конверсии (уравнение (2.13))	$\text{кг сухого вещества}$ $(\text{кг } \{\text{CH}_2\text{O}\})^{-1}$
β	константа Больцмана (уравнение (2.42))	$\text{м}^2 c^{-2} K^{-1}$
η	коэффициент вязкости (уравнение (2.43))	$\text{кг м}^{-1} c^{-1}$
μ	удельная скорость роста (уравнение (2.4))	$\text{кг кг}^{-1} c^{-1}$

ГЛАВА 3

A_j	площадь поля (уравнение (3.8))	м^2
A_p	площадь листьев одного растения (уравнение (3.11))	м^2
B	светимость неба (уравнение (3.4))	Вт м^{-2} стерадиан $^{-1}$
b	параметр уравнения (3.21)	$\text{м}^2 \text{ м}^{-2}$
C	концентрация углекислого газа (уравнение (3.34))	$\text{кг CO}_2 \text{ м}^{-3}$
F	плотность листа или листы (уравнение (3.1))	$\text{м}^2 \text{ м}^{-3}$
f_c	общая эффективность поглощения света посевом по отношению к падающему потоку света (уравнение (3.9))	
f_q	эффективность поглощения света растением относительно незатененной его части (уравнение (3.15))	
I	плотность светового потока на некоторой поверхности (уравнение (3.18))	Вт м^{-2}
I_t	плотность светового потока, падающего на листовую поверхность (уравнение (3.20))	Вт м^{-2}
I_0	плотность падающего светового потока, проходящего через горизонтальную поверхность над посевом (уравнение (3.16))	Вт м^{-2}
I_1, I_2	первое и второе приближения к плотности светового потока, падающего на поверхность единичного растения (уравнения (3.6) и (3.7))	Вт м^{-2}
I^+, I^-	плотности нисходящего и восходящего потоков света, проходящего через горизонтальную поверхность на выбранном уровне посева (уравнения (3.16) и (3.17))	Вт м^{-2}
I^*, I_0^*	интенсивности света (уравнения (3.1) и (3.2))	Вт м^{-2} стерадиан $^{-1}$
J_c	световой поток, поглощенный посевом (уравнение (3.9))	Вт
J_p	световой поток, поглощенный незатененным растением (уравнение (3.10))	Вт
J_q	световой поток, поглощенный частями свободно размещенных растений (уравнение (3.15))	Вт
k	коэффициент экстинкции (уравнения (3.11) и (3.16))	$\text{м}^2 \text{ м}^{-2}$
L	индекс листовой поверхности (уравнения (3.11), (3.16) и (3.16))	

m	коэффициент пропускания листа (уравнение (3.23))	
n	отражательная способность листа (уравнение (3.23))	
n_c	число растений на единицу площади поля (уравнение (3.10))	
P	интенсивность видимого фотосинтеза (уравнение (3.30))	кг CO_2 $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$
r	параметр, входящий в величину восходящего светового потока (уравнения (3.17) и (3.26))	
r, r'	векторы положения (уравнение (3.1), рис. 14.1)	м
S	обозначает некоторую функцию положения, входящую в уравнение поверхности растения (уравнение (3.5))	
s	длина пути в листовом покрове (рис. 3.2)	м
v	коэффициент вариации (уравнение (3.19)), используемый в качестве меры варибельности света в данной горизонтальной плоскости	
v_m	параметр уравнения (3.21)	
α	параметр кривой фотосинтетической реакции (уравнение (3.34))	кг CO_2 Дж $^{-1}$
Θ	угол (уравнение (3.4), рис. 3.2, уравнение (3.18) и рис. 3.4)	радиан
λ	параметр, характеризующий неравномерность листового покрова (уравнение (3.20))	
τ	параметр кривой фотосинтетической реакции (уравнение (3.34))	м с^{-1}

ГЛАВА 4

C	концентрация CO_2 (уравнение (4.1))	кг м^{-3}
C_c	углекислотный компенсационный пункт (рис. 4.4, уравнения (4.32))	кг м^{-3}
C_i	концентрация CO_2 в центрах карбоксилирования (уравнение (4.21))	кг м^{-3}
h	максимальное значение координаты z (уравнение (4.9) и следующие)	
I	плотность светового потока (табл. 4.4, уравнение (4.2))	Дж $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$
I_c	световой компенсационный пункт (рис. 4.4, уравнения (4.32))	Дж $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$
I_i	плотность падающего на листья светового потока (уравнение (4.31))	Дж $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$

I_0	плотность светового потока при $z = 0$ (уравнение (4.8)) или $L = 0$ (уравнение (4.33))	Дж м ⁻² с ⁻¹
k	коэффициент экстинкции (уравнения (4.8) и (4.33))	з ⁻¹ или L ⁻¹
L	индекс листовой поверхности (уравнение (4.33))	
m	коэффициент пропускания листа (уравнение (4.33))	
P	интенсивность фотосинтеза (табл. 4.1, уравнение (4.2))	кг м ⁻² с ⁻¹
P_c	интенсивность фотосинтеза растительного покрова (уравнение (4.34))	
P_g	интенсивность истинного фотосинтеза (уравнение (4.21))	кг м ⁻² с ⁻¹
P_{\max}	максимальная интенсивность фотосинтеза (табл. 4.1, уравнение (4.1))	кг м ⁻² с ⁻¹
P_n	интенсивность нетто ассимиляции (уравнение (4.22))	кг м ⁻² с ⁻¹
P_0	константа (максимальная интенсивность фотосинтеза) (уравнение (4.4))	кг м ⁻² с ⁻¹
P'	интегрированная интенсивность фотосинтеза (уравне- ние (4.9))	кг м ⁻² с ⁻¹
R	интенсивность дыхания (уравнение (4.22))	кг м ⁻² с ⁻¹
R_d	интенсивность темнового дыхания (уравнение (4.25))	кг м ⁻² с ⁻¹
R_l	интенсивность фотодыхания (уравнение (4.25))	кг м ⁻² с ⁻¹
r	константа, относящаяся к плотности светового потока, направленного сверху вниз (уравнения (4.33) и (3.17))	
r_d	сопротивление диффузии CO ₂ (уравнение (4.23))	м ⁻¹ с
r_w	сопротивление карбоксилированию (уравнение (4.21))	м ⁻¹ с
z	координата (уравнение (4.8))	
α	фотохимическая эффективность (табл. 4.1, уравнение (4.2))	кг Дж ⁻¹
β	константа фотодыхания (уравнение (4.27))	кг м ⁻² с ⁻¹
γ	константа (уравнения (4.7) и (4.54))	кг м ⁻² с ⁻¹
ζ	константа (уравнения (4.7) и (4.54))	Дж ⁻¹ м ³
η	константа (уравнение (4.4))	м с ⁻¹
Θ	константа (уравнение 5, табл. 4.1, уравнение (4.6))	
τ	проводимость CO ₂ (уравнение (4.1))	м с ⁻¹

ГЛАВА 5

A ,	количество фотосинтеза (уравнения (5.18), (5.21) и	кг CO ₂ м ⁻²
A_1, A_2	(5.23))	
C	концентрация CO ₂ (уравнение (5.1))	кг CO ₂ м ⁻³
$I, I_1,$	плотности светового потока (уравнения (5.1), (5.4)	Дж м ⁻² с ⁻¹
I_2	и (5.5))	
\bar{I}	средняя плотность светового потока (уравнение (5.13))	Дж м ⁻² с ⁻¹
P	мгновенная интенсивность фотосинтеза (уравнение (5.2))	кг CO ₂ м ⁻² с ⁻¹
P_s	интенсивность стационарного фотосинтеза (уравне- ние (5.1))	кг CO ₂ м ⁻² с ⁻¹
P_1, P_2	интенсивности фотосинтеза (уравнения (5.4) и	кг CO ₂ м ⁻² с ⁻¹
	(5.5))	
P	средняя интенсивность фотосинтеза (уравнение (5.11))	кг CO ₂ м ⁻² с ⁻¹

t	переменная времени (уравнение (5.2))	с
t_1, t_2, T	периоды времени (уравнения (5.8) и (5.15))	с
α	фотосинтетическая эффективность (уравнение (5.1))	кг CO_2 Дж $^{-1}$
β	проводимость листа (уравнение (5.1))	м с $^{-1}$
γ	константа, входящая во временную зависимость фотосинтеза (уравнение (5.3))	кг CO_2 м $^{-2}$
τ	временная константа, описывающая скорость реакции листа (уравнения (5.2) и (5.3))	с

ГЛАВА 6

c	концентрация субстрата s (уравнение (6.32))	кг моль м $^{-3}$
E_s, E_W	содержание энергии субстрата и растительного вещества (уравнение (6.35))	Дж (кг CO_2 экв.) $^{-1}$
F_A, F_B	доли, характеризующие распределение имеющегося материала (уравнение (6.48))	
f_A, f_B	доли, характеризующие распределение вновь возникающего материала (уравнение (6.50))	
m	коэффициент поддержания (уравнения (6.7) и (6.57))	сутки $^{-1}$
m_A, m_B	коэффициенты поддержания частей A и B (уравнения (6.54))	сутки $^{-1}$
m_E	коэффициент энергии поддержания (уравнение (6.40))	Дж (кг CO_2 экв.) $^{-1}$ сутки $^{-1}$
R	интенсивность дыхания (уравнение (6.11))	кг CO_2 сутки $^{-1}$
r	удельная интенсивность дыхания (уравнение (6.21))	сутки $^{-1}$
s, s_g, s_m, s_r	компоненты субстрата (уравнение (6.1) и (6.2))	кг CO_2 эквиваленты
$s_{m,A}, s_{m,B}, s_{r,A}, r, B$	компоненты субстрата (уравнение (6.49))	кг CO_2 эквиваленты
t	время	сутки
W	масса растения	кг CO_2 эквиваленты
W_A, W_B	масса в частях A и B растения	кг CO_2 эквиваленты
Y	выход или эффективность общего превращения (уравнения (6.4) и (6.55))	
Y_A, Y_B	эффективности превращения конструктивного роста для частей A и B растения (уравнение (6.51))	
Y_G	эффективность превращения конструктивного роста (уравнение (6.3))	
Y_W	эффективность превращения сложного конструктивного роста (уравнение (6.53))	
Y'	эффективность превращения общей энергии (уравнение (6.38))	

Y'_G	эффективность превращения энергии конструктивного роста (уравнение (6.37))	
μ	удельная скорость роста (уравнение (6.9))	сутки ⁻¹
μ_A , μ_B	удельные скорости роста для частей A и B растения (уравнения (6.59))	сутки ⁻¹

ГЛАВА 7

A	листовая поверхность (уравнение (7.2))	м ²
b	параметр, входящий в выражение зависимости структурного роста от отношения структура: запас (уравнения (7.4) и (7.A8))	
E_A	интенсивность нетто ассимиляции (уравнение (7.7))	
F_G	параметр, выражающий структурную относительную площадь листьев (уравнение (7.2))	м ² г ⁻¹
R	параметр, выражающий максимальную относительную скорость роста (уравнение (7.4))	г г ⁻¹ сутки ⁻¹
R_G	относительная скорость роста структуры (уравнение (7.3))	г г ⁻¹ сутки ⁻¹
F_A	относительная площадь листьев растения (уравнение (7.9))	м ² г ⁻¹
R_W	относительная скорость роста структуры и запаса (уравнение (7.8))	г г ⁻¹ сутки ⁻¹
t	время	сутки
W	сухая масса растения (общая) (уравнение (7.1))	г
W_G	структурная сухая масса растения (уравнение (7.1))	г
W_S	сухая масса запасного вещества растения (уравнение (7.1))	г

ГЛАВА 8

A	листовая поверхность (уравнения (8.30) и (8.35))	м ²
b	параметр кривой роста структурного вещества (уравнения (8.48) и (7.4))	
E_A	интенсивность нетто ассимиляции (уравнение (8.30))	г м ⁻² сутки ⁻¹
F_A	относительная площадь листьев растения (уравнение (8.31))	м ² г ⁻¹
F_G	структурная относительная площадь листьев (уравнения (8.50) и (7.2))	м ² г ⁻¹
$f_l, f_r,$ f_s	доля структурного вещества растения в листе, корне, стебле (уравнение (8.23))	
h	толщина листа (уравнение (8.35))	

$K, K_l, K_s,$ K_r	константы Михаэлиса — Ментен для растения, листа, стебля, корня (уравнения (8.1) и (8.27))	кг моль углерода m^{-3}
k, k_l, k_s, k_r	временные константы для растения, листа, стебля, корня (уравнения (8.1) и (8.27))	кг моль углерода $m^{-3} c^{-1}$
P_g	интенсивность истинного фотосинтеза всего растения (уравнения (8.6) и (8.42))	кг моль углерода $m^{-3} c^{-1}$
P_n	интенсивность видимого фотосинтеза всего растения (уравнение (8.41))	кг моль углерода c^{-1}
P_g	интенсивность истинного фотосинтеза на единицу сухой массы структурного вещества листа (уравнение (8.18))	кг моль углерода (кг моль углерода в листе) $^{-1} c^{-1}$
R	параметр, выражающий максимальную относительную скорость роста (уравнения (8.48) и (7.4))	г $г^{-1}$ сутки $^{-1}$
R_W	относительная скорость роста (уравнение (8.29))	г $г^{-1}$ сутки $^{-1}$
r	отношение структура : запас всего растения (уравнение (8.39))	
r_{ls}, r_{sr}	сопротивления транспорту субстрата между листом и стеблем, стеблем и корнем (уравнение (8.3)) Единицы зависят от выбора β	$m^{-3} \beta c$
S_l, S_s, S_r	концентрации субстратов в листе, стебле, корне (уравнение (8.1))	кг моль углерода m^{-3}
\bar{S}	средняя концентрация субстрата в растении (уравнение (8.15))	кг моль углерода m^{-3}
t	переменная времени (уравнение (8.6))	c
t'	переменная времени (уравнение (8.29))	сутки
V, V_l, V_s, V_r	объемы растения, листа, стебля, корня (уравнения (8.1) и (8.9))	m^3
W_G, W_l, W_s W_r	структурная сухая масса растения, листа, стебля, корня (уравнения (8.9) и (8.14))	кг моль углерода
W	общая сухая структурная масса растения (структура и запас, уравнение (8.17))	кг моль углерода
W_S	сухая масса запаса растения (уравнение (8.46))	кг моль углерода
W'	общая сухая масса растения (структура и запас, уравнение (8.29))	г
Y_G	эффективность конверсии субстрата в сухую массу растения; субстрат	

и сухую массу измеряют в одних и тех же единицах (уравнение (8.2), гл. 6.1, с. 127)

β	масштабный коэффициент сопротивления (уравнение (8.3))	
Θ	коэффициент эффективности, обозначающий часть ассимилированных углеродных атомов, остающихся в растении (уравнение (8.43))	
μ	удельная скорость роста (уравнение (8.20))	с
ρ	плотность структурного сухого вещества растения (уравнение (8.9) и (8.51))	кг моль углерода (м ³ сырой ткани) ⁻¹

ГЛАВА 9

A	листовая поверхность (уравнение (9.27))	м ²
b	параметр кривой реакции роста структуры (уравнения (9.38) и (7.4))	
C	концентрация углерода (уравнение (9.2))	кг моль углерода м ⁻³
C_r, C_s	концентрации углерода в корне и побеге (рис. 9.1 и уравнения (9.4) и (9.6))	кг моль углерода м ⁻³
\bar{C}	средняя концентрация углерода в растении (уравнение (9.18))	кг моль углерода м ⁻³
E_A	интенсивность нетто ассимиляции (уравнения (8.30) и (9.30))	г м ⁻² сутки ⁻¹
$F(C, N)$	функция, описывающая активность стока или удельную активность стока (уравнение (9.3))	кг моль углерода м ⁻³ с ⁻¹
F_A	относительная площадь листьев растения (уравнения (8.31) и (9.31))	м ² г ⁻¹
F_G	структурная относительная площадь листьев (уравнения (9.39) и (7.2))	м ² г ⁻¹
f	доля материала побега, сосредоточенная в листовой ткани (уравнение (9.27))	
f_r, f_s	доли структурной сухой массы растения в корне и стебле (уравнения (9.43))	
h	толщина листа (уравнение (9.27))	м
k	константа скорости (уравнение (9.2))	(кг моль азота м ⁻³) ⁻¹ с ⁻¹
k_C, k_N	удельные истинные скорости поглощения углерода и азота (уравнения (9.10) и (9.11))	кг моль углерода или азота (кг структурного сухого вещества) ⁻¹ с ⁻¹
M_C, M_N	молекулярные массы, связанные с углеродным и азотным субстратами (по уравнениям (9.1) и (9.45))	
N	концентрация азота (уравнение (9.2))	кг моль азота м ⁻³

N_r, N_s	концентрация азота в корне и стебле (рис. 9.1 и уравнения (9.4) и (9.6))	кг моль азота m^{-3}
\bar{N}	средняя концентрация азота в растении уравнение (9.18))	кг моль азота m^{-3}
P_g	интенсивность истинного фотосинтеза на единицу листовой поверхности (уравнение (9.28))	г $CO_2 m^{-2} c^{-1}$
R	параметр, выражающий максимальную относительную скорость роста (уравнения (9.38) и (7.4))	г g^{-1} сутки $^{-1}$
R_W	относительная скорость роста (уравнения (9.26) и (8.29))	г g^{-1} сутки $^{-1}$
r	отношение структура : запас (уравнение (9.32))	
r_C, r_N	сопротивления транспорту углерода и азота между побегом и корнем (уравнения (9.8) и (9.9). Единицы зависят от выбора β)	$m^{-3} \beta c$
t	переменная времени (уравнения (9.12))	c
t'	переменная времени (уравнение (9.25))	сутки
U_N	удельная скорость корневого поглощения (уравнение (9.29))	гN $g^{-1} c^{-1}$
V_r, V_s	объемы корня и стебля (уравнение (9.1) и рис. 9.1)	m^3
W_G, W_S	сухая масса структурной и запасной частей растения (уравнения (9.17))	кг
W_r, W_s	сухая масса структурной части корня и побега (уравнения (9.1) и рис. 9.1)	кг
W'	общая сухая масса растения (структура и запас, уравнение (9.24))	г
Y_G	эффективность конверсии углерода из запаса в сухую массу (уравнение (9.5), гл. 6.1, с. 128)	
β	масштабный коэффициент сопротивления (уравнения (9.8) и (8.3))	
γ	множитель для преобразования структурной сухой массы в кг моль углерода в кг структурного материала растения (уравнения (9.5) и (9.45))	кг (кг моль углерода) $^{-1}$
λ	атомное отношение азота и углерода в структурном веществе (уравнение (9.6))	атомов N (атом C) $^{-1}$
μ	удельная скорость роста (уравнение (9.23))	c^{-1}
ρ	плотность структурного вещества растения (уравнение (9.1))	кг (m^3 сырой ткани) $^{-1}$
σ_C, σ_N	параметры функции F (уравнение (9.2))	(кг моль m^{-3}) $^{-1}$
σ_{CN}	параметр функции F (уравнение (9.2))	(кг моль m^{-3}) $^{-2}$

ГЛАВА 10

f	безразмерная величина (уравнение (10.8))	
K	константа Михаэлиса — Ментен (уравнение (10.23))	кг моль m^{-3}
N_m	число клеток в меристеме (уравнение (10.3))	
N_p	число вегетативных клеток (уравнение (10.7))	
N_0	начальное число меристематических клеток (уравнение (10.2))	
$n(t, \tau)$	обозначает возрастное распределение делящихся меристематических клеток (уравнение (10.2))	сутки $^{-1}$
q	переменная (уравнение (10.35))	
R_W	удельная или относительная скорость роста всего растения (уравнение (10.47))	сутки $^{-1}$
S	параметр, описывающий скорость старения (уравнение (10.17))	сутки $^{-1}$
s	концентрация субстрата (уравнение (10.23))	кг моль m^{-3}
t	переменная времени (уравнение (10.2))	сутки
t_d	длительность клеточного деления (уравнение (10.1))	сутки
t_f	момент времени, при котором образование вегетативных клеток прекращается под влиянием цветения (по уравнению (10.25))	дни
t_i	момент появления точки перегиба на кривой Гомперца (уравнение (10.21))	дни
t'	модельная переменная времени (уравнение (10.22))	сутки
W	общая сухая масса (уравнение (10.44))	кг
W_m	сухая масса меристемы (уравнение (10.11))	кг
W_p	сухая вегетативная масса (уравнение (10.29))	кг
w	сухая масса единичной вегетативной клетки (уравнение (10.17))	кг
w_b	сухая масса меристематической клетки сразу после деления (уравнение (10.12))	кг
w_m	сухая масса меристематической клетки (уравнение (10.10))	кг
w_p	начальная сухая масса вегетативной клетки (уравнение (10.18) в гл. 10.3 w_p принято равным w_b)	кг
\bar{w}_m	средняя сухая масса меристематической клетки (уравнение (10.15))	кг
z_1	величина, включенная в уравнение (10.32)	кг сутки $^{-1}$
z_2	величина, содержащаяся в уравнении (10.33)	
γ	неполная гамма-функция (уравнение (10.37))	
Θ	доля только что возникших при делении клеток в меристеме остающихся меристематическими (уравнение (10.4))	
λ	параметр, зависящий только от Θ (уравнение (10.4))	

μ	удельная скорость роста (уравнения (10.12) и (10.17))	сутки ⁻¹
μ_m	максимальное значение μ (уравнение (10.23))	сутки ⁻¹
v	скорость клеточного деления (уравнение (10.1))	сутки ⁻¹
τ	возраст меристематической клетки (уравнение (10.2))	сутки

ГЛАВА 11

A	листовая поверхность всего растения (уравнение (11.20))	м ²
a	площадь поперечного сечения проводящей клетки (уравнение (11.29))	м ²
B	поток субстрата (уравнение (11.26))	кг {CH ₂ O} сутки ⁻¹
b	проводящая часть клеток побега (уравнение (11.29))	
C	концентрация углекислоты (уравнение (11.18))	кг {CH ₂ O} м ⁻³
D	константа «диффузии» (уравнение (11.29))	м ² сутки ⁻¹
E_A	интенсивность нетто ассимиляции (уравнение (11.44))	г {CH ₂ O} м ⁻² сутки ⁻¹
F_A	относительная площадь листьев растения (уравнение (11.44))	м ² (г {CH ₂ O}) ⁻¹
F_g	интенсивность истинного фотосинтеза всего растения (уравнение (11.18))	кг {CH ₂ O} с ⁻¹
f	константа (уравнения (11.7) и (10.8))	
f_g	удельная интенсивность истинного фотосинтеза (уравнение (11.18))	кг {CH ₂ O} (кг {CH ₂ O}) ⁻¹ с ⁻¹
g	продолжительность светового дня в течение суток (уравнение (11.19))	с сутки ⁻¹
h	длина проводящей клетки (уравнение (11.29))	м
I	плотность падающего на лист светового потока (уравнение (11.18))	Дж м ⁻² с ⁻¹
I_i	плотность светового потока, падающего на листья в i -м компартменте (уравнение (11.23))	Дж м ⁻² с ⁻¹
I_0	плотность светового потока над посевом (уравнение (11.23))	Дж м ⁻² с ⁻¹

\bar{I}	средняя плотность светового потока, падающего на листья в течение дневного периода (по уравнению (11.18))	Дж м ⁻² с ⁻¹
K_m, K_r, K_s	константы Михаэлиса — Ментен (уравнения (11.10), (11.17) и (11.13))	кг {CH ₂ O} м ⁻³
k	коэффициент экстинкции (уравнение (11.23))	
L_i	индекс листовой поверхности над i -м компартментом (уравнение (11.22))	
l	удельная поверхностная плотность листа (уравнение (11.20))	м ² (кг {CH ₂ O}) ⁻¹
m	удельная интенсивность поддержания (уравнение (11.31))	сутки ⁻¹
N_m	количество клеток в меристеме (уравнение (11.1))	
N_s	общее число клеток в стебле (уравнение (11.11))	
n_i	число клеток в i -м компартменте (уравнение (11.3) и рис. 11.1)	
n_0	число проводящих клеток в поперечном сечении стебля (уравнение (11.29))	
P_g	интенсивность истинного фотосинтеза (уравнение (11.21))	кг {CH ₂ O} м ⁻² с ⁻¹
p	целое число, равное числу вегетативных компартментов (уравнение (11.5))	
q	густота стояния растений (уравнение (11.22))	растений (м ² почвы) ⁻¹
R	интенсивность дыхания всего растения (уравнение (11.41))	кг {CH ₂ O} сутки ⁻¹
R_w	относительная скорость роста (уравнение (11.44))	сутки ⁻¹
r	параметр сопротивления (уравнение (11.29))	м ⁻³ сутки
r_i	сопротивление между i -м и ($i - 1$)-м компартментами (уравнение (11.26))	м ⁻³ сутки
S	коэффициент старения (уравнение (11.12))	сутки ⁻¹
S_p	коэффициент старения для фотосинтеза (уравнение (11.24))	сутки ⁻¹
s_i	плотность субстрата в i -м компартменте (рис. 11.1)	кг {CH ₂ O} м ⁻³

ρ	средняя плотность субстрата в растении (уравнение (11.40))	кг (CH ₂ O) м ⁻³
t	переменная времени	сутки
u	доля листьев в ткани побега (уравнение (11.18))	
W	общая сухая масса растения (уравнение (11.43))	кг (CH ₂ O)
W_G	сухая структурная масса (уравнение (11.37))	кг (CH ₂ O)
W_S	сухая масса запаса (уравнение (11.39))	кг (CH ₂ O)
W_m	структурная сухая масса меристемы (уравнение (11.1))	кг (CH ₂ O)
W_r	структурная сухая масса корней (уравнение (11.17))	кг (CH ₂ O)
W_s	структурная сухая масса побега (уравнение (11.15))	кг (CH ₂ O)
w_b	сухая масса недавно разделившихся клеток (уравнение (11.2))	кг (CH ₂ O)
w_i	структурная сухая масса клеток в i -м компартменте (рис. 11.1)	кг (CH ₂ O)
\bar{w}_m	средняя структурная сухая масса меристематической клетки (уравнение (11.1))	кг (CH ₂ O)
Y_G	эффективность конверсии (уравнение (11.31))	
α	фотосинтетическая эффективность (уравнение (11.25))	кг (CH ₂ O) Дж ⁻¹
β	фотосинтетическая проводимость (уравнение (11.25))	м с ⁻¹
μ	удельная скорость роста (уравнение (11.12))	сутки ⁻¹
μ_r, μ_s	параметры максимальной удельной скорости роста для корней (уравнение (11.17)) и побега (уравнение (11.13))	сутки ⁻¹
v	скорость деления клетки (уравнение (11.7))	сутки ⁻¹
v_m	максимальное значение v (уравнение (11.10))	сутки ⁻¹
ρ	плотность структурной ткани (уравнение (11.33))	кг (CH ₂ O) м ⁻³
τ	возраст клетки (уравнение (11.4))	сутки
τ_i	возраст клеток в i -м компартменте (уравнение (11.6))	сутки

ГЛАВА 12

E_f, E_v	концентрация ферментов цветения и вегетативного развития (уравнения (11.1) и (12.2))	концентрация
e	константа (уравнение (12.12))	
e_f, e_v	концентрации ферментов цветения и вегетативного развития (уравнение (12.11))	
K	константа (уравнение (12.9))	
K_f, K_v	коэффициенты пропорциональности (уравнения (12.1) и (12.2))	
k	константа (уравнение (12.9))	концентрация время ⁻¹
k_f, k_v	константы скорости (уравнения (12.5) и (12.3))	концентрация время ⁻¹
M_f, M_v	концентрация морфогенов цветения и вегетативного развития (уравнения (12.1) и (12.2))	концентрация
m	константа (уравнение (12.9))	концентрация
m_f, m_v	константы (уравнения (12.3) и (12.5))	концентрация
n	положительное целое число (уравнение (12.3), рис. 2.7)	
t'	переменная времени (уравнение (12.11))	
t	переменная времени (уравнение (12.7))	время
ζ	постоянная распада (уравнение (12.9))	время
ζ_f, ζ_v	постоянная распада (уравнение (12.6)) энзимов цветения и вегетативного развития	время

ГЛАВА 13

D	константа диффузии морфогена (уравнение (13.2))	длина ² время ⁻¹
f_i	константы уравнения (13.12)	
k	константа деградациии морфогена (уравнение (13.2))	время ⁻¹
M	морфогенное поле, концентрация морфогена (уравнение (13.2))	количество морфогена на единицу длины
M_i	морфогенное поле, относящееся к i -му примордию (уравнение (13.13))	количество морфогена на единицу длины
p	пластохронное отношение, отношение расстояний от оси последовательных примордиев	
r	радиус зоны инициации примордиев (уравнения (13.1) и (13.6))	длина
S_i	сила источника i -го примордия (гл. 13. 1Б, с. 239, уравнение (13.11))	количество морфогена в единицу времени

s_i	связано с S_i в уравнении (13.11)	количество морфогена на единицу длины
t	переменная времени (уравнение (13.2))	время
x	координата положения (рис. 13.1, уравнение (13.1))	длина
x_i	положение i -го примордия (перед уравнением (13.11))	длина
x_m	максимальное значение x (уравнение (13.6))	длина
x'	положение минимума в поле морфогена (уравнение (13.22))	длина
α	константа (уравнения (13.4) и (13.25))	длина ⁻¹
β	угол дивергенции, угол в горизонтальной плоскости между последовательно расположенными примордиями	рад
Θ	угловая координата (уравнение (13.1), рис. 13.1)	рад
λ	отношение силы источника для последовательных примордиев (уравнения (13.17) и (13.23))	
μ	удельная скорость распада источника морфогена (уравнение (13.24))	время ⁻¹

ГЛАВА 14

A	площадь поверхности растения (уравнение (14.17))	м ²
A_i	площадь на плоскости, перпендикулярной к наклонной игле, где число контактов иглы с растением равно i (уравнения (14.25) и (14.27))	м ²
$A(l, m, n)$	площадь проекции листы на плоскость, перпендикулярно к наклонной игле с косинусами направлений (l, m, n) (уравнение (14.29))	м ²
A_j	площадь поля, занятого посевом (по уравнению (14.32))	м ²
a, b, c	декартовы координаты точки (уравнение (14.18))	м
i	число контактов наклонной иглы с растением или посевом (уравнение (14.21))	
l, m, n	косинусы направления наклонной иглы (уравнение (14.18))	
N	число растений в поле (уравнение (14.30))	
$P_i(l, m, n)$	вероятность i контактов наклонной иглы в направлении (l, m, n) (уравнение (14.28))	
q	плотность растительного вещества на поверхности растения (уравнение (14.16))	кг м ⁻³
r	вектор, определяющий положение точки в пространстве (уравнение (14.1))	м
$S(r), S_i(r)$	функции, описывающие уравнения поверхности	

$S_c(r)$	растения или посева (уравнения (14.16), (14.30) и (14.32))	
$\frac{s}{\bar{V}}$	критерий сходства растений (уравнение (14.13))	
V_i	средний объем растения (уравнение (14.10))	м ³
v	объем i -го растения (уравнение (14.6))	м ³
	объем в пространстве; dv -элемент v (уравнение (14.2))	м ³
W_i	сырая масса i -го растения (уравнение (14.4))	кг
x, y, z	декартовы координаты точки, определяемой вектором r (по уравнению (14.1))	м
$\sigma(r), \sigma_i(r), \sigma_p(r), \bar{\sigma}(r)$	формы функций для различных растений (уравнения (14.5), (14.11) и (14.14))	м
$\bar{\rho}(r), \rho_i(r), \rho_p(r)$	функции плотности растений (уравнения (14.1), (14.14) и (14.16))	
V_{ij}	объем, общий для i -го и j -го растений (уравнение (14.8))	м ³

Словарь

Аналитическая функция

Функция является аналитической, если ее можно записать в символах одного уравнения как формулу, связывающую переменные величины. Например, выражения $y = e^x$, $y = mx + c$ и $x^3 + 2y^3 - 3xy^2 - 4 = 0$ являются аналитическими функциями (сравни с численной функцией).

Гипербола

Гипербола описывает квадратную зависимость между двумя переменными y и x с асимптотами. Например, рассмотрим выражение $xy = c$, где c — константа. Если $x \rightarrow 0$, то $y \rightarrow \infty$, чтобы удовлетворялось условие $xy = c$ и аналогично при $y \rightarrow 0$, $x \rightarrow \infty$. Если уравнение, связывающее x и y , может быть записано в виде $f_1 f_2 = c$, где f_1 и f_2 — функции x и y , а c — константа, то, очевидно, при $f_1 \rightarrow 0$, $f_2 \rightarrow \infty$.

Уравнение Михаэлиса — Ментен $y = kx/(K + x)$ можно записать в виде

$$(x + K)(y - k) = -kK;$$

асимптоты получаются приравниванием каждого из сомножителей к нулю, что дает $x = -K$ и $y = k$. Поскольку эти прямые образуют между собой прямой угол, рассматриваемая кривая известна как прямоугольная гипербола.

Приведенное уравнение может быть превращено в непрямоугольную гиперболу добавлением к первому сомножителю члена by

$$(x + K + by)(y - k) = -kK,$$

и тогда прямые линии асимптот $y = k$ и $y = -(x + K)/b$ уже не пересекаются под прямым углом.

Дельта-функция

Дельта-функцию можно охарактеризовать как всплеск функции в начале координат, который имеет бесконечно большую величину, но в то же время является бесконечно узким, так что площадь, ограниченная этим всплеском, равна единице. Таким образом,

$$\int_{-\infty}^{\infty} \delta(x) dx = 1.$$

Если $f(x)$ — некоторая функция x , то дельта-функция $\delta(x)$ подбирается такой, чтобы значение функции $f(x)$ в начале координат $f(0)$ приобретало значение

$$\int_{-\infty}^{\infty} f(x) \delta(x) dx = f(0).$$

Детерминистическая модель

Математическая модель является детерминистической, если для переменных, связанных с моделью, задаются определенные значения без учета их вероятностного распределения. Например, кривая роста сухой массы $W = W_i e^{\mu t}$, где W — сухая масса в момент t , W_i — ее начальное значение и μ — константа, является детерминистической моделью роста. Больше информации можно получить с помощью модели, которая предсказывает ожидаемое значение W , \bar{W} и ее дисперсию $\sigma^2(W)$, что, например, делается по уравнениям $\bar{W} = W_i e^{\mu t}$ и $\sigma^2(W) = k\bar{W}$ (сравни — стохастическая модель).

Динамическая модель

Существенной особенностью динамической модели является зависимость ее параметров от времени. При изучении временных свойств системы время фигурирует в качестве независимой переменной. Часто модель используют для исследования в разные моменты времени или на протяжении периода, когда изучаемые свойства изменяются незначительно. В таких случаях пригодна статическая модель или же статическая часть динамической модели.

Дисперсия

См. коэффициент вариации

Дифференцирование: ∂ , d и Δ

Знак ∂ используют для обозначения дифференцирования по одной переменной при постоянном значении других переменных, что называется нахождением частной производной. Рассмотрим функцию двух переменных $f = xy$. Дифференцирование только по x дает

$$\frac{\partial f}{\partial x} = \frac{\partial}{\partial x} (xy) = y.$$

Однако не исключено, что величина y сама зависит от x , и в таком случае производная f по x уже не будет выражаться вышеприведенным уравнением. Обозначая обыкновенный дифференциал через d , имеем

$$\frac{df}{dx} = \frac{d}{dx} (xy) = y + x \frac{dy}{dx}.$$

Оба приведенных уравнения равны между собой только в том случае, когда y не зависит от x , так что $\frac{dy}{dx} = 0$.

Знак Δ используют в случае, когда имеют дело с конечными разностями, чтобы оттенить именно это обстоятельство. Во многих физиологических приложениях, хотя и принято с некоторой неточностью говорить о скоростях процессов (скорость роста, интенсивность фотосинтеза, интенсивность дыхания и т. д.), в действительности используют конечные временные интервалы, и иногда важно это не забывать.

Имитирование *

Этот термин часто используется неверно. Например, иногда говорят об имитационной модели, в действительности подразумевая под этим ее решение. Модель воспроизводит, имитирует или копирует свойства системы.

Интенсивность света

Плотность светового потока в определенном направлении на единицу телесного угла называется интенсивностью света; размерность этой величины Дж м⁻² радиан⁻¹ с⁻¹. Если I^* (θ , Φ) — интенсивность света в направ-

* Термин «imitation» во многих случаях рассматривается лишь как синоним термина «Modelling» — «моделирование» (прим. ред.).

лении, характеризуемом полярными координатами θ и Φ , то для определения интенсивности света в определенной точке пространства необходимо определить I^* для всех значений углов θ и Φ .

Константы

Константы — это величины в уравнении или математической модели, имеющие хорошо определенные и неизменяющиеся значения. Обычно в константах отражаются химические или физические свойства. Например, коэффициент диффузии сахарозы в воде при определенных условиях является константой, таким же образом обстоит дело с молекулярной массой глюкозы. Однако «константы» скорости в биохимическом уравнении не всегда могут быть четко определены, и математическую модель нужно решать для ряда их значений; в этом случае константы скорости рассматриваются как параметры.

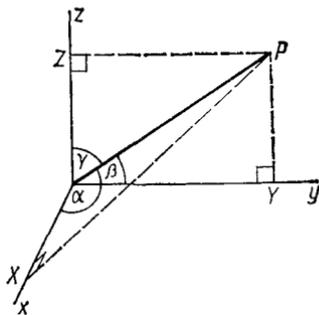


Рис. 1.

Координаты

Переменная точка в пространстве есть точка, которая может занимать любое положение в данном интервале возможных ее положений. При изменении положения точки числа, характеризующие ее положение, принимают различные значения. В трехмерном пространстве наиболее часто используют три декартовы координаты (x, y, z) с прямоугольной системой осей для определения положения точки в пространстве. В некоторых случаях может оказаться удобным использование других координатных систем, например, полярных координат (рис. 14.1), характеризующих положение точки в пространстве. Если система характеризуется значениями n переменных (например, сухой массой отдельных частей растений или концентрациями разных химических соединений), то состояние системы можно определять положением точки в n -мерном пространстве.

Косинусы направлений, отношения направления

Рассмотрим линию, которая проходит через начало координат в трехмерной системе координат с осями Ox , Oy и Oz (см. рис. 1). Пусть отрезок OP имеет длину L и перпендикуляры, опущенные из точки P на координатные оси, пересекаются с ними в точках X , Y и Z (см. диаграмму). Обозначив p , q и r через $p = OX$, $q = OY$ и $r = OZ$, получим, что (p, q, r) определяет направление линии OP (здесь важны только отношения $p : q$ или $q : r$).

Косинусы направлений (l, m, n) получают нормированием отношений направления (p, q, r) путем деления на $OP = (p^2 + q^2 + r^2)^{1/2}$, так что

$$l = p/OP, \quad m = q/OP, \quad n = r/OP, \quad l^2 + m^2 + n^2 = 1.$$

Если α , β и γ — углы между линией OP и тремя координатными осями Ox , Oy и Oz , то $\cos \alpha = l$, $\cos \beta = m$ и $\cos \gamma = n$.

Коэффициент вариации

Рассмотрим m значений вариационного ряда $x_1, x_2, x_3, \dots, x_m$. Среднее значение \bar{x} равно:

$$\bar{x} = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m x_i.$$

Вариансу (дисперсию) σ^2 получают следующим образом (σ^2 относится к совокупности, для которой получено m значений):

$$\sigma^2 = \frac{1}{m-1} \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2,$$

коэффициент вариации v составляет

$$v = \frac{\sigma}{\bar{x}}.$$

Математическая модель

Математическая модель — это уравнение или система уравнений, которые символически отражают ряд гипотез или предположений о системе и которые могут быть использованы для описания или получения предсказаний о количественных аспектах поведения системы.

Матрица

Матрица представляет собой просто ряд чисел, например матрица

$$\begin{pmatrix} 1 & 2 & 0 \\ 3 & 4 & -1 \\ 2 & 5 & 1 \end{pmatrix}$$

является квадратной матрицей 3×3 . В физиологических приложениях наиболее часто используются квадратные матрицы. Матрицы часто употребляются для сокращенного представления системы уравнений. Например, три совместных уравнения

$$a_{11}x + a_{12}y + a_{13}z = b_1,$$

$$a_{21}x + a_{22}y + a_{23}z = b_2,$$

$$a_{31}x + a_{32}y + a_{33}z = b_3$$

можно написать в виде

$$A\bar{r} = \bar{b},$$

где \bar{r} и \bar{b} — векторы с тремя компонентами, а A — матрица:

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & a_{33} \end{pmatrix}.$$

Если V — функция, например, трех переменных $V(x, y, z)$, то систему производных второго порядка можно записать в виде матрицы 3×3

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} & \frac{\partial^2 V}{\partial x \partial y} & \frac{\partial^2 V}{\partial x \partial z} \\ \frac{\partial^2 V}{\partial y \partial x} & \frac{\partial^2 V}{\partial y^2} & \frac{\partial^2 V}{\partial y \partial z} \\ \frac{\partial^2 V}{\partial z \partial x} & \frac{\partial^2 V}{\partial z \partial y} & \frac{\partial^2 V}{\partial z^2} \end{pmatrix}.$$

Механистическая модель

Механистическая модель основывается на механизмах либо на представлениях о взаимодействии частей системы подобно тому, как это происходит в машине. Сторонники механистических моделей считают, что всем природным явлениям можно дать механистическое объяснение (сравни — эмпирическая модель).

Переменные

Переменные — это величины, которые могут принимать различные численные значения. Математические модели преимущественно предназначены для того, чтобы предсказывать, как изменяются переменные величины и как изменения этих переменных связаны между собой.

Их изменения не зависят от того, что происходит в системе с другими (зависимыми) переменными. Изменения зависимых переменных, а такими могут быть сухая масса, концентрации химических веществ или количество клеток, зависят от времени и от структуры модели.

Плотность потока

Это поток через единицу площади поверхности; рассчитывается путем деления потока на площадь поверхности, стремящейся к нулю. Размерность плотности потока — количество субстанции на единицу площади за единицу времени в данной точке пространства (сравни *поток*, который относится к поверхности, ограничивающей некоторую область пространства). Плотность потока является векторной величиной с тремя компонентами в трехмерном пространстве; три компонента возникают потому, что в системе декартовых координат с осями Ox , Oy и Oz три поверхности Oyz , Ozx и Oxy образуют между собой прямые углы, и потоки через эти три поверхности не зависят друг от друга (гл. 2.5А, с. 58).

Плотность светового потока

Это плотность потока света, измеряемая обычно в $J\ m^{-2}\ s^{-1}$. Предположим, что три компонента плотности светового потока в направлении Ox , Oy и $Oz = I_x, I_y$ и I_z . Тогда плотность светового потока на поверхности с косинусами направления l , m и n составляет $lI_x + mI_y + nI_z$.

Полярность

Процесс является полярным или проявляет полярность, если существенным является направление либо два конца системы различны. Полярность системы можно увидеть, если повернуть ее относительно некоторой оси на 180° и убедиться в том, не произошли ли какие-либо изменения. Рассмотрим химическую реакцию, происходящую гомогенно в химической колбе. Поворот колбы относительно вертикальной оси оставляет систему существенно неизменившейся. Это — неполярная система. Однако в случае электрической батареи, дающей ток по проводнику, или концентрационного градиента, вызывающего диффузионный поток, поворот на 180° , совершенно изменяет ситуацию, поэтому эти процессы называют полярными.

Поток

Поток субстанции определяется его количеством, относящимся к данной поверхности; он равен количеству субстанции, пересекающей эту поверхность за единицу времени. Поток является скалярной величиной (гл. 2.5А, с. 58).

Скалярная величина

Это величина, которая в любой точке пространства определяется единственным числом. Например, концентрация химического вещества s характеризуется одним числом. Понятие вектора, используемое в этой книге, означает величину, значение которой в каждой точке пространства характеризуется тремя числами. Например, сила или электрическое поле являются векторными величинами, которые для своего определения требуют три компонента. Градиент скалярной величины является величиной векторной. Концентрация химического вещества s может изменяться с изменением положения; соответствующий градиент можно оценить по отношению к каждой

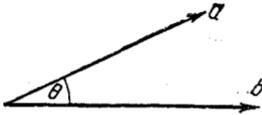


Рис. 2.

из трех осей системы декартовых координат:

$$\frac{\partial s}{\partial x}, \quad \frac{\partial s}{\partial y}, \quad \frac{\partial s}{\partial z},$$

что и дает три компонента векторной величины.

Скалярное произведение

Если нужно разложить один вектор (например, силу) вдоль другого (например, по какому-либо направлению в пространстве), это производится получением скалярного произведения. Пусть вектор \bar{a} имеет три компонента (a_1, a_2, a_3) и вектор \bar{b} — три компонента (b_1, b_2, b_3) . Скалярное произведение определяется выражением

$$(\bar{a}\bar{b}) = a_1b_1 + a_2b_2 + a_3b_3 = ab \cos \Theta,$$

где a и b — аргументы векторов \bar{a} и \bar{b} , так что $a = (a_1^2 + a_2^2 + a_3^2)^{1/2}$ и $b = (b_1^2 + b_2^2 + b_3^2)^{1/2}$, Θ — угол между обоими векторами (см. рисунок).

Стандартное отклонение

Положительное значение корня квадратного на дисперсии σ (см. коэффициент вариации).

Статическая модель

Статическая модель отличается тем, что не содержит время в качестве независимой переменной, в связи с чем она используется только для одного момента времени или для системы, свойства которой не изменяются во времени (сравни — динамическая модель).

Стационарное состояние

Стационарное решение динамической модели является решением, в котором структура системы не изменяется, хотя система и может быть растущей (увеличиваться во времени). Иными словами, экстенсивные величины, связанные с системой, изменяются с одной и той же удельной скоростью, а интенсивные величины сохраняют постоянные значения. Термин «стационарное состояние» часто применяется по отношению к величинам, которые не изменяются, поскольку сбалансированы те факторы, которые могут увеличивать или уменьшать значения указанных величин (см. уравнение 1.11, сравни — статическая модель).

Стохастическая модель

Стохастическая модель содержит случайные или вероятные события как интегральную часть модели. Поэтому с помощью стохастических моделей можно получать величины с соответствующими распределениями вероятности, что нельзя сделать, используя детерминистическую модель.

Феноменология

Феноменологическое описание процесса — это описание, которое мало удалено от уровня, на котором осуществляется процесс. Понятия, используемые при этом, дают примерно механистическое описание или эмпирическое приближение со значительным оттенком механизма (см. гл. 1,5, с. 23 и гл. 2.5, с. 58).

Численные решения

Численные решения — это решения, выраженные числами. Для примера укажем, что связь между двумя переменными x и y может быть численно описана системой пар чисел (x_1, y_1) , (x_2, y_2) и т. д., а метод интерполяции можно использовать для нахождения значений, лежащих между численными значениями. Однако к численным решениям прибегают обычно только в случаях, когда нельзя получить аналитические решения.

Эмпирическая модель

Эмпирическая модель основывается на одних лишь наблюдениях и экспериментах, но не на теории. Чисто эмпирическая модель просто переписывает данные и не приводит к какой-либо информации, не содержащейся в экспериментальных данных. Вряд ли стоит добавлять, что чисто эмпирическими являются лишь немногие модели (сравни — механистические модели).

Список литературы

ГЛАВА 1

Общие вопросы

Расчеты

Fox L., Mayers D. F. Computing methods for scientists and engineers, Oxford : Clarendon press, 1968.

Математика

Piaggio H. T. H. An elementary treatise on differential equations and their applications.— London : Bell, 1952.

Riggs D. S. The mathematical approach to physiological problems.— Cambridge (Mass.) : M. I. T. Press, 1963.

Sokolnikoff I. S., Sokolnikoff E. S. Higher mathematics for engineers and physicists. New York : McGraw-Hill, 1941.

Моделирование

Forrester J. W. Industrial Dynamics.— Cambridge (Mass.) : M. I. T. press, 1961. The use of models in agricultural and biological Research Ed. *J. G. W. Jones.* Hurley, Maidenhead, Berks.: Grassland Res. Inst.— Hurley, Maidenhead, Berks.: 1970.

de Witt C. T. Dynamic concepts in biology.— In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity / Ed. I. Setlik, Wageningen : Pudoc, 1970, p. 17—23.

Термодинамика

Glandsdorff P., Prigogine I. Thermodynamic theory of structure, stability and fluctuations.— London : Wiley, 1971.

Katchalsky A., Curran P. F. Nonequilibrium thermodynamics in biophysics.— Harvard, 1967.

Spanner D. C. Introduction to thermodynamics — London : Acad. Press, 1964.

Теоретическая биология

Morówitz H. J. Energy flow in biology.— New York : Acad. press, 1968.

Waddington C. H. (ed.). Towards a theoretical biology.— Edinburgh : Univ. press, 1968—1972.— 1, Prolegomena, 1968; 2. Sketches 1969; 3. Drafts, 1970; 4, Essays, 1972,

Другие ссылки

- Cooper G. J. The numerical solution of stiff differential equations.— Computing Techniques in Biochemistry, FEBS Letters, 1969, 2, suppl., S22—S29.
- Elsasser W. M. A model of biological indeterminacy.— J. Theor. Biol., 1972, 36, 627—633.
- Gear C. W. Numerical initial value problems in ordinary differential equations. New Jersey: Prentice-Hall, 1971.
- Goodwin B. C. Temporal organization in cells.— London: Acad. press, 1963.
- Hermann R. Vector bundles in mathematical physics. New York: Benjamin, 1971, Vol. 1—2.
- IBM System/360 continuous system modelling program user's manual. New York: IBM Techn. Publ. Dept., 1968.
- Jacquez J. A. Compartmental analysis in biology and medicine.— Amsterdam: Elsevier, 1972.
- McQuarrie D. A. Stochastic approach to chemical kinetics.— London: Methuen, 1967.
- Radford P. J. Some considerations governing the choice of a suitable simulation language.— In: The use of models in agricultural and biological research / Ed. J. G. W. Jones. Hurley, Maidenhead, Berk. Grassland Res. Inst. p. 87—102.
- Radford P. J. The simulation language as an aid to ecological modelling.— In: Mathematical models in ecology / Ed. J. N. R. Jeffers,— Oxford: Blackwell, 1972, p. 277—295.
- Royal Society. Quantities, units, and symbols: A report of the Symbols Committee of the Royal Society, 6, Carlton House Terrace.— London, 1971, SW1Y5AG.
- Simon H. A. The architecture of complexity.— Proc. Amer. Phil. Soc., 1962, 106, 467—482.
- Waddington C. H. Principles of development and differentiation.— New York: Macmillan, 1966.
- Zemansky M. W. Heat and thermodynamics.— New York: McGraw-Hill, 1957.

ГЛАЗА 2

Общие вопросы

- Anderson W. P. (ed.). Ion transport in plants.— London: Acad. press, 1973.
- Canny M. J. Phloem translocation.— Cambridge: Univ. press, 1973.
- Dixon M., Webb E. C. Enzymes.— London: Longmans, 1964.
- Epstein E. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives.— New York: Wiley, 1972.
- Nobel P. S. Introduction to biophysical plant physiology.— San Francisco: Freeman, 1974.
- Peel A. J. Transport of nutrients in plants.— London: Butterworths, 1974.

Другие ссылки

- Aikman D. P., Anderson W. P. A quantitative investigation of a peristaltic model for phloem translocation.— Ann. Bot., 1971, 35, 761—772.
- Barker J. Analytic studies in plant respiration.— Proc. Roy. Soc. B, 1936, 119, 453—473.
- Bennet-Clark T. A. Water relations of cells.— In: Plant physiology / Ed. F. C. Steward. New York: Acad. press, 1959, vol. 2, p. 105—191.
- Briggs G. E., Hope A. B., Robertson R. N. Electrolytes and plant cells.— Oxford: Blackwell, 1961.

Chandrasekhar S. Hydrodynamic and hydromagnetic stability.— Oxford : Clarendon press, 1961.

Fruton J. S., Simmonds S. General biochemistry.— New York : Wiley, 1958.

Hearon J. Z. Rate behaviour of metabolic systems.— *Physiol. Rev.*, 1952, 32, 499—523.

Mason T. G., Maskell E. J. Studies on the transport of carbohydrate in the cotton plant. 2. The factors determining the rate and the direction of movement of sugars.— *Ann. Bot.*, 1928, 42, 571—636.

Münch E. Die Stoffbewegungen in der Pflanzen.— Jena : Fischer, 1930.

Nissen P. Uptake mechanisms: inorganic and organic.— *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 1974, 25, 53—79.

Nubar Y. Blood flow, slip, and viscometry.— *Biophys. J.*, 1971, 11, 252—264.

Royal Society Quantities, units, and symbols : A report of the Symbols Committee of the Royal Society, 6, Carlton Nouse Terrace.— London, 1971.— SWIY5AG.

Spanner D. C. The translocation of sugar in sieve tubes.— *J. Exp. Bot.*, 1958, 9, 332—342.

Spanner D. C. Introduction to thermodynamics.— London : Acad. press, 1964.

Spanner D. C. The electro-osmotic theory of phloem transport in the light of recent measurements on *Heracleum* phloem.— *J. Exp. Bot.*, 1970, 21, 325—334.

Sutcliffe J. F., Collins O. D. G. A mechanism of phloem transport based on interfacial flow controlled by solute potential gradients.— *Ann. Bot.*, 1975, 39, 627—629.

Thellier M. Non-equilibrium thermodynamics and electrokinetic interpretation of biological systems.— *J. Theor. Biol.*, 1971, 31, 389—393.

Thellier M. Electrokinetic formulation of ionic absorption by plant samples.— In: *Ion transport in plants* / Ed. W. P. Anderson, 1973, p. 47—93.

Warren Wilson J. Control of crop processes.— In: *Crop processes in controlled Environments* / Ed. A. R. Rees et al. London : Acad. press, 1972, 7—30.

Yemm E. W. The respiration of plants and their organs.— In: *Plant physiology IV A* / Ed. F. C. Steward, New York : Acad. press, 1965, 231—310.

GJIABA 3

Acock B., Thornley J. H. M., Warren Wilson J. Spatial variation of light in the canopy.— In: *Prediction and measurement of photosynthetic productivity* / Ed. I. Setlik. Wageningen : Pudoc, 1970, 91—102.

Anderson M. C. Stand structure and light penetrarion. 2. A theoretical analysis.— *J. Appl. Ecol.*, 1966, 3, 41—54.

Charles-Edwards D. A., Thornley J. H. M. Light interception by an isolated plant: a simple model.— *Ann. Bot.*, 1973, 37, 919—928.

Charles-Edwards D. A., Thorpe M. R.— *Ann. Bot.*, 1976, to be published.

Chartier P. Etude du microclimat lumineux dans la vegetation.— *Ann. agron.*, 1966, 17, 571—602.

Cowan I. R. The interception and absorption of radiation in plant stands.— *J. Appl. Ecol.*, 1968, 5, 367—379.

Idso S. B., de Wit C. T. Light relations in plant canopies.— *Appl. Optics*, 1970, 9, 177—184.

Monsi M., Saeki T. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion.— *Jap. J. Bot.*, 1953, 14, 22—52.

Nilson T. A theoretical analysis of the frequency of gaps in plant stands.— *Agr. Meteorol.*, 1971, 8, 25—38.

Philip J. R. The distribution of foliage density on single plants.— *Austral. J. Bot.*, 1965, 13, 411—418.

- Saeki T.* Light relations in plant communities.— In: Environmental control of plant growth / Ed. L. T. Evans. New York : Acad. press, 1963, 79—94.
- Warren Wilson J.* Analysis of the spatial distribution of foliage by two-dimensional point quadrats.— *New Phytol.*, 1959, 58, 92—101.
- de Wit C. T.* Photosynthesis of leaf canopies.— *Agr. Res. Rept; Wageningen*, 1965, 663, 1—57.

ГЛИАБА 4

- Acock B., Thornley J. H. M., Warren Wilson J.* Photosynthesis and energy conversion.— In: Potential crop production / Ed. P. F. Wareing, J. P. Cooper. London : Heinemann, 1971, 43—75.
- Charles-Edwards D. A., Ludwig L. J.* A model for leaf photosynthesis by C_3 plant species.— *Ann. Bot.*, 1974, 38, 921—930.
- Chartier P.* Etude theorique de l'assimilation brute de la feuille.— *Ann. physiol. veg.*, 8, 167—195.
- Chartier P.* A model of CO_2 assimilation in the leaf.— In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity / Ed. I. Setlik. Wageningen : Pudoc, 1970, 307—315.
- Ludwig L. J.* The relationship between photosynthesis and respiration.— In: Crop processes in controlled environments / Ed. A. R. Rees et al. London : Acad. press, 1972, 305—326.
- Peat W. E.* Relationships between photosynthesis and light intensity in the tomato.— *Ann. Bot.*, 1970, 34, 319—328.
- Rabinowitch E. I.* Photosynthesis and related processes 2 (1), New York : Interscience, 1951, Vol. 2 (1).
- Setlik I.* (ed.). Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen : Pudoc, 1970.
- Vollenweider R. A.* Models for calculating integral photosynthesis and some implications regarding structural properties of the community metabolism of aquatic systems.— In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity / Ed. I. Setlik. Wageningen : Pudoc, 1970, 455—472.
- Warren Wilson J.* Maximum yield potential.— In: Transition from extensive to intensive agriculture with fertilizers. Bern : Intern. Potash Inst., 1971.

ГЛИАБА 5

- Acock B., Thornley J. H. M., Warren Wilson J.* Photosynthesis and energy conversion.— In: Potential crop production / Ed. P. F. Wareing, J. P. Cooper, London: Heinemann, 1971, 43—75.
- Kendall M. G., Stuart A.* The Advanced theory of statistics. 3. Design and analysis, and time-series.— London : Griffin, 1966.
- Piaggio H. T. H.* An elementary treatise on differential equations and their applications.— London : Bell, 1952.
- Thornley J. H. M.* Light fluctuations and photosynthesis.— *Ann. Bot.*, 1974, 38, 363—373.

ГЛИАБА 6

- Charles-Edwards D. A.* Efficiency and expediency in plant growth.— *Ann. Bot.*, 1975, 39, 161—162.
- Hesketh J. D., Baker D. N., Duncan W. G.* Stimulation of growth and yield in cotton: respiration and carbon balance.— In: Annual Report / Boll Weevil Res. Lab. State College, Mississippi, 1970, 37—57.
- Hughes A. P., Freeman P. R.* Growth analysis using frequent small harvests.— *J. Appl. Ecol.*, 1967, 4, 553—560.

McCree K. J. An equation for the rate of respiration of white clover grown under controlled conditions.— In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity / Ed. I. Setlik, Wageningen : Pudoc, 1970, 221—229.

Penning de Vries F. W. T. Respiration and growth.— In: Crop processes in controlled environments / Ed A. R. Rees et al. London : Acad. press, 1972, 327—346.

Pirt S. J. The maintenance energy of bacteria in growing cultures.— Proc. Roy. Soc. B, 1965, 163, 224—231.

Thornley J. H. M. Respiration, growth and maintenance in plants.— Nature (London), 1970, 227, 304—305.

Thornley J. H. M. Energy, respiration, and growth in plants.— Ann. Bot., 1971, 35, 721—728.

Thornley J. H. M., Hesketh J. D. Growth and respiration in cotton bolls.— J. Appl. Ecol., 1972, 9, 315—317.

ГИАБА 7

Arthur J. M., Guthrie J. D., Newell J. M. Some effects of artificial climates on the growth and chemical composition of plants.— Amer. J. Bot., 1930, 17, 416—482.

Evans G. C. The quantitative analysis of plant growth.— Oxford : Blackwell, 1972.

Hurd R. G., Thornley J. H. M. An analysis of the growth of young tomato plants in water culture at different light integrals and CO₂ concentrations. 1. Physiological aspects.— Ann. Bot., 1974, 38, 375—388.

Thornley J. H. M., Hurd R. G. An analysis of the growth of young tomato plants in water culture at different light integrals and CO₂ concentrations. 2. A mathematical model.— Ann. Bot., 1974, 38, 389—400.

Van Die J. The distribution of carbohydrates in root and stem tissue of the tomato plant.— Acta Bot. Neerl., 1962, 11, 418—424.

Warren Wilson J. Control of crop processes.— In: Crop processes in controlled environments / Ed. A. R. Rees et al. London : Acad. press, 1972, 7—30.

ГИАБА 8

Fick G. W., Williams W. A., Loomis R. S. Computer simulation of dry matter distribution during sugar beet growth.— Crop sci., 1973, 13, 413—417.

Hughes A. P., Cockshull K. E. Effects of carbon dioxide concentration on the growth of *Callistephus chinensis* cultivar *Johannistag*.— Ann. Bot., 1969, 33, 351—365.

Hurd R. G., Thornley J. H. M. An analysis of the growth of young tomato plants in water culture at different light integrals and CO₂ concentrations. 1. Physiological aspects.— Ann. Bot., 1974, 38, 375—388.

Patefield W. M., Austin R. B. A model for the simulation of growth of *Beta vulgaris* L.— Ann. Bot., 1971, 35, 1227—1250.

Thornley J. H. M. A model to describe the partitioning of photosynthate during vegetative plant growth.— Ann. Bot., 1972a, 36, 419—430.

Thornley J. H. M. A balanced quantitative model for root: shoot ratios in vegetative plants.— Ann. Bot., 36, 1972b, 431—441.

Thornley J. H. M., Hurd R. G. An analysis of the growth of young tomato plants in water culture at different light integrals and CO₂ concentrations. 2. A mathematical model.— Ann. Bot., 1974, 38, 389—400.

de Wit C. T., Brouwer R., Penning de Vries F. W. T. The simulation of photosynthetic systems.— In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity / Ed. I. Setlik, Wageningen : Pudoc, 1970, 47—70.

ГЛІАВА 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.— *Ann. Bot.*, 1976.

Hughes E. Fundamentals of electrical engineering.— London: Longmans, 1954.

Thornley J. H. M. A balanced quantitative model for root: shoot ratios in vegetative plants.— *Ann. Bot.*, 1972, 36, 431—441.

Warren Wilson J. Control of crop processes.— In: *Crop processes in controlled environments* / Ed. A. R. Rees et al. London: Acad. press, 1972, 7—30.

White H. L. The interaction of factors in growth of Lemna. 12. The interaction of nitrogen and light intensity in relation to root length.— *Ann. Bot.*, 1937, 1, 649—654.

ГЛІАВА 10

Abramowitz M., Stegun I. A. Handbook of mathematical functions. New York: Dover, 1965.

Bhattacharjee G. P. The incomplete gamma integral.— *J. Roy. Stat. Soc. C*, 1970, 19, 285—287.

Lyndon R. F. Leaf formation and growth at the shoot apical meristem.— *Physiol. Veg.*, 1972, 10, 209—222.

Powell E. O. Growth rate and generation time of bacteria, with special reference to continuous culture.— *J. Gen. Microbiol.*, 1956, 15, 492—511.

Richards F. J. The quantitative analysis of growth.— In: *Plant physiology VA* / Ed. F. C. Steward, New York: Acad. press, 1969, 3—76.

ГЛІАВА 11

Canny M. J. Translocation: mechanisms and kinetics.— *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1971, 22, 237—260.

Clowes F. A. L., Juniper B. E. *Plant Cells*.— Oxford: Blackwell, 1968.

Hardwick K., Wood M., Woolhouse H. W. Photosynthesis and respiration in relation to leaf age in *Perilla frutescens* (L.) Britt.— *New Phytol.*, 1968, 67, 79—86.

ГЛІАВА 12

Cockshull K. E. Photoperiodic control of flowering in the chrysanthemum.— In: *Crop processes in controlled environments* / Ed. A. R. Rees et al. London: Acad. press, 1972, 235—250.

Dixon M., Webb E. C. *Enzymes*.— London: Longmans, 1964.

Evans L. T. The nature of flower induction.— In: *The induction of flowering* / Ed. L. T. Evans, Melbourne: Macmillan, 1969, 457—480.

Mahler H. R., Cordes E. H. *Biological chemistry*. New York: Harper & Row, 1966.

Mandelstam J. Regulation of bacterial spore formation.— *Symp. Soc. Gen. Microbiol.*, 1969, 19, 377—402.

Thornley J. H. M. A model of a biochemical switch, and its application to flower initiation.— *Ann. Bot.*, 1972, 36, 861—871.

ГЛІАВА 13

Adler I. A model of contact pressure in phyllotaxis.— *J. Theor. Biol.*, 1974, 45, 1—79.

Lyndon R. F. Leaf formation and growth at the shoot apical meristem.— *Physiol. Veg.*, 1972, 10, 209—222.

Richards F. J. Phyllotaxis: its quantitative expression and relation to growth in the apex.—*Phil. Trans. Roy. Soc. B*, 1951, 235, 509—564.

Richards F. J. Spatial and temporal correlations involved in leaf pattern production at the apex.— In: *The growth of leaves* / Ed. F. L. Milthorpe. London: Butterworths, 1956, 66—76.

Richards F. J., *Schwabe W. W.* Phyllotaxis: a problem of growth and form.— In: *Plant physiology VA* / Ed. F. C. Steward. New York: Acad. press, 1969, 79—116.

Schwabe W. W. Chemical modification of phyllotaxis and its implications.— In: *Control mechanisms of growth and differentiation: Symposium 25 of the Society for Experimental Biology* / Ed. D. D. Davies, M. Balls. Cambridge, 1971, 301—322.

Thornley J. H. M. Phyllotaxis. 1. A mechanistic model.— *Ann. Bot.*, 1975a, 39, 491—507.

Thornley J. H. M. Phyllotaxis. 2. A description in terms of intersecting logarithmic spirals.— *Ann. Bot.*, 1975b, 39, 509—524.

Turing A. M. The chemical basis of morphogenesis.— *Phil. Trans. Roy. Soc. B*, 1952, 237, 37—72.

Waddington C. H. (ed.). *Towards a theoretical biology*. 4. Essays.— Edinburgh, 1972.

Wardlaw C. W. *Morphogenesis in plants*.— London: Methuen, 1968.

TJABA 14

Brillouin L. *Science and information theory*. New York: Acad. press, 1962.

Green S. L. *Algebraic solid geometry*.— Cambridge: Univ. press, 1950.

Kittel C. *Introduction to solid state physics*.— New York: Wiley, 1966.

Sokolnikoff I. S., *Sokolnikoff E. S.* *Higher mathematics for engineers and physicists*.— New York: McGraw-Hill, 1941.

Thom R. *Structuralism and biology*.— In: *Towards a theoretical biology*. 4. Essays / Ed. C. H. Waddington, Edinburgh, 1972, 68—82.

Tinkham M. *Group theory and quantum mechanics*. New York: McGraw-Hill, 1964.

Warren Wilson J. *Stand structure and light penetration*. 1. Analysis by point quadrats.— *J. Appl. Ecol.*, 1965, 2, 383—390.

Предметный указатель

- Активный транспорт 60
в схеме передвижения 78
модели 68—78
определение 58
- Аналитическая функция 285
- Апекса, размер отношение к инициации примордиев 240—242, 251—253, 256
цветению 202
- Библиография 292—298
- Бистабильная система 32—34, 226—236
- Вариабельность в биологии 35
у растений 259—262
вариабельность света в посеве 90—92
- Вариации, коэффициент 287
- Возрастное распределение клеток 195
- Временные варьирования плотности светового потока 114—125, 289
- Время, роль в динамических детерминистических моделях 26—28
- Время
серии для описания дневного света 123—124
шкалы 34—35, 42—43
- Выход сивтеза 234
- Гамма-функция
использование в уравнении роста 201—206
определение 203
- Гипербола 285
непрямоугольная 54
прямоугольная 52
- Гомпертца уравнение роста 27—28, 199—206
- Гормоны
включение в модель распределения 189—190
отношение к однострубатным реакциям 52
- Гравитация, роль в транспорте 65—66
- Данные
отношение к модели 15—18
подгонка 37—40
- Двойной механизм 74
- Двуокись углерода
влияние неоднородности на фотосинтез, 102, 103
концентрация и плотность 43—44
- Двухкомпарментальная система 20
рост, поддержание и дыхание 136—138
- Деление и рост клетки 194—200
- Дельта-функция 285
- Динамические уравнения, определение 286
- Динамические детерминистические модели 25—26, 286
- Дисперсия 286
- Дифференциация
биологическая 193—194, 199
математическая 287—288
- Диффузия, облегченная 60—61
- Дневной свет, описание 123—124
- Дыхание
в модели фотосинтеза Рабиновича 105—106
в связи с ростом и развитием 126—138
зависимость от субстрата 133—134
дыхание холостое 133—134
- Дыхание поддержания 136

- Единицы 42—44
- Запасание 50—56
- Затенение 85—87
- Зоология, сравнение с ботаникой 30
- Инициация цветения 234
- Использование субстратов 50—56
- Источники 47
- Компартменты 20
- Компетентность
 инициации примордиев 239, 253
 пространственная 238, 252—256
 цветения 234
- Компьютеры 16
 использование в моделировании
 37—42
- Константы 29, 287
- Концентрация 43—44
 определение 43—44 -
- Координаты 287
- Косинусы направления 287
- Коэффициент вариации 287
 для света в растительном покрыве 90—91
- Кривые субстратных зависимостей
 50—56
 непрямоугольная гипербола 52—54
 двух субстратов 54—55
 одного субстрата 50—57
 прямоугольная гипербола 52
 реакция сигмоидальная 55—56
 реакция пороговая 56—57
- Массовый ток 62—67
 гравитационный 65
 осмотического давления 62
 перистальтический 65
 циклозис, электроосмотический 63, 64
- Матрица 288
- Мембранный транспорт 68—78
 в связи с уравнением Михаэлиса — Ментен 20
- Механические модели 288
- Михаэлиса — Ментен уравнение 20—23, 50—52
 в реакции непрямоугольной гипербола 52—53
 в фотосинтезе 97—98, 106, 115
 два параллельных процесса 72
 два последовательных процесса 73
- Модели 11
 детерминистические 24—25, 286
 динамические 25—26, 286
 значение 12
- использование компьютеров 16, 37—42
- математические 11, 288
- механистические 14—20, 23, 288
- статические 290
- стохастические 30, 290
- типы 13—20, 24—25
- эмпирические 13—17, 23—25
- Моделирование
 языки 41
 языки высокого уровня 41
- Модель, подгонка по экспериментальным данным 15—16
- Модель целого растения, 139—153
 из моделей распределения, 166, 178
- Морфогены
 в цветении 227—228, 235—236
 в инициации примордиев 238, 256
- Наклонная игла, метод 262—265
- Неопределенность 35—36
- Носителей гипотез,
- Обоснование моделей 41
- Ограничения 31—32
- Относительная скорость роста, отношения направлений 164—170
- Память 27—28
- Параметры 285, 29
- Переключатели 33, 226—236
- Переменные 289
 интенсивные 28
 состояния 25—29
 экстенсивные 28
- Перистальтика в транспорте 65
- Пластохронное отношение 237, 254, 283
- Плотность 43—44
 определение 43—44
- Плотность потока
 определение 59, 289
- Полярность 289
- Поток
 определение 289, 59
 сила источника 47
- Поток 24—25, 64—66
- Примордиев инициация 237—256
 компетентность 239, 253
 пространственная компетентность 238, 252—256
- Прямоугольная гипербола 52
 реакция двух субстратов 54—55
- Развитие растения 226—236
 альтернативные пути 33—34
 типа 193

- Распределение**
 между корнем и побегом 171—188
 между корнем, стеблем и листьями 153—170, 172—174
- Распределение углерода и азота** 171—193
 химические, топографические, иерархические аспекты 153
 влияние хирургических воздействий на побег 185—186
 гормональных эффектов 189
 структуры и запаса 139—152
- Реакции пороговые** 56
- Редукционизм** 24
- Рост**
 деление клеток 194—200
 зависимость от субстрата 20—23, 50—56
 отношение к дыханию 126—138
- Рост меристемы** 194—198
 ростового анализа величины, определения 144—145
 из моделей распределения 164—166, 176—179
- Свет**
 временные флуктуации и фотосинтез 114—125
 гетерогенность его и фотосинтез 94, 101—102, 122
 плотность потока и интенсивность 289, 117—120
- Света поглощение** 79—95
 в изолированном растении 79—85
 в посевах 87—95
 в отношении к формам растения и посева 262—268
- Света поглощение, переход от растения к посеву** 85—87
 Подход Моисеи — Саэки 87—88, 92
 эффективность 85—87
- Семя**
 включение в модель растения 215
 количество клеток 220
 сухая масса 203, 204
- Сигмоидальная реакция** 55—57
 применение к цветению 227—228
- Сигналы** 32
- Символы, определения** 269—284
- Скаляр** 289
- Скалярное произведение** 290
- Словарь** 285—291
- Сохранение вещества** 24, 157
- Сохранение момента движения** 24
- Сохранение углового момента** 25
- Сохранение энергии** 25
- Средняя величина** 287
- Стабильность и нестабильность** 34—35
- Стандартное отклонение** 290
- Старение** 199
- Статистика, использование в моделировании** 16, 37—40
- Статическая модель** 290
- Стационарное состояние, определение** 290
- Стоки** 47
 функция силы 172—173
- Стохастические модели** 290, 29
- Структура, вид** 30
- Структура** 45—47
 запас 45—47
 в модели целого растения 139—152
- Теория информации**
 в связи со структурой растения 257
- Теория катастроф** 256
- Теплопродукция в процессе роста растения** 134—136
- Термодинамика** 36—37
- Топология** в связи со структурой растения 257—259
- Транслокация** 58—68
 диффузия, облегченная диффузия 60—61
 значение гравитации 65—66
 массовый ток, циклозис 62—67
 определение 58—60
 осмотическое давление 62
 перистальтическое движение 65
 активный транспорт, феноменология 66—67
 электроосмос 64
- Транспорт**
 использование цепи сопротивлений транспорту 209, 212—213, 219
 определения 58—60
- Удельная скорость роста** 175—177
- Уравнение логистическое** 18—20
- Уравнения неразрывности** 157, 24
- Уравнения роста, гамма-уравнение** 201—206
- Гомпертца** 27—28, 199—206
 логическое 18—20
- Урожай**
 эффективность конверсии 127—128, 128—130
 усиление фотосинтеза 117—120
- Феноменологическое описание** 23, 290
- Феноменология транслокации** 66—67
- Фибоначчи угол** 237, 249, 255
- Филлотаксис** 237—256

- спираль филлотаксиса 246—247
 неспиральное листорасположе-
 ние 253
- Форма,**
 внешняя структура посева и ра-
 стений 257—268
 образование 30—31
 структура и облик растений 30—
 31
 форма растения и метод наклон-
 ной иглы 262—265
- Фотодыхание** 107
- Фотопериод и инициация цветения**
 234—236
- Фотосинтез** 96—113
 в переменном световом потоке
 114—125
 световые кривые фотосинтеза
 97—99
 модели листа 96—103
 модель Рабиновича 105—106
 определения по данным плот-
 ности светового потока 120—
 121
 отношение к временной вариаб-
 ельности света 122—123
 пространственная варианбель-
 ность светового потока 89—95,
 101—103
 реакция на CO_2 99—101
 уравнение для посева 109—112
 уменьшение интенсивности с воз-
 растом растения 212, 218
 влияние гетерогенности светово-
 го потока и CO_2 на фотосинтези-
- ческую реакцию 89—95, 101—
 104, 120—125
- Холизм** 24
- Цветение** 226—236
 биохимическая интерпретация
 226—236
 компетентность 234
 использование неполной гамма-
 функции 201—202
 инициация 234
 инициация примордиев 254—256
 процессы, составляющие цве-
 тение 234
 фотопериод 234—236
- Циклозис** 63—64
- Частная производная** 286
- Численные решения** 291
- Электрокинезис** 75
- Электроосмос** 64
- Эмпирические уравнения,**
 модели 13—17, 23—25
 определение 291
 Энергия, отношение к дыханию
 134—136
 сохранения принцип 25, 36
- Эпигенетический ландшафт** 33
- Эффективность конверсии** 127—128
 выход конверсии 131—133
- Ювенильная фаза** 234

Оглавление

Предисловие автора к русскому изданию	5
Предисловие автора к английскому изданию	7
ГЛАВА 1. ОСНОВНЫЕ ИДЕИ И ПОДХОДЫ	11
1. Что такое математическая модель?	11
2. Значение моделей для научного исследования	12
3. Типы моделей	13
А. Механистические модели	14
Б. Эмпирические модели	15
В. Модели, предсказываемые ими результаты и эксперименталь- ные данные	15
Г. Выводы	17
4. Два простых примера	18
А. Логистическое уравнение — кривая роста целого растения	18
Б. Уравнение Михаэлиса—Ментен — модель субстрат-зависимого роста и мембранного транспорта	21
В. Обсуждение и применение	23
5. Модели и субмодели; эмпиризм и феноменология	23
6. Полезные законы сохранения	24
А. Сохранение вещества	24
Б. Сохранение энергии	25
В. Сохранение импульса и момента импульса	25
7. Общая задача	25
А. Динамические детерминистские модели	25
Б. Процессы и свойства; переменные	28
В. Параметры и константы	29
Г. Детерминистские и стохастические модели	30
Д. Структура и форма	30
Е. Ограничения	31
Ж. Сигналы и их интерпретация	32
З. Альтернативные пути развития; переключатели	33

И. Стабильность	34
К. Масштабы времени	34
Л. Биологическая изменчивость и неопределенность	35
8. Использование термодинамики и термодинамики необратимых процессов в моделировании	36
9. Роль компьютеров	37
А. Подгонка	37
Б. Расчеты	40
В. Языки специального назначения для моделирования	41
Г. Обоснование	41
10. Единицы и полезные коэффициенты перевода	42
А. Концентрации и плотности углекислоты	43

ГЛАВА 2. НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ОБЩЕГО ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ЗНАЧЕНИЯ 45

1. Структура и запас	45
2. Источники и стоки	47
3. Использование субстратов	50
А. Прямоугольная гипербола (один субстрат)	51
Б. Непрямоугольная гипербола (один субстрат)	52
В. Прямоугольная гипербола (два субстрата)	54
Г. Сигмоидальная реакция (один субстрат)	55
4. Кривые пороговой реакции	56
5. Транслокация	58
А. Определения	58
Б. Диффузия и облегченная диффузия	60
В. Массовый поток, вызванный осмотическим давлением	62
Г. Массовый поток — простой циклозис	63
Д. Массовый поток — другие механизмы	64
Е. Обсуждение — феноменология передвижения	66
6. Мембранный транспорт	68
А. АТФ-зависимый транспорт с быстродиффундирующим носителем	68
Б. АТФ-зависимый транспорт с медленнодиффундирующим носителем	70
В. Параллельные процессы Михаэлиса — Ментен	72
Г. Последовательные процессы Михаэлиса — Ментен	73
Д. Двойные и многофазные механизмы	74
Е. Электрокинетическая модель Телье	75
7. Транслокация с активным транспортом — неполярная модель	77

ГЛАВА 3. ПОГЛОЩЕНИЕ СВЕТА РАСТЕНИЯМИ И ПОСЕВАМИ 79

1. Изолированное растение	79
А. Полуэмпирический метод	80
Б. Описание строгой модели	83
2. Переход от характеристики растения к посеву; затенение внутри растения и между растениями; эффективность поглощения света органами, растениями и посевами	85

3. Посевы	87
А. Эмпирический метод	88
Б. Метод Саэки для определения плотности светового потока, падающего на поверхность листьев	92
4. Фотосинтез и пространственное варьирование света	94

ГЛАВА 4. ФОТОСИНТЕЗ 96

1. Обзор некоторых световых кривых	97
2. Реакция фотосинтеза на свет и CO_2	99
3. Влияние гетерогенности плотности светового потока и концентрации CO_2 на фотосинтетическую реакцию	101
А. Интегрирование кривой реакции Блекмана	101
Б. Интегрирование кривой реакции типа прямоугольной гиперболы	102
В. Интегрирование кривой реакции типа непрямоугольной гиперболы	103
Г. Распределение концентрации CO_2	103
Д. Обсуждение влияния распределений плотностей светового потока и концентраций CO_2 на фотосинтез	104
4. Модель Рабиновича с постоянным дыханием	105
5. Модель фотосинтеза листа, включающая фотодыхание и кислородный эффект	107
6. Фотосинтез посева	109
А. Реакция Блекмана с учетом темнового дыхания	110
Б. Простая прямоугольная гипербола с учетом темнового дыхания	110
В. Прямоугольная гипербола с компенсационными пунктами	111
Г. Уравнение реакции листа, включающее фотодыхание	111
Д. Модифицированная прямоугольная гипербола, включающая темновое дыхание	112
Е. Уравнение Рабиновича	113

ГЛАВА 5. ФОТОСИНТЕЗ ПРИ ПЕРЕМЕННОМ ОСВЕЩЕНИИ . . . 114

1. Простая модель	114
2. Реакция на ступенчатое изменение плотности светового потока	116
3. Реакция на переменную плотность светового потока	117
4. Определение фотосинтеза по данным плотности светового потока	120
5. Количественная характеристика типа дня	123
6. Обсуждение	124

ГЛАВА 6. РОСТ, ЭНЕРГИЯ И ДЫХАНИЕ 126

1. Дыхание, рост и поддержание в гомогенной системе	127
2. Некоторые приложения	131
А. Опыты МакКри с белым клевером	131
Б. Рост и дыхание коробочек хлопчатника	131

3. Субстратная зависимость компонентов дыхания. Холостое дыхание	133
4. Энергия и теплопродукция	134
5. Дыхание, рост и поддержание в двухкомпонентной системе	136

ГЛАВА 7. МОДЕЛЬ ЦЕЛОГО РАСТЕНИЯ С РАЗДЕЛЕНИЕМ СТРУКТУРЫ 139

1. Предположения	142
А. Обоснованность предположений	143
2. Математический анализ	144
3. Подгонка стационарной модели по данным анализа роста растения томата	148
4. Реакция на ступенчатое изменение внешних условий	149
5. Обсуждение	150

ГЛАВА 8. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОДУКТОВ ФОТОСИНТЕЗА В ПЕРИОД ВЕГЕТАТИВНОГО РОСТА РАСТЕНИЙ 153

1. Предположения	154
2. Математика модели	157
3. Стационарный экспоненциальный рост	162
4. Величины, получаемые при анализе роста растения	164
5. Преобразование стационарной модели в модель целого растения	166
6. Стационарные решения	167

ГЛАВА 9. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ УГЛЕРОДА И АЗОТА В ПРОЦЕССЕ ВЕГЕТАТИВНОГО РОСТА РАСТЕНИЯ 171

1. Распределение углерода и азота между побегом и корнем	172
А. Предположения	172
Б. Математика модели	175
В. Величины, получаемые при анализе роста целого растения	177
Г. Упрощение модели до модели целого растения	178
Д. Стационарный экспоненциальный рост	179
Е. Стационарные решения	180
Ж. Обсуждение результатов моделирования стационарного состояния	183
2. Критические параметры модели	185
И. Временной ход восстановления растения после удаления части побега	185
3. Распределение углерода и азота между листом, стеблем и корнем	187
А. Преобразование «звезда-дельта»	189
Б. Влияние гормонов. Сбалансированная и несбалансированная модель	189

ГЛАВА 10. РАЗВИТИЕ И СТАРЕНИЕ; НОВОЕ УРАВНЕНИЕ РОСТА 193

1. Два основных типа развития растений	193
2. Динамика деления и роста клетки — элементарные соображения	194
А. Взаимосвязи сухой массы	197

Б. Обсуждение	198
3. Увеличение сухой массы единичной клетки	198
4. Вегетативный рост растения со старением, завершающийся цветением, без учета транспортных сопротивлений	201
А. Результаты	205

ГЛАВА 11. НЕОГРАНИЧЕННЫЙ РОСТ ВЕГЕТИРУЮЩЕГО РАСТЕНИЯ СО СТАРЕНИЕМ И ТРАНСПОРТОМ 207

1. Предположения	208
А. Меристема и рост побега	208
Б. Рост корня	211
В. Фотосинтез и взаимодействие со светом	211
Г. Транспорт	212
Д. Использование субстрата и субстратный баланс	213
Е. Рост целого растения	214
Ж. Запасы семени	215
2. Общая математическая формулировка	215
3. Количественные допущения	217
4. Результаты и обсуждение	220

ГЛАВА 12. БИОХИМИЧЕСКИЙ ПЕРЕКЛЮЧАТЕЛЬ, РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЯ И ИНИЦИАЦИЯ ЦВЕТЕНИЯ 226

1. Предположения	227
А. Субстрат	227
Б. Морфогены	227
В. Синтез и распад фермента	229
2. Математический анализ	230
А. Стационарные решения	231
Б. Динамический режим	232
3. Цветение растений	234
4. Обсуждение	236

ГЛАВА 13. ИНИЦИАЦИЯ ПРИМОРДИЕВ И ФИЛЛОТАКСИС

1. Предположения и анализ	239
А. Форма и размеры апекса	239
Б. Источники, стоки и диффузия. Морфогенное поле единичного примордия	239
В. Инициация примордиев: два, три и четыре примордия	242
Г. Пятый и последующие примордии	245
2. Решения	246
А. Последовательное образование примордиев	247
Б. Метод автоматической коррекции для стационарных решений	249
3. Решения, зависящие от времени	251

4. Физиологические приложения	252
А. Размер апекса и пространственная компетентность	252
Б. Неспиральное листорасположение	253
В. Образование прицветника и цветение	254
Г. Параметры α и λ и пластохронное отношение p	254
5. Обсуждение	255

Г Л А В А 14. ВИДИМЫЕ АСПЕКТЫ ФОРМЫ ИЛИ ВНЕШНЕЙ СТРУКТУРЫ РАСТЕНИЙ И ПОСЕВА 257

1. Изменчивость растений и выбор «типичного» растения	259
2. Форма растения и метод наклонной иглы для изучения свойств растений	262
3. Посевы; некоторые свойства посева со случайно распределенными растениями	266
Определения основных символов	269
Словарь	287
Список литературы	294
Предметный указатель	301

Дж. Г. М. ТОРНЛИ

Математические модели. в физиологии растений

Редактор *И. М. Акимова*

Оформление художника
Е. И. Муштенко

Художественный редактор
Р. И. Калыш

Технический редактор
Т. С. Березяк

Корректоры
Д. Я. Кашир,
С. Д. Семенова

Информ. бланк № 3792

Сдано в набор 05. 03. 82.

Подп. в печ. 01.12.82.

Формат 60×90^{1/16}. Бум. тип. № 1. Обыкн.
нов. гарн. Выс. печ. Усл. печ. л. 19,5.
Усл. кр.-отт. 20,06. Уч.-изд. л. 19,91. Ти-
раж 1000 экз. Заказ № 2-441.

Цена 3 руб. 30 коп.

Издательство «Наукова думка».
252601, Киев, ГСП, Ревина, 3.

Отпечатано с матриц Головного пред-
приятия РПО «Полиграфкинга» на
книжной фабрике «Коммунист», 310012,
Харьков-12, Энгельса, 11.