

УДК 633.491:519.85:[581.08.132+631.811]

## **МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ПРОЦЕССОВ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ И МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ КАРТОФЕЛЯ**

**И.С. ШАТИЛОВ, В.В. ПОЛЕТАЕВ, Н.А. ПОЛЕВ, В.В. ЮРАШЕВ**

**(Кафедра растениеводства ТСХА,  
ВНИИ «Агроэкоинформ», МГИЭМ)**

**Приводятся уточненные математические модели, которые позволяют определять довольно с высокой точностью величину урожая сельскохозяйственных культур и фотосинтетической деятельности растений.**

Фотосинтез и минеральное питание — это разные стороны единого процесса питания растений [3, 11, 13, 21]. Фотосинтез является энергетической основой создания урожая, а условия минерального питания влияют на формирование и функционирование фотосинтетического аппарата [1, 3, 11, 13, 17, 21] по трем направлениям. Так, при его оптимальных условиях увеличивается рабочая поверхность листьев, удлиняется период их жизнедеятельности и в некоторых случаях повышается продуктивность фотосинтеза [3, 5, 7, 8]. Поэтому взаимосвязь и взаимодействие углеродного и минерального питания — важнейшие условия фотосинтетической продуктивности растений.

Оптимальные обоснованные

системы удобрения картофеля при программировании его урожаев обеспечивают высокопродуктивные, фотосинтетически хорошо организованные посадки [12].

В условиях высокоразвитого сельского хозяйства дальнейшее повышение продуктивности возделываемых культур возможно на основе технологий, учитывающих динамику изменений в растении и обеспечивающих его потребность во все периоды жизни. Моделирование процессов питания и фотосинтеза на основе математических динамических моделей — одно из направлений разработки таких технологий.

Авторы предложили общие методы построения динамических моделей питания и фотосинтети-

ческой деятельности картофеля. В основу построения моделей положены результаты полевых опытов, проведенных на экспериментальной базе Тимирязевской академии «Михайловское».

В результате моделирования процессов фотосинтетической деятельности и минерального питания различных сельскохозяйственных культур было установлено, что закономерности жизненных процессов биологического объекта можно описать дифференциальными уравнениями:

$$\frac{y'}{y} = Y_{oT} = \delta + \frac{m}{t+e} \quad (1)$$

или

$$\frac{y'}{y} = Y_{oT} = 2p(t - t_{max}). \quad (2)$$

В уравнении (1) коэффициент  $\delta$  характеризует относительную скорость процесса ( $Y_{oT}$ ) на бесконечности ( $t \rightarrow +\infty$ ), т.е.  $Y_{oT}(+\infty) =$

$$= \delta; \frac{m}{e} = Y_{oT}(0) - Y_{oT}(+\infty), \text{ т.е.}$$

$\frac{m}{e}$  — разность между относительной скоростью при  $t = 0$  и относительной скоростью при  $t = +\infty$ .

Пусть далее  $t_{max}$  — значение  $t$ , при котором процесс достигает своего максимального значения,

$$\text{тогда имеем (1)} \delta + \frac{m}{t_{max} + e} = 0$$

$$\delta t_{max} + \delta e = m = e(Y_{oT}(0) - Y_{oT}(+\infty))$$

$$\text{Из (1) получаем } e = \frac{\delta t_{max}}{(Y_{oT}(0) - Y_{oT}(\infty) - Y_{oT}(\infty))} = \frac{t_{max} Y_{oT}(+\infty)}{Y_{oT}(0) - 2Y_{oT}(+\infty)},$$

$$m = \frac{t_{max} Y_{oT}(+\infty)(Y_{oT}(0) - Y_{oT}(+\infty))}{Y_{oT}(0) - 2Y_{oT}(+\infty)}.$$

Если  $Y_{oT} = \frac{y'}{y} = 2p(t - t_{max})$ , тогда при  $t = t_{max}$  относительная скорость процесса обращается в 0, т.е.  $y'(t_{max}) = 0$ .

$2p = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{Y_{oT}}{t} < 0$  представляет собой ускорение, с которым меняется относительная скорость. При больших значениях  $t$   $Y_{oT} \approx 2pt$ .

### Математические модели процессов фотосинтетической деятельности картофеля

Модель активности фотосинтетических процессов основана на описании потребления углекислого газа ( $CO_2$ ) растением. Суточное его потребление (кг/га) вычисляется по формуле

$$P_{CO_2} = \int_{t_n}^{t_n+T} Sp(A_{\text{вф}} - A_{dx}) dt - \int_0^{t_n} SpA_{dx} dt - \int_{t_n+T}^{24} SpA_{dx} dt, \quad (3),$$

где  $P_{CO_2}$  — суточное потребление углекислого газа ( $\text{мг CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$ );  $Sp$  — суммарная фотосинтезирующая поверхность растения на единицу площади посева ( $\text{м}^2/\text{м}^2$ );  $A_{\text{вф}}$ ,  $A_{dx}$  — суточное потребление и выделение углекислого газа растениями в процессах видимого фотосинтеза и дыхания ( $\text{мг}(CO_2) / \text{дм}^2 \cdot \text{сут}$ );  $t_n$ ,  $t_n + T$  — время начала и конца фотосинтетической деятельности растения.

Интенсивность фотосинтеза у растений меняется как на протяжении вегетационного периода, так и в течение суток. Дневной ход фотосинтеза картофеля выражается одновершинной или двухвершинной кривой. В ясные солнечные дни при достаточном снабжении листа углекислотой дневной ход фотосинтеза представляет собой правильную одновершинную кривую с максимумом в полуденные часы; в облачные дни — это кривая, характеризующая изменение интенсивности света [4, 20]. В первом случае высокий уровень интенсивности фотосинтеза отмечается в утренние часы (от 8 до 11), в последнем — вечерний подъем интенсивности приходится на 17—19 ч, но по величине он всегда меньше утреннего максимума [1, 4]. В полуденные часы в некоторых случаях возможна заметная или очень значительная депрессия фотосинтеза. Как отмечается в [2, 6, 9, 10, 15], у некоторых растений (в жаркую погоду) поглощение  $CO_2$  не толь-

ко снижается, но и сменяется его выделением (дыхание).

В работах [16—19] фотосинтетическая деятельность сельскохозяйственных культур (суточная динамика потребления углекислого газа растением) в первом приближении соответствует суточной динамике интенсивности солнечной энергии, поступление которой происходит по синусоидальной зависимости.

Многочисленные экспериментальные данные по картофелю убеждают нас в том, что необходимо рассматривать более общий случай, когда периодический процесс суточной динамики видимого фотосинтеза в органах растения представляется набором нескольких синусоидальных колебаний с частотами, кратными суточному ходу освещенности.

Заметим, что суточный ход интенсивности фотосинтеза в значительной мере определяется постоянно меняющимися как в течение суток, так и в период всей вегетации факторами внешней среды. Поэтому освещенность, скорость движения воздуха в стеблестое и его относительная влажность, водный и минеральный режимы, фазы развития растения в совокупности влияют на ход физиологических процессов в каждый момент времени.

В естественных условиях произрастаания интенсивность и суточная динамика фотосинтеза отдельных органов растений и по-

садок картофеля в целом чаще всего выражается одновершинной кривой с максимумом в 8—9 ч (солнечные дни), а также в 11—13 ч (пасмурные дни с дождями). В дни с переменной облачностью и низкой температурой (до 25° С) кривая фотосинтеза следует за приходом ФАР, в жаркие дни максимум фотосинтеза наступает раньше максимума освещенности, а при недостаточной влагообеспеченности растений отмечается полуденная депрессия ассимиляции. В пасмурные и дождливые дни при высокой относительной влажности воздуха и низкой температуре (менее 25° С) суточная динамика описывается кривой с максимумами в 9—11 и 16—18 ч. В моменты ливневых дождей кривая ассимиляции CO<sub>2</sub> опускается близко к компенсационной точке и происходит компенсация фотосинтеза дыханием. В дни с температурой до 25° С интенсивность фотосинтеза определяется в основном поступлением солнечной радиации, а при 25—28° С и выше — другими факторами среды.

### **1. Аналитическое выражение суточной динамики интенсивности фотосинтеза**

В некоторых работах по описанию фотосинтетической деятельности растений рассматриваются подходы составления математических моделей видимого фотосинтеза и ночного дыхания различных культур [16—19]. Однако в этих работах представлена лишь одна гармоника, соответствующая суточной динамике интенсивности солнечной радиации.

Интерпретация реальных процессов фотосинтеза и дыхания с применением нескольких циклов, соответствующих другим динамикам, кроме солнечной, может повысить точность их описания. Именно поэтому модель фотосинтетической деятельности растений необходимо корректировать по внешним условиям (повышенной температуре, облачности, дожди и т.д.).

Это уточнение динамической модели мы производим за счет того, что вводим в нее составляющие периодических функций разных частот, ибо, как легко убедиться, сложение синусоидальных величин одной и той же частоты не дает более полного представления об изучаемых процессах.

Естественно поставить вопрос: можно ли данную периодическую функцию φ<sub>(t)</sub> периода T представить в виде суммы конечного или хотя бы бесконечного множества синусоидальных величин вида:

$y_0 = A_0, \quad y_1 = A_1 \sin(\omega t + \alpha_1),$   
 $y_2 = A_2 \sin(2\omega t + \alpha_2), \quad y_3 = A_3 \sin(3\omega t + \alpha_3), \dots$  и т.д.,  
 которые, если не считать постоянной A<sub>0</sub>, имеют частоты ω, 2ω, 3ω, ..., кратные наименьшей из них ω, и периоды T, 1/2T, 1/3T, ... и т.д.

На этот вопрос можно дать утвердительный ответ. Если обозначить через φ<sub>(t)</sub> фотосинтетическую деятельность или дыхание растения в течение суток, то

$$\varphi_{(t)} = A_0 + \sum_{n=1}^{\infty} A_n \sin(n\omega t + \alpha_n), \quad (4)$$

причем  $\omega = 2\pi/T$ ; получается периодическая функция с периодом T.

$A_1, A_2, \alpha_1, \alpha_2, \dots$  — это постоянные, имеющие особые значения для каждой такой функции и физически выражают разнообразие внешних условий, при которых проходит фотосинтез. Геометрически это означает то, что график периодической функции получается путем наложения ряда синусоид. Если же истолковать каждую синусоидальную величину физически как гармоническое колебательное движение фотосинтеза, зависящую от конкретного внешнего фактора (которых очень много), то можно сказать, что сложное колебание, которое представляет собой процессы фотосинтетической деятельности и дыхания и характеризуется функцией  $\Phi_{(t)}$ , разлагается на отдельные гармонические колебания или гармоники, представляющие собой действие на фотосинтез отдельно взятого внешнего фактора.

Если за независимую переменную выбрать  $x = \frac{t - T_0}{T} 2\pi$ , где  $t \in [T_0, T_0 + T]$ ;  $T_0$  — начало изучения процесса;  $T_0 + T$  — конец рассмотрения, то получится функция  $f(x) = \phi(\frac{x}{\omega} + T_0)$ , тоже периодическая, но со стандартным периодом  $2\pi$ . Разложение (4) имеет вид

$$f(x) = A_0 + \sum_{n=1}^{\infty} A_n \sin(nx + \alpha_n). \quad (5)$$

$$M = \frac{1}{2\pi} \left\{ \int_0^{2\pi} f^2(x) dx - \left[ \frac{a_0^2}{4} + \frac{1}{2} \sum_{k=1}^n (a_k^2 + b_k^2) \right] \right\}. \quad (9)$$

Развернем члены этого ряда по формуле для синуса суммы, положив  $A_0 = a_0/2$ ,  $A_n \sin \alpha_n = a_n$ ,  $A_n \cos \alpha_n = b_n$  ( $n=1, 2, 3, \dots$ ), мы получим

$$f(x) = \frac{a_0}{2} + \sum_{n=1}^{\infty} (a_n \cos nx + b_n \sin nx). \quad (6)$$

Рассмотрим выражение

$$A_{\text{вф}}(x) = \frac{a_0}{2} + \sum_{n=1}^{\infty} (a_n \cos nx + b_n \sin nx), \quad (7)$$

являющееся суммой первых  $n$  слагаемых в (6).

Коэффициенты (7) представляются формулами:

$$\begin{cases} a_k = \frac{1}{\pi} \int_0^{2\pi} f(x) \sin kx dx \\ b_k = \frac{1}{\pi} \int_0^{2\pi} f(x) \cos kx dx \\ \frac{a_0}{2} = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} f(x) dx \end{cases}$$

$$k = 1, 2, \dots, \text{и т. д.} \quad (8)$$

При этом среднее значение квадрата ошибки минимально и равно

Если функция  $a(x)$  известна из фактических данных, дающих  $n = 1$  значение  $f(x_0), f(x_1), \dots, f(x_n)$ , то коэффициенты  $a_0/2, a_k, b_k, k = 1, \dots, n$ , минимизирующие среднее значение квадрата ошибки, рассчитываются по формулам:

$$a_0 = \frac{2}{n+1} \sum_{i=0}^n f(x_i),$$

$$a_k = \frac{2}{n+1} \sum_{i=0}^n f(x_i) \sin kx_i, \quad (10)$$

$$b_k = \frac{2}{n+1} \sum_{i=0}^n f(x_i) \cos kx_i.$$

На рис. 1 и 2 представлены примеры описания суточной динами-

ки фотосинтеза картофеля с использованием функции (7). Эти функции представляются следующими фактическими выражениями:

для рис. 1:

$$A_{\Phi(1)} = 61 + 9,56 \sin\left(\frac{t-4}{8}\pi - 0,28\right) -$$

$$- 29,11 \sin 2\left(\frac{t-4}{8}\pi + 0,15\right) +$$

$$+ 16,33 \sin\left(\frac{t-4}{8}\pi - 0,5\right) \quad t \in [4,20] \text{ ч};$$

для рис. 2:

$$A_{\Phi(2)} = 60 + 19,92 \sin\left(\frac{t-7}{6}\pi - 1,1\right) + 9,76 \sin 2\left(\frac{t-7}{6}\pi - 0,76\right) -$$

$$- 2,98 \sin 3\left(\frac{t-7}{6}\pi - 0,15\right) \quad t \in [7,19] \text{ ч}.$$

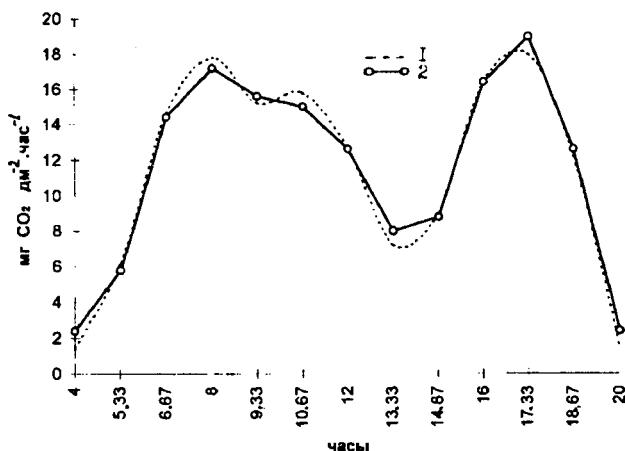


Рис. 1. Суточная интенсивность фотосинтеза листьев верхнего яруса картофеля (26.06.1973).

1 — теоретическая кривая; 2 — фактические данные.

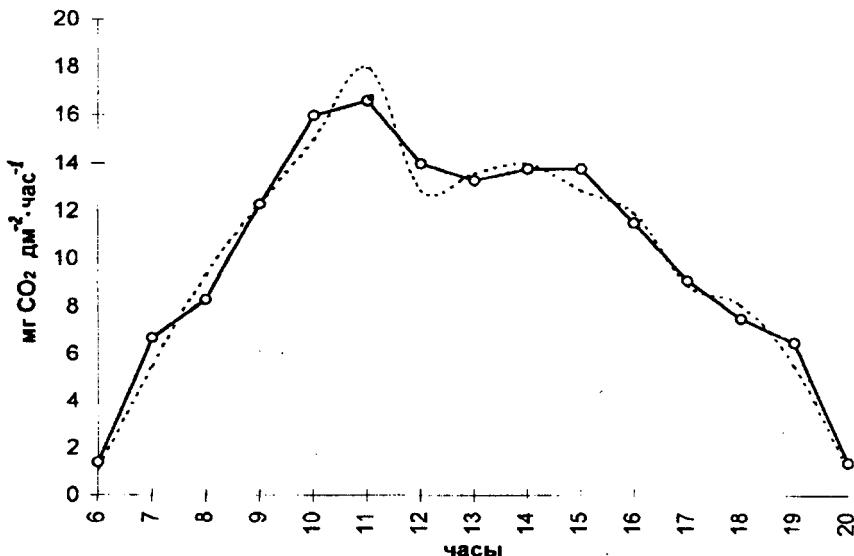


Рис. 2. Суточная динамика интенсивности фотосинтеза листьев картофеля (19.08.1973).

Обозначения те же, что на рис. 1.

Аналитическое представление интенсивности дыхания подчиняется закономерности (2). В этом случае относительная скорость интенсивности дыхания — линейная функция, которая может быть записана в виде

$$\frac{y'}{y} = 2p(t - t_4). \quad (11)$$

Из (11) следует, что

$$y = L e^{-p(t-t_4)^2}, \quad (12)$$

где  $t_4$  — время, при котором дыхание максимально ( $t_4 \sim 11-13$  ч) и равно  $L$  (т.е.  $L = Y_{\max} + y(t_4)$ ); ( $L > 0$  и  $p > 0$  — параметры дыхания, значения которых зависят от внешних условий. Параметр  $p$  может быть найден разными путями, например, приближенно

$$p = \frac{4(\ln y_{\max} - \ln y(\frac{t_4}{2}))}{t_4^2}.$$

## 2. Динамические модели фотосинтетической поверхности листьев картофеля

Анализ опытов по программированному выращиванию урожая картофеля показал, что динамика формирования площади поверхности листьев растения подчиняется закономерности

$$\frac{S'}{S} = -\delta + \frac{a}{t}, \quad (13)$$

где  $\delta > 0$ ,  $a > 0$ ;  $S$  — площадь фотосинтезирующей поверхности листьев картофеля;  $t$  — текущее время в днях, отчитываемое с момента появления листьев;  $a$ ,  $\delta$  —

постоянные коэффициенты, характеризующие относительную скорость изменения площади поверхности ( $S$ ).

В результате интегрирования (13) получаем:

$$\ln \frac{S}{c} = -\delta t + a \ln t \quad (14)$$

или

$$S = c t^{-\delta t}. \quad (15)$$

Здесь  $c$  — постоянная интегрирования.

Для нахождения коэффициентов  $a$ ,  $\delta$  воспользуемся дифференциальным уравнением (13).

Значение  $S'$  может быть вычислено приближенно по следующей формуле:

$$S'(t_0) \equiv \frac{S(T) - S(t_0)}{t - t_0}, \quad (16)$$

где  $S(t_0)$  — значение площади поверхности листьев картофеля в точке  $t_0$ ;  $t$  — время, при котором производится эксперимент, ближайшее к  $t_0$ ;  $S(t)$  — площадь поверхности листьев растений в точке  $t$ .

Понятно, что формула (16) тем точнее, чем чаще ведутся измерения.

Поскольку количество уравнений, получаемое из (13), больше трех, то для нахождения  $a$ ,  $\delta$  применяются приближенные методы (например, метод наименьших квадратов или интегральный метод).

Для нахождения постоянной интегрирования « $c$ » воспользуемся тем, что  $S_{\max} = S(t_{\max})$  наступает через 15 дней после цветения (экспериментальные данные).  $t_{\max}$  теоретическое находим из условия  $S(t_{\max}^{\text{теор}}) = 0$ ; т.е.  $t_{\max}^{\text{теор}} = \frac{a}{\delta}$ ;

$$S_{\max} = ce^{-\delta t_{\max}^{\text{теор}}} (t_{\max}^{\text{теор}})^a. \quad (17)$$

Из (17) получаем:

$$c = S_{\max} e^{\delta t_{\max}^{\text{теор}}} (t_{\max}^{\text{теор}})^a. \quad (18)$$

Фотосинтезирующая поверхность листьев по годам увеличивалась от всходов до 4-го периода определения (15 дней после цветения), достигала  $1,7\text{--}3,9 \text{ м}^2/\text{м}^2$  в варианте с удобрениями и  $0,8\text{--}1 \text{ м}^2/\text{м}^2$  — в контроле. К 5-му периоду определения, т.е. через 30 дней после цветения, она составляла  $1,6\text{--}3,2$  и  $0,7\text{--}0,8 \text{ м}^2/\text{м}^2$ . Уменьшение листовой поверхности к 5-му периоду определения во всех вариантах опыта связано с отмиранием нижних листьев.

Отметим, что в течение вегетации, по мере развития растений и отмирания нижних листьев, определяющую роль в формировании ассимилирующей поверхности играют вновь образующиеся листья и листья средних ярусов.

Кроме листьев в общую ассимилирующую поверхность растения входят также зеленые стебли, цветоносы, соцветия и черешки листьев. Включение ассимилирующей поверхности перечисленных органов и частей картофельного растения в общую площадь ассимиляции вносит существенное изменение в этот показатель.

В общем виде фотосинтезирующая поверхность может быть выражена в виде:

$$S_0 = S_1 + S_2 + S_3 + S_4. \quad (19)$$

Здесь  $S_1$ ,  $S_2$ ,  $S_3$ ,  $S_4$  — фотосинтезирующая поверхность листьев, стеблей, цветоносов, соцветий и черешков листьев.

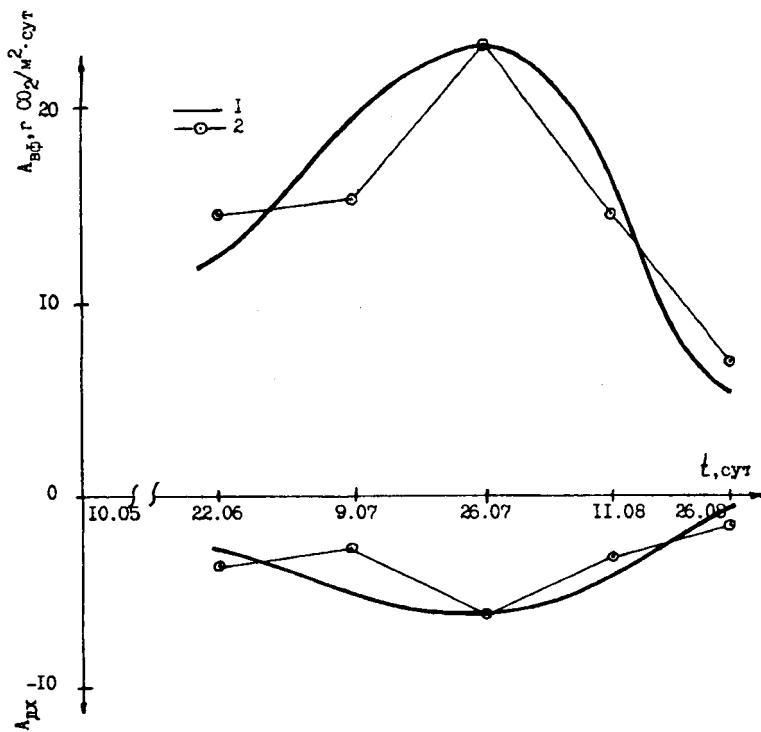


Рис. 3. Динамика видимого фотосинтеза ( $A_{\text{vis}}$ ) и дыхания ( $A_{\text{дых}}$ ) ассимилирующей поверхности картофеля в период вегетации, г  $\text{CO}_2/\text{м}^2$  в сутки.  
1 — теоретическая кривая; 2 — фактические данные.

Динамика формирования вегетирующих поверхностей картофеля (листья, стебли, цветоносы, соцветия) подчиняется закономерности (13) или (после интегрирования) уравнению (17).

На рис. 3 приведены данные динамики видимого фотосинтеза и дыхания ассимилирующей поверхности картофеля в период вегетации, на рис. 4 — экспериментальные данные и теоретические кривые формирования фотосинтезирующей поверхности листьев картофеля.

### 3. Динамические модели «истинного» фотосинтеза и «нетто-ассимиляции»

Известно, что интенсивность видимого фотосинтеза равна  $I_{\text{вид.фот}} = I_{\text{ист.фот}} + I_{\text{дых}}$ ,  $I_{\text{ист.фот}} > 0$ ,  $I_{\text{дых}} < 0$ .

Здесь  $I_{\text{ист.фот}}$  — интенсивность истинного фотосинтеза;  $I_{\text{дых}}$  — интенсивность дыхания.

В течение всего вегетационного периода с изменением интенсивности процессов фотосинтеза и дыхания листьев различных яру-

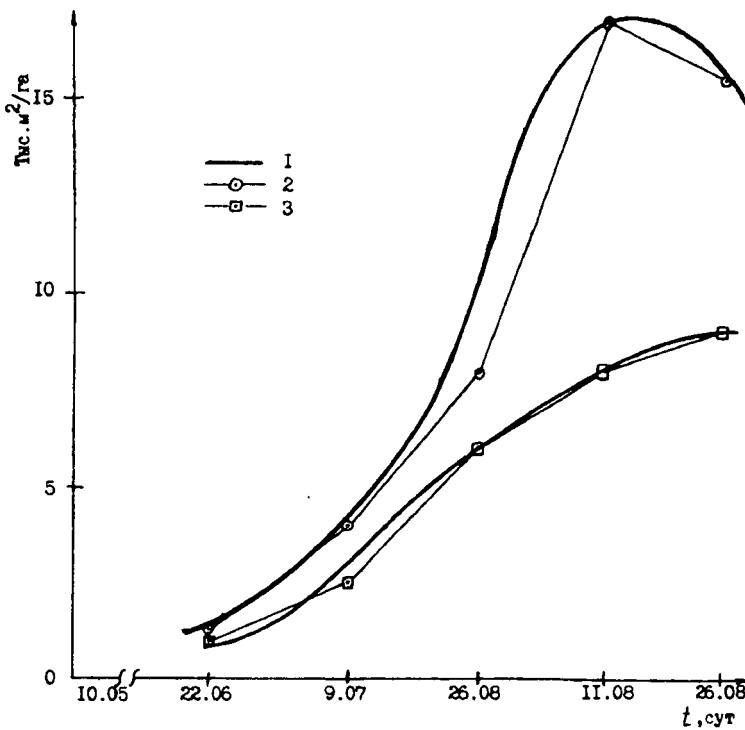


Рис. 4. Динамика площади листьев картофеля в период вегетации.

1 — теоретическая кривая; 2 — расчетные дозы удобрений; 3 — контроль без удобрений.

сов и других фотосинтезирующих органов меняется и соотношение органического вещества, образованного в течение светлого периода суток и израсходованного в процессе дыхания, а также «истинной» ассимиляции в посадках картофеля.

Кривые описываются уравнениями:

$I_{\text{вид.фот}} = I_0 e^{-\delta t^a} \rightarrow$  максимум функции приходится на  $t_{15}$ ,  $\delta > 0$ ,

$$I_{\text{дых}} = I_1 e^{-L(t-115)^2},$$

$$I_{\text{ист.фот}} = I_0 e^{-\delta t^a} - I_1 e^{-L(t-115)^2}. \quad (20)$$

В качестве показателя, более точно характеризующего накопление органического вещества с участием ассимилирующей поверхности органа растения картофеля или посадок в целом, применяется величина «нетто-ассимиляция». Последняя определяется путем вычитания из общего количества  $\text{CO}_2$ , поглощенного за светлое время суток, суммарного количества углекислоты, выделенной за ночь отдельными органами растений или посадками.

Основное участие в формировании урожая картофеля принимают

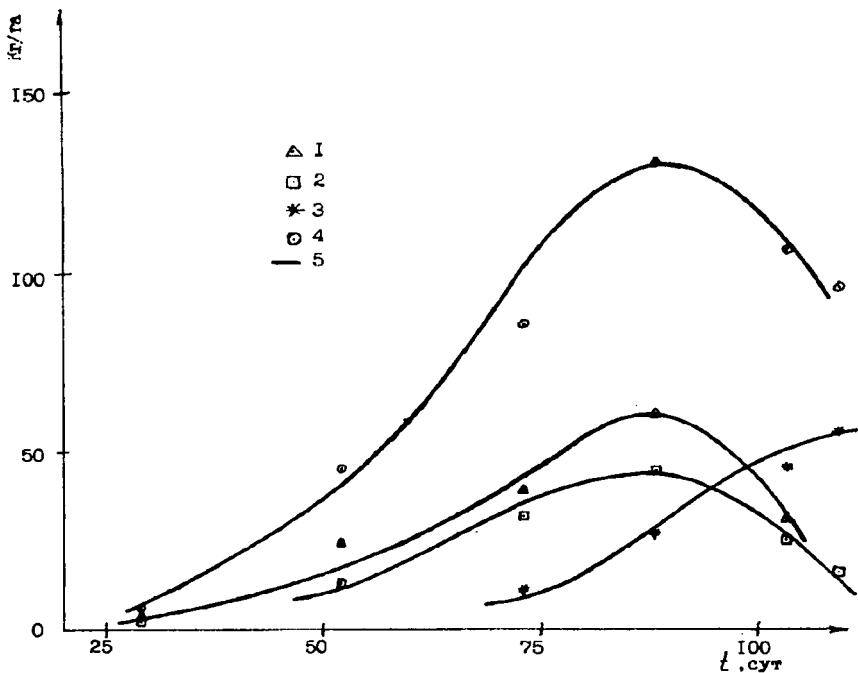


Рис. 5. Потребление азота органами картофеля в период вселегации.  
1 — листья; 2 — стебли; 3 — клубни; 4 — целое растение; 5 — теоретическая кривая.

ют листья. Участие других асимилирующих органов незначительно, и их роль может быть как положительной, так и отрицательной.

Закономерности изменения «нетто-ассимиляции» посадок в целом представлены дифференциальным уравнением (13), которое после интегрирования имеет вид:

$$y = y_0 e^{-\delta t^a}, \delta > 0 \quad Y_{\max} \text{ при } t_{15} \quad (21)$$

#### Динамические модели минерального питания картофеля

Процессы накопления и реутилизации элементов минерального

питания органами растений картофеля в соответствии с экспериментальными данными описываются закономерностью (13). Интегрирование дифференциального уравнения (13) дает нам возможность представить кривые этих процессов в виде

$$y = y_0 e^{-\delta t^a}. \quad (22)$$

После того как кривая (22) достигнет максимума в точке

$t_{\max} = \frac{a}{\delta}$ , период накопления элементов питания заканчивается. Затем начинается период реутилизации, который представляет

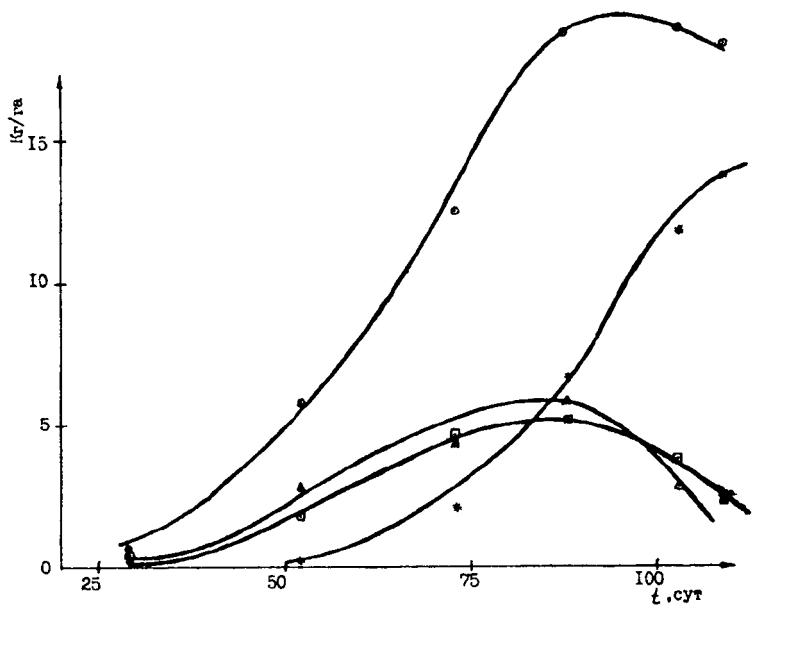


Рис. 6. Потребление фосфора органами картофеля в период вегетации.  
Обозначения те же, что на рис. 5.

собой переход питательного вещества из одного органа в другой или в клубни и описывается все тем же уравнением (22).

На рис. 5—7 представлены экспериментальные данные и теоретические кривые потребления питательных веществ органами растения картофеля.

Для вычисления параметров  $\delta$ ,  $a$ ,  $c$ ,  $y_0$ ,  $I_0$  в формулах (15), (20), (22) требуется довольно сложная программа, которая выбирает для каждого конкретного случая вычислений свой приближенный метод (метод наименьших квадратов или интегральный метод). Выбор происходит по минимуму отклонений теоретической и экспериментальной кривых. Такие

программы уже имеются для персональных компьютеров.

В данной работе предлагается приближенный (но достаточно точный, как показала практика обработки экспериментальных кривых) метод быстрого вычисления вышеуказанных параметров. Изложим его подробно.

Пусть

$$S(t) = ce^{-\delta t}t^a, \quad \delta > 0, \quad a > 0. \quad (23)$$

Очевидно, что  $S_0 = 0$ .

$$1. S(1) = ce^{-\delta} \quad (24)$$

— известная величина из эксперимента

$$2. S'(t_{\max}) = 0 \rightarrow t_{\max} = \frac{a}{\delta},$$

$$\text{т.е. } a = t_{\max} \delta, \quad (25)$$

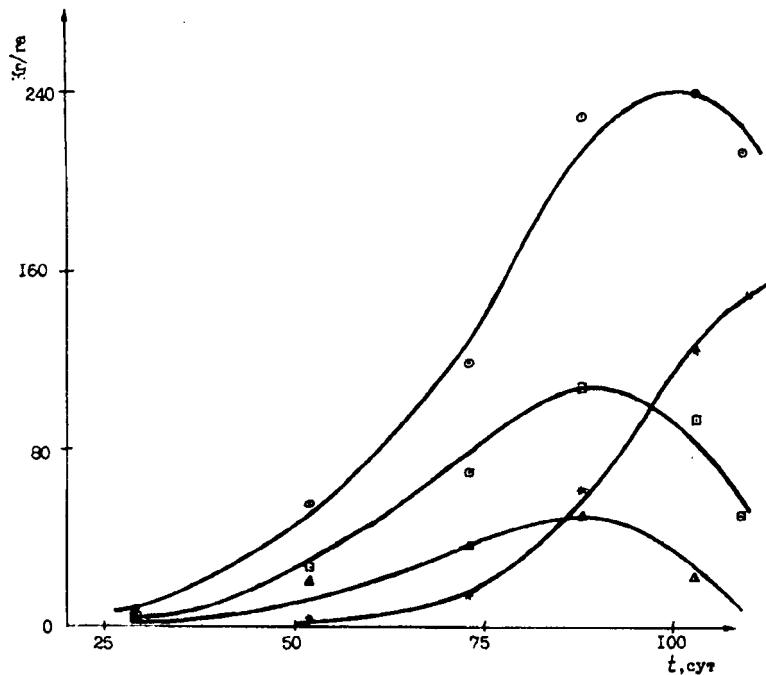


Рис. 7. Потребление калия органами картофеля в период вегетации.  
Обозначения те же, что на рис. 5.

$t_{\max}$  — по данным эксперимента (приближенно),

$$3. S_{\max} = ce^{-\delta t_{\max}} t_{\max}^{\alpha}. \quad (26)$$

по данным эксперимента,

$$c = S_{\max} e^{\delta t_{\max}} t_{\max}^{-\alpha} = S_{\max} \left( \frac{e}{t_{\max}} \right)^{\delta t_{\max}}, \quad (27)$$

но (по 24)

$$S_{(1)} = S_{\max} \left( \frac{e}{t_{\max}} \right)^{\delta t_{\max}} e^{-\delta},$$

$$\ln S_{(1)} = \ln S_{\max} + \delta t_{\max} (1 - \ln t_{\max}) - \delta,$$

$$\delta = \frac{\ln S(1) - \ln S_{\max}}{t_{\max} (1 - \ln t_{\max}) - 1}.$$

После вычисления  $\delta$  из (25) находим «а», из (27) находим «с» и подставляем в формулу (23).

Таким образом, предложенные математические модели видимого фотосинтеза и минерального питания растений отображают общую закономерность этих процессов в зависимости от суточной и сезонной динамики поступления солнечной энергии и могут быть использованы при разработке технологий программированного возделывания картофеля.

На основе разработанных динамических математических моделей с использованием компьютерной техники и соответствующего программного обеспечения пред-

ставляется возможным контролировать ход формирования урожая картофеля в любой промежуток времени и для любых погодных условий.

Для успешного использования математического аппарата при описании формирования урожая следует проводить с помощью автоматических установок большое количество сопутствующих наблюдений за меняющимися условиями среды.

Математический анализ экспериментальных данных позволяет с достаточной точностью (ошибка описания процессов в наших исследованиях не превышает 10%) характеризовать основные физиологические процессы у растений в течение всего вегетационного периода.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Бузовер. Фотосинтез картофельного растения. — Тр. Харьковского ин-та им. В.В. Докучаева, т. 57. Киев, 1966.
2. Вотчал Е.Ф. Транспирационный коэффициент ассимиляции. — Докл. З-го Всесоюз. съезда ботаники. Л., 1928.
3. Гуляев Б.И. Фотосинтез и продукционный процесс. Киев: Наукова думка, 1983.
4. Ермолаева Е.Я. Исследование дневных изменений фотосинтеза у картофеля и томатов при помощи меченого углерода. — Проблемы фотосинтеза. М.: Изд-во АН СССР, 1959.
5. Коломейченко В.В. Влияние высоких доз минеральных удобрений на фотосинтетическую деятельность и урожай томатов при орошении. — Агрохимия, 1974, № 1.
6. Кадзухиса Я. О полуденной деп-

- рессии фотосинтеза. «Hore Kise» Y. Agr. Meteorol., 1963, vol. 19, N 1. — 7. Ничипорович А.А. Фотосинтез и продукционный процесс. М.: Наука, 1988.
8. Ничипорович А.А. Фотосинтез и некоторые принципы применения удобрений как средства оптимизации фотосинтетической деятельности и продуктивности растений. — Агрохимия, 1971, № 1.
9. Оканенко А.С. Фотосинтез и урожай. — Тр. ин-та физиол. раст. им. К.А. Тимирязева, 1955, т. 10.
10. Оканенко А.С., Гуляев Б.И., Мануильский В.Д. Зависимость интенсивности фотосинтеза листьев сахарной свеклы от температуры и концентрации  $\text{CO}_2$  при различных интенсивностях света. — Физиол. и биохим. культурных растений, 1972, т. 4, вып. 4.
11. Паценко В.Н., Мурей И.А., Ничипорович А.А. Исследование физиологических особенностей томатов в зависимости от интенсивности света, концентрации элементов минерального питания и генотипического взаимодействия растений. — Физиол. раст., 1971, т. 18, вып. 6.
12. Полетаев В.В. Формирование урожая картофеля в зависимости от интенсивности фотосинтеза и величины фотосинтетического потенциала. — Канд. дис. М., 1975.
13. Сепп Ю.В., Тооминг Х.Г. Ресурсы продуктивности картофеля. Л.: Гидрометеоиздат, 1991.
14. Страганова Л.Е. Основные элементы фотосинтетической продуктивности картофеля. — Проблемы фотосинтеза. М.: Изд-во АН СССР, 1959.
15. Шакирова С.В. Влияние температуры и освещенности на фотосинтез ячменя на

Памире. — Проблемы ботаники, 1967, т. 9. — 16. Шатилов И.С., Замараев А.Г., Полев Н.А. и др. Математические модели видимого фотосинтеза и дыхания озимой пшеницы в полевых условиях. — Изв. ТСХА, 1987, вып. 1, с. 14—22. — 17. Шатилов И.С., Замараев А.Г., Полев Н.А. и др. Математическая модель фотосинтетической деятельности посева озимой пшеницы. — Изв. ТСХА, 1987, вып. 2, с. 31—39. — 18. Шатилов И.С., Замараев А.Г., Силин А.Д. и др. Математические модели минерального питания озимой пшеницы. — Изв. ТСХА, 1987, вып. 3, с. 3—10. — 19. Шатилов И.С., Замараев А.Г., Силин А.Д. и др. Математические модели процессов фотосинтетической деятельности и минерального питания ярового ячменя. — Вест. с.-х. науки, 1987, № 4, с. 42—49. — 20. Lange O.L. — Berichte der deutschen Botanischen Gesellschaft, 1969, Bd 82, H. 1/2. — 21. R. S. Ng. Edwasol Zoomis. Simulation of growth and yield of the Wageningen: Pudoc, 1984.

Статья поступила 27 марта  
1997 г.

## SUMMARY

More exact mathematical models which allow to define with rather high accuracy the level of crop yields and of photosynthetic activity of plants are presented.