


## Системный подход к моделированию развития листостебельных грибных инфекций пшеницы

С.В. Николаев<sup>1</sup> , У.С. Зубаирова<sup>1</sup>, Е.С. Сколотнева<sup>1</sup>, Е.А. Орлова<sup>1</sup>, Д.А. Афонников<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

<sup>2</sup> Новосибирский национальный исследовательский государственный университет, Новосибирск, Россия

 e-mail: nikolaev@bionet.nsc.ru

В настоящее время в России и в мире интенсивно ведутся работы по исследованию механизмов патогенеза заболеваний растений и их распространения в посевах. Прежде всего это связано со значительным влиянием патогенов на урожай. На территории Западной Сибири в посевах яровой и озимой пшеницы практически ежегодно регистрируются бурая ржавчина и мучнистая роса, а в отдельные годы степень поражения достигает эпифитотийного уровня. Методы мониторинга состояния посевов развиваются с целью прогнозирования их динамики и планирования агротехнологических мероприятий для управления состоянием растений в посевах, в том числе при развитии грибной инфекции. Существенной составной частью систем планирования и управления состоянием посевов являются модели развития листостебельной грибной инфекции (например, бурой ржавчины) в посевах пшеницы. Математические модели позволяют проводить вычислительные эксперименты для получения прогнозов относительно динамики рисков инфекций при разных сценариях глобальных погодных изменений. Такое назначение моделей предполагает их иерархическую структуру, характерную для многоуровневых систем моделирования. В настоящем обзоре представлены модели развития листостебельных грибных инфекций на примере ржавчинных заболеваний в посевах зерновых культур и сформулированы методические подходы системного моделирования, которые можно применять при использовании и/или адаптации существующих моделей и их блоков и разработке на их основе собственных моделей. В статье также предлагается структура иерархической системы моделей развития листостебельной инфекции, дается обзор составляющих систему блоков, обсуждаются вопросы параметрической адаптации подмоделей. Представлены разработанные к настоящему времени модели роста и развития растений, учитывающие различную степень детализации описания процессов морфогенеза. Такие модели лежат и в основе описания взаимодействий патоген-хозяин, представленных в виде модулей. Для каждого из модулей можно использовать уже разработанные и описанные модели базовых процессов для отдельных растений или посевов с учетом имеющихся экспериментальных данных.

Ключевые слова: листостебельные грибные инфекции; пшеница; бурая ржавчина; механистические модели роста растений; параметрическая идентификация моделей.


**Для цитирования:** Николаев С.В., Зубаирова У.С., Сколотнева Е.С., Орлова Е.А., Афонников Д.А. Системный подход к моделированию развития листостебельных грибных инфекций пшеницы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(1):100-109. DOI 10.18699/VJ19.468

## A system approach to the modeling of fungal infections of the wheat leaf

S.V. Nikolaev<sup>1</sup> , U.S. Zubairova<sup>1</sup>, E.S. Skolotneva<sup>1</sup>, E.A. Orlova<sup>1</sup>, D.A. Afonnikov<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Institute of Cytology and Genetics, SB RAS, Novosibirsk, Russia

<sup>2</sup> Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

 e-mail: nikolaev@bionet.nsc.ru

Currently, studies on the mechanisms of the pathogenesis of plant diseases and their distribution in crops are intensively conducted in Russia and the world. First of all, this interest is associated with a significant effect of pathogens on the harvest. In Western Siberia, brown rust and powdery mildew are almost annually recorded in the crops of spring and winter wheat, reaching in some years up to the epiphytotic level. In this regard, methods for monitoring the condition of crops in order to predict their dynamics and plan agrotechnological events to control the state of plants in crops, including the development of fungal infection are developing. Models of fungal infections development on the wheat leaf (for example, brown rust) are used to monitor, predict and control the state of crops in order to optimize the growing process. Mathematical models allow computational experiments to make predictions about the risk dynamics of infections in different scenarios of global weather changes. Such designation of models assumes their hierarchical structure characteristic of multilevel modeling systems. This review presents models for the development of foliar fungal infections in crops, and formulates the

methodological aspects of system modeling that can be used for adapting existing models and their units, and developing new models based on them. The article presents the structure of the hierarchical system for modeling the development of leafy infection, provides an overview of the units constituting the system, and discusses the issues of parametric adaptation of submodels. We demonstrated that, to date, plant growth and development models have been developed with varying degrees of detail. Currently, to develop a system for modeling the development of an infection in a crop, it is necessary to determine a large body of available experimental data and, by taking into account this data, we can put together a model as a system consisting of model modules, for which the models of basic processes have already been developed and described.

Key words: fungal infections of leaves; wheat; brown rust; mechanistic models of plant growth; parametric identification of models.

**For citation:** Nikolaev S.V., Zubairova U.S., Skolotneva E.S., Orlova E.A., Afonnikov D.A. A system approach to the modeling of fungal infections of the wheat leaf. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(1):100-109. DOI 10.18699/VJ19.468 (in Russian)

## Введение

К основным сдерживающим факторам повышения урожайности зерновых относятся ржавчинные болезни, септориоз листьев и колоса, мучнистая роса. Ежегодно только от этих болезней Россия теряет 30 % зерна (Санин, 2010). В условиях Западной Сибири в посевах яровой и озимой пшеницы бурая ржавчина и мучнистая роса отмечаются практически ежегодно. Начиная с 2007 г. развитие стеблевой ржавчины в регионе стало регулярным, доходя в отдельные годы до уровня эпифитотии (Сколотнева и др., 2018).

Изучение механизмов патогенеза заболеваний растений и их распространения в посевах, влияния патогенов на урожай – одно из важных направлений биологии растений. Наряду с экспериментальными методами для решения этой задачи используется широкий класс методов системной биологии, в том числе и вычислительные эксперименты, которые позволяют рассматривать взаимодействие патоген–растение как комплексный процесс, зависящий от большого количества факторов: устойчивости растений, скорости проникновения возбудителя в ткани растения, колонизации (латентной фазы патогенеза) и успешного спороношения с повторным заражением вегетирующих растений, погодных условий (температуры, влажности) и др. При этом влияние заболевания на урожай обусловлено проявлением всех этих факторов в определенные моменты развития растений. Среди грибных патогенов пшеницы возбудители ржавчинных заболеваний – удобный объект для разработки моделей развития инфекций, патогенез которых включает эктофитную и эндофитную стадии, на каждой из которых развитие патогена в разной степени зависит от абиогенных и биогенных факторов.

Цель обзора состоит в том, чтобы представить модели развития ржавчинных заболеваний в посевах зерновых культур на примере возбудителя бурой ржавчины и сформулировать методические подходы системного моделирования, которые можно применять при использовании и/или адаптации существующих моделей и их блоков и разработке на их основе собственных моделей.

## Роль моделирования взаимодействий патоген–растение

**Особенности патогенеза возбудителей ржавчинных заболеваний злаков.** Жизненный цикл возбудителей ржавчинных заболеваний злаков состоит из нескольких стадий и связан с двумя разными видами хозяев, один из

которых – растение пшеницы (Kolmer, 2013). Пагубное влияние на урожай проявляется на стадии уредоспор – продуктов бесполого размножения гриба, которые воспроизводятся несколько раз в течение сезона, инфицируя соседние растения в посевах. Уредоспоры осаждаются ветром или дождем по обе стороны листа пшеницы. Для прорастания спор требуется 100 % влажность, однако они могут сохранять жизнеспособность в полевых условиях в отсутствие влаги на протяжении 1–3 дней после инокуляции (Bolton et al., 2008). В зависимости от вида ржавчины температурный оптимум для развития эктофитной стадии варьирует в пределах 18–23 °С. Прорастание спор ростковыми трубками происходит в течение 4–8 ч, после чего патоген проникает в ткань листа через устьица, проходя важную морфологическую стадию аппрессория. Сразу после проникновения в лист гриб формирует инфекционные гифы, которые быстро растут в разных направлениях, обильно заполняя межклетники. В клетки мезофила внедряются специализированные отростки – гаустории, разрушая клеточные стенки, но сохраняя при этом интактной плазматическую мембрану, через которую устанавливается трофический контакт с питающей клеткой хозяина. Через 7–10 дней развития эндофитной стадии в ткани листа формируются субэпидермальные пустулы (уредины), которые вновь продуцируют уредоспоры. Морфологические структуры эктофитной и эндофитной стадий развития ржавчинных грибов представляют собой мишени для воздействия продуктов генов устойчивости растения-хозяина. Поэтому при разработке моделей развития инфекции их роль должна непременно учитываться.

**Роль и назначение моделей развития ржавчины.** В настоящее время для управления состоянием растений в посевах с целью прогнозирования их динамики и планирования агротехнологических мероприятий развиваются методы мониторинга. Мониторинг и прогнозирование развития заболеваний в посевах необходимы для оптимизации химической защиты и минимизации нагрузки на экосистемы в результате ее применения – агротехнологические мероприятия против вредоносных организмов и инфекционных агентов должны проводиться локально как во времени, так и пространстве, поскольку инфекция на начальных стадиях развивается в посевах пятнами, окруженными большими площадями здорового посева, а ее дальнейшее распространение по всему посеву обусловлено рассеиванием инфицирующих агентов вокруг первоначальных очагов болезни (Agrow et al., 1961).

Для осуществления такого планирования агротехнологических мероприятий разрабатываются и применяются модели нормальных и патологических процессов в растениях и посевах, которые имеют огромный потенциал для удовлетворения потребности в новой стратегии управления процессом выращивания с привлечением информационных технологий (Krause, Massie, 1975; De Wolf, Isard, 2007).

**Эмпирические и механистические модели.** Модели развития инфекции бурой ржавчины, как и модели большинства других систем, можно разделить на два типа: механистические и эмпирические (El Jarroudi et al., 2014).

Механистические модели описывают в математической форме наши знания и гипотезы о физиологических процессах организма и их взаимосвязях, обеспечивающих рост и развитие растений (Landsberg, Sands, 2010). При моделировании взаимодействия растений и патогенов механистические модели позволяют, с одной стороны, лучше понять процессы роста и развития организмов и механизмы, определяющие прохождение стадий инфекции. С другой стороны, в результате анализа таких моделей можно выявить критические стадии развития инфекции, спланировать управляющие воздействия для снижения ее распространения, сформулировать задачи по поиску возможных препаратов, которые могут повлиять на эти критические стадии.

При эмпирическом моделировании применяют статистические модели развития инфекции, описывающие кумулятивный процесс в зависимости от параметров среды – модели типа «воздействие–отклик». Параметры этих моделей, как правило, адаптируются на полевых данных (Junk et al., 2016). Основная область применения – прогноз развития инфекции в определенных регионально-климатических условиях для конкретного сорта растения.

В настоящей статье представлен обзор работ, в которых использован системный подход к изучению развития инфекции растений на основе механистических моделей.

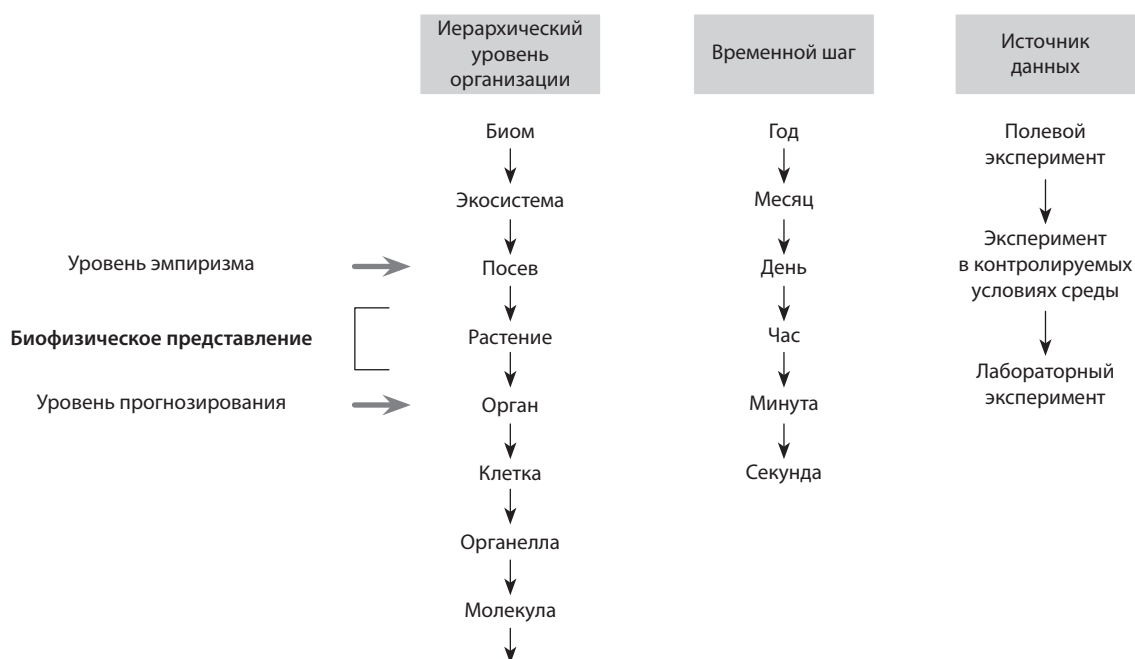
## Структура моделей развития инфекции в посеве

### Уровни иерархии в организации и описании систем

Объективно существующая иерархия природных объектов/систем и процессов в пространственных и временных масштабах (Verdier, 2006) обуславливает наличие иерархических связей и в математическом описании биологических и экологических систем. В таблице приведен вариант выделения иерархических уровней систем и процессов при рассмотрении развития грибной инфекции в посеве, а на рис. 1 показано соотношение уровней и масштабов времен для процессов, рассматриваемых при моделировании растительного покрова.

Иерархия объектов и процессов, рассматриваемых при моделировании грибной инфекции

Уровень иерархии	Объект	Процесс
1	Посев	Энерго- и массообмен в растительном покрове, формирование микроклимата в посеве при разных погодных условиях Рост биомассы растений в посеве, формирование урожая Перенос спор, динамика распространения инфекции по площади посева Влияние грибной инфекции на рост и урожайность посева
2	Растение	Формирование микроклимата в пограничном слое около поверхности листа при заданных условиях микроклимата в посеве. Установление температуры тканей растения Рост и развитие растения под влиянием микроклимата в посеве Влияние грибной инфекции на рост и продуктивность растения
3а	Органы растения	Возникновение, рост, отмирание органа Синтез и перераспределение компонентов, дыхание, обеспечивающие рост в зависимости от условий среды
3б	Грибы на листовой пластинке	Прохождение эктофитной стадии инфекции (прикрепление споры, прорастание споры, контакт с устьицами и формирование аппрессория) и эффективности бесполого спороношения Вклад микроклимата в пограничном слое около поверхности листа и генотипа растения
4	Ткани листа с растущими в них гифами гриба	Распространение гиф в мезофиле, формирование гаустория Изменение состояния клетки-хозяина при питании гиф гриба
5	Молекулярно-генетические механизмы взаимодействия растения с грибной инфекцией	Распознавание молекулярных паттернов патогенов (элиситоров) при помощи киназных рецепторов Активация иммунной системы растений Запуск сигнальных путей ответа на патоген: гиперчувствительный ответ путем образования активных форм кислорода альтернативные продукты R-генов и QTL-локусов устойчивости



**Рис. 1.** Соотношение между уровнями организации в системе растительного покрова и масштабами времени при моделировании процессов на данном уровне (адаптировано из (Donatelli et al., 2017)).

### Моделирование развития инфекции в посевах

Экспериментальное и теоретическое изучение распространения инфекции в посевах представлено в работах (Cowger et al., 2005; Mundt et al., 2011), в которых инфекцию рассматривают как явление, не подразделяя его на составные процессы. Переменными состояниями в таких моделях являются степень поражения (например, относительное число пораженных растений) и площадь, занимаемая посевами с определенной степенью поражения в зависимости от времени (Madden, 2006).

В рамках механистического подхода на верхнем уровне иерархии можно рассматривать систему растения в посевах + патогенные грибы. Примером модели роста биомассы посева и формирования урожайности может быть модель STICS, которая разрабатывалась в Национальном институте сельскохозяйственных исследований Франции (Institut National de la Recherche Agronomique, INRA) (Brisson et al., 2003) для моделирования роста посева с учетом баланса воды и азота в почве, находящихся под воздействием суточной динамики климатических параметров. Вычислительная модель состоит из взаимодействующих модулей, рассчитывающих: 1) прохождение фенофаз растениями в посевах, 2) рост надземной части растений, 3) формирование урожая, 4) агротехнические мероприятия, 5) формирование микроклимата в посевах, 6) рост корневой системы, 7) баланс воды и азота в почве за счет процессов поглощения растворов корнями и транспирацией в атмосферу, а также продукции доступного азота в процессах разложения органики, 8) формирование профиля температуры и влажности в посевах и почве в результате процессов энерго- и массообмена в системе атмосфера-растения-почва. Моделирование процессов формирования микроклимата в посевах основано на представлении и моделях радиационного, конвективного и кондуктивного переноса энергии (Gates, 1980; Campbell, Norman, 1998).

Модель STICS используется для прогноза динамики посевов и прохождения фенофаз, учета баланса влаги и компонентов минерального питания в посевах, планирования агротехнических мероприятий и прогноза их эффекта (Jing et al., 2017; Lammoglia et al., 2017a, b; Tribouillois et al., 2018).

Второй объект моделирования в системе растения в посевах + патогенные грибы – грибы, их распространение в посевах и развитие инфекции (генерация нового потомства спор). Моделирование распространения спор грибных инфекций в посевах основано на экспериментальном и теоретическом изучении транспорта твердых дисперсных систем в атмосфере и посевах на разных пространственных масштабах – от десятков и сотен километров до метров и сантиметров (Chamecki, 2012; Chamecki et al., 2012; Bailey et al., 2014; Miller et al., 2017). Скорость развития инфекции от момента инокуляции спор – важный параметр модели, сам он также является функцией от влажности и температуры среды (Duthie, 1997; Magarey et al., 2005). Обширный обзор по моделям формирования и потерь урожая в посевах содержится в (Savary et al., 2015, 2018).

### Согласование уровней в иерархической модели развития грибной инфекции

Разрабатывать и анализировать сложные модели «технологичнее» с учетом их иерархической структуры. Например, вертикальный профиль плотности потока фотосинтетически активной радиации (ФАР) в посевах зависит от вертикального распределения плотности листьев (индекс листовой поверхности, ИЛП) в посевах. ИЛП (leaf area index, LAI) представляет собой безразмерную величину, равную отношению площади листьев, спроецированных на поверхность почвы к площади этой поверхности (Watson, 1947). ФАР входит в качестве основной независимой

переменной в модели фотосинтетической активности, определяющей в итоге продуктивность растения. В свою очередь, вертикальное распределение плотности листьев и его динамику в посеве можно рассчитать, исходя из плотности растений в посеве и модели роста растения с учетом его трехмерной архитектуры (Gates, 1980; Campbell, Norman, 1998; Fournier, Andrieu, 1998; Chelle, Andrieu, 1999; Zhu et al., 2012).

В качестве другого примера рассмотрим моделирование развития ржавчинных грибов на растении с использованием «гибридной» модели STICS-MILA (Caubel et al., 2017). Как сообщалось выше, модель STICS (Brisson et al., 2003) позволяет рассчитывать микроклиматические условия в посеве. С другой стороны, модель MILA (Caubel et al., 2012) описывает стадии развития патогенных грибов на листовой пластинке растения в зависимости от микроклиматических условий. Для такого описания авторами предложены эмпирические «общие функции ответа», которые могут быть адаптированы к широкому спектру патогенных грибов (Caubel et al., 2012). Таким образом, в модели STICS-MILA блоки, соответствующие модели MILA, служат для расчета динамики развития грибов на листовой пластинке (см. таблицу, уровень 3б) в микроклиматических условиях, сформированных посевом (см. таблицу, уровень 1) и рассчитываемых блоками модели STICS.

### Моделирование развития инфекции на растении

Как правило, всякая механистическая модель развития грибной инфекции на растении (см. таблицу, уровни 2–4) состоит из двух блоков: 1) модель роста и развития растения в посеве в зависимости от абиотических факторов и 2) модель развития организма-патогена на растениях в посеве. Модель развития патогена может включать зависимость его роста как от абиогенных факторов среды, так и от таких факторов, как генотип растения, его устойчивость к патогену, в том числе зависимость от стадии развития и физиологического состояния растения, поражения растения другими патогенами.

Два указанных блока модели имеют каждый свою развитую сеть взаимосвязей между внутренними переменными состояниями. Взаимодействия же между блоками, как правило, описываются посредством небольшого числа параметров. Такое разделение графа взаимосвязей между переменными состояниями общей модели развития инфекции в посеве на два подграфа с относительно малым числом связей между ними и обеспечивает преимущество разбиения общей модели на два блока. В данном случае модели развития растения и грибной фитопатологии связаны через переменные состояния, в число которых входит параметр «площадь зеленой части листовых пластинок». Этот параметр в модели развития растения определяет скорость фотосинтеза, а в модели развития патогена связан со скоростью развития поражения в результате роста и развития гриба. Взаимосвязь грибной инфекции и эффективности фотосинтеза является предметом экспериментальных и теоретических исследований (Robert et al., 2005; Bancal et al., 2007).

### Моделирование роста растения

Рост растения моделируется исходя из соображений баланса энергии и массы: масса фотосинтезируемых углеводов расходуется на рост и поддержание физиологических процессов. Последние включают обеспечение энергией, поддержание градиентов веществ на всех структурных уровнях и процессы синтеза, в том числе и собственно накопление биомассы растения (Торнли, 1982; Simulation..., 1989; Zhu et al., 2011), и реализуются за счет дыхания. Все процессы зависят как от генотипа, фазы развития и физиологического состояния растения, так и от факторов окружающей среды (Торнли, 1982; Simulation..., 1989; Campbell, Norman, 1998; Zhu et al., 2011; Yin, Struik, 2016).

Энергии и материальные субстанции, локализованные в разных или в одних и тех же пространственных структурах, выступают переменными состояниями системы при моделировании. Переменные состояния могут рассматриваться как характеристики определенных компартментов. Процессы превращения энергии и материальных субстанций, рассматриваемые в модели, описываются как потоки между компартментами. Характеристики компартментов и потоки

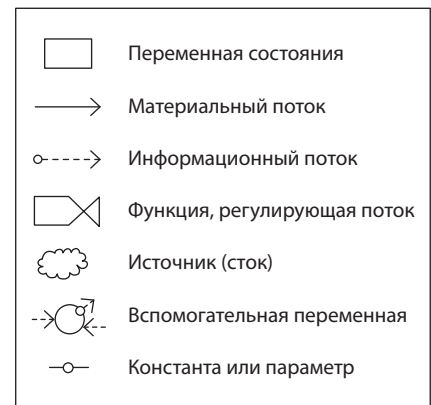


Рис. 2. Условные обозначения элементов диаграмм Форрестера и их интерпретации.

между ними подчиняются законам сохранения вещества и энергии. Помимо законов сохранения, динамика физических (в том числе и биологических) систем определяется скоростью процессов, которая описывается некоторой функцией – переменной скорости.

Для графического представления и моделирования сложных систем в самых разных областях часто применяются диаграммы Форрестера (Forrester, 1968; Wallach et al., 2014). Компартменты в них отображаются прямоугольниками, а потоки энергии/вещества – в виде сплошных стрелок, соединяющих соответствующие компартменты (рис. 2). Переменные скорости – вентили на стрелках потоков, а зависимость скоростей от переменных состояния и, возможно, от некоторых внешних параметров указана штриховыми стрелками, идущими к вентилям (это «информационные потоки» в описании системы, которые представляют наши знания о законах ее регуляции). Такие потоки вещества, энергии и информации являются при моделировании многих систем. На рис. 2 приведена интерпретация значков диаграмм Форрестера (Leffelaar, Ferrari, 1989), используемых далее в статье.

Балансовые уравнения могут служить основой для моделирования темпов прохождения фазы развития и сопряженного накопления биомассы. При моделировании роста пшеницы в рамках модели развития фитопатогенной инфекции наряду с балансовыми «физиологическими» моделями часто реализуют непо-

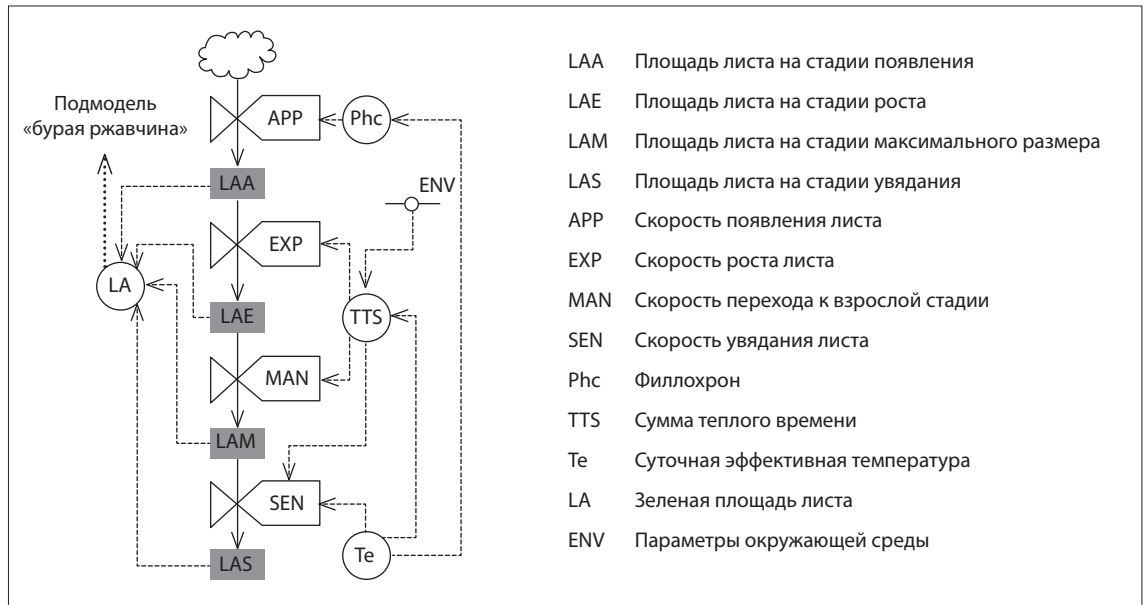


Рис. 3. Редуцированная схема модели роста и развития пшеницы (адаптировано из (Rossi et al., 1997)).

средственный расчет времен прохождения фенофаз в зависимости от абиогенных факторов среды. Описание фенофаз пшеницы хорошо разработано в агрономии и, в частности, может быть показано десятичными индексами (Zadoks et al., 1974). При этом рассматриваются разные стадии развития растений и процессы перехода между ними, что, по сути, соответствует описанию процесса развития в рамках механистической модели. В качестве примера на рис. 3 показана редуцированная схема взаимосвязи процессов, лежащих в основе роста и развития растения пшеницы, и влияния на них погодных условий и степени поражения листовой поверхности грибом.

В модели, представленной на рис. 3, переменные состояния связаны материальными потоками, которые описывают появление листовой пластинки (см. рис. 3, переменная LAA, ее переход в фазу роста (LAE), затем в фазу стабильного размера (LAM) и в фазу старения (LAS). Как видно, в данной модели развития растения базовые процессы, до которых проводится декомпозиция модели, являются сами по себе достаточно сложными биологическими процессами. Это приводит к тому, что на нижнем уровне иерархии в этой механистической модели используются эмпирические зависимости – скорости прохождения фаз описываются эмпирическими функциями от условий среды, календарного времени и «собственного» времени фазы. Например, скорость наступления события, состоящего в появлении очередного листа, определяется темпом прохождения филлохрона (вспомогательная переменная  $Phc_L$  показывает количество температурно-дней, требуемых растению для того, чтобы в результате ростовых процессов появился очередной лист (L)):

$$Phc_L = \sum_{z=1}^{n_L} Te_z \cdot Pht_z,$$

где  $z$  – номер дня развития растения ( $z = 1$  при появлении побега,  $z = n_L$  для листа с порядковым номером  $L$ ),  $Pht_{dz}$  – фотопериодический фактор и  $Te$  – дневная эф-

фективная температура. Два последних параметра вычисляются как

$$Pht_{dz} = (DL_{dz} - DL_0) / (24 - DL_0),$$

$$Te_{dz} = (Tmax_{dz} - Tmin_{dz}) / 2 - T_0,$$

где  $DL_{dz}$  – продолжительность светового дня  $z$ ,  $Tmax_{dz}$  и  $Tmin_{dz}$  – максимальная и минимальная дневные температуры, а параметры  $DL_0$  и  $T_0$  определяются для пшеницы, выращиваемой в конкретном регионе. Выражения для скоростей процессов «EXP», «MAN», «SEN» (см. рис. 3) – также эмпирические функции (подробности см. в работе (Rossi et al., 1997)). Все переменные состояния вносят вклад в дополнительную переменную LA – «площадь зеленой части листовых пластинок», которая входит в модель развития фитопатогена. Примеры моделей роста с базовыми процессами, более близкими к физиологическим процессам энерго- и массообмена в растении, можно найти в (Simulation..., 1989; Maclean et al., 2010).

В модели V. Rossi (Rossi et al., 1997) и других похожих моделях переменных состояния и параметры связаны системой алгебраических и дифференциальных (или разностных) уравнений. При этом, поскольку рассматривается «структурная» модель растения, например отдельные листья, появляющиеся в определенные моменты времени, значения этих параметров динамически изменяются в зависимости от времени. В процессе расчета модели в определенные моменты времени (при наступлении определенных условий) приращение очередной переменной состояния становится ненулевым (выше приведен пример со вспомогательной переменной «филлохрон»). Заметим, что альтернативным формализмом для реализации модели роста растения и формирования его архитектуры может быть формализм дифференциальных L-систем, назначение которого состоит в моделировании динамических систем с изменяющейся структурой (Robert et al., 2008; Зубаирова и др., 2012; Boudon et al., 2012).

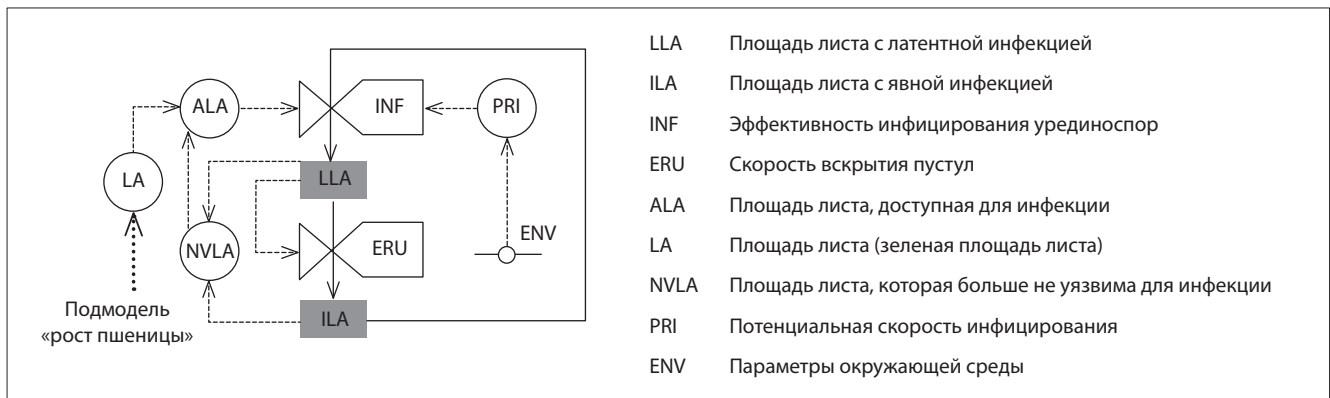


Рис. 4. Схема модели роста и развития грибной инфекции на листе пшеницы (адаптировано из (Rossi et al., 1997)).

### Моделирование развития инфекции ржавчины на пшенице

Всякое моделирование есть результат абстрагирования от несущественных деталей явления, рассматриваемого с точки зрения назначения модели. Именно назначение модели определяет множество переменных состояния модели, множество моделируемых процессов и стадий и набор параметров. В опубликованных моделях развития грибной инфекции в посевах число рассматриваемых стадий развития патогена и/или инфекции варьирует от 1 до 8 с медианным значением 3.5 (De Wolf, Isard, 2007). Среди них моделируются распространение спор патогена (McCartney et al., 2006; Pan et al., 2010), попадание их на поверхность листа и прикрепление, прорастание споры и проникновение через устьица в субэпидермальное пространство листа, развитие гриба до формирования нового поколения спор (Lew, 2011; Balmant et al., 2015; Sugai-Guérios et al., 2016). В других моделях некоторые биологические стадии «сворачиваются» и рассматриваются процессы инфицирования, латентного периода и появления пустул (раскрытых мешочков с новыми спорами) (Audsley et al., 2005). Масштабы моделируемых процессов могут варьировать в широких пределах. Так, в некоторых моделях процессы формирования микроклимата и воздушных потоков в посевах и над ними, важные для описания роста, развития и распространения патогенных организмов, имеют пространственную детализацию в один метр при размере моделируемого посева до нескольких километров (McCartney et al., 2006; Pan et al., 2010). В случае же описания развития патогенеза на растении пространственное поведение прорастающей споровой трубки на поверхности листа моделируется с точностью до нескольких микрон (Setten et al., 2015).

На рис. 4 приведена редуцированная схема модели развития инфекции из работы (Rossi et al., 1997). Такой параметр, как скорость инфицирования, управляет потоком спор, попадающих на листовую пластинку и обуславливающих инфекцию. Он является функцией площади листовой поверхности ALA, доступной для заражения, и переменной PRI, потенциальной скорости инфицирования, которая рассчитывается на основе нескольких параметров, в том числе зависящих от состояния окружающей среды (Rossi et al., 1997). В результате развития патогенеза,

согласно этой модели, площадь листовой пластинки с латентной инфекцией увеличивается, что по мере созревания спор со скоростью ERU дает вклад в увеличение доли листовой поверхности ILA, на которой активно проявляется инфекция. Величина ILA представляет собой, по сути, площадь поверхности листа, покрытой пустулами, и поэтому пропорциональна потоку спор, обеспечивающему вклад в инфицирование новой листовой поверхности. Рассмотрение таких циклов инфекции было впоследствии принято как методический прием моделирования развития листостебельных инфекций (De Wolf, Isard, 2007).

### Экспериментальные и теоретические задачи, связанные с параметрической идентификацией моделей

Параметрическая идентификация моделей развития инфекции бурой ржавчины в посевах пшеницы состоит в подборе параметров моделей для их использования в конкретном регионе. Как сказано выше, все элементарные модели в конечном счете представлены эмпирическими функциями. Но поскольку элементарные модели описывают процессы разного уровня функциональной иерархии, их адаптация методически различна. Например, прохождение фенофаз – процесс, управляемый функциональной системой высокого уровня. Для параметрической идентификации модели этого процесса требуются спланированные многофакторные эксперименты либо статистические модели для конкретного региона. С другой стороны, модель прорастания споры описывает процесс, на который влияет меньшее число внешних факторов, и подбор параметров этой модели можно осуществить в результате лабораторного эксперимента.

Среди экспериментальных методов оценки физиологического состояния растений в посевах или в лабораторных условиях и степени поражения растений фитопатогенной инфекцией в последние годы на первое место выдвигаются такие оптические методы, как мультиспектральная и гиперспектральная съемка. Оба метода дают спектральную развертку в каждом элементе (пикселе) изображения и различаются по числу регистрируемых полос спектра отражения каждого элемента объекта. Эти (мульти-/гипер-) спектральные данные совместно с результатами физиологических и/или биохимических измерений обра-

батываются методами распознавания образов и машинного обучения для создания правил интерпретации спектральных данных (Bannari et al., 1995; Bravo et al., 2003; Mahlein et al., 2013). Примером может служить шкала NDVI (Cabrera-Bosquet et al., 2011) – вегетативный индекс, который позволяет при дистанционном зондировании оценивать параметры, характеризующие продукционный процесс в растительном покрове.

## Заключение

К настоящему времени разработаны модели роста и развития растений с разной степенью детализации. Для них проведена адаптация (параметрическая идентификация) с целью их применения в качестве расчетных подсистем в системах поддержки принятия решений о состоянии посевов, развития в них листостебельной инфекции и необходимости тех или иных агротехнических мероприятий.

При разработке системы моделирования развития инфекции в посеве следует определить множество имеющихся экспериментальных данных и инструментальных средств для их получения и скомпоновать модель как систему, состоящую из модулей-моделей, в качестве которых можно использовать уже разработанные и описанные модели базовых процессов. Для реализации модели целесообразно применить пакет, соответствующий цели моделирования и иерархическому уровню разрабатываемой модели, например специализированные программы STICS (Constantin et al., 2012), OpenAlea Modelling Framework (Pradal et al., 2008) и другие для моделирования растений, посевов и агросистем либо средства моделирования более общего назначения (например, Mathematica, Modelica, Matlab и др.).

Кроме того, следует иметь в виду, что появление новых экспериментальных методов и измеряемых параметров совместно с развитием информационных и вычислительных технологий моделирования может потребовать разработки моделей, описывающих процессы, для которых ранее не было возможности получать экспериментальные данные, применять все более совершенные методы идентификации параметров, в результате всего этого имеющих высокую прогностическую способность.

## Список литературы / References

- Зубаирова У.С., Пененко А.В., Николаев С.В. Моделирование роста и развития растительных тканей в формализме L-систем. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012;16(4/1): 816-824.  
[Zubairova U.S., Penenko A.V., Nikolaev S.V. Modeling of plant tissue growth and development with L-systems. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2012;16(4/1):816-824. (in Russian)]
- Санин С.С. Контроль болезней сельскохозяйственных растений – важнейший фактор интенсификации растениеводства. Вестник защиты растений. 2010;1:3-14.  
[Sanin S.S. Crop pathogen control is an important factor of plant cultivation. Vestnik Zashchity Rasteniy = Herald of Plant Protection. 2010;1:3-14 (in Russian)]
- Сколотнева Е.С., Леонова И.Н., Букачич Е.Ю., Салина Е.А. Методические подходы к идентификации эффективных генов, определяющих устойчивость пшеницы к комплексу грибных заболеваний. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017;21(7): 862-869. DOI 10.18699/VJ17.307.
- [Skolotneva E.S., Leonova I.N., Bukatich E.Yu., Salina E.A. Methodical approaches to identification of effective wheat genes providing broad-spectrum resistance against fungal diseases. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2017;21(7):862-869. DOI 10.18699/VJ17.307. (in Russian)]
- Торнли Д.Г.М. Математические модели в физиологии растений. Киев: Наук. думка, 1982.  
[Thornley J.H.M. Mathematical Models in Plant Physiology. London: Academic Press, 1976. (Russ. ed.: Tornli D.G.M. Mathematical Models in Plant Physiology. Kiev: Naukova Dumka Publ., 1982. (in Russian)]
- Arrow K.J., Hurwicz L., Uzawa H. Constraint qualifications in maximization problems. Naval Res. Log. Quarterly. 1961;8(2):175-191. DOI 10.1002/nav.3800080206.
- Audley E., Milne A., Paveley N. A foliar disease model for use in wheat disease management decision support systems. Ann. Appl. Biol. 2005;147(2):161-172. DOI 10.1111/j.1744-7348.2005.00023.x.
- Bailey B.N., Stoll R., Pardyjak E.R., Mahaffee W.F. Effect of vegetative canopy architecture on vertical transport of massless particles. Atmos. Environ. 2014;95:480-489. DOI 10.1016/j.atmosenv.2014.06.058.
- Balmant W., Sugai-Guérios M.H., Coradin J.H., Krieger N., Furigo Junior A., Mitchell D.A. A model for growth of a single fungal hypha based on well-mixed tanks in series: simulation of nutrient and vesicle transport in aerial reproductive hyphae. PloS One. 2015;10(3): e0120307. DOI 10.1371/journal.pone.0120307.
- Bancal M.O., Robert C., Ney B. Modelling wheat growth and yield losses from late epidemics of foliar diseases using loss of green leaf area per layer and pre-anthesis reserves. Ann. Bot. 2007;100(4):777-789. DOI 10.1093/aob/mcm163.
- Bannari A., Morin D., Bonn F., Huete A.R. A review of vegetation indices. Remote Sens. Rev. 1995;13(1-2):95-120. DOI 10.1080/02757259509532298.
- Bolton M.D., Kolmer J.A., Garvin D.F. Wheat leaf rust caused by *Puccinia triticina*. Mol. Plant Pathol. 2008;9(5):563-575. DOI 10.1111/J.1364-3703.2008.00487.X.
- Boudon F., Pradal P., Cokelaer T., Prusinkiewicz P., Godin C. L-py: an L-system simulation framework for modeling plant architecture development based on a dynamic language. Front. Plant Sci. 2012; 3(76). DOI 10.3389/fpls.2012.00076.
- Bravo C., Moshou D., West J., McCartney A., Ramon H. Early disease detection in wheat fields using spectral reflectance. Biosyst. Eng. 2003;84(2):137-145. DOI 10.1016/S1537-5110(02)00269-6.
- Brisson N., Gary C., Justes E., Roche R., Mary B., Ripoche D., Zimmer D., Sierra J., Bertuzzi P., Burger P., Bussièrre F. An overview of the crop model STICS. Eur. J. Agron. 2003;18(3-4):309-332. DOI 10.1016/S1161-0301(02)00110-7.
- Cabrera-Bosquet L., Molero G., Stellacci A., Bort J., Nogues S., Araus J. NDVI as a potential tool for predicting biomass, plant nitrogen content and growth in wheat genotypes subjected to different water and nitrogen conditions. Cereal Res. Commun. 2011;39(1):147-159. DOI 10.1556/CRC.39.2011.1.15.
- Campbell G.S., Norman J.M. An Introduction to Environmental Biophysics. New York: Springer-Verlag, 1998.
- Caubel J., Launay M., Lannou C., Brisson N. Generic response functions to simulate climate-based processes in models for the development of airborne fungal crop pathogens. Ecol. Model. 2012; 242:92-104. DOI 10.1016/j.ecolmodel.2012.05.012.
- Caubel J., Launay M., Ripoche D., Gouache D., Buis S., Huard F., Huber L., Brun F., Bancal M.O. Climate change effects on leaf rust of wheat: Implementing a coupled crop-disease model in a French regional application. Eur. J. Agron. 2017;90:53-66. DOI 10.1016/j.eja.2017.07.004.
- Chamecki M. An analytical model for dispersion of biological particles emitted from area sources: Inclusion of dispersion in the crosswind



- direction. *Agric. For. Meteorol.* 2012;157:30-38. DOI 10.1016/j.agrformet.2012.01.010.
- Chamecki M., Dufault N.S., Isard S.A. Atmospheric dispersion of wheat rust spores: a new theoretical framework to interpret field data and estimate downwind dispersion. *J. Appl. Meteor. Climatol.* 2012; 51(3):672-685. DOI 10.1175/JAMC-D-11-0172.1.
- Chelle M., Andrieu B. Radiative models for architectural modeling. *Agronomie.* 1999;19(3-4):225-240. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00885926/document>.
- Constantin J., Beaudoin N., Launay M., Duval J., Mary B. Long-term nitrogen dynamics in various catch crop scenarios: test and simulations with STICS model in a temperate climate. *Agric. Ecosyst. Environ.* 2012;147:36-46. DOI 10.1016/j.agee.2011.06.006.
- Cowger C., Wallace L.D., Mundt C.C. Velocity of spread of wheat stripe rust epidemics. *Phytopathology.* 2005;95(9):972-982. DOI 10.1094/PHYTO-95-0972.
- De Wolf E.D., Isard S.A. Disease cycle approach to plant disease prediction. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2007;45(1):203-220. DOI 10.1146/annurev.phyto.44.070505.143329.
- Donatelli M., Magarey R.D., Bregaglio S., Willocquet L., Whish J.P., Savary S. Modelling the impacts of pests and diseases on agricultural systems. *Agric. Syst.* 2017;155:213-224. DOI 10.1016/j.agry.2017.01.019.
- Duthie J.A. Models of the response of foliar parasites to the combined effects of temperature and duration of wetness. *Phytopathology.* 1997;87(11):1088-1095. DOI 10.1094/PHYTO.1997.87.11.1088.
- El Jarroudi M., Kouadio L., Giraud F., Delfosse P., Tychon B. Brown rust disease control in winter wheat: II. Exploring the optimization of fungicide sprays through a decision support system. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2014;21(7):4809-4818. DOI 10.1007/s11356-014-2557-9.
- Forrester J.W. *Principles of Systems.* Cambridge, Massachusetts, USA: Wright-Allen Press Inc., 1968.
- Fournier C., Andrieu B. A 3D architectural and process-based model of maize development. *Ann. Bot.* 1998;81(2):233-250. DOI 10.1006/anbo.1997.0549.
- Gates D.M. *Biophysical Ecology.* New York: Springer-Verlag, 1980.
- Jing Q., Jégo G., Bélanger G., Chantigny M.H., Rochette P. Simulation of water and nitrogen balances in a perennial forage system using the STICS model. *Field Crops Res.* 2017;201:10-18. DOI 10.1016/j.fcr.2016.10.017.
- Junk J., Kouadio L., Delfosse P., El Jarroudi M. Effects of regional climate change on brown rust disease in winter wheat. *Clim. Change.* 2016;135(3-4):439-451. DOI 10.1007/s10584-015-1587-8.
- Kolmer J. Leaf rust of wheat: pathogen biology, variation and host resistance. *Plant Dis.* 2013;4(1):70-84. DOI 10.3390/f4010070.
- Krause R.A., Massie L.B. Predictive systems: modern approaches to disease control. *Annu. Rev. Phytopathol.* 1975;13(1):31-47. DOI 10.1146/annurev.py.13.090175.000335.
- Lammoglia S.K., Makowski D., Moeyes J., Justes E., Barriuso E., Mamy L. Sensitivity analysis of the STICS-MACRO model to identify cropping practices reducing pesticides losses. *Sci. Total Environ.* 2017a;580:117-129. DOI 10.1016/j.scitotenv.2016.10.010.
- Lammoglia S.K., Moeyes J., Barriuso E., Larsbo M., Marin-Benito J.M., Justes E., Alletto L., Ubertosi M., Nicolardot B., Munier-Jolain N., Mamy L. Sequential use of the STICS crop model and of the MACRO pesticide fate model to simulate pesticides leaching in cropping systems. *Environ. Sci. Pollution Res.* 2017b;24(8):6895-6909. DOI 10.1007/s11356-016-6842-7.
- Landsberg J., Sands P. *Physiological Ecology of Forest Production. V. 4: Principles, Processes and Models.* Cambridge, Massachusetts, USA: Academic Press, 2010.
- Leffelaar P.A., Ferrari T.J. Some elements of dynamic simulation. *Simulation and Systems Management in Crop Protection.* Wageningen: Pudoc, 1989;19-45.
- Lew R.R. How does a hypha grow? The biophysics of pressurized growth in fungi. *Nat. Rev. Microbiol.* 2011;9(7):509. DOI 10.1038/nrmicro2591.
- MacLean H., Dochain D., Waters G., Dixon M., Chaerle L., Van Der Straeten D. Identification of simple mass balance models for plant growth-Towards food production on manned space missions. *Proc. CAB11.* 2010;43(6):335-340. DOI 10.3182/20100707-3-BE-2012.0028.
- Madden L.V. Botanical epidemiology: some key advances and its continuing role in disease management. *Eur. J. Plant Pathol.* 2006;115: 3-23. DOI 10.1007/s10658-005-1229-5.
- Magarey R.D., Sutton T.B., Thayer C.L. A simple generic infection model for foliar fungal plant pathogens. *Phytopathology.* 2005; 95(1):92-100. DOI 10.1094/PHYTO-95-0092.
- Mahlein A.K., Rumpf T., Welke P., Dehne H.W., Plumer L., Steiner U., Oerke E.C. Development of spectral indices for detecting and identifying plant diseases. *Remote Sens. Environ.* 2013;128:21-30. DOI 10.1016/j.rse.2012.09.019.
- McCartney H.A., Fitt B.D.L., West J.S. Dispersal of foliar plant pathogens: mechanisms, gradients and spatial patterns. *The Epidemiology of Plant Diseases.* Amsterdam: Springer, 2006;159-192. [https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/1-4020-4581-6\\_6.pdf](https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/1-4020-4581-6_6.pdf).
- Miller N.E., Stoll R., Mahaffee W.F., Pardyjak E.R. Mean and turbulent flow statistics in a trellised agricultural canopy. *Boundary-Layer Meteorol.* 2017;165(1):113-143. DOI 10.1007/s10546-017-0265-y.
- Mundt C.C., Sackett K.E., Wallace L.D. Landscape heterogeneity and disease spread: experimental approaches with a plant pathogen. *Ecol. Appl.* 2011;21(2):321-328. DOI 10.1890/10-1004.1.
- Pan Z., Li X., Yang X.B., Andrade D., Xue L., McKinney N. Prediction of plant diseases through modelling and monitoring airborne pathogen dispersal. *Plant Sciences Reviews.* 2010. CAB1, 191. 2010. DOI 10.1079/PAVSNR20105018.
- Pradal C., Dufour-Kowalski S., Boudon F., Fournier C., Godin C. OpenAlea: a visual programming and component-based software platform for plant modelling. *Funct. Plant Biol.* 2008;35(10):751-760. DOI 10.1071/FP08084.
- Robert C., Bancal M.O., Ney B., Lannou C. Wheat leaf photosynthesis loss due to leaf rust, with respect to lesion development and leaf nitrogen status. *New Phytol.* 2005;165(1):227-241. DOI 10.1111/j.1469-8137.2004.01237.x.
- Robert C., Fournier C., Andrieu B., Ney B. Coupling a 3D virtual wheat (*Triticum aestivum*) plant model with a *Septoria tritici* epidemic model (Septo3D): a new approach to investigate plant-pathogen interactions linked to canopy architecture. *Funct. Plant Biol.* 2008;35(10):997-1013. DOI 10.1071/FP08066.
- Rossi V., Racca P., Giosue S., Pancaldi D., Alberti I. A simulation model for the development of brown rust epidemics in winter wheat. *Eur. J. Plant Pathol.* 1997;103(5):453-465. DOI 10.1023/A:1008677407661.
- Savary S., Nelson A.D., Djurle A., Esker P.D., Sparks A., Amorim L., Filho A.B., Caffi T., Castilla N., Garrett K., McRoberts N., Rossi V., Yuen J., Willocquet L. Concepts, approaches, and avenues for modelling crop health and crop losses. *Eur. J. Agron.* 2018. DOI 10.1016/j.eja.2018.04.003.
- Savary S., Stetkiewicz S., Brun F., Willocquet L. Modelling and mapping potential epidemics of wheat diseases – examples on leaf rust and *Septoria tritici* blotch using EPIWHEAT. *Eur. J. Plant Pathol.* 2015;142(4):771-790. DOI 10.1007/s10658-015-0650-7.
- Setten L.M., Lendoiro N., Favret E.A. Wheat leaf rust fungus: RIMAPS analysis to detect germ-tube orientation pattern. *Microsc. Microanal.* 2015;21(S3):227-228. DOI 10.1017/S1431927615001932.
- Simulation of Ecophysiological Processes of Growth in Several Annual Crops. Ed. by F.W.T. Penning de Vries, D.M. Jansen, H.F.M. ten Berge, A. Bakema. V. 29. Wageningen: Pudoc, 1989.
- Sugai-Guérios M.H., Balmant W., Krieger N., Junior A.F., Mitchell D.A. Colonization of solid particles by *Rhizopus oligosporus* and *Aspergillus oryzae* in solid-state fermentation involves two types of penetrative hyphae: A model-based study on how these hyphae grow. *Biochem. Eng. J.* 2016;114:173-182. DOI 10.1016/j.bej.2016.07.005.

- Tribouillois H., Constantin J., Justes E. Analysis and modeling of cover crop emergence: Accuracy of a static model and the dynamic STICS soil-crop model. *Eur. J. Agron.* 2018;93:73-81. DOI 10.1016/j.eja.2017.12.004.
- Verdier N. Hierarchy: A short history of a word in western thought. Ed. D. Pumain. *Hierarchy in Natural and Social Sciences*. Dordrecht: Springer, 2006;13-37.
- Wallach D., Makowski D., Jones J.W., Brun F. *Working with Dynamic Crop Models: Methods, Tools and Examples for Agriculture and Environment*. London: Academic Press, 2014.
- Watson D.J. Comparative physiological studies on the growth of field crops: I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties and within and between years. *Ann. Bot.* 1947;11:41-76.
- Yin X., Struik P.C. Crop systems biology: where are we and where to go? *Crop Systems Biology: Narrowing the Gaps between Crop Modelling and Genetics*. Springer Int. Publ., 2016. DOI 10.1007/978-3-319-20562-5\_10.
- Zadoks J.C., Chang T.T., Konzak C.F. A Decimal code for the growth stage of cereals. *Weed Res.* 1974;14(6):415-421. DOI 10.1111/j.1365-3180.1974.tb01084.x.
- Zhu X., Song Q., Ort D.R. Elements of a dynamic systems model of canopy photosynthesis. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2012;15(3):237-244. DOI 10.1016/j.pbi.2012.01.010.
- Zhu X., Zhang G., Tholen D., Wang Y., Xin C., Song Q. the next generation models for crops and agro-ecosystems. *Sci. China Inf. Sci.* 2011;54(3):589-597. DOI 10.1007/s11432-011-4197-8.

---

#### ORCID ID

U.S. Zubairova [orcid.org/0000-0002-0730-9145](https://orcid.org/0000-0002-0730-9145)  
D.A. Afonnikov [orcid.org/0000-0001-9738-1409](https://orcid.org/0000-0001-9738-1409)

**Благодарности.** Работа выполнена при поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 17-29-08028 «Моделирование поражения посевов пшеницы бурой ржавчиной с помощью компьютерных методов, интегрирующих многофакторную полевую информацию с мобильных устройств».

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 15.10.2018. После доработки 26.11.2018. Принята к публикации 26.11.2018.