

УДК 632.38

Ю.В. Загородній
кандидат технічних наук

МОДЕЛЮВАННЯ НЕГАТИВНОГО ВПЛИВУ ФІТОВІРУСІВ НА ЗАГАЛЬНИЙ СТАН ОРГАНІЗМУ РОСЛИН

В статті розглядаються підходи до математичного моделювання розподілу витрат речовин на процеси росту рослини, процесів вірусної репродукції та бульбашкової азотофіксації. Дається методологія побудови динамічних дискретних моделей біологічних об'єктів. Розглядаються результати побудови моделі розвитку бобової рослини та бульбашкової азотофіксації при вірусній інфекції та дії різних факторів зовнішнього середовища.

1. Математичний аспект дослідження

Реалії сьогодення - активне вторгнення математичних моделей у проведення сільськогосподарських досліджень. Математичне моделювання механізмів біологічної еволюції - це, в першу чергу, моделювання механізмів саморегуляції і дії обернених зв'язків на основі чисельного обрахування та математичної формалізації з ефективним використанням сучасної обчислювальної техніки[9,11,13,52].

Математичне моделювання - це побудова математичної моделі, яка є множиною символічних математичних об'єктів та відношень між ними[]. Для моделі характерна наявність фазових змінних, що описують стан елементів досліджуваної системи. Також у модель входять незмінні параметри, які характеризують у рівняннях моделі певні закономірності зміни значень фазових змінних. Серед фазових змінних є змінні стану, значення яких характеризують стан елементів системи, що моделюється; змінні швидкості, які характеризують процеси, що моделюються (наприклад, активність фотосинтезу, темп росту організму тощо). Є допоміжні змінні, введення яких дає більш глибоке розуміння об'єкту дослідження. Наприклад, якщо у моделі є змінні стану - маса рослини M та площа поверхні листя L , тоді можна утворити допоміжну змінну T , $T=M/L$, яка буде індексом поверхні листя. В модель включаються і змінні, що характеризують стан середовища, що оточує об'єкт дослідження. Отже, математичну модель можна представити у вигляді

$$M=(X, P, E), \quad (1)$$

де $X=\{x_1, x_2, \dots, x_N\}$ - множина змінних стану моделі, $P=\{p_1, p_2, \dots, p_M\}$ - множина постійних параметрів моделі, $E=\{e_1, e_2, \dots, e_R\}$ - множина змінних стану середовища.

Моделі підрозділяються на динамічні та статичні. У динамічних моделях змінні стану - це є функції від часу: $X=\{x_1(t), x_2(t), \dots, x_N(t)\}$. Тобто характеристики об'єкту, що досліджується за допомогою моделі змінюють динамічно своє значення. У такі моделі повинні входити рівняння, за допомогою яких можна визначити значення змінних стану моделі для певного значення аргументу часу t як функцію від значень цих змінних попередній момент часу. Серед динамічних моделей є клас дискретних моделей, де аргумент часу змінюється за кроком: $t = \{0, 1, 2, 3, \dots\}$. У таких моделях рівняння зміни значень змінних стану записується наступним чином

$$X^{k+1}=F(X^k, P, E^k), \quad (2)$$

де k - певне значення аргументу часу, а X^k, E^k - множина значень відповідно змінних стану моделі та змінних середовища у момент часу k .

Після знаходження вигляду математичних залежностей, проводиться процес ідентифікації параметрів моделі[], як уточнення значення незмінних параметрів моделі за даними експериментів над реальною системою. Для цього порівнюють результати, що дає модель з даними експериментів. Наприклад, для ідентифікації обчислюється сума квадратів різниць між даними досліджень E_i та виходом побудованої моделі $M_i(P)$ при певних значеннях оцінюваних параметрів:

$$R(P) = \sum_i (E_i - M_i(P))^2 \quad (3)$$

Для побудови адекватної моделі знаходять такі значення параметрів P , що задають мінімальне значення функціоналу $R(P)$:

$$P^0 = \arg \min_P R(P) \quad (4)$$

У модель розвитку зеленої рослини входить і множина процесів $Q=\{q_1, q_2, \dots, q_s\}$.

Процес q - це оператор зміни значень змінних стану моделі - $q: X \rightarrow X$ з такими властивостями:

$$\begin{aligned} 1) x_i^k &= q^i(x_1^{k-1}, x_2^{k-1}, \dots, x_N^{k-1}), i = \overline{1, N} \\ 2) L &= \{x_i : q^i(x_1^{k-1}, x_2^{k-1}, \dots, x_N^{k-1}) \neq x_i^{k-1}\} \neq \emptyset \end{aligned} \quad (5)$$

де x_i^k - значення i -ї змінної стану моделі на кроці часу k .

Кожному процесу $q \in Q$ ставимо у відповідність функцію потенційної сили процесу - $F^q(X)$, як деяку додатньо-визначну функцію від множини змінних стану. Тоді для кожної змінної стану x і $x \in X$, що характеризує концентрацію деякої речовини, будується функція потенційної витрати речовини на процес q - $F_x^q(X) = a_x^q F^q(X)$, де $a_x^q \geq 0$. Функція величини повної витрати речовини x тоді прийме вигляд

$$R_x(X) = a_x^0 + \sum_{i=1}^s a_x^{q_i} F^{q_i}(X), \quad (6)$$

де величина a_x^0 характеризує потенційну силу зберігання речовини x від витрати у процесах.

Функцією реальної сили процесу q є

$$m^q = \min_x \frac{F_x^q(X)}{a_x^q R_x(X)} \quad (7)$$

Тоді можна показати, що виконуються наступні умови:

- 1) Сума всіх реальних витрат речовини x на всі процеси моделі менша за саме значення x , коли $a_x^q > 0$ і дорівнює значенню x , коли $a_x^q = 0$;
- 2) Якщо речовина x витрачається у процесі q і $x=0$, тоді $m^q = 0$.
- 3) Якщо до множини процесів моделі Q додати ще один процес v , який використовує ті ж речовини, що і процес q моделі (наприклад, процес вірусної репродукції), тоді реальний параметр процесу q зменшується;
- 4) Зростання потенційного параметру процесу при перерахунку моделі ($X^k \rightarrow X^{k+1}$) веде до зростання реального параметру цього процесу.

При такому підході до моделювання процесів розвитку організму можна доповнювати і розвивати вже побудовані моделі, деталізуючи математичний опис окремих процесів.

2. Побудова моделі впливу фітовірусів на розвиток рослини

Запропонований підхід використовувався при побудові моделі розвитку бобової рослини, бульбашкової азотофіксації при вірусній інфекції і при зміні екологічних умов.

Кожен рослинний організм має ознаки та властивості, які характеризують біологічну систему: морфологія, обмін речовин, ріст, розвиток, мінливість, спадковість[1]. Ріст та розвиток рослини безпосередньо пов'язаний із процесами живлення, балансу водного режиму, фотосинтезу ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{CH}_2\text{O} + \text{O}_2$), диханням ($\text{CH}_2\text{O} + \text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{енергія}$), взаємодії всіх частин цілого організму[2].

В моделі розглядаються наступні змінні стану:

X_1 -[H₂O]-концентрація води у рослині, X_2 -[CO₂] - концентрація вуглекислоти, X_3 -[O₂] - концентрація кисню, X_4 -[АТФ] - концентрація молекул АТФ, X_5 -[CH₂O] - концентрація вуглеводів, X_6 -[Vi] - концентрація вірусу, X_7 -[NH] - концентрація аміних сполук, X_8 -[X] - загальний показник розвитку хлоропластів, X_9 -[M] - загальний показник розвитку мітохондрій, X_{10} -[N] - загальна кількість бульбашок у бобової рослині, X_{11} -[NN] - кількість аміних сполук, що поглинула рослина, X_{12} -[NH₂] - концентрація водню у бульбашках, X_{13} -[NV] - концентрація вуглеводів, X_{14} -[NH⁺] - концентрація протонів, X_{15} -[NATP] - концентрація АТФ, X_{16} -[N₂] - концентрація фіксованого азоту, X_{17} -[NNH] - концентрація аміних сполук у бульбашках, X_{18} -[S] - загальний показник розвитку бульбашок, X_{19} -[G] - загальна вага бульбашок, X_{20} -[NE] - концентрація вільних електронів у бульбашках, X_{21} -[NO₂] - концентрація кисню у бульбашках, X_{22} -[I] - інфекційність вірусу (кількість некротів на 10 листках), X_{23} -[C] - показник розвитку стебла, X_{24} -[K] - показник розвитку корення, X_{25} -[B] - показник утворення бобів.

Змінні стану середовища: e_1 -[T] - температура повітря, e_2 -[L] - освітлення, e_3 -[V] - вологість ґрунту, e_4 -[P3] - радіаційне забруднення, e_5 -[PH] - рівень PH ґрунту, e_6 -[NG] - концентрація мінеральних добрив, e_7 -[ПЗ] - рівень промислового забруднення.

Всі змінні у моделі нормовані. Тобто, для кожної змінної є максимальне можливе значення, на яке справжній показник ділиться, щоб утворити нормований показник.

В моделі розглядаються наступні процеси:

Процес	Функція потенційної сили
1. фотосинтез	$F^1 = [X][L][T]S$
2. фосфорування	$F^2 = [M][T]S$
3. випаровування води	$F^e = \frac{[T]T([C])}{1 - T([CO_2])}$
4. побудова хлоропластів	$F^3 = 1 - T([CH_2O])$
5. побудова мітохондрій	$F^4 = 1 - T([ATP])$
6. ріст стебла	$F^{S1} = 1 - (T([CH_2O]) + T([C]) + T([ATP])) : 3$
7. ріст кореня	$F^{S2} = 1 - (T([H_2O]) + T([K]) + T([ATP])) : 3$
8. утворення бобів	$F^{S3} = T^2([C]) S$
9. репродукція вірусу	$F^v = V_0[V_i]$
10. поглинання води	$F^w = \frac{T([V])T([K])}{1 - T([H_2O])}$
11. поглинання амінів	$F^N = \frac{T([K])T([NG])}{C_{HN}(1 - T([NH]))}$
12. руйнування хлоропластів	$F^{S1} = R_x + R_r[P3] + R_i[ПЗ]$
13. руйнування мітохондрій	$F^{S2} = R_m + R_v[V_i] + R_r[P3] + R_i[ПЗ]$
14. деструкція вірусу	$F^{Sv} = V_m T([X])T([M]) + V_t[T] + V_r[P3] + V_i[ПЗ]$
15. фосфорування в бульбашках	$F^{P1} = [S]k + 1 - [S]k$
16. розрив водню в бульбашках	$F^{P2} = T([NH_2])[S]$
17. з'єднання протонів в бульбашках	$F^{P3} = R_h T([NH^+])$
18. азотофіксація	$F^{P4} = \frac{N_2[S]}{1 - T([NNH])}$
19. поглинання водню в бульбашках	$F^{NH} = \frac{N_0([S]^{k+1} - [S]^k)}{1 - T([NH_2])}$
20. поглинання протонів	$F^{NH+} = \frac{[S]10^{-[PH]}}{1 - T([NH+])}$
21. забезпечення вуглекислотою	$F^{CO2} = +F^p$
22. вихід кисню	$F^{O2} = -L_3 F^p$

$$T([X]) = \begin{cases} x, & \text{якщо } x < a_1 \\ a_1, & \text{якщо } x \geq a_1 \end{cases}, 0 < a < 1$$

Міра витрачання речовин рослини на розвиток бульбашок:

$$F^N = \frac{(1 - [NH])[K]R_1 d}{1 + [NN]}$$

де d - відносна міра дня розвитку рослини: $d(k) = k/80$, якщо вегетаційний період взяти 80 діб.

S - показник старіння рослини. Він може бути представлений наступною формулою:

$$S^k = e^{-0.00323k}$$

Для кожної речовини визначаємо функцію величини повної витрати на всі процеси:

$$R([H_2O]) = C_0 + H^{\max} F^v + F^1 + F^3 + F^4 + F^{S1} + F^{S2}$$

$$R([CO_2]) = C_0 + F^1$$

$$\begin{aligned}
R([O_2]) &= C_0 + F_1 + L_3 \cdot F_v + F_v + F_N \\
R([ATP]) &= C_0 + F_3 + F_4 + F_v + F_N + F_5^1 + F_5^2 \\
R([CH_2O]) &= C_0 + F^3 + F^4 + F^{5^1} + F^{5^2} + F^{5^3} + F^v + F^N \\
R([NH]) &= C_0 + F^2 + F^3 + F^4 + F^{5^1} + F^{5^2} + F^{5^3} + F^v + F^N \\
R([NH_2]) &= C_0 + F_p2 \\
R([NV]) &= C_0 + F_p1 \\
R([NH^+]) &= R([NE]) = C_0 + F_p3 + 1.08 \cdot F_p4 \\
R([NATP]) &= C_0 + 53F_p2 + 2.88F_p4 \\
R([NO_2]) &= C_0 + F_p1
\end{aligned}$$

Після визначення суми загальних витрат всіх речовин, треба приступати до знаходження значення функції реальної сили для кожного процесу, використовуючи формулу (7). Наприклад, для процесу фотосинтезу, це значення розраховується наступною формулою:

$$m_i = \min\left(\frac{[H_2O]}{R([H_2O])}, \frac{[CO_2]}{R([CO_2])}\right) \quad (8)$$

Так будується функція реальної сили для кожного процесу. Тоді модель має наступний вигляд:

$$\begin{aligned}
[H_2O]^{k+1} &= [H_2O]^k - H^{max} m^v \cdot (m^3 + m^4 + m^{5^1} + m^{5^2}) - m^1 + m^2 O^{max} / H^{max} + m^v / V^{max} \\
[CO_2]^{k+1} &= [CO_2]^k - m^1 + m^2 O^{max} / H^{max} + m^v / V^{max} + F^p(1 - T([CO_2])) \\
[O_2]^{k+1} &= [O_2]^k + H^{max} m^v \cdot (L_3 F_v + m^N) - m^2 + m^1 H^{max} / O^{max} \\
[ATP]^{k+1} &= [ATP]^k - A^{max} m^v \cdot (m^3 + m^4 + m^{5^1} + m^{5^2} + m^N) + 4m^2 O^{max} / H^{max} \\
[CH_2O]^{k+1} &= [CH_2O]^k \cdot O^{max} m^v \cdot (m^3 + m^4 + m^{5^1} + m^{5^2} + m^N) + m^1 H^{max} / O^{max} \cdot m^2 \\
[Vi]^{k+1} &= [Vi]^k + B_v m^v \cdot [Vi]^k s_v / (1 + s_v) \\
[NH]^{k+1} &= [NH]^k \cdot N^{max} m^v \cdot (m^3 + m^4 + m^{5^1} + m^{5^2} + m^N) + T([K])([NH] - [NN])(1 - T([NH])) / N^{max} p^{max} \\
&\quad + T([NNH])(1 - T([NH]) / R([NNH])) \\
[X]^{k+1} &= [X]^k + B^1 m^3 (1 - T([X]^k)) - [X]^k s_1 / (1 + s_1) \\
[M]^{k+1} &= [M]^k + B^1 m^4 (1 - T([M]^k)) - [M]^k s_2 / (1 + s_2) \\
[NN]^{k+1} &= [NN]^k + T([K])([NH] - [NN])(1 - T([NH])) / N^{max} p^{max} \\
[NH_2]^{k+1} &= [NH_2]^k + [S](1 - T([H_2])) - m^{p2} + m^{p3} / 2 \\
[NV]^{k+1} &= [NV]^k (1 - R_1) + m^N \cdot m^{p3} \\
[NH^+]^{k+1} &= [NH^+]^k + [S](1 - T([H_2])) e^{-2.31|PH|} + 2m^{p2} - m^{p3} - 1.08m^{p4} \\
[NATP]^{k+1} &= [NATP]^k (1 - R_1) + m^N + 4m^{p1} \cdot 53m^{p2} + 53m^{p2} / 2 - 2.88m^{p4} \\
[N_2]^{k+1} &= [N_2]^k + 0.18m^{p4} A^{max} / N^{max} \\
[NNH]^{k+1} &= [NNH]^k + 0.36m^{p4} A^{max} / N^{max} - T([NNH])(1 - T([NH]) / R([NNH]) + [S] / (1 + [S]) / R([NNH])) \\
[S]^{k+1} &= [S]^k + B_4 R_1^2 T([K]) T([NV]) T([NATP]) \\
[G]^{k+1} &= [G]^k + B_g S^k \\
[NE]^{k+1} &= [NE]^k + T([S])(1 - T([NE])) + 2m^{p2} - m^{p3} - 1.08m^{p4} \\
[NO_2]^{k+1} &= [NO_2]^k (1 - R_1) + m^N T([O_2]) / R([O_2]) \\
[K]^{k+1} &= [K]^k + B_2 m^{5^2} (1 - T([K])) \\
[C]^{k+1} &= [C]^k + B_2 m^{5^1} (1 - T([C])) \\
[K]^{k+1} &= [K]^k + B_2 m^{5^2} (1 - T([K])) \\
[B]^{k+1} &= [B]^k + B_2 m^{5^3} \\
[I]^{k+1} &= [I]^k + \sqrt{[Vi]}
\end{aligned}$$

У моделі всі показники, які знаходяться у правій частині, мають значення на кроці k.

Початкові дані такі: $[H_2O]^0 = d^0 H^{max}$, $[O_2]^0 = d^0 O^{max}$, $[ATP]^0 = d^0 A^{max}$, $[CH_2O]^0 = d^0 O^{max}$, $[Vi]^0 = V^0$, $[NNH]^0 = d^0 N^{max}$,

інші дорівнюють нулю.

У моделі реальні концентрації речовин представлені у молях, а у систему рівнянь вони входять з відносними величинами: $[H_2O]^0 = [H_2O]^0 / H^{max}$, $[CO_2]^0 = [CO_2]^0 / H^{max}$, $[ATP]^0 = [NATP]^0 = [ATP]^0 / A^{max}$, $[CH_2O]^0 = [NV]^0 = [O_2]^0 = [NO_2]^0 = [\text{концентрація}]^0 / O^{max}$, $[NH]^0 = [NNH]^0 = [NH_2]^0 = [NN]^0 = [\text{концентрація}]^0 / N^{max}$.

3. Ідентифікація моделі і результати

Була проведена ідентифікація моделі на даних натурних спостережень за розвитком бульбашкової азотофіксації на рослинах квасолі як здорових, так і уражених вірусом жовтої мозаїки[1]. Спостереження проводилися під час вегетаційного періоду у 1991, 1992, 1993 роках у 7 регіонах України. При цьому в модель бралися дані кількості та загальної маси бульбашок у здорових та хворих рослин, а також - інфекційність вірусу. Отримані такі значення параметрів моделі: $C_0=2.37$, $L_3=42.75$, $V_f=0.00093$, $V_m=0.102$, $V_i=0.00086$, $V_r=0.00089$, $R_x=0.00081$, $R_r=0.00067$, $R_i=0.00441$, $R_v=0.00036$, $N^{\max}=12.057$, $O^{\max}=11.85$, $A^{\max}=5.35$, $N^{\max}=13.98$, $d^0=0.00191$, $I_v=0.060$, $C^N=241.7$, $C_k=60.37$, $B_g=2.097$, $e=0.0033$, $R_1=0.0408$, $N^0=21.616$, $B_1=1152.345$, $B_3=25606.244$, $B_4=377.94$, $R_{H+}=0.2606$.

Так, для регіону, де середні показники середовища такі: $[T]=24-25$ °C, $[L]=40$, $[V]=38-35\%$, $[P3]=0.5$, $[PH]=7.0$, $[NG]=555(10 \text{ кг.га})$, $[P3]=0.5$, маємо наступні фактори розвитку рослини: рис. 1 - динаміка збільшення числа азотофіксуючих бульбашок у здоровій (а) та інфікованої(б) рослинах; рис. 2 - розвиток показника інфекційності за вегетаційний період; рис. 3 - динаміка показника розвитку стебла у здоровій (а) та інфікованої (б) рослинах; рис. 4. - динаміка розвитку концентрації вірусу за вегетаційний період.

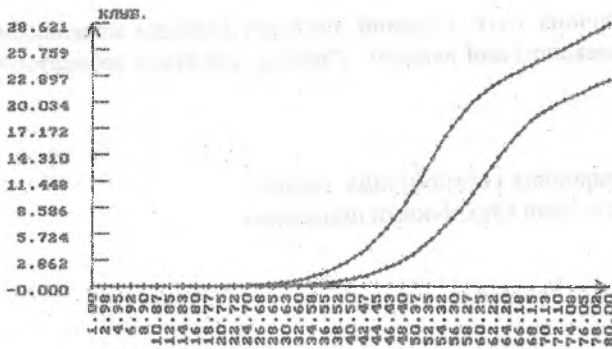


рис. 1

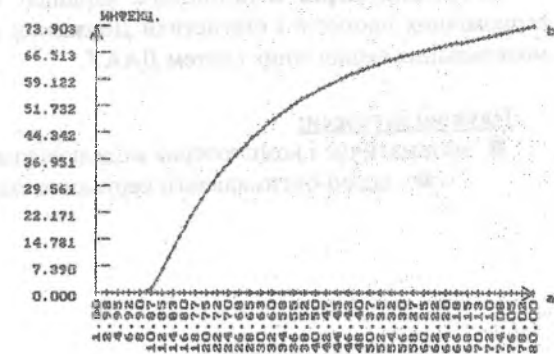


рис. 2

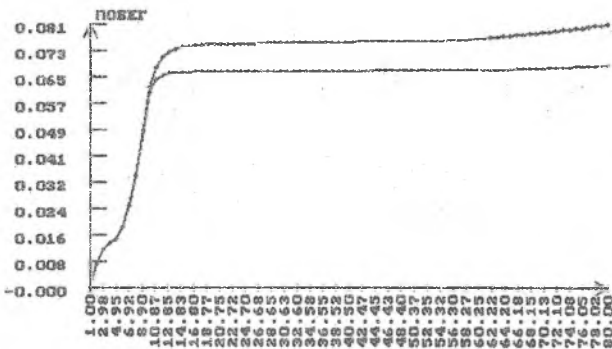


рис. 3

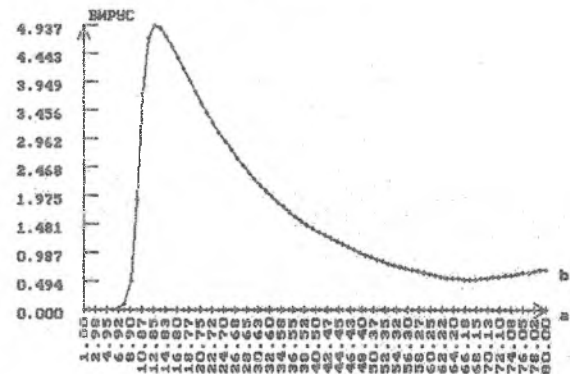


рис. 4

Таким чином, за допомогою створеного механізму побудови моделей розвитку рослин можна проводити дослідження впливу процесу вірусної репродукції на загальний стан організму при різних екологічних умовах, оперуючи представленими залежностями. За допомогою такого підходу побудовано математичну модель розвитку рослини та бульбашкової азотофіксації при вірусній інфекції в заданих умовах навколишнього середовища.

Література

1. Бойко А.Л. Экология вирусов растений. К.: Вища школа, 1990.-116с.
 2. Гачок В.П., Шохин А.С. Кинетическая модель биохимической азотификации. -К.: Институт тер. Физики, 1985, 32с.
 3. Гелстон А., Девис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. М.: Мир, 1983.-552 с.
 4. Гроп Д. Методы идентификации систем. М.: Мир, 1979.-304 с.
 5. Загородній Ю.В., Бейко І.В., Бойко А.Л. Математичне моделювання дії постійного магнітного поля на вірус поточнової мозаїки та на рослину клітину. // Допов. НАН України.-№5.-1995.-с. 131-132.
 6. Зуев С.М. Математические модели заболеваний и анализ экспериментальных данных.М.: Наука, 1984.- 120 с.
 7. Ковальский А.Л. Биогеохимия растений.-М.:Мир, 1984.-350 с.
 8. Коць С.Я. Взаимосвязь процессов азотификации, фотосинтеза и дыхания у люцерны.// ж. Физиология и биохимия культурных растений.-т. 26.-№3.-1994.-с. 455-462.
- Шенон Р. Имитационное моделирование систем. Искусство и наука. М.: Мир, 1978.- 418 с.

Загородній Юрій Віталійович, кандидат технічних наук, старший викладач кафедри моделювання економічних процесів і статистики Державної агроекологічної академії України, завідувач лабораторією моделювання екологічних систем ДААУ.

Наукові інтереси:

- математичне і комп'ютерне моделювання природних і економічних систем,
- задачі оптимального керування екологічними і технічними процесами.