

ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОСТОВЫХ ФУНКЦИЙ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ

Рассматриваются вопросы роста и развития органов растения и всего организма в целом. Предложен новый теоретический подход расчета ростовых функций периода вегетативного роста органов растения, основанный на колебательных процессах сухой биомассы органов в течении онтогенеза растения. В основе сложения колебаний лежит линейное преобразование временной оси и принцип суперпозиции. Получены и проверены ростовые функции периода вегетативного роста органов подсолнечника. Предложены временные параметры теоретического метода расчета ростовых функций подсолнечника.

Ключевые слова: *рост, развитие, онтогенез, время, колебания, логистическая кривая, лист, стебель, корень, колос, корзинка.*

Введение. Каждая динамическая модель продукционного процесса растений, предполагающая описание роста отдельных органов, содержит в себе ростовой блок. Содержание этого блока предполагает количественное описание роста и развития отдельных органов растений. Впервые, для такого количественного описания роста органов растений Ю.К. Росс, в 1966 году [1], предложил матричную систему уравнений, позволяющую описывать поступление и отток ассимилятов для каждого органа растения. Существенную роль в такой системе уравнений занимала ростовая матрица, определяющая приток и отток ассимилятов для всей совокупности органов растения в течении онтогенеза. Позднее, с развитием динамических моделей продукционного процесса растений, ростовая матрица трансформировалась в систему ростовых уравнений, в которых существенную роль стали играть ростовые функции. Ростовые функции позволяют описывать поступление и переток ассимилятов в системе органов растения.

Примером уравнений ростового блока динамических моделей продукционного процесса растений может быть система ростовых уравнений роста органов озимой пшеницы

$$\begin{cases} m_L(\tau + \Delta\tau) = m_L(\tau) + \beta_L(\tau) \cdot \Delta M(\tau) - \omega_L(\tau) \cdot m_L(\tau) \\ m_S(\tau + \Delta\tau) = m_S(\tau) + \beta_S(\tau) \cdot \Delta M(\tau) - \omega_S(\tau) \cdot m_S(\tau) \\ m_R(\tau + \Delta\tau) = m_R(\tau) + \beta_R(\tau) \cdot \Delta M(\tau) - \omega_R(\tau) \cdot m_R(\tau) \\ m_P(\tau + \Delta\tau) = m_P(\tau) + \beta_P(\tau) \cdot \Delta M(\tau) + \omega_L(\tau) \cdot m_L(\tau) + \omega_S(\tau) \cdot m_S(\tau) + \omega_R(\tau) \cdot m_R(\tau), \end{cases} \quad (1)$$

где m_L – сухая масса листьев; m_S – сухая масса стеблей; m_R – сухая масса корней; m_P – сухая масса колосьев; ΔM – прирост общей сухой массы растения за единицу временного шага; β_i – функции вегетативного роста органов растения ($i = L, S, R, P$); ω_j – функции репродуктивного роста органов растения ($j = L, S, R$); τ – временная ось; $\Delta\tau$ – временной шаг; индекс L – листья, индекс S – стебли, индекс R – корни, индекс P – колосья.

В этой системе ростовых уравнений рассматривается подразделение растения озимой пшеницы на листья, стебли, корни и колосья. В полной совокупности эти органы составляют весь организм растения озимой пшеницы. Исходя из этой системы ростовых уравнений, существенную роль в ней играют функции распределения ассимилятов: функции периода вегетативного роста β_i и функции периода репродуктивного роста ω_j . Функции периода вегетативного роста β_i показывают какая доля ассимилятов из всей совокупности вновь образовавшихся ассимилятов в целом

организме растения направляются на рост того либо иного органа в данный момент времени онтогенеза τ . Функции периода репродуктивного роста ω_j показывают какая часть всей массы данного вегетативного органа перетекает в репродуктивный (запасующий) орган в течении данного временного шага роста $\Delta\tau$.

Ростовые функции периода вегетативного роста подчиняются условию

$$\sum_{i=L,S,R,P} \beta_i(\tau) = 1, \quad (2)$$

в каждый момент времени онтогенеза τ . Если рассматривать другую культуру, например подсолнечник, то вся совокупность органов подсолнечника будет состоять из листовых пластинок, черешков, стеблей, корней, корзинки, то есть из пяти органов, и в соответствии с этим мы должны изменить систему уравнений (1). При таком изменении также должно выполняться условие (2), только для пяти органов подсолнечника.

В данной работе мы сосредоточим наше внимание на методах определения функций периода вегетативного роста. Самый простой метод определения функций периода вегетативного роста заключается в экспериментальных наблюдениях за ростом той либо иной культурой и её органов. Затем, на основе экспериментальных наблюдений, рассчитывают такие ростовые функции вегетативного роста и используют их в расчетах по динамическим моделям продукционного процесса той либо иной культуры.

Впервые, теоретический метод определения ростовых функций предложен А.Н. Полевым [2, 3]. Этот метод опирается на общебиологические закономерности роста растения и его органов. В основе метода, предложенного А.Н. Полевым, лежит уравнение логистической кривой роста органов

$$\mu(\tau) = \frac{c}{1 + 10^{a-b\tau}}, \quad (3)$$

где μ – нормированная сухая биомасса органа; a , b и c – параметры уравнения.

Мы полностью будем следовать теоретическим положениям А.Н. Полевого метода определения ростовых функций растений периода вегетативного роста. Однако, в основу метода положим полученное нами уравнение колебаний устойчивой составляющей роста органов вида

$$\mu(\tau) = -\frac{1}{2\pi} \sin(2\pi \cdot \tau) + \tau. \quad (4)$$

Поэтому, **целью** данной работы будет модификация метода А.Н. Полевого определения функций периода вегетативного роста растений. К **задачам** данной работы следует отнести проверку уравнения колебаний (4) нормированной сухой биомассы органов растений в течение онтогенеза

Объекты и выходные материалы исследования. К объектам исследования мы относим рост и развитие органов растения в период вегетативной фазы роста. На выходе исследования мы получим ростовые функции периода вегетативного роста, основанные на колебательных процессах движений нормированной сухой биомассы органов растений.

Материалы и методы исследования. Рассмотрим теоретическую схему расчета функций периода вегетативного роста растений. По определению, ростовая функция периода вегетативного роста показывает какая доля вновь образованных ассимилятов направляется на рост того либо иного органа в данный момент времени онтогенеза

$$\beta_i(\tau) = \frac{\Delta m_i(\tau)}{\Delta M(\tau)}. \quad (5)$$

Приведем это уравнение к следующему виду

$$\beta_i(\tau) = \frac{\Delta m_i(\tau) / \Delta \tau}{\Delta M(\tau) / \Delta \tau} = \frac{dm_i / d\tau}{dM / d\tau}. \quad (6)$$

То есть, мы, в определение ростовых функций периода вегетативного роста явным образом внесли переменную времени. При этом, согласно определению ростовых функций (5) и (6) видно, что ростовая функция периода вегетативного роста является отношением скорости роста органа к скорости роста всего организма растения. Но скорость роста всего организма растения состоит из суммы скоростей роста органов

$$\frac{dM}{d\tau} = \sum_i^n \frac{dm_i}{d\tau}, \quad (7)$$

где n – число органов растения.

Поэтому, окончательно, ростовая функция периода вегетативного роста данного органа может быть получена в виде

$$\beta_i(\tau) = \frac{dm_i / d\tau}{\sum_i^n dm_i / d\tau}. \quad (8)$$

Таким образом, теоретический метод получения ростовых функций периода вегетативного роста заключается в определении скорости роста каждого органа на протяжении онтогенеза растения. В качестве устойчивой составляющей роста органа растения на протяжении онтогенеза А.Н. Полевой использует уравнение логистической кривой вида (3). Дифференцируя уравнение (3) по переменной времени мы можем получить устойчивую составляющую скорости роста каждого органа растения, и, используя уравнение (8), получаем ростовые функции периода вегетативного роста. При этом, задавая различные параметры уравнения (3), мы тем самым задаем уровень накопления биомассы и время роста каждого органа растения в период онтогенеза. В качестве временной шкалы А.Н. Полевой использует шкалу времени, выраженную методом сумм эффективных температур. Эта шкала времени общая для всех органов растения.

Мы будем следовать этой схеме, однако в качестве устойчивой составляющей роста органа растения будем использовать уравнение колебаний сухой биомассы органа вида (4). Исходя из структуры уравнения колебаний (4) так же, мы должны выразить время вегетативного роста органа по отношению ко времени всего онтогенеза. Для этого, мы будем использовать преобразование общей онтогенетической временной шкалы в собственную временную шкалу роста каждого органа в виде линейного преобразования

$$\tau_i = k_i \cdot \tau_{общ} + \tau_i^0, \quad (9)$$

где τ_i – собственная временная ось каждого i -го органа; $\tau_{общ}$ – общая временная ось всего организма; k_i и τ_i^0 – константы, параметры линейного преобразования для каждого i -го органа.

Линейное преобразование (9) позволяет сжимать общую временную ось с коэффициентом сжатия k_i и сдвигать временную ось на величину τ_i^0 .

Тогда уравнение устойчивой составляющей вегетативного роста i -го органа запишется в виде

$$\mu_i(\tau_{общ}) = \left[-\frac{1}{2\pi} \sin(2\pi \cdot \tau_i) + \tau_i \right] \cdot c_i, \quad (10)$$

где c_i – доля каждого i -го органа в конечной общей биомассе растения.

Дифференцируя уравнение (10) по переменной времени, мы получим устойчивые составляющие скорости роста каждого i -го органа растения

$$\frac{d\mu_i}{d\tau_{общ}} = [-\cos(2\pi \cdot \tau_i) + 1] \cdot c_i. \quad (11)$$

Далее, чтобы окончательно получить ростовые функции периода вегетативного роста рассматриваемой культуры необходимо использовать соотношение (8) с учетом полученных скоростей роста органов (11). При таком подходе, вместо параметров a и b логистической кривой (3), определяющих время вегетативного роста органов по отношению к общей шкале времени, мы используем линейное преобразование временной оси, обеспечивающее трансформацию уравнения колебаний биомассы (4) для каждого органа растения по отношению к общей временной оси.

Результаты исследования и их анализ. В качестве примера построения ростовых функций периода вегетативной фазы роста органов растения мы предложим рассмотреть их на примере культуры подсолнечника. В культуре подсолнечника будем рассматривать подразделение всего организма на пять органов: листовые пластинки - L , черешки - HE , стебли - S , корни - R и корзинку - P .

Прежде всего, определим линейное преобразование общей временной оси, которое позволяет сжимать и сдвигать общую временную ось в соответствии с собственным временем вегетативного роста данного органа. При этом за весь онтогенез подсолнечника будем принимать период от всходов до полного созревания семян. Для такого линейного преобразования нам необходимо определить параметры этого преобразования: k_i и τ_i^0 . Эти параметры находятся из соотношений (см. [4]):

$$k_i = \frac{\tau_i^K - \tau_i^H}{\tau_{ix}^K - \tau_{ix}^H}; \quad (12)$$

$$\tau_i^0 = -\tau_{ix}^H \frac{\tau_i^K - \tau_i^H}{\tau_{ix}^K - \tau_{ix}^H} + \tau_i^H, \quad (13)$$

где τ_i^K – константа, конечное собственное время вегетативного роста i -го органа; τ_i^H – константа, начальное собственное время вегетативного роста i -го органа; τ_{ix}^K – константа, конечное время вегетативного роста i -го органа по общей онтогенетической шкале времени всего организма; τ_{ix}^H – константа, начальное время вегетативного роста i -го органа по общей онтогенетической шкале времени всего организма.

Все эти параметры были определены на основе данных наблюдений за культурой подсолнечника в условиях юга Украины (г. Одесса, ст. Черноморка) и представлены в табл. 1. Следует отметить, что мы использовали относительную шкалу времени, где за весь онтогенез относительное время изменяется от 0 до 1. То есть за весь вегетационный период биологическое время соответствует одной единице времени. Отметим так же, что предложенный метод ничем не ограничен при выборе единиц измерения времени. Так, например, шкала времени может быть представлена методом сумм эффективных температур либо каким-то другим методом. При этом, все параметры расчета будут так же выражены соответствующей системой единиц измерения времени.

Коснемся теперь полученных временных параметров. Как видно из табл. 1, конечное собственное время роста органа всегда одно и то же. Это говорит о том, что орган

завершает свой вегетативный рост. Начальные значения собственного времени роста органа соответствуют моменту всходов подсолнечника. При этом, чем меньше это значение, тем меньше ассимилятов направляется на развитие органа в начальный период развития. Полученный коэффициент сжатия собственной временной оси органа по отношению к общей временной оси растения говорит о том, что время самого органа изменяется быстрее, чем время всего организма. Положительный сдвиг временной оси органа показывает, что развитие организма начинается с момента всходов. То есть на момент всходов (возобновления вегетации) организм растения и его органы прошли какой-то этап развития (от семени до всходов). Отрицательный сдвиг временной оси отвечает тому, что информация о развитии будущего репродуктивного органа (корзинки) заложена в организме растения. Доля органа в общей биомассе растения – это не что иное, как амплитуда колебания биомассы органа в онтогенезе. Таким образом, все параметры расчета имеют точный физиологический смысл.

Таблица 1 – Временные параметры ростовых функций периода вегетативной фазы роста органов подсолнечника

	Конечное собственное время вегетативного роста органа, отн. ед. τ_i^k	Начальное собственное время вегетативного роста органа, отн. ед. τ_i^h	Конечное время вегетативного роста органа в общей шкале времени, отн. ед. τ_{ix}^k	Начальное время вегетативного роста органа в общей шкале времени, отн. ед. τ_{ix}^h	Коэффициент сжатия собственной временной оси органа, отн. ед. k_i	Сдвиг собственной временной оси органа, отн. ед. τ_i^0	Доля органа в общей массе растения, отн. ед. c_i
Листовые пластинки	1.00	0.15	0.72	0.00	1.1806	+0.1500	0.25
Черешки	1.00	0.11	0.72	0.00	1.2361	+0.1100	0.08
Стебли	1.00	0.08	0.81	0.00	1.1358	+0.0800	0.32
Корни	1.00	0.10	0.72	0.00	1.2500	+0.1000	0.15
Корзинка	1.00	0.00	1.00	0.22	1.2821	-0.2821	0.20

Используя эти параметры и данный метод, мы получили ростовые функции периода вегетативного роста органов подсолнечника (рис. 1) на основе колебательных процессов сухой биомассы органов в течение онтогенеза растения.

Кроме того, на рис. 2 представлены колебания устойчивой составляющей роста органов и их суммарного колебания с повышающимся уровнем. Данные, представленные на рис. 2, это не что иное, как логистические кривые роста органов и целого организма растения в онтогенезе. На рис. 3 представлены колебания устойчивой составляющей скорости роста органов подсолнечника и их суммарного колебания, отвечающего целому организму растения на протяжении онтогенеза. Колебания, представленные на рис. 3 отвечают колебаниям возле постоянного уровня. Этот уровень определяется соотношением органов в конце вегетативного роста. Как следует из теории колебаний, мы легко получили суммарное колебание как на рис. 2, так и на

рис. 3, поскольку согласно этой теории, колебания одного типа легко суммируются и дают результирующую согласно принципу суперпозиции. При таком подходе β_i , отн. ед.

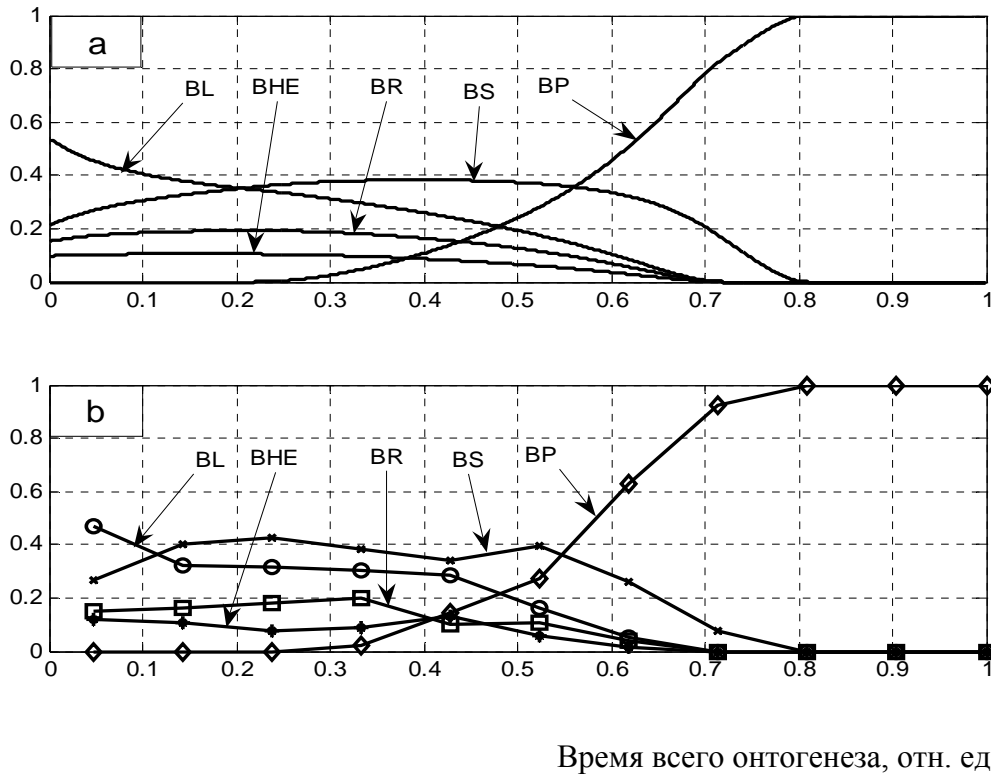


Рис. 1 – Ростовые функции периода вегетативного роста органов подсолнечника полученные теоретическим методом (а) и расчетным (б), на основе данных экспериментальных наблюдений (г. Одесса, ст. Черноморка): *BL* – листовые пластинки; *BHE* – черешки; *BS* – стебли; *BR* – корни; *BP* – корзинка.

μ_i , отн. ед.

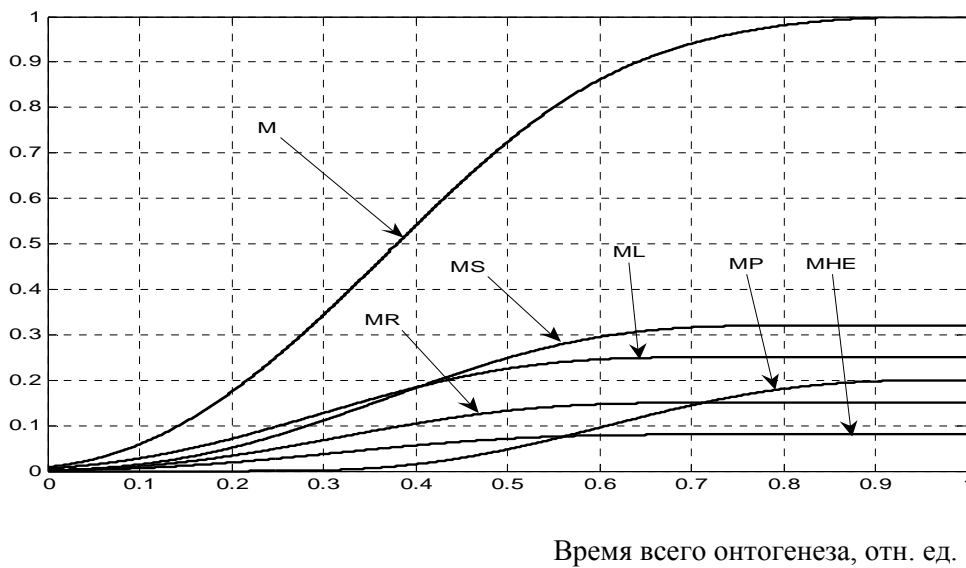
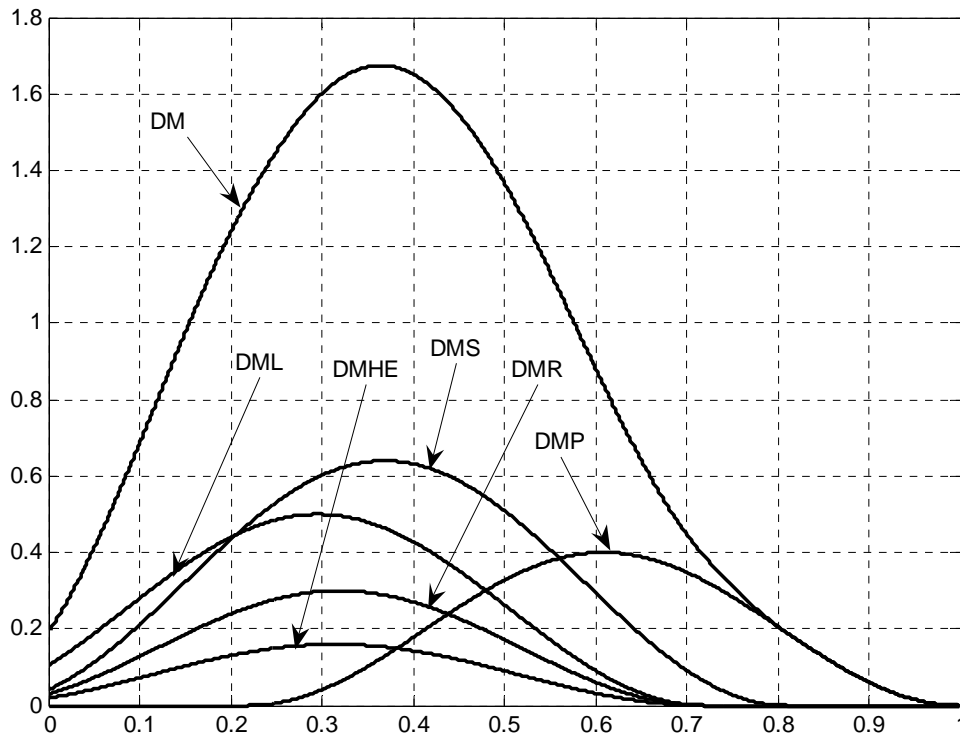


Рис. 2 – Устойчивые составляющие вегетативного роста листовых пластинок *ML*, черешков *MHE*, стеблей *MS*, корней *MR*, корзинок *MP* и суммарного роста всех органов *M*.

$d\mu_i / d\tau_{\text{общ}}$, отн. ед.



Время всего онтогенеза, отн. ед.

Рис. 3 – Устойчивые составляющие скорости вегетативного роста органов подсолнечника и всего организма на протяжении онтогенеза: *DML* – листовые пластинки; *DMHE* – черешки; *DMS* – стебли; *DMR* – корни; *DMP* – корзинка; *DM* – целый организм.

необходимо помнить, что организм растения состоит из клеток. Тогда результирующая колебаний как раз является результатом колебаний сухой массы клеток на протяжении онтогенеза всего организма растения. Следуя такому подходу, можно отметить, что число линейных преобразований временной оси будет соответствовать числу клеток организма растения и для каждой клетки будет свой коэффициент сжатия и свой сдвиг временной оси.

Отметим так же и то, что ту же самую картину ростовых функций мы можем получить на основе любой логистической кривой, если вместо параметров уравнения логистической кривой использовать линейное преобразование временной оси.

Выводы. Ростовые функции периода вегетативного роста органов растения определяются соотношением скоростей роста органов и целого организма растения на протяжении онтогенеза. В основе принципа расчета ростовых функций периода вегетативной фазы роста органов лежат временные линейные преобразования временной оси, позволяющие выразить моменты начала и завершения вегетативного роста органов в онтогенезе. Логистическая кривая роста органов растения является выражением колебательных процессов сухой биомассы органов и целого организма растения в онтогенезе. Примененный подход при определении ростовых функций периода вегетативного роста целиком и полностью подтверждает правильность заключения о том, что устойчивая составляющая как роста так и скорости роста органов растения подчиняется колебательным процессам в течение онтогенеза. Полученные временные параметры линейного преобразования общей временной оси

показывают, что время жизни каждого органа изменяется быстрее, чем время жизни всего организма.

Список литературы

1. Росс Ю.К. К математическому описанию роста растений // ДАН АН СССР, - 1966. - Т. 171, №2. - С. 481 – 483.
2. Полевой А.Н. Теория и расчет продуктивности сельскохозяйственных культур. – Ленинград: Гидрометеоздат, 1983, - 175 с.
3. Полевой А.Н. Об определении некоторых параметров динамической модели формирования урожая // Труды ИЭМ, - 1979. - Вып. 13(91). - С. 120-130.
4. Ильин В.А., Позняк Э.Г. Аналитическая геометрия. Учебник. – Москва: «Наука», 1988. - 223 с.

Теоретичний метод визначення ростових функцій органів рослин.

Наумов М.М.

Розглядаються питання росту та розвитку органів рослини і всього організму в цілому. Був запропонований новий теоретичний підхід розрахунку ростових функцій періоду вегетативного росту органів рослини, заснований на коливальних процесах сухої біомаси органів в перебігу онтогенезу рослини. В основі складання коливань лежить лінійне перетворення часової осі і принцип суперпозиції. Отримані і перевірені ростові функції періоду вегетативного росту органів соняшнику. Були запропоновані часові параметри теоретичного методу розрахунку ростових функцій соняшнику.

Ключові слова: ріст, розвиток, онтогенез, час, колювання, логістична крива, лист, стебел, корінь, колос, кошик.

Theoretical method of determination is growth of functions of organs of plants.

Naumov M.M.

The questions of growth and development of organs of plant and all organism on the whole are examined. It is offered a new theoretical approach of computation of growth functions of period of vegetative growth of plants, based on the swaying processes of dry mass of organs in the flow of ontogenesis of plant. In the basis of addition of vibrations lies a linear transformation of temporal axis and principle of superposition. It was obtained and tested growth functions of period of vegetative growth of sunflower organs. It was offered the temporal parameters of theoretical method of computation as growth functions of sunflower.

Keywords: growth, development, ontogenesis, time, vibrations, logistic curve, leaf, stem, root, ear, small basket.