

А. Г. Топаж, Л. А. Хворова

Количественная оценка фенотипической пластичности в модели оптимального роста растений*

A. G. Topaj, L. A. Khvorova

Quantitative Estimation of Phenotypic Flexibility in Optimal Plant Growth Model

Фенотипическая пластичность — основной механизм адаптации растительного организма к изменениям окружающей среды, обеспечивающий устойчивость его роста и развития. Предлагается оригинальный математический критерий оценки фенотипической пластичности, основанный на анализе формы изоклин функции отклика для зависимости темпа роста от уровней лимитирующих факторов. Критерий представляет собой величину комфортной зоны, в которой гарантируется обеспечение заданного уровня продуктивности. Основным фактором, обуславливающим экологическую устойчивость (стабильность) растений, выступает их способность к адаптации. Рассмотрены простейшие модели распределения первичных ассимилятов между органами растения, основанные на использовании принципа оптимальности. Показано, что телеономические модели роста позволяют отразить адаптационные свойства растений в терминах введенного показателя. Формирование универсального количественного критерия экологической устойчивости окажется полезным для решения следующих практических задач: верификации математических моделей роста растений и оценки качества новых сортов.

Ключевые слова: фенотипическая пластичность, функции отклика, принцип оптимальности.

DOI 10.14258/izvasu(2014)1.1-40

Определяющей чертой, присущей дикорастущим растениям, является их устойчивость к внешним факторам, проявляющаяся в широких интервалах вариаций характеристик окружающей среды. Не будет преувеличением сказать, что возможность сравнительно безболезненно переживать этапы неблагоприятно складывающейся обстановки имеет для растения большую важность, нежели полное использование резервов для максимально быстрого роста в течение благоприятных этапов.

Культурные растения, возделываемые, как правило, в комфортных условиях, в значительной мере

Phenotypic flexibility is a prominent mechanism of plant adaptation to environmental variations to provide plant growth and development stability. In the paper, the distinctive quantitative criterion of phenotypic flexibility estimation is presented. It is based on analysis of isoclinical lines of response function of relationship between growth rate and limiting levels of environmental factors. The criterion represents the depth of a comfortable zone where the predefined level of efficiency is guaranteed. The major factor of plants ecological stability is plants ability to adaptation. Modeling of primary assimilate distributions between plant organs is developed in accordance with the optimality principle. It is demonstrated that teleonomic models are able to predict adaptive properties of a plant in terms of the introduced indicator. Universal quantitative criterion of ecological stability is extremely useful for solving the following practical problems: mathematical models verification of plants growth and quality assessment of new grades.

Key words: phenotypic flexibility, response function, optimal principle.

теряют устойчивость. Поэтому повышение жизнестойкости вновь выводимых сортов или обеспечение их устойчивой продуктивности является важной задачей селекции. Одна из интересных задач в этом направлении — формулировка критерия, характеризующего устойчивость. Таким показателем уже не может служить просто средняя продуктивность или ее максимально возможное значение, получаемое при оптимальном сочетании влияющих факторов. По настоящему качественным может считаться только тот сорт, который характеризуется не только и не столько абсолютной высотой, но в первую очередь гладко-

* Работа выполнена в рамках государственного задания «Изучение процессов конвекции и теплопереноса в анизотропных областях и областях с границами раздела» №7.3975.2011.

стью пика максимума гипотетической поверхности отклика урожайности в пространстве выбранных влияющих факторов. Количественной характеристикой этой гладкости может служить, например, так называемая норма реакции — площадь сечения поверхности отклика на уровне продуктивности, равном определенной выбранной доле либо от некоего опорного, либо от максимального значения [1]. То есть критерий в данном случае представляет собой величину комфортной зоны, в которой гарантируется обеспечение заданного уровня продуктивности в абсолютных величинах.

Основным фактором, обуславливающим видимую экологическую устойчивость растений, выступает их способность к адаптации. Представим себе случай, когда, с точки зрения физики или химии, недостаток того или иного фактора оказывается сильно влияющим на определяющие процессы жизнедеятельности. Благодаря определенной внутренней перестройке своей программы развития растение оказывается способным оперативно отреагировать на изменение обстановки и сгладить возможные негативные последствия этого изменения. И наблюдаемые последствия выхода внешнего фактора за пределы комфортной зоны оказываются значительно меньше, чем этого можно было бы ожидать. Подобная «биологическая» обусловленность экологической устойчивости носит название *фенотипической пластичности* и определяется как способность растения изменять свой фенотип в ответ на изменение характеристик окружающей среды.

В сложной генетической программе растения предусмотрены многочисленные обратные связи и зачастую достаточно нетривиальные механизмы фенотипически пластичных реакций для демпфирования эффектов, вызванных недостатком лимитирующих ресурсов. Однако наиболее действенным и эффективным способом здесь выступает регуляция программы роста, а точнее — изменение характеристик распределения ассимилятов между органами, приводящая, в самом простом варианте, к изменению видимого соотношения «побег — корень». В этом случае основным показателем оценки качества различных математических моделей органогенеза должна выступать их пригодность для описания наблюдаемой в реальности фенотипической пластичности растений. Это остается верным и для моделей продукционного процесса, основанных на экстремальных принципах.

Количественный критерий пластичности. Традиционный способ описания фенотипической пластичности растений в онтогенезе состоит в наблюдении за расчетными или реальными биомассами или размерами ассимилирующих органов — корней и листьев. Получение соответствующей экспериментальной информации в полевых условиях (особенно

для корневой системы) неизбежно носит разрушающий характер. В настоящей работе предлагается подход, сущность которого состоит в том, что для формирования критерия пластичности используются не прямые, а косвенные данные — вид функции отклика темпов интегрального роста растения от уровней лимитирующих факторов. Действительно, видимые изменения в размере органов как реакция на вариации внешних условий не есть самодовлеющая ценность для растения. Это не цель, а средство поддержания экологической устойчивости. И можно показать, что достигается эта цель в данном случае путем увеличения *взаимозаменяемости* лимитирующих факторов, которую можно оценить путем анализа формы единственной поверхности отклика. Поясним сказанное на примере функции двух факторов, например, освещенности и уровня минерального питания.

Пусть L — некая количественная характеристика, определяющая интегральную благоприятность развития растения, например, относительная скорость роста на вегетативной стадии. Выделим два основных влияющих на нее фактора внешней среды X и Y . Тогда в детерминированной системе описания существует некая однозначная зависимость $L(X, Y)$, которую мы будем в дальнейшем называть *функцией отклика*. Примем для простоты, что эта функция строго неубывающая по обоим аргументам. Тогда в пространстве параметров (X, Y) можно изобразить изоклины — линии равного уровня функции отклика. Форма функции отклика вполне определяется формой изоклин. При подобном графическом изображении определяющим становится понятие взаимозаменяемости факторов или компенсаторной способности рассматриваемой системы. Вопрос о том, насколько недостаток одного лимитирующего элемента может быть восполнен избытком другого, является одним из центральных вопросов классической экологии. С одной стороны, известен сформулированный в 1949 г. закон Вильямса или закон незаменимости фундаментальных факторов, который гласит, что полное отсутствие в окружающей среде фундаментальных факторов (света, воды, CO_2 , питательных веществ) не может быть заменено (компенсировано) другими факторами. С другой стороны, выявленный Э. Рюбелем в 1930 г. закон компенсации утверждает, что отсутствие или недостаток некоторых экологических факторов может быть компенсирован каким-либо другим близким (аналогичным) фактором. В пространстве аргументов функции отклика количественным показателем взаимозаменяемости факторов может служить угол наклона касательной к изоклинам. Чем более близок этот угол к 45° , тем более взаимозаменяемы в данной точке рассматриваемые лимитирующие факторы. Можно ввести более строгое математическое определение данного понятия.

Будем называть локальным показателем компенсации для данной функции отклика $L(x, y)$ величину $\mu(X, Y)$, определяемую из соотношения

$$\mu(X, Y) = \min \left[\frac{\frac{\partial L}{\partial x}}{\frac{\partial L}{\partial y}}, \frac{\frac{\partial L}{\partial y}}{\frac{\partial L}{\partial x}} \right]. \quad (1)$$

Локальный показатель компенсации определяет то, сколько нужно будет «добавить» в окружающую среду альтернативного фактора, чтобы скомпенсировать потерю единицы другого фактора, наиболее критичного для сложившихся условий. Аналогично можно ввести понятие среднего или интегрального показателя компенсации $\bar{\mu}$, который определяется на всем пространстве (X, Y) , т. е. характеризует конкретный вид функции отклика в целом:

$$\bar{\mu} = \iint_{\Omega_{XY}} \mu(X, Y) \cdot p(X, Y) \cdot dX \cdot dY, \quad (2)$$

где $p(X, Y)$ — совместная функция распределения лимитирующих факторов на всем пространстве их возможных значений Ω_{XY} .

Согласно определению, значение интегрального показателя компенсации нормировано на единичном интервале. В частности, если интервал задания факторов представляет собой всю первую четверть плоскости действительных чисел, и значения факторов предполагаются распределенными на нем равномерно, то выражение (2) преобразуется к виду

$$\bar{\mu} = \lim_{T \rightarrow \infty} \left(\frac{1}{T^2} \cdot \int_0^T \int_0^T \mu(X, Y) \cdot dX \cdot dY \right). \quad (3)$$

Рассмотрим примеры вычисления введенных показателей для некоторых простейших видов функций отклика.

а) *Функция отклика с мономитированием* $L(X, Y) = \min(a \cdot X, b \cdot Y)$. Это типичный пример явной реализации закона Вильямса или агрохимического принципа «бочки Либиха». В рассматриваемом случае изоклины функции отклика представляют собой прямые углы, «развернутые вниз», и недостаток одного ресурса никак нельзя восполнить другим. Воспользовавшись формулами (1), (3), получим

$$\mu(X, Y) \equiv 0 \Rightarrow \bar{\mu} = 0 \quad \forall a, b. \quad (4)$$

б) *Функция* $L(X, Y) = \max(a \cdot X, b \cdot Y)$. Изоклины функции отклика представляют собой прямые углы, «развернутые вверх». Несмотря на полную логическую противоположность этой и рассмотренной ранее функций, они демонстрируют практически одинаково слабую взаимозаменяемость аргументов:

$$\mu(X, Y) = \begin{cases} 0 & , \quad a \cdot X \neq b \cdot Y \\ \min\left(\frac{a}{b}, \frac{b}{a}\right) & , \quad a \cdot X = b \cdot Y \end{cases} \Rightarrow \bar{\mu} = 0 \quad \forall a, b$$

в) *Функция* $L(X, Y) = a \cdot X + b \cdot Y$. Изоклины представляют собой прямые линии:

$$\mu(X, Y) = \min\left(\frac{a}{b}, \frac{b}{a}\right) \Rightarrow \bar{\mu} = \min\left(\frac{a}{b}, \frac{b}{a}\right). \text{ Для частного}$$

случая $a = b$ рассматриваемая функция демонстрирует абсолютные, максимально возможные компенсаторные свойства в терминах рассматриваемого показателя взаимозаменяемости.

г) *Функция* $L(X, Y) = a \cdot X \cdot Y$. Изоклины представляют собой равносторонние гиперболы. Применяя формулы (1), (3), получим $\mu(X, Y) = \min\left(\frac{X}{Y}, \frac{Y}{X}\right) \Rightarrow \bar{\mu} = \frac{1}{2}$.

Проинтерпретируем фенотипическую пластичность в терминах формы изоклин получаемой функции отклика. Интуитивно ясно, что пластичное растение характеризуется способностью так внутренне перестраиваться при недостатке одного из определяющих ресурсов роста, чтобы максимально безболезненно восполнить его дефицит за счет использования других ресурсов. Именно за счет этого и достигается гладкость пика функции отклика, т. е. экологическая устойчивость. Иными словами, более пластичное растение должно иметь более гладкие изоклины функции отклика, нежели его менее пластичный аналог. А суть механизмов фенотипической пластичности должна состоять в «скруглении» изоклин функции отклика (увеличению интегрального показателя компенсации) по сравнению с той ее формой, которая вытекала бы из рассмотрения только законов метаболизма. В переложении на проблему описания органогенеза это означает, что предлагается оценивать адаптационные свойства реального или модельного растения по тому, насколько получаемая функция отклика демонстрирует компенсаторные свойства в пространстве определяющих характеристик внешней среды.

Показатели фенотипической пластичности в моделях оптимального роста. Задача распределения образованных в результате ассимиляции ресурсов роста между органами растения (в частности, между побегом и корнем) представляет собой классическую проблему теории математического моделирования продукционного процесса. Ис математической точки зрения основной задачей считается формализация заложенного в растении закона регулирования, т. е. нахождение некоторой величины управления, представляющей собой долю доступного ресурса роста, которая отправляется на производство структурной биомассы того или иного органа. Один из методов решения поставленной задачи — вариационный подход. При этом постулируется, что поведение растения как динамической системы может быть выведено из соображений максимизации величины некоторой целевой функции, т. е. получено как решение задачи оптимального управления. В качестве этой гипоте-

тической глобальной целевой функции естественно выбрать суммарную приспособленность организма, т. е. стремление к воспроизводству наиболее мощного в количественном и качественном отношении потомства. Можно показать, что локальной целью на этапе вегетативной стадии развития становится максимизация темпов интегрального удельного роста [2].

Запишем систему уравнений динамики роста двух вегетативных составляющих растения:

$$\begin{aligned} \frac{dW_s}{dt} &= u_s \cdot Z, \\ \frac{dW_r}{dt} &= (1 - u_s) \cdot Z, \end{aligned} \quad (5)$$

где под W_s и W_r понимаются биомассы побега и корня, а Z определяет доступный ресурс роста (первичные ассимилянты). Будем полагать, что мощность пула ресурса роста в каждый момент времени определяется как мощностью ассимилирующего аппарата (т. е. биомассами соответствующих органов), так и уровнем доступных внешних факторов. Для рассматриваемого случая в качестве этих факторов естественно выбрать, например, интенсивность солнечной радиации (X) и концентрацию питательных веществ в почве (Y). Тогда можно записать $Z = Z(W_s, X, W_r, Y)$.

В роли характеристики, для которой строится функция отклика, будем рассматривать λ — удельный темп роста общей биомассы в установившемся режиме (после затухания переходных процессов). Нас будет интересовать, как будет меняться функция отклика выбранной величины в зависимости от вида функции управления u_s ; в частности, что будет происходить с ней при переходе от роста в отсутствие регуляции ($u_s = \text{const}$) к оптимальному управлению распределением ассимилятов, максимизирующему темп удельного роста.

Пример 1. Пусть $Z = \min(W_s \cdot X, W_r \cdot Y)$. То есть метаболизм обеспечивает общий ресурс роста, вычисляемый по правилу монолимитирования. Найдем вытекающий из выбранной формализации удельный темп роста. Для этого воспользуемся стандартной подстановкой $W_s = e^{\lambda t}$, $W_r = b \cdot e^{\lambda t}$, где b — аллометрическое соотношение «корень — побег» в установившемся режиме. Подставив выражения для установившейся динамики биомасс органов в (5) и разрешив полученную алгебраическую систему относительно b , получим выражение для интенсивности удельного роста

$$\lambda = \min(u_s \cdot X, (1 - u_s) \cdot Y). \quad (6)$$

Видно, что в случае жесткого назначения программа управления функция отклика темпа удельного роста от уровня доступных ресурсов подчиняется стандартному закону монолимитирования. Сравнивая

выражения (6) и (4), убеждаемся, что интегральный показатель компенсации для данного случая равен нулю. Допустим теперь, что управление u_s не постоянно, а может являться функцией внешних условий, т. е. $u_s = u_s(X, Y)$. Согласно общей парадигме оптимального подхода найдем такой вид управления, который максимизирует левую часть уравнения (6). Легко показать, что максимум темпа удельного роста достигается тогда, когда оба выражения под знаком минимума становятся равными друг другу, т. е.

$$u_s^{opt}(X, Y) = \frac{Y}{X + Y},$$

а оптимальное значение темпа удельного роста выражается при этом как

$$\lambda^{opt} = \frac{X \cdot Y}{X + Y}. \quad (7)$$

Изоклины функции отклика, определяемой выражением (7), представляют собой гиперболы, а ее интегральный показатель компенсации равен одной третьей (математические выкладки, приводящие к этому результату, даются в следующем примере). Таким образом, управление, доставляющее максимум удельному темпу роста, одновременно резко усиливает степень взаимозаменяемости факторов, т. е. в конечном счете устойчивость моделируемой системы, по сравнению с гипотетическим случаем, имеет декларативное назначение управления на произвольном постоянном уровне.

Пример 2. Пусть $Z = \frac{W_s \cdot X \cdot W_r \cdot Y}{W_s \cdot X + W_r \cdot Y}$. Теперь опре-

деленные компенсаторные возможности заложены в систему уже на уровне описания метаболизма. Причем степень этой компенсации как раз такова, какая получилась в предыдущем примере после использования оптимального управления. Воспользуемся стандартным подходом для определения удельного темпа роста. После подстановки выражений для установившейся динамики в уравнения (5) и разрешения полученной системы относительно неизвестной λ получаем:

$$\lambda = \frac{u_s \cdot (1 - u_s) \cdot X \cdot Y}{u_s \cdot X + (1 - u_s) \cdot Y}. \quad (8)$$

Найдем показатели компенсации для полученной функции отклика в предположении постоянства управления u_s . Подстановка выражения (8) в (1) приводит к следующему виду локального показателя компенсации:

$$\mu(X, Y) = \min \left(\frac{u_s \cdot X^2}{(1 - u_s) \cdot Y^2}, \frac{(1 - u_s) \cdot Y^2}{u_s \cdot X^2} \right).$$

Воспользовавшись формулой (3) для частного случая ($X < Y$), запишем выражение для определения интегрального показателя компенсации в виде

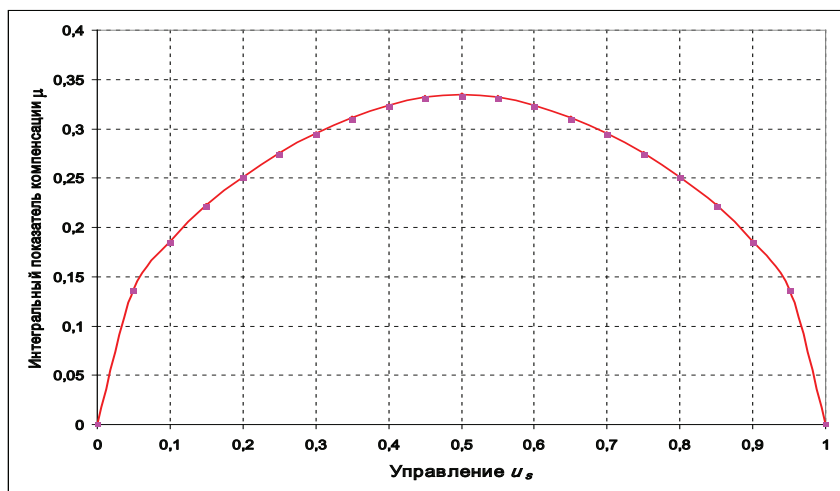
$$\bar{\mu} = \frac{1}{T^2} \cdot \int_0^T dx \cdot \left[\int_0^{\sqrt{\frac{u_s}{1-u_s}} \cdot X} \frac{(1-u_s) \cdot Y^2}{u_s \cdot X^2} dY + \int_{\sqrt{\frac{u_s}{1-u_s}} \cdot X}^T \frac{u_s \cdot X^2}{(1-u_s) \cdot Y^2} dY \right],$$

откуда после несложных преобразований получа

$$\bar{\mu} = \frac{2}{3} \cdot \sqrt{\frac{u_s}{1-u_s}} - \frac{1}{3} \cdot \frac{u_s}{1-u_s},$$
 а, распространив симметрично полученный результат для произвольного сочетания X и Y , окончательно имеем

$$\bar{\mu} = \frac{2}{3} \cdot \sqrt{\gamma} - \frac{1}{3} \cdot \gamma, \quad \gamma = \min\left(\frac{u_s}{1-u_s}; \frac{1-u_s}{u_s}\right). \quad (9)$$

График зависимости полученного коэффициента интегральной компенсации от назначенной величины управления приведен на рисунке. Видно, что максимальное значение интегральной компенсации, равное одной третьей, для выбранного случая достигается при величине $u_s = 0,5$ (мы воспользовались этим результатом в предыдущем примере). Выбор любого другого значения для декларативно назначаемого постоянного управления ухудшает компенсаторные свойства системы.



Зависимость интегрального показателя компенсации функции отклика от постоянного значения управления

Исследуем теперь, к чему приведет отказ от постоянного управления и нахождение его оптимального значения в виде функции текущих характеристик окружающей среды. Найдем, при какой величине u_s и постоянных значениях X, Y выражение (8) приобретает максимальное значение. Продифференцировав (8) по u_s и приравняв полученное выражение к нулю, получим уравнение для поиска оптимального управления: $(u_s^{opt})^2 \cdot (Y - X) - 2 \cdot u_s^{opt} \cdot Y + Y = 0$, разрешив которое относительно u_s^{opt} и выбрав из двух корней физически значимый, имеем

$$u_s^{opt} = \frac{\sqrt{Y}}{\sqrt{X} + \sqrt{Y}}. \quad (10)$$

Подставив (10) в (8), можно получить окончательную формулу для оптимального значения удельной скорости роста:

$$\lambda^{opt} = \frac{X \cdot Y}{(\sqrt{X} + \sqrt{Y})^2}. \quad (11)$$

Форма изоклин функции отклика (11) еще более гладкая, нежели равносторонняя гипербола.

Подставив соответствующее выражение в формулы (1) и (3), получим аналитические выражения для локального и глобального показателей компенсации:

$$\mu(X, Y) = \min\left(\frac{X \cdot \sqrt{X}}{Y \cdot \sqrt{Y}}; \frac{Y \cdot \sqrt{Y}}{X \cdot \sqrt{X}}\right), \dots$$

В рассмотренном примере управление, оптимальное с точки зрения максимизации удельного темпа роста, одновременно приводит к более устойчивой картине реакций растения на изменения уровней доступности факторов, лимитирующих метаболизм производства первичных ассимилятов.

Заключение. Результаты, полученные в ходе исследований, интересны тем, что они демонстрируют отсутствие антагонизма между требованиями оптимальности и устойчивости поведения моделируемой системы. Полученные как решение вариационной задачи уравнения сбалансированного роста оказываются не только асимптотически оптимальными для выбранного функционала цели — такое поведение растений демонстрирует свой позитивный характер еще и в смысле их экологической устойчивости, обусловливаемой фенотипической пластичностью.

Библиографический список

1. Лыкова Н. А., Топаж А. Г. Метод оценки устойчивой продуктивности зерновых культур в агроценозе // Плодородие. — 2007. — № 6.

2. Топаж А. Г., Полуэктов Р. А. Принцип оптимальности в математических моделях органогенеза // Математическое моделирование. — 2005. — Т. 17, № 7.