



ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РОССИЙСКОЙ
АКАДЕМИИ НАУК



РОССИЙСКИЙ ФОНД ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ
ИССЛЕДОВАНИЙ



ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ ИНСТИТУТ ФИЗИКО-
ХИМИЧЕСКИХ И БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ
ПОЧВОВЕДЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК



ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ МАТЕМАТИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ
БИОЛОГИИ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Материалы

Третьей Национальной научной конференции
с международным участием



Математическое моделирование в экологии

21-25 октября 2013 г.
г. Пущино

«МИНИМАЛИСТИЧНАЯ» МОДЕЛЬ ВОДНОГО РЕЖИМА РАСТЕНИЯ

Топаж А.Г.¹, Гурин П.Д.¹

¹*Агрофизический НИИ Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия*
topaj@hotmail.ru

Аннотация: Предложен оригинальный алгоритм физиологически-обоснованного описания водного стресса в растении. Он учитывает интегральные эффекты влияния недостатка влаги на интенсивность процессов ассимиляции (через регуляцию проводимости устьиц) и на физический распад листовой биомассы. Показано, что включение в модель только двух этих механизмов позволяет обеспечить адекватное поведение модельного растения в условиях засухи различной интенсивности, то есть является достаточным уровнем описания для стандартной модели агроэкосистемы.

1. Введение

Вода служит фундаментальным условием обеспечения нормальной физиологической активности и транспортных процессов в растении и является основным лимитирующим фактором в растениеводстве. Адекватное описание водного стресса и его влияния на рост и развитие растений выступает необходимым условием при построении математических моделей продукционного процесса как дикорастущих, так и сельскохозяйственных растений, то есть как в экологическом, так и в агроэкологическом моделировании. А требование универсальности и потенциальной адаптируемости для широкого спектра почвенно-климатических условий обуславливает необходимость построения соответствующих моделей на феноменологическом уровне описания, то есть без использования эвристических регрессионных соотношений, допускающих только логическую, но не физическую интерпретацию (Полуэктов и др., 2000).

Анализ существующих моделей роста растений показывает, что как количество рассматриваемых эффектов влияния водного стресса на рост и развитие растений, так и число существующих подходов к их математическому описанию исключительно велико (Saasendran et al., 2008). При этом в большинстве из них превалирует именно эмпирический (регрессионный) подход. Задача стоит в создании такого алгоритма имитации водного стресса, в котором достаточная точность и прозрачность описания достигалась бы с помощью минимального количества рассмотренных феноменов (принцип «бритвы Оккама»). В анонсируемой работе описывается прототип подобной модели, разработанной в лаборатории математического моделирования агроэкосистем Агрофизического НИИ.

2. Материалы и методы

Традиционно, наибольшее внимание в моделях продуктивности уделяется описанию негативного влияния водного стресса на процессы ассимиляции, в основном - на уменьшение интенсивности фотосинтеза и газообмена. Взаимосвязь водного режима и газообмена осуществляется через понятие устьичной проводимости. С помощью устьиц растение одновременно управляет двумя процессами жизнедеятельности: через них поступает углекислота, необходимая для обеспечения процесса фотосинтеза и, в то же время, происходит испарение (транспирация) водяного пара. При этом оказывается невозможным контролировать потоки углекислого газа и воды отдельно – для их транспорта используется один и тот же канал, перекрываемый одними и теми же клапанами. Последнее дает широкие возможности для построения физиологически-обоснованной модели влияния водного стресса (то есть недостаточного уровня транспирации) на замедление темпов фотосинтеза. Принципиальная цепочка причинно-следственных связей выглядит следующим образом: снижение доступности почвенной влаги ведет к уменьшению корневого поглощения - недостаточный транспорт влаги из корневой системы не позволяет растению обеспечить

потенциальную интенсивность транспирации – снижение транспирации до допустимого уровня обеспечивается закрытием устьиц листьев – повысившееся устьичное сопротивление замедляет транспорт углекислоты из прилистного пространства к реакционным центрам листа – дефицит углекислого газа лимитирует нетто-ассимиляцию первичных углеродных соединений в процессе фотосинтеза. Математические модели всех перечисленных явлений записываются в виде поточно-балансовых уравнений энерго-массообмена. Они достаточно хорошо обоснованы и изучены. Определенные трудности для замыкания полученной системы уравнений вызывает только установление зависимости между водным потенциалом растения (определяющим интенсивность корневого поглощения) и устьичной проводимостью. Во многих реализациях, например в классической работе (Полуэктов и др., 1997) принята гипотеза о том, что устьичное сопротивление явно зависит от водного потенциала. Однако, многочисленные экспериментальные исследования доказывают, что определяющим фактором в управлении устьицами выступают не гидравлические, а гормональные сигналы, а прямой причинно-следственной связи между потенциалом листа и степенью открытия устьиц нет. Тогда для замыкания системы уравнений «транспирации - корневого поглощения» можно воспользоваться «телеономическим» подходом, основанном на идее, предложенной в (Mäkelä et al, 1996). При этом динамика устьичного сопротивления (транспирации) ищется как решение вариационной задачи о максимизации интегральной ассимиляции за засушливый период. Несмотря на простоту исходных посылок, указанный подход позволяет получить достаточно нетривиальные результаты, в частности, объяснить широко известный эффект полуденной депрессии фотосинтеза.

Более того, в рамках той же формализации оказывается возможным не только описать негативное влияние засухи на ассимиляцию, (то есть, в конечном счете, на прирост биомассы), но и получить простейшую модель завядания и некроза, то есть физического распада сформировавшихся ранее листьев. Основная гипотеза здесь заключается в рассмотрении специального порогового значения для величины водного потенциала растения – уровня «минимального комфорта». При этом, если гипотетическая величина потенциала листа, вычисленная из системы уравнений водного баланса растения, оказывается меньше этого порога (условия сильной засухи), то в модели производится искусственное «отторжение» такой части имеющейся листовой биомассы, чтобы обеспечить оставшимся листьям возможность существования в минимально допустимых условиях. Подобный принцип «пожертвовать частью, чтобы обеспечить выживание целого» вполне согласуется с наблюдаемым в реальности поведением растения в условиях сильной засухи.

3. Результаты и выводы

Кратко описанный выше метод моделирования водного режима растения реализован и исследован в рамках прикладной модели продукционного процесса растений AGROTOOL. Верификация полученной модели для различных почвенно-климатических условий и сельскохозяйственных культур позволяет сделать следующие выводы:

- Механизм влияния степени влагообеспеченности растения на темпы фотосинтеза через устьичную проводимость оказывается достаточным для полного описания негативного влияния засухи на процессы ассимиляции (роста растений).
- Для растений, произрастающих в аридных регионах, эффект замедления или даже полного прекращения ростовых процессов не может адекватно отразить всю степень негативного влияния сильной засухи на продукционный процесс. В этом случае необходимо заложить в модель явный эффект некроза и завядания накопленной зеленой биомассы. Предложенный подход, основанный на рассмотрении критической величины потенциала листа, позволяет описать данные явления с приемлемым уровнем правдоподобия.

Учет двух описанных факторов позволяет построить подмодель водного режима растения, способную отразить влияние недостаточных условий влагообеспеченности с уровнем точности, достаточным для построения комплексной модели экосистемы.

Литература

- Полуэктов Р.А., Опарина И.В., Топаж А.Г., Миршель В. Адаптируемость динамических моделей агроэкосистем к различным почвенно-климатическим условиям, // Математическое моделирование, 2000. т. 12, № 11, стр. 3–16.
- S. A. Saseendran, L. R. Ahuja, L. Ma, D. Timlin, C. O. Stöckle, K. J. Boote and G. Hoogenboom. Current Water Deficit Stress Simulations in Selected Agricultural System Models. In: Response of Crops to Limited Water: Understanding and Modeling Water Stress Effects on Plant Growth Processes. Advances in Agricultural Systems Modeling Series 1. 2008. ASA, CSSA, SSSA, 677 S. Segoe Rd., Madison, WI 53711, USA. P. 1-38.
- Полуэктов Р.А., Кумаков В.А., Василенко Г.В. Моделирование транспирации посевов сельскохозяйственных растений. // Физиология растений. 1997 г., № 1-2, с. 68-72.
- Mäkelä A, Berninger F, Hari P. 1996. Optimal control of gas exchange during drought: Theoretical Analysis. Annals of Botany 77: P. 461-467