

УДК 639.11 €324»:541.144:517

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПОСЕВА ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

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

(Кафедра растениеводства)

Разработана математическая модель общих закономерностей развития фотосинтезирующих поверхностей растения озимой пшеницы — листьев, стеблей и соцветий.

Энергетической основой создания урожая является процесс фотосинтеза, в ходе которого в растениях происходит преобразование энергии солнечного излучения [2, 7, 8, 10, 17]. Рассматривая в этой связи накопление биологической массы как сумму совместно действующих факторов и условий питания, запишем

$$Q = Q_{\text{ФАР}} \cdot \prod_{n=1}^n \eta_n \quad (1)$$

или

$$Q = Q_{\text{ФАР}} \cdot (1 - e^{-a_1 t}) \cdot (1 - e^{-a_2 t}) \cdot \dots \cdot (1 - e^{-a_n t}), \quad (2)$$

где Q — количество биомассы за год, ц/га; $Q_{\text{ФАР}}$ — потенциальный урожай с 1 га, определяемый приходом ФАР и биологическими особенностями культуры, ц; $\eta_n = (1 - e^{-a_n t})$ — коэффициент эффективности действия фактора; a — показатель (числовая величина), характеризующий влияние на урожай одного из факторов n (влаги, тепла и т. д.); t — текущее время.

Уравнение (1) отображает один из основополагающих принципов программирования урожаев [17].

В данной работе рассматривается процесс потребления углекислого газа озимой пшеницей Мироновская 808 в условиях Подмосковья. За основу взяты результаты многолетних полевых опытов, в которых изучались размеры и жизнедеятельность ассимилирующей поверхности растений.

Известно, что потребление CO_2 выражается следующим уравнением [3]:

$$P_{\text{CO}_2} = S_p (A_{\text{ФФ}} - A_d), \text{ кг/га} \cdot \text{сутки}, \quad (3)$$

где S_p — площадь фотосинтезирующей поверхности; $A_{\text{ФФ}}$ — интенсивность видимого фотосинтеза, A_d — интенсивность дыхания.

При построении математических моделей нередко в качестве входного параметра используют ассимилирующую поверхность, или фотосинтетический потенциал, так как они хорошо изучены и тесно коррелируют с урожайностью [2, 14].

Формирование ассимилирующей поверхности растений, как и накопление биомассы,— процесс динамический и может быть выражен или типичной интегральной кривой (рис. 1), имеющей аналитическую зависимость

$$S_p = \frac{S_p^{\max}}{(T/e)^a} \exp \left(- \int_0^t \frac{\partial \ln S_p}{\partial t} dt \right) + S_p^0, \quad (4)$$

где t — текущее время с момента появления органа, сут; T — период с момента появления органа до достижения им максимальной величины, сут; b — безразмерная величина, характеризующая развитие растения; S_p^0 — площадь поверхности растения на начало отсчета, тыс. м²/га, или представлен уравнением

$$S_p \cong S_p^{\max} - S_p^{\text{cp}} \cos \frac{\pi}{T} t, \quad (5)$$

где $S_p^{\text{cp}} = 0,5 (S_p^{\max} - S_p^0)$.

Динамика накопления биомассы в дифференциальной форме выражается следующим образом:

$$(Q)^{-1} \partial Q / \partial t = \partial \ln Q / \partial t, \quad 1/\text{сут} \quad (6)$$

или для площади ассимилирующей поверхности

$$\frac{1}{S_p} \frac{\partial S_p}{\partial t} = \partial \ln S_p / \partial t, \quad 1/\text{сутки}. \quad (7)$$

Анализ данных о формировании программированного урожая озимой пшеницы показал, что динамика фотосинтезирующей поверхности аппроксимируется.

$$S_{pj} = S_{pj}^{\max} (t_j/T_j)^a \exp [b(1 - t_j/T_j)], \quad (8)$$

где / — орган растения.

Решение уравнений (7) и (8) позволяет выразить динамику развития фотосинтезирующей поверхности озимой пшеницы в виде уравнения

$$\partial \ln S_p / \partial t = b/t - c, \quad (9)$$

где $c = b/T$ — относительная скорость вегетации, 1/сут.

При моделировании роста ассимилирующей поверхности растений следует помнить о согласованности процессов формирования фотосинтезирующей поверхности и поступления солнечной энергии в различное время года. С этой целью формулу (5), видоизмененную применительно к ассимилирующей поверхности

$$S_p = S_p^{\max} \left[1 - \frac{1}{2} \cos \left(\frac{\pi}{T} t \right) \right] \quad (10)$$

с учетом прихода солнечной энергии представим в виде

$$S_p = S_p^{\max} K \Sigma E_{\partial} \cos [(2\pi/365) t_{\partial}], \quad \text{м}^2/\text{м}^2, \quad (11)$$

где K — доля энергии солнца ΣE_{∂} , усваиваемая при фотосинтезе; она может быть определена из уравнения

$$\Sigma E_{\partial} = 2 \int_0^{\pi/2} e_c^{\omega} \sin \left(\frac{\pi}{t_{\partial}} t \right) dt, \quad \text{кВт} \cdot \text{ч}/\text{м}^2 \cdot \text{сут}, \quad (12)$$

где t_{∂} — продолжительность дневного времени

$$t_{\partial} = 24 \left[1 - \frac{1}{\pi} \arccos (\text{tg} \alpha_{\text{ш}} \cdot \text{tg} \alpha_{\text{эк}}) \right], \quad \text{ч} \quad (13)$$

где $\varepsilon_c^{\text{III}}$ — плотность потока солнечной энергии, достигающая земной поверхности,

$$\varepsilon_c^{\text{III}} = E_c \cdot \eta_{\text{ат}} \cdot \eta_{\text{отр}} \cdot \cos(\alpha_{\text{ш}} \pm \alpha_{\text{ЭК}}) \cos \alpha_{\text{ш}}, \text{ Вт/м}^2, \quad (14)$$

где $\alpha_{\text{ш}}$ — угол широты местности; $\alpha_{\text{ЭК}}$ — наклон оси суточного вращения Земли к плоскости годового оборота вокруг Солнца, равный $23,5^\circ$; $E_c = 1367 \text{ Вт/м}^2$ — солнечная постоянная [6]; $\eta_{\text{ат}} \cong 0,7$ — коэффициент ослабления радиации атмосферой; $\eta_{\text{отр}} \cong 0,81$ — коэффициент отражательной способности земной поверхности.

На характер роста и развития фотосинтезирующей поверхности растений оказывают влияние и другие факторы. Для определения степени их действия на общий процесс фотосинтетической деятельности требуется построение дополнительных моделей [4, 51].

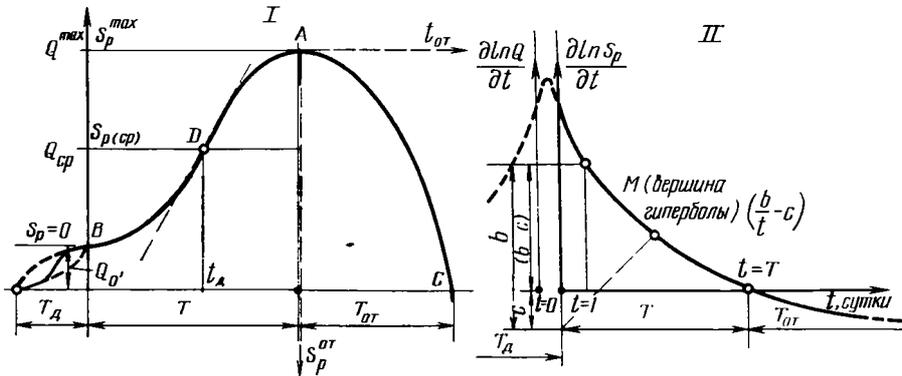


Рис. 1. Типичная кривая роста биологической массы или площади фотосинтезирующей поверхности (I) и закономерности процесса их формирования (II).

Для I координаты точки A

$$\begin{cases} Q = Q^{\text{max}} \\ t_{\partial} = T \end{cases}; \text{ точки D}$$

$$\begin{cases} Q = 0, 5Q^{\text{max}} + 0, 5Q_{0m} \\ t_{\partial} = \frac{b - \sqrt{b^2 - c^2}}{c} \end{cases}; \text{ для II M — вершина гиперболы } (b/t - c); \text{ координаты точки M}$$

$$\begin{cases} \frac{\partial \ln S^M}{\partial t} = \sqrt{b - ct_M} - c. \\ t^M = \sqrt{b - ct_M} \end{cases}$$

Экспликация дана в тексте.

До сих пор целью нашего изложения было получение выражений для описания участка кривой **BDA** (рис. 1, I), отражающего нарастание биологического процесса. Формализованное же описание замедления, а затем и затухания этого процесса (кривая **AC**) проведем тремя способами.

Первый способ. Преобразуем уравнение (8) в соответствии с характером процесса. Оно примет вид

$$S_p^{\text{о.м}} = S_p^{\text{max}} \{1 - (t_{0m}/T_{0m})^{\theta} \exp [b(t_{0m}/T_{0m} - 1)]\}. \quad (15)$$

где $S_p^{\text{о.м}}$ — площадь фотосинтезирующей поверхности растения в период отмирания T_{0m} , t_{0m} — текущее время, отсчитываемое от завершения периода нарастания (точка A, рис. 1).

Решая совместно уравнения (8) и (15) с учетом результатов многолетних экспериментов, получим значение периода затухания процесса

$$T_{0m} \cong 2T/e^2 = T \cdot 2 \exp(-2). \quad (16)$$

Из (16) можно предположить, что в процессе выращивания растений восстановление упущенной технологической операции по какому-либо фактору при прочих равных условиях потребует 3- или даже 4-кратных $e^2/2$ затрат времени или энергии.

Второй способ. Кривая AC (рис. 1, I) представляет собой параболу и соответствует уравнению

$$S_p^{om} = t_{om}^2 / 2\rho, \quad (17)$$

где $1/2\rho$ — эксцентриситет параболы, или

$$S_p^{om} = at_{om}^2 + Bt_{om}, \quad (18)$$

где $a=(2\rho)^{-1}$, B — коэффициент, откуда продолжительность периода отмирания ассимилирующей поверхности

$$T_{om} = \rho \cdot \left(B + \sqrt{B^2 + 2S_p^{max}/\rho} \right). \quad (19)$$

Фотосинтетический потенциал уменьшается согласно уравнению (15) следующим образом:

$$(S_p^{om})^{-1} \partial S_p^{om} / \partial t_{om} = b/t_{om} + c, \quad (20)$$

тогда как по уравнению (18)

$$\partial \ln S_p^{om} / \partial t_{om} = 2/t_{om}. \quad (21)$$

Третий способ. Процесс затухания фотосинтеза поверхности вегетирующих органов растения протекает в течение периода

$$T_{om} = b - 2/c = T(1 - 2/b), \quad (22)$$

при этом

$$S_p^{max} = \frac{t_{om}}{2} \cdot \frac{\partial S_p}{\partial t}. \quad (23)$$

Как видно из приведенных выше уравнений, периоды прекращения роста фотосинтезирующей поверхности T_{om} по второму и третьему способам расчета совпадают полностью:

$${}_{1,2}T_{om} = \frac{2 \cdot S_p^{max}}{\partial S_p^{om} / \partial t_{om}} = (b - 2)/c. \quad (24)$$

Используя это, скорректируем параметры уравнения (15). Из уравнений (16) и (24) получим

$$b = \frac{2e^2}{e^2 - 2} = 2,742 \cong e. \quad (25)$$

Можно утверждать, что интегральная кривая (7) вполне удовлетворительно описывает развитие и уменьшение фотосинтезирующей поверхности не только у озимой пшеницы, но и у других видов растений.

Большое теоретическое и практическое значение имеет формализованное описание динамики и закономерностей процессов, происходящих у растений в довсходовый период T_p [2] (рис. 1, I , II). Исходя из полученной общей характеристики закономерностей роста растений, можно определить стратегию при программировании выращивания культурных растений.

Проанализируем разные участки интегральной кривой. Уравнения (6) и (15) представим в следующей записи:

$$S_p^\lambda = S_p^{max} (e^\lambda)^e / (e^\lambda)^e; \quad (26)$$

$$S_p^\mu = S_p^{max} (\mu/e)^e (e^\mu)^e, \quad (27)$$

где $\lambda = t/T$ — относительный возраст растений в течение активного периода вегетации; $\mu = t/T_{om}$ — то же, но в период снижения активности биологических (физиологических) процессов.

Из уравнений (26) и (27) следует, что динамика фотосинтезирующей поверхности озимой пшеницы в достаточной мере характеризуется уравнением (9).

На рис. 1, II представлено графическое изображение модели накопления биомассы (6) и развития фотосинтезирующей поверхности

(9). Соотношение b и c характеризует относительное изменение скорости вегетации как самого растения (озимой пшеницы), так и его органов: листьев, стеблей и соцветий. Значения этих параметров отражают интегральное влияние всех факторов развития растения (2) и биологические свойства культуры.

Значение b в равенстве $b = cT$ определяется периодом вегетации T , при котором площадь фотосинтезирующей поверхности растения достигает максимального значения.

Решаем уравнения (8) и (26) при условии нулевого ускорения роста фотосинтетического потенциала в момент времени $t = t_{dp}$ (рис. 1, J) $d^2 S_p / dt^2 = Q$ и получаем равенство

$$t_{dp} = (b - \sqrt{b}) / c. \quad (28)$$

Заметим, что в момент времени t_{dp} скорость прироста фотосинтезирующей поверхности достигает наибольшего значения, затем она снижается и достигает нуля при $S_p = S_p^{\max}$.

Из уравнения (28) определим

$$b = \left(\frac{1}{1 - v} \right)^2, \quad (29)$$

где $v = t_{dp} / T$ — коэффициент задержки роста растения.

Следовательно, по абсолютному значению параметра b (рис. 2) можно охарактеризовать суммарное влияние всех факторов роста растения (2) на продолжительность периода вегетации его фотосинтезирующих органов.

Необходимо отметить, что в развитии фотосинтезирующей поверхности отдельных органов растения наблюдаются случаи, когда начало фотосинтетической деятельности приходится на момент времени $t = t_{dp}$ (рис. 1, J), что связано с биологическими особенностями растения в соответствующие фазы его роста и развития.

Параметр $c = b/T$ — относительная скорость вегетации (фотосинтетической деятельности) — отражает наименьшее допустимое значение этой скорости в процессе активной деятельности растения.

Для типичных кривых роста фотосинтезирующей поверхности существует предел изменения относительной скорости процесса активного периода вегетации

$$\left\{ \begin{array}{l} \lim_{t \rightarrow T} b/T = c, \\ b/T \geq c. \end{array} \right. \quad (30)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \lim_{t \rightarrow T} b/T = c, \\ b/T \geq c. \end{array} \right. \quad (31)$$

После достижения значения параметра c активность фотосинтетической деятельности данного органа или растения в целом замедляется.

Следовательно, в естественных условиях скорость формирования фотосинтезирующей поверхности растения озимой пшеницы

$$\vartheta(S_p) = S_p (b/t - c) \quad (32)$$

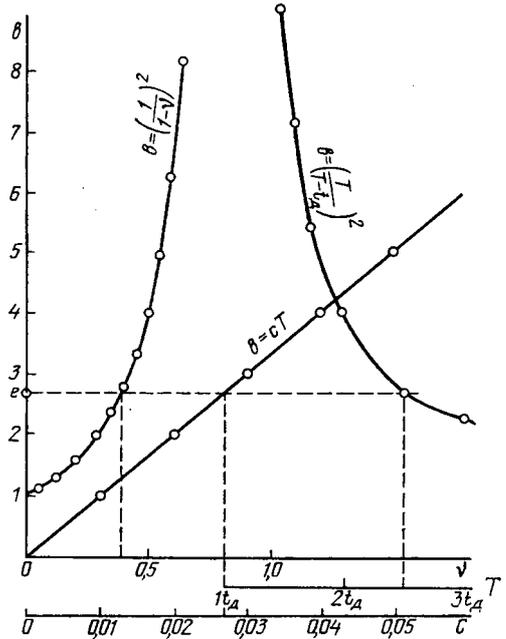


Рис. 2. График зависимости параметров b и c .

не может быть меньше наименьшего ее значения, определяемого величиной параметра c :

$$\theta(S_p)_{\min} > S_p c. \quad (33)$$

Анализ выражений (30), (31) позволяет сделать вывод, что фотосинтетическая деятельность растения и его органов на уровне минимальной скорости (33) необходима для поддержания биологических процессов растения и характеризует его жизнеспособность.

На основании экспериментальных данных [13—20] были построены конкретные динамические модели фотосинтетической деятельности посевов озимой пшеницы.

Динамические модели фотосинтезирующей поверхности составляли по каждому вегетативному органу растения пшеницы начиная с первого листа и заканчивая отдельно соцветием (колосом).

В данной работе представлены обобщенные модели, полученные путем суммирования показателей по всем вегетативным органам исходя из уравнений (26) и (27).

$$S_p = \sum_i \sum_j S_p^{\max} [\lambda^j \exp b(1-\lambda) + \mu^j \exp b(\mu-1)] = S_{p_m}^{\max} [\exp b_m(1-\lambda_m + \ln \lambda_m) + 1 - \exp e(\mu_m - 1 + \ln \mu_m)], \quad (34)$$

где i — порядковый номер вегетативного органа растения; j — вид вегетативного органа растения (листья, стебли, соцветия); m — индекс усредненных параметров.

Существенное влияние на общую идентификацию ассимилирующей поверхности озимой пшеницы оказывает зимний период, в который прекращается активный фотосинтез (октябрь—апрель). Математическое описание переходных процессов вегетации (осень — зима, зима — весна и зима) требует дополнительных экспериментов с целью уточнения отдельных элементов указанных периодов для отработки агротехнических мероприятий по лучшей сохранности растений к началу весенней вегетации и в целом мероприятий по программированию урожая.

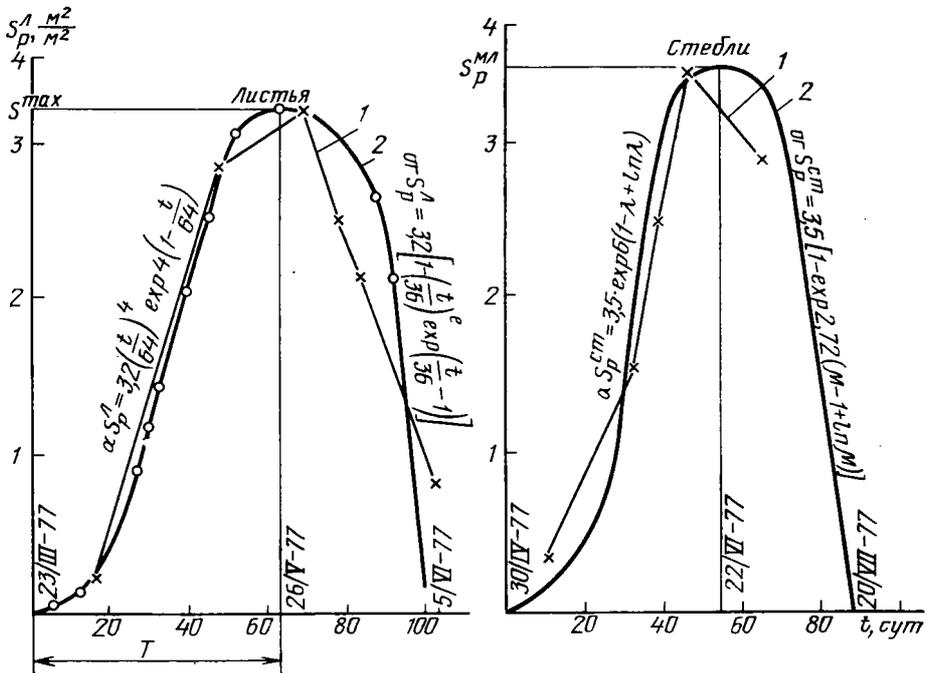


Рис. 3. Развитие фотосинтезирующей поверхности озимой пшеницы в период всходы — начало весенней вегетации.

1 и 2 — экспериментальные данные соответственно контрольного варианта и при внесении удобрений, 1977 г.; 3, 4 — соответствующие теоретические кривые.

Предварительный анализ полученных результатов по расшифровке (читке) моделей вегетационных процессов озимой пшеницы указывает на необходимость первоочередной разработки технологических операций в зимние и переходные периоды.

В осенне-зимний период (рис. 3) площадь листовой поверхности озимой пшеницы

$${}_3S_p = {}_0S^{\max} \cdot \lambda \exp(1 - \lambda), \quad (35)$$

или

$${}_3S_p = {}_0S^{\max} \exp(1 - \lambda + \ln \lambda) b, \quad {}_0S^{\max} = 0,333 \text{ м}^2/\text{м}^2; \quad b = 1; \nu = 0; \\ {}_0T = 31 \text{ сут.}$$

Фотосинтезирующая поверхность листьев (рис. 4) в период активного роста растения T

$${}_a S_p^A = S_A^{\max} \exp b(1 - \lambda + \ln \lambda), \quad (36)$$

$$S_A^{\max} = 3,2 \text{ м}^2/\text{м}^2; \quad b = 4; \quad \nu = 0,5; \quad T = 64 \text{ сут}$$

а в период интенсивного отмирания листьев ${}_L T_{mo}$

$${}_{om} S_p^A = S_A^{\max} [1 - \exp e(\mu - 1 + \ln \mu)], \quad (37)$$

$$b = e; \quad T_{om} = 36 \text{ сут.}$$

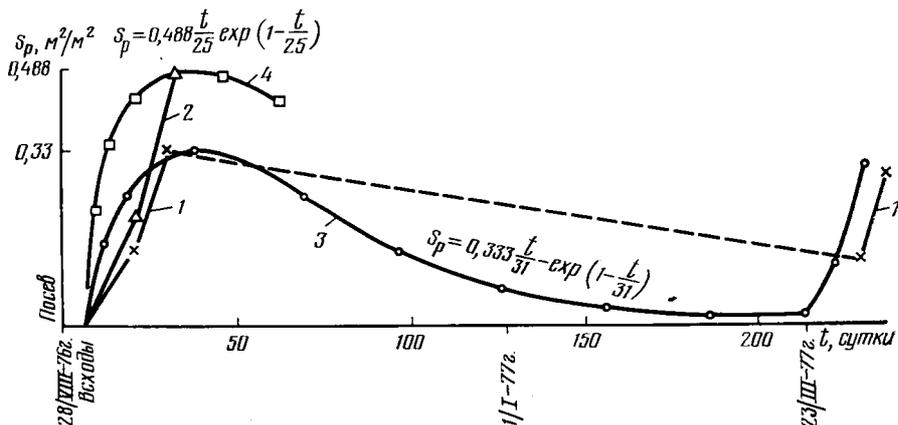


Рис. 4. Динамика фотосинтезирующей поверхности листьев и стеблей озимой пшеницы в 1977 г.

1 — экспериментальные данные; 2 — теоретическая кривая.

Фотосинтезирующая поверхность всех стеблей с влагалищами, включая соломинку под колосом (рис. 4) в период активной вегетации,

$${}_a S_p^{cm} = S_{cm}^{\max} \exp b(1 - \lambda + \ln \lambda), \quad (38)$$

$$S_{cm}^{\max} = 3,5 \text{ м}^2/\text{м}^2; \quad b = 6; \quad \nu = 0,59; \quad T = 53 \text{ сут},$$

а в период снижения активности биологических процессов

$${}_{om} S_p^{cm} = S_{cm}^{\max} [1 - \exp b(\mu - 1 + \ln \mu)], \quad (39)$$

$$b = e = 2,7182, \quad T_{om} = 28 \text{ сут.}$$

Фотосинтезирующая поверхность соцветий озимой пшеницы (рис. 5) в период активной вегетации

$${}_a S_p^u = S_u^{\max} \exp b(1 - \lambda + \ln \lambda), \quad (40)$$

$$S_u^{\max} = 1,2 \text{ м}^2/\text{м}^2; \quad b = 1; \quad T_u = 34 \text{ сут},$$

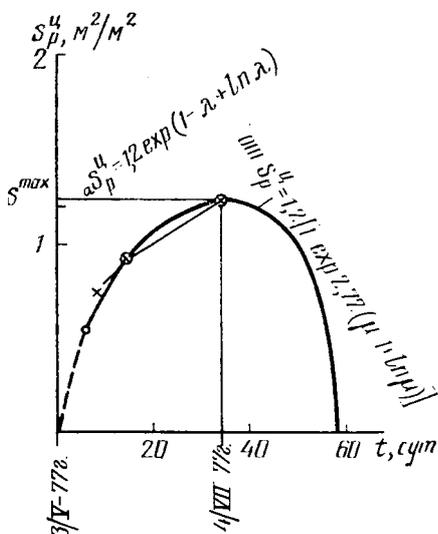


Рис. 5. Динамика фотосинтезирующей поверхности соцветий озимой пшеницы в 1977 г.

Обозначения те же, что на рис. 4.

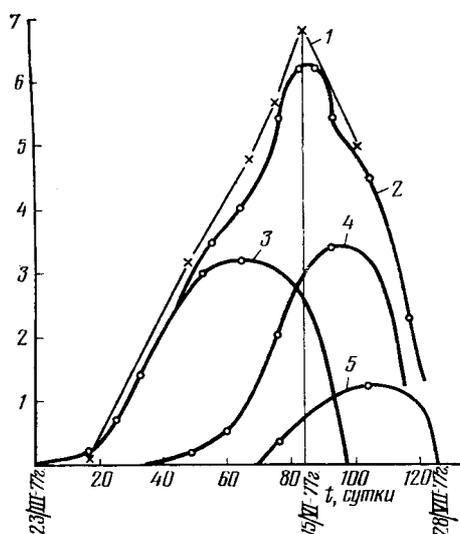


Рис. 6. Изменение фотосинтезирующей поверхности растений озимой пшеницы в 1977 г.

1 — общая поверхность (по данным опыта); 2 — то же, теоретическая кривая; 3, 4 и 5 — теоретические кривые соответственно для листьев, стеблей и колосьев.

а в период созревания

$$om S_p^u = S_p^{u \max} [1 - \exp b(\mu - 1 + \ln \mu)], \quad (41)$$

$$\text{й} = e = 2,7182, \quad om T = 24 \text{ сут.}$$

Суммарная фотосинтезирующая поверхность вегетирующих органов растения озимой пшеницы Мироновская 808 за 1977 г. показана на рис. 6.

Выводы

1. Предложенная модель фотосинтетической деятельности посева озимой пшеницы отображает общие закономерности роста и развития ассимилирующих поверхностей различных органов и может быть использована для описания роста и развития других растений.

2. Выявленные характеристики роста и развития фотосинтезирующей поверхности озимой пшеницы могут быть использованы при разработке программы коррекции технологического процесса ее возделывания, что особенно важно при программировании урожая.

3. Данная математическая модель хорошо согласуется с результатами многолетних экспериментов и позволяет выявить малоизученные места, что дает возможность корректировать исследовательский процесс с целью его углубления и конкретизации

ЛИТЕРАТУРА

1. Горячкин В. П. Собр. соч. М.: Колос, т. 1, 1968, 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. — Эколого-физиол. исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях / Тез. докл. Всесоюз. совещ. Иркутск, 15—17 июня, 1982, Иркутск, 1982, с. 36—42. — 5. Молдау Х. Ю. Модель фотосинтеза растений с учетом адаптации к водному режиму. — В кн.: Тез. докл. Всесоюз. симпоз. по вопр. вод. 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. —

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-теплого режима и продуктивности агроэкосистем. — Л.: Гидрометеоздат, 1981. — 11. Тооминг Х. Г., Мяэталу Н. Х., Тамметс Т. Х. и др. Уравнение роста растений с использованием функции относительной биомассы их органов. — С.-х. биология, 1986, № 4, с. 114—119. — 12. Торнли Дж. 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., Замараев 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., Мазейн В. Л. Фотосинтетический потенциал и продуктивность фотосинтеза клевера красного. — Изв. ТСХА, 1974, вып. 6,

с. 28—37. — 16. Шатилов И. С., Полетаев В. В. Интенсивность фотосинтеза различных ярусов листьев картофеля, фотосинтетически й 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 урожая. — Л.: Гидрометеоздат, 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—25. — 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. Farguhar G. D., Casmmerer S. — *Physiol. Plant. Ecol.*— 2: / *Water Relations and Carbon Assimilat.* — Berlin e. a., 1982, p. 549—587. — 22. Z e l a w s k i W., Sztencel I. — *Acta physiol, plant*, 1981, vol. 3, N 2, p. 85—94.

Статья поступила 27 октября 1986 г.

SUMMARY

General regularities in development of winter wheat plant photosynthesizing surfaces have been elaborated and suggested. Dynamic models of plant leaf, stem and inflorescence growth and development are described.