

*В.В. Журавлева***Математические модели процессов регуляции  
в физиологии растений**

К регуляционным относят процессы, которые инициируют распознаваемые *качественные* изменения в структуре или поведении организма растения в зависимости от текущего внутреннего состояния или складывающихся внешних условий [1]. При этом предполагается, что процессы метаболизма (транспорта и преобразования вещества и энергии) отвечают в основном за *количественные* изменения.

Регуляционным процессам свойственны такие признаки, как *управление* и *бифуркации* [1]. Иными словами, динамика эволюции системы содержит видимые элементы целенаправленного поведения (выбора пути развития), которые не вытекают напрямую из каких-либо элементарных физических или химических законов. Примером может служить определение доли общего пула первичных ассимилятов, направляемых растением в каждый момент времени на новообразование структурной биомассы того или иного органа растения. Видимое проявление качественных изменений, инициируемых процессами регуляции, состоит в том, что кривые динамики наблюдаемых характеристик перестают иметь гладкий вид. Кроме того, в определенные моменты времени могут наблюдаться скачкообразные изменения тех или иных величин или их производных, связанные с мгновенным переключением на альтернативную ветку развития (бифуркации и потеря устойчивости). Причем соответствующее переключение и его момент никак не связаны с внешними причинами – качественное изменение внутреннего поведения происходит на фоне «гладкой» эволюции внешней среды. Например, инициация и начало роста очередного фитомера.

Характерной чертой множества процессов, относимых к регуляционным, является сложность описания их внутренних механизмов. Многие из них до сих пор недостаточно изучены сами по себе. Понимание их сущности связано с детальным рассмотрением биофизических явлений на уровне химических реакций в масштабе клетки или даже с привлечением законов молекулярной генетики. Перенос подобной детализации в комплексную модель агроэкосистемы невозможен, а дать интегральное описание в терминах входных измеряемых макровеличин в настоящее время весьма затруднительно [1]. Выходом из тупика является построение упрощенных аналоговых модельных схем различного вида, исходя из здравого смысла и наиболее общих представлений о характере изучаемых биологических явлений. Таким образом,

при моделировании негласно декларируется, что большинство процессов регуляции имеет не физическую или химическую, а «биологическую» или «кибернетическую» природу. Необходимо отметить, что любой процесс в природе имеет физическую или химическую основу (по крайней мере в рамках материалистической философии). И когда при описании модели речь идет о том или ином «биологическом» процессе, мы просто отмечаем, что его внутренние механизмы нам либо неизвестны, либо настолько сложны, что их адекватная математическая формализация невозможна. Только поэтому данный процесс описывается на уровне формальных макровеличин, имеющих биологическую интерпретацию в терминах видимых проявлений.

Знакомство с литературой позволило разбить все разнообразие методов и подходов к математическому моделированию процессов регуляции в физиологии растений на следующие группы.

**1. Теория устойчивости и бифуркаций дифференциальных уравнений. Теория катастроф. Триггерные схемы перекрестной регуляции.** В рамках методов этой группы разработчик модели остается в поле «классического» моделирования. Следовательно, составляющими соответствующих моделей служат физически интерпретируемые характеристики в качестве динамических переменных и перенос вещества и энергии в качестве потоковых слагаемых. Понятия управления в явном виде не вводится. Математической формализацией построенных моделей являются системы нелинейных дифференциальных или разностных уравнений (как правило, заранее известного вида). Основной проблемой при применении данного подхода является то, что даже самые простые и известные системы, приводящие к требуемому поведению решения, все же сравнительно сложны, а для их использования в моделях прикладной направленности, как правило, не удается найти внятных аналогий с понятиями предметной области (регуляционные процессы и характеристики растительного организма). Единственным, пожалуй, исключением является предложенная Жакобом и Моно довольно простая и однозначно интерпретируемая в биологических терминах схема перекрестной регуляции [2]. Простота и интерпретируемость, с одной стороны, и нетривиальность поведения решения – с другой, обусловили широкую применимость этой схемы в математическом моделировании биофизических процессов. Одним из

наиболее интересных приложений триггерной схемы перекрестной регуляции Моно-Жакоба в применении к растению является модель Торнли, описывающая инициацию цветения [3].

**2. Термодинамический подход. Вероятностные критерии дифференцировки. Теория нестационарных систем и диссипативных структур. Взаимодействие и порождение хаоса и порядка.** Работы данного направления восходят в основном к трудам бельгийской школы, возглавляемой И.Р. Пригожиным [4]. Основной направленностью этих работ является построение общей теории открытых систем и применение общих термодинамических подходов для описания законов их эволюции в нестационарном состоянии (со свободным притоком энергии извне и ее диссипацией внутри системы). Показано, что подобные системы способны демонстрировать крайне сложное и нетривиальное поведение, которое варьирует от полного хаоса до потрясающих свойств самоорганизации и вытекает из достаточно простых законов своего функционирования. Однако законченных математических моделей процессов регуляции в растениях, построенных на основе этого подхода, неизвестно.

**3. Теория автоматов. Механические и графические игровые аналоги. Клеточные автоматы. Грамматики Линдмайера.** Попытки применения подобных чисто математических подходов – от клеточных автоматов до символических грамматик – к математическому моделированию роста и развития живой системы довольно многочисленны. Появлявшиеся в 70–80-е гг. XX в. разнообразные новые принципиальные подходы к моделированию развития были, однако, чисто абстрактными и формальными [5]. Они не имели никакой видимой связи с реальными биологическими объектами и зачастую носили спекулятивный характер.

**4. Формальная символическая логика. Теория параллельных алгоритмов.** Исторически данное направление служит развитием подходов, указанных в предыдущем пункте. В качестве примера можно привести работу Корочкина [6], где формулируются основные принципы логического анализа онтогенеза, или работы Демьянчука [7]. Используя понятия, теоремы и методы теории параллельных вычислений, авторы объясняют известное из эксперимента критическое число клеток конуса нарастания, достижение которого инициализирует специализацию определенной части из них с образованием очередного структурного элемента.

**5. Применение принципов оптимальности в биологии.** Большинство философов и ученых-естественников склоняются к точке зрения, что побудительной силой функционирования живых существ является стремление к воспроизводству себе подобных. Таким образом, цель существования живого может быть определена как максимизация количественных и качественных характеристик по-

томства. Данное утверждение пытаются сформулировать на формальном математическом языке в виде количественных соотношений – функционала цели. При этом естественным математическим аппаратом являются методы и алгоритмы математической теории оптимального управления [8]. В основе этого метода лежат следующие постулаты:

- Растение рассматривается как сложная открытая динамическая система (развивающийся и циклически воспроизводящийся механизм) с определенной целью своего функционирования.
- Цель формулируется в интерпретируемых терминах воспроизводства наиболее многочисленного и жизнеспособного потомства.
- Законы метаболизма (производства и транспорта структурных веществ внутри растения) известны и неизменны. Они, в определенном смысле, представляют собой ограничения, формирующие допустимый набор траекторий развития.
- Конкретный исследуемый процесс регуляции интерпретируется как программа управления метаболизмом. Он представляет собой набор директив по внешним условиям и динамических обратных связей по внутренним переменным.
- Целью регуляции (управления) является достижение оптимального показателя поставленной цели, т.е. она служит решением некоторой обобщенной задачи оптимизации.

Попытки привлечения принципа оптимальности к описанию регуляторных функций организма предпринимаются в математической физиологии растений уже довольно давно. Долгое время они носили отвлеченный и неконкретный характер [8]. Практические же результаты в теории моделирования агроэкосистем ограничивались формулировкой локальных [9] и глобальных [10] критериев оптимальности. В последнее время появился ряд работ, где в рамках этого направления получены весьма интересные и нетривиальные результаты. Их обзор приведен в статье Фурсовой с соавторами [11].

Абсолютно объективного критерия для оценки истинности того или иного подхода не существует в принципе хотя бы потому, что реальные физические, химические и другие механизмы моделируемой регуляции практически неизвестны. И единственным критерием сравнения разных подходов может служить то, насколько хорошо в рамках изучаемого алгоритма описываются видимые проявления реальных регуляторных механизмов, наблюдаемые в различных экспериментах. Подобный критерий оценки гипотез носит в научном жаргоне название «бритвы Оккама».

#### Фенологическое развитие

Прогноз темпов развития растений в сельскохозяйственных посевах имеет в практическом смысле не меньшую, а зачастую даже большую ценность для

конкретного пользователя-агронома. Не случайно существует целый класс простейших моделей агроэкосистем, в которые не заложено никаких представлений о собственно формировании урожая, единственной их задачей является адекватное описание динамики развития исследуемых растений в складывающихся погодных условиях и/или краткосрочный прогноз этой динамики на основе экстраполяции погодных данных. Для более продвинутых моделей необходимость адекватного описания развития еще более важна. Действительно, общеизвестно, что большинство модельных параметров биологического блока – характеристик растения – не являются константами. Они динамически изменяются по ходу сезона вегетации. И для большинства этих параметров определяющим их величину является не физическое (календарное) время, а время биологическое (возраст растения), и на передний план выходит задача нахождения соответствия между физическим и биологическим временем. Таким образом, блок описания развития составляет центральную часть любой, даже самой примитивной, модели продукционного процесса.

Существует несколько формальных шкал, в которых могут измеряться темпы развития сельскохозяйственных культур. Для специалистов-биологов более привычной является шкала, основанная на понятии этапов органогенеза, которые не имеют собственных имен, а различаются по номерам. Эта шкала носит научную направленность и, как правило, применяется для описания текущей фазы развития индивидуального растительного организма. Правила определения момента наступления очередного этапа органогенеза четко формализованы в терминах наблюдаемых структурных изменений в растении и обычно привязаны к инициализации или началу видимого роста очередного фитомера. Другой шкалой, широко используемой в нашей стране, является шкала фенологических фаз развития, каждая из которых имеет собственное наименование. Фенологические фазы чаще употребляются для описания текущего момента развития посева в целом, при этом существуют определенные методические рекомендации, в которых четко указывается, какой процент растений в посеве должен удовлетворять решающему признаку, чтобы говорить о наступлении рассматриваемой фазы в масштабе посева. Некоторые из фенологических фаз также четко привязаны к формальным признакам структуры растения, например – «фаза третьего листа». Решающим правилом наступления других фаз служат более субъективные и менее формализованные признаки («молочная спелость»). Традиционно шкала фенологических фаз более распространена в среде специалистов-прикладников. Однозначного соответствия между этапами органогенеза и фенологическими фазами не существует, хотя примерные алгоритмы перевода возраста растения из одной шкалы в другую описаны в ряде работ [7].

В зарубежной научной литературе распространены иные шкалы и способы кодировки, предназначенные для описания стадии развития сельскохозяйственных растений (шкала Фекеса, двухпозиционный цифровой код Задока – десятичная шкала).

К настоящему времени исследовано несколько реакций растительного организма, оказывающих непосредственное влияние на «скорость взросления», т.е. управляющих темпами фенологического развития.

С научной точки зрения наиболее детально изучена фотопериодическая реакция растений. Длина дня – это, пожалуй, единственный доступный растению и достоверный астрономический «календарь» для планирования своего развития. Знание характеристик фотопериодизма растения важно при его интродукции (перенесение южных растений в северные широты и наоборот), но при выращивании в открытом грунте растений в тех же широтах, где они и были выведены, фотопериодическую реакцию, как правило, во внимание можно не принимать (период фотоиндукции у этих растений/сортов обеспечивается автоматически). Иными словами, блок фотопериодизма не играет существенной роли и не включен в большинство современных прикладных моделей агроэкосистем. Гораздо большее значение для них имеет адекватное описание других реакций растения, отвечающих за межсезонную вариабельность темпов развития в зависимости от складывающихся погодных условий и внутреннего состояния посева.

Наиболее известным и, пожалуй, простейшим подходом к данной проблеме служит механизм моделирования, связанный с введением в рассмотрение понятия биологического времени, однозначно определяемого внешними условиями. В самой простой интерпретации алгоритм соответствующей модели выглядит следующим образом [1]. Биологическое время представляет собой измеряемую в градусо-днях сумму эффективных температур, накопленных к текущему моменту календарного времени. Для каждой фенологической фазы развития с номером  $k$  определен порог ее достижения  $T_{\Sigma}(k)$ . По ходу сезона вегетации суммируются значения температуры, превышающие определенное (зависящее от стадии развития) опорное значение, а накопленная сумма интерпретируется как биологическое время, что и определяет моменты перехода от одной фазы к другой.

Описанный алгоритм является базовым для большинства современных моделей агроэкосистем. Зачастую он подвергается модификации с целью отразить в модели более тонкие эффекты влияния внешних погодных условий на темпы развития [12]. Так, известен факт, что хотя в целом повышение температуры ускоряет развитие (это напрямую вытекает из базового алгоритма), однако, начиная с некоторых критических значений, эта зависимость становится нелинейной – слишком высокие температуры вызывают стресс

в развитии растений вследствие перегрева. Широко известен также факт влияния на развитие водного стресса. Упрощенно характеризуя данную реакцию, можно сказать, что в период до цветения засуха ускоряет развитие. Напротив, после цветения засуха оказывает тормозящее влияние на темпы развития. Этот подход носит чисто эмпирический характер, и он, несомненно, имеет право на существование в моделях прикладного плана. После настройки модельных параметров он действительно позволяет предсказать даты наступления очередных фаз развития, причем эти предсказания оказываются достаточно точными [12]. Однако с точки зрения получения новых знаний о механизмах регуляции он не несет под собой ни научной, ни идеологической основы.

Ниже кратко описаны подходы, в которых сделана попытка подойти к математическому моделированию процесса развития однолетних растений на феноменологическом уровне. Ряд фенологических фаз (например, восковая спелость) идентифицируется либо по чисто субъективным, либо по трудно формализуемым критериям. Соответственно, предложить теоретически обоснованный подход к моделированию момента их наступления практически не представляется возможным. Поэтому наибольший интерес и наиболее пристальное внимание ученых в данной области привлекает одна конкретная задача – построить разумную модель перехода растения с вегетативной на генеративную фазу развития. Для злаковых культур индикатором данного перехода обычно выбирается фаза цветения. Хотя зачатки генеративных органов появляются гораздо раньше, именно с наступлением этой фазы программа развития переключается на первоочередное удовлетворение запросов этих органов: большинство материальных и энергетических ресурсов направляется на рост и формирование семян. Задача математического моделирования – предложить теорию, объясняющую выбор растением этого момента перехода в зависимости от своего внутреннего состояния и складывающихся внешних условий.

**Метод Торнли.** В растении выделяются два функциональных компартмента – вегетативная и генеративная составляющие. Для роста обеих частей используется неисчерпаемый единый пул питательных веществ с постоянной концентрацией. Предполагается, что как в вегетативной, так и в генеративной биомассе присутствуют специальные вещества – морфогены: вегетативный морфоген и морфоген цветения. Эти морфогены образуются в процессе роста новой биомассы и исчезают в ходе ее распада. Тогда в терминах концентрации соответствующих морфогенов  $E_V$ ,  $E_F$  можно записать уравнения роста в стандартной форме [3]:

$$\frac{dE_V}{dt} = K_V \cdot S - \frac{E_V}{\xi_V},$$

$$\frac{dE_F}{dt} = K_F \cdot S - \frac{E_F}{\xi_F},$$

где  $S$  – постоянная концентрация питательного субстрата;  $\xi_V$ ,  $\xi_F$  – коэффициенты естественного распада.

Нетривиальность поведения системы обеспечивается выбором вида коэффициентов роста  $K_V$ ,  $K_F$ . Полагается, что вегетативный морфоген ингибирует процесс роста генеративной биомассы, а морфоген цветения ингибирует рост вегетативной составляющей. При этом динамика ингибирования описывается широко известной аппроксимацией релейной функции

$$K_{V,F} = \left( 1 + \left( \frac{E_{F,V}}{A_{F,V}} \right)^N \right)^{-1},$$

где постоянный параметр  $A$  управляет порогом ингибирования, а показатель степени  $N$  определяет крутизну ступеньки переключения. Факт взаимной депрессии интенсивности двух реакций их продуктами составляет суть классической схемы биохимического переключателя Моно-Жакоба. В работе Торнли [3] подробно исследовано качественное поведение решений полученной динамической системы для частного случая равенства параметра  $N = 2$  и полностью симметричной схемы взаимного влияния (т.е. при равенстве коэффициентов  $A$  и  $\xi$  для вегетативной и генеративной составляющих). В этом случае исходные динамические уравнения имеют вид

$$\frac{de_V}{dt} = \left( 1 + \left( \frac{e_F}{e} \right)^2 \right)^{-1} - e_V,$$

$$\frac{de_F}{dt} = \left( 1 + \left( \frac{e_V}{e} \right)^2 \right)^{-1} - e_F.$$

Вид стационарного решения и динамика его достижения оказываются существенно зависящими от единственного параметра  $e$ . Для значений  $e < 0,5$  система имеет единственное стационарное решение, в котором концентрации морфогенов оказываются равными друг другу, и система стремится к этому стационарному состоянию независимо от начальных условий. Совершенно другая картина наблюдается при значениях  $e > 0,5$ . В этом случае система уравнений обладает тремя неподвижными точками, причем та из них, которая соответствует равенству предельных значений  $e_V$  и  $e_F$ , оказывается неустойчивой. Это означает, что фазовое пространство возможных начальных состояний (первый квадрант координатной плоскости  $\{e_V, e_F\}$ ) разделяется прямой  $e_V = e_F$  на две области – зону вегетативного роста и зону цветения. Точка, исходно находящаяся в зоне вегетативного роста, будет двигаться по направлению к стационарному решению, соответствующему превышению предельной концентрации  $e_V$  над  $e_F$ , т.е. к преимущественному

росту вегетативной биомассы. Напротив, точка, исходно находящаяся в зоне цветения, будет двигаться в направлении симметричной ей стационарной точки, характеризующейся преимущественным ростом генеративной составляющей. При этом стремление системы к стационарным состояниям проходит отнюдь не по прямой, а по кривым своеобразной формы. Интересно, что в ходе этого движения точка, изначально довольно далеко отстоящая от разделительной прямой, может подойти к ней достаточно близко. Если в этот момент некий внешний стимул «перебросит» точку через разделительную кривую, то развитие системы переключится на альтернативную ветку. Таким образом, согласно предположениям Торнли, цветение, т.е. скачкообразный переход на генеративный путь развития, суть не что иное, как «переброс» фазовой точки развития системы в удобный момент из зоны вегетативного роста в зону цветения под действием внешнего стимула.

У предложенного подхода нетрудно указать как его сильные, так и слабые стороны. К преимуществам относится прозрачная биохимическая интерпретация и простота исходных посылок, позволяющая, однако, получить в результате нетривиальное поведение исследуемой системы. Кроме того, в рамках данной схемы видимое проявление динамики биомасс имеет гладкий вид, и переключение носит сглаженный характер – даже при переходе в зону цветения рост вегетативных органов не прекращается.

К недостаткам следует отнести то, что данная модель, претендующая на приближенное к реальности биохимическое описание, пока не нашла никаких экспериментальных подтверждений. В растении до сих пор однозначно не идентифицировано никаких веществ, которые вели бы себя таким образом, как используемые умозрительные морфогены или ферменты цветения. Кроме того, открытым остается вопрос о природе и последствиях внешнего стимула, инициирующего переброс точки через разделительную линию фазовой плоскости. Гипотеза Торнли о том, что под воздействием света определенной длины волны ферменты взаимно превращаются друг в друга с сохранением концентраций ( $E_V$  мгновенно трансформируется в  $E_F$  и наоборот, что приводит к «отражению» точки относительно разделительной кривой), до сих пор остается гипотезой.

**Вариационный подход.** Описанные выше принципы применения вариационного подхода распространяются и на поставленную задачу, которая теперь формулируется как нахождение *оптимального момента времени* переключения между двумя качественно различающимися ветвями развития. В качестве критерия оптимальности выбирается максимизация биомассы потомства или максимизация репродуктивных усилий [13]. Опишем подход к определению искомой оптимальной точки переключения на примере мак-

симально абстрактной модели роста растительного организма [1].

Пусть в растении выделяются два составляющих компартмента – вегетативные и генеративные органы, каждый из которых описывается единственным показателем мощности. Окружающая среда представляет собой резервуар питательного субстрата, или ресурс роста. Ресурс автономно уменьшается (распадается) с течением времени. Скорость потребления ресурса определяется мощностью вегетативных органов. Доля ресурса, направляемая растением в каждый момент времени на рост вегетативных и генеративных органов, представляет собой управление. Тогда для простейшего случая уравнения динамики системы могут быть записаны в виде

$$\begin{cases} \frac{dW_V}{dt} = u \cdot S, \\ \frac{dW_G}{dt} = (1-u) \cdot S, \\ \frac{dR}{dt} = -S - \lambda \cdot R, \\ S = k \cdot W_V \cdot R. \end{cases} \quad (1)$$

В приведенных формулах  $W_G$ ,  $W_V$  – мощность генеративных и вегетативных органов соответственно;  $R$  – ресурс;  $S$  – темп общего роста;  $k$  и  $\lambda$  – коэффициенты роста структуры и распада ресурса (постоянные параметры);  $u \in [0;1]$  – управление. Введенным абстрактным понятиям нетрудно дать физическую интерпретацию.

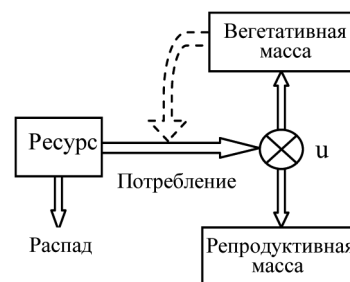


Рис. 1. Структурная схема простейшей модели роста

Структурная схема модели развития приведена на рисунке 1. Функционал цели формулируется в виде  $J(u) = W_G(t \rightarrow \infty)$ . Заметим, что предположение о распаде ресурса позволяет избежать необходимости вводить в функционал искусственные временные границы (наступление «зимы») для получения нетривиальной схемы управления. Простейший анализ системы показывает, что «полезной» частью растения являются вегетативные органы. С их помощью осуществляется поглощение энергии и питания из внешней среды. С этой точки зрения следовало бы в первую очередь удовлетворять именно их потребности роста. Ко-

нечной же целью является рост генеративной части, которая в процессе роста представляет собой чистый сток, т.е. является своеобразным «паразитом». Оптимальное управление должно найти разумный компромисс между явным движением к цели и поддержанием инструментов, необходимых для ее достижения.

Тривиальными выкладками показывается, что оптимальная схема управления заключается в следующем. До определенного момента весь потребляемый ресурс направляется на рост вегетативных органов. Затем происходит переключение, и ресурс используется только на рост генеративной части. Открытым остается лишь вопрос о нахождении момента переключения, который однозначно интерпретируется как окончание вегетативной и начало генеративной стадии развития (например, цветения). При этом интуитивно ясно, что существует некое оптимальное значение момента переключения. Действительно, если генеративная стадия начнется слишком рано, то накопленной к данному моменту мощности вегетативных органов будет недостаточно для обеспечения хороших темпов потребления ресурса. Большая его часть при этом придется на распад, т.е. пропадет бесполезно. Наоборот, при слишком позднем переключении почти весь оставшийся ресурс будет использован по назначению, но количество его само по себе будет мало. Количественной же иллюстрацией существования оптимального момента переключения служит график на рисунке 2 [1], где показана динамика роста генеративных органов в зависимости от момента начала их формирования. Видно, что у гипотетической кривой «конечная мощность генеративных органов» действительно имеется точка глобального максимума.

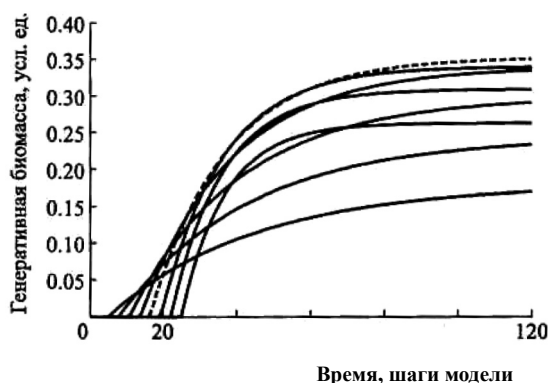


Рис. 2. Исследование простейшей модели роста. Динамика биомассы генеративных органов. «Оптимальный» момент переключения на генеративный путь развития – штрих

Конечно, приведенная абстрактная модель имеет мало общего с моделируемым реальным объектом – посевом злаковых культур. Необходимы многочисленные исследования, чтобы принцип оптимальности заработал в моделях адекватного уровня детализации.

Однако направление соответствующих работ очевидно – это последовательное усложнение абстрактной модели со все большим приближением к реальности: введение стохастических составляющих – погоды с соответствующим видоизменением критерия оптимизации в вероятностной трактовке, детализация описания поглощения внешнего ресурса из окружающей среды и многое другое. В идеале подобная детализированная модель должна позволить получать момент начала генеративной стадии роста в физически интерпретируемых и даже верифицируемых временных характеристиках.

Неизбежным вопросом, возникающим при использовании принципа оптимальности для определения момента переключения с вегетативной на генеративную стадию развития, является вопрос о форме получающейся кривой роста. Действительно, экспериментально наблюдаемые кривые роста вегетативной биомассы побега (листьев и стебля) для однолетних злаковых растений имеют вид гладкой кривой. Соответствующие кривые имеют максимум (после переключения всех ресурсов на генеративный рост листья начинают желтеть и отмирать, не говоря уже о естественном распаде биомассы за счет дыхания). Но гладкость кривых скрывает излом, являющийся индикатором начала репродукции. В то же самое время легко доказать математически, что в предсказуемой среде максимум критерия оптимизации достигается только с полным переключением от вегетативного роста к производству семян. Это прямо следует из того, что управляющая переменная входит в конструкции, подобные (1), линейно, а стало быть, оптимальным всегда является управление на границе. При этом, однако, кривая роста неизбежно должна содержать излом (рис. 3) [1]. Существует множество попыток объяснения этого противоречия. Так, отсутствие излома в экспериментальных кривых можно объяснить тем, что переход сглаживается вследствие непредсказуемости среды. Либо вводится в рассмотрение специальный термин «инерция роста» (вегетативный рост некоторое время продолжается «по инерции» на накопленных запасах питательных веществ, хотя новые ассимилянты на рост листьев уже не выделяются).



Рис. 3. Качественный вид кривых роста вегетативной биомассы в реальных условиях (А) и при использовании гипотезы о мгновенном переключении на генеративный путь развития (Б)

Р.А. Полуэктов с соавторами [1] предлагает простое физиологическое объяснение отсутствию изломов кривых роста в реальных экспериментах. В реальности листья в структуре побега отнюдь не однородны по составу и эффективности. Молодые листья (как правило, расположенные на верхних ярусах побега) обладают более высокой фотосинтетической способностью, нежели старые листья. Причины этого как биологические (свежие молодые листья содержат больше хлорофилла, в то время как старые желтеют и теряют тургор), так и чисто физические (на листья нижних ярусов попадает гораздо меньше радиации). Поэтому «отключение» листьев от снабжения ассимилятами при переходе на генеративную фазу развития происходит одновременно. Сначала «снимаются с довольствия» наиболее старые и наименее эффективные листья, что естественным образом ускоряет процесс их старения и, в конечном счете, отмирания. Затем постепенно прекращается снабжение ассимилятами и более молодых листьев. В конечном счете, все ассимиляты направляются в колос и тратятся на налив семян. Таким образом, процесс перехода «размазывается» во времени и «сглаживается» по интенсивности, что и приводит к наблюдаемым в действительности формам кривых роста. Подтверждение или опровержение высказанной гипотезы требует как экспериментальных наблюдений, так и построения и исследования соответствующей модели роста с учетом возрастной дифференциации вегетативных органов и влияния их возраста на эффективность производства ресурса роста.

#### Распределение ассимилятов в системе «побег–корень»

Рассмотрим упрощенное представление о модели роста, приведенное на рисунке 4. Имитационный образ растения при его структурной декомпозиции представляет собой набор сущностей или компартментов, которым в реальности соответствуют органы растения. Текущее состояние каждого из рассматриваемых компартментов характеризуется совокупностью показателей (как правило, в этом качестве выступает единственная величина – биомасса). Компартменты связаны между собой информационными связями и могут обмениваться потоками вещества и энергии. Принципиальная схема, по которой происходит рост (в простейшем понимании рост – это последовательное увеличение биомассы органов), заключается в следующем. Часть органов (корни, листья) является вегетативными. Их роль состоит в снабжении растения питательными и структурообразующими веществами: в результате фотосинтеза в зеленых листьях образуются сахара, а через корни вместе с почвенным раствором в растение поступают азотные и фосфорные соединения, соли и микроэлементы. С помощью цепочек сложных химических реакций

образуются аминокислоты, непосредственно служащие для образования новой биомассы.

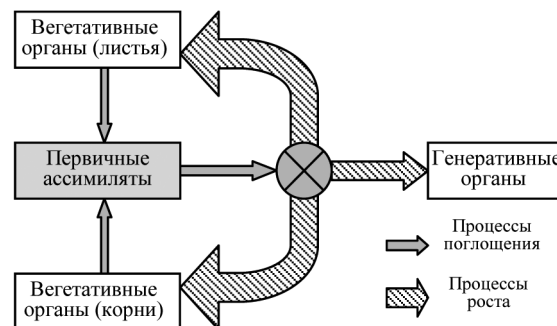


Рис. 4. Принципиальная схема распределения ассимилятов в процессе органогенеза

Математические модели процессов поглощения структурообразующих веществ и процессов метаболизма разработаны и описывают реальность с достаточным уровнем согласия. Наличие этих моделей означает, что в каждый момент времени, зная характеристики текущего состояния растения, можно с достаточной степенью точности описать в математических терминах общее возможное приращение его биомассы – суммарную приходную статью баланса роста. Основной проблемой становится моделирование программы распределения первичных ассимилятов между всеми включенными в рассмотрение органами растения, как вегетативными, так и невегетативными.

Общая математическая постановка проблемы в терминах теории автоматического управления выглядит следующим образом [1]. Динамика эволюции моделируемой системы записывается в виде системы дифференциальных уравнений

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = U \cdot Z \\ \frac{dZ}{dt} = F_Z(Y, V, t), \quad \sum_i U_i = 1; \quad U_i \geq 0, \\ \frac{dY}{dt} = F_Y(X, Y, V, t) \end{cases} \quad (2)$$

где  $X$  представляет собой вектор всех динамических переменных, описывающих текущее состояние компартментов – органов растения;  $Z$  определяет общее количество доступных первичных ассимилятов (ресурс роста);  $Y$  – вектор текущих значений концентраций или абсолютных содержаний питательных или структурообразующих элементов;  $V$  – вектор случайных неконтролируемых внешних воздействий (погода). Вектор управления  $u$  характеризует относительную долю первичных ассимилятов, поступающих в каждый момент времени  $t$  на рост того или иного органа. Заметим, что в рамках описанной общей модели введено дополнительное допущение о том, что первичные ассимиляты используются для построения

структурных тканей различных органов с одинаковым коэффициентом конверсии, равным единице. В реальности это, безусловно, не так, но можно показать, что введение вектора коэффициентов конверсии в правую часть первого уравнения системы (2) не меняет принципиально качественного характера получающихся решений. Более того, подобная «полная» система уравнений может быть приведена к каноническому виду (2) путем простейшей линейной замены переменных, составляющих вектор  $X$ . В терминах введенных переменных построение модели органогенеза представляет собой нахождение зависимости  $U = U(X, Y, V, Z, t)$ , т.е. определение динамической программы управления доступным ресурсом роста.

Уделим основное внимание частной проблеме, а именно – моделированию распределения первичных ассимилятов между надземной (побег) и корневой частями растения. Следовательно, введенный вектор состояния  $X$  будет двумерным, а его компонентами – соответственно суммарные биомассы корней и листьев. Эта частная задача имеет первостепенную важность и богатую историю исследования в рамках теории математического моделирования агроэкосистем [1]. Как правило, подобный уровень пространственной и функциональной декомпозиции оказывается вполне достаточным для построения нетривиальной комплексной модели растения, по крайней мере, на стадии вегетативного роста.

Ниже проанализированы альтернативные подходы к математическому описанию динамической программы управления распределением первичных ассимилятов в системе «побег–корень». Известно, что при недостатке питательных или необходимых минеральных веществ в почве или в условиях засухи приоритетное внимание уделяется росту корневой системы. Низкие темпы удельного поглощения восполняются развитостью (объемом) и пространственной распределенностью поглощающего аппарата. Другим примером служат реакции растения на внешние интервенции. Так, после укуса трав или подрезки плодовых деревьев можно наблюдать следующую картину: рост корневой части практически полностью прекращается, и биомасса корней может даже уменьшиться вследствие распада за счет дыхания. Весь же доступный ресурс роста начинает тратиться на восполнение утраты – увеличение биомассы побега. Общий анализ подобных фактов доказывает, что в растении на генетическом уровне заложено стремление к сбалансированному, гармоничному росту составляющих органов и программа регуляции органогенеза способна поддерживать это стремление.

Попытка классифицировать имеющиеся подходы к решению классической проблемы «распределение ресурсов роста между побегом и корнем» в математическом моделировании агроэкосистем предпринята в целом ряде работ (Wilson, 1988; Marceils, 1993;

Cannell, Dewar, 1994). Так, например, Wilson (1988) предложил классификацию известных ему подходов, которые разбиваются на четыре группы: аллометрические, балансовые, модели типа Торнли и модели гормональной регуляции. На основе сопоставления результатов подробного обзора множества интересных экспериментальных и модельных исследований автором делается вывод, что модели торнлиевского типа способны наиболее адекватно отобразить качественные закономерности регулирующих рост механизмов в растении (критерий «бритвы Оккама»).

Однако существует множество моделей ростовой регуляции побег–корни, которые не могут быть отнесены ни к одному из предложенных Уилсоном классов. На рисунке 5 приводится предлагаемая Р.А. Полуэктовым и соавт. [1] альтернативная классификация, иерархически объединяющая известные им подходы. Основной принцип разделения всей совокупности методов на две группы имеет математическое основание.

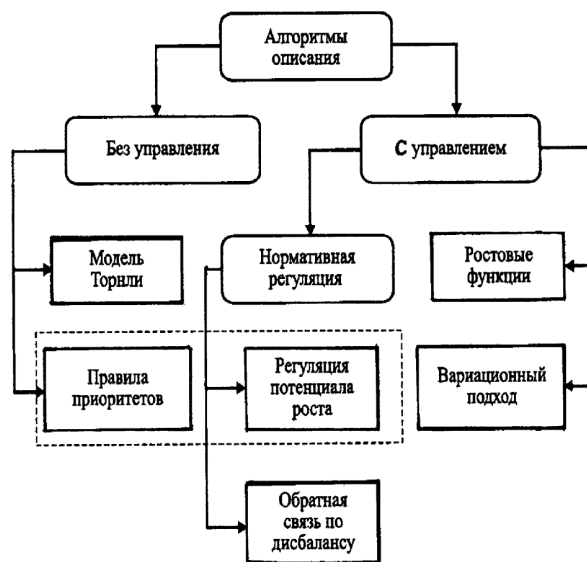


Рис. 5. Классификация подходов к моделированию распределения ассимилятов в системе «побег–корень» с кибернетической точки зрения

В первую группу отнесены алгоритмы, в которых в явном виде отсутствует определение понятия управления или регуляции. При этом доля первичных ассимилятов, поступающая в каждый момент развития в определенные органы, не вычисляется явно, а уравнения записываются изначально в терминах прироста биомассы составляющих органов. Использование подобных моделей наиболее полно отражает механистический подход к восприятию растительного организма – описываемое ими модельное растение не может «думать», лишено регуляторных функций. Наблюдаемые проявления разумного стремления к сбалансированному развитию есть не что иное, как



видимость, они просто являются визуальными проявлениями неуправляемых физических или химических процессов.

**Модель Торнли.** Наиболее показательным примером моделей этого класса является предложенная Дж. Торнли в 1972 г. двухпоточная модель углеродно-азотного транспорта [3]. В основу модели было положено допущение о том, что для построения структурного вещества растению необходимо наличие двух строительных компонентов (субстратов) – углерода и азота. При этом источником первичных углеродных соединений выступает процесс фотосинтеза, протекающий в зеленых листьях, а азот поступает из почвенного раствора через корни. Сбалансированность роста достигается при этом лишь в той мере, в которой растение имеет в наличии оба необходимых субстрата. Сам по себе этот подход не являлся новым – представление о том, что определенное соотношение вершки–корешки обуславливается именно необходимостью обеспечения растения питательными веществами в нужной пропорции, активно развивалось начиная с работ Davidson (1969). Им, в частности, было предложено соотношение для определения величин активной наземной и корневой биомассы для гармоничного сбалансированного роста:

$$\begin{aligned} & \text{масса корней} \times \text{активность корневого поглощения} = \\ & = \gamma \times \text{масса листьев} \times \text{активность фотосинтеза}. \end{aligned}$$

Если интерпретировать параметр пропорциональности  $\gamma$  как отношение концентраций двух основных составляющих элементов (азота и углерода) в структурной биомассе, то уравнение сбалансированного роста представляет собой условие «строительства с колес», когда все поступающие продукты непосредственно вовлекаются в метаболизм и ни азот, ни углерод не являются лимитирующими факторами структурообразования. Представление о формировании новой биомассы из двух исходных продуктов является настолько наглядным и естественным, что оно постоянно используется при моделировании качественных аспектов органогенеза.

Согласно модели Торнли, в каждый момент времени в растении имеют место два противоположно направленных потока вещества – поток углеродных соединений из листьев в корни и поток азота из корней в надземную часть растения. При этом процесс производства структурного вещества также сконцентрирован в двух пространственных компартментах – способность побега и корней к росту определяется исходя из текущего содержания в них азота и углерода [3]. Характерной чертой данного подхода, часто декларируемой в качестве ее преимущества, является отсутствие в нем понятия управления или регуляции, вводимого в явном виде. Тенденция к поддержанию сбалансированного роста двух рассматриваемых составляющих частей растения не «навязывается» в ней растению извне, а является результатом взаи-

модействия процессов метаболизма и транспорта. Дополнительным аргументом в пользу торнлиевского подхода могут служить многочисленные модификации изложенного начального алгоритма, позволяющие все более и более усложнять базовый вариант, приближая его к реальности. В целом ряде публикаций исследуются всевозможные усложнения модели Торнли, например, введение в рассмотрение запасных пулов углерода и азота в органах растения, учет дыхания органов и опада листы, ингибирующее влияние содержания несвязанных углерода и азота на темпы процессов поглощения. В работе Thornley (1992) наряду с основными структурообразующими субстратами – углеродом и азотом – в модель введены компартменты и процессы, отвечающие за поглощение и накопление фосфора в органах растения. Тем самым практически полностью описана принципиальная биохимическая картина образования новой биомассы растения, что делает подобную модель чрезвычайно ценной для практических задач агрономии.

Как это ни странно, но подход Торнли редко используется в комплексных моделях продукционного процесса. Причина этого факта заключается в следующем. Существует негласное деление ученых, занимающихся моделированием продукционного процесса, на три категории: экологов, физиологов и экофизиологов. Задачей первых является комплексное описание поведения растения как единого целого, а их целью – построение практически приложимых моделей в масштабе посева. Вполне достаточными для этой цели являются простые эвристические модели, например, аппарат ростовых функций. Физиологи, напротив, стремятся к наиболее полному познанию причин видимого поведения растения. С их точки зрения правильная модель должна базироваться на математическом описании тех процессов, которые имеют место в растении на самом деле. Наконец, экофизиологи занимают промежуточное положение. Они пытаются строить замкнутые и достаточно простые модели, но при этом, насколько возможно, опираться на известные им факты из биологии.

Модель Торнли – типичная экофизиологическая модель. При этом она дает пищу для критики и прикладникам, и физиологам. Первые считают, что основным недостатком подобной, даже самой простой модели является наличие большого числа трудно идентифицируемых параметров. С точки же зрения физиологов их невозможно определить и лабораторным способом, так как реальные процессы метаболизма гораздо более сложны и эти параметры не имеют никакого физического смысла. В модели Торнли присутствует множество подобных параметров, причем простейший анализ чувствительности показывает, что модель не обладает параметрической устойчивостью. Ясно, что для эмпирической в целом модели разумнее подобрать более простой алгоритм

описания органогенеза, пусть и не претендующий на подобный уровень наукообразности. То, что речь идет именно о наукообразности, а не о научности, легче всего продемонстрировать на примере описания транспортных процессов. В модели Торнли используется простейший аналоговый подход, согласно которому поток вещества (диффузия) полагается пропорциональным градиенту концентрации (закон Дарси). Но для рассматриваемого случая это, мягко говоря, не верно. Субстраты не диффундируют по стеблю сами по себе, а переносятся по ксилеме вместе с массовым потоком воды, направление и интенсивность которого определяются процессами транспирации. Более того, в опытах с томатами и пшеницей показано, что поток субстрата в системах лист–плод и стебель–колос часто направлен в сторону возрастания концентрации [14]. Соответственно и законы их транспорта должны записываться совсем по-другому и во всяком случае должны быть увязаны с рассмотрением водного режима растения. Ясно, что на практике подобный учет приведет к серьезному, а возможно, и критическому усложнению модели.

**Правила приоритетов.** Гораздо менее феноменологический характер носят подходы, основанные на применении правил приоритетов и понятии о потенциале роста (Pavel, De Jong, 1993; Lescouret et al., 1998). Однако в них тоже не рассматривается внешнее управление или (по крайней мере, в явном виде) внутреннее регулирование. Предполагается, что в каждый момент развития для каждого органа (в рассматриваемом случае – для корня и побега) существует объективная величина – потенциальный темп роста. Она представляет собой то максимально возможное приращение биомассы, которое может произойти за заданный промежуток времени при отсутствии каких-либо ограничений. С другой стороны, в модельной системе на каждом шаге счета присутствует пул лабильных первичных ассимилятов, который вычисляется в блоках описания метаболизма. Удовлетворение запросов роста каждого из органов происходит при этом в порядке их приоритетности, который меняется в течение сезона вегетации.

В практике моделирования часто встречается также модификация этого подхода, связанная с тем, что потребности всех или нескольких органов не ранжируются строго по степени их приоритетности, но полагаются в той или иной степени одинаково важными. Общая идея распределения ресурса роста при этом такова: если необходимо распределить имеющиеся ассимилянты между несколькими равнозначными органами, то это распределение происходит пропорционально их потребностям (орган с большим текущим значением потенциала роста получает больше ассимилятов). При этом запрос каждого органа или потенциал его роста определяется как его текущей биомассой и возрастом (т.е. внутренним состоянием),

так, возможно, и внешними условиями [14]. Если общего запаса ассимилятов достаточно для полного удовлетворения потребностей всех конкурирующих органов, то фактический рост совпадает с потенциальным; в противном случае реальный рост будет подобен потенциальному, т.е. аллометрические соотношения между различными частями растения в течение всего сезона вегетации остаются теми же, какими они были бы при развитии в идеальных условиях.

Можно заметить, что название «правила приоритетов» в самом общем случае не совсем подходит для описанного подхода. При пропорциональном распределении понятие приоритета не используется. Объединяющим же признаком для данного метода является введение в рассмотрение потенциальных темпов роста. В любом случае рассмотренный алгоритм носит тривиальный и чисто эвристический характер. Вряд ли он применим для описания тонких механизмов адаптации и саморегуляции растения в онтогенезе.

Второй, более многочисленный класс образуют модельные подходы, в которых тем или иным образом вводится понятие внутренней регуляции растения. Предполагается, что в живом организме существуют органы или механизмы управления, контуры обратных связей и пр.

Простейшим «управленческим» подходом является популярный в комплексных моделях алгоритм, связанный с введением ростовых функций.

**Ростовые функции.** Аппарат ростовых функций – самый ранний, самый простой и самый распространенный метод математического описания распределения первичных ассимилятов между органами растения. Подавляющее большинство комплексных моделей агроэкосистем используют именно этот подход. Его сущность наиболее концентрированно изложена в трудах Ю.К. Росса [15], который справедливо считается одним из основателей советской школы математического моделирования продукционного процесса. Согласно этому методу, первичные ассимилянты распределяются между отдельными органами растения в соответствии с предопределенными долями. Методы вычисления этих долей  $u_i = u_i(t_b)$ , зависящие от биологического времени, собственно и носят название ростовых функций или, в западной терминологии, distribution keys [16]. Для подобного выбора программы управления ростом модельного растения используются данные полевых и лабораторных экспериментов, а также соображения здравого смысла. Так, ясно, что для листьев и корней значение ростовой функции должно монотонно уменьшаться по мере старения растения, для генеративных же органов, например колоса, наоборот, ростовая функция тождественно равна нулю до момента колошения и затем резко возрастает при его переходе на генеративную стадию развития.

Ясно, что жесткое, нормативное назначение распределения ассимилятов, т.е. по сути, программы развития, никаким образом не позволяет учесть адаптационные механизмы растения или отразить влияние внешних условий на качественные аспекты органогенеза. Неизвестны и успешные модификации данного алгоритма, позволяющие учесть наличие в органах растения пулов запасных веществ. Безусловно, применение метода ростовых функций может быть оправданным в комплексных моделях продуктивности, носящих чисто прикладной характер и служащих для описания поведения растения в средних условиях данной местности. Здесь на первый план выступает главное и единственное преимущество данного метода – простота. То же, что этот подход зачастую применяется и в моделях, претендующих на научность (по крайней мере, судя по наполнению других ее блоков), нельзя объяснить ничем, кроме консерватизма или интеллектуальной инфантильности ее разработчиков.

В рамках этого подхода трудно говорить о наличии регулирования как такового – управление задано жестко, и никаких обратных связей, позволяющих скорректировать его, не существует. Но наличие динамической программы развития позволяет формально включить этот примитивный алгоритм в рассматриваемый класс. Настоящими же «регуляционными» моделями можно называть те, в которых вводится в явном виде базовое понятие теории автоматического управления – обратная связь, т.е. искомое управление определяется как функция тех или иных переменных, описывающих внутреннее состояние системы.

**Модель с регулированием темпов потенциального роста** является оригинальной разработкой, выполненной в Институте экофизиологии и садоводства INRA (Франция). Используемый алгоритм по своей сути служит развитием правила приоритетов [1]. Принципиальные стороны модели заключаются в следующем.

1. Предполагается, что для растения (в оригинальных исследованиях объектом моделирования являлось фруктовое дерево) существует и может быть построена норма равновесного, сбалансированного роста надземной и корневой частей

$$\lambda_{eq}(t_b) = \left( \frac{W_s}{W_r} \right)_{eq}, \quad (3)$$

где под биомассами побега и корня ( $W_s$  и  $W_r$ ) понимаются не общие значения массы надземной и подземной частей, а только их активные составляющие, принимающие участие в процессах поглощения структурообразующих субстратов. В побеге учитывается только биомасса зеленых листьев, в корне – биомасса живых корней меристемы. Величина  $\lambda_{eq}$  зависит от возраста растения. Таким образом, выдвигается тезис о том, что в свободных условиях (без

внешних антропогенных раздражений) темпы роста составляющих органов могут быть произвольными (определяются благоприятностью внешних условий), но аллометрические соотношения между ними остаются постоянными.

2. Для каждого момента физического или биологического времени могут быть вычислены безусловные потенциальные потребности органов в первичных ассимилятах (подобно правилу приоритетов):

$$G_{sh}^0 = G_{sh}^0(W_s, t_b),$$

$$G_r^0 = G_r^0(W_r, t_b)$$

и текущее соотношение активных биомасс побега и корня

$$\lambda(t_b) = \frac{W_s(t_b)}{W_r(t_b)}.$$

3. Далее осуществляется пересчет потребностей надземной и корневой частей в соответствии с наблюдаемым дисбалансом развития (отличие текущей величины  $\lambda$  от ее равновесного значения)

$$\begin{aligned} G_s &= G_s^0 \cdot \lambda_{eq} / \lambda, \\ G_r &= G_r^0 \cdot \lambda / \lambda_{eq}. \end{aligned} \quad (4)$$

4. С использованием скорректированных значений потребностей осуществляется распределение имеющегося ресурса ассимилятов в соответствии с выбранной схемой приоритетов.

Описанная модель позволяет отразить адаптационные механизмы реакции растения на внешнее изменение характеристик органогенеза лишь в узкой области своих параметров, отвечающих случаю квазипропорционального потенциального роста побега и корня. Излишняя оригинальность и нетривиальная интерпретируемость изложенного подхода заставляют относиться к нему с некоторой опаской. Действительно, качественные свойства получаемых решений могут оказаться сильно зависящими от выбранных параметров и отличаться непредсказуемым и неожиданным поведением.

**Модель Рейнольдса и Чена**, называемая самими авторами **координационным подходом**, в наибольшей степени соответствует представлениям о классической системе управления (Reynolds, Chen, 1996) [1]. Ограничимся изложением простейшей модификации, в которой не учитывается пул запасных веществ, хотя этот случай подробно описан в цитируемой работе. Модель Чена-Рейнольдса базируется на следующих положениях.

1. Интенсивности поглощения корнями азота и аккумуляции листьями углерода полагаются пропорциональными биомассе соответствующих органов

$$\begin{aligned} S_C &= \sigma_C \cdot W_s, \\ S_N &= \sigma_N \cdot W_r. \end{aligned} \quad (5)$$

2. Темп производства новой структурной биомассы подчиняется правилу монолимитирования

$$Z = \min(S_C / f_C, S_N / f_N). \quad (6)$$

3. Вводится в рассмотрение величина текущего дисбаланса темпов поглощения

$$\text{Im} = \frac{S_C}{f_C} - \frac{S_N}{f_N}. \quad (7)$$

4. Вводя в рассмотрение вектор управления  $u = (u_s, u_r)^T$ , для которого его компоненты суть доли роста побега и корня ( $u_s + u_r = 1$ ) и учитывая, что

$$\begin{aligned} \frac{dW_s}{dt} &= u_s \cdot Z, \\ \frac{dW_r}{dt} &= u_r \cdot Z = (1 - u_s) \cdot Z, \end{aligned} \quad (8)$$

легко найти стационарное значение управления, т.е. такие величины  $u_s$  и  $u_r$ , которые гарантируют отсутствие дисбаланса поглощения в момент времени  $t+dt$  при условии, что его не наблюдалось в момент времени  $t$  (для равновесного роста):

$$\begin{aligned} u_s^0 &= \frac{\sigma_N / f_N}{\sigma_C / f_C + \sigma_N / f_N}, \\ u_r^0 &= \frac{\sigma_C / f_C}{\sigma_C / f_C + \sigma_N / f_N}. \end{aligned} \quad (9)$$

5. Для отражения в модели обратной связи управления с дисбалансом темпов поглощения вводится следующая формализация:

$$\begin{aligned} u_s &= \frac{\sigma_N / f_N + P}{\sigma_C / f_C + \sigma_N / f_N}, \\ u_r &= \frac{\sigma_C / f_C - P}{\sigma_C / f_C + \sigma_N / f_N}, \end{aligned} \quad (10)$$

где  $P = -k \cdot \text{Im} / Z$ .

Удобство подобной формы состоит в том, что она позволяет дать физическую интерпретацию коэффициенту усиления  $k$ , который в данном случае представляет собой величину, обратную характерному времени релаксации начального возмущения и возвращения модельного растения в условия сбалансированного роста. Набор этих соотношений представляет собой классическую динамическую систему регулирования с контуром обратной связи. Предложенный Рейнольдсом и Ченом подход позволяет на качественном уровне адекватно отразить адаптационные свойства, присущие растению в период вегетативного роста. Выбором величины  $k$  варьируются темпы возвращения растения к равновесным условиям при искусственном выведении его из этого состояния. При этом стремление к стационарному отношению корень–побег всегда носит односторонний характер – перерегулирования не наблюдается.

**Модель «строительства с колес»** разработана Р.А. Полуэктовым и А.Г. Топажем [1] для использования ее в комплексной модели продукционного процесса третьего уровня продуктивности. Сущность алгоритма состоит в том, что дискретная программа управления в растении на каждом шаге модели строится так, чтобы обеспечить полную утилизацию питательных веществ на следующем шаге (вновь образуемые углеродные и азотные ассимиляты связываются в структурную биомассу сразу и без остатка).

Обозначим общее количество вновь синтезированных в день  $k$  продуктов фотосинтеза через  $\Phi(k)$ . Согласно общему принципу, эти продукты после учета затрат на темновое дыхание должны быть распределены между двумя частями системы:

$$\begin{aligned} \Delta W_r(k) &= u_r \cdot \Phi(k), \\ \Delta W_s(k) &= (1 - u_r) \cdot \Phi(k), \end{aligned} \quad (11)$$

где  $\Delta W_r(k)$  и  $\Delta W_s(k)$  – приращения биомассы корней и надземной части растений на  $k$ -м временном шаге;  $u_r$  – искомое управление в терминах доли ассимилятов, направляемой в корни. Итак, рассчитываются приращения структурных биомасс корней и побега, исходя из уровня доступных сахаров и в предположении, что все доступные вновь синтезированные углеродные ассимиляты используются на построение структуры.

Теперь обозначим через  $\Delta N_s(k)$  и  $\Delta N_r(k)$  приращения содержания азота в надземной и корневой частях посева на шаге  $k$

$$\begin{aligned} \Delta N_s(k) &= \Delta W_s(k) \cdot KS_c \cdot N_{shoot}, \\ \Delta N_r(k) &= \Delta W_r(k) \cdot KR_c \cdot N_{root}, \end{aligned} \quad (12)$$

где  $KS_c$  и  $KR_c$  – коэффициенты конверсии углеводов в структурную биомассу побега и корня, а  $N_{shoot}$  и  $N_{root}$  – концентрации азота в двух частях посева. Обе эти составляющие зависят от коэффициента распределения биомассы  $u_r$ .

Оценим количество соединений азота  $\Delta N_{av}(k)$ , которое может быть поглощено корневой системой на очередном шаге расчета – в течение очередных суток:

$$\Delta N_{av}(k) = V_N \cdot \int_{(k-1)T}^{RT} (\Omega(k-1) + \omega(t)) \cdot dt,$$

где  $V_N$  – скорость поглощения азота единичной поверхностью корня;  $\Omega(k-1)$  – плотность корней в почве на предыдущем шаге модели;  $\omega(t)$  – текущее приращение плотности корней. Используя теорему о среднем значении интеграла, получим

$$\Delta N_{av}(k) = V_N \cdot (\Omega(k-1) + \xi \cdot \Delta \Omega(k)), \quad (13)$$

где  $\Delta \Omega(k)$  – приращение плотности корней на  $k$ -м шаге, а  $\xi$  – коэффициент, который можно принять равным 0,5 (соответствует линейному росту).

Приращение площади корней связано с приростом их биомассы соотношением

$$\Delta\Omega(k) = S_{root} \cdot \Delta W_r(k), \quad (14)$$

где  $S_{root}$  – площадь корней, отнесенная к единице биомассы.

Предполагаем, что поглощенный азот также весь участвует в образовании структурной биомассы растения (не образуется запасов минерального азота и мобильных углеводов). Тогда должно быть выполнено следующее уравнение баланса:

$$\Delta N_s(k) + \Delta N_r(k) = \Delta N_{av}(k). \quad (15)$$

Обе части (15) зависят от неизвестной величины – коэффициента  $u_r$ . При этом правая часть монотонно (линейно) увеличивается с ростом  $u_r$  (следует из (11), (13), (14)). Концентрация азота в структурной биомассе зависит от стадии онтогенеза: в надземной части растения она уменьшается в ходе онтогенеза, но всегда остается выше концентрации азота в корнях. Если принять во внимание соотношения (11) и (12), то из этого следует, что величина левой части равенства (15) уменьшается с ростом  $u_r$ . Поэтому соотношение (15) может выполняться при единственном значении  $u_r$ , удовлетворяющем условию баланса и значение которого несложно найти в явном виде в силу линейности всех основных уравнений. Биологический смысл имеют значения коэффициента  $u_r$ , заключенные в пределах от нуля до единицы. Случай  $u_r > 1$  означает, что эта величина должна быть принята равной единице, т.е. все накопленные за сутки ассимилянты должны быть использованы на построение надземных органов. В случае  $u_s > 1$  корневая система не в состоянии обеспечить азотом вегетирующее растение, это должно привести к ингибированию фотосинтеза дефицитом азота.

Авторы модели показали ее применимость для адекватного описания поведения посева для широкого спектра внешних условий.

Наконец, для моделирования распределения ассимилянтов между побегом и корнем в процессе роста с успехом может быть применен вариационный подход.

**Модель оптимального роста.** Для краткого описания оригинальной модели будем использовать тот же подход, который использовался в вариационной задаче описания развития (система уравнений (2)) [1]. Действительно, для этого достаточно детализировать простейшую абстрактную модель, т.е. дифференцировать общие компартменты «вегетативные органы» и «генеративные органы» на составляющие их реальные части растения – корни, листья, колос и т.д. Для получившейся более сложной, но и более приближенной к реальности модели можно будет сформулировать функционал цели в терминах максимальной мощности генеративных органов на конечный момент вегетации. Это относится только к однолетним растениям. Неумирающий зимой организм обладает большей степенью «эгоизма», и понятие выживаемости имеет для него не меньший смысл, чем производство потомства в данном году, т.е. принцип оптимальности

должен быть записан в некой интегральной форме по всему жизненному циклу растения, с учетом множественности сезонов плодоношения. И вряд ли метод оптимальности в изложенной форме годится для растений, размножающихся вегетативным способом.

Решением вариационной задачи, т.е. оптимальным управлением, будут доли первичных ассимилянтов, используемые для роста выделенных органов в каждый момент онтогенеза. В данном случае вид решения аналитически находится для самого общего случая: если управление входит в уравнения эволюции системы линейным образом, то максимум функционала цели достигается на поверхности ограничений. Можно дать и четкое математическое доказательство высказанной гипотезы. Для этого проще всего воспользоваться аппаратом динамического программирования.

Перепишем систему (2) для случая отсутствия внешних случайных возмущений:

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = U \cdot Z, \\ \frac{dY}{dt} = F_Y(X, t), \\ \frac{dZ}{dt} = F_Z(X, Y, t), \end{cases} \quad (16)$$

где интерпретация динамических переменных и параметров приведена выше. Будем искать управление в виде решения вариационной задачи

$$U = \arg \max_U (X_G(t_N)); \quad U > 0, \quad \|U\| = 1, \quad (17)$$

$t_N$  – время окончания вегетации;  $X_G$  – часть вектора состояния  $X$ , включающая в себя описание состояния генеративных органов.

Учет внешних случайных возмущений требует записать выражение для функционала цели в вероятностной форме, т.е. использовать вместо случайной теперь величины  $X_G$  некую характеристику ее распределения. Это усложняет решение задачи, но не меняет принципиального алгоритма его нахождения [1]. Для поиска управления воспользуемся стандартной процедурой динамического программирования Беллмана.

Пусть  $L(X, Y, Z, t)$  – максимальное значение функционала цели, которое можно достичь при условии, что к моменту времени  $t$  величины динамических переменных модели достигли соответственно значений  $X$ ,  $Y$  и  $Z$ . Дадим времени малое виртуальное приращение  $\Delta t$  и запишем для него выражение для функционала  $L$ :

$$\begin{aligned} L(X + \delta X(U, \Delta t), Y + \delta Y(U, \Delta t), Z + \delta Z(U, \Delta t), t + \Delta t) = \\ = L(X, Y, Z, t) + \frac{\partial L}{\partial X} \cdot \delta X + \frac{\partial L}{\partial Y} \cdot \delta Y + \frac{\partial L}{\partial Z} \cdot \delta Z + \frac{\partial L}{\partial t} \Delta t = \\ = L(X, Y, Z, t) + \frac{\partial L}{\partial X} \cdot \frac{dX}{dt} \Delta t + \frac{\partial L}{\partial Y} \cdot \frac{dY}{dt} \Delta t + \frac{\partial L}{\partial Z} \cdot \frac{dZ}{dt} \Delta t + \\ + \frac{\partial L}{\partial t} \Delta t + O(\Delta t) = L + \left( \frac{\partial L}{\partial X} \cdot U \cdot Z + \frac{\partial L}{\partial Y} \cdot F_Y(X, t) + \right. \\ \left. + \frac{\partial L}{\partial Z} \cdot F_Z(X, Y, t) + \frac{\partial L}{\partial t} \right) \Delta t + O(\Delta t). \end{aligned} \quad (18)$$

Так как  $L$  есть максимальное значение функционала цели, достижимое от заданного состояния, то запишем основное уравнение динамического программирования:

$$L(X, Y, Z, t) = \max_U \{L(X + \delta X(U, \Delta t), Y + \delta Y(U, \Delta t), Z + \delta Z(U, \Delta t), t + \Delta t)\}. \quad (19)$$

Подставляя в (19) выражение (18) и собирая члены, зависящие от управления, получаем

$$U = \arg \max_U \left\{ \frac{\partial L}{\partial X} \cdot U \right\}. \quad (20)$$

Теперь легко показать, что оптимальная программа управления записывается в виде

$$U_i = \begin{cases} 0, & \text{если } \frac{\partial L}{\partial X_i} \neq \max_j \left( \frac{\partial L}{\partial X_j} \right), \\ 1, & \text{если } \frac{\partial L}{\partial X_i} = \max_j \left( \frac{\partial L}{\partial X_j} \right). \end{cases} \quad (21)$$

В каждый момент времени все доступные ассимилянты направляются к тому единственному органу, рост которого наиболее важен в смысле достижения конечной цели. В теории поставленная задача оказывается полностью решенной. Действительно, если записать в явном виде выражение для функционала  $L(X, Y, Z, t_N) \equiv X_G(X)$  в конечный момент  $t$ , то значение функционала  $L$  для произвольного момента времени и состояния динамической системы должно находиться решением «обратным ходом» вытекающего из вышеприведенных соотношений уравнения  $\frac{\partial L}{\partial X} \cdot U \cdot Z + \frac{\partial L}{\partial Y} \cdot F_Y(X, t) + \frac{\partial L}{\partial Z} \cdot F_Z(X, Y, t) + \frac{\partial L}{\partial t} = 0$ , где вектор оптимального управления на каждом шаге определяется исходя из текущих значений частных производных  $L$  по  $X$ . На практике аналитическое решение последнего уравнения возможно лишь в исключительных случаях и для крайне узкого класса функций  $F_Y, F_Z$ . Но общий вид решений – управление на границе – всегда остается неизменным. Графическая интерпретация полученного решения для случая двух переменных состояния  $(\xi, \zeta)$  показана на рисунке 6.



Рис. 6. Кривая равновесного роста и характер оптимального управления потоками первичных ассимилянтов в простейшей модели органогенеза

В пространстве переменных  $(\xi, \zeta)$  существует некая кривая равновесного роста, определяемая уравнением  $\frac{\partial L}{\partial \xi} = \frac{\partial L}{\partial \zeta}$ . Если точка, определяющая текущее

положение системы, лежит ниже кривой, то вектор управления направлен вертикально вверх и все ресурсы направляются на рост органа  $\zeta$ . Если точка лежит выше кривой, то стремление системы к равновесной кривой происходит по горизонтальной траектории.

В ходе реализации подобной программы развития неизбежно наступает момент, когда система достигает равновесной кривой. Интуитивно ясно, что стремление к оптимальному росту должно поддерживать нахождение системы на наилучшей траектории развития и распределение темпов роста должно определяться наклоном равновесной кривой (текущим значением производной). Классическая теория управления, однако, не позволяет получить этот результат в явном виде.

Для частной задачи, когда в растении пространственно выделяются только два вегетативных компартмента – побег и корни, уравнения динамики выглядят следующим образом:

$$\begin{aligned} \frac{dW_s}{dt} &= u_s \cdot Z, \\ \frac{dW_r}{dt} &= u_r \cdot Z = (1 - u_s) \cdot Z, \\ S_C &= \sigma_C \cdot W_s, \quad S_N = \sigma_N \cdot W_r, \\ Z &= \min \left( \frac{S_C}{f_C}, \frac{S_N}{f_N} \right). \end{aligned} \quad (22)$$

В уравнениях (22) под  $S_C$  и  $S_N$  понимаются потоки поглощенного углерода и азота, а параметры  $f_C, f_N$  имеют физический смысл их относительного содержания в структурной биомассе. В качестве функционала цели для описания строго вегетативной стадии развития была выбрана величина  $I = W_s(T) \cdot W_r(T) | T \rightarrow \infty$ . Заметим, что в данном случае цель формулируется не в терминах конечной мощности генеративных органов – соответствующий компартмент даже не включен в исходную модель. Из общей вариационной постановки вытекает, что на этапе вегетативного роста локальной целью для растения является именно максимизация накопления вегетативной биомассы в тех или иных интегральных показателях. Для выбранного функционала цели уравнения динамического программирования могут быть разрешены явным образом, приводя к схеме управления

$$u = \begin{cases} 0, & \text{если } \frac{S_C}{f_C} > \frac{S_N}{f_N}, \\ 1, & \text{если } \frac{S_C}{f_C} < \frac{S_N}{f_N}, \end{cases} \quad (23)$$

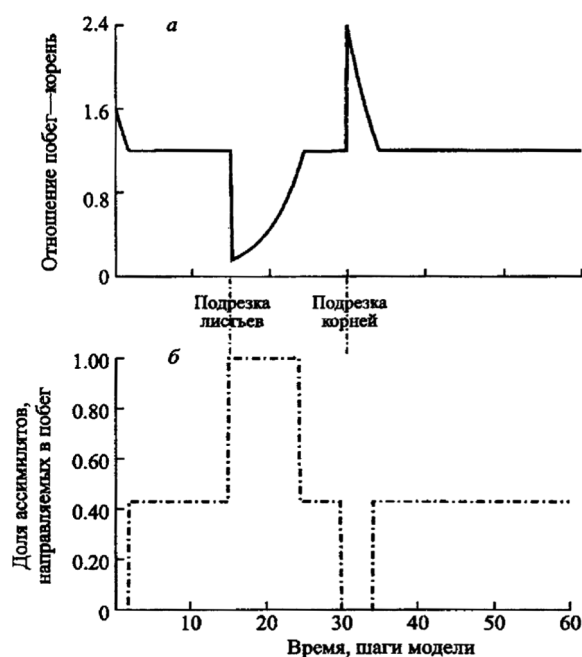


Рис. 7. Исследование модели органогенеза в оптимальном режиме управления. Динамика отношения побег—корень (а) и доли первичных ассимилятов, поступающих в побег (б), как реакций на внешние раздражения

а на равновесной кривой дают третью ветку решения

$$u = S_N / f_N (S_C / f_C + S_N / f_N)^{-1}.$$

Некоторые получаемые результаты представлены на рисунке 7 [1]. Видно, что применение принципа оптимальности способно отразить на качественном уровне основные закономерности реально присутствующих в растении регуляторных механизмов.

Вычисление значения выбранного функционала цели показывает, что его величина для вариационного подхода оказывается хотя и незначительно, но больше, чем для подходов, основанных на применении обратных связей. Это служит косвенным доказательством того, что выбранная схема управления действительно обладает свойством оптимальности в смысле выбранного критерия.

Примечание: В обзор моделей роста растения в данной статье не включены модели прорастания семян, так как объект моделирования в этом случае — прорастающее семя — существенно отличается от вегетирующего растения, которое можно дифференцировать на побеги и корни. Изменение биомассы в прорастающем семени и сформировавшемся растении происходит вследствие различных процессов (в семени нет фотосинтеза). Описание моделей прорастания семян (а кроме того, и моделей топологической структуры растений) можно найти в книге [1].

## Библиографический список

1. Полуэктов, Р.А. Модели продукционного процесса сельскохозяйственных культур / Р.А. Полуэктов, Э.И. Смолья, В.В. Терлеев, А.Г. Топаж. — СПб., 2006.
2. Жакоб, Ф. Регуляция активности генов / Ф. Жакоб, Ж. Моно // Регуляторные системы клетки. — М., 1964.
3. Торнли, Дж.Г.М. Математические модели в физиологии растений / Дж.Г.М. Торнли. — Киев, 1982. (Thornley J.H.M. Mathematical models in plant physiology. London, 1976).
4. Пригожин, И. Современная термодинамика. От тепловых двигателей до диссипативных структур / И. Пригожин, Д. Кондепуди. — М., 2002.
5. Аптер, М. Кибернетика и развитие / М. Аптер. — М., 1970.
6. Корочкин, Л.И. О путях логического анализа индивидуального развития / Л.И. Корочкин // Математическая биология развития : сб. ст. — М., 1982.
7. Батыгин, Н.Ф. Расчет онтогенеза пшеницы : метод. рекомендации / Н.Ф. Батыгин, А.М. Демьянчук. — СПб., 1995.
8. Розен, Р. Принцип оптимальности в биологии / Р. Розен. — М., 1969.
9. Тооминг, Х.Г. Солнечная радиация и формирование урожая / Х.Г. Тооминг. — Л., 1977.