

А.М. Польовий, д.г.н., проф.

Одеський державний екологічний університет

МОДЕЛЮВАННЯ РОЗПОДІЛУ АСИМІЛЯТІВ У МОДЕЛЯХ ПРОДУЦІЙНОГО ПРОЦЕСУ РОСЛИН: ЕМПІРИЧНИЙ ТА НАПІВЕМПІРИЧНИЙ ПІДХІД

Розглядаються рівняння росту та моделювання розподілу асимілятів при кількісному описі продукційного процесу рослин.

Ключові слова: фотосинтез, дихання, біомаса, асиміляти, приріст, рослина, ростові функції, вегетативний ріст, репродуктивний ріст.

Вступ. Очевидно, що в процесі вегетації рослин розподіл продуктів фотосинтезу між різними органами рослини і різних хімічних сполук впливає як на урожайність сільськогосподарської культури, так і на її поживну цінність. Вирішення даної проблеми викликає дуже серйозні труднощі. Дотепер немає єдиної думки про те, який з підходів до неї є найліпшим або, принаймні, задовільним [1, 2].

Найбільш важливою характеристикою досліджуваного процесу є його динаміка, оскільки саме вона в залишковому підсумку (після інтегрування за часом) визначає структуру розподілу. У загальному вигляді проблема формулюється просто. Нехай x є деяка хімічна речовина, це може бути елемент, з'єднання або група з'єднань. Тоді група з n речовин може бути позначена, як

$$x = \{x_1, x_2, \dots, x_n\} \quad (1)$$

Ці речовини x розміщені в елементах структури рослини L (тканинах, органах чи групах органів); усього таких елементів m , тобто

$$L = \{L_1, L_2, \dots, L_m\}. \quad (2)$$

Нехай $M_{i,j}$ – маса речовини $X=x_i$, розміщеної в елементі L_j (параметри $M_{i,j}$ – це змінні стану). Тоді можна побудувати рівняння (кількість їх $m \times n$) типу:

$$dM_{i,j}/dt = \text{функція змінних стану та інших величин}, \quad (3)$$

які цілком визначають досліджувану систему, в тому числі й остаточну структуру розподілу сухої речовини. Цей загальний підхід дозволяє адаптувати моделі розподілу речовини між органами і між хімічними сполуками. З біологічної точки зору найбільший інтерес представляють собою такі елементи, як вуглець і азот.

Нехай $\Delta C_{\text{загал.}}$ – загальна кількість вуглецю, який поглинається рослиною при фотосинтезі за час Δt . Тоді можна записати

$$\Delta C_{\text{загал.}} = \text{втрати (дихання, старіння і т.д.)} + \Delta C_{\text{чист.}} \quad (4)$$

Розподіл поглиненого в «чистому» вигляді вуглецю $\Delta C_{\text{чист.}}$ між органами рослини задається таким виразом

$$\Delta C_{\text{чист}} = \sum_{\text{орган}} \Delta M_{C_{\text{орган}}} \cdot \quad (5)$$

Головне завдання надалі – відшукати й інтерпретувати постійні рівняння (5), де $\Delta M_{C_{\text{орган}}}$ означає збільшення маси вуглецю у кожному органі.

Методи дослідження. В основу дослідження покладено апарат математичного моделювання продукційного процесу рослин.

Результати досліджень та їх аналіз. Для вирішення цього завдання нами було розглянуто декілька варіантів.

Емпіричний підхід. На найпростішому рівні в рамках цього підходу здійснюються безпосередні виміри результатів розподілу для того, щоб визначити коефіцієнти рівняння (5). Наприклад, якщо суха речовина розподіляється між коренем, пагоном і суцвіттям, то це рівняння набуває вигляду

$$\Delta C_{\text{чист}} = \Delta M_{C_k} + \Delta M_{C_n} + \Delta M_{C_c} \cdot \quad (6)$$

Коефіцієнти розподілу φ_k , φ_n і φ_c задовільняють співвідношенню типу

$$\varphi_n = \Delta M_{C_n} / \Delta C_{\text{чист}} \quad (7)$$

за умови

$$\varphi_k + \varphi_n + \varphi_c = 1. \quad (8)$$

Числові значення коефіцієнтів визначаються, як правило, експериментально.

Ростові функції Ю.К. Росса. Істотним кроком у розвитку математичного опису росту стали роботи Ю.К. Росса [3]. Його система рівнянь росту послужила основою для інтенсивного розвитку динамічного моделювання продукційного процесу і стала загально визнаною. Система диференціальних рівнянь Росса для опису росту органів рослини має вигляд:

$$\frac{DM_j}{dt} = \varepsilon_{\Phi} \sum_{i=1}^4 A_{ij} \bar{\Phi}_{ci} - \varepsilon_R \bar{R}_{cj} - V_j + M \sum_{i=1}^4 B_{ij} \quad , \quad (9)$$

де i та j – органи рослини (1 – листя, 2 – стебла, 3 – корені, 4 – репродуктивні органи); M_j – суха маса органа j ; ε_{Φ} – коефіцієнт ефективності фотосинтезу; ε_R – коефіцієнт ефективності дихання; $\bar{\Phi}_{ci}$ – сумарний фотосинтез органа i за добу; \bar{R}_{cj} – сумарне дихання органа j за добу; V – втрати сухої фітомаси за добу внаслідок її опаді; M – сумарна суха маса рослин; A_{ij} – частка утворених за добу в i -му органі рослини "свіжих" асимілятів, які перетікають на протязі доби в j -й орган; B_{ij} – обмін "старих" асимілятів між i -м та j -м органами, віднесений до одиниці сухої фітомаси всієї рослини.

A_{ij} і B_{ij} надаються у вигляді "ростових матриць". У спрощеному вигляді, коли основними синтезуючими органами є листки, замість ростових матриць для періоду вегетативного росту розглядаються функції вегетативного росту A_j , а для періоду репродуктивного росту – функції репродуктивного росту або так звані функції притоку – відтоку B_j .

Рівняння росту для j -го органа тоді записується так

$$\frac{\Delta m_j}{\Delta t} = A_j \frac{\Delta M}{\Delta t} + MB_j, \quad (10)$$

де $\sum A_j = 1$ то $\sum B_j = 0$.

Функції періоду вегетативного росту A_j визначаються за формулою

$$A_j = \frac{\Delta m_j}{\Delta t} : \frac{\Delta M}{\Delta t} \quad (11)$$

та показують частку загального приросту біомаси цілої рослини, яка приходить на j -й орган.

Функції періоду репродуктивного росту або так звані функції притоку – відтоку B_j знаходяться як

$$B_j = \frac{\Delta m_j}{\Delta t} M^{-1} \quad (12)$$

та показують загальний притік "старих" асимілятів у j -й орган, якщо $B_j \geq 0$, або їх відтік з j -го органа в інші органи, якщо $B_j \leq 0$.

Рівняння Х.Г. Тоомінга. У роботі Х.Г. Тоомінга [4] рівняння Ю.К. Росса трохи модифіковане. Він включив у рівняння (9) замість $\Delta M/\Delta t$ добовий газовий обмін посіву і одержав таке рівняння:

$$\frac{\Delta m_j}{\Delta t} = \varepsilon A_j(t) \left[\int_t^{t+1} \int_0^{L_0(t)} (\Phi_1 - R_1) dL d\tau - \sum_{i=2}^n \bar{R}_{ci} \right] + MB_j, \quad (13)$$

де $\sum_{i=2}^n \bar{R}_{ci}$ – сумарне за добу дихання всіх органів, крім листя; t – тривалість світлого часу доби.

Ростові функції Е.П. Галяміна. Виходячи з припущення, що відтік асимілятів із j -го органа пропорційний масі живої частини \tilde{m}_j цього органа, Є.П. Галямін [5] запропонував функцію репродуктивного росту визначати за виразом

$$b_j = \frac{\Delta m_j}{\Delta t} \cdot \frac{1}{\tilde{m}_j}, \quad (14)$$

де \tilde{m} – біомаса, у складі якої є компоненти, які здійснюють і регулюють обмін речовин, названа А.М. Польовим *функціонуючою біомасою*.

Згідно з роботами А.М. Польового [6] її кількість оцінюється на основі використання універсального закону старіння біологічних систем. Для періоду активного росту рослини вся біомаса є функціонуючою, отже приріст загальної і функціонуючої біомаси однаковий

$$\frac{\Delta \tilde{m}_j}{\Delta t} = \frac{\Delta m_j}{\Delta t} \geq 0. \quad (15)$$

При виникненні стресових умов або при старінні рослин, коли кількість загальної

біомаси знижується внаслідок переваги процесів розпаду над процесами синтезу, зміна кількості функціонуючої біомаси знаходиться за виразом

$$\frac{\Delta \tilde{m}_j}{\Delta t} = - \left(\frac{\Delta m_j}{\Delta t} \frac{1}{k_s} \right), \quad (16)$$

де k_s – параметр, який характеризує частку життєдіяльних структур у загальній біомасі органа.

Рівняння О.Д. Сиротенка. Для опису динаміки фітомаси посіви О.Д. Сиротенко [7] запропонував наступну систему рівнянь:

$$\left. \begin{aligned} m_l^{j+1} &= m_l^j + \varepsilon_R (\alpha_l^j \Phi^j - \varphi^j R_{0l} m_l^j - \lambda_l^j m_l^j + k^j \delta_r^j m_r^j), \\ m_s^{j+1} &= m_s^j + \varepsilon_R (\alpha_s^j \Phi^j - \varphi^j R_{0s} m_s^j - \lambda_s^j m_s^j + (1 - k^j) \delta_r^j m_r^j), \\ m_r^{j+1} &= m_r^j + \varepsilon_R (\alpha_r^j \Phi^j - \varphi^j R_{0r} m_r^j - \lambda_r^j m_r^j - \delta_r^l m_r^l), \\ m_R^{j+1} &= m_R^j + \varepsilon_R (\alpha_r^j \Phi^j - \varphi^j R_{0R} m_R^j + L_R \lambda_l^j m_l^j + S_R \lambda_s^j m_s^j + r_R \lambda_r^j m_r^j), \end{aligned} \right\}, \quad (17)$$

де $m_l^j, m_s^j, m_r^j, m_R^j$ – фітомаси відповідно листя, стебел, коріння та репродуктивних органів на j -ту добу; $\alpha_l^j, \alpha_s^j, \alpha_r^j, \alpha_R^j$ – ростові функції листя, стебел, коріння і репродуктивних органів; $\lambda_l^j, \lambda_s^j, \lambda_r^j$ – ростові функції, які визначають втрати фітомаси відповідно листя, стебел і коріння на опад та відтік у репродуктивні органи; L_R, S_R, r_R – коефіцієнти (≤ 1), які показують яка частка втрат реутилізується у репродуктивних органах; Φ^j – сумарний фотосинтез посіву за добу; $R_{0l}, R_{0s}, R_{0r}, R_{0R}$ – коефіцієнти дихання підтримки листя, стебел, коріння та репродуктивних органів; $\varepsilon_R = \Delta\tau / (1 + R_r)$, де $\Delta\tau$ – часовий крок; R_R – коефіцієнт дихання росту; $k^j = \alpha_l^j / (\alpha_l^j + \alpha_s^j)$; δ_r^j – функція, яка визначає швидкість перетоку асимілятів із підземних у надземні органи на початку весняної вегетації.

Рівняння А.М. Польового. Для опису динаміки росту сухої біомаси окремих органів А.М. Польовим [6, 8] запропонована така система рівнянь:

$$\left. \begin{aligned} \frac{\Delta m_i^j}{\Delta t} &= \frac{\beta_i^j \Phi^j}{1 + c_{G_i}} - \frac{(\alpha_{R_i}^j c_{m_i} \varphi_R^j + g_i^j) \tilde{m}_i^j}{1 + c_{G_i}}, \\ \frac{\Delta m_p^j}{\Delta t} &= \frac{\beta_p^j \Phi^j}{1 + c_{G_i}} - \frac{\left(\alpha_{R_p}^j c_{m_p} \varphi_R^j \tilde{m}_p^j - \sum_i^{l,s,r} g_i^j \tilde{m}_i^j \right)}{1 + c_{G_i}}, \\ \frac{\Delta m_g^j}{\Delta t} &= \frac{\Delta m_{g \max}^j}{\Delta t} \cdot \frac{\Delta \tilde{m}_p^j / \Delta t}{k_g + \Delta \tilde{m}_p^j / \Delta t}, \end{aligned} \right\}, \quad (18)$$

де $\frac{\Delta m_{i(p)}}{\Delta t}$ – приріст біомаси i -го вегетативного (репродуктивного) органа; $\tilde{m}_{i(p)}$ –

функціонуюча біомаса i -го вегетативного (репродуктивного) органа; $\Delta m_g / \Delta t$ – приріст сухої біомаси зерна; $\Delta m_{g_{\max}} / \Delta t$ – максимально можлива в реальних умовах швидкість приросту сухої біомаси зерна; β_i – ростова функція вегетативного періоду; \mathcal{G}_i – ростова функція репродуктивного періоду; C_G – коефіцієнт дихання росту; α_R – онтогенетична крива дихання; C_m – коефіцієнт дихання підтримки; φ_R – температурна крива дихання; k_g – константа Міхаеліса-Ментен; i – органи: l – листя, s – стебла, r – корені, p – колосся.

Ростові функції в дослідженнях Ю.К. Росса та Е.П. Галяміна визначаються за експериментальними даними спостережень над приростами сухої біомаси окремих органів рослин.

Напівемпіричний підхід до визначення ростових функцій. Нами запропоновані напівемпіричні методи визначення функцій періоду вегетативного і репродуктивного росту рослин. Вони ґрунтуються на основі закономірностей індивідуального розвитку рослин та аналізу частинного випадку закону росту і моделювання найбільш загального процесу, який характеризує старіння живих організмів – розпаду життєдіяльних структур. Сутність методів побудови ростових функцій на більш загальній основі полягає у наступному.

Вирішення подібного завдання було пов'язане перш за все з вибором методу кількісного опису рослини або органа в онтогенезі.

Функції росту i -го органа за вегетативний період, згідно з дослідженнями Росса [3], визначаються як відношення приросту біомаси i -го органа до приросту біомаси всієї рослини.

Прирости біомаси можуть бути отримані шляхом диференціювання за часом рівнянь, які описують ріст рослини або окремого органа. Дослідження динаміки накопичення сухої біомаси сільськогосподарських культур показали, що для опису експериментальних даних динаміки накопичення біомаси може бути використана трьохпараметрична логістична крива росту $m(t)$, яка задається формулою

$$m(t) = \frac{m^*}{1 + 10^{a-bt}} \quad (19)$$

і має наступні властивості

$$\lim_{t \rightarrow -\infty} m(t) = 0, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} m(t) = m^*, \quad m(0) = \frac{m^*}{1 + 10^a};$$

крива має точку перегину при $t_n = a/b$, при якому $m(a/b) = m^*/2$; крива симетрична щодо точки перегину.

Аналіз формули (19) показує, що параметр кривої m^* характеризує максимальну біомасу рослини (органу), параметр a визначає місце знаходження кривої на осі часу, а параметр b – крутість кривої. Якщо логістичними кривими описати вегетативний ріст окремих органів рослини за оптимальних умов або за багаторічними даними, то криві будуть зміщені відносно одна одної по осі часу залежно від часу появи якого-небудь органа (рис. 1). Відсутність гілки кривої, яка описує зменшення біомаси i -го органа, пояснюється тим, що для вегетативних органів нами розглядався тільки період до початку перетікання "старих" асимілятів до репродуктивних органів і опаді рослинної маси.

Сім'я кривих, наведених на рис. 1, описується таким рівнянням

$$m_i(t) = \frac{m_i^*}{1 + 10^{a_i - b_i(t - t_{oi})}}; \quad (20)$$

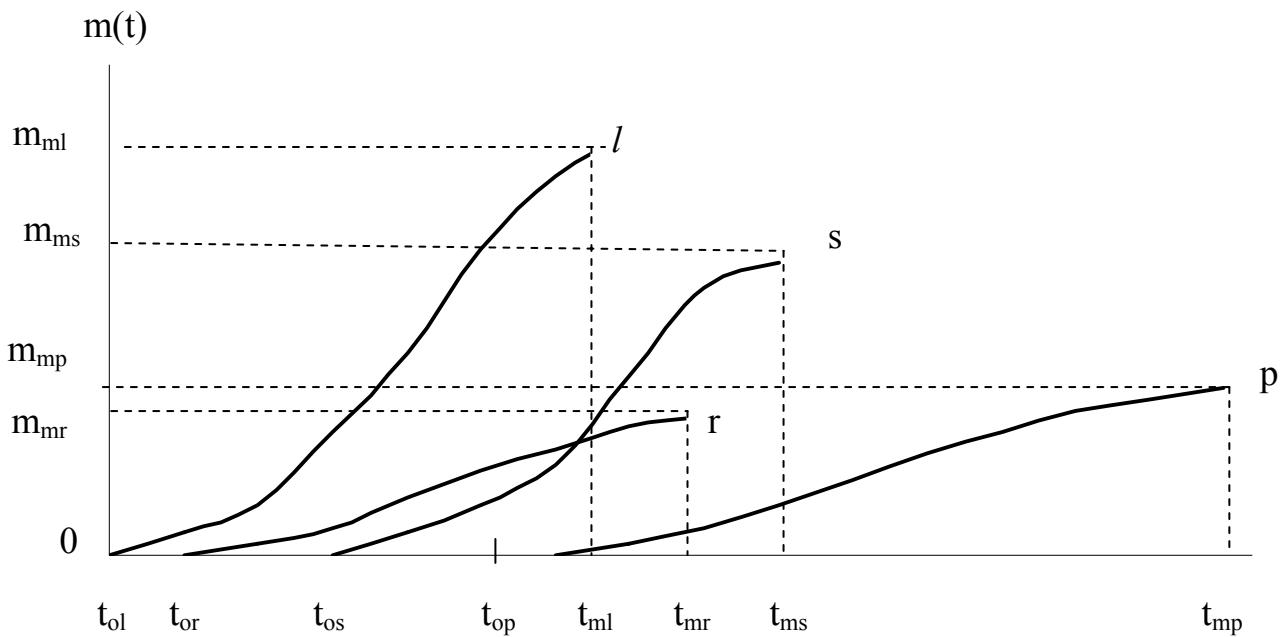


Рис. 1. Динаміка накопичення біомаси вегетативних і репродуктивних органів рослини.

$t_{ol}, t_{os}, t_{or}, t_{op}$ – відповідно час початку росту листя, стебел, коренів і репродуктивних органів;

$t_{ml}, t_{ms}, t_{mr}, t_{mp}$ – час завершення росту листя, стебел, коренів і репродуктивних органів.

точка перегину t_{ni} визначається за умови

$$a_i - b_i(t - t_{oi}) = 0.$$

Звідси виходить, що

$$t_{ni} = t_{oi} + a_i / b_i.$$

Проте параметри логістичних кривих m_i^* , a_i і b_i незручні для визначення їх в польових умовах.

Перш ніж перейти до опису використання сім'ї логістичних кривих, розглянемо питання про визначення часу появи, початку і завершення росту кожного органа.

Дослідженнями Ф.М. Куперман та Е.І. Ржанової [9] встановлено, що формування кожного органа, як і цілої рослини, проходить етапами. В процесі органогенезу спостерігається певна послідовність в проходженні етапів.

Поява нових органів, зміна зовнішніх морфологічних ознак, зареєстрована як фаза розвитку рослин, співпадає з певними етапами органогенезу і дозволяє судити про те, в якому віковому періоді і на якій стадії розвитку перебуває рослина.

В практиці агрометеорологічних спостережень момент появи i -го органа рослини t_{oi} визначається візуально і в цей час маса i -го органа дорівнює $m_i(t_o) = m_{oi} > 0$. В ході вегетативного росту i -й орган досягає максимальної біомаси не при $t \rightarrow +\infty$, а в кінцевий момент часу t_{mi} – при завершенні росту органа, при біомасі $m_{mi} < m_i^*$. Слід зауважити, що визначення моменту t_{mi} дещо умовно, оскільки не існує чіткого розділення між періодами вегетативного і репродуктивного росту.

Для розробки спрощеної методики визначення ростових функцій визначаємо момент часу t_{mi} так, щоб інтервал часу від появи i -го органа до досягнення максимальної швидкості росту (точка перегину $t_n = t_{oi} + a_i/b_i$) дорівнював інтервалу часу $t_{mi} - t_{ni}$, тобто

$$t_{ni} - t_{oi} = t_{mi} - t_{ni}.$$

Звідси

$$\frac{a_i}{b_i} = \frac{t_{mi} - t_{oi}}{2} \quad (21)$$

тоді

$$\text{при } t = t_{oi} \quad \text{і} \quad \text{при } t = t_{mi}$$

отримаємо, що

$$m_i(t_{oi}) = m_{oi} = \frac{m_i^*}{1 + 10^{a_i}} \quad (22)$$

$$m_i(t_{mi}) = m_{mi} = \frac{m_i^*}{1 + 10^{a_i - b_i(t_{mi} - t_{oi})}}. \quad (23)$$

Виразимо параметри логістичних кривих m_i , a_i і b_i через нові параметри m_{oi} , m_{mi} і t_{mi} , використовуючи співвідношення (21), (22) і (23). Із формули (21) знаходимо параметр b_i :

$$b_i = \frac{2a_i}{t_{mi} - t_{oi}}.$$

Підставимо цей вираз у формулу (23), отримаємо

$$a_i - b_i(t_{mi} - t_{oi}) = a_i - 2a_i \frac{t_{mi} - t_{oi}}{t_{mi} - t_{oi}} = -a_i,$$

$$m_{mi} = \frac{m_i^*}{1 + 10^{-a_i}}. \quad (23 \text{ a})$$

Розділимо (23a) на (22):

$$\frac{m_{mi}}{m_{oi}} = \frac{1 + 10^{a_i}}{1 + 10^{-a_i}} = 10^{a_i}$$

і звідси знайдемо, що

$$a_i = \log \frac{m_{mi}}{m_{oi}}. \quad (24)$$

Підставимо отриманий вираз (24) у формулу (22):

$$m_{oi} = \frac{m_i^*}{1 + 10^{\log m_{mi} / m_{oi}}} = \frac{m_i^*}{1 + m_{mi} / m_{oi}}.$$

Звідси отримаємо, що

$$m_i^* = m_{oi} + m_{mi}. \quad (25)$$

Підставимо вираз (24) у (21) і знайдемо, що

$$b_i = \frac{2a_i}{t_{mi} - t_{oi}} = \frac{2 \log \frac{m_{mi}}{m_{oi}}}{t_{mi} - t_{oi}}. \quad (26)$$

Введемо нові позначення. Позначимо m_{mi} / m_{oi} через S і $t_{mi} - t_{oi}$ через P_i . Тоді вирази (24) і (26) можна записати так

$$a_i = \log S_i; \quad (24a)$$

$$b_i = \log S_i / P_i. \quad (26a)$$

Таким чином, співвідношення (24а), (25) і (26а) виражають параметри a_i , b_i і m_i^* через нові параметри m_{oi} , m_{mi} і t_{mi} .

Підставимо a_i , b_i і m_i^* відповідно із співвідношень (24а), (25) і (26а) у вираз (20) знайдемо, що

$$a_i - b_i(t - t_{oi}) = \log S_i - \frac{\log S_i}{P_i}(t - t_{oi}) = \log \left[S_i \left(1 - \frac{t - t_{oi}}{P_i} \right) \right],$$

$$m_i(t) = \frac{m_{oi} + m_{mi}}{1 + 10 \left[\log \left[S_i \left(1 - \frac{t - t_{oi}}{P_i} \right) \right] \right]}.$$

Після спрощень запишемо рівняння логістичної кривої в остаточному вигляді:

$$m_i(t) = \frac{m_{oi} + m_{mi}}{1 + S_i \left(1 - \frac{t - t_{oi}}{P_i} \right)}. \quad (27)$$

Таким чином, логістична крива вегетативного росту i -го органа рослини визначена, якщо відомі моменти часу появи органа t_{oi} і досягнення максимальної біомаси, тобто час припинення росту органа t_{mi} і відповідні біомаси m_{oi} і m_{mi} .

Розрахунок функцій періоду вегетативного росту відповідно до виразу (11) є отриманням відношення приросту i -го органа до приросту всієї рослини. Враховуючи цю обставину при визначенні ростових функцій, розміри біомаси можна розглядати як в абсолютних величинах, так і у відносних одиницях – у вигляді відношення частини (окремий орган) до цілого (вся рослина).

Введемо нові позначення. Позначимо t як T (сума температур повітря) і t_{oi} як T_i (сума температур, яка характеризує час початку росту i -го органа). Введемо також нормовані величини

$$\mu_i(t) = \frac{m_i(t)}{\sum_i (m_{oi} + m_{mi})} \quad (28)$$

$$c_i = \frac{m_{oi} + m_{mi}}{\sum_i (m_{oi} + m_{mi})}, \quad \sum_i c_i = 1, \quad i \in l, s, r, p \quad (29)$$

де $\mu_i(t)$ – біомаса i -го органа рослини, виражена у відносних одиницях; c_i – параметр, який характеризує частку біомаси i -го органа в біомасі цілої рослини при його дозріванні.

Тоді рівняння логістичної кривої (27) набуде вигляду

$$\mu_i(t) = \frac{c_i}{1 + S_i \left(1 - \frac{T-T_i}{P_i} \right)}. \quad (30)$$

Рівняння (30) описує зміну в онтогенезі біомаси окремого органа у відносних одиницях

Продиференціюємо вираз (30) по t і отримаємо рівняння швидкості росту біомаси i -го органа

$$\frac{\Delta\mu_i}{\Delta t} = \frac{c_i \ln S_i S_i \left(1 - \frac{T-T_i}{P_i} \right)}{P_i \left[S_i \left(1 - \frac{T-T_i}{P_i} \right) + 1 \right]^2}. \quad (31)$$

Тоді функції росту i -го органа у вегетативний період можуть бути записані так:

$$\beta_i = \Delta\mu_i / \sum_i \Delta\mu_i$$

$$\beta_i \geq 0, \quad \sum_i \beta_i = 1, \quad i \in l, s, r, p \quad (32)$$

На рис. 2 наведені ростові функції ярого ячменю, отримані за допомогою напівемпіричних методів визначення функцій періоду вегетативного та репродуктивного росту. Для порівняння також наведені згладжені ростові функції, які отримані на основі експериментальних даних за методом Ю.К. Росса. Як видно із рис. 2, хід розрахункових ростових функцій ідентичний ходу згладжених ростових функцій, отриманих експериментально.

При розробці більш загального підходу до опису ростових функцій періоду репродуктивного росту завдання зводилася до того, щоб, по-перше, визначити самий універсальний біологічний процес, який характеризує старіння, і описати його кількісно, а по-друге, встановити час початку старіння і відмирання органа і те критичне значення, на яке знижується кількість біомаси (в порівнянні з досягнутим до початку періоду), перш ніж вона повністю відмирає.

Ми виходимо з наступних передумов.

До початку цвітіння вегетативні органи рослин досягають максимальних розмірів і в цей період вся біомаса i -го органа є функціонуючою, тобто $m_i = \tilde{m}_i$. В період цвітіння витрати на дихання і перетікання до репродуктивних органів "старих", запасних асимілятів компенсуються притоком "свіжих" асимілятів до i -го органа і

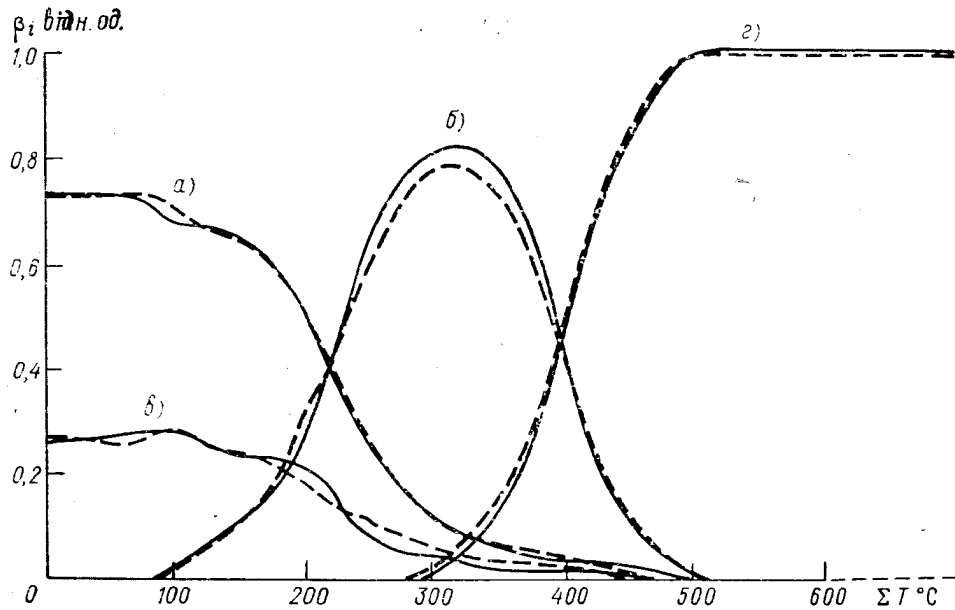


Рис. 2. Функції росту окремих органів ячменю, розраховані за напівемпіричним методом Польового (1) і отримані на підставі експериментальних даних за методом Росса (2). а) листя; б) стебла; в) корені; г) колосся.

$$\frac{\Delta m_i}{\Delta t} = 0.$$

Після цвітіння, зважаючи на високу атрагуючу здатність репродуктивного органа, який росте, знижується надходження "свіжих" асимілятів до вегетативних органів, внаслідок чого перетікання і витрати на дихання не забезпечуються за рахунок "свіжих" асимілятів, починається розпад життєдіяльних структур – процес старіння вегетативних органів. При цьому

$$\frac{\Delta m_i}{\Delta t} < 0.$$

Це добре ілюструють дані рис. 3, де наведено переміщення речовин у окремий листок залежно від стадії його розвитку [10]. На ранніх стадіях (розпускання листка) відбувається тільки надходження речовин у листок, як це видно по перетіканню радіоактивності із старшого листка. Коли листок досягає своїх остаточних розмірів, речовини вже не поступають, а тільки відтікають з нього. Це добре видно по переміщенню радіоактивності з даного листка.

При розпаді життєдіяльних структур знижується кількість функціонуючої біомаси, яка складає тільки частину загальної біомаси, досягнутої на момент завершення росту органа. При відмиранні органа життєдіяльні структури повністю розпадаються і кількість функціонуючої біомаси знижується до нуля ($\tilde{m} = 0$).

В процесі старіння продукти розпаду білків, а також рухомі вуглеводи відмерлої частини перетікають до репродуктивних органів. На підставі цього неважко визначити

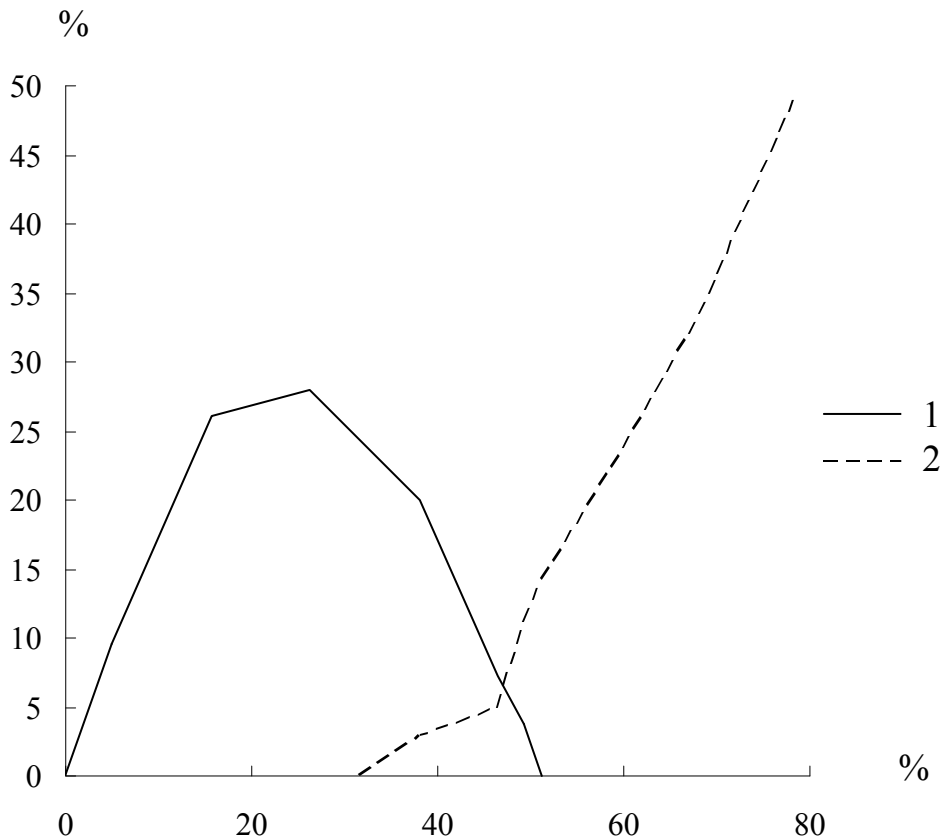


Рис. 3. Переміщення речовин у листок сої і з нього в залежності від стадії розвитку листка. За даними [10].
 1 – надходження в листок, 2 – відтік з листка; по осі абсцис був указаний вік листка, у відсотках від остаточних розмірів листка; по осі ординат – радіоактивність, яка перемістилася, у відсотках від введеної.

критичну величину $m_{crit i}$, на яку знижується біомаса вегетативного органа, перш ніж орган відмирає:

$$m_{crit i} = m_{max i} k_{si}, \quad i \in l, s, r. \quad (33)$$

Таким чином, ми встановили для репродуктивного періоду час початку старіння i -го органа, час відмирання органа і універсальний біологічний процес, який характеризує старіння, – розпад білків.

Математичний опис процесу зменшення біомаси при старінні аналогічний опису процесу розпаду білків, оскільки добре відомо, що в онтогенезі спрямованість зміни біомаси листя співпадає із спрямованістю зміни абсолютного вмісту в них білків. Залежність вмісту білків від віку листя носить в цілому лінійний характер. Отже, і зменшення біомаси в часі можна описати рівнянням прямої. Перш ніж записати рівняння, введемо наступні позначення. Якщо біомасу i -го органа на момент початку старіння позначити як $m_{max i}$, то біомаса органа на момент дозрівання рослини (тобто при відмиранні органа) буде дорівнювати

$$m_{rip\ i} = m_{max\ i} - m_{crit\ i}. \quad (34)$$

Розділивши всі члени виразу (34) на $m_{max\ i}$, отримаємо значення $m_{rip\ i}$ у відносних одиницях:

$$\mu_{rip\ i} = 1 - k_{si}. \quad (35)$$

Враховуючи, що зменшення біомаси i -го органа обернено пропорційно до віку органа, цей процес можна представити як

$$\mu_i = d_i t + d_o. \quad (36)$$

Параметр d_i у рівнянні (36) характеризує швидкість зменшення біомаси (у відн. од.) вегетативного органа і може бути визначений як тангенс кута нахилу прямої

$$\mu_i = -d_i t + d_o$$

до осі абсцис:

$$d_i = -\frac{k_{si}}{t_{rip} - t_{req\ i}}, \quad (37)$$

де t_{rip} – час дозрівання рослини; $t_{req\ i}$ – час досягнення органом максимальної маси.

Значення параметра d_i визначається величиною k_{si} і двома моментами часу: часом дозрівання рослини і відмирання i -го органа і часом початку старіння, коли ріст i -го органа закінчується.

Якщо записати $d_i = v_i$ і виразити час в прийнятій, у практиці агрометеорології шкалі часу, отримаємо:

$$v_i = -\frac{k_{si}}{\sum T_{rip} - \sum T_{req\ i}}, \quad (38)$$

де $\sum T_{req\ i}$ і $\sum T_{rip}$ – відповідно суми температур, які накопичилися за період від початку вегетації до припинення росту i -го органа і дозрівання рослини.

Висновки. Таким чином, знання закономірностей індивідуального розвитку рослин дозволяє встановити час початку і завершення росту кожного органа. Матеріали фенологічних спостережень дають можливість визначити ці терміни за календарем для будь-якої ґрунтово-кліматичної зони і виразити їх у зручній для розрахунків шкалі часу (кількість днів від початку вегетації, сума активних або ефективних температур).

Визначення ростових функцій виконується на основі багаторічних матеріалів агрометеорологічних спостережень мережі гідрометеорологічних станцій. Це дозволяє на основі стандартної агрометеорологічної інформації оцінювати географічну мінливість ростових функцій та вести їх визначення для різноманітних сільськогосподарських культур за допомогою доступних фенологічних даних.

Список літератури

1. *Моделирование роста* и продуктивности сельскохозяйственных культур. /Под ред. Ф.В.Т. Пеннинга де Фриза и Х.Х. ван Лаара – Л.: Гидрометеиздат, 1986. – 320 с.
2. Франс Дж., Торнли Дж.Х.М. Математические модели в сельском хозяйстве. – М.: Агропромиздат, 1990. – 303 с.
3. Росс Ю.К. Система уравнений для количественного роста растений. //В кн.: Фитоактинометрические исследования растительного покрова. – Таллин: Валгус, 1967. – С. 64–88.
4. Тооминг Х.Г. Солнечная радиация и формирование урожая. – Л.: Гидрометеиздат, 1977. – 200 с.
5. Галямин Е.П. Оптимизация оперативного распределения водных ресурсов в орошении. – Л.: Гидрометеиздат, 1981. – 272 с.
6. Полевой А.Н. Теория и расчет продуктивности сельскохозяйственных культур. – Л.: Гидрометеиздат, 1983. – 175 с.
7. Сиротенко О.Д. Математическое моделирование водно-теплового режима и продуктивности агроэкосистем. – Л.: Гидрометеиздат, 1981. – 167с.
8. Полевой А.Н. Прикладное моделирование и прогнозирование продуктивности посевов. – Л.: Гидрометеиздат, 1988. – 319 с.
9. Куперман Ф.М., Ржанова Е.И. Биология развития растений. – М.: Высшая школа, 1963. – 423 с.
10. Леопольд А. Рост и развитие растений. – М: Мир, 1968. – 494 с.

Моделирование распределения ассимилятов в моделях продукционного процесса растений: эмпирический и полумпирический подход. Полевой А. Н.

Рассматриваются уравнения роста и моделирование распределения ассимилятов при количественном описании продукционного процесса растений.

Ключевые слова: фотосинтез, дыхание, биомасса, ассимиляты, прирост, растение, ростовые функции, вегетативный рост, репродуктивный рост.

Simulation of distribution assimilantes in models of the production process of plants: empirical and semiempirical the approach. Polevoy A.

The equations of growth and simulation of assimilantes distribution are considered at the quantitative description of production process of plants.

Keywords: photosynthesis, breath, biomass, assimilantes, gain, plant, growth functions, vegetative growth, reproductive growth.