

АГРОНОМИЯ

УДК 633/635: 57.045:57.08; 585.854;582.736;58.02

А.А. Аникьев, Э.Н. Аникьева
A.A. Anikyev, E.N. Anikyeva

ВОЗМОЖНЫЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

POSSIBLE MECHANISMS OF CULTIVATED PLANT ADAPTATION UNDER EXTREME CONDITIONS

Ключевые слова: биологическая эволюция, внешние факторы, параметры среды, открытые системы, стресс, адаптация.

Данное исследование представляет математическую модель физиологии развития открытой растительной системы в условиях далеких от равновесия. В отличие от существующих подходов, наша модель построена на системе уравнений, описывающих конкуренцию за субстрат, возникающую в условиях стресса, между тремя главными компартментами культурных растений – корнем, стеблем и листовым покровом. Обмен с внешней средой происходит по двум каналам – через листья и корневую систему. Внутренний канал управления задан в виде функции ограничения на величину биомассы растения через биомассы отдельных структурных частей. Жизнеспособность модели была проверена на примере модели физиологии развития томатов. Поведение системы изучалось при двух разновидностях экстремальных условий – недостаток питательных веществ в почве, обезвоживание или некротическое механическое повреждение корня с затрудненным переносом субстрата, а также низкий уровень или отсутствие солнечного излучения. В первом случае модель показывает перестройку системы после нескольких уровней колебаний к устойчивому состоянию с низким потреблением субстрата и перераспределением масс листьев, стебля и корня. Во втором случае расчеты показывают значительное подавление биомассы листового покрова и перераспределение масс в пользу стебля и корня. Однако и в этом случае, после периода неустойчивости, система адаптируется и приходит к устойчивому состоянию с массой стебля, превышающей массы остальных структур. Для каждого из

рассмотренных случаев построены фазовые траектории поведения биомассы компартментов и субстратов.

Keywords: biological evolution, external factors, environmental parameters, open systems, stress, adaptation.

This study presents a new mathematical model of the physiology of the plant open system development under the conditions that are far from equilibrium. Unlike the existing approaches, our model is based on the equations describing competition for the substrate that occurs under stress between the three main compartments of cultivated plants - the root, stem and leaf system. The exchange with the external environment occurs through two channels - through the leaves and the root system. The internal control channel is defined as a function of limiting the plant biomass through the biomass of the individual structural parts. The model viability was tested through the example of physiological model of tomato development. The system's behavior was studied under two varieties of extreme conditions - a lack of nutrients in the soil and a low level or lack of solar radiation. In the first case, the model shows the restructuring of the system after several levels of fluctuations to a stable state with a low consumption of substrate and redistribution of the leaves, stem and root masses. In the second case, the calculations show a significant suppression of leaf cover biomass and mass redistribution in favor of the stem and root. However, even in this case, after a period of instability, the system comes to a stable state with the mass of the stem exceeding the mass of other structures. For each of the cases considered, phase trajectories of the evolution of the compartment's biomass and substrates are constructed.

Аникьев Анатолий Анатольевич, д.ф.-м.н., проф., Московский государственный технический университет им. Н.Э. Баумана. E-mail: aaanikyev@mail.ru.

Аникьева Эмилия Николаевна, ст. преп., Мичуринский государственный аграрный университет. E-mail: korol_0909@mail.ru.

Anikyev Anatoliy Anatolyevich, Dr. Phys.-Math. Sci., Prof., Bauman Moscow State Technical University. E-mail: aaanikyev@mail.ru.

Anikyeva Emiliya Nikolayevna, Asst. Prof., Michurinsk State Agricultural University. E-mail: korol_0909@mail.ru.

Введение

В процессе развития растительного организма мы видим прохождение нескольких обобщенных фаз вегетации: рост, цветение, плодоношение. В случае многолетних растений или плодовых деревьев этот цикл может повторяться многократно в течение всей жизни. Переход от одной фазы к другой связан с различными морфогенами, активация которых обусловлена активацией и ингибированием соответствующих ферментов. Растительный организм не может бесконечно наращивать массу даже в случае неограниченного количества питательного субстрата и идеальных условий – существуют регуляторные механизмы, ограничивающие потоки вещества и энергии в системе и, тем самым, сохраняющие устойчивость системы к разрушению. Эволюция физической системы, структура которой обусловлена силами взаимодействия между микрочастицами, связана целиком с внешними управляющими параметрами, в то время как биологическая система обязана своему развитию внутренней управляющей функции, имеющей обратную связь с параметрами внешней среды. Управляющим параметром морфогенеза является время.

Будем понимать устойчивость биологической системы как процесс сохранения её функциональных свойств и параметров при наличии внешних докритических возмущений. С этой точки зрения система будет называться устойчивой, если при воздействии внешнего возмущения, не превышающего критическое, система, выйдя из равновесного состояния через определенный промежуток времени, снова вернется в равновесное состояние с новыми параметрами, отражающими процесс адаптации.

Общее уравнение эволюции системы может быть записано в виде:

$$\frac{dx}{dt} = F_{in}(x, \Lambda) + F_{ext}(x, \Lambda) + F_{cf}(x(\Lambda)), \quad (1)$$

где x – вектор столбец параметров системы;

Λ – набор внешних параметров, воздействующих на систему;

$F_{in}(x, \Lambda)$ – функция, характеризующая внутренние потоки и силы в системе;

$F_{ext}(x, \Lambda)$ – функция, характеризующая внешние потоки и силы, которыми обменивается система с внешней средой;

$F_{cf}(x(\Lambda))$ – внутренняя управляющая функция.

Первые две функции в правой части уравнения (1) определяют эволюцию любой неживой системы. Последнее слагаемое правой части уравнения (1) – управляющая функция – характерна лишь для биологических систем и определяется экспрессией генов, процессом, передающим наследственную информацию, и управляющую развитием системы, индивидуальным для каждого биологического объекта.

В работе рассмотрена обобщенная модель развития растительного организма при учете собственной управляющей функции.

Модель системы

Известно, что интенсивность ростовых процессов является одной из функций растений, наиболее полно отражающих совокупность метаболических изменений при любых видах стресса [1, 2]. Интенсивность роста (наращивание биомассы) изменяется в значительной степени и быстро реагирует на изменения условий внешней среды, поэтому многие методы диагностики базируются именно на этом показателе при определении степени устойчивости растительного организма. Кроме того, широко известны факты конкурентного отношения между различными структурными органами растений за физиологически активные и питательные вещества в период стресса. Так, в соцветиях культурных злаков и в кронах плодовых деревьев в аномальных климатических и погодных условиях более половины заложившихся завязей могут опасть. В период стрессов ускоряются процессы старения и опадения нижних листьев, при этом происходит перераспределение питательных веществ в пользу более молодых листьев, в частности, из нижних в верхушечные.

Таким образом, в экстремальных условиях модель развития растительного организма должна в большей степени основываться на конкурентных отношениях между органами растения за субстрат. В период стресса к клеточным механизмам адаптации добавляются новые механизмы взаимодействия органов на организменном уровне [3, 4].

Мы будем рассматривать модель эволюции структурированной растительной системы, прослеживая за двумя основными параметрами в период стресса – биомассой и субстратом. Если растения на организменном уровне, мы имеем три макрокомпартамента: листья, стебель и

корень. Для плодовых деревьев можно рассматривать четырёхкомпаратментальную модель: листья, ветви (побеги), ствол и корневая система.

Одна из возможных экстремальных ситуаций может состоять в снижении функции корневой системы, вызванной, например, большой величиной сопротивления при транспорте субстрата (механическое повреждение), или загрязнением почвы, недостатком большинства необходимых веществ или избытком воды, другими словами, нарушением проницаемости мембран на клеточном уровне корневой системы. В этом случае система имеет определенный временной запас для адаптации к изменившимся внешним условиям, даже если продолжительность нарушений превышает время активной жизнедеятельности растения.

В отличие от существующих биологических моделей будем рассматривать отдельные структурные части растения, находящегося в экстремальных условиях, как конкурирующие между собой за субстрат [5-7]. Не будем разделять общую биомассу на структурную и запасенную части, считая, что изменения в этих частях учтено в коэффициентах задачи, а массы отдельных структурных частей растения нормированы на общую биомассу. Кроме того, учитываем транспорт субстрата между отдельными структурными частями и ограничения на максимальное значение массы, задаваемое генотипом, оказывающее влияние на эволюцию масс частей через взаимодействие между ними. Тогда система уравнений для массы листьев, стебля и корня m_1, m_2, m_3 с соответствующими уравнениями для субстратов s_1, s_2, s_3 будет иметь вид:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dm_1(t)}{dt} = \frac{\mu \cdot s_1(t)}{k+s_1(t)} \cdot m_1 - a \cdot m_1 \cdot (b_2 - m_2)^2 - \gamma \cdot m_1 \cdot m_2 \\ \frac{ds_1(t)}{dt} = \left[v_1 - \frac{\mu \cdot s_1(t)}{k+s_1(t)} \cdot m_1(t) - \frac{s_1-s_2}{r_1} \cdot \beta \right] \cdot \frac{1}{\tau} \\ \frac{dm_2(t)}{dt} = \frac{\mu \cdot s_2(t)}{k+s_2(t)} \cdot m_2 - a \cdot m_2 \cdot (b_1 - m_1) \cdot (b_3 - m_3) - \gamma \cdot m_1 \cdot m_2 \cdot m_3 \\ \frac{ds_2(t)}{dt} = \left[\frac{s_1-s_2}{r_1} \cdot \beta - \frac{\mu \cdot s_2(t)}{k+s_2(t)} \cdot m_2(t) - \frac{s_2-s_3}{r_2} \cdot \beta \right] \cdot \frac{1}{\tau} \\ \frac{dm_3(t)}{dt} = \frac{\mu \cdot s_3(t)}{k+s_3(t)} \cdot m_3 - a \cdot m_3 \cdot (b_2 - m_2)^2 - \gamma \cdot m_3 \cdot m_2 \\ \frac{ds_3(t)}{dt} = \left[v_2 + \frac{s_2-s_3}{r_2} \cdot \beta - \frac{\mu \cdot s_3(t)}{k+s_3(t)} \cdot m_3(t) \right] \cdot \frac{1}{\tau} \end{array} \right. \quad (2)$$

В этих уравнениях μ – удельная скорость роста, принятая нами одинаковой для всех структурных частей. Учтено, что эта величина уменьшается по мере истощения субстрата s_1 . Коэффициент k – константа связывания субстрата. Первое слагаемое правой части показывает, что скорость роста биомассы пропорциональна биомассе. Второе слагаемое есть ограничение на убыль (прирост) биомассы за счет ограничения в росте стебля (ствола). Третье слагаемое показывает убыль биомассы за счет конкуренции со стороны стебля (ствола). Во втором уравнении для скорости изменения субстрата в листьях первое слагаемое в правой части – прирост субстрата за счет поставки продуктов фотосинтеза v_1 , второе слагаемое – скорость утилизации субстрата листьями, третье слагаемое – вынос субстрата в стебель за счет разности их концентраций с удельной скоростью β и сопротивлением транспорту r_1 . Время релаксации процесса эволюции субстрата τ оставляем одинаковым для всех субстратов за-

дачи, чтобы избежать большого количества параметров.

Скорость роста биомассы ствола (стебля) задается третьим уравнением. Она пропорциональна самой биомассе с учетом уменьшения скорости потребления субстрата по мере его истощения, ограничения скорости за счет достижения листьями и корнем предельных значений биомассы b_1 и b_3 – величинами, задаваемыми геномом и убыли, связанной с конкуренцией стебля с листьями и корнем за субстрат со скоростью убыли γ . Четвертое уравнение описывает скорость изменения субстрата стебля. Источниками субстрата стебля являются транспорт субстрата из листьев и корня, а убыль связана с утилизацией субстрата стеблем со скоростью, пропорциональной массе стебля. Пятое и шестое уравнения описывают скорость изменения массы и субстрата корня. Здесь v_2 – источник субстрата после переработки минеральных веществ, полученных из почвы с заданной эффективностью.

Результаты и обсуждение

Вначале рассмотрим ситуацию, когда по неизвестной причине затруднен транспорт субстрата между стеблем и корнем. В этом случае взаимодействие между двумя этими структурами сказывается на удельных скоростях убыли биомассы, и мы фактически имеем две связанные системы лиственной массы и стебля и автономное существование корня. Решаем систему (1) с начальными условиями $m_1(0) = 0.1$, $m_2(0) = 0.1$, $s_1(0) = 0$, $s_2(0) = 0$. Безразмерные параметры задачи примем в виде: $\mu = 1$, $k = 1$, $a = 0.2$, $b_1 = 2.6$, $b_2 = 2.4$, $\tau = 0.8$, $v_1 = 1.4$. Стационарное решение первых четырех уравнений показывает существование двух устойчивых состояний системы. Наибольшую чувствительность система проявляет по отношению к предельно возможным значениям биомассы стебля и листьев. На рисунке 1а представлена временная эволюция биомассы листьев и стебля, а на рисунке 1б – субстратов в листьях и стебле.

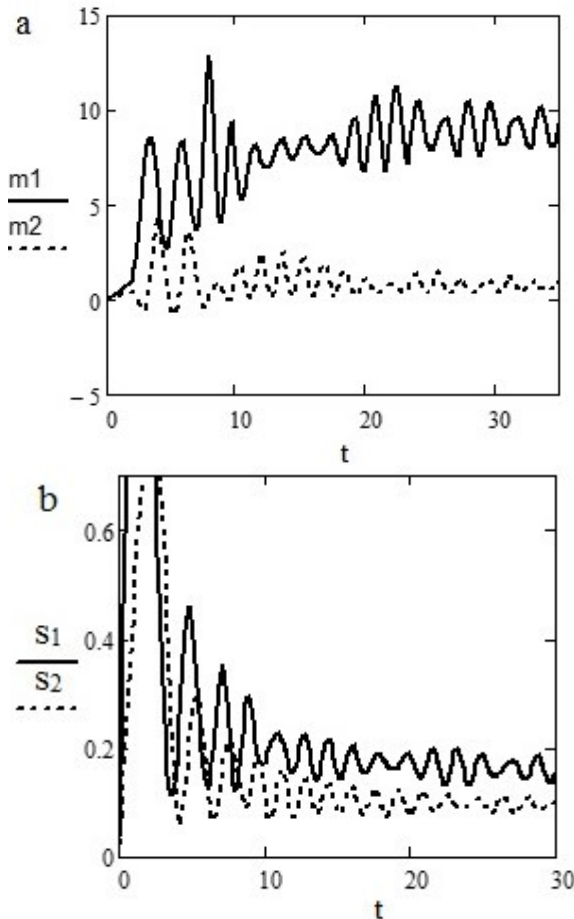


Рис. 1. Временная зависимость биомассы листьев и стебля (а). Временная зависимость субстратов в листе и стебле (б). Кривые в красном цвете – биомасса и субстрат листа, синий пунктир – биомасса и субстрат стебля

Из рисунка 1 видно, что система после начальных существенных колебаний постепенно адаптируется к устойчивому состоянию с различающейся биомассой листьев и стебля. Однако незначительное изменение параметров b_1 и b_2 приводит к триггерному режиму – перебросу системы в новое положение равновесия с обратными значениями масс листьев и стебля. Такая ситуация изображена на рисунке 2а, б.

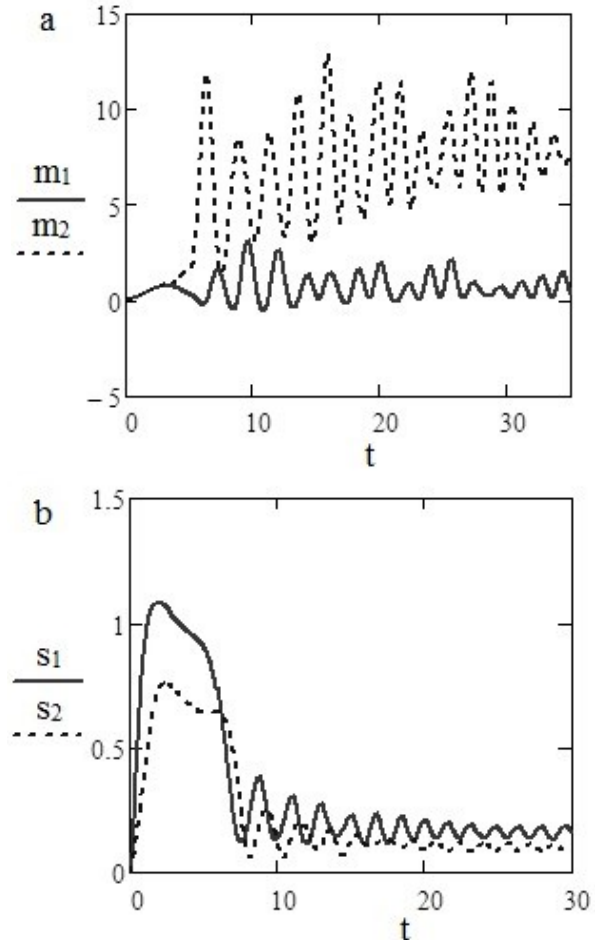


Рис. 2. Эволюция биомассы со временем (а) и субстрата со временем (б).

При незначительном варьировании предельно допустимой массы стебля система проходит через значительный промежуток неустойчивого состояния и адаптируется к новым условиям с превышением массы стебля над массой листьев. Синий пунктир – масса и субстрат стебля, красная сплошная линия – масса и субстрат листьев

На рисунке 3 представлены фазовые траектории масс листьев и стебля, соответствующих решению, представленному на рисунке 1. Как видно из рисунков, для этих масс имеется устойчивый фокус со значениями $m_1 = 7.02$ и

$m_2 = 0.2$. В то же время значения субстратов близки и имеют значения $s_1=0.23$, $s_2 = 0.18$.

Фазовые траектории субстратов приведены на рисунке 4.

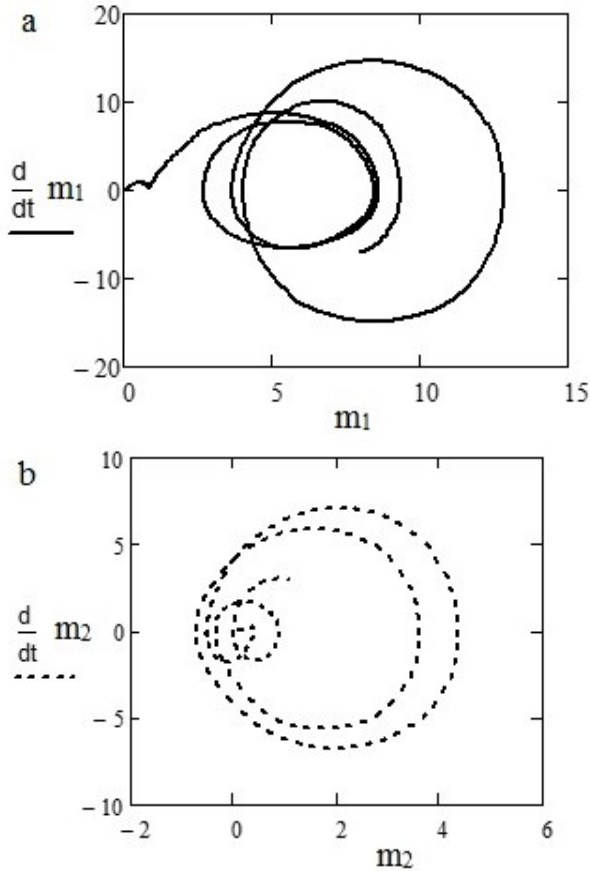


Рис. 3. Фазовые траектории масс листьев и стебля. Устойчивый фокус соответствует значениям приведенных масс $m_1= 7.02$ и $m_2 = 0.2$. На левом рисунке фазовая траектория масс листьев, на правом – стебля

Предположим, что все три системы работают без нарушений транспорта субстратов, и мы имеем два источника субстрата – фотосинтез и поступление веществ через корневую систему. Однако имеется недостаток солнечного излучения. Полагая параметр $\nu_1 = 0.2$ в 8 раз меньше необходимого и оставляя неизменным остальные параметры ($\nu_2 = 1.8$, $\gamma = 0.9$), получим в качестве решений системы 6 уравнений (1) результат, показанный на рисунке 5. Как видно из рисунка, биомасса листьев значительно подавляется и стремится к минимальному значению. В то же время биомасса стебля и корня возрастают до максимального значения 2, причем для стебля с запаздыванием по отношению к массам листьев и корня, а затем масса корня резко убывает до минимума вместе с массой листьев.

Масса стебля медленно убывает и стремится к минимальному значению.

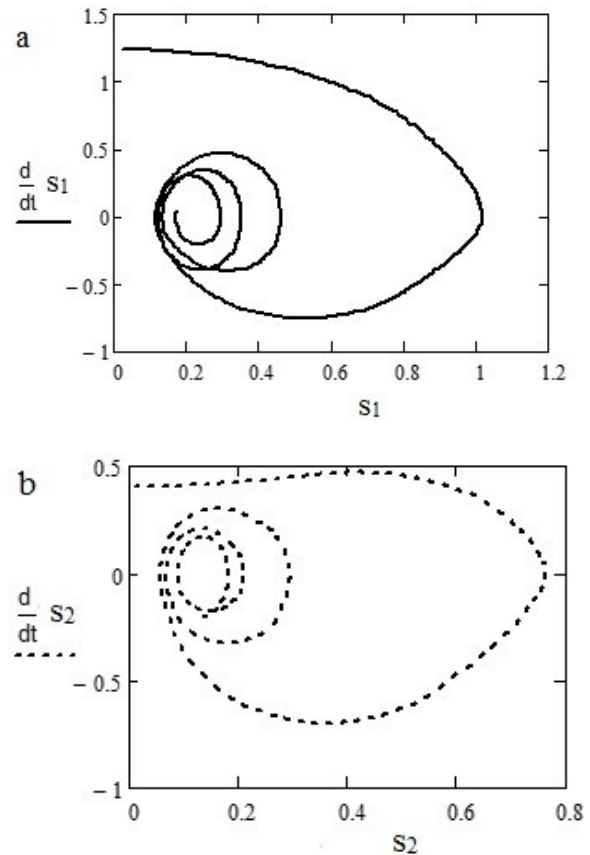


Рис. 4. Фазовые траектории эволюции субстратов. Слева показана траектория субстрата листьев, справа – стебля. Траектория кривой наматывается на устойчивый фокус, начальное значение кривой – $s_1(0) = 0$, $s_2(0) = 0$

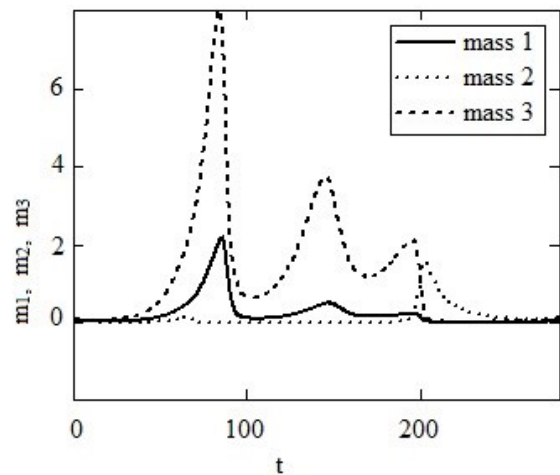


Рис. 5. Временная эволюция биомасс листьев, стебля и корня. Наблюдаются три периода адаптации растения к изменившимся условиям

На рисунке 6 показана эволюция концентрации субстратов. Наибольшее запаздывание показывает изменение биомассы стебля. Адаптация корневой системы к новым условиям имеет три периода неустойчивости, коррелированные с изменением концентрации субстрата. Несмотря на отличие от нуля источника субстрата корня, его активность подавляется одновременно с активностью листьев.

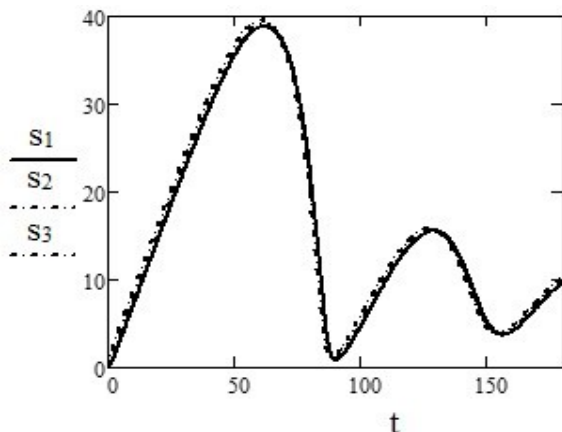


Рис. 6. Эволюция субстратов.
Наблюдается колебание концентрации субстратов с уменьшающимся периодом и амплитудой

Заключение

Рассмотрены условия и параметры модели, описывающей режимы адаптации растений к изменяющимся внешним условиям и учитывающей также внутренние ограничения. Эволюция системы была изучена при воздействии двух внешних факторов: 1) недостаток питательных веществ или влаги в почве и 2) низкий уровень или отсутствие солнечного излучения. Недостаток субстрата, поступающего из корневой системы, приводит к перераспределению масс листового покрова, стебля и корня и постепенному переходу системы к устойчивому состоянию с пониженным потреблением субстрата после определенного периода неустойчивости. При резком снижении уровня солнечного излучения значительно подавляется биомасса листьев и происходит распределение биомасс в пользу стебля и корня. Однако и в этом случае, после периода неустойчивости, значительного по сравнению с первым экстремальным фактором, система стабилизируется с массой стебля, превышающей массы других структур. Обнаружена высокая чувствительность модели и периодов адаптации к величине ограничений, задаваемых геномом на максимально возможные

массы структурных частей растений и всего растения, обеспечивающих большие периоды устойчивого развития.

Библиографический список

1. Удовенко, Г. В. Механизмы адаптации растений к стрессам / Г. В. Удовенко. – Текст: непосредственный // Физиология и биохимия культурных растений. – 1979. – № 11 (2). – С. 99-107.

2. Гончарова, Э. А. Стратегия диагностики и прогноза устойчивости сельскохозяйственных растений к погодно-климатическим аномалиям / Э. А. Гончарова. – Текст: непосредственный // Сельскохозяйственная биология. – 2011. – № 1. – С. 24-31.

3. Лыкова, Н. А. Эффект превегетации. Экологические последствия / Н. А. Лыкова. – Санкт-Петербург: Наука, 2009. – 311 с. – Текст: непосредственный.

4. Косулина, Л. Г. Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды / Л. Г. Косулина, Э. К. Луценко, В. А. Аксенова. – Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. ун-та, 1993. – 121 с. – Текст: непосредственный.

5. Торнли, Дж. Г. М. Математические модели в физиологии растений / Дж. Г. М. Торнли. – Киев: Наукова думка, 1982. – 310 с. – Текст: непосредственный.

6. Романовский, Ю. М. Математическая биофизика / Ю. М. Романовский, Н. В. Степанова, Д. С. Чернавский. – Москва: Наука, 1984. – 304 с. – Текст: непосредственный.

7. Резниченко, Г. Ю. Математические модели в биофизике и экологии / Г. Ю. Резниченко. – Москва; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. – 184 с. – Текст: непосредственный.

References

1. Udovenko G.V. Mekhanizmy adaptatsii rasteniy k stressam // Fiziol. i biokhim. kult. Rasteniy. – 1979. – No. 11 (2). – S. 99-107.

2. Goncharova E.A. Strategiya diagnostiki i prognoza ustoychivosti selskokhozyaystvennykh rasteniy k pogodno-klimaticheskim anomalijam // Selskokhozyaystvennaya biologiya. – 2011. – No. 1. – S. 24-31.

3. Lykova N.A. Effekt prevegetatsii. Ekologicheskie posledeystviya / N.A. Lykova. – Sankt-Peterburg: Nauka, 2009. – 311 s.

4. Kosulina L.G., Lutsenko E.K., Aksenova V.A. Fiziologiya ustoychivosti rasteniy k neblago-

priyatnym faktoram sredy. – Rostov-na-Donu: Izd-vo Rost. un-ta, 1993. – 121 s.

5. Tornli Dzh. G.M. Matematicheskie modeli v fiziologii rasteniy. – Kiev: Izd-vo: «Naukova dumka», 1982. – 310 s.

6. Romanovskiy Yu.M., Stepanova N.V., Chernavskiy D.S. Matematicheskaya biofizika. – Moskva: Izd-vo «Nauka», 1984. – 304 s.

7. Reznichenko G.Yu. Matematicheskie modeli v biofizike i ekologii. – Moskva-Izhevsk: Institut kompyuternykh issledovaniy, 2003. – 184 s.



УДК 632.51:633.653.494

С.А. Девяткин, Д.В. Бочкарев, В.Д. Бочкарев, Т.Ф. Девяткина
S.A. Devyatkin, D.V. Bochkarev, V.D. Bochkarev, T.F. Devyatkina

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОБИЛИЕ СОРНЫХ РАСТЕНИЙ В ПОСЕВАХ ЯРОВОГО РАПСА В УСЛОВИЯХ ЮГА НЕЧЕРНОЗЕМНОЙ ЗОНЫ РОССИИ

WEED SPECIES COMPOSITION AND ABUNDANCE IN SPRING RAPE CROPS IN THE SOUTHERN NON-CHERNOZEM ZONE OF RUSSIA

Ключевые слова: яровой рапс, сорные растения, видовой состав, численность, встречаемость, класс постоянства, доминирующие виды.

В последние годы площади посевов яровой рапса на юге Нечерноземной зоны России значительно увеличились. Однако сорный компонент агрофитоценозов данной культуры изучен недостаточно. С целью изучения видовой состава и показателей обилия сорных растений в 2017-2019 гг. были проведены обследования посевов ярового рапса в Республике Мордовия. Площадь обследованных посевов составила около 1000 га. Учеты проводили в фазу ветвления рапса (конец III декады июня). В посевах ярового рапса обнаружено 40 видов сорных растений из 18 семейств. Степень засоренности характеризуется как очень высокая (в среднем – 157 шт/м²). Тип засорения – малолетне-корнеотпрысковый. Наибольшую плотность популяции образовывали малолетние двудольные сорняки – 58% от общей засоренности. Из них 28% приходилось на специализированные в посевах рапса сорняки из семейства Капустные. Доля многолетних двудольных составляла лишь 6% от общей засоренности. Однако наиболее трудноискоренимые виды, вьюнок полевой и бодяк щетинистый, имели высокую степень распространения. Малолетние однодольные виды составляли 24% от общей засоренности, Овсяг обыкновенный оказался самым часто встречающимся сорным видом в посевах данной культуры. Таким образом, система защиты ярового рапса от сорняков в условиях юга Нечерноземной зоны должна включать, кроме агротехнических методов, применение гербицидов против однодольных сорняков.

Keywords: spring rape, weeds, species composition, abundance, weeds occurrence, constancy class, dominant species.

In recent years, the areas under spring rape crops in the southern Non-Chernozem Zone of Russia have increased significantly. At the same, the weed component of agrophytocoenoses of this crop is understudied. In order to study the weed species composition and abundance, the spring rape crops in the Republic of Mordovia were surveyed from 2017 through 2019. About 1000 ha of the crops were examined. The weeds were counted at the phase of rape plant branching (the end of the third ten-days of June). Forty weed species of 18 families were found in spring rape crops. The degree of weed infestation is characterized as very high (on average, 157 weeds per m²). The type of weed infestation - annual and suckering weeds. The highest population density was formed by annual dicotyledonous weeds - 58% of the overall weed infestation. Of those, 28% accounted for the weeds of the Brassicaceae family specific for rape crops. The percentage of perennial dicotyledon weeds made 6% only. However, the hardest eradicable species - *Convolvulus arvensis* and *Cirsium setosum* had a high degree of distribution. Annual monocotyledonous species accounted for 24% of the overall weed infestation. *Avena fatua* turned out to be the most common weed species in the rape crops. Consequently, the system of spring rape crop protection against the weeds in the southern Non-Chernozem Zone should include, in addition to agricultural methods, the use of herbicides against monocotyledonous and dicotyledonous weeds.