

УДК 633.11«324»:581.12/. 132:519.8

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ВИДИМОГО ФОТОСИНТЕЗА И ДЫХАНИЯ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ

И. С. ШАТИЛОВ, А. Г. ЗАМАРАЕВ, Н. А. ПОЛЕВ, А. Д. СИЛИН,
Г. В. ЧАПОВСКАЯ, А. Ф. ШАРОВ

(Кафедра растениеводства)

На основании результатов многолетних экспериментов разработаны общие динамические модели видимого фотосинтеза и дыхания озимой пшеницы. Предложены формализованные методы расчетов фотосинтетической деятельности вегетативных органов и соцветий по фазам развития растений.

В настоящее время при изучении закономерностей продукционного процесса растений с успехом используются способы математического моделирования [4, 5, 7—12], которые позволяют не только углубить знания этих закономерностей, но и найти эффективные пути к управлению ростом и развитием растений.

Нами были составлены динамические модели роста и развития озимой пшеницы, ее отдельных вегетирующих органов. Они разработаны на основе результатов долголетних (с 1966 г.) экспериментальных исследований кафедры растениеводства Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева. Полевые опыты проведены в опытном хозяйстве «Михайловское» Московской области в севообороте интенсивного типа на тяжелых суглинистых почвах с использованием автоматизированных установок, позволяющих определять интенсивность видимого фотосинтеза отдельных органов растения без их удаления. Одновременно тщательно изучался радиационный и тепловой баланс посевов. Результаты этих исследований опубликованы ранее [13—20].

В настоящей статье сделана попытка формализовать полученные данные в виде математических моделей.

Основы метода составления математических моделей фотосинтеза и дыхания

Одним из методов динамического моделирования является метод, часто применяемый в экофизиологии, который включает в себя измерение скорости процессов метаболизма в органе растения и интегрирование результатов во времени и пространстве. Измеряемые скорости зависят от факторов внешней среды и внутреннего состояния растений и трудно формализуемы, но их можно количественно оценить по результатам эксперимента. Введение этих показателей в анализ значительно сокращает число необходимых для построения корректной модели параметров и переменных [4].

Энергетической основой роста и развития озимой пшеницы (как и любого растения) является уровень и динамика поступления солнечной энергии [2, 6, 7, 8, 10, 17].

При анализе фотосинтетической деятельности растения озимой пшеницы необходимо учитывать:

- размеры вегетирующих органов (листья, стебли и соцветия), их пространственную ориентацию;
- концентрацию питательных веществ в воздухе и почве;
- световой режим;
- предельные значения температуры, влажности воздуха и почвы;
- скорость перемещения воздушных масс в зоне произрастания и другие показатели.

Формализованное описание процессов фотосинтетической деятельности озимой пшеницы в полевых условиях велось нами по двум показателям: динамике изменения интенсивности видимого фотосинтеза

($A_{вф}$) и дыхания ($A_{д}$) ассимилирующей площади (S_{ij}) органов растения.

Динамику общего потребления углекислого газа посевом на единицу площади по [3] можно выразить следующим уравнением:

$$P_{CO_2} = \sum_j \sum_i S_{ij} (A_{вф_i} - A_{д_i})_j, \text{ кг } CO_2/\text{га} \cdot \text{сут}, \quad (1)$$

где i — порядковый номер вегетирующего органа растения; j — органы (листья, стебли с влагалищами листьев, соцветия); $A_{вф}$; $A_{д}$ — интен-

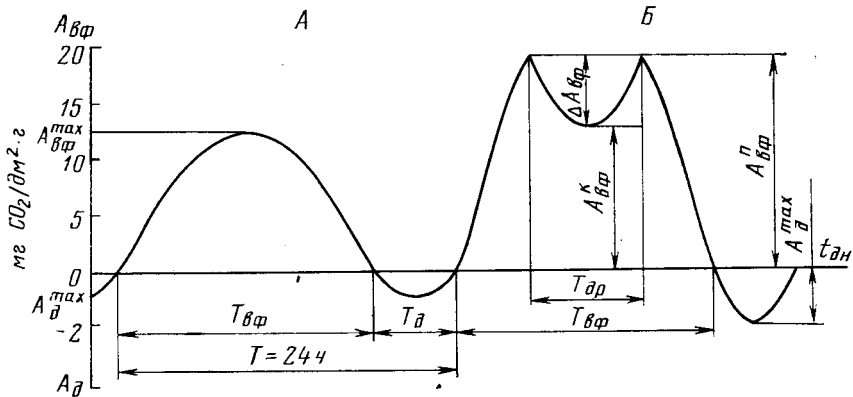


Рис. 1. Типичная кривая суточной динамики видимого фотосинтеза ($A_{вф}$) и дыхания ($A_{д}$) листьев озимой пшеницы.

A — при недостатке и оптимуме ФАР — уравнения (3) и (11); B — при избытке ФАР — уравнения (5), (6) и (7).

сивность соответственно видимого фотосинтеза и дыхания органов растения, мг $CO_2/дм^2 \cdot \text{сут}$. Другие условия роста и развития озимой пшеницы взяты как ограничивающие факторы.

Экспериментально установлено, что суточная динамика видимого фотосинтеза в допустимых пределах соответствует суточной динамике интенсивности солнечной радиации [17, 18, 20], (рис. 1).

Суточную динамику CO_2 -газообмена листьев при недостатке света или оптимальном режиме ФАР можно изобразить в виде кривой (рис. 1, A) и системы уравнений

$$\left\{ \begin{array}{l} \varepsilon = \varepsilon^{\max} \cdot \sin \frac{\pi}{T_{вф}} t_{дн}; \end{array} \right. \quad (2)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} A_{вф} = A_{вф}^{\max} \cdot \sin \frac{\pi}{T_{вф}} \cdot t_{дн}, \end{array} \right. \quad (3)$$

где ε , ε^{\max} — текущее и наибольшее значения ФАР, $МДж/м^2 \cdot \text{ч}$; $T_{вф}$ — дневная продолжительность видимого фотосинтеза, ч; $t_{дн}$ — текущее дневное время, ч ($0 \leq t_{дн} \leq T_{вф}$).

Из уравнений (2) и (3) следует, что каждому значению видимого фотосинтеза соответствует определенное значение ФАР; соотношение этих величин постоянно и определяется биологическими особенностями культуры [18].

$$\alpha \cong \varepsilon/A_{вф} = \varepsilon^{\max}/A_{вф}^{\max} \cong \text{const}. \quad (4)$$

В среднем за вегетацию для листьев озимой пшеницы сорта Миrowsкая 808 с 6 до 18 ч $\alpha \cong 836 \text{ МДж/кг } CO_2$.

При определенном превышении оптимального значения ФАР происходит фотосинтетическая депрессия, когда вместо нарастания происходит снижение фотосинтетической деятельности вегетирующей поверхности растения или даже разрушение биологического аппарата фо-

тосинтеза растения (рис. 1, Б). Динамические модели фотосинтеза листьев при таком режиме имеют вид

$$\left\{ \begin{array}{l} A_{\text{вф}i} = A_{\text{вф}i}^{\text{max}} \cdot \sin \pi \frac{t_{\text{дн}i}}{T_{\text{вф}i}} \\ \text{при } 0,5(T_{\text{вф}} - T_{\text{др}}) \geq t_{\text{дн}} \geq 0,5(T_{\text{вф}} + T_{\text{др}}); \end{array} \right. \quad (5)$$

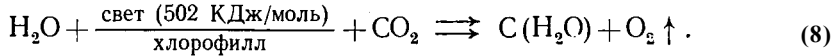
$$\left\{ \begin{array}{l} A_{\text{вф}i} = 2A_{\text{вф}i}^n - A_{\text{вф}i}^{\text{max}} \cdot \sin \pi \frac{t_{\text{дн}i}}{T_{\text{вф}i}} \\ \text{при } 0,5(T_{\text{вф}} - T_{\text{др}}) < t_{\text{дн}} < 0,5(T_{\text{вф}} + T_{\text{др}}); \end{array} \right. \quad (6)$$

$$A_{\text{вф}}^{\text{max}} = 2A_{\text{вф}}^n - A_{\text{вф}}^{\text{к}}, \quad (7)$$

при $A_{\text{вф}}^n > A_{\text{вф}}^{\text{к}}$; $\epsilon^{\text{к}} \leq 30 \text{ кал/см}^2 \cdot \text{ч} \cong 120 \text{ Дж/см}^2 \cdot \text{ч}$,

где $A_{\text{вф}}^n$ — предельное значение интенсивности видимого фотосинтеза данного растения, $\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$; $A_{\text{вф}}^{\text{к}}$ — критическое значение видимого фотосинтеза при депрессии, $\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$; $T_{\text{др}}$ — продолжительность депрессии, ч; $\epsilon^{\text{к}}$ — критическое значение ФАР.

Известно, что фотосинтез — единственный биологический процесс на Земле (за исключением хемосинтеза), который идет с увеличением свободной энергии системы. Суммарное уравнение фотосинтеза обычно записывается следующим образом:



Уравнение (8) можно записать в другом виде, используя равенство (4),

$$P_{\text{H}_2\text{O}} + \epsilon_0/\alpha \rightleftharpoons P_{\text{C}(\text{H}_2\text{O})} + P_{\text{O}_2} \uparrow,$$

или

$$P_{\text{C}(\text{H}_2\text{O})} = \epsilon_0/\alpha - 14, \quad (9)$$

где $P_{\text{H}_2\text{O}}$ — потребление воды, $\text{кг/га} \cdot \text{сут}$; $P_{\text{C}(\text{H}_2\text{O})}$, P_{O_2} — потребление сахаров и кислорода, $\text{кг/га} \cdot \text{сут}$; ϵ_0 — теоретически необходимое количество ФАР, $\text{МДж/м}^2 \cdot \text{ч}$.

Полученные модели CO_2 -газообмена растений дают возможность выявить биологические особенности растений и объективно оценить селекционный материал. Так, оценку сортов (гибридов) одной культуры или сравнение различных культур между собой по эффективности фотосинтеза целесообразно проводить по формуле, отражающей к. п. д. вегетирующих органов растения,

$$\eta = \epsilon_0/\epsilon. \quad (10)$$

Процессы образования органического вещества и накопления химической энергии (фотосинтез) неотделимы от процессов расщепления органических соединений и реализации содержащейся в них энергии (дыхание). Только при дыхании становится осуществимым использование клеткой исходных продуктов фотосинтеза.

Зависимость дыхания от радиационно-термического режима выражается кривой, представленной на рис. 1, А, Б.

$$A_{\text{д}} = A_{\text{д}}^{\text{max}} \cdot \sin \pi \frac{t_{\text{д}}}{T_{\text{д}}}, \quad (11)$$

где $A_{\text{д}}$; $A_{\text{д}}^{\text{max}}$ — соответственно текущая и максимальная интенсивность выделения углекислоты в ночное время, $\text{мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$; $T_{\text{дн}}$, $t_{\text{дн}}$ — соответственно общая продолжительность ночного дыхания и текущее ночное время, ч.

Анализ уравнений (2), (3), (4) и (11) в соответствии с установленными взаимосвязями между физиологическими процессами [19, 221

позволяет утверждать, что отношение между интенсивностью видимого фотосинтеза и интенсивностью дыхания постоянно, т. е.

$$\beta = A_{\phi} / A_{\partial} \cong \text{const.} \quad (12)$$

Для листьев озимой пшеницы сорта Мироновская 808 в период активном фотосинтетической деятельности $\beta = 4 \div 13$.

Характер изменений суточной ФАР в течение года

Известно, что уровень суточной ФАР изменяется по периодам года, т. е.

$$\varepsilon = 0,5 \left[\varepsilon^{\max} + \varepsilon^{\min} + (\varepsilon^{\max} - \varepsilon^{\min}) \cdot \sin \frac{2\pi}{365} \cdot t_z \right], \quad (13)$$

где ε^{\max} , ε^{\min} — суточная ФАР соответственно 22 июня и 23 декабря, МДж/м²•сут; t_z — годовое текущее время, отсчитываемое от дня весеннего равноденствия — 23 марта, сут.

Для условий Московской области (56° северной широты) уравнение (13) будет иметь вид

$$\varepsilon = 2,225 + 1,775 \cdot \sin \frac{2\pi}{365} \cdot t_z, \text{ кВТ} \cdot \text{ч/м}^2 \cdot \text{сут.} \quad (14)$$

Анализ экспериментальных данных [17—19] показал, что характер изменения интенсивности видимого фотосинтеза вегетирующих органов озимой пшеницы соответствует изменению суточной ФАР по периодам года, т. е.

$$\frac{\partial \varepsilon_j}{\partial t_z} \implies \frac{\partial A_{\phi}}{\partial t_z} \implies \cos(\omega_j t_z \pm \varphi_j), \quad (15)$$

где ω — относительная скорость вегетации растения, 1/сут; φ — фаза развития растения.

Следует ожидать, что температурный режим и фотосинтетическая деятельность растения определяются уровнем солнечной радиации. Согласно уравнениям (13), (15), условия для фотосинтетической деятельности растений значительно изменяются как в течение суток, так и по сезонам года. Ночью фотосинтез прекращается, осенью его интенсивность снижается, так как уменьшается поступление ФАР, а весной и летом до 22 июня она увеличивается.

Модели видимого фотосинтеза и дыхания органов озимой пшеницы осенью

Для типичных условий модели интенсивности фотосинтеза и дыхания листьев озимой пшеницы (рис. 2) будут иметь следующий вид:

$$\left\{ \begin{array}{l} A_{\phi, t} = A_{\phi, t}^{\max} \cdot \cos \frac{\pi}{2} \cdot \frac{t_{oc}}{T_{oc}}; \\ A_{\partial, t} = A_{\partial, t}^{\max} \cdot \cos \frac{\pi}{2} \cdot \frac{t_{oc}}{T_{oc}}, \end{array} \right. \quad (16)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} A_{\phi, t} = A_{\phi, t}^{\max} \cdot \cos \frac{\pi}{2} \cdot \frac{t_{oc}}{T_{oc}}; \\ A_{\partial, t} = A_{\partial, t}^{\max} \cdot \cos \frac{\pi}{2} \cdot \frac{t_{oc}}{T_{oc}}, \end{array} \right. \quad (17)$$

для оптимальных условий —

$$\left\{ \begin{array}{l} A_{\phi, t} = \frac{A_{\phi, t}^{\max}}{2} \left(1 + \cos \pi \frac{t_{oc}}{T_{oc}} \right); \\ A_{\partial, t} = \frac{A_{\partial, t}^{\max}}{2} \left(1 + \cos \pi \frac{t_{oc}}{T_{oc}} \right), \end{array} \right. \quad (18)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} A_{\phi, t} = \frac{A_{\phi, t}^{\max}}{2} \left(1 + \cos \pi \frac{t_{oc}}{T_{oc}} \right); \\ A_{\partial, t} = \frac{A_{\partial, t}^{\max}}{2} \left(1 + \cos \pi \frac{t_{oc}}{T_{oc}} \right), \end{array} \right. \quad (19)$$

где t_{oc} — осеннее текущее время вегетации, отсчитываемое от начала всходов, сут; T_{oc} — период осенней вегетации, сут.

Анализ динамических моделей (16), (17), (18) и (19) показал, что общими для всех режимов роста озимой пшеницы в осенний период могут считаться модели (18) и (19).

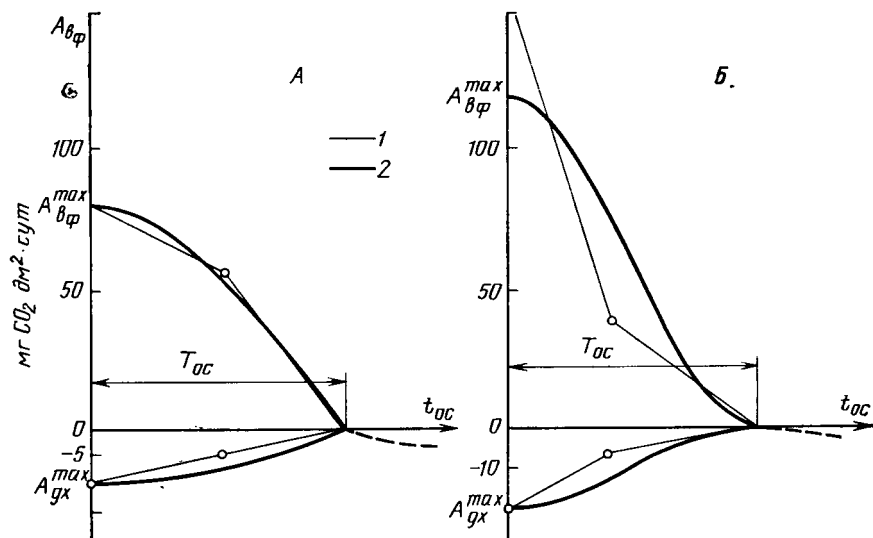


Рис. 2. Динамика видимого фотосинтеза и дыхания листьев озимой пшеницы осенью.

A — типичные условия (осень 1975 г.) — уравнения (16), (17); *B* — оптимальные условия (осень 1974 г.) — уравнения (18), (19);
 1 — экспериментальные данные; 2 — теоретическая кривая.

Динамические модели фотосинтеза органов озимой пшеницы в весенне-летний период

Динамические модели фотосинтеза листьев имеют следующий вид:

$$\begin{cases} A_{вф,л} = (2A_{вф,л}^n - A_{вф,л}^к) \sin \pi \lambda_{л} & (20) \\ \text{при } 0,5 (T_{в,л} - T_{др,л}) \geq t_{л} \geq 0,5 (T_{в,л} + T_{др,л}); \\ A_{вф,л} = 2A_{вф,л}^n - (2A_{вф,л}^n - A_{вф,л}^к) \sin \pi \lambda_{л} & (21) \\ \text{при } 0,5 (T_{в,л} - T_{др,л}) < t_{л} < 0,5 (T_{в,л} + T_{др,л}), \end{cases}$$

где $\lambda = t_{л}/T_{в,л}$; $A_{вф}^n$ и $A_{вф}^к$ — соответственно значение видимого фотосинтеза перед депрессией и его наименьшее значение в период депрессии, мг/дм²·сут; $T_{в}$ — вегетационное время листьев, сут; $t_{л}$ — время от начала весенней вегетации листьев, сут.

Обычно депрессия фотосинтеза у листьев начинается в первых числах июня, когда поступление ФАР превышает 13,8 МДж/м²·сут. Как правило, угнетение фотосинтеза листьев совпадает с началом фотосинтетической деятельности стеблей (рис. 3). Следует отметить, что фотосинтетическая деятельность нелистовых органов (стеблей и колоса) осуществляется без депрессии фотосинтеза.

Динамическая модель фотосинтетической деятельности стеблей характеризуется следующим уравнением:

$$A_{вф,с} = A_{вф,с}^{\max} \sin \pi \lambda_{с}, \quad (22)$$

где $\lambda = t_{с}/T_{с}$; $t_{с}$ — время от начала активной фотосинтетической деятельности стеблей, сут.

Активная фотосинтетическая деятельность соцветий начинается в момент достижения максимальной интенсивности фотосинтеза стеблей.

Динамическая модель фотосинтетической деятельности соцветия (колоса) озимой пшеницы может быть выражена следующим образом:

$$A_{вф,к} = \frac{A_{вф,к}^{\max}}{2} (1 + \cos \pi \lambda_{к}), \quad (23)$$

где $\lambda = t_k/T_{e_k}$; t_k — время от начала фотосинтетической деятельности соцветия, сут.

Необходимо отметить, что характер фотосинтеза соцветия идентичен динамике фотосинтеза листьев озимой пшеницы, вегетирующих в оптимальных условиях, о чем свидетельствует сопоставление уравнений (23) и (18).

Таким образом, из уравнений (20), (21), (22), (23) и рис. 3 следует, что листья, стебли с влагалищами листьев и соцветия озимой пшеницы участвуют в фотосинтезе согласованно, дополняя друг друга в экстремальных условиях.

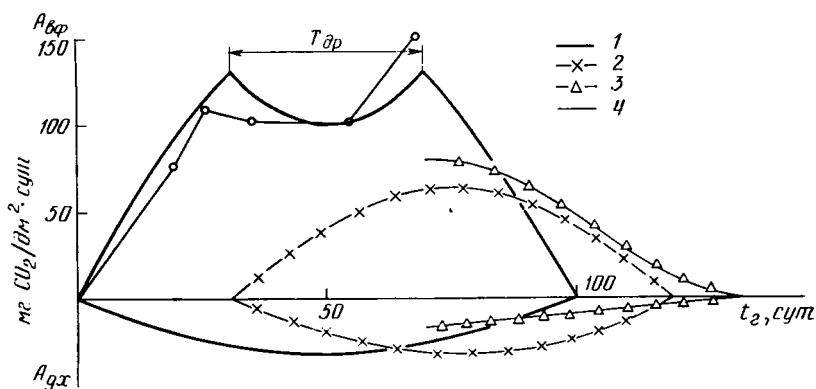


Рис. 3. Типичные теоретические кривые видимого фотосинтеза и дыхания озимой пшеницы весной и летом.

1 — листья; 2 — стебли; 3 — соцветия; 4 — экспериментальные данные для листьев 1975 г.

Неблагоприятные внешние условия (влажность, температура или режим питания) могут значительно трансформировать форму типичных кривых фотосинтеза; эти отклонения являются сигналом для корректировки деятельности земледельца.

Динамические модели дыхания рассматриваемых органов выражаются следующими равенствами:

$$A_{\partial_i} = A_{\partial_i}^{\max} \cdot \sin \pi \lambda_i; \quad (24)$$

$$A_{\partial_c} = A_{\partial_c}^{\max} \sin \pi \lambda_c; \quad (25)$$

$$A_{\partial_k} = \frac{A_{\partial_k}^{\max}}{2} (1 + \cos \pi \lambda_k). \quad (26)$$

В связи с тем, что удельные значения уровней дыхания относительно небольшие, динамические модели (24), (25) и (26) с достаточным приближением можно записать в виде уравнения прямой

$$A_{\partial_j} \cong A_{\partial_j}^{\max} \pm A_{\partial_j}^{\max} \lambda_j. \quad (27)$$

Например, для соцветия выражение (26) будет иметь вид:

$$A_{\partial_k} = A_{\partial_k}^{\max} (1 - \lambda_k), \quad (28)$$

где $\lambda_k = t_k/T_{e_k}$ — относительный возраст соцветия.

Общий характер протекания фотосинтеза у озимой пшеницы в полевых условиях

В настоящее время проведено значительное количество исследований, посвященных моделированию процесса фотосинтеза на различных уровнях организации фотосинтезирующих систем: клеточном [21], для

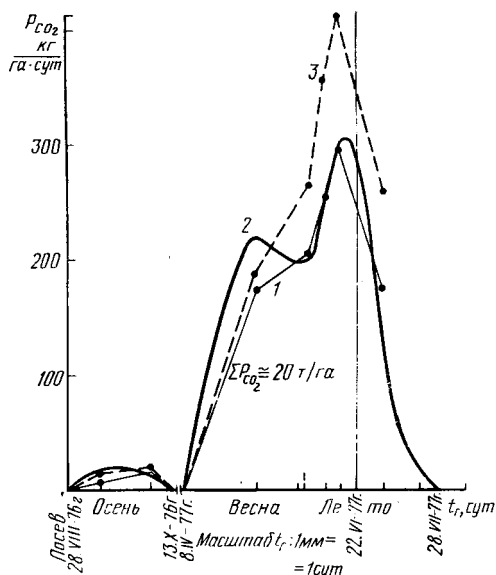


Рис. 4. Динамика общего потребления углекислого газа растением озимой пшеницы (кг $\text{CO}_2/\text{га}\cdot\text{сут}$), вегетационный период 1976/77 г.

1 — экспериментальные данные в обычном посеве; 2 — теоретическая кривая; 3 — экспериментальные данные в программируемом посеве.

время и период жизнедеятельности органов растения, сут; b — относительная скорость, вегетации (для оптимальных условий $b = e = 2,7182$).

На рис. 4 представлены типичные теоретические и экспериментальные кривые динамики суммарного потребления углекислого газа растениями озимой пшеницы.

О закономерностях развития видимого фотосинтеза

Принято считать, что если любой процесс (в данном случае видимый фотосинтез вегетирующих органов озимой пшеницы) нарастает или ослабевает по сложному закону и величина A увеличивается (уменьшается) на величину dA за промежутки времени dt , то относительный прирост в единицу времени будет

$$A^{-1} \frac{\partial A}{\partial t} \equiv \frac{\partial \ln A}{\partial t}. \quad (30)$$

Применительно к динамике видимого фотосинтеза листьев осенью и колоса выражение (30) имеет следующий вид:

$$A_{\text{вф}}^{-1} \frac{\partial A_{\text{вф}}}{\partial t} \equiv \frac{\partial \ln A_{\text{вф}}}{\partial t} = \frac{\pi}{T_e} \text{tg } \pi \lambda, \quad 1/\text{сут}, \quad (31)$$

а для вегетативных органов озимой пшеницы в остальные периоды

$$A_{\text{вф}}^{-1} \frac{\partial A_{\text{вф}}}{\partial t} = \frac{\pi}{T_e} \text{ctg } \pi \lambda, \quad 1/\text{сут}, \quad (32)$$

где $\lambda = t/T_e$ — относительный возраст растения или его органа.

Величина относительного прироста имеет размерность $1/t$, т. е. обратную времени t , что усложняет интерпретацию биологических процессов.

Нам представляется целесообразным несколько видоизменить традиционно используемые исследователями [1, 9, 11, 12] уравнения (30) и (31). Обозначим условное время развития внутренних процессов органа или растения, определяемое генетическим кодом и эволюцией

органов растений [2, 11], для растений в целом [5, 9, 12] и агрофитоценозов [2, 7, 8, 10]. При построении таких моделей используются световые кривые фотосинтеза листа. Однако при переходе от растения к посеву эти кривые не обеспечивают полного соответствия расчетных и реальных условий, так как не учитывают фотосинтеза других зеленых органов. А вместе с тем с научно-практической точки зрения наибольший интерес представляют данные о фотосинтезе посева в целом.

По уравнению (1) можно определить динамику общего потребления углекислого газа посевом.

Общая динамическая модель площади вегетирующих органов имеет следующий вид:

$$S_j = S_j^{\max} \lambda_j^{b_j} \exp [b_j (1 - \lambda_j)], \quad (29)$$

где $\lambda_j = t_j/T_j'$, S_j^{\max} — наибольшая ассимилирующая поверхность органов растения озимой пшеницы, $\text{м}^2/\text{м}^2$ посева; t и T — текущее

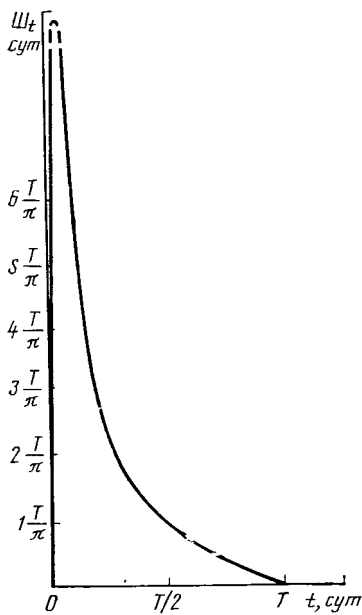


Рис. 5. Изменения Шт листьев озимой пшеницы осенью — уравнение (33).

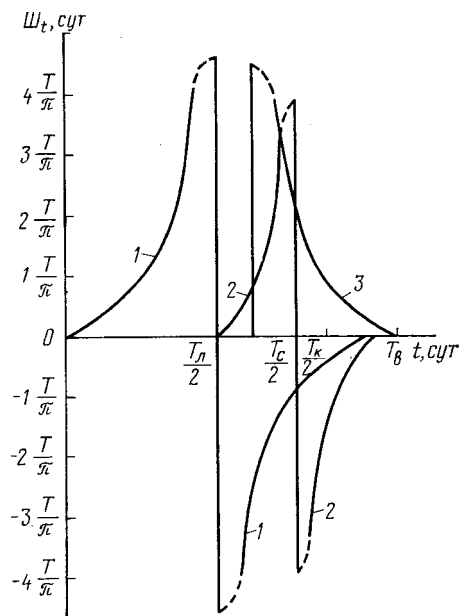


Рис. 6. Изменения органов озимой пшеницы весной и летом — уравнение (33).

1 — листья; 2 — стебли; 3 — колос.

развития растения. Исходя из этого, уравнения (30), (31), (32) выразим как функцию, отражающую динамику времени, необходимого для обеспечения относительного прироста видимого фотосинтеза,

$$\text{Шт} = A_{\text{вф}} \left(\frac{\partial A_{\text{вф}}}{\partial t} \right)^{-1} \equiv \left(\frac{\partial \ln A_{\text{вф}}}{\partial t} \right)^{-1}. \quad (33)$$

Изменения Шт органов озимой пшеницы осенью, весной и летом даны на рис. 5 и 6.

В следующих статьях будут рассматриваться формализованные модели, характеризующие закономерности роста отдельных надземных органов озимой пшеницы, овса, ячменя и других культурных растений.

Выводы

1. Разработанные математические модели видимого фотосинтеза и дыхания озимой пшеницы для полевых условий отражают общую зависимость этих показателей от суточной и сезонной динамики поступления солнечной энергии.

2. Вегетативные и генеративные органы озимой пшеницы (листья, стебли, соцветия) участвуют в фотосинтетической деятельности растения в определенной функциональной последовательности и имеют четкую согласованность по фазам роста.

3. Предлагаемые динамические модели фотосинтетической деятельности озимой пшеницы отличаются высокой чувствительностью и отражают общие закономерности биологических процессов и потому могут быть использованы на других видах растений, включая многолетние. Корреляция теоретических кривых и экспериментальных данных существенна ($P = 95 \div 99\%$).

4. Для составления типичных динамических моделей других культур и их сортов (гибридов) требуется целенаправленное экспериментирование в конкретных условиях.

5. Предлагаемые математические модели могут быть использованы при разработке теории высоких, заранее рассчитанных уровней урожайности.

1. Горячкин В. П. Собр. соч. М.: Колос, 1968, т. 1, с. 608—682. — 2. Гуляев Б. И. Фотосинтез и продукционный процесс. — Киев: Наукова думка, 1983. — 3. Иванов Л. А. Свет и влага в жизни древесных пород. — М.: Изд-во АН СССР, 1946. — 4. Кайбияйнен Л. К. Динамические модели в экофизиологии. — Тез. докл. Всесоюз. совещ. «Эколого-физиол. исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях». Иркутск, 15—17 июня, 1982. — 5. Молдау Х. Ю. Модель фотосинтеза растений с учетом адаптации к водному режиму. — Тез. докл. Всесоюз. симпозиума по вопросу водного обмена растений. Иркутск, 1970, с. 45—47. — 6. Нейбургер М. и др. Познание окружающей нас атмосферы. — М.: Знание, 1985. — 7. Полевой А. Н. Теория и расчет продуктивности с.-х. культур. — Л.: Гидрометеиздат, 1983. — 8. Росс Ю. К. К математической теории фотосинтеза растительного покрова — Докл. АН СССР, 1964, т. 157, № 5, с. 1239—1242. — 9. Росс Ю. К. Система уравнений для количественного описания роста растений. — В кн.: Фитоактинометр, исследования растит. покрова. Таллин: Валгус, 1967, с. 64—88. — 10. Сиротенко О. Д. Математическое моделирование водно-теплового режима и продуктивности агроэкосистем. — Л.: Гидрометеиздат, 1981. — 11. Тооминг Х. Г., Мязталу Н. Х., Тамметс Т. Х., Абдрахманов З. Ж. Уравнение роста растений с использованием функции относительной биомассы их органов. — С.-х. биология, 1986, № 4, с. 115—119. — 12. Торнли Д. ж. Г. М. Математические модели в физиологии растений. — Киев: Наукова думка, 1982. — 13. Шатилов И. С., Ваулин А. В. Динамика ассимилирующей поверхности и роль отдельных органов растений в формировании урожая ячменя. — Изв. ТСХА, 1972, вып. 1, с. 21—30. — 14. Шатилов И. С., Замаараев А. Г., Чаповская Г. В. Фотосинтетическая деятельность зерновых культур в интенсивном севообороте в условиях Центрального Нечерноземья. — С.-х. биология, 1985, № 6, с. 3—13. — 15. Шатилов И. С., Мазеин В. Л. Фотосинтетический потенциал и продуктивность фотосинтеза клевера красного. — Изв. ТСХА, 1974, вып. 6, с. 28—37. — 16. Шатилов И. С., Полегаев В. В. Интенсивность фотосинтеза различных ярусов листьев картофеля, фотосинтетический потенциал и урожай клубней. — Изв. ТСХА, 1975, вып. 2, с. 27—36. — 17. Шатилов И. С., Чудновский А. Ф. Агрофизические, агрометеорологические и агротехнические основы программирования урожаев. — Л.: Гидрометеиздат, 1980. — 18. Шатилов И. С., Шаров А. Ф. Динамика ассимилирующей поверхности, интенсивность и продуктивность фотосинтеза и формирования урожая озимой пшеницы. — Изв. ТСХА, 1978, вып. 1, с. 23—35. — 19. Шатилов И. С., Шаров А. Ф. Дыхательная активность органов растений озимой пшеницы в полевых условиях. — Вестн. с.-х. науки, 1978, № 3, с. 6—14. — 20. Шатилов И. С., Шаров А. Ф. Фотосинтетическая деятельность овса в зависимости от уровня минерального питания. — Изв. ТСХА, 1984, вып. 3, с. 20—31. — 21. Farquhar G. D., Casmerer S. — *Physiol. Plant. Ecol.: Water Relations and Carbon Assimilat.* Berlin e. a., 1982, p. 549—587. — 22. Zelawski W., Sztencel I. — *Acta physiol. plant*, 1981, vol. 3, N 2, p. 85—94.

Статья поступила 18 августа 1986 г.

SUMMARY

As a result of long-term experiments, general dynamic models of winter wheat apparent photosynthesis and respiration have been developed. Formalized technique is proposed, and methods of calculating the participation of vegetative organs and inflorescences in photosynthetic activity in different phases of plant development are substantiated.