DOI 10.37882/2223–2966.2022.03.08

О МОДЕЛИРОВАНИИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ АССИМИЛЯТОВ ФОТОСИНТЕЗА РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

Воротынцев Александр Васильевич
К.ф.-м.н., н.с., Федеральный исследовательский центрИнбформатика и управление РАН
avv_alexv@mail.ru

Аннотация. Имитационная модель распределения ассимилятов фотосинтеза растений с помощью ростовых функций нетривиальным преобразованием переменных приводится к эквивалентной довольно простой математической модели, более соответствующей задачам идентификации, исследований и описания механизма адаптации растительного покрова к внешним условиям.

Ключевые слова: распределение ассимилятов фотосинтеза, ростовые функции, оптимизация продуктивности агроценоза, транспирация, физиология растений, агроценоз, моделирование.

ON MODELING THE DISTRIBUTION OF ASSIMILATES OF PHOTOSYNTHESIS OF PLANT COVER

A. Vorotyntsev

Summary. A simulation model of the distribution of plants photosynthesis assimilates using growth functions by nontrivial transformation of variables is reduced to an equivalent rather simple mathematical model more suitable for identification, research and description of the mechanism of adaptation of plant cover to external conditions.

Keywords: distribution of photosynthetic assimilates, growth functions, productivity optimization of agrocenosis, transpiration, plant physiology, agrocenosis, simulation.

Введение

Моделирование динамики роста биомасс и развития органов растений в естественной экосистеме почва — растительный покров (ПРП) — одна из базовых задач описания функционирования агроценозов, прогнозирования их урожайности, оценивания водопотребления растительного покрова (РП) и оценивания его загрязнений.

Для этих целей на основе концепции ростовых функций созданы сложные имитационные компьютерные модели распределения ассимилятов фотосинтеза, а также роста и развития биомасс РП в зависимости от условий внешней среды, [1], [2], [3], [4]. Ростовые функции определяют доли ассимилятов, направляемые в листья, корни, стебли и другие органы РП.

Ростовые функции весьма грубо измеряются экспериментально, [3], [4], как функции времени. Это не позволяет учесть влияние адаптации РП на рост и развитие РП. Чтобы создать новые правдоподобные и достаточно простые для идентификации и практического применения математические модели необходимо разработать описание механизмов регуляции распределения ассимилятов фотосинтеза.

В настоящей работе известная имитационная модель распределения ассимилятов с помощью ростовых функций нетривиальным преобразованием переменных приводится к эквивалентной довольно простой математической модели более удобной для идентификации, исследований и описания механизма адаптации РП к внешним условиям.

Нельзя не отметить, что полученная эквивалентная модель проявляет ряд ценных математических качеств: наличие оптимального режима, структуру сбалансированного роста и развития РП, осреднение влияния случайных колебания параметров внешней среды.

Автор благодарит чл.- корр. РАН, д.ф.-м. наук И.Г. Поспелова, (ФИЦ ИУ РАН), академика РАЕН, д.ф.-м. наук, А.М. Тарко (ФИЦ ИУ РАН), д.т.н. А.Г. Топаж (АФИ РАН), к.ф.-м.н. М.Ч. Юсупова (Технологический университет Таджикистана) за внимание к работе, а также автор благодарит всех, прямо или косвенно имевших отношение к работе.

1. Модель распределения ассимилятов фотосинтеза и дыхания в РП

Рассмотрим следующую модель, см. [1], [2]. [3], [4] распределения ассимилятов фотосинтеза Φ' на рост $\tilde{\rho}_i \Phi' \Delta t$, дыхание роста $\tilde{R} \Delta m_i$ и дыхание поддержания $\tilde{R}_i'(T_i) m_i \Delta t$ биомассы m_i модельного растения:

$$\Delta m_i = \tilde{\rho}_i \Phi' \Delta t - \tilde{R}_i'(T_i) m_i \Delta t - \tilde{R} \Delta m_i, \quad \Phi' = S_l \tau \Phi_0,$$

или (1.1)

или в более формализованном виде

$$\dot{m}_i = \tilde{\rho}_i M \tilde{F} - R_i' m_i, \ \tilde{F} = \frac{1}{M} \frac{\Phi'}{1+\tilde{R}}; \ \dot{m}_i \geq 0; \quad (1.2)$$

$$R_i' = \tilde{R}_i'(T_l)(1+\tilde{R})^{-1}, \ \sum \tilde{\rho}_i = 1, \ \tilde{\rho}_i \geq 0, \ i \in \{l, k, R, s\}.$$

(1.3)

$$M = m_l + m_k, \ p = (\bar{\mu}_s, T_l, T_k, d_a, \ldots). \quad (1.4)$$

Здесь m_i при $i = l$ — биомасса листьев, m_k, m_R, m_s — биомассы корней, репродуктивных органов, стеблей соответственно. Φ' — нетто-фотосинтез, производимый за время τ площадью S_l листьев растений, растущих на единице поверхности почвы. Здесь τ — световая доля суток Δt, в течение которой осуществляется реакция фотосинтеза, производящая Φ_0 углерода ассимилятов. Фитосинтез зеленой части стеблей не учитывается. Также для большей общности в переменных уравнений (1.1)-(1.4) не указываются аргументы, например, зависимость Φ' от температуры T_l листьев, усредненного водного потенциала $\bar{\mu}_s$ почвы и т.д. Аргументы переменных будут конкретизироваться в ходе исследования модели (1.1)-(1.4).

Из выражений (1.1)–(1.4), составляющих основу прикладных продукционных моделей РП следует, что в модели под биомассой m_i понимается масса углерода, содержащаяся в i-м органе растения. При этом полагается, что умножением на известную константу можно пересчитать m_i в массу i-го органа, а также, например, в площадь листьев или в всасывающую поверхность корней. Так, отношение площади и массы листьев к массе углерода в листьях предполагается заданным.

Коэффициенты $\tilde{R}_i'(T_i)$ и $\tilde{R}$ дыхания поддержания и роста — заданные экспериментальные функции.

Системная основа модели (1.1)-(1.4) — это ростовые функции ρ_i, грубо измеряемые экспериментально как функции времени $\rho_i = \rho_i(t)$. Управляющие ростовые функции ρ_i определяют доли углерода ассимилятов, транспортируемых в биомассы m_i, причем так, что биомассы m_i со временем не могут уменьшаться. Заметим, что условие $\dot{m}_i \geq 0$ существенно используется в дальнейшем при нахождении оптимальных ρ_i.

Модель с таким определением ρ_i существенно огрубляет описание реакций растений на изменения параметров $p = (\bar{\mu}_s, T_l, T_k, d_a, \ldots)$, определяемых внешней средой.

Моделирование роста биомассы m_s стеблей представляет сложную задачу. Включим в модель биомассу m_s следующим образом. В (1.2)-(1.3) выполним замену

$$F = (1-\tilde{\rho}_s)\tilde{F}, \ \rho_i = (1-\tilde{\rho}_s)^{-1} \tilde{\rho}_i, \text{ где } \tilde{\rho}_s = \tilde{\rho}_s(t) \quad (1.5)$$

заданная экспериментально определяемая функция, удовлетворяющая уравнению (1.3) для $i = s$. Перепишем (1.2) только для $i = \{l, k, R\}$ в новых обозначениях

$$\dot{m}_i = \rho_i M F - R_i' m_i, \ F = \frac{1-\tilde{\rho}_s(t)}{M} \frac{\Phi'}{1+\tilde{R}},$$
$$i = \{l, k, R\}. \quad (1.6)$$

$$\rho_l + \rho_k + \rho_R = 1, \ \rho_i \geq 0, \ f_i \geq 0, \text{ где}$$
$$M = m_l + m_k, \ \lambda = m_k / m_l, \ f_i = \rho_i M F - R_i' m_i,$$
$$\rho_i = (1-\tilde{\rho}_s)^{-1} \tilde{\rho}_i; \quad (1.7)$$
$$p = (\bar{\mu}_s, T_l, T_k, d_a \ldots).$$

Назовем систему (1.1)-(1.4) моделью M_0, а получившуюся после исключения из M_0 уравнения для m_s систему (1.6)-(1.7) — моделью M_{01}. С точностью этого исключения будем считать модели M_0 и M_{01} эквивалентными.

2. Модель M_1 распределения ассимилятов фотосинтеза

Рассмотрим управляемую динамическую модель M_1 движения фазовых переменных $y = (M, m_R, \lambda)$:

$$\tfrac{d}{dt} M = f_M, \ f_M(u, y, p) = \{(1-\rho_R)F - R_k'\} M; \quad (2.1)$$

$$\tfrac{d}{dt} m_R = f_R, \ f_R(u, y, p) = \rho_R M F - R_R' m_R; \quad (2.2)$$

$$\tfrac{d}{dt} \lambda = f_\lambda, \ f_\lambda(u, y, p) = (1+\lambda)^2 \{\rho_k F - \lambda \tfrac{\partial}{\partial \lambda} R_k'\}; \quad (2.3)$$

где управления u, фазовые переменные y, параметры внешней среды p имеют вид:

$$u = (\rho_R, \rho_k), \; y = (M, m_R, \lambda), \; p = (\overline{\mu}_s, T_l, T_k, d_a, \ldots)$$

с ограничениями

$$-\{(1-\rho_R)F - R_k^{'}\}\rho_{k0} \le \rho_k F \le \{(1-\rho_R)F - R_l^{'}\}\rho_{l0}, \quad (2.4)$$

$$f_M \ge 0, \; f_R \ge 0, \; M > 0, \; m_R \ge 0, \; \lambda > 0; \quad (2.5)$$

$$\rho_{k0} = \lambda(1+\lambda)^{-1}, \; \rho_{l0} = (1+\lambda)^{-1}, \; \lambda = m_k / m_l; \quad (2.6)$$

$$R_{lk}^{'} = (R_l^{'} + \lambda R_k^{'})(1+\lambda)^{-1}, \; R_l^{'} = R_l^{'}(p), \; R_k^{'} = R_k^{'}(p).$$

Здесь выражение (2.3) получено из модели M_0 с помощью преобразования

$$\rho_l = (1-\rho_R)\rho_{l0} - \rho_k, \; \rho_k = (1-\rho_R)\rho_{k0} + \rho_k. \quad (2.7)$$

В модели (2.1)-(2.7) функции F, $R_i^{'}(p)$ являются заданными, теоретически и экспериментально определяемыми функциями. Отметим, что аргументы функции F здесь не конкретизированы, т.е. модель M_1 весьма общая.

В том случае, когда $F = F(\lambda, p)$, уравнения (2.1)-(2.3) образуют замкнутую систему с двумя управлениями $u = (\rho_R, \rho_k)$ вместо 4-х в (1.2).

Свойства математической модели M_1 представляются весьма полезными. Поэтому требуется доказать эквивалентность моделей M_0 и M_1.

3. Эквивалентность моделей M_0 и M_1

Покажем, что модель M_1 (3.1)-(3.8) и модель M_0 (2.5)-(2.7) эквивалентны, т.е. из уравнений M_{01} следуют уравнения M_1 и наоборот — из уравнений M_1 следуют уравнения M_{01}.

A) Сначала покажем, что из уравнений (1.6)-(1.7) следуют (2.1)-(2.7). В самом деле, складывая уравнения (1.6) для $i = (l, k)$ получаем

$$\dot{M} = (\rho_l + \rho_k)MF - (R_l^{'}m_l + R_k^{'}m_k) =$$

$$= (1-\rho_R)MF - R_{lk}^{'}M,$$

что совпадает с (2.1). Очевидно, что (1.6) для $i = R$ совпадает полностью с (2.2). Докажем (2.3).

$$\dot{m}_k = \dot{\lambda}m_l + \lambda\dot{m}_l = \dot{\lambda}m_l + \lambda(\rho_l MF - R_l^{'}m_l) =$$

$$= \rho_k MF - R_k^{'}m_k,$$

$$\dot{\lambda}m_l = (\rho_k - \lambda\rho_l)MF - (R_k^{'}\lambda - R_l^{'}\lambda)m_l =$$

$$= (\rho_k - \lambda\rho_l)(1+\lambda)m_l F - \lambda(R_k^{'} - R_l^{'})m_l,$$

Сокращая последнее равенство на m_l получим

$$\dot{\lambda} = (\rho_k - \lambda\rho_l)(1+\lambda)F - \lambda(R_k^{'} - R_l^{'}) \quad (3.1)$$

и, подставляя преобразование (2.7), докажем (2.3):

$$\rho_k - \lambda\rho_l = (1+\lambda)\rho_{kl}, \; R_k^{'} - R_l^{'} = (1+\lambda)^2 \tfrac{\partial}{\partial\lambda} R_k^{'}, \quad (3.2)$$

$$\dot{\lambda} = (1+\lambda)^2 F\rho_k - \lambda(1+\lambda)^2 \tfrac{\partial}{\partial\lambda} R_k^{'} =$$

$$= (1+\lambda)^2\left\{\rho_k F - \lambda \tfrac{\partial}{\partial\lambda} R_k^{'}\right\}. \quad (3.3)$$

B) Теперь докажем обратное,— что из выражений (2.1)-(2.7) следует (1.6)-(1.7). В самом деле, подставляя (3.2) в (3.3) получим уравнение (3.1). Умножим его на m_l и рассмотрим систему уравнений

$$\dot{\lambda}m_l = (\rho_k - \lambda\rho_l)MF - (R_k^{'} - R_l^{'})m_k,$$

$$\dot{M} = (1-\rho_R)MF - R_{lk}^{'}M.$$

Подставляя в последнее уравнение $M = (1+\lambda)m_l$, $m_k = \lambda m_l$, получим

$\dot{\lambda}m_l + (1+\lambda)\dot{m}_l = (1-\rho_R)MF - R_{lk}^{'}M$, отсюда

$$(1+\lambda)\dot{m}_l = -\dot{\lambda}m_l + (1-\rho_R)MF - R_{lk}^{'}M =$$

$$= (1-\rho_R - \rho_k + \lambda\rho_l)MF - (R_{lk}^{'}M - (R_k^{'} - R_l^{'})m_k) =$$

$$= (\rho_l + \lambda\rho_l)MF - ((R_l^{'} + \lambda R_k^{'})m_l - (R_k^{'} - R_l^{'})\lambda m_l) =$$

$$= (1+\lambda)\rho_l MF - (1+\lambda)m_l.$$

Сокращая на $(1+\lambda)$ получим уравнение (1.6) для m_l. Уравнение (1.6) для $\dot{m}_k$ получим из

$$\dot{m}_k = \dot{M} - \dot{m}_l = (1-\rho_R)MF - R_{lk}^{'}M - \rho_l MF + R_l^{'}m_l,$$

$$\dot{m}_k = (1-\rho_R - \rho_l)MF - (R_l^{'} + \lambda R_k^{'})m_l + R_l^{'}m_l =$$

$$= \rho_k MF - R_k^{'}m_k.$$

C) Докажем, что из преобразования (2.7) и $f_i = \rho_i MF - R_i^{'}m_i \ge 0$, $i = (l, k)$, в (2.7) следует

$$\rho_k \ge \frac{m_k}{M}\frac{R_k^{'}}{F} = \frac{\lambda}{1+\lambda}\frac{R_k^{'}}{F} = \rho_{k0}\frac{R_k^{'}}{F},$$

$$\rho_l \ge \frac{m_l}{M}\frac{R_l^{'}}{F} = \frac{1}{1+\lambda}\frac{R_l^{'}}{F} = \rho_{l0}\frac{R_l^{'}}{F},$$

$\rho_{lk} = \rho_k - (1-\rho_R)\rho_{k0} \ge \rho_{k0}\dfrac{R_k^{'}}{F} - (1-\rho_R)\rho_{k0}$ или

$$\rho_{lk}F \ge \{(1-\rho_R)F - R_k^{'}\}\rho_{k0}.$$

Аналогично,

$$\rho_{lk} = (1-\rho_R)\rho_{10} - \rho_1 \le (1-\rho_R)\rho_{10} - \rho_{10}\frac{R_1^{'}}{F}$$ или

$$\rho_{lk}F \le \{(1-\rho_R)F - R_1^{'}\}\rho_{10} .$$

Ограничения (2.4) доказаны.

D) Обратно, пусть пара (ρ_R, ρ_k) удовлетворяет (2.4) модели M_1. Рассмотрим преобразование (2.7) и покажем, что соответствующая тройка (ρ_R, ρ_1, ρ_k) удовлетворяет (1.6)-(1.7) модели M_{01}. Из преобразования (2.7)

$$\rho_1 = (1-\rho_R)\rho_{10} - \rho_k\ ,\ \rho_k = (1-\rho_R)\rho_{k0} + \rho_k$$

и $\rho_{10} + \rho_{k0} = 1$ из (2.6) следует, что $\rho_R + \rho_1 + \rho_k = 1$, т.е. совпадает с (1.6), ибо

$$\rho_1 + \rho_k = (1-\rho_R)(\rho_{10} + \rho_{k0}) = 1 - \rho_R .$$

Неравенства (1.6)-(1.7) для $i = (l, k)$ следуют из

$$\rho_i = (1-\rho_R)\rho_{i0} - \rho_k \ge$$

$$\ge (1-\rho_R)\rho_{i0} - \left\{(1-\rho_R)\rho_{i0} - \rho_{i0}\frac{R_i^{'}}{F}\right\} \ge \rho_{i0}\frac{R_i^{'}}{F} > 0$$

$$f_i = \rho_i MF - R_i^{'}m_i \ge \rho_{i0}\frac{R_i^{'}}{F}MF - R_i^{'}m_i =$$

$$= m_i\frac{R_i^{'}}{F}F - R_i^{'}m_i = 0 .$$

Доказательство эквивалентности моделей M_{01}, M_1 закончено.

ЛИТЕРАТУРА

1. Воротынцев А.В. Исследование моделей переноса тепла и влаги в системе почва-растение // Вестник ТУТ. Душанбе: Изд-во «Бахманруд».— 2016.— № 2(27).— С. 7–16.
2. Воротынцев А.В. Модель оптимального роста биомасс растительного покрова // Сборник трудов конференции «Моделирование коэволюции природы и общества: проблемы и опыт. К 100-летию со дня рождения академика Н.Н. Моисеева». Труды МФТИ.— 2017.— Т. 9.— № 3(35).— С. 178–188.
3. Сиротенко О.Д. Математическое моделирование водно-теплового режима и продуктивность агроэкосистем. Л.: Гидрометеоиздат.—1981.—167с.
4. Полуэктов Р.А. Смоляр Э.И., Терлеев В.В., Топаж А.Г. Модели продукционного процесса сельскохозяйственных культур.— СПб.: Изд-во С.-Петер. Унта.— 2006.— 396 с.

© Воротынцев Александр Васильевич (avv_alexv@mail.ru).

Журнал «Современная наука: актуальные проблемы теории и практики»