

УДК 633.31:631.811:581.132:517

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ И МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ КЛЕВЕРА ЛУГОВОГО

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

(Кафедра растениеводства)

На основе многолетних экспериментальных данных разработаны динамические модели фотосинтетической деятельности и минерального питания (N, P, K, Ca, Mg) органов растений клевера лугового, закономерности их роста и питания.

Математическое моделирование становится незаменимым методом сельскохозяйственных и биологических исследований. Его использование позволяет решать ряд задач, важнейший из которых является получение программируемого урожая высокого качества [4, 16].

Применение математического анализа и моделирования представляет широкие возможности глубокого изучения биологии растения, в частности продукционного процесса [2—6, 16].

Целью данной работы явилась разработка динамических моделей продукционного процесса у клевера лугового и связанного с ним процесса питания растений в зависимости от их развития и условий произрастания. В основу формализованного описания процессов фотосинтетической деятельности и минерального питания клевера лугового были положены результаты балансовых полевых исследований, проведенных в учхозе Тимирязевской академии «Михайловское» [7—15].

При разработке математических моделей фотосинтетической деятельности и минерального питания клевера лугового учитывалось, что энергетической основой продукционного процесса является приход фотосинтетически активной радиации (ФАР), связь которой с фотосинтезом наиболее тесная [6, 11].

В сравнении с зерновыми культурами [11] ассимиляция углекислоты клевером при существующей технологии его возделывания осуществляется главным образом листьями. Роль черешков, стеблей, бутонов и головок в этом процессе незначительная [12].

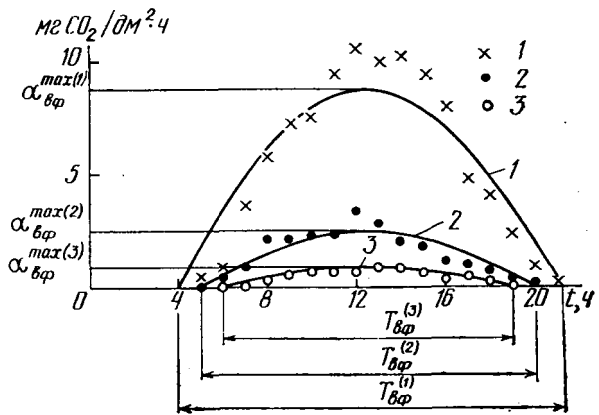
Исследование фотосинтетической деятельности листьев разных ярусов показали, что наиболее интенсивное связывание углекислого газа происходит в листьях верхнего яруса (рис. 1). Динамика интенсивности фотосинтеза листьев клевера лугового в течение дня может быть выражена уравнением

$$a_{\text{эф}} = a_{\text{эф}}^{\text{max}} \sin(\pi t_{\text{дн}} / T_{\text{эф}}), \quad (1)$$

где $a_{\text{эф}}$ и $a_{\text{эф}}^{\text{max}}$ — соответственно интенсивность видимого фотосинтеза листьев в момент измерения и максимальная его интенсивность, мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$; $t_{\text{дн}}$ — время в момент измерения, ч; $T_{\text{эф}}$ — период видимого фотосинтеза в течение суток, ч.

Рис. 1. Теоретические кривые динамики интенсивности фотосинтеза у листьев клевера лугового в течение дня 3 июня 1983 г

1 — верхние, 2 — средние, 3 — нижние листья; точками отмечены экспериментальные данные.



Зная суммарное потребление углекислоты в течение суток, можно определить максимальную интенсивность видимого фотосинтеза

$$\alpha_{\delta\phi}^{\max} = A_{\delta\phi} \left(\int_0^{T_{\delta\phi}} \sin \pi \frac{t_{\delta\phi}}{T_{\delta\phi}} dt_{\delta\phi} \right)^{-1}, \quad (2)$$

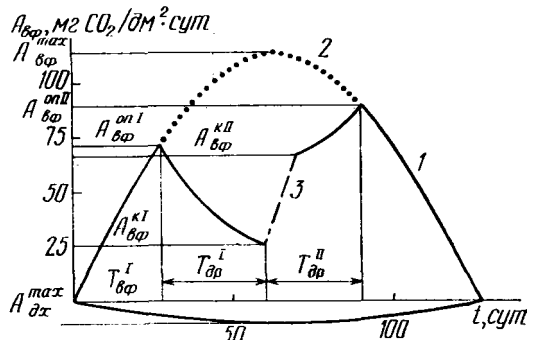
где $A_{\delta\phi}$ — суммарное потребление углекислоты (интенсивность видимого фотосинтеза) в течение суток, мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{сут}$.

В наших экспериментах, как и в опытах других исследователей, при температуре окружающей среды выше 25°C отмечено падение интенсивности фотосинтеза в листьях клевера. Это объясняется тем, что участвующие в процессах фотосинтеза ферменты при повышенной температуре работают хуже [1], особенно при недостатке влаги.

Анализ фотосинтетической деятельности в период вегетации клевера при выращивании на зеленый корм или сено показал следующее. Весной в период отрастания клевера (в годы использования) интенсивность фотосинтеза листьев нарастает в соответствии с увеличением поступления солнечной энергии. В фазы стеблевания и бутонизации при высокой температуре воздуха и недостатке влаги она снижается. После скашивания этот показатель увеличивается по мере формирования листового аппарата. В дальнейшем динамика скорости усвоения углекис-

Рис. 2. Теоретические кривые динамики интенсивности фотосинтеза и дыхания у клевера лугового в период вегетации.

1 — фактическая; 2 — возможная при благоприятных условиях в период вегетации; 3 — период укоса.



лого газа зеленой поверхностью клевера зависит от поступления ФАР и других факторов внешней среды (рис. 2, 3).

В период отсутствия снижения интенсивности фотосинтеза (депрессии), т. е. при $T_{\delta}^i \geq t \geq T_{\delta}^i + T_{\delta\rho}^i + T_{\delta\rho}^{II}$, (рис. 2) динамика фотосинтеза выражается уравнением

$$A_{\delta\phi}^I = (2A_{\delta\phi}^{on} - A_{\delta\phi}^k) \sin \pi \frac{t}{T_{\delta}}, \quad (3)$$

где $A_{\delta\phi}^I$, $A_{\delta\phi}^{on}$, $A_{\delta\phi}^k$ — соответственно текущее значение видимого фотосинтеза при отсутствии депрессии, наибольшее и минимальное значения его в период депрессии, мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{сут}$; t — текущее время, отсчи-

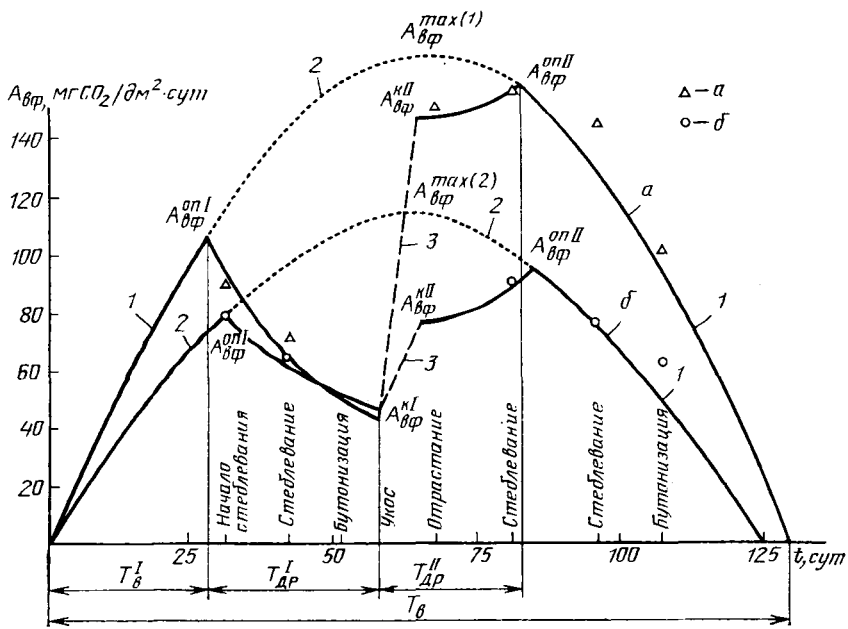


Рис. 3. Теоретические кривые динамики интенсивности фотосинтеза у клевера лугового в 1973 г.

a — программируемый посев; *б* — контроль; точками отмечены экспериментальные данные. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

тываемое с начала вегетации, сут; $T_в$ — период от весеннего отрастания до конца вегетации; $T_в^I$ — период от начала отрастания до фазы стеблевания; $T_{др}^{II}$ — период от фазы стеблевания до укоса (период депрессии); $T_{др}^{II}$ — период после укоса до стеблевания (период депрессии).

При повышенных температурах ($>25^\circ\text{C}$), когда интенсивность фотосинтеза снижается, динамика фотосинтеза описывается уравнением

$$A_{вф}^{II} = 2A_{вф}^{on} - (2A_{вф}^{on} - A_{вф}^k) \sin \pi \frac{t}{T_в} \quad (4)$$

$$\text{при } T_в^I \leq t \leq T_в^I + T_{др}^I + T_{др}^{II}$$

Значения видимого фотосинтеза ($A_{вф}^{on}$ и $A_{вф}^k$) до укоса и после укоса клевера неодинаковы (рис. 3):

$$\begin{cases} A_{вф}^{onI} \ll A_{вф}^{onII} \\ A_{вф}^{kI} \ll A_{вф}^{kII} \end{cases},$$

где $A_{вф}^{onI}$, $A_{вф}^{kI}$ — интенсивность видимого фотосинтеза до укоса; $A_{вф}^{onII}$, $A_{вф}^{kII}$ — после укоса.

Дыхательная активность органов растения зависит от их массы. Для удобства описания дыхательного газообмена расчеты интенсивности дыхания проведены на единицу площади органа. Интенсивность дыхания растения в ходе вегетации описывается уравнением

$$A_{дх} \cong A_{дх}^{\max} \sin \pi \frac{t}{T_в}, \quad (5)$$

где $A_{дх}$, $A_{дх}^{\max}$ — текущее и максимальное значения, мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{сут}$.

Чистая ассимиляция углекислоты травостоем (P_{CO_2} , кг/га·сут) за период вегетации

$$P_{\text{CO}_2} = S (A_{вф} - A_{дх}), \quad (6)$$

где S — площадь ассимилирующей поверхности, $\text{м}^2/\text{м}^2$ посева.

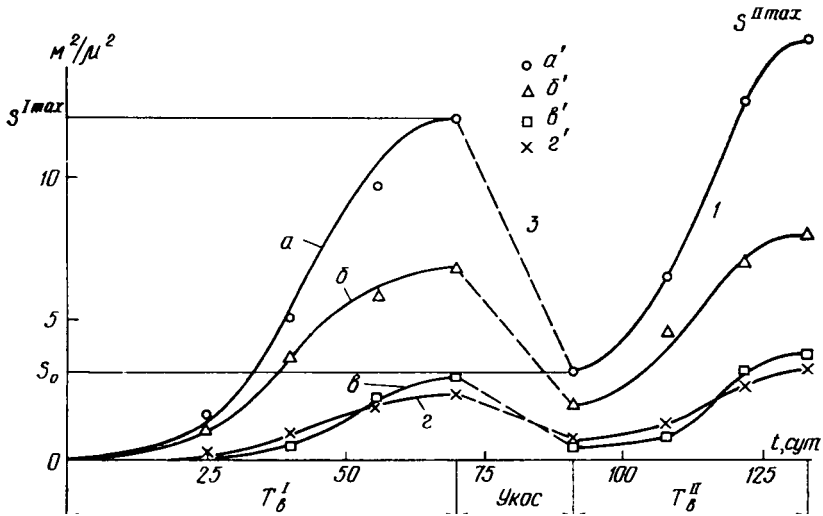


Рис. 4. Теоретические кривые динамики формирования фотосинтезирующей поверхности клевера лугового в 1974 г.
a — целое растение; *б* — листья; *в* — стебли; *г* — черешки. Точками отмечены экспериментальные данные. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

В период от начала вегетации до укоса формирование фотосинтезирующей поверхности (рис. 4) описывается уравнением

$$S^I = \sum_{j=1}^n S_j^{I \max} (t_j^I / T_{\sigma_j}^I)^{\sigma_j^I} \exp[\sigma_j^I (1 - t_j^I / T_{\sigma_j}^I)], \quad (7)$$

где $S_j^{I \max}$ — наибольшая ассимилирующая поверхность j -го органа листьев, стеблей, черешков и соцветий к началу укоса, m^2/m^2 посева; t^I — текущее время, сут; σ_j^I — характеристика формирования вегетирующей поверхности j -го органа (безразмерная величина); $T_{\sigma_j^I}$ — период вегетаций до укоса, сут.

Нарастание ассимилирующей поверхности различных органов клевера после укоса происходит аналогично (рис. 4):

$$S^{II} = S_0 + \sum_{j=1}^n S_j^{II \max} (t_j^{II} / T_{\sigma_j}^{II})^{\sigma_j^{II}} \exp[\sigma_j^{II} (1 - t_j^{II} / T_{\sigma_j}^{II})], \quad (8)$$

где $S_j^{II \max}$ — наибольшая ассимилирующая поверхность j -го органа в период после I укоса; t^{II} — текущее время, отсчитываемое от начала отрастания клевера после укоса, сут; $T_{\sigma_j^{II}}$ — период вегетации после укоса, сут; S_0 — ассимилирующая поверхность растений, оставшаяся после I укоса, m^2/m^2 посева.

Потребность клевера в элементах минерального питания является основным показателем при разработке оптимальной системы удобрения. В данной статье рассматриваются особенности минерального питания по азоту, фосфору, калию, кальцию и магнию. В обобщенном виде математическая модель потребления указанных питательных веществ представлена в виде суммы их содержания в каждом органе

$$P_j = \sum_{i=1}^n P_{A_i} + \sum_{k=1}^m P_{cm_k} + \sum_{l=1}^q P_{cu_l}, \quad (9)$$

где P_j — общее потребление j -го элемента питания, кг/га; P_{A_i} , P_{cm} , P_{cu} — потребление питательного вещества соответственно листьями, стеблями с черешками и соцветиями, кг/га; $i=1, 2, \dots, n$ — порядковый номер листа (или яруса листьев); $k=1, 2, \dots, m$ — порядковый номер стебля с черешками; $j=1, 2, \dots, g$ — порядковый номер соцветий (головок).

Процесс потребления элементов минерального питания органами растения клевера в соответствии с экспериментальными данными явно делится на два периода: накопление и реутилизация, или поступление во внешнюю среду.

Накопление элементов минерального питания в стеблях с черешками и корнях происходит в несколько этапов. Первый этап начинается с момента возобновления вегетации и заканчивается в период бутонизации, второй продолжается с фазы бутонизации до фазы молочной спелости семян.

Первый этап описывается уравнением

$$P_{n_j}^I = P_{n_j}^{I \max} \exp [\theta_j^I (\ln \lambda_{n_j}^I - \lambda_{n_j}^I + 1)], \quad (10)$$

где $P_{n_j}^I$ и $P_{n_j}^{I \max}$ — соответственно текущее накопление вещества в органе и его максимальное значение, кг/га; θ_j^I — характеристика потребления j -го вещества (безразмерный коэффициент); $\lambda_{n_j}^I = t_n^I / T_n^I$ — относительная временная характеристика органа растения в период накопления; t_n^I и T_n^I — соответственно текущее время и период развития органа клевера от начала появления его до времени, когда потребление элементов питания им достигает наибольшего значения, сут.

Сопоставление экспериментальных данных с теоретической кривой,

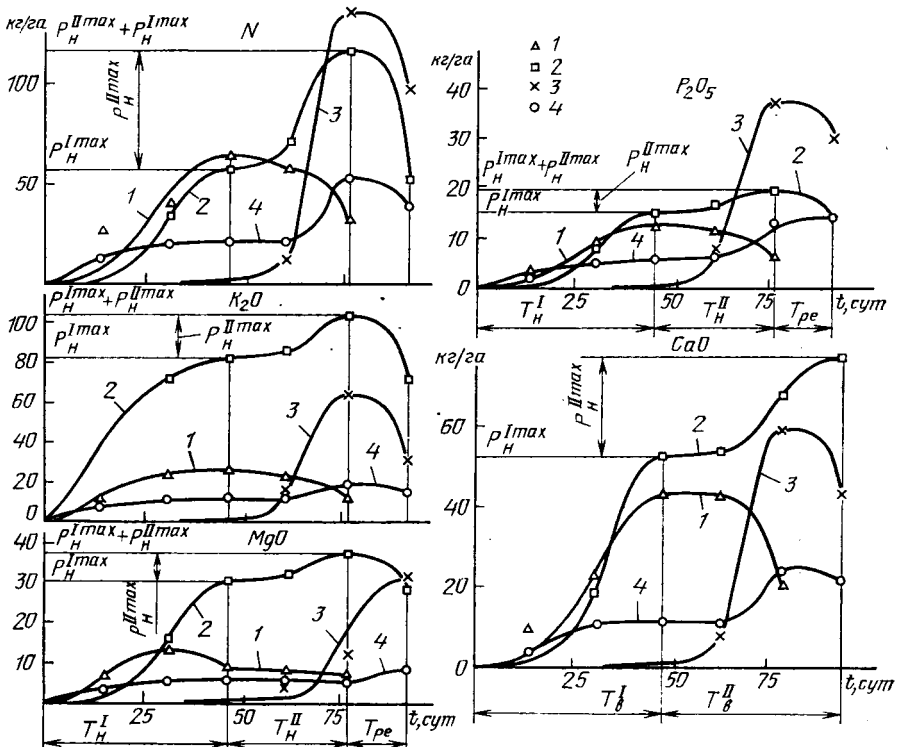


Рис. 5. Теоретические кривые динамики накопления элементов питания в органах растения клевера лугового, 1966 г.

1 — листья; 2 — стебли; 3 — соцветия (головки); 4 — корни; точками отмечены экспериментальные данные.

описанной динамическим уравнением (10), показало, что последняя удовлетворительно отражает период накопления элементов питания листьями и соцветиями клевера лугового (рис. 5).

Второй этап характеризуется моделью

$$P_{n_j}^{II} = P_{n_j}^{I \max} + P_{n_j}^{II \max} \exp [\theta_j^{II} (\ln \lambda_{n_j}^{II} - \lambda_{n_j}^{II} + 1)], \quad (11)$$

где P_n^{II} , $P_{n_j}^{I \max}$, $P_{n_j}^{II \max}$ — соответственно накопление j -го вещества

в стеблях с черешками и корнях в течение второго периода, максимальное значение количества элементов питания в первый и второй периоды, кг/га.

При достижении максимума накопления элементов минерального питания в органах клевера наступает период явной реутилизации их в другие органы или поступление во внешнюю среду. Он описывается уравнением

$$P_{pej} = P_j^{\max} \{1 - \exp [e (\ln \lambda_{pej} + \lambda_{pej} - 1)]\}, \quad (12)$$

где P_{pej} — количество элементов питания в органе растения в период реутилизации, кг/га; P_j^{\max} — максимальное содержание питательного вещества в органе (для стеблей и корней $P_j^{\max} = P_n^I \max + P_n^{II} \max$);

$\lambda_{pe} = t_{pe} / T_{pe}$ — относительная временная характеристика органа растения в период реутилизации или поступления во внешнюю среду; i_{pe} , T_{pe} — соответственно текущее время, отсчитываемое от начала периода явной реутилизации (поступления во внешнюю среду), и общая продолжительность этого периода, сут.

Вследствие изменения внешних условий перераспределение элементов питания из листьев в другие органы клевера лугового или поступление их во внешнюю среду происходят скачкообразно (рис. 5). Иногда этот процесс можно описать уравнением прямой (рис. 5, данные по MgO)

$$P_{peA} = P_{peA}^{\max} (1 - \lambda_{peA}). \quad (13)$$

Динамика содержания питательных веществ в растении клевера в течение вегетации есть интегральный показатель накопления и реутилизации их в отдельных органах. Характер этого процесса в растении в целом описывается суммой уравнений (10), (11), (12), (13) по отдельным органам и фазам их развития.

На рис. 5 и 6 представлены экспериментальные данные и теоретические кривые, характеризующие динамику содержания минеральных элементов в органах и растении клевера.

Исходя из соответствия динамики поступления солнечной радиации и интенсивности видимого фотосинтеза [6, 11], можно утверждать, что отношение поступающей и усвоенной растением солнечной энергии с помощью фотосинтеза при хорошем обеспечении влагой и питанием — величина постоянная:

$$\alpha = \varepsilon / A_{эф} \cong \text{const}, \quad (14)$$

где α — удельная энергетическая характеристика культуры по фотосинтезу, МДж/кг CO_2 (при внесении удобрений для клевера лугового $\alpha=180$ и в контроле $\alpha = 450$); ε — суммарное поступление солнечной энергии, МДж/га•сут.

Из суммарного уравнения фотосинтеза и уравнения (14) можно определить биологическую массу

$$P_{об} = \varepsilon(t) / \alpha - 14, \quad (15)$$

где $P_{об}$ — масса органического вещества, полученного в результате фотосинтетической деятельности растений, кг/га, или ц/га; $\varepsilon(t)$ — сум-

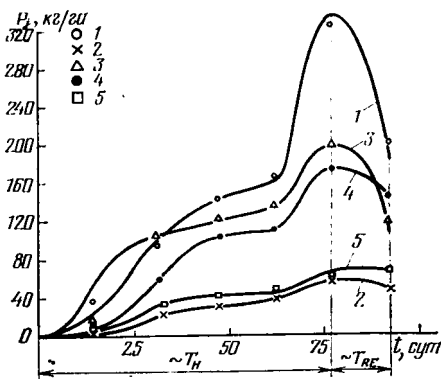


Рис. 6. Теоретические кривые динамики накопления элементов питания растением клевера лугового, 1966 г.

1 — азот; 2 — фосфор; 3 — калий; 4 — кальций; 5 — магний; точками отмечены экспериментальные данные.

марное количество солнечной энергии, поступившей на единицу площади в период вегетации, МДж/га.

Как правило, в течение вегетации фотосинтез лимитирован условиями среды (рис. 2, 3). Коэффициент полезного действия фотосинтеза можно определить из уравнений (3) и (4). Данный коэффициент в условиях 1973 г. составил 0,77 к ожидаемому.

Анализ процессов ассимиляции углекислого газа и его затрат на дыхание — уравнения (3), (4), (5) — показал, что при оптимальных условиях их соотношение характерно для данной культуры.

$$\beta = A_{\text{эф}}/A_{\text{дох}}, \quad (16)$$

где β — соотношение поглощенного и выделенного углекислого газа. Для листьев клевера лугового $\beta=13$.

Закономерности Π , [11] фотосинтетической деятельности листового аппарата, дыхания и потребления элементов питания органами клевера лугового могут быть представлены в виде следующих выражений: для фотосинтеза и дыхания листового аппарата

$$\Pi_{t_{\text{фд}}} = a_{\text{эф}} \left(\frac{\partial a_{\text{эф}}}{\partial t} \right)^{-1} = \frac{\pi}{T_{\text{д}}} \operatorname{tg} \left(\pi \frac{t_{\text{д}}}{T_{\text{д}}} \right); \quad (17)$$

для формирования поверхности листового аппарата

$$\Pi_{t_{\text{оп}}} = S_{\text{оп}} \left(\frac{\partial S_{\text{оп}}}{\partial t} \right)^{-1} = \frac{T_{\text{е}}}{e_{\text{оп}}} \cdot \frac{t}{T_{\text{е}} - t}; \quad (18)$$

для накопления и реутилизации элементов питания органами

$$\Pi_{t_{\text{н}}} = P_j \left(\frac{\partial P_j}{\partial t} \right)^{-1} = \frac{T_{\text{е}}}{e_i} \cdot \frac{t}{T_{\text{е}} - t}; \quad (19)$$

$$\Pi_{t_{\text{пе}}} = (P_j^{\text{max}} - P_{\text{пей}}) \left[\frac{\partial (P_j^{\text{max}} - P_{\text{пей}})}{\partial t_{\text{пе}}} \right]^{-1} = \frac{T_{\text{пе}}}{e} \cdot \frac{t_{\text{пе}}}{T_{\text{пе}} + t_{\text{пе}}}. \quad (20)$$

Закономерности динамики фотосинтеза и дыхания однотипны и соответствуют поступлению солнечной энергии.

Общее потребление углекислого газа растением клевера — уравнение (6) — в целом характеризуется закономерностями фотосинтетической деятельности и дыхания — уравнение (17) — и формирования фотосинтезирующей поверхности — уравнение (18).

В процессе минерального питания отмечается быстрое снижение относительной скорости поступления питательных элементов в органы в период накопления — уравнение (19) — и высокая относительная скорость их перехода из одного органа в другой или во внешнюю среду в период реутилизации — уравнение (20).

Выводы

1. Предложенные математические модели фотосинтетической деятельности и минерального питания растений клевера лугового отражают функциональные зависимости процессов их роста и развития. Они могут быть использованы при программировании урожая в Центральном районе Нечерноземной зоны РСФСР.

2. Динамические модели, описывающие формирование листового аппарата (7), (8), минерального питания (10), (11), однотипны и достаточно полно отражают процессы формирования биологического урожая клевера лугового.

3. Закономерности интенсивности фотосинтеза и дыхания указывают на функциональную зависимость между усвоением солнечной энергии и потреблением элементов питания: потребление элементов питания растением возможно только в процессе фотосинтеза.

4. Выявленные закономерности роста и развития клевера лугового позволяют эффективно использовать потенциальные возможности растения, предотвратить негативные воздействия внешней среды и повысить продуктивность культуры при ее программированном возделывании.

1. В е д е н о в А. А. Фотосинтез. — М.: Знание, 1984. — 2. Гуляев Б. И. Фотосинтез и продукционный процесс. — Киев: Урожай, 1983. — 3. Росс Ю. К. Система уравнений для количественного описания роста растений. — В кн.: Фитоактинометр, исследования растит. покрова. Таллин: Валгус, 1967, с. 64—88. — 4. Строганова М. А. Математическое моделирование формирования качества урожая. — Л.: Гидрометеоздат, 1986. — 5. Торнли Д. ж. Г. М. Математические модели в физиологии растений. — Киев: Наукова дум-Ш, 1982. — 6. Т о о м и н г Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов. — Л.: Гидрометеоздат, 1984. — 7. Шатилов И. С. Биологические основы полевого травосеяния в Центральных районах Нечерноземной зоны. М.: ТСХА, 1969. — 8. Шатилов И. С. Содержание элементов минерального питания в клевере красном 2-го года жизни. — Докл. ТСХА, 1965, вып. 103, с. 197—204. — 9. Шатилов И. С., Алексашова В. С. Потребление питательных веществ семенным клевером. — Изв. ТСХА, 1968, вып. 1, с. 58—68. — 10. Ш а т и л о в И. С., Голубева Т. С. Фотосинтетический потенциал и чистая продуктивность фотосинтеза клевера красного в полевых условиях. — Изв. ТСХА, 1969, вып. 4, с. 85—92. — 11. Шатилов И. С., Замаараев А. Г., Полев Н. А. и др. Динамические модели фотосинтетической деятельности озимой пшеницы. — Изв. ТСХА, 1987, вып. 1, с. 14—22. — 12. Шатилов И. С., Ма-зейн В. Л. Фотосинтетический потенциал и продуктивность фотосинтеза клевера красного. — Изв. ТСХА, 1974, вып. 6, с. 28—37. — 13. Ш а т и л о в И. С., Пономарев А. В., Тараничев Б. В. Радиационный режим и использование солнечной энергии посевами клевера при разном уровне минерального питания. — В сб.: Биолог. основы повышения урожайности с.-х. культур. М.: ТСХА, 1976, с. 22—24. — 14. Шатилов И. С., Чаповская Г. В., Замаараев А. Г. Формирование площади листьев и урожая многолетних трав при разном уровне минерального питания. — В сб. Биолог. основы повышения продуктивности с.-х. культур. М.: ТСХА, 1974, с. 88—92. — 15. Шатилов И. С., Шаров А. Ф., Пономарев З. А. Энерго- и газообмен, фотосинтез и формирование урожая клеверо-тимофеечной смеси. — Изв. ТСХА, 1985, вып. 4, с. 46—55. — 16. Р e p - n i n g de Vries F. M. T. — *Physiol. Plant Ecol.* 5. Berlin, с. а., 1983, p. 117—150.

Статья поступила 16 марта 1987 г.

SUMMARY

Dynamic mathematical models of describing the photosynthetic activity and mineral nutrition of red clover reflecting regularities in growth and nutrition of the plants are given. These models are developed on the base of data obtained as a result of long-term experiments.