

УДК 581.08.132: [574.24: 581]

СИСТЕМНЫЙ ПОДХОД И МОДЕЛИРОВАНИЕ В ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

С. Н. Дроздов, Е. С. Холопцева, Э. Г. Попов, В. К. Курец

Институт биологии Карельского научного центра РАН

Возрастание роли экологических показателей в характеристике генотипа, особенно в связи с возможными изменениями климата, требует их перевода из качественного описания в количественное. Последнее стало возможным благодаря развитию фитотроники и вычислительной техники, которые на базе системного подхода обеспечивают постановку и проведение многофакторных планируемых экспериментов. Результаты последних могут быть представлены в виде уравнений регрессии, связывающих «отклик» растения с переменными в опыте факторами. Учитывая, что нетто-фотосинтез чутко реагирует на условия среды, показатели ее факторов, обеспечивающие его оптимальные величины, можно рассматривать как экологическую характеристику экотипа (сорта) на конкретной фазе его развития.

Ключевые слова: методика, экологическая характеристика растений, системный подход, планируемый многофакторный эксперимент.

S. N. Drozdov, E. S. Kholoptseva, E. G. Popov, V. K. Kurets. THE SYSTEMS APPROACH AND MODELING IN ECOPHYSIOLOGICAL STUDIES

As the role of ecological parameters in genotype characterization is growing, particularly in connection with potential climate change, their qualitative description should be transformed into quantitative one. The latter became possible owing to development of phytotronics and computing machines, which enable multifactor planned experiments based on the systems approach. The results of such experiments can be represented in the form of regression equations establishing the relationship between the plant response and the factors used in the experiment as variables. Since net photosynthesis is highly sensitive to the ambient environment, the values of the factors at which net photosynthesis is optimal can be regarded as ecological characteristics of the ecotype (variety) at a specific phase of its development.

Key words: technique; ecological characteristics of plants; systems approach; planned multifactor experiment.

Биомасса растений, аккумулирующих энергию Солнца, является источником, основой земной жизни. Все многообразие естественной флоры каждой климатической ниши сформировалось из видов, наиболее приспособленных к обитанию в ней. Виды и сорта культурных посевов каждой зоны земледелия – результат деятельности селекционеров, ведущих поиск чисто опытным путем на заре селекции и опира-

ющихся на достижения биологии в настоящее время, с целью отбора форм, являющихся наиболее продуктивными, устойчивыми и отзывчивыми на агротехнику в климатических условиях каждой отдельно взятой зоны.

Вопрос о взаимоотношении растения со средой Н. И. Вавилов [1967] считал одним из главнейших в селекции. Растение функционирует в реальных условиях среды, поэтому каждый его

физиологический показатель является функцией комплекса внешних и внутренних факторов, а интенсивность и направленность процессов обмена вещества и энергии в нем определяется как его биологическими особенностями, так и всей совокупностью действующих на него условий среды. Вследствие взаимодействия факторов детальное изучение параметров каждой функции, определенных однофакторным методом, не означает понимания поведения растения в целом. Широко распространенные в физиологии аналитические методы исследования, в том числе молекулярно-биохимический подход, вскрывают состав и структуру объекта, но отобразить в полной мере влияние на него окружающей среды не могут [Пресман, 1997], так как биохимия его физиологических процессов зависит как от внутренних, так и от внешних причин.

Большинство объектов биологии, в том числе и растение, являются целостными системами, связанными не только внутренними элементами, но и внешними отношениями с окружающим их миром. Каждая биосистема проявляет новые целостные свойства, не сводящиеся к сумме свойств составляющих ее элементов. При попытке разделения целостной биологической системы на составляющие ее компоненты и изучения вкладов каждой из них отдельно из поля зрения ускользают эффекты взаимодействия всех ее элементов, так называемые эмерджентные свойства, возникающие лишь на достаточно высоком уровне организации и не существующие на элементарных уровнях [Кочергина, Драгавцев, 2008]. Поэтому при изучении любого биологического объекта необходимо пользоваться системным подходом, который позволяет понять, как организовано функционирование живого объекта, абстрагируясь от представлений о его составе.

Обычно реакцию растения на комплекс факторов среды изучают в географических или, определяя отдельные биохимические и физиологические показатели, в лабораторных опытах. При этом успех работы в поле зависит от климатических условий периода испытаний. Особенности погоды зачастую не способствуют выявлению потенциальных возможностей подопытных растений, что побуждает к разработке экспресс-методов лабораторной оценки отдельных биохимических или физиологических показателей, которые определяются преимущественно однофакторным методом. Последний часто считают единственно приемлемым для изучения влияния того или иного фактора на отдельные физиологические показатели, не принимая во внимание то обстоя-

тельство, что при этом теряется эффект взаимосвязи факторов в их действии на исследуемый показатель [Хит, 1972].

Для растения как биологической системы первичной является ее организующая функция в отношении охватываемых ею взаимосвязанных элементов, свойства которых обусловлены вхождением в систему. Роль элементов в биосистеме не однозначна. В одних и тех же функциях могут участвовать разные элементы и, наоборот, одни и те же элементы могут осуществлять различные функции. Поэтому информативность названного молекулярного подхода возрастает и, главное, получает реальную достоверность при сочетании его с системными исследованиями.

Поскольку экологическая физиология [Вальтер, 1974] рассматривает растение как единый организм, находящийся в многофакторных условиях внешней среды, многочисленность физиологических процессов в нем диктует необходимость выполнения многопараметрических экофизиологических исследований на базе системного подхода. Его формированию применительно к изучению взаимосвязей растение – среда способствовало проникновение в биологию идей кибернетики. Однако статус особой и внутренне единой исследовательской идеологии системный подход завоевал только к концу XX в., что объясняется достигнутым к этому времени развитием фитотроники и вычислительной техники, обеспечивающим возможность его осуществления. Совместная обработка данных об изменениях условий среды и соответствующих им уровнях реакции растений позволяет получать математические модели, отражающие количественные вклады каждого фактора, а также сочетаний факторов в изучаемый процесс. Для обработки результатов опытов применяют традиционные методы математической статистики: корреляционный, регрессионный и дисперсионный анализы. Корреляционный анализ устанавливает значимость и оценивает степень закономерности наблюдаемых значений случайных величин в процессе опыта. Для выяснения точных количественных характеристик изменений случайных величин применяется регрессионный анализ, сочетающий методы наименьших квадратов (МНК) и статистической оценки параметров уравнения регрессии [Хартман и др., 1977]. При проведении опытов в поле приходится учитывать комплекс регулируемых и нерегулируемых условий. Поэтому Р. А. Фишер [1958] предложил оценивать результаты таких опытов дисперсионным методом – путем сравнения выборочных дисперсий.

Известно, что для получения статистически достоверных данных о связях среда – растение при естественном ходе факторов среды, чревато экстремальными отклонениями, необходимо большое количество наблюдений. Поэтому понятно стремление исследователей к проведению системных исследований в лабораторных условиях, где создание необходимых уровней факторов внешней среды в настоящее время не представляет технических трудностей. При решении задач оптимизации процессов, интенсивность которых зависит от многих факторов, и осуществлении системного подхода к их изучению нашел применение метод планирования экспериментов [Максимов, 1980]. Эффективность метода определяется возможностью варьирования совокупностью факторов и возможностью учета влияния каждого из них во взаимодействии с остальными.

Одним из способов реализации такого подхода в экологической физиологии растений является постановка активных, поскольку проводится в искусственных условиях с взаимно независимым регулированием факторов среды, многофакторных, так как исследуется одновременно влияние группы факторов, планируемых – сочетания уровней напряженностей факторов выбираются по определенным планам – экспериментов (АМПЭ) [Курец, Попов, 1991]. Сдерживающим фактором в развитии этого направления в физиологии растений было отсутствие методик многофакторных экспериментов, позволяющих получать функциональные характеристики растений, выраженные в форме математических моделей интегральных биологических процессов в зависимости от исследуемых факторов среды для определения потенциальных, оптимальных и компенсаторных уровней исследуемых процессов и обеспечивающих их условий среды. Разработанные для этих целей и апробированные к настоящему времени многофакторные статистические модели взаимосвязей растение – среда [Курец, Попов, 1991], которые можно рассматривать как эколого-физиологические характеристики интегрального процесса, принятого при моделировании в качестве показателя «отклика» растения на комплекс условий среды, могут быть получены как в лабораторных экспериментах, так и в результате соответствующей обработки данных массовых измерений в естественных условиях.

Особое значение при разработке программы многофакторного планируемого эксперимента имеет выбор исследуемых показателей – «отклика», функция которого должна всесторон-

не отражать свойство объекта, определяться количественно, быть статистически эффективной, иметь физический смысл и легко вычисляться. Наиболее достоверные показатели реакции растения на условия среды – продуктивность, биологический урожай и доля репродуктивной массы в нем. Процесс формирования урожая достаточно длительный, растение при этом проходит ряд этапов онтогенеза, в каждом из которых его реакции на условия среды могут значительно различаться. Поэтому применение названных показателей весьма проблематично. Критериями, отражающими реакцию растения на условия среды в каждый период времени и его первичную продуктивность, служат нетто-фотосинтез и темновое дыхание, которые могут регистрироваться непрерывно и дистанционно, вне контакта с растением, с относительно высокой точностью через измерение CO_2 -газообмена.

Основываясь на априорных сведениях об изучаемом процессе, исследователь выбирает план оптимального расположения точек опытов – сочетаний уровней факторов в пределах их варьирования в пространстве, для того чтобы получить некоторое представление о поверхности отклика (реакции на совокупное действие факторов) объекта при минимальном, но достаточном для получения статистически достоверных результатов числе точек измерений. Однако радиус обследуемого пространства не должен выходить за пределы технических возможностей установки и биологических особенностей объекта – его зональной реакции на влияние интенсивности факторов внешней среды, что наиболее обстоятельно изучено на примере температурных воздействий [Дроздов, Курец, 2003].

Анализ литературных данных и проведенные исследования показали, что диапазон действующих в природе температур по влиянию на растения подразделяется на пять зон – фоновую и по две закаливающие и повреждающие в областях повышенных и пониженных их значений. Границы зон и потенциальная терморезистентность растений находятся под контролем генома и специфичны для генотипа, но изменяются в онтогенезе и под влиянием условий внешней среды.

Изменения температуры в пределах фоновой зоны не оказывают влияния на направленность метаболизма и терморезистентность растений и не имеют последствий. Колебания температуры в пределах фоновой зоны сопровождаются адекватными изменениями составляющих CO_2 -газообмена, не проявляя последствий; уровень нетто-фотосинтеза при

прочих благоприятных условиях достигает 90 % от возможного максимума; дыхательный коэффициент, характеризующий эффективность затрат дыхательного материала, близок к единице.

Действие более низких или высоких, чем фоновой зоны, температур индуцирует изменение метаболизма растений и повышение их терморезистентности. Величина этих изменений и их последствие зависят от дозы воздействия и биологических особенностей генотипа. Эффект действия закалывающих температур возрастает по мере удаления от границы фоновой зоны, а по мере повышения устойчивости растений происходит расширение этой зоны.

Температуры зоны холодого закалывания повышают устойчивость тканей. Интенсивность CO_2 -газообмена снижается, но дыхательный коэффициент повышается, сохраняется высокий уровень энергообеспеченности. Замедление окислительных процессов при температурах холодной закалки компенсируется увеличением мембранной поверхности, на которой локализованы ферменты электронно-транспортной цепи, и в итоге длительных (несколько суток) экспозиций температур холодной закалки интенсивность дыхания возрастает. Происходит перераспределение дыхательных затрат – снижается доля дыхания роста и возрастает адаптационная составляющая – дыхание поддержания.

Закаливание растений в тепловой зоне сопровождается увеличением содержания водорастворимых белков и расширением их изоэлектрической зоны, рН тканей смещается в сторону нейтральных значений. Повреждающие температуры вызывают нарушение метаболизма растений и в конечном итоге их гибель.

Закономерности реакции нетто-фотосинтеза и темного дыхания на изменения условий среды существенно нелинейны. С большим приближением их отдельные участки (область оптимума, у компенсационных пунктов и т. п.) могут быть описаны квадратичными (параболическими) зависимостями, уравнениями регрессии второй степени. Такие зависимости могут быть получены по данным трехуровневых (предусматривающих варьирование факторов на трех уровнях) планов. При определении коэффициентов регрессии точность повышается с увеличением расстояния между точками измерений (разницы уровней факторов). Однако вследствие зональности действия факторов [Дроздов и др., 1984] расстояния между точками измерений не могут быть большими – все уровни плана желательно размещать в

пределах одной зоны действия фактора. И, тем не менее, применение многофакторных планов с оперированием одновременно всеми факторами повышает точность измерений по сравнению с однофакторными опытами.

Уравнения регрессии, полученные в результате обработки данных многофакторных планируемых экспериментов, можно рассматривать как модели влияния ведущих факторов среды на растение. Математический (численный) анализ моделей позволяет определять величину и условия проявления максимума процесса, который является показателем реакции – «отклика» – растения (группы растений) на действие среды, пределы оптимальных уровней факторов [Лархер, 1978], исследовать взаимное и отдельное влияние факторов на изучаемый процесс, определить потенциальные возможности устойчивости растений к их отклонениям и другие эколого-физиологические показатели. Все это позволяет рассматривать регрессионные модели зависимости реакции растений на условия среды, полученные в многофакторных планируемых экспериментах, как эколого-физиологические характеристики генотипа (сорта, популяции, вида).

Таким образом, математическое моделирование может быть использовано для оценки эффективности применения новых агротехнических приемов, режимов управления средой, а получение экологических характеристик генотипов (сортов) – в селекционной работе, интродукции растений и изучении биологического разнообразия растительного мира для прогноза возможного последствия изменений климата на границы распространения видов.

Литература

Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений // Избранные произведения. Т. 1. Л., 1967. С. 88–202.

Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. 2. Леса умеренной зоны. М., 1974. 423 с.

Дроздов С. Н., Курец В. К., Титов А. В. Терморезистентность активно вегетирующих растений. Л.: Наука, 1984. 168 с.

Дроздов С. Н., Курец В. К. Некоторые аспекты экологической физиологии растений. Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. 160 с.

Кочергина Н. В., Драгавцев В. А. Введение в теорию эколого-генетической организации полигенных признаков растений и теорию селекционных индексов. СПб.: АФИ, 2008. 87 с.

Курец В. К., Попов Э. Г. Статистическое моделирование системы связей растение – среда. Л.: Наука, 1991. 152 с.

Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 184 с.

Максимов В. Н. Многофакторный эксперимент в биологии. М., 1980. 280.

Пресман А. С. Организация биосистемы и ее космические связи. М.: Геосинтез, 1997. 237 с.

Фишер Р. А. Статистические методы для исследователей. М., 1958. 268 с.

Хартман К., Лецкий Э., Шефер В. Планирование эксперимента в исследованиях технологических процессов. М., 1977. 522 с.

Хит О. Фотосинтез: физиологические аспекты. М., 1972. 315 с.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Дроздов Станислав Николаевич

главный научный сотрудник, д. б. н., проф.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: drozdov@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Холопцева Екатерина Станиславовна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: holoptseva@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Попов Эдуард Григорьевич

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
эл. почта: popov@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Курец Владимир Константинович

главный научный сотрудник, д. б. н., проф.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия,
Россия, 185910
тел.: (81422) 769810

Drozdov, Stanislav

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy
of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: drozdov@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769810

Kholoptseva, Ekaterina

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy
of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: holoptseva@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769810

Popov, Eduard

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy
of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: popov@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769810

Kurets, Vladimir

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy
of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
tel.: (8142) 769810