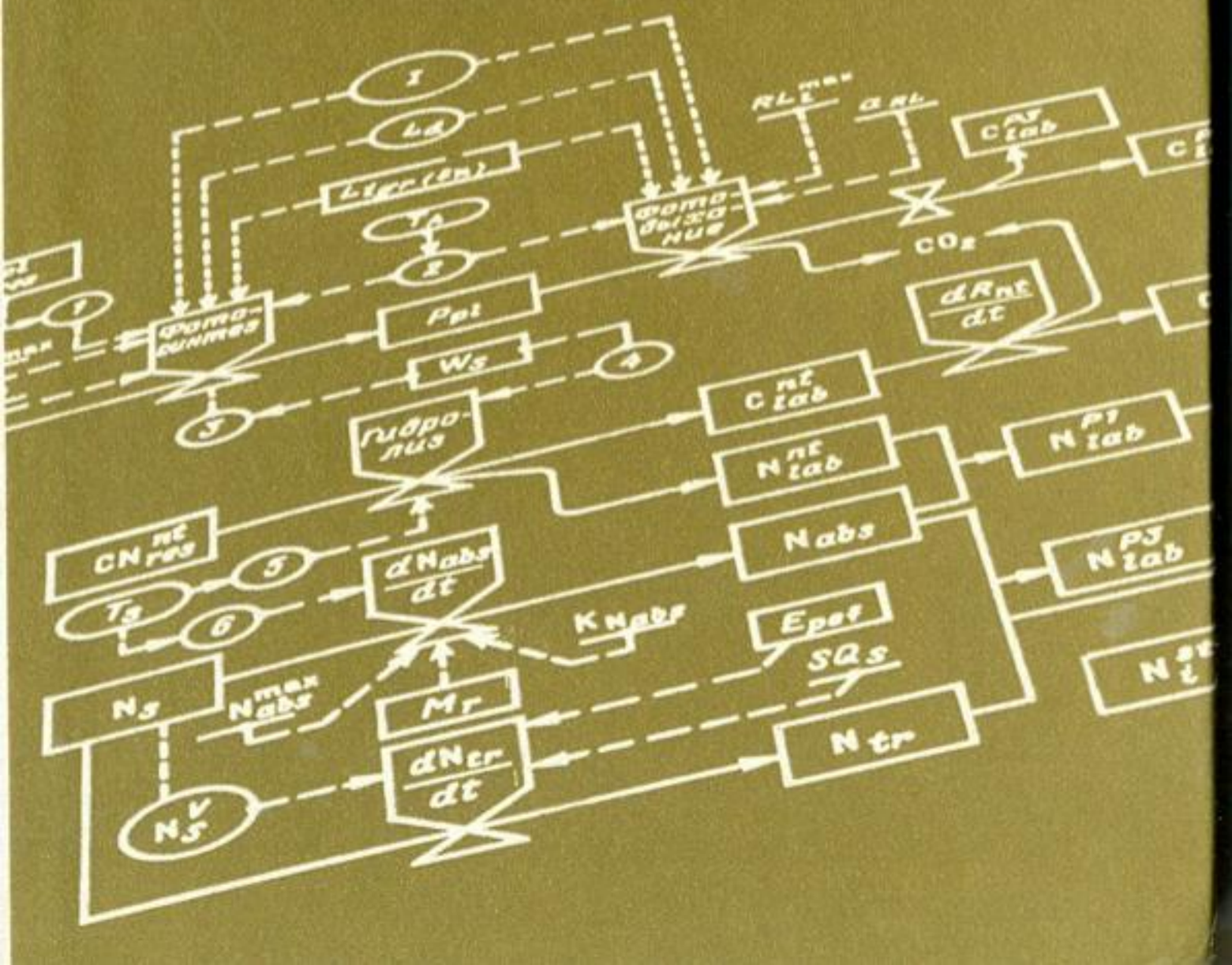
С-86
71596

М. А. Строганова

Математическое моделирование формирования качества урожая



631.559
С-86

М.А.Строганова

Математическое моделирование формирования качества урожая

Научно-техническая
САНИИРИ
БИБЛИОТЕКА

Ленинград Гидрометеоиздат 1986

УДК 51.000.57 : 631.55.004.12

Рецензенты: канд. биол. наук А. А. Семенов,
д-р биол. наук Х. Т. Тооминг,
д-р биол. наук И. А. Шульгин

Ответственный редактор д-р геогр. наук А. Н. Полевой

Излагаются теоретические основы нового направления математического моделирования продукционного процесса растений — моделирования формирования качества урожая сельскохозяйственных культур в зависимости от агрометеорологических условий. Представлены теоретические динамические модели основных групп культур (зерновые, зернобобовые, клубне- и корнеплоды), разработанные с учетом присущих этим видам культур особенностей процесса формирования качества урожая.

Приводятся результаты численных экспериментов по исследованию влияния метеорологических факторов, в том числе экстремальных, на качество урожая зерновых культур. Рассматриваются возможности использования разработанных моделей для решения теоретических и прикладных агрометеорологических и биологических задач.

Рассчитана на агрометеорологов, физиологов и биохимиков растений, растениеводов и агрономов.

The monograph "Mathematical modelling of crop yield quality" by M. A. Stroganova discusses a theoretical background for a new approach to mathematical modelling of crop production, i. e. modelling of crop yield quality formation in relation with agrometeorological conditions. Theoretical dynamic models were developed for main crop types (cereals, legumes, tuber and root crops). For such crops, the models take account specific characteristics which dominate in the process of yield quality formation.

Numerical models are treated as well. The results of numerical experiments are given, to study the effects of meteorological factors, including the extreme ones, on the yield quality of cereals. An analysis is presented of perspectives to use the developed models to solve theoretical or applied agrometeorological and biological problems.

The book is of particular interest to agrometeorologists, plant physiologists and biochemists, plant scientists and agriculturists.

С $\frac{3802010000-060}{069(02)-86}$ 49-86

© Гидрометеоиздат, 1986 г.

Предисловие редактора

В предлагаемой читателю монографии впервые сформулированы основные принципы нового направления в моделировании продукционного процесса растений — моделирования формирования качества урожая сельскохозяйственных культур.

В исследованиях качества урожая широко применялся и применяется экспериментальный подход. Изучено влияние погоды и климата на содержание химических компонентов, определяющих качество хозяйственно ценной части урожая, вскрыты основные закономерности его формирования. Однако до сих пор количественное описание влияния условий внешней среды на формирование качества урожая с позиций системного подхода, а также моделирование отдельных звеньев и процесса в целом не проводились. Проблема моделирования формирования качества урожая в системе «растение—внешняя среда» впервые представлена в монографии. Автором также сформулированы основные предпосылки и концепция моделирования.

Концепция, положенная в основу моделирования, состоит в том, что качество урожая культуры формируется в течение всего периода жизни растения — от посева до уборки — и определяется его генотипом и условиями внешней среды. Такая широкая постановка задачи обусловила выбор сложной структуры модели, включающей описание различных биологических и абиотических процессов.

Главное внимание в книге уделяется моделированию жизнедеятельности растения в различных условиях внешней среды. Автором осуществлен ряд принципиально новых разработок в этой области. Впервые в длиннопериодных динамических моделях на основании концепции фондов описана регуляция ряда процессов (фотосинтеза, поглощения азота, распределения азота и углеводов, синтеза запасов в запасающих органах). Распределение ассимилятов в рамках длиннопериодной модели впервые проведено с использованием концепции потребности растущих органов в субстратах для роста. Представляет несомненный интерес моделирование физиолого-биохимических процессов в семенах и проростках в период формирования всходов и процессов синтеза химических компонентов в запасающих органах. Впервые моделируется влияние заморозков в различные фазы онтогенеза на качество урожая.

Автором созданы теоретические динамические модели формирования качества урожая для основных групп сельскохозяйствен-

ных культур (зерновых, зернобобовых, клубне- и корнеплодов), не имеющие аналогов в мировой литературе. В комплексные динамические модели формирования качества урожая важнейших сельскохозяйственных культур удачно включены существующие субмодели абиотических процессов: динамики азотистых соединений в почве, эвапотранспирации и транспирации, динамики почвенной влаги.

На основании теоретической модели создана численная модель формирования качества урожая зерновых культур. Модель адекватно описывает систему и может использоваться для теоретических исследований влияния агрометеорологических условий и уровня минерального питания на процесс формирования качества урожая. Теоретические модели автора послужили основой для разработки прикладных моделей, ориентированных на решение практических задач, в первую очередь задач прогнозирования качества урожая.

Агрометеорологические прогнозы — одно из главных направлений использования прикладных моделей продуктивности (как количества, так и качества урожая) в агрометеорологии. Во ВНИИСХМ создана методология применения моделей в агрометеорологических прогнозах, основные положения которой опубликованы в монографии А. Н. Полевого «Теория и расчет продуктивности сельскохозяйственных культур». На основе и в развитие этой методологии ведутся работы по созданию методов оценки и прогноза агрометеорологических условий формирования качества урожая зерновых культур, что позволит расширить агрометеорологическое обеспечение сельского хозяйства страны.

А. Н. Полевой

Список основных условных обозначений, используемых в тексте

Величина	Обозначение	Единица измерения *
Начальный наклон световой кривой фотосинтеза	a_p	$\frac{мг\ CO_2 \cdot дм^{-2} \cdot ч^{-1}}{Вт \cdot м^{-2}}$
Начальный наклон световой кривой фотосинтеза при повреждении заморозком	a_{pf}	То же
Углерод структур i-го растущего надземного органа	$C^{str}_{i_{lsgr}}$	г С
Лабильные углеводы питательной ткани, образующиеся при гидролизе	C^{nt}_{lab}	То же
Пул лабильных углеводов	C^{P1}_{lab}, C^{P2}_{lab}	"
Концентрация резервных ассимилятов	C^{P3}_{lab}, C^{P4}_{lab}	
в ткани	C_{res}	%
Начальное количество запасов питательной ткани при посеве	(CN^0_{res})	г (С, N)
Запасы (углеводов, белков) питательной ткани при прорастании	$(CN)^{nt}_{res}$	То же
Общие затраты лабильных углеводов на синтез углеводных запасов	C_s	г С
Потенциальная эвапотранспирация	E_{pt}	кг·м$^{-2}$·сут$^{-1}$
Потенциальная транспирация	E_{ptp}	То же
Фактическая транспирация	E_{ptf}	"
Потенциальное испарение с почвы под культурой	E_S	"
Потенциальное испарение с парующей почвы	E_{Sb}	"
Фактическое испарение с парующей почвы	E_{Sbf}	"
Функция влияния влажности почвы на скорость денитрификации	$F_N(W_S)$	Величина безразмерная
Функция влияния температуры почвы на поглощение азота	$F_{N_{abs}}(T_S)$	То же
Функция влияния кислотности почвы на скорость минерализации легкогидролизуемого азота	$F_{NLG}(pH_S)$	"
Функция влияния температуры почвы на скорость минерализации легкогидролизуемого азота	$F_{NLG}(T_S)$	"
Функция влияния влажности почвы на скорость минерализации легкогидролизуемого азота	$F_{NLG}(W_S)$	"
Функция влияния кислотности почвы на скорость нитрификации	$F_{NO}(pH)$	"
Функция влияния температуры почвы на скорость нитрификации	$F_{NO}(T_S)$	"

* В системе СИ.

Величина	Обозначение	Единица измерения
Функция влияния влажности почвы на скорость нитрификации	$F_{NO}(W_S)$	Величина безразмерная
Функция влияния резервных ассимилятов на фотосинтез	$F_P(C_{res})$	То же
Функция влияния температуры воздуха на фотосинтез	$F_P(T_A)$	"
Функция влияния влажности почвы на фотосинтез	$F_P(W_S)$	"
Обобщенная функция влияния внешних условий на скорость процесса синтеза запасов	$F_{stor}(EXC)$	"
Обобщенная функция влияния внешних условий на синтез запасных углеводов	F^{C}_{stor}	"
Обобщенная функция влияния внешних условий на синтез запасного белка	$F^{N}_{stor}(EXC)$	"
Полуденная высота Солнца	h_n	... °
Фотосинтетически активная радиация, поглощенная посевом	I	Вт · м$^{-2}$
Поток фотосинтетически активной радиации в верхней границе посева	I_P	То же
Параметр, характеризующий потребность в азоте i-го растущего органа	$K^{n}_{N_i}$	Величина безразмерная
Относительная потребность в азоте i-го растущего органа	$K^{nrel}_{N_i}$	То же
Удельная скорость нитрификации при оптимальных для процесса условиях	k^{max}_{nitr}	сут$^{-1}$
Удельная скорость минерализации легкогидролизуемого азота при оптимальных для процесса условиях	k^{max}_{NLO}	То же
Параметр, характеризующий снижение начального наклона световой кривой фотосинтеза после заморозка	$k_{a_{Pf}}$	Величина безразмерная
Параметр, характеризующий восстановление значения начального наклона световой кривой фотосинтеза в последующие после заморозка дни	$k_{a_{Pfr}}$	То же
Удельная скорость гидролиза запасов питательной ткани	k_{CN}	сут$^{-1}$
Параметр, характеризующий снижение максимальной интенсивности фотосинтеза сразу после заморозка	k^{max}_{Pf}	То же
Параметр, характеризующий восстановление интенсивности фотосинтеза в последующие после заморозка дни	k^{max}_{Pfr}	Величина безразмерная
Параметр, характеризующий долю распадающегося после заморозка белка	k_{prlsf}	То же

Величина	Обозначение	Единица измерения
Коэффициент, характеризующий затраты углеводов на дыхание поддержания	k_{RM}	г С · (г с. в. *)$^{-1}$
Коэффициент, характеризующий долю азота, необходимую для обновления белков	k^{N}_{sen}	Величина безразмерная
Индекс листовой поверхности	LAI	То же
Длина дня	L_d	ч
Площадь ассимилирующей поверхности растущего (функционирующего) i-го органа	$L_{i_{gr\,(fn)}}$	дм^2
Площадь ассимилирующей поверхности i-го функционирующего (растущего) органа, поврежденного заморозком	$L_{i_{gr\,(fn)f}}$	То же
Сухая масса структур растущих органов	$M^{str}_{i_{gr}}$	г
Сухая масса структур растущих надземных органов сразу после заморозка	$M^{str}_{i_{grlo}}$	То же
Содержание белка в i-м растущем органе	$M_{i_{Pr}}$	"
Сухая масса всего растения	M_{pl}	"
Сухая масса функционирующих органов	M_{plfn}	"
Сухая масса растущих органов	M_{plgr}	"
Сухая масса стареющих органов	M_{plsen}	г
Общая сухая масса растущей и функционирующей зоны корня	M_r	То же
Сухая масса резервов	M^{pl}_{res}	"
Сухая масса функционирующей зоны корня	M_{rfn}	"
Сухая масса растущей зоны корня	M_{rgr}	"
Сухая масса запасающих органов	M_{stor}	"
Содержание воды в i-м слое почвы	MW_i	"
Содержание воды в i-м слое при наименьшей влагоемкости	$MW_{i_{pw}}$	"
Содержание воды в семенах при прорастании	m	г · (г сухой массы семян)$^{-1}$
Влажность семян при посеве	m_0	То же
Азот, поглощенный из почвы	N_{abs}	г N
Скорость поглощения азота при оптимальной для процесса температуре почвы	N^{max}_{abs}	г N · (г с. в. корней)$^{-1}$ · сут$^{-1}$
Азот структур i-го растущего надземного органа	$N^{str}_{i_{lsgr}}$	г
Потребность i-го растущего надземного органа в азоте	$N^{n}_{i_{lsgr}}$	То же
Лабильный азот питательной ткани, образующийся при гидролизе белков	N^{nf}_{lab}	"

* Здесь и далее с. в.— сухое вещество.

Величина	Обозначение	Единица измерения
Пул лабильного азота	N_{lab}^{P1}, N_{lab}^{P2}, N_{lab}^{P3}, N_{lab}^{P4}	г
Содержание легкогидролизуемого азота в почве	N_{LG}	мг·(кг с. п. *)$^{-1}$
Азот структур надземных органов	N_{tigr}	г
Количество нитратов, подвергшихся денитрификации	N_N	мг N·(кг с. п.)$^{-1}$
Скорость денитрификации при оптимальных для процесса условиях	N_N^{max}	мг N·(кг с. п.)$^{-1}$ сут$^{-1}$
Содержание аммония в почве	N_{NH}	мг N·(кг с. п.)$^{-1}$
Содержание нитратов в почве	N_{NO}	То же
Фактическое содержание нитратов в почве с учетом денитрификации и поглощения растениями	N_{NOF}	"
Резервный азот растения	N_{res}^{pl}	г
Азот структур растущей зоны корня	N_{rgr}^{str}	То же
Концентрация доступного азота в почве	N_S	г·(кг с. п.)$^{-1}$
Лабильный азот распадающихся структур	N_{sen}	г N
Содержание общего азота в почве	N_{st}	мг·(кг с. п.)$^{-1}$
Отложение в запас азотсодержащих субстратов	N_{stor}	г
Азот, выносимый с транспирационным током	N_{tr}	То же
Интенсивность истинного фотосинтеза i-го органа	P_i	г С·дм$^{-2}$·ч$^{-1}$
Интенсивность истинного фотосинтеза i-го органа при оптимальных для процесса внешних условиях	P_i^{max}	То же
Истинный фотосинтез растущего (функционирующего) i-го органа	$P_{igr\,(fn)}$	г С·сут$^{-1}$
Истинный фотосинтез i-го растущего (функционирующего) органа, поврежденного заморозком	$P_{igr\,(fn)f}$	г С·сут$^{-1}$
Интенсивность истинного фотосинтеза i-го органа, поврежденного заморозком	P_{if}	г С·дм$^{-2}$·ч$^{-1}$
Максимальная интенсивность фотосинтеза i-го органа при повреждении заморозком	P_{if}^{max}	То же
Истинный фотосинтез всего растения	P_{pl}	г С·сут$^{-1}$
Истинный фотосинтез всего растения при повреждении заморозком	P_{plf}	То же
Суммарная радиация	Q_R	Вт·м$^{-2}$
Температурный коэффициент дыхания	Q_{10}	Величина безразмерная

* Здесь и далее с. п. — сухая почва.

Величина	Обозначение	Единица измерения
Температурный коэффициент процесса синтеза крахмала в зерне	Q_{10}^{st}	Величина безразмерная
Температурный коэффициент процесса синтеза белка в зерне	Q_{10}^{pr}	То же
Радиационный баланс	R_n	Вт·м$^{-2}$
Дыхание семян при прорастании	R_s	г С
Энергетические затраты на синтез данного количества запасов	R_{stor}^{C}	То же
Дыхание, связанное с синтезом единицы белка	R_{stor}^{N}	"
Дыхание поддержания структур	RM_{pl}	г С·сут$^{-1}$
Площадь почвы под посевом	SQ_S	м^2
Продолжительность солнечного сияния за сутки	SS	ч
Средняя суточная температура воздуха	T_A	°С
Термодинамическая температура	T_K	К
Максимальная температура воздуха за сутки	T_{max}	°С
Минимальная температура воздуха за сутки	T_{min}	То же
Температура почвы	T_S	"
Скорость ветра на высоте 2 м	u	м·с$^{-1}$
Относительная влажность воздуха	$W_{A_{rel}}$	%
Влажность почвы	W_S	мм
Влажность почвы при наименьшей влагоемкости	$W_{S_{pw}}$	То же
Влажность почвы при полной влагоемкости	W_{S_w}	"
Влажность почвы при завядании	$W_{S_{wilt}}$	"
Осадки	W_{rain}	"
Эффективность превращения углеводов в сухое вещество	Y_G	Величина безразмерная
Эффективность превращения лабильных углеводов в высокополимерные запасы	Y_G^C	То же
Отношение C/N для i-го органа	γ_i	"

Величина	Обозначение	Единица измерения
Склонение Солнца	δ_ε	...°
Максимальная водоудерживающая способность почвы	θ_{max}	г воды·см$^{-3}$ почвы
Минимальная водоудерживающая способность почвы	θ_{min}	То же
Удельная поверхностная плотность i-го органа	ρ_i	г·дм$^{-2}$
Сумма эффективных температур	ΣT	°С
Сумма эффективных температур, необходимая для завершения роста i-го органа	ΣT_i	°С
Время восхода Солнца	$\tau_в$	ч
Время захода Солнца	$\tau_з$	То же
Широта местности	φ	...°

Индексы:

P1 — период от посева до всходов; P2 — период перехода к автотрофному питанию; P3 — период автотрофного питания; P4 — период синтеза компонентов хозяйственно ценной части урожая.

Примечание. Если то или иное обозначение используется для характеристики других величин, то это оговаривается в тексте.

Введение

Получение высоких и стабильных урожаев сельскохозяйственных культур выдвинуто на июльском (1978 г.) и майском (1982 г.) Пленумах ЦК КПСС как одна из главных задач сельскохозяйственного производства. В Продовольственной программе СССР предусматривается не только увеличение производства сельскохозяйственной продукции в целом, но и значительное повышение ее качества [66]. Получение урожая высокого качества требует познания закономерностей его формирования и влияния на этот процесс погодных и климатических условий.

Вопросы формирования химического состава хозяйственно ценной части урожая исследуются биологами, агрометеорологами, учеными и практиками сельского хозяйства. Среди широкого круга решаемых проблем наиболее крупными являются две: 1) повышение качества селекционным и агротехническим путем; 2) прогнозирование качества урожая сельскохозяйственных культур. В том и другом случаях исследователь опирается на закономерности формирования качества урожая в зависимости от сорта, погодных условий и уровня агротехники. Наибольшее влияние на качество хозяйственно ценной части урожая оказывают агрометеорологические условия периода вегетации.

До настоящего времени исследование влияния погодных условий на формирование качества урожая велось экспериментальными методами. Более перспективны математические методы, в частности математическое моделирование, которое чрезвычайно расширяет возможности изучения влияния различных факторов внешней среды на исследуемый процесс. Математические модели, интегрируя наши знания о процессе, являются достаточно эффективным средством познания. И, наконец, они служат теоретической основой для решения тех или иных задач прикладного характера.

Математическое моделирование широко применяется для изучения процесса формирования количества урожая и создания количественной теории продукционного процесса. Различные аспекты этой проблемы достаточно полно разработаны А. А. Ничипоровичем, А. И. Будаговским, Ю. К. Россом, Х. Г. Тоомингом, М. И. Будыко, О. Д. Сиротенко, Е. П. Галяминым, А. Н. Полевым, Р. А. Полуэктовым, В. А. Горбачевым, К. Де Витом, Ф. Пеннингом де Фризом, Дж. Торнли, К. Мак Кри, Д. Чарльзом-Эдвардсом и др. Многие из перечисленных моделей используются для реше-

ния практических задач. Однако вопросы моделирования формирования качества урожая до настоящего времени не изучались.

Работы по созданию динамических моделей формирования качества урожая сельскохозяйственных культур были предприняты автором настоящей книги по инициативе Анатолия Николаевича Полевого, которому автор во многом обязан формированием своих научных интересов.

В монографии излагаются основные принципы нового направления в математическом моделировании продукционного процесса растений, который рассматривается как процесс образования, взаимопревращения и распределения основных метаболитов растения в процессе роста и развития (от посева до уборки) при различных условиях внешней среды. Моделирование формирования качества урожая потребовало разработки и численной реализации нового подхода к моделированию распределения ассимилятов (углеводов и азотсодержащих соединений), к моделированию регуляции физиолого-биохимических процессов внешними (температура, влажность) и внутренними (концентрация основных метаболитов) факторами и к моделированию процесса биосинтеза химических компонентов в запасающих органах.

Разработаны теоретические динамические модели формирования качества урожая основных групп сельскохозяйственных культур (зерновые, зернобобовые, клубне- и корнеплоды); модель численно реализована для зерновых культур; дана оценка возможности ее использования в качестве теоретической основы при решении практических задач.

Автор глубоко признателен канд. биол. наук И. Г. Грингофу и д-ру биол. наук, проф. А. И. Коровину за поддержку работы на разных этапах ее выполнения.

Автор выражает глубокую благодарность д-ру геогр. наук А. Н. Полевому, д-ру биол. наук Х. Г. Тоомингу и канд. биол. наук А. А. Семенову за ценные советы, высказанные по существу рукописи. Несомненно, полезными были для автора и пожелания д-ра биол. наук И. А. Шульгина.

Автор благодарен Н. А. Сунцевой за многолетнее сотрудничество, а также Л. М. Осицыной, Ю. Д. Дериовой, Н. И. Лупиковой и А. В. Смирновой за помощь в подготовке рукописи к печати.

Глава 1

Современное состояние математического моделирования процессов жизнедеятельности сельскохозяйственных культур в различных условиях внешней среды

Исследования в области математического моделирования продукционного процесса растений интенсивно развиваются, о чем свидетельствует множество работ в этой области [2, 5, 7, 8, 33, 35, 37, 57, 63, 74, 87, 88, 116, 155, 182, 187, 213, 234]. Будучи эффективным средством интеграции имеющихся знаний о процессе формирования урожая сельскохозяйственных культур, изучения динамики процесса в различных условиях внешней среды, модели продуктивности находят все более широкое применение для решения задач прогноза и управления [2, 7, 33, 35, 37, 55, 56, 63, 87, 88]. Центральное место в моделях формирования урожая занимает количественное описание основных процессов жизнедеятельности растений в стационарных и переменных условиях в системе почва—растение—атмосфера.

1.1. Фотосинтез, фотодыхание и темновое дыхание

Способность зеленых растений усваивать в процессе фотосинтеза энергию солнечной радиации и трансформировать ее в физиологически активную химическую энергию — уникальная особенность питания и жизнедеятельности растений, а в конечном итоге, и процесса формирования размеров и качества их урожая [41].

Моделированию процесса фотосинтеза посвящено много работ. Различные аспекты современного состояния вопроса освещены в монографиях Торнли [213], Тоомминга [87, 88], Бихеле, Молдау и Росса [2], Сиротенко [74], Галямина [7], Чарльза-Эдвардса [116], Полевого [57]. В некоторых моделях, построенных для C_3-растений, учитывается также фотодыхание [31, 162, 207]. Как и фотосинтез, фотодыхание моделируется в зависимости от освещенности.

Ввиду того что вопросы моделирования фотосинтеза и фотодыхания достаточно полно освещены в литературе, мы не будем на них останавливаться. Отметим только, как это подчеркивается, например в [152], что на современном этапе моделирования фотосинтеза имеются значительные трудности в модельной интерпретации влияния внешних условий на процесс.

Основное внимание в этом разделе мы уделим обобщению и анализу достижений в области моделирования темнового дыхания, как элемента продукционного процесса.

Впервые математическое описание процесса дыхания было сделано одновременно Тоомингом [220] и Мак Кри [165]. Уравнение дыхания было выведено исходя из предположения о существовании двухкомпонентного дыхания. Были учтены затраты на дыхание, связанные с ростом и поддержанием структур. Дыхание записано как функция фотосинтеза и сухой массы растения в целом [165] или листьев [220]. В уравнении Томинга [220] дыхание поддержания считается пропорциональным интенсивности фотосинтеза при световом насыщении. Однако поскольку интенсивность фотосинтеза связана с удельной поверхностной плотностью листьев, то дыхание поддержания является функцией сухой массы. В последующих работах предложенная модель получила дальнейшее развитие [87, 88, 166, 167].

После появления работ Томинга и Мак Кри исследования, связанные с моделированием дыхания, развивались в двух направлениях. К первому из них мы относим теоретический расчет и экспериментальную оценку коэффициентов дыхания роста и поддержания. В рамках моделей продуктивности эти работы входят в область идентификации параметров и осуществляются главным образом физиологами и биохимиками растений. Второе направление — это собственно моделирование процесса дыхания. Результаты теоретических и экспериментальных оценок затрат на дыхание (по терминологии [169] это «биохимический подход») широко используются при феноменологическом анализе.

Биохимический подход позволяет совместить агрономическую точку зрения на дыхание, как на потерю в сухом весе, с данными, указывающими на очевидную связь дыхания с конструктивными процессами. Впервые Биверс [107] проанализировал проблему с точки зрения количественного биохимического аспекта. При этом подходе фотосинтез и дыхание связываются через эффективность превращения субстратов в конечные продукты. В процессе дыхания образуются макроэргические соединения и интермедиаты, используемые в синтезах *de novo*. Вероятно, что скорость образования макроэргов и интермедиатов тесно связана со скоростью синтеза компонентов биомассы. Кроме того, часть продуктов дыхания затрачивается на поддержание уже имеющейся биомассы. Использование биохимического подхода позволяет оценить потери углерода на дыхание в зависимости от химического состава синтезируемой биомассы, а также выход конечного продукта, образуемого из единицы веса глюкозы. Фундаментальные работы в этом направлении проведены Пеннингом де Фризом и де Витом [179, 180, 196, 234]. В [234] приведены результаты расчетов, показывающие, что выход (на 1 г глюкозы) составляет (в граммах) для углеводов 0,86, для липидов 0,36, для лигнина 0,46, для органических кислот 1,43, для органических азотсодержащих (NO_3) соединений 0,47, для органических азотсодержащих (NH_3) соединений 0,70. В [196] приводятся аналогичные расчеты для биомассы определенного состава. Показано, что теоретически возможное количество биомассы семян, образующееся на 1 г фотосинтатов,

различно в зависимости от химического состава семян данного вида. Для зерновых, характеризующихся крахмалистым эндоспермом, на 1 г фотосинтатов формируется значительно бо́льшая биомасса семян, чем для культур, семена которых содержат много белков или липидов. Напрашивается вывод, что этот механизм обеспечивает генетически обусловленное ограничение урожая, независимое от ограничений, вызванных снабжением фотосинтатами.

В работе [181] дается в количественном аспекте описание биохимических процессов в системе «семя—проросток» при прорастании семян. Предсказанный на основании теоретических расчетов рост проростка сравнивался с экспериментальными данными. Получено удовлетворительное совпадение.

Большой вклад в оценку параметров при моделировании дыхания вносят работы [28, 29, 92], в которых приводятся результаты исследования дыхания в различных условиях азотного питания. Дыхание рассчитывается на единицу белкового азота. Данные, полученные Хитрово и Куперман [92], позволили авторам прийти к заключению что при улучшении азотного питания значение коэффициента дыхания поддержания, приведенного к единице сухой биомассы, должно обнаруживать тенденцию к увеличению, а значение коэффициента, приведенного к единице белка,— к уменьшению. В работе Барнеса и Хоула [102] дыхание поддержания в традиционном уравнении дыхания связывается не с общей массой растения, а с содержанием белков.

Оценка дыхания роста и поддержания экспериментальным и расчетным методами проведена для клевера красного в полевых условиях Головко и Семихатовой [9]. В обзоре Семихатовой [72] приводится сравнение различных методов оценки коэффициента дыхания роста. В работах Семихатовой, Ивановой, Головко [71] и Молдау [37], исследовавших роль дыхания поддержания в адаптационных перестройках растения при пониженных температурах [71] и водном дефиците [37], излагается подход к оценке коэффициента дыхания поддержания в неблагоприятных условиях среды. Установлено, что в неблагоприятных условиях среды увеличиваются затраты на дыхание поддержания структур.

Мурей [38] рассматривает продукционное дыхание фотосинтезирующих тканей, под которым понимается дыхание на свету, эквивалентное по функциям дыханию фотосинтезирующих тканей в темноте, участвующему в синтезе новых и поддержании уже созданных структур. Продукционное дыхание целого растения представлено в виде двух составляющих: продукционного дыхания фотосинтезирующих тканей и дыхания нефотосинтезирующих тканей. Экспериментальные оценки и теоретические расчеты дыхания автор использовал при моделировании процесса формирования пулов ассимилятов в растении.

В феноменологическом подходе Торнли [213] объединены идея об эффективности превращения глюкозы в биомассу и идея о потребности существующей биомассы в поддержании. Первая, двухкомпонентная модель Торнли [209] описывает баланс между

притоком углерода в систему (в процессе фотосинтеза) и превращением его в сухую массу. В стационарной модели [209] Торили исходит из предпосылки, что скорость поступления углеводного субстрата равна скорости истинного фотосинтеза и накопившийся на данное время субстрат полностью за это время утилизируется. Часть субстрата используется на поддержание, остальная часть — на рост (на дыхание роста и на синтез структур). Введена величина Y_G, обозначающая увеличение биомассы на единицу использованного субстрата, и уравнение для скорости дыхания записано в виде

$$R = (1 - Y_G) P_G + mY_G W, \tag{1.1}$$

где R — общее (темновое и световое) дыхание; Y_G — эффективность превращения углеводов в сухое вещество; P_G — истинный фотосинтез; m — параметр, характеризующий затраты на поддержание; W — сухая масса.

Связь между общим дыханием и видимым фотосинтезом записывается в виде

$$R = \frac{1 - Y_G}{Y_G} P_n + mW, \tag{1.2}$$

где P_n — видимый фотосинтез.

Относительная скорость роста μ определяется по уравнению

$$\mu = Y_G (P_G - mW)/W. \tag{1.3}$$

Если не учитывать световое дыхание, то темновое дыхание описывается уравнением (1.1). В противном случае уравнение (1.1) для оценки темнового дыхания имеет вид

$$R_d = [1 - Y_G (1 + \alpha)] P_G^1 + mY_G W, \tag{1.4}$$

где R_d — темновое дыхание; α — коэффициент пропорциональности, связывающий световое дыхание и фотосинтез для случая, когда при оценке фотосинтеза учтено световое дыхание; P_G^1 — фотосинтез с учетом светового дыхания.

Модель [209] содержит два параметра: Y_G — эффективность превращения и m — параметр, характеризующий затраты на поддержание.

В работах [168, 169] проведена оценка параметров Y_G и m для клевера. Получено, что значение Y_G не зависит от температуры, что указывает на превращение углерода фотосинтатов в углерод биомассы с постоянной эффективностью. Скорость использования углерода на поддержание m экспоненциально увеличивалась с температурой.

Как указывается в [169], имеются два лимитирующих момента в этой модели. Во-первых, она стационарна. Поскольку не учитываются резервы субстрата, модель нельзя использовать для описания динамики роста растения при временном шаге меньше суток. Модель предполагает, что истинное изменение количества резервов на данном временном интервале равно нулю. Во-вторых, затраты на поддержание принимаются пропорциональными биомассе, в то время как более приемлема предпосылка, что не вся биомасса требует затрат на поддержание [180]. Указанные ограничения устранены в модели Торили [214]. Сухая масса растения, согласно принятой в модели предпосылке, разделена на три компонента: 1) запасы, 2) недеградирующие структуры, которые не реутилизируются и являются инертными, 3) деградирующие биологически активные структуры. Схема модели [214] приведена на рис. 1.1.

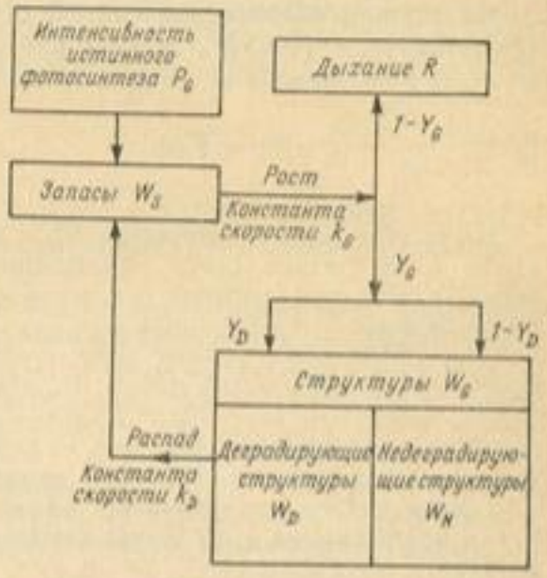


Рис. 1.1. Блок-схема динамической модели дыхания, роста и поддержания [214].

Система дифференциальных уравнений, описывающая модель, имеет вид

$$\frac{dW_s}{dt} = P_G - k_G W_s + k_D W_D;$$

$$\frac{dW_d}{dt} = Y_D Y_G^1 k_G W_s - k_D W_D;$$

$$\frac{dW_N}{dt} = (1 - Y_D) Y_G^1 k_G W_s, \tag{1.5}$$

где W_s — сухая масса запаса; P_G — интенсивность истинного фотосинтеза; k_G — константа скорости роста; k_D — константа скорости распада; W_d — сухая масса деградирующих структур; Y_G^1 — эффективность превращения в структуры; Y_D — эффективность превращения в деградирующую сухую массу; W_N — сухая масса недеградирующих структур.

Хотя модель Торили [214] является более гибкой и более реалистичной, чем ранняя двухкомпонентная модель [209], она содер-

САНИИРИ БИБЛИОТЕКА

жит больше параметров. Необходимо определить параметры Y_G, Y_D, k_G и k_D.

Позднее [218] Торнли предложил более простой подход к интерпретации процесса дыхания. Как и в модели [214], сухая масса растения или органа разделяется на три компонента. Моделируются два процесса: рост, при котором запасы расходуются на синтез деградирующих и неградирующих структур и дыхание, и распад деградирующих структур, т. е. превращение их в запасной пул.

На единицу запасов при синтезе структур образуется Y_G^1 единиц структур, а $(1-Y_G^1)^1_G$ единиц затрачивается на дыхание. Для дыхания роста предлагается уравнение

$$R_g = \frac{1-Y_G^1}{Y_G^1}\frac{d}{dt}(W_D - W_N), \tag{1.6}$$

где R_g — дыхание роста.

Деградирующий компонент W_D должен ресинтезироваться, чтобы в отсутствие роста поддерживался один и тот же уровень W_D. Эта предпосылка обеспечивает выражение для дыхания поддержания

$$R_m = \frac{1-Y_G^1}{Y_G^1} k_D W_d, \tag{1.7}$$

где R_m — дыхание поддержания; k_D — константа скорости превращения деградирующих структур в запасной пул.

Общее дыхание определяется как сумма дыхания роста и дыхания поддержания, а удельная скорость дыхания r записывается в виде

$$r = \frac{1-Y_G^1}{Y_G^1}\left[\frac{1}{W}\frac{d}{dt}\{(1-f_s)W\} + f_D k_D\right], \tag{1.8}$$

где W — общая сухая масса; f_s — доля запасов в общей сухой массе; f_D — доля деградирующих структур в общей сухой массе.

Введение параметра Y_G^1, характеризующего эффективность превращения запасов в структуры, и параметра k_D позволяет по-новому оценить компоненты дыхания и облегчить интерпретацию коэффициент дыхания на уровне растения или органа в рамках биохимического подхода Пеннинга де Фриза.

Как отдельный подход к оценке затрат на дыхание можно рассматривать модель, построенную в работе [190] с использованием результатов опытов с $^{14}CO_2$. Уравнение описывает две экспоненты, одна из которых характеризует потери углерода в первой, быстрой фазе, ассоциирующейся с биосинтезом структур в меристеме, другая — потери во второй, более длительной фазе, которая отождествляется с поддержанием метаболической активности [190].

Модель дыхания Торнли и традиционная модель дыхания сравниваются в работе [162], где показано, при каких условиях

эти модели могут быть сопоставимы. Отмечается, что общее содержание белка не может служить индексом степени распада, необходимо разделение белков на метаболический и неметаболический компоненты.

В экспериментах было показано, что эффективность превращения Y_G ниже в корнях, чем в побегах, хотя теоретически следовало ожидать, что она одинакова в корнях и побегах ввиду сходства их химического состава. Поэтому Джонсон [148], исследуя эффективность превращения фотосинтатов, ввел в модель Торнли [214] учет затрат на дыхание, связанное с поглощением нитратов. Для оценки эффективности превращения (она принята одинаковой для всех органов) в побегах использовано уравнение Торнли [218] в виде

$$r_s = \left(\frac{1-Y}{Y}\right)\frac{1}{W_s}\frac{dW_s}{dt} + m_s, \tag{1.9}$$

где r_s — удельная скорость дыхания побега; Y — эффективность превращения; W_s — сухая масса побега; m_s — дыхание поддержания побега.

Зная долю азота в сухой массе растения и значение Y, затраты на дыхание, связанное с поглощением нитратов, оценили из уравнения

$$r_p = \left(\frac{1-Y}{Y} + \alpha f_N\right)\frac{1}{W_p}\frac{dW_p}{dt} + m_p, \tag{1.10}$$

где r_p — удельная скорость дыхания целого растения; α — дыхание на единицу поглощенного азота; f_N — доля азота в сухой массе растения; W_p — сухая масса растения; m_p — дыхание поддержания растения.

Значение для α получено с привлечением экспериментальных данных и с использованием уравнений (1.9) и (1.10). Следует заметить, что в модели принята полная утилизация фотосинтатов в течение суток. В противном случае следовало бы учесть тот факт, что запасные интермедиаты не утилизируются и, увеличивая сухую массу растения, не подвергаются расходованию на дыхание роста или поддержания. Для растений в стационарных внешних условиях этот эффект минимизируется, так как резервы поддерживаются на постоянном уровне. Особенностью данной модели является то, что дыхание корней, ассоциированное с поглощением нитрат-ионов, непосредственно связано с динамикой целого растения. Имеются, конечно, другие аспекты дыхания в плане поглощения, например, затраты на поддержание ионных градиентов в системе «корень—побег» или затраты на восстановление нитратов в корнях. Предложенный Джонсоном подход относительно прост и требует оценки только удельных скоростей роста побега и целого растения.

Зависимость дыхания от уровня углеводов исследуется в работе Бриза и Элстона [109]. Авторы полагают, что метод голодания не дает достаточно точной оценки для дыхания поддержания. Ими получены также результаты, не подтверждающие гипотезы о том,

что эффективность синтетических процессов у кукурузы и подсолнечника не зависит от температуры. В работе [109] сравниваются результаты исследования влияния температуры на дыхание роста с теоретическими данными Пеннинга де Фриза. Это сравнение показывает, что хорошее согласование с теоретическими результатами отмечается только при высоких температурах. По-видимому, при низких температурах растения слабее реагируют на изменения в содержании субстрата. Полученные данные несомненно представляют интерес. Однако, как это отмечают сами авторы, неясно, объясняются ли отмеченные расхождения неадекватностью модели или связаны с методом измерения.

Таким образом, тенденция в развитии работ по моделированию дыхания в последнее время состоит в том, чтобы учесть энергетические затраты на синтез структур различного химического состава в разных условиях внешней среды и дифференцировать в модели физиолого-биохимические процессы по их потребности в энергии. Хотя к настоящему времени такой подход к оценке дыхания еще не реализован в длиннопериодных динамических моделях, он является весьма перспективным, особенно в моделях, предназначенных для расчета химического состава растений.

1.2. Минеральное питание

Моделирование минерального питания растений — это моделирование поглощения минеральных элементов корнями растений и включения их в метаболизм растения. Для некоторых растений, например, бобовых, возникает необходимость моделирования фиксации атмосферного азота.

Поглощение ионов моделируется на разных уровнях: клетки, ткани, интактного растения. Теоретические аспекты поглощения питательных веществ весьма полно освещены в [39]. В соответствии с задачами нашей книги мы остановимся на моделировании поглощения минеральных элементов интактными растениями.

Скорость поглощения моделируется, прежде всего, как функция концентрации питательных веществ у поверхности корня. В ряде моделей [155, 183] принимается, что азот поглощается с транспирационным током и путем диффузии. Численная модель массового потока и диффузии разработана Де Витом и Ван Кеуленом [233].

По мнению Селигмана, Ван Кеулена и Гоудриана [195], соотношение между тремя величинами: скоростью потока воды к корням, концентрацией азота в воде и потребностью растения в азоте, определяет превалирование в поглощении массового потока или диффузии. Если скорость потока азота к корням больше потребности в нем, преобладает поглощение через механизм массового потока; если меньше — через диффузию. Практически поглощение идет двумя путями, а для корней, не закончивших рост, большую роль играет и скорость их роста по направлению к источнику питания.

В динамических моделях роста растений [101, 120, 187] скорость поглощения ионов описывается уравнением Михаэлиса-Ментен. В моделях [120, 187] учитываются два механизма поглощения, действующие при низких и высоких концентрациях ионов. Уравнением Михаэлиса-Ментен выражено также поглощение калия в [101] и фосфора в [120].

Скорость поглощения азота (за сутки) в модели хлопчатника [149] описывается как функция потребности растения в азоте, максимально возможной скорости поглощения и концентрации азота в почвенном пуле. В [1] принято, что азот поступает в растение с током воды и вынос азота пропорционален произведению количества почвенного раствора, поступившего в растение из i-го слоя почвы и концентрации данной формы азота в растворе.

В связи с тем, что скорость поглощения питательных веществ рассматривается как функция их концентрации у поверхности корней, возникает необходимость моделирования динамики минеральных элементов в почве с целью оценки их концентрации. Наиболее полные разработки имеются по моделированию взаимопревращений азотистых соединений в почве.

Доступный растениям минеральный азот (нитраты и аммоний) образуется при минерализации легкогидролизуемых азотистых соединений почвы с учетом последующей иммобилизации минерального азота. Согласно классификации, приведенной в [133], модели минерализации и иммобилизации можно разделить на две группы:

1) модели, включающие описание микробиологических процессов, в которых азотный и углеродный циклы взаимосвязаны. Биомасса микроорганизмов является ключевой переменной [15, 170, 224]. Модели различаются по типам микроорганизмов, биомасса которых учитывается;

2) модели, в которых значение C/N регулирует соотношение процессов минерализации и иммобилизации [140, 177].

В [177] представлена теоретическая модель, описывающая микробное разложение органического вещества (растительных или животных остатков, или органического вещества почвы). Главная предпосылка модели состоит в том, что скорость разложения любого субстрата пропорциональна скорости роста микроорганизмов, осуществляющих этот процесс. Регулятором, направляющим процесс разложения в русло иммобилизации или минерализации, служит соотношение углерод/азот в разлагаемом материале, сравниваемое с соотношением углерод/азот, необходимым для роста микроорганизмов. Иммобилизация описана как функция доли азота в клетках микроорганизмов, удельной скорости их роста, биомассы и соотношения между аммонийным азотом в среде и общим азотом (азотом среды и азотом разлагаемого материала), минерализация — как функция доли азота в клетках микроорганизмов, удельной скорости их роста, биомассы, соотношения между азотом разлагаемого органического вещества и общим азотом среды (азотом экзогенного аммония и азотом микробных тел) и скорости изменения содержания азота в разлагаемом материале. Скорость

нетто-минерализации определяется по разности между минерализацией и иммобилизацией. Модель решена численно.

Модели, описывающие минерализацию и иммобилизацию, различаются по количеству органических веществ, рассматриваемых в качестве субстратов для микробов. Модели распада органической массы различаются порядком кинетической реакции, описывающей процесс, а также характером действия регулирующего фактора — отношения C/N. В моделях [170, 224] использована кинетика Моно, в [140] — кинетика первого порядка. Показателем того, какой процесс преобладает — минерализация или иммобилизация, служит в [140] связь между отношением C/N в свежем материале и отношением C/N в почве. Рассматривается разложение лигнина, целлюлозы, сахара, причем учитывается ингибирующее влияние лигнина на разложение растительных остатков. Влияние кислотности почвы, температуры и влажности на минерализацию органического азота введено через безразмерные функции.

Весьма исчерпывающая модель разложения органического вещества почвы разработана Смитом [198]. Модель включает четыре подмодели, описывающие трансформацию углерода, фосфора, калия и азота. Главный процесс, рассматриваемый в модели — это разложение микроорганизмами углерод-, азот- и фосфорсодержащих остатков до свободных органических соединений. Рассматриваются трансформации свободных органических соединений в доступные для растений и отдельных микроорганизмов формы. Что касается калия, то моделируется полный переход калия растительных и микробных остатков в почвенный раствор с последующим его связыванием в минеральной форме, превращением в ионообменную форму, вымыванием и поглощением. В работе [199] модель проверена по экспериментальным данным и использована для исследования важных почвенных процессов и объяснения ряда фактов, полученных экспериментально.

Нитрификация описана практически во всех моделях азотного цикла и подходы различаются только по типу кинетики. Это или кинетика Моно, согласно которой процесс рассматривается как двухфазный, т. е. описываются превращения аммония в нитриты и дальнейшее их окисление в нитраты [224], или как однофазный (минуя стадию нитритов) [170]; в других случаях [172, 206] используется кинетика первого порядка. В [140] скорость нитрификации описывается в зависимости от концентрации аммония; асимптотическое значение количества нитратов принято равным 80 % начальной концентрации аммония; учтено влияние на нитрификацию кислотности почвы, температуры, влажности и концентрации кислорода.

Денитрификация, как микробиологический процесс превращения нитратов в свободный азот, описывается однофазной [170] или двухфазной кинетикой Моно с использованием в качестве переменных, контролирующих скорость процесса, концентрации нитратов или нитратов и растворимого органического углерода. Имеются также модели, основанные на кинетике первого [172, 206] порядка.

В моделях денитрификации главная трудность состоит в оценке уровня содержания кислорода в почве. В [140] скорость денитрификации описана уравнением первого порядка с учетом влияния внешних факторов — кислотности почвы, температуры, концентрации кислорода (O_2) и доступного органического вещества.

В [62] предлагаются уравнения для описания скорости аммонификации органического вещества почвы, иммобилизации минерального азота, минерализации гумуса, нитрификации, денитрификации. Подобрано большое количество функций влияния внешних условий на скорость процессов. Однако, как и модель [140], данная весьма содержательная модель не решена численно.

Интересный подход к моделированию иммобилизации неорганического фосфора микроорганизмами в процессе разложения растительных остатков предлагается в [120]. Связь между поглощением фосфора микроорганизмами и концентрацией фосфора в почвенном растворе описывается уравнением Михаэлиса—Ментен. Значения параметров, оцененные по экспериментальным данным, показывают, что микроорганизмы во много раз эффективнее поглощают фосфор (на единицу биомассы), чем корни. Отражен конкурентный характер поглощения фосфора микроорганизмами и корнями растений. В тех случаях, когда снабжение фосфором лимитировано, микробное поглощение выше корневого. Учтено влияние на процесс температуры и влажности почвы. Принято, что при избыточном содержании фосфора в микробной биомассе поглощение контролируется обратным потоком. Таким образом, нетто-иммобилизация рассчитывается как поглощение (в зависимости от температуры и влажности почвы) минус обратный поток. В модели [120] учитывается и минерализация органического фосфора, причем скорости поглощения и минерализации сбалансированы таким образом, чтобы уровень лабильного неорганического фосфора поддерживался в определенных для данных конкретных условий пределах.

Трансформация калия в почве моделируется в [101]. Принято, что калий находится в почве в четырех формах. Бóльшая часть его локализована в минералах и инертна. Существенные количества фиксированы на глинистой решетке, часть калия удерживается в обменном комплексе и очень небольшие его количества находятся в растворе. Скорость реакции между ионами калия, находящимися в растворе и ионо-обменном комплексе практически мгновенна, а скорость взаимопревращений в системе калий глинистой решетки—ионообменный калий очень низкая и равновесие в системе в полевых условиях не достигается. Скорость изменения концентрации ионообменного калия описана уравнением первого порядка.

Концентрация минеральных элементов у поверхности корней определяется концентрацией в почве, вычисляемой по моделям трансформации, и скоростью их переноса с потоком воды. Чтобы рассчитывать перенос минеральных элементов с водой, необходимо моделировать передвижение воды в почве. Полезно разделить вертикальную и горизонтальную миграцию минеральных элемен-

тов с водой и перенос вблизи корневой поверхности. Последний осуществляется в ответ на возмущения, создаваемые самой корневой поверхностью. Вещества вблизи корней передвигаются путем конвекции и диффузии [39]. Вертикальная миграция характерна только для нитратов и аммония. Поэтому передвижение воды между слоями необходимо учитывать только в моделях трансформации азотистых соединений. Калий и фосфор малоподвижны, и их перенос моделируется только у поверхности корней.

В [158, 184, 206] достаточно полно моделируется поток воды в почве, а количество перенесенного азота рассчитывается исходя из его концентрации в почвенной воде. Биологические превращения азота в этих моделях описаны скупо. В [112] рассмотрены массовый поток и диффузия.

В некоторых моделях [1, 101, 125, 127, 135] описаны и перетоки нитратов с водой и процессы трансформации азотистых соединений. В [101] для описания передвижения воды между слоями почвы использована модель, разработанная в [111], в которой влажность каждого слоя в большинстве случаев поддерживается на уровне наименьшей влагоемкости или влажности завядания. Исходя из этого перенос нитратов в зоне корней моделируется упрощенно: принято, что при наименьшей влагоемкости концентрация нитратов у поверхности корней такая же, как в основной массе почвы, а при влажности завядания переноса нитратов в зоне корней нет. Тогда концентрация нитратов у поверхности корней, называемая авторами эффективной, оценивается так:

$$\bar{c} = \frac{\sum_{i=1}^{n} R_i c_i f_i}{\sum_{i=1}^{n} R_i}, \qquad (1.11)$$

где $\bar{c}$ — концентрация нитратов у поверхности корней; c_i — концентрация нитратов в i-м почвенном слое; R_i — масса корней, находящихся в i-м слое; f_i — коэффициент транспорта в i-м слое, принимающий значения 0 или 1 в зависимости от влажности i-го слоя; n — число слоев.

В модели [139] учитывается перенос нитратов в прикорневой зоне благодаря диффузии, который записывается в виде

$$\bar{c}_1 = c_a - \frac{I}{4\pi D_1 \gamma \theta}\left\{1 + \left(\frac{1}{1 - \pi a^2 L_v}\right)\ln(\pi a^2 L_v)\right\}, \qquad (1.12)$$

где $\bar{c}_1$ — средняя концентрация нитратов в почвенном растворе; c_a — концентрация нитратов у поверхности корней; I — скорость поглощения нитратов на единицу поверхности корней; D_1 — коэффициент диффузии; θ — содержание воды в почве; γ — фактор сопротивления; L_v — плотность корней.

Если транспорт осуществляется путем конвекции и диффузии, используется несколько иное уравнение, приведенное, в частности, в [112].

Большое значение в моделях поглощения минеральных элементов имеет оценка длины и плотности корней. В этом отношении представляют интерес модели, учитывающие участие корневых волосков в поглощении. Например, в [144] описана механистическая модель поглощения питательных элементов корнем с корневыми волосками. Модель верифицирована для шести культур и проведен анализ чувствительности. Показано для фосфора, что на поглощение влияют длина корневых волосков, их плотность и радиус, но наибольшее значение имеет длина.

В модели [127], разработанной для почв, занятых кукурузой и соей, описывается миграция нитратов между слоями с массовым потоком воды, а также путем диффузии и дисперсии. Биохимические превращения азотистых соединений моделируются упрощенно.

Вторым фактором, определяющим при прочих равных условиях скорость поглощения растением минеральных элементов, является регулирующее действие самого растения. Имеются различные подходы к моделированию процесса регуляции. В моделях [105, 106] роль растения в поглощении фосфора оценивалась благодаря введению биологического параметра, связывающего поток фосфора к корням с концентрацией его в почвенном растворе. В [99] проведено для кукурузы сравнение расчетных и экспериментальных данных, определена чувствительность системы к различным параметрам и сделан вывод, что рассчитанное поглощение фосфора более чувствительно к изменениям почвенных параметров, чем параметров растения.

Нильсен [175] разработал транспортную кинетическую модель, иллюстрирующую роль растения в поглощении минеральных элементов. Выделены три интервала концентраций питательных элементов в почве, в пределах которых возможен рост растений. Для первого интервала (низкие концентрации элемента в почве) детерминанта скорости поглощения локализована в корнях, возможно, в мембране клеток. Для второго интервала скорость поглощения определяется переносом элементов к зонам потребления и (или) трансформацией в корне. Для третьего — скорость поглощения определяется скоростью роста различных органов и растения в целом. Модель построена для первого случая. Для описания связи «нетто-поток элемента в корень — разность между концентрацией элемента у поверхности корня и минимальной концентрацией, при которой значение нетто-потока близко к нулю» использовано уравнение Михаэлиса—Ментен. Эффективность поглощения определяется следующими, зависящими от растения, параметрами: максимальным нетто-потоком в корень на единицу длины корня; константой Михаэлиса—Ментен, минимальной концентрацией элемента в растворе и длиной корней на единицу массы растения. Проведены расчеты для поглощения фосфора. Показано, что эффективность поглощения возрастает по мере увеличения максимального значения нетто-потока и длины корней и снижения константы Михаэлиса—Ментен и минимальной концентрации.

Коул, Иннис и Стюарт [120] при моделировании регулирующей роли растения в поглощении фосфора исходили из представления, что главной движущей силой при поглощении является перенос элемента через поверхностную мембрану корня. Для переноса фосфора через плазмалемму в цитоплазму, где концентрация фосфора может в 50—100 раз превышать его концентрацию в почвенном растворе, требуется метаболическая энергия. За счет этого потока создается градиент концентрации в почвенном растворе, что обеспечивает приток фосфора к поверхности корней путем диффузии. Предельный уровень поглощения определяется в модели созданием обратного потока элемента из корней во внешнюю среду, что основано на наблюдениях, согласно которым при некоей достаточно высокой концентрации фосфора в цитоплазме корней плазмалемма приобретает способность отдавать ионы в наружный раствор. В итоге процесс поглощения описывается уравнением Михаэлиса—Ментен, а обратный поток рассчитывается как экспоненциальная функция концентрации фосфора в корнях, меняющаяся от 0 до 1 при изменении концентрации фосфора в корнях от 0,1 до 0,5 % (на сухую массу). Второй аспект влияния растения на поглощение, учтенный в модели, это размеры активной биомассы корней, в частности, содержание в них азота. Функция влияния концентрации азота в корнях на поглощение фосфора рассчитана путем линейной интерполяции в пределах содержания азота в корнях от 0,8 до 1,6 % (на сухую массу).

Аналогичным образом моделируют регулирующую роль растения Реусс и Иннис [187]. При высокой концентрации азота в корнях поглощение снижается за счет обратного потока. Принято, что обратного потока нет при концентрации азота в корнях меньше 0,6 %. Концентрация азота в корнях, выше которой устанавливается равновесие между потоками, зависит от концентрации нитратов в почве. При повышении ее от 0 до 20 г/м³ равновесная концентрация азота в корнях возрастает от 1,5 до 2,5 %.

Модель фосфорного питания растений изложена в [39]. Центральным параметром модели является содержание фосфора в побеге (в процентах).

В модели Скайфа и Смита [193] принято, что концентрация фосфора внутри растения определяет его концентрацию на поверхности корня, т. е. аттрагирующая способность определяется концентрацией фосфора в растении. Поглощение путем диффузии принято пропорциональным разнице между средней концентрацией элемента в почвенном растворе и гипотетическим ее значением, представляющим концентрацию фосфора в растении. Аналогичные предпосылки использованы при построении модели поглощения азота растением [194]. В зависимости от концентрации азота в почве выделено поглощение, лимитированное «источником» (при низких концентрациях азота), и «стоком» (при более высоких концентрациях азота). В пределах низких концентраций поглощение пропорционально концентрации азота в среде. По мере повышения концентрации азота в почве и в растении регулирующее действие начинает приобретать концентрация азота в растении.

В модели Бернса [112] принято, что максимальная скорость поглощения определяется потребностями растения в данном питательном элементе и проницаемостью корней. При снижении концентрации элемента в растении увеличивается ее градиент между поверхностью корней и почвой, увеличивается максимальная скорость притока элемента к корню, что обеспечивает поглощение большего количества элемента при данной его концентрации во внешней среде. Однако, как отмечает автор, возможны другие механизмы регуляции поглощения, поскольку имеется предел в увеличении притока элемента к поверхности корней.

В моделях азотного питания, разработанных для овощных культур [101, 135], максимальная скорость поглощения азота (на ее основе затем рассчитывается фактическая скорость поглощения) зависит от скорости роста растения, максимально возможного содержания азота, зависящего от сухой массы и от состава растения. На многих культурах была выведена связь между максимальным содержанием азота и сухой массой

$$N_m = a + be^{-y/100}, \qquad (1.13)$$

где N_m — максимально возможное содержание азота; y — сухая масса; a, b — константы.

Функция, учитывающая влияние состава растения на поглощение азота, имеет вид

$$P_n = 1 + 12{,}0e^{-9\left(N^1/N^1_m\right)}, \qquad (1.14)$$

где N^1 — разница между содержанием азота в растении и количеством его, при котором рост прекращается (N_0); N^1_m — разница между максимально возможным содержанием азота и N_0.

Для калия предлагается аналогичная функция.

В модели сои [122] принято, что усвоение азота определяется доступностью для этого углеводов; уровень доступного азота не лимитирован. В этом случае усвоение азота контролируется стандартным значением отношения «сухая масса/азот» в каждом органе (принято, что каждый орган усваивает азот индивидуально). Если значение этого отношения снижается по сравнению со стандартным, то ассимиляты используются на образование сухой массы, если, напротив, его значение возрастает, то ассимиляты потребляются на усвоение азота.

В модели хлопчатника [149] используется предпосылка, что растение регулирует поглощение азота через потребность в азоте для роста. Потребность оценивается на каждом шаге модели исходя из максимально возможной концентрации азота в каждом органе и прироста сухой массы этого органа.

Интересная концептуальная модель, описывающая регуляцию растением поглощения нитратов (KNO_3), предложена Бен-Ционн,

Ваадна и Линсом [108]. Согласно модели, KNO_3 поступает в побеги с транспирационным током по ксилеме; считается, что способность корней восстанавливать нитраты ограничена, насыщение происходит при сравнительно низкой внешней концентрации KNO_3, избыток нитратов передвигается в надземные органы и там восстанавливается. В цитоплазме нитраты восстанавливаются, а CO_2 фиксируется с образованием малата калия, который не запасается в вакуолях, а челночно перемещается по флоэме в корни. В корнях малат декарбоксилируется и образующийся при этом анион HCO_3 обменивается на анион NO_3, а катион калия остается в клетках корня и служит противоионом при перемещении аниона NO_3 в надземные органы. При такой регуляции поглощается больше нитратов, чем калия, и решается проблема регуляции pH при восстановлении нитратов. Модель приложима к C_3-растениям, у которых малат образуется только при темновой фиксации CO_2.

Дэвидсон, Рао и Селим [125] предложили две модели передвижения, трансформации и поглощения растениями азотистых соединений: 1) подробную теоретическую модель, предназначенную для исследования процессов, и 2) простую концептуальную модель для решения задач управления. В обеих моделях рассматриваются: одномерный транспорт воды и водно-растворимых азотистых соединений при орошении и осадках, трансформации азота в почве и поглощение воды и азота корнями.

Поглощение азота растениями включает передвижение азота к корням и адсорбцию поверхностью корней. Массовый поток и диффузия — два главных процесса транспорта к корням. Концентрация ионов у поверхности корней снижается, когда скорость поглощения корнем превышает скорость снабжения этими ионами путем массового потока. Тогда, вследствие концентрационного градиента происходит диффузия NH_4 и NO_3 к корням. В модели рассматривается поток NO_3. Максимальное поглощение азота растением [в мкг $N \cdot сут^{-1} \cdot (см^2$ поверхности почвы$)^{-1}$] в любой момент в период роста определялась путем анализа кумулятивного поглощения азота культурой, растущей при адекватном снабжении водой и азотом. В модели для задач управления те же предпосылки использованы в упрощенной форме. Обе модели реализованы численно.

В модели «NITROSIM» [184], описывающей транспорт и поглощение растениями азота и воды и трансформации азота и углерода в корневой зоне, поглощение нитратов и аммония рассматривается как функция максимальной потребности растения в азоте, эффективной концентрации нитратов и аммония, влажности почвы и обеспеченности азотом. Уровень обеспеченности азотом учитывается через стрессовый фактор, значение которого зависит от плотности корней и заранее установленного критического минимума концентрации нитратов и аммония в почве.

Если моделирование динамики минеральных элементов (особенно азота) в почве представлено достаточно широко, то моделей динамики поглощенных элементов в растении сравнительно

немного. Между тем это важнейший этап в моделировании минерального питания. Интересная концептуальная модель динамики азота в растении разработана Михайловым [34]. В модели выделены две обособленные системы поглощения и транспорта нитратов. В систему пассивного транспорта входят свободное межклеточное пространство (корня и листьев) и ксилема. Пассивное поглощение азота корнем зависит от разности концентраций нитратов в почве и свободном межклеточном пространстве корня. В систему активного транспорта входит симпласт (корня и листьев). Передвижение азота по системе активного транспорта, т. е. его поглощение корнем, выделение в свободное межклеточное пространство и потребление симпластом листьев происходит с затратами энергии и определяется потребностью органов растения.

В модели [120] перенос фосфора в растении регулируется минимальным уровнем элемента в экспортирующей ткани. Принято, что скорость переноса фосфора из корней в надземные органы пропорциональна концентрации фосфора в корнях в пределах минимального и максимального значения концентраций, ниже и выше которых переноса нет. При избытке фосфора в надземных органах, когда отмечается дисбаланс между его притоком и использованием, включается механизм обратного потока. В разные фазы развития растения перенос фосфора в надземные органы происходит с различной скоростью, что регулируется фенологическим индексом. При старении фосфор переносится в растущие ткани. Часть фосфора удаляется с опадом. Приводятся результаты численного решения модели. Аналогичным образом описывается динамика азота в модели [187].

Ван Кеуленом в [155] концептуально изложено моделирование динамики азота в растении и приведены результаты расчетов для полуаридной зоны. Мерой потребности растения в азоте считается разница между концентрацией азота в ткани в данный момент времени и максимально возможной концентрацией, которая зависит от фазы развития. При ограниченном снабжении азотом поглощенный азот распределяется между побегом и корнем соответственно их относительной потребности. Распределение между надземными органами основано на оценке относительного дефицита элемента в отдельных органах. При естественном старении ткани или старении, вызванном недостатком влаги, азот удаляется с опадом. При старении вследствие азотного голодания азот переносится в растущие ткани.

Гринвуд и Барнес [137] разработали теоретическую динамическую модель, описывающую снижение содержания белка в растении в процессе роста. Предпосылка модели состоит в том, что CO_2, фиксированная в процессе фотосинтеза, включается в метаболизм в двух направлениях: 1) для синтеза структурных и запасных безазотистых компонентов сухой массы, не требующих энергии для поддержания; 2) для синтеза и поддержания белков или ферментных систем, осуществляющих метаболические процессы в растении.

В течение роста поддерживается баланс между долями глюкозы, метаболизированными в этих направлениях. При адекватном снабжении азотом масса белка в растении P связана с массой безазотистых компонентов соотношением

$$\ln P/P_0 = (\delta\beta/\alpha) \ln F/F_0 - \beta M_g (t - t_0), \qquad (1.15)$$

где P_0 и F_0 — значения P и F в момент t; δ — коэффициент, связанный с относительными скоростями синтеза белка и безазотистых компонентов; α и β — коэффициенты, характеризующие превращение глюкозы в P и F (соответственно); M_g — дыхание поддержания в единицах глюкозы на единицу белка.

Как видно из уравнения (1.15), натуральные логарифмы значений P и F для отдельных растений одинакового возраста (но разных размеров) линейно связаны между собой. На основании разработанной модели получено упрощенное выражение для оценки доли азота (в процентах) в растении [138]. Приведенная в [137, 138] модель рассчитана на адекватное снабжение азотом, что весьма ограничивает ее использование.

В связи с тем, что ежегодно в почву вносят минеральные удобрения и во многих случаях рост растений, урожай и его качество зависят от их применения, большое значение приобретает моделирование поведения удобрений в почве и реакция растений на удобрения. После внесения удобрений происходит их растворение, которое в ряде моделей рассматривается как мгновенный процесс. В других моделях растворение удобрений описывается с привлечением сведений о физико-химической природе процесса растворения. Най и Тинкер [39] отмечают, что в настоящее время нет точного теоретического описания диффузии вещества из внесенных в почву удобрений. В некоторых случаях (значительное изменение общей концентрации соли, резкое изменение pH при внесении некоторых типов удобрений, возникновение градиента осмотического потенциала при внесении сложных удобрений) задача описания растворения удобрений усложняется.

В работе [62] приводится уравнение для расчета скорости растворения минеральных азотных удобрений, внесенных в виде гранул. Скорость увеличения содержания аммонийного или нитратного азота в окружающем растворе при растворении гранул принимается пропорциональной скорости растворения гранул, числу гранул и влажности почвы.

После растворения компоненты удобрений вовлекаются в различные потоки: поглощаются растениями, фиксируются в недоступных для растения формах, иммобилизуются, теряются при вымывании или стоке, остаются в почве в доступной для растений форме. Наибольшее значение имеет оценка количества питательных элементов, остающихся в почве и доступных для поглощения растениями спустя длительное время после применения удобрений, поскольку это позволяет прогнозировать внесение удобрений с учетом эффективности их использования в зависимости от почвенно-климатических и погодных условий.

В [61, 219] описывается перенос удобрений в почве и поглощение растениями. В модели, представленной в [219], рассматриваются трансформации азота в почве (энзиматический гидролиз мочевины, нитрификация, денитрификация), одномерный транспорт воды и азота и поглощение воды и азота растущей культурой. Модель применима для случая внесения вразброс азотных удобрений в виде мочевины. Оценены константы для уравнений первого порядка, описывающих образование аммония из мочевины, нитратов из аммония и потери нитратов при денитрификации. Проведено сравнение расчетных и экспериментальных данных с несколькими дозами удобрений и орошения. Существенным недостатком модели является неучет иммобилизации удобрений и влияния температуры и влажности почвы на скорость трансформации.

Руссель [189] предлагает обобщенную механистическую модель поведения в почве питательных элементов удобрений. Система разделена на два компартмента: доступные для растения элементы питания и недоступные. Поведение этих двух переменных состояния описывается двумя линейными дифференциальными уравнениями. Уравнения решены аналитически и параметры оценены для случая внесения фосфатных удобрений. По модели рассчитано теоретическое максимальное количество доступного элемента в любой момент времени после внесения удобрений. Модель была использована, чтобы оценить дозы удобрений для данного типа почвы с целью поддержания разного уровня (либо высокого, либо низкого) доступного фосфора при внесении разных доз удобрений.

Гринвудом [139] разработана динамическая модель отзывчивости растений на азотные удобрения. Модель позволяет ежедневно рассчитывать на разном фоне удобрений максимально возможное поглощение нитратов культурой, глубину залегания корней, скорость нитрификации, общее содержание нитратов в корневой зоне, фактическое поглощение нитратов, количество азота (в процентах) в растении, накопление сухой биомассы растений. Модель дает возможность прогнозировать зависимость отзывчивости на удобрения от скорости разрушения органического вещества почвы, глубины проникновения корней, количества нитратов в подпочве, количества внесенных при посеве удобрений. Исследования с подобными динамическими моделями, позволяющими оценить ответ растения на внесенные азотные удобрения, открывают пути совершенствования рекомендаций по внесению азотных удобрений.

Учитывая многообразие аспектов моделирования минерального питания, тесную связь с процессами фотосинтеза, дыхания и распределения ассимилятов, считаем целесообразным обобщить результаты в области моделирования минерального питания в комплексе с результатами моделирования других процессов.

Остановимся на моделировании распределения ассимилятов, роста, развития и биосинтеза структур в запасающих органах.

1.3. Распределение ассимилятов, рост и развитие

В современных моделях продукционного процесса растений наиболее полно реализован подход к распределению ассимилятов, предложенный впервые Ю. К. Россом [67]. На использовании ростовых функций Ю. К. Росса основан блок распределения ассимилятов в моделях [26, 53, 74]. Интересный подход к разработке ростовых функций предложен в [54]. Во многих моделях, разработанных за рубежом, распределение основано на этом же принципе [96, 122, 142, 223]. Подробный обзор моделей представлен в [57].

Использование более или менее жестко заданных ростовых функций при моделировании интеграции и координации между органами (на уровне целого организма) ограничивает, а порой делает невозможным учет реакции растения на изменения условий внешней среды. Более перспективным является динамическое распределение ассимилятов. Такой подход позволяет учесть в рамках целого растения потребности растущих органов в ассимилятах, взаимовлияние растущих органов и через уровень доступных ассимилятов влияние условий внешней среды на рост отдельных органов и растения в целом.

В создаваемых нами моделях «погода—качество урожая» используется (с учетом морфогенеза культуры) динамический подход к распределению ассимилятов [79, 81, 82]. Впервые динамическое распределение ассимилятов осуществлено Де Витом [232] в модели ELCROS (Elementary CROp growth Simulator). Согласно использованной в модели концепции, растение (а также растительное сообщество) содержит запасы (или резервы) углеводов, создающиеся в процессе фотосинтеза. Резервы используются на дыхание и рост отдельных органов. Фактическая скорость роста органов определяется количеством резервов и возможной скоростью роста, зависящей от относительной скорости роста. Для корней относительная скорость роста зависит от температуры почвы, для листьев — от содержания воды в листе. В последующих версиях модели (BACROS и FHOTON) [234] рост культуры моделируется как накопление сухой массы структур. Предложена функция распределения, описывающая подавление роста корня и усиление роста побега с повышением влажности почвы.

Фундаментальные теоретические разработки динамического подхода к распределению ассимилятов проведены Торнли [213]. Зависимость роста ткани листа, стебля или корня от концентрации субстрата описывается уравнением Михаэлиса—Ментен. Перенос субстратов регулируется разностью их концентраций и сопротивлением транспорту. Общая сухая масса растения складывается из массы структур и массы запасов. Модель Торнли [213] можно рассматривать как математическое описание идей, изложенных в [230], о наличии функционального равновесия между размером и активностью побега, обеспечивающего растение углеводами, и размером и активностью корня, обеспечивающего

растение водой и питательными веществами. Эта модель описывает распределение углеводов и азота между побегом и корнем. В ней рассматривается баланс синтеза углеводов побегом и поглощения азота корнем, транспорт этих элементов между корнем и побегом и использование в компартментах побега и корня этих двух субстратов. С определенным успехом модель применена для растений томата [121]. Практическое использование модели Торнли довольно затруднительно ввиду ее сложности, а также ввиду необходимости оценки или измерения сопротивления транспорту субстратов.

В [213] изложена модель флоэмного транспорта, однако она не обеспечивает учета развития. В [164] предлагается концепция эмпирического «приоритета», согласно которой каждый класс органов задается различными функциями ответа к субстрату. Выделены пулы углеводов, минеральных элементов и воды. Учет взаимодействия двух или более пулов, а также влияния возраста растения и условий внешней среды обеспечивает динамический подход к моделированию распределения, который может дополняться включением функционального баланса в системе «корень—побег» [110].

В [188] предлагается модель распределения, в которой сделана попытка найти компромисс между сложным механистическим подходом и простым эмпирическим. Целью авторов являлось отыскание практического инструмента для изучения и интерпретации связей между удельной скоростью роста растения, отношением «побег—корень» и удельными активностями побега и корня в зависимости от внешних условий. В модели постулирована функция распределения, учитывающая адаптивный ответ растения на изменение внешних условий через относительные уровни субстратов внутри растения. Существенными недостатками модели являются следующие: не учтен градиент потока ассимилятов, применимость модели ограничена экспоненциальным ростом, параметр, определяющий в функции распределения степень контроля самого растения над распределением, оценивается очень условно. Однако в целом модель весьма интересна, как попытка параметризации распределительной стратегии растения.

В рамках динамического подхода к распределению ассимилятов разработана модель люцерны SIMED [174].

Модель распределения сухого вещества между органами растения, разработанная Чарльзом-Эдвардсом [116] основана, как и модель Торнли [213], на идее функционального равновесия между побегом и корнем. Достоинством модели Чарльза-Эдвардса является то, что она позволяет относительно просто определить коэффициенты распределения сухого вещества между побегом и корнем. Коэффициент распределения в побег рассматривается в зависимости как от удельных активностей побега и корня, так и от доли азота и углерода в сухой массе растения. Коэффициент распределения в корни находится исходя из того, что сумма коэффициентов распределения в корень и побег равна единице. Старение листа

моделируется как функция метаболической активности культуры, интенсивности фотосинтеза и степени затенения листа в посеве. Репродуктивный период роста описывается для культур, рост вегетативных органов которых прекращается с момента цветения. Проведена оценка параметров методом оптимизации и проверка модели.

Во всех вышеприведенных моделях распределения ассимилятов не учитывается развитие растения. В ряде моделей [149, 150, 171] предлагается третий подход к распределению, в котором учитывается потребность в ассимилятах растущего органа. Описывается фактически система «источник—сток» (source—sink). В концептуальной форме этот подход изложен, в частности, в [150]. Растение разделено на компартменты (листья, стебли, корни и плоды), а каждый компартмент, в свою очередь, подразделяется на два класса — молодые и зрелые ткани, в тех и других тканях имеются растворимые углеводы и углеводы, связанные в структурах. Математически формализованы две группы превращений: превращение растворимых углеводов в структуры растущих тканей с учетом затрат на дыхание; для зрелых тканей это ресинтез и затраты на дыхание поддержания. Другая группа превращений — это не физиологический перенос, а оценка с помощью скорости старения, определяемой как функция суммы температур, доли растущей ткани, переходящей в зрелую ткань.

Наиболее полная численная реализация динамического подхода к распределению с учетом морфогенетических особенностей культуры осуществлена в моделях хлопчатника SIMCOT II [149, 171]. Рост растения в этих моделях описывается в зависимости от фотосинтеза, поглощения азота, дыхания и резервов углеводов и азота. Углеводный баланс представлен трехкомпонентной системой линейных дифференциальных уравнений первого порядка: скорости изменения резервного пула углеводов как функции фотосинтеза, скорости дыхания роста, дыхания поддержания, дыхания «резервирования» и общего сухого веса ткани; скорости фотосинтеза, как функции интенсивности ФАР; скорости роста (накопления сухого вещества) как функции объема углеводного пула, доступного для использования в росте. Резервы углеводов оцениваются по разности между фотосинтезом и затратами на рост и дыхание. В случае если углеводов, образующихся при фотосинтезе на данном шаге модели недостаточно для роста, недостаток восполняется за счет резервов. Аналогичным образом описывается зависимость роста от поглощения и резервов азота. Предполагается, что фотосинтез линейно снижается с уменьшением резервов азота ниже критического уровня. Критическим уровнем считается тот, при котором недостаток азота начинает восполняться за счет резервного азота.

При всей ее сложности описанная модель имеет ряд недостатков: рост и фотосинтез снижаются линейно со снижением уровня азота; из модели не следует, каким образом перераспределяется сухая масса растения между надземными органами и корнями при

недостатке азота; не учитывается развитие культуры; не проведено распределение по отдельным органам и поэтому потребность растущих тканей и органов в азоте и углеводах, меняющаяся в ходе развития органа от инициации до созревания, не учитывается. В варианте модели, названном COTCROP [151], потребность в азоте определяется исходя из потребностей в углеводах, которая, в свою очередь, рассчитывается на основании потенциальной потребности в данном субстрате. Это снижает ценность модели.

В динамической модели табака [228], рассчитанной на условия адекватного снабжения водой и элементами минерального питания, в период вегетативного роста рассматривается три компартмента для каждого класса органов: пул растворимых углеводов, молодые растущие ткани и зрелые функционирующие ткани. Дыхание роста, дыхание поддержания и фотодыхание включены в каждый из компартментов. Рассматривается только поток энергии в растительной системе. Адаптивные реакции физиологических функций отдельных органов в ответ на изменения температуры и освещенности не моделируются. Энергетическим потоком, входящим в систему, является ФАР. Сухое вещество интерпретируется в модели в его энергетических эквивалентах. Скорость включения углеводов в структуры каждого органа описывается как функция концентрации (объемной) углеводов в пуле этого органа.

Моделирование роста и распределения ассимилятов в работах Молдау с сотр. [3, 37] основано на концепции наличия в растении фонда свободных ассимилятов, согласно которой продукты фотосинтеза сначала поступают в фонд и лишь затем используются на рост. Моделируется создание и расходование фонда ассимилятов надземных и подземных органов при водном дефиците. Результаты численных экспериментов с моделью позволили выявить ряд закономерностей адаптации растения к недостатку влаги.

При динамическом подходе к распределению ассимилятов решающую роль играет моделирование взаимосвязей в системе «донор—акцептор». Мурей [38] разработал модель поступления продуктов фотосинтеза в метаболический пул фотосинтезирующих тканей (дыхательно-ростовой пул) и одновременного оттока из этого пула ассимилятов на процессы их превращения в экспортные формы с участием продукционного дыхания. Автор выделил дыхательно-ростовой пул ассимилятов, транспортный пул и резервный пул. В усложненном варианте модели выделены дыхательно-ростовые пулы хлоропластов и цитоплазмы.

В работе [124] сделана попытка моделирования влияния экзогенных регуляторов роста (индолилуксусной и гиббереллевой кислот и бензиладенина) на транспорт ассимилятов в листьях пшеницы. Использован метод разделения изучаемой системы на компартменты. В однокомпартментной модели ассимиляты представлены только экспортным пулом. Период быстрого (1—2 ч) начального оттока ассимилятов из этого пула описывается одной экспонентой. В двухкомпартментной модели учитывается также более медленный (10—14 ч) отток углерода в резервный пул. Процесс

описывается двумя экспонентами. Каких-либо определенных результатов по влиянию испытанных регуляторов роста на разгрузку флоэмы не получено. Однако работа представляет несомненный интерес в плане моделирования регуляции распределения ассимилятов.

В работе [103] при моделировании распределения ассимилятов приводится концепция о зависимости скорости использования ассимилятов от размеров и активности зоны-потребителя и о зависимости скорости дыхания от синтетических потребностей и затрат на поддержание. Общее уравнение имеет вид

$$\ln s = \alpha + \gamma \ln r - \eta t, \tag{1.16}$$

где s и r — сухая масса побегов и корней; t — возраст растения; α, γ, η — параметры, имеющие физиологическое обоснование.

Уравнение подтверждено многими экспериментальными данными и послужило основой модели для интерпретации влияния гормонов на распределение ассимилятов между органами [104].

Моделирование развития (имеются в виду механистические модели) представляет наибольшие трудности в сравнении с моделированием других процессов. Соответственно природе процесса развития разрабатываются модели двух типов: переключения развития с вегетативного на репродуктивный путь (переход к цветению) и органогенеза. В свою очередь, проблема цветения видов, чувствительных к фотопериоду, рассматривается в двух аспектах: 1) улавливание фотопериодического стимула и перевод его в транспортабельный сигнал; 2) реорганизация меристемы на улавливание сигнала.

Математические модели цветения разработаны главным образом в рамках первой проблемы [117]. Можно выделить два подхода. Первый связывает переход апекса от вегетативного к репродуктивному росту с критическим уровнем некоторых метаболитов, накапливающихся в меристеме. В соответствии с кинетикой накопления метаболитов критический их уровень достигается при определенных индуктивных условиях. Второй подход состоит в описании теоретической биохимической системы, осуществляющей переключение между вегетативной и репродуктивной фазами [210, 213, 217]. В [114] на основании идей о биохимическом переключателе и о роли размеров апекса в переходе на репродуктивный путь представлена модель цветения хризантемы. Модель описывается непрерывными и прерывными математическими функциями. Процессы, происходящие в пределах одного пластохрона, например, такие, как рост апикального конуса, описываются в рамках данного пластохрона непрерывными функциями.

В момент инициации нового примордия происходят прерывные изменения, которые описываются соответственно прерывными функциями. Предпосылки к модели основаны на теории поля, как главного признака филлотаксиса, приведенной в [210, 212]. В основу этой теории положено представление о том, что вновь образующийся примордий является источником ингибитора, полностью

подавляющего дальнейшую инициацию примордиев. Только в случае, когда концентрация ингибитора снижается до некоторого критического уровня, может быть инициирован новый примордий. Рассматривая проблему в двух измерениях, Торили показал, что критический уровень ингибитора отмечается в дискретных позициях по окружности апикального конуса, что обеспечивает пространственную информацию о месте инициации каждого последующего примордия, и таким образом обеспечивает филлотаксис. В модели цветения хризантемы принято, кроме того, что ингибитор может продуцироваться как примордиями, так и листьями, удаленными от верхушки. Модель позволяет рассчитывать концентрацию ингибитора, массу апикального конуса и продолжительность пластохрона. По достижении определенного критического размера апекса (который известен), конус нарастания переходит в репродуктивное состояние. Согласно модели изменения в снабжении ассимилятами могут влиять на число вегетативных и репродуктивных примордиев, инициируемых конусом. В качественном отношении модель согласуется с экспериментальными данными.

Как это отмечается в [117], главная трудность при моделировании цветения состоит в отыскании некой границы между вегетативным и репродуктивным состоянием. В данной модели такая граница ассоциируется с критическим размером конуса нарастания. Однако модель не объясняет, почему изменяется физиологическое состояние апекса, когда конус достигает критических размеров.

В работе Чарльза-Эдвардса [118] предлагается модель переключения развития с вегетативного на репродуктивный путь, основанная на гипотезе о взаимодействии некоего эндогенного метаболита и внешнего индуктора. Учитывается различие реакции на длину дня длиннодневных и короткодневных видов.

В модели, описанной в [213, 216, 217], используется теория катастроф, с помощью которой объединяются три идеи: переключения, быстрого (катастрофического) смещения из одного состояния в другое и роли размеров апекса как детерминанта его состояния. Модель связывает между собой измеримые параметры состояния апекса: размер апекса, размер примордия и пластохрон (под пластохроном в данном случае понимается временной интервал между моментами инициации примордиев).

Модель описывается двумя переменными, связанными между собой,

$$x = \frac{W_p}{W_a} \tag{1.17}$$

и

$$y = \alpha (W_a - C_a), \tag{1.18}$$

где W_a — сухая масса апекса перед инициацией примордия; W_p — сухая масса примордия сразу же после его инициации; C_a — константа; α — фактор масштаба.

Скорость изменения x описывается как функция начального минимального и максимального ее значений, а y — как функция общей относительной скорости роста апекса R_w. Значение R_w находится из соотношения

$$R_W = \mu + \frac{1}{t_p} \ln (1 - x), \tag{1.19}$$

где μ — присущая апексу удельная скорость роста; t_p — пластохрон.

Для оценки пластохрона используется формула

$$t_p = \frac{1}{\mu + k_D} \ln\left(1 + \frac{\lambda x}{I_c}\right), \tag{1.20}$$

где k_D — константа скорости распада ингибитора; λ — константа скорости синтеза ингибитора; I_c — уровень ингибитора, критический для инициации примордия.

Модель является теоретической, хотя качественное согласование с экспериментальными данными достигнуто.

Второе направление моделирования развития состоит в моделировании развития отдельных органов, т. е. органогенеза. В основе таких моделей фактически находится концепция развития отдельной клетки. Пока известна лишь одна теоретическая модель (на уровне клетки) подобного рода, изложенная в [213, 217]. Жизненный цикл органа разделен на пять фаз: инициация клеток, деление, растяжение, зрелость и старение. Следует сразу отметить, что субмодель старения дается в концептуальной форме. В [57] этот процесс моделируется конкретно, в связи с распадом белков.

Для описания скорости образования меристематических клеток в [213, 217] использовано уравнение

$$\frac{dM}{dt} = \nu M\left(1 - \frac{\ln \theta}{\ln 2}\right), \tag{1.21}$$

где M — число делящихся клеток; ν — удельная скорость деления; θ — вероятность меристематического состояния клетки.

Определение функции θ ($\theta \leqslant 1$) представляет трудности и в данной модели ее временной ход задается эмпирически с использованием константы дифференцировки:

$$\theta = e^{-Dt}, \tag{1.22}$$

где D — константа скорости дифференцировки.

Скорость образования дифференцированных, прекративших деление клеток описывается уравнением

$$\frac{dN}{dt} = -\frac{\ln \theta}{\ln 2} \nu M, \tag{1.23}$$

где N — число дифференцированных клеток.

Растяжение клеток моделируется в плане растяжения клеточных стенок. Сухая масса стенок принята состоящей из материала первичных клеточных стенок и вторичных клеточных стенок. Скорость синтеза материала первичных стенок описывается уравнением

$$\frac{dW_p}{dt} = k_p s C E, \tag{1.24}$$

где W_p — сухая масса первичных стенок; k_p — коэффициент; s — площадь клеточных стенок; C — уровень углеводов; E — уровень некоторых энзимов.

Аналогично описывается скорость синтеза вторичных стенок.

Нельзя не отметить, что фактически моделируются дискретные фазы роста, т. е. рост, а механизмы, переключающие эти фазы, т. е. механизмы, вызывающие прекращение деления или растяжения, не ясны. В сущности, при моделировании развития клетки или органа встает та же проблема, что при моделировании перехода растения из вегетативного в репродуктивное состояние,— проблема моделирования механизма переключения из одного состояния в другое. Так как биология процессов переключения не выяснена, то и моделирование этих процессов (на механистической основе) представляет большие трудности.

Н. А. Кан и Е. Е. Кан [20] предложили имитационную модель роста фитомера как элемента морфологической структуры растения злака. Формализуются основные закономерности роста фитомера, приводятся уравнения для описания роста клеток за счет деления и растяжения. Модель позволяет рассчитать длину фитомера как сумму двух компонентов: длины части фитомера, образованной растущими и зрелыми клетками, и длины участка меристематической ткани.

Мы считаем возможным выделить еще одно направление в моделировании развития. Это создание полуэмпирических моделей, основанных на описании связей между отдельными характеристиками процесса развития (время появления органа, длительность роста, количество органов) и внешними (условия среды) и внутренними (уровень ассимилятов) переменными. Такие модели наиболее перспективны в качестве субмоделей при имитации продукционного процесса растений, рассчитанной на решение практических задач.

Первые работы в рамках этого подхода были выполнены Ландсбергом [160]. Скорость кущения ячменя оценивается на основании потенциальной скорости кущения при оптимальных условиях как функция температуры и снабжения азотом и углеводами. Подобным же образом описывается влияние условий среды на цветение райграса и морфогенез почек яблони. Описательная модель побегообразования и накопления сухой массы трав (модель TILDYN) представлена в [126]. Принято, что образование новых побегов зависит от снабжения ассимилятами, доступными для вегетативного роста, и начинается только тогда, когда удовлетво-

рена потребность в ассимилятах для роста уже имеющихся побегов. Фактически таким путем формализована предпосылка о контроле новообразования побегов через механизм апикального доминирования.

Относительно простая модель формирования колоса пшеницы разработана Ван Кеуленом [156]. Сам автор считает модель предварительной. Число колосьев на растении, число колосков в колосе и зерен в колоске описывается как функция снабжения углеводами. Влияние азотного питания на развитие колоса не рассматривается.

Математические модели роста растений, как и модели других процессов, можно разделить на три класса: механистические, полумеханистические и эмпирические. Подробная характеристика эмпирических моделей роста растений приводится, например, в [128, 143], и мы не будем останавливаться на их описании. К механистическим моделям роста целого растения мы относим модели, в которых сухая масса растения определяется по разнице между фотосинтезом и дыханием, распределение ассимилятов основано на учете потребности в них растущих органов, а при моделировании развития (т. е. времени инициации, начала видимого роста и отмирания органа, а также времени перехода растения в репродуктивную фазу) описываются переключающие механизмы, действие которых определяется генотипом растения и условиями среды. До настоящего времени таких моделей, описывающих рост целого растения в период от посева до уборки, т. е. длиннопериодных моделей механистического типа, не разработано. Применительно к отдельному органу (листу) механистическая модель роста предложена Чарльзом-Эдвардсом [113]. Главная предпосылка модели состоит в том, что скорость синтеза структур клеточной стенки (автор называет эти структуры недеградирующими) является функцией скорости поглощения воды. Выделено два пула воды в листе: 1) тканевая вода, «ответственная» за растяжение клетки и «обеспечивающая» метаболический объем листа и 2) транспирационная, метаболически инертная вода. В модели речь идет о тканевой воде. Принято, что в сухой массе листа имеются: лабильный азот (нитраты и аминокислоты), лабильные углеводы (гексозы, сахароза и т. д.), деградирующие структуры (белки, крахмал, некоторые целлюлозы), недеградирующие структуры (материал клеточных стенок). Лабильный азот импортируется в лист с потоком тканевой воды и наряду с лабильными углеводами переносится в другие органы растения. Лабильные углеводы образуются в процессе фотосинтеза и служат субстратом для синтеза структур.

Скорость изменения количества лабильных углеводов определяется разницей между их образованием при фотосинтезе и распаде деградирующих структур и расходованием на перенос и синтез структур. Количество лабильного азота равно разнице между его поступлением с током тканевой воды и образованием при распаде деградирующих структур и расходованием на перенос

и синтез структур. Принято, что скорость поглощения воды зависит от осмотического потенциала листа. Силами, препятствующими поглощению воды, являются эластические и неэластические силы в тканях листа, которые возрастают с увеличением размеров листа. Прекращение поглощения воды и роста листа происходит по модели тогда, когда эти силы уравниваются с осмотическим потенциалом листа.

Скорость поглощения воды описывается уравнениями

$$\frac{dM_H}{dt}=\begin{cases}\theta_H M_C - Y_E (M_S)^n & \text{при } \theta_H M_C > Y_E (M_S)^n, \\ 0 & \text{при } \theta_H M_C \leqslant Y_E (M_S)^n,\end{cases} \tag{1.25}$$

где M_H — масса тканевой воды; M_C — количество лабильных углеводов; M_S — масса недеградирующих структур; θ_H, Y_E, n — константы.

Член $Y_E(M_S)^n$ описывает противодействие клеточной стенки поглощению воды. Модель параметризована для листьев томата и огурцов и обеспечивает качественное описание роста листьев.

К числу моделей механистического типа можно, на наш взгляд, отнести интересную теоретическую модель роста корней, изложенную в [132]. При моделировании роста корней главная трудность в формулировке теоретических предпосылок состит в идентификации механизма, контролирующего рост корня. Основная предпосылка, использованная в [132], гласит, что растение распределяет в корневые системы не больше ассимилятов, чем это необходимо для обеспечения поглощения адекватного количества воды и минеральных элементов. Считают, что рост корней контролируется генетически и условиями внешней среды.

Как один из главных факторов, влияющих на рост корней, рассматривают воду. Принято, что при данном объеме ассимилятов, который может быть превращен в материал корней, формируется структура корней, обеспечивающая минимизацию сопротивления поступлению воды в корень и передвижению ее по корню в ответ на любое падение потенциала между основанием корня и почвой, т. е. поглощение воды на единицу падения потенциала будет оптимальным.

Общее сопротивление потоку воды R_T описано выражением

$$R_T = \frac{R_R}{2\pi a L'}, \tag{1.26}$$

где R_R — радиальное сопротивление корней на единицу поверхности; a — радиус корня; L' — эффективная длина корня.

Хотя в модели рассматриваются условия, когда снабжение водой не лимитировано, и в целом модель теоретическая, она представляет несомненный интерес, так как данный подход может быть перспективным при разработке длиннопериодных динамических моделей роста растений.

Полумеханистические модели роста целого растения можно раз-

делить на три группы. В моделях первой группы динамика сухой биомассы рассчитывается по разнице между фотосинтезом и дыханием, а распределение ассимилятов и развитие описывается на эмпирической основе. Подробный обзор таких моделей приводится в [57]. Многие модели данной группы используются для решения практических задач.

В полумеханистических моделях второй группы скорость изменения сухой массы растения описывается каким-либо эмпирическим уравнением (типа экспоненты, уравнения Гомпертца и т. д.), но параметрам этого уравнения придается физиологический смысл и они находятся на механистической основе. К таким моделям относятся модели, разрабатываемые Торнли с сотр. [205, 211, 213]. Наиболее близка к практическому использованию модель роста салата [205]. Сравнение экспериментальных данных по сухой массе и предсказанных моделью результатов показало вполне удовлетворительное их совпадение. В таком же ключе решаются модели [115, 221]. Методологические аспекты этого подхода изложены в [116, 213].

Третью группу полумеханистических моделей роста составляют модели, в которых скорость роста оценивается по разнице фотосинтеза и дыхания, а распределение ассимилятов проводится на динамической основе [123, 130, 151, 155, 228]. Особо следует выделить в этой группе модель PAPRAN, разработанную Ван Кеуленом [155], в которой рассматривается влияние влажности почвы и уровня азота на рост однолетних культур и пастбищной растительности. В работе [155] приводится потоковая диаграмма модели и результаты расчетов по модели в сравнении с экспериментальными данными, полученными для растений в полуаридных условиях. Аналитическая структура модели не приводится.

1.4. Биосинтез структур в запасающих органах

Несмотря на большую важность процессов, протекающих в запасающих органах в период отложения запасов и определяющих, наряду с предшествующим состоянием растений, величину и качество урожая, разработки в области моделирования этих процессов весьма немногочисленны.

Торнли [215] предложена теоретическая механистическая модель роста зерна пшеницы от цветения до созревания. В модели описывается накопление сухого вещества зерна в зависимости от концентрации углеродного субстрата, образующегося при фотосинтезе.

Система характеризуется двумя переменными состояния: сухой массой зерна и сухой массой резервного углеродного пула, из которого черпается материал для синтеза сухих веществ зерна.

Скорость изменения сухой массы резервного пула описывается уравнением

$$\frac{dW_s}{dt} = P_g \exp(-D_p t) - (1/Y_G)(dW_G/dt), \qquad (1.27)$$

где W_s — сухая масса резервов (в расчете на стебель); P_g — интенсивность истинного фотосинтеза на момент начала цветения; D_p — параметр старения для фотосинтеза; Y_G — эффективность превращения субстрата в сухое вещество зерна; W_G — сухая масса зерна (в расчете на стебель).

Скорость изменения сухой массы зерна описана уравнением Михаэлиса—Ментен

$$\frac{dW_G}{dt} = g_{max} \frac{S}{K+S}, \qquad (1.28)$$

где g_{max} — максимальная скорость роста зерна; S — концентрация субстрата; K — константа Михаэлиса—Ментен.

Значения S и W_s связаны соотношением

$$W_s = VS, \qquad (1.29)$$

где V — объем вместилища резервных субстратов, принятый постоянным.

Большое внимание в модели уделено оценке параметра K в связи с взаимодействием в системе «источник—сток». В соответствии с этим испытано поведение модели при разных значениях K.

Уравнение Михаэлиса—Ментен для оценки накопления сухого вещества зерна использовано также в модели продуктивности, разработанной в [57].

Весьма перспективным является подход, предложенный в [45], где проблема поступления пластических веществ в зерно и отложение их в запас рассмотрена с использованием теоретической модели ценообразования на абстрактном рынке. В этой работе, как и в модели Торнли [215], решается проблема взаимодействия в системе «источник—сток», более сложная для процесса отложения веществ в запас, чем для процесса синтеза метаболически активных структур вегетирующего растения. По-видимому, на данном этапе развития работ по моделированию продуктивности количественное описание системы «источник—сток» является одним из наиболее актуальных моментов.

Вопросы моделирования динамики химического состава сухого вещества в процессе отложения в запас (а именно это определяет в конечном итоге качество хозяйственно ценной части урожая культуры) разрабатывались только в [80, 161, 225, 226]. В теоретической модели, описывающей накопление резервного крахмала в зерне пшеницы [161], использовано понятие пулов и компартментов. Моделируемая система разделена на два компартмента: 1) флаговый лист и 2) колос. Сахароза из 1-го компартмента транспортируется во 2-й компартмент согласно градиенту концентрации и оттуда — в пул резервного крахмала. Скорость изменения количества сахарозы в листе определяется по разнице между ее

притоком в компартмент (за вычетом темнового дыхания) и оттоком в колос, а в колосе — по разнице между притоком и оттоком в пул резервного дыхания. Скорости газообмена листа и колоса оценены по экспериментальным данным. Проведены некоторые численные эксперименты с моделью.

Вос [225, 226] разработал модель роста зерна пшеницы в период налива. Описаны структура модели, результаты проверки модели и некоторые аспекты ее применения. В модели рассмотрены истинный фотосинтез, дыхание, накопление углеводов и белков в зерне, поглощение и перераспределение (из вегетативных органов) азота и старение листьев в зависимости от состояния культуры в момент цветения и внешних условий (освещенность, температура) в период налива. Недостатком модели, как отмечает сам автор, является отсутствие блока эвапотранспирации, вследствие чего нельзя оценить влияние влагообеспеченности на рост зерна. Тем не менее достигнуто вполне удовлетворительное совпадение расчетных и экспериментальных данных.

В рамках модели формирования качества урожая описывается динамика химического состава зерна в период налива [80].

1.5. Проблемы и перспективы развития работ по моделированию физиолого-биохимических процессов в связи с достижениями в этой области

В разработке моделей фотосинтеза (на уровне, рассматриваемом нами) за последние годы сделано относительно немного. Следует сказать о моделировании эндогенной регуляции фотосинтеза избытком ассимилятов [3] и новом подходе к учету влияния внешних условий на интенсивность фотосинтеза [73]. Предложенная в [3] функция влияния избытка ассимилятов на фотосинтез весьма перспективна для использования в динамических моделях, предполагающих разделение сухой биомассы на структуру и запасы, при описании адаптации растения к меняющимся условиям внешней среды.

Сепп и Томинг [73] полагают, что широко распространенный способ учета метеорологических факторов на продукционный процесс в виде произведения функций влияния не оправдан, так как ведет к увеличению суммарного воздействия факторов. При учете лимитирующих факторов авторы исходили из закона Либиха, по которому урожай ограничивается фактором, наиболее отличающимся от оптимального состояния. К определяемому по такому принципу коэффициенту вводили корригирующую поправку, учитывающую, что при одновременном воздействии высокой температуры и засухи или низкой температуры и избытка воды влияние лимитирующих факторов на продуктивность растений усиливается, а при высокой температуре и избытке воды или при низкой температуре и засухе — ослабляется. Такой подход к оценке влияния внешних условий является более корректным, чем использование произведения функций влияния, и при моделировании других физиолого-биохимических процессов.

Весьма существенны достижения в области моделирования процесса дыхания. В особенности это касается дальнейшего развития биохимического подхода Пеннинга де Фриза [179], позволяющего учесть энергетические затраты на синтез структур различного химического состава, что имеет большое значение, в частности, для моделей, оценивающих химический состав растений. Представляет интерес моделирование дыхания поддержания в связи с содержанием белков [102] и учет затрат на поглощение нитратов [148]. Этот подход открывает пути моделирования влияния уровня снабжения азотом на дыхание и требует дальнейшего развития.

Интенсивно и разносторонне моделируются в последние годы процессы минерального питания, причем модели имеют самые разнообразные структуры. В одних моделях делается акцент на биологические превращения минеральных элементов (в особенности, азота) в почвах и гораздо меньше внимания уделяется описанию переноса элементов в почве с потоком воды; в других, напротив, хорошо развит блок транспорта воды и минеральных элементов и, наконец, в моделях уровня «почва—растение» главное внимание уделяется поглощению азота и росту. Наиболее приемлемая для моделей продукционного процесса степень сбалансированности между различными составляющими процессов минерального питания достигнута, на наш взгляд, в моделях роста овощных культур [101, 135].

В наибольшей степени требуют дальнейших разработок следующие три момента: 1) регуляция процесса поглощения минеральных элементов; 2) судьба минеральных элементов в растении; 3) включение субмоделей процессов минерального питания в модели продукционного процесса.

В современных моделях регулирующая роль растения учитывается через концентрацию элемента в растении и (или) концентрацию в почве, а также через максимально возможную скорость поглощения. В моделях овощных культур роль регуляторов выполняет скорость роста и максимально возможное содержание элемента в растении.

Превращения минеральных элементов в растении — наиболее слабое звено в моделировании процесса минерального питания. Кроме концептуальной модели Михайлова [34] и весьма теоретической модели Бен-Ционн [108] можно назвать лишь модель Гринвуда и Барнеса [137], в которой описана связь белка с безазотистыми компонентами, существенным недостатком которой является то, что она рассчитана на адекватное снабжение водой и минеральными элементами.

На уровне моделирования регулирующей роли растения и превращений минеральных элементов в растении описывается связь минерального питания с дыханием, распределением ассимилятов, ростом и морфогенезом. Это обстоятельство должно, на наш взгляд, послужить отправным моментом при дальнейшем развитии работ в этом направлении.

Имеется сравнительно немного моделей роста растений, кото-

рые включают субмодели процесса минерального питания [1, 101, 135, 151]. В ряде случаев главное внимание уделяется описанию поглощения минеральных элементов, а взаимопревращения их в почве описываются недостаточно полно. Поэтому в данной области следует уделить внимание более полному описанию процессов динамики и транспорта минеральных элементов в почве. Это не составляет проблемы, если речь идет о длиннопериодных моделях, предназначенных для интеграции существующих знаний о процессе и количественного описания процессов. Однако, как это подробно обсуждается, например, в [185], при создании моделей, ориентированных на решение практических задач, возникают проблемы оценки параметров, объема входной информации и т. д. В этом случае баланс между описанием процессов взаимопревращений минеральных элементов и транспорта их в почве, а также поглощением определяется доступностью входной информации.

В длиннопериодных моделях роста, предназначенных для прогнозирования внесения минеральных удобрений, большое значение приобретает учет превращений внесенных удобрений.

В области моделирования распределения ассимилятов четко обнаруживаются три тенденции: 1) дальнейшее развитие подхода, основанного на использовании ростовых функций; 2) использование концепции фондов; 3) учет потребности отдельных органов и растения в целом в ассимилятах в связи с морфогенезом. В рамках первого направления весьма существенный вклад внесен Полевым [54, 57], который предложил метод оценки ростовых функций с использованием логистического уравнения, а старение моделируется на механистической основе. Мы полагаем, что к этому же направлению следует отнести работу Фишера и Чарльза-Эдвардса [131], хотя она выполнена в другом стиле. Коэффициенты распределения ассимилятов в отдельные органы оценены на основании удельных скоростей роста, которые определены методом оптимизации. Оценки показали, что при засухе бóльшая часть ассимилятов распределяется в корни, меньшая — в листья.

В рамках второго направления выполнена работа Бихеле, Молдау и Росса [3].

Подход, основанный на оценке потребности в ассимилятах, реализуется более или менее успешно в моделях хлопчатника [151], в моделях, разработанных Ван Кеуленом с сотрудниками [153—155, 222], и в моделях сои [98].

В настоящее время ясно вырисовывается необходимость дальнейшего развития всех трех направлений в моделировании распределения ассимилятов. Успехи дальнейшей разработки третьего направления в моделировании распределения ассимилятов тесно связаны с достижениями в области моделирования процесса развития и минерального питания.

Только начинаются разработки по моделированию синтеза запасов при формировании запасающих органов. Как отдельная субмодель, этот процесс описан в [225, 226], в рамках длиннопериодных моделей нами [80].

Глава 2

Основные принципы математического моделирования формирования качества урожая и влияния на этот процесс агрометеорологических условий. Теоретические динамические модели

2.1. Постановка задачи и концептуализация

В современных моделях продукционного процесса растений скорость накопления сухого вещества оценивается в целом, без разделения сухой биомассы на составляющие ее компоненты. Только в моделях [137, 138] рассматривается накопление белка в процессе роста овощных культур. Однако не моделируется регуляция процесса, так как подразумеваются адекватные условия азотного питания и водоснабжения. Кроме того, моделирование химического состава растения не связывается с моделированием качества урожая.

Следующим этапом в развитии работ по моделированию продукционного процесса растений является разработка таких длиннопериодных динамических моделей, в которых процесс образования сухого вещества растений рассматривался бы как процесс накопления и взаимопревращений основных химических компонентов растения (углеводов, белков, крахмала и гемицеллюлоз) в течение всего периода роста и развития растения от посева до созревания. Такой подход позволяет перейти от моделирования формирования количества урожая к моделированию формирования качества урожая, что и составляет задачу настоящей работы.

Под качеством хозяйственно ценной части урожая понимается содержание белка и крахмала в зерне зерновых культур, белка — в семенах зернобобовых (у сои — белка и жира), крахмала — в клубнях картофеля, сахарозы — в корнеплодах свеклы. Концепция, использованная нами при моделировании, состоит в том, что качество урожая культуры формируется в течение всего периода роста и развития растения начиная от посева и определяется генотипом растения и условиями внешней среды. Основой для разработки такой концепции послужили многочисленные литературные данные о роли материнского организма в формировании репродуктивных органов, их росте и качественном составе [4, 47, 48, 50, 51, 60]. Зависимость качества урожая сельскохозяйственных культур от погоды и климата [6, 14, 21, 24, 27, 52, 76, 77, 78, 85, 90, 95 134] обусловливает необходимость моделирования процесса формирования качества урожая и влияния на него условий внешней среды.

Динамические модели формирования качества урожая мы рассматриваем как модели продукционного процесса, предназначенные

для количественной оценки химического состава растений в период от посева до уборки, в особенности для оценки качества хозяйственно ценной части урожая. По мнению, изложенному в [164], динамические модели роста сельскохозяйственных культур отображают ограниченные экосистемы, включающие растительный покров и некоторые абиотические компоненты. Таким же образом мы можем классифицировать динамические модели формирования качества урожая.

Задача разработки динамических моделей формирования качества урожая сельскохозяйственных культур ставилась нами в плане создания теоретических моделей, т. е. таких, которые интегрируют наши знания о данной ограниченной экосистеме, и в то же время моделей, которые служили бы основой для разработки прикладных моделей, ориентированных на решение задач прогноза и управления. В основу разработки моделей положен системный подход, который весьма широко используется во многих работах, затрагивающих вопросы методологии моделирования [8, 10, 32, 35, 63, 89, 164].

Согласно системному подходу были прежде всего конкретизированы процессы и свойства, необходимые для отображения системы-оригинала с учетом поставленной задачи. При моделировании растительного покрова описываются следующие процессы: образование пулов субстратов для роста в результате фотосинтеза и фотодыхания (или гидролиза запасов питательной ткани на ранних фазах развития) с учетом затрат на дыхание поддержания; распределение пулов субстратов, синтез структур (с учетом затрат на дыхание роста); синтез запасов в период формирования запасающих органов. Таким образом, процесс формирования качества урожая сельскохозяйственных культур в целом рассматривается как процесс синтеза, распада и взаимопревращений основных метаболитов в ходе создания структурных компонентов сухого вещества растения в период от посева до созревания. Скорость и направленность взаимопревращений метаболитов зависят от генотипа растения и условий окружающей среды. Роль вегетативного периода жизни растения является как бы подготовительной для создания урожая того или иного качества в период роста запасающих органов. От скорости и направленности процессов метаболизма в вегетативной фазе развития зависит количество и качественный состав субстратов, которые затем реутилизируются при синтезе запасов. В период, предшествующий синтезу запасов, формируется также определенная площадь ассимилирующей поверхности, от которой зависит фотосинтез в период формирования запасов.

Все физиолого-биохимические процессы, учтенные в модели формирования качества урожая, описываются на трех иерархических уровнях: отдельных органов, растения в целом и посева. Переход в системе «орган—растение» осуществляется благодаря интеграции отдельных процессов по всему растению и регуляции взаимодействия между органами в процессе распределения ассимилятов. Переход от отдельного растения к посеву осуществляется путем учета количества растений на определенной площади и изменения интенсивности фотосинтеза при переходе от растения к посеву за счет ослабления радиации в посеве.

Абиотическими компонентами экосистем в динамических моделях формирования качества урожая являются почва и внутренняя атмосфера экосистемы.

Федоров и Гильманов (89) разделяют свойства почвы как компонента экосистемы на две группы. В первую входят такие свойства, как плотность, механический состав, содержание гумуса, общего азота и др. Это относительно консервативные свойства, их изменения при внешних воздействиях фиксируются при достаточно большом шаге по времени. Ко второй группе относятся достаточно изменчивые (уже в пределах суток) характеристики почвенного профиля, непосредственно влияющие на живые организмы. Это температура почвы, влажность, концентрация элементов минерального питания, содержание воздуха и др. В нашей модели учтены из первой группы следующие свойства: плотность почвы, содержание общего азота (в процентах), pH; из второй группы: влажность почвы, концентрация доступного азота, температура почвы.

Динамика влажности почвы описывается в гидрологическом блоке модели; динамика концентрации азота — в субмодели взаимопревращений азотистых соединений в почве; температура почвы задается. Из тех показателей, которые характеризуют внутреннюю атмосферу экосистемы, в нашей модели учитываются интенсивность солнечной радиации, температура воздуха, влажность воздуха и скорость ветра. Три последние величины задаются, а радиационный режим оценивается в соответствующем блоке модели.

Процессы и связи между ними, использованные при разработке концептуальной модели «погода—качество урожая» (в целом для сельскохозяйственных культур) изображены на рис. 2.1. Спецификация и идентификация описываются на уровне субмоделей.

В [57] анализируются различные подходы к классификации моделей «погода—урожай». Классификация моделей «погода—качество урожая» может быть проведена по тем же признакам, что и моделей «погода—урожай». Весьма удачной мы считаем классификацию Росса и др. [2], на основе которой наши модели «погода—качество урожая» являются теоретическими и принадлежат к классу длиннопериодных динамических моделей.

На основании классификации, приведенной Федоровым и Гильмановым [89], определим разработанные нами модели следующим образом. По типу реализации — это знаковые математические модели. Концептуальные модели использованы нами как промежуточный этап при построении математических моделей. По способу нахождения разрешающего оператора моделей они являются численными. По степени определенности предсказания значений переменных модели являются детерминированными, по характеру временного описания динамики переменных состояния — дискретными, причем выбранный шаг по времени может в определенных

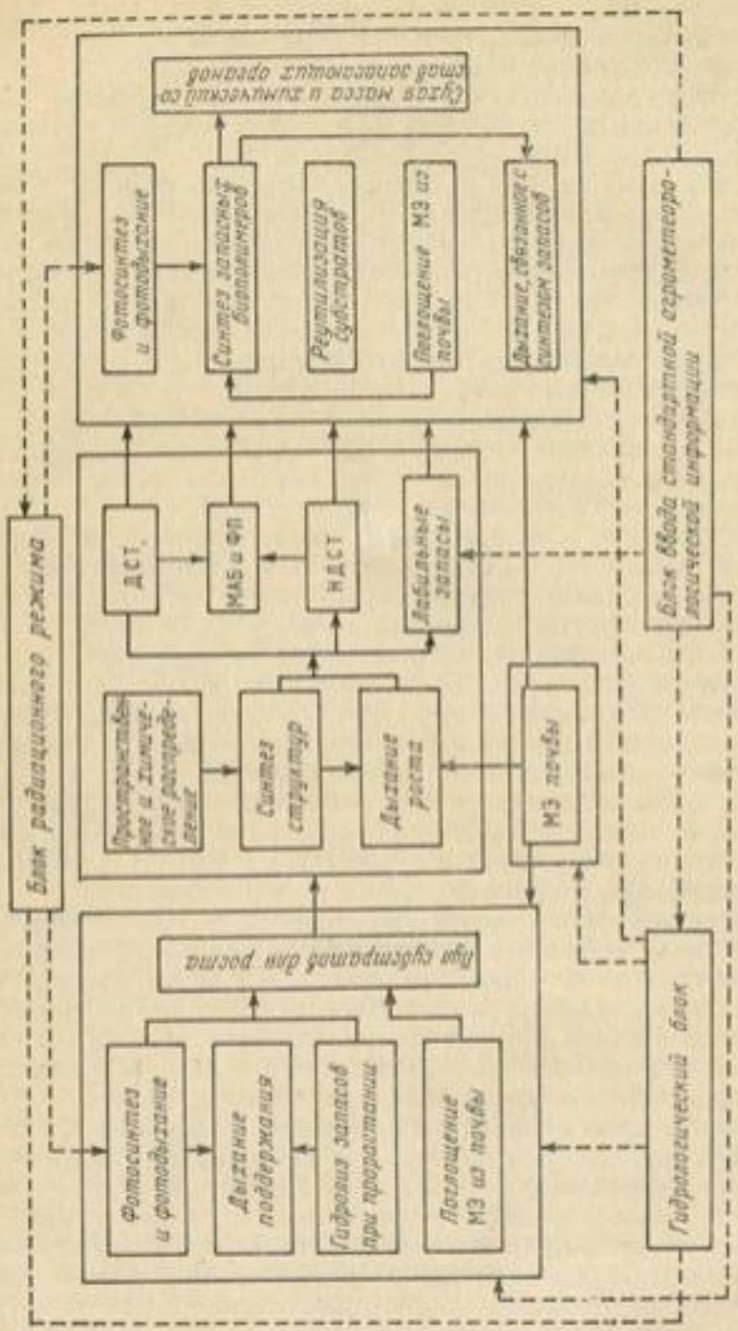


Рис. 2.1. Блок-схема концептуальной модели «погода — качество урожая» (в целом для сельскохозяйственных культур).

МЭ — минеральные элементы, ДСТ — деградирующие структуры, НДСТ — недеградирующие структуры, МАБ — метаболически активная биомасса; ФП — фотосинтезирующая поверхность.

пределах меняться без существенной перестройки модели. По характеру описания пространственного строения экосистемы — это модели с распределенными значениями.

2.2. Общая характеристика динамических моделей формирования качества урожая как моделей продукционного процесса нового типа и основные принципы их разработки

2.2.1. Моделирование процесса образования пула субстратов для роста растения

На ранних этапах развития растений (от посева до всходов) источником образования пула ростовых субстратов служат резервные вещества питательной ткани семян (у зерновых, бобовых, масличных) или клубней (у картофеля, батата). У зерновых питательной тканью является крахмалистый и белковый эндосперм, у некоторых масличных — маслянистый эндосперм, у бобовых, хлопчатника — семядоли. Пул субстратов для роста проростка освобождается при гидролизе запасов питательной ткани семян или клубней. При гидролизе углеводных запасов (крахмал, жиры) образуются растворимые углеводы, при гидролизе белковых запасов — аминокислоты. Для описания процесса гидролиза запасов нами взяты за основу уравнения кинетики ферментативного катализа. При достаточно высокой концентрации гидролизуемого субстрата реакция гидролиза имеет псевдонулевой порядок по субстрату, а при достаточно низкой его концентрации она приближается к реакции первого порядка.

В общем виде гидролиз запасов питательной ткани описывается уравнением

$$\frac{d\,(\mathrm{CN})^{nt}_{res}}{dt} = \begin{cases} -\dfrac{d\left((\mathrm{CN})^{nt}_{res}\right)^{\max}}{dt} F^{h}_{\mathrm{CN}}(T)\, F^{h}_{\mathrm{CN}}(W) \\ \text{при } (\mathrm{CN})^{crit}_{res} < (\mathrm{CN})^{nt}_{res} \leqslant (\mathrm{CN})^{0}_{res}, \\ -k_{\mathrm{CN}}(\mathrm{CN})^{nt}_{res} F^{h}_{\mathrm{CN}}(T)\, F^{h}_{\mathrm{CN}}(W) \\ \text{при } (\mathrm{CN})^{nt}_{res} \leqslant (\mathrm{CN})^{crit}_{res}, \end{cases} \qquad (2.1)$$

где $(\mathrm{CN})^{nt}_{res}$ — запасы (углеводов, белков) питательной ткани, г; $((\mathrm{CN})^{nt}_{res})^{\max}$ — количество запасов, гидролизованное при оптимальных внешних условиях, г; $(\mathrm{CN})^{crit}_{res}$ — критические количества запасов, определяющие начало реакции гидролиза как реакции первого порядка, г; $(\mathrm{CN})^{0}_{res}$ — начальные количества запасов, г; k_{CN} — удельная скорость гидролиза запасов, сут$^{-1}$; $F^{h}_{\mathrm{CN}}(T)$ — функция влияния температуры среды на скорость гидролиза,

безразмерная; $F^{h}_{CN}(W)$ — функция влияния влажности среды на скорость гидролиза, безразмерная.

Виды функций влияния температуры и влажности на гидролиз углеводных запасов для разных культур различны, поскольку различны типы запасов (крахмал, жиры) и соответственно различны типы ферментов, катализирующих их распад. Для всех сортов данной культуры эти функции до прорастания одинаковы. Виды функций влияния температуры и влажности на гидролиз белковых запасов до прорастания одинаковы для всех культур и их сортов. После прорастания виды всех функций влияния определяются потребностями роста культуры. Параметры $((CN)^{nt}_{res})^{max}$, k_{CN}, $(CN)^{0}_{res}$ различаются в пределах одной культуры в зависимости от сорта.

Скорость образования пула углеводов для роста проростков равна скорости гидролиза углеводных запасов с учетом затрат на дыхание питательной ткани:

$$\frac{dC^{Pl}_{lab}}{dt} = \frac{dC^{nt}_{lab}}{dt} - \frac{dR_{nt}}{dt}, \qquad (2.2)$$

где C^{Pl}_{lab} — пул лабильных углеводов в период посев—всходы, г С; C^{nt}_{lab} — лабильные углеводы питательной ткани, образующиеся при гидролизе, г С; R_{nt} — дыхание питательной ткани, г С.

Дыхание питательной ткани оценивается в зависимости от дыхания зародыша или проростка:

$$\frac{dR_{nt}}{dt} = k_{R_{nt}} \frac{dR_{e\,(sl)}}{dt}, \qquad (2.3)$$

где $k_{R_{nt}}$ — коэффициент, зависящий от культуры, безразмерный; $R_{e\,(sl)}$ — дыхание зародыша (проростка).

Если источником пула углеводов на ранних фазах роста растений являются запасы семени, то источником азотного и фосфорного пулов служат как запасы семени, так и азот и фосфор почвы, ибо практически уже со времени прорастания корни способны поглощать минеральные элементы [23]. Скорость образования азотного пула зависит от скорости гидролиза белковых запасов и от скорости поглощения азота из почвы:

$$\frac{dN^{Pl}_{lab}}{dt} = \frac{dN^{nt}_{lab}}{dt} + \frac{dN_{abs}}{dt}, \qquad (2.4)$$

где N^{Pl}_{lab} — ростовой пул азота в период до всходов, г N; N^{nt}_{lab} — лабильный азот питательной ткани, образующийся при гидролизе белков, г; N_{abs} — азот, поглощенный из почвы, г.

В период от прорастания до появления всходов использование экзогенного азота проростками осуществляется только за счет активного поглощения и потому скорость поглощения описывается уравнением Михаэлиса—Ментен [39, 135] как функция концентрации азота в почве и температуры почвы. При моделировании поглощения в этот период мы полагаем, что вся поверхность корня поглощает минеральные элементы. Уравнение, описывающее поглощение, имеет вид

$$\frac{dN_{abs}}{dt} = \frac{dN^{max}_{abs}}{dt} \frac{N_S}{K_{N_{abs}} + N_S} F_{N_{abs}}(T_S)\, F_{N_{abs}}(W_S)\, M_r, \qquad (2.5)$$

где N^{max}_{abs} — максимальное количество азота, которое может быть поглощено при оптимальной для процесса температуре почвы, г N · (г с. в. корней)$^{-1}$ · сут$^{-1}$; N_s — концентрация доступного азота в почве, г N · (кг с. п.)$^{-1}$; $K_{N_{abs}}$ — константа Михаэлиса—Ментен, г N · (кг с. п.)$^{-1}$; $F_{N_{abs}}(T_S)$ — функция влияния температуры почвы на поглощение, безразмерная; $F_{N_{abs}}(W_S)$ — функция влияния влажности почвы на поглощение, безразмерная; M_r — сухая масса корней, г.

Концентрация азота в почве оценивается из субмодели динамики азотистых соединений в почве.

Пул неорганического фосфора образуется за счет зольных элементов питательной ткани, но главным образом за счет поглощения из почвы:

$$\frac{dP^{Pl}_{lab}}{dt} = \frac{dP^{nt}_{lab}}{dt} + \frac{dP_{abs}}{dt}, \qquad (2.6)$$

где P^{Pl}_{lab} — пул неорганического фосфора, г P; P^{nt}_{lab} — неорганический фосфор питательной ткани, г P; P_{abs} — неорганический фосфор, поглощенный из почвы, г P.

Поглощение почвенного фосфора описывается аналогично поглощению азота. Описание поглощения фосфора совершенно необходимо в моделях культур, содержащих большое количество азотистых веществ и углеводов (пшеница) и, следовательно, требующих для роста фосфора. Для кукурузы, содержащей достаточно еще и зольных элементов, поглощение фосфора на ранних фазах возможно не вводить в модель.

После всходов, в период перехода от гетеротрофного к автотрофному питанию, пул углеводов для роста образуется в процессе фотосинтеза с учетом затрат на фотодыхание (для C_3-растений) и за счет гидролиза углеводных запасов питательной ткани запасающих органов:

$$\frac{dC^{P2}_{lab}}{dt} = \begin{cases} \dfrac{dP_{pl}}{dt} + \dfrac{dC^{Pl}_{lab}}{dt} - \dfrac{dRL_{pl}}{dt} & \text{(для } C_3\text{-растений)} \\ \text{при } C^{nt}_{res} > 0, & \\ \dfrac{dP_{pl}}{dt} + \dfrac{dC^{Pl}_{lab}}{dt} & \text{(для } C_4\text{-растений)} \\ \text{при } C^{nt}_{res} > 0, & \end{cases} \qquad (2.7)$$

где C^{P2}_{lab} — пул лабильных углеводов в период перехода от гетеротрофного к автотрофному питанию, г С · сут$^{-1}$; P_{pl} — фотосинтез всего растения, г С · сут$^{-1}$; RL_{pl} — фотодыхание всего растения, г С · сут$^{-1}$.

В зависимости от задач исследования фотосинтез может быть описан как функция освещенности, температуры воздуха и влажности почвы, либо учитывается также и диффузия CO_2 в листе [2, 213]. В предлагаемых нами моделях скорость фотосинтеза любого фотосинтезирующего органа рассматривается в зависимости от освещенности, температуры воздуха, влажности почвы и уровня резервных ассимилятов в фотосинтезирующей ткани. Необходимо также учитывать влияние фазы онтогенеза органа (или растения в целом) на интенсивность фотосинтеза. Влияние уровня удобренности почвы вводится на основании экспериментальных данных по изменению параметров световой кривой фотосинтеза при изменении уровня азотного питания:

$$\frac{dP_i}{dt} = \frac{dP_i^{max}}{dt} \frac{a_p I}{\frac{dP_i^{max}}{dt} + a_p I} F_P(T_A) F_P(W_S) k_{CM}, \qquad (2.8)$$

где dP_i/dt — скорость истинного фотосинтеза i-го органа, г С × × дм$^{-2}$ · ч$^{-1}$; dP_i^{max}/dt — максимально возможная скорость истинного фотосинтеза i-го органа при оптимальных для процесса внешних условиях, мг CO_2 · дм$^{-2}$ · ч$^{-1}$; a_p — начальный наклон световой кривой фотосинтеза, $\frac{\text{мг } CO_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}}{\text{Вт} \cdot \text{м}^{-2}}$; I — интенсивность ФАР, Вт · м$^{-2}$; $F_P(T_A)$ — функция влияния температуры воздуха на фотосинтез, безразмерная; $F_P(W_S)$ — функция влияния влажности почвы на фотосинтез, безразмерная; k_{CM} — пересчетный коэффициент.

Суммарный истинный фотосинтез растущих и закончивших рост функционирующих органов рассчитывается по уравнению

$$P_{i_{gr\,(fn)}} = \frac{dP_i}{dt} L_d L_{i_{gr\,(fn)}}, \qquad (2.9)$$

где $P_{i_{gr\,(fn)}}$ — фотосинтез растущего (функционирующего) i-го органа, г С · сут$^{-1}$; L_d — длительность светлого времени суток, ч; $L_{i_{gr\,(fn)}}$ — площадь ассимилирующей поверхности растущего (функционирующего) i-го органа, дм^2.

Фотосинтез стареющих органов описывается аналогично, а влияние старения учитывается как уменьшение площади ассимилирующей поверхности функционирующих органов.

Эндогенная регуляция фотосинтеза учитывается в модели через уровень резервных ассимилятов согласно аппроксимации, предложенной в [3],

$$F_P(C_{res}) = \begin{cases} 0 \text{ при } C_{res} \geqslant \left(C_{res}^{P_{crit}}\right)_{max}, \\ 1 \text{ при } C_{res} \leqslant \left(C_{res}^{P_{crit}}\right)_{min}, \\ (-C_{res}/30) + 1{,}5 \\ \text{при } \left(C_{res}^{P_{crit}}\right)_{min} < C_{res} < \left(C_{res}^{P_{crit}}\right)_{max}, \end{cases} \qquad (2.10)$$

где $F_P(C_{res})$ — функция влияния уровня резервных ассимилятов на фотосинтез, безразмерная; $(C_{res}^{P_{crit}})_{max}$ — концентрация резервных ассимилятов при которой фотосинтез полностью ингибирован; $(C_{res}^{P_{crit}})_{max}$ — концентрация резервных ассимилятов, не влияющая на скорость фотосинтеза.

В итоге истинный фотосинтез всего растения оценивается по уравнению

$$P_{pl} = \left(\sum_{i=1}^{n_{gr}} P_{i_{gr}} + \sum_{i=1}^{n_{fn}} P_{i_{fn}}\right) F_P(C_{res}), \qquad (2.11)$$

где $P_{i_{gr}}$ — фотосинтез растущих органов; г С · сут$^{-1}$; $P_{i_{fn}}$ — фотосинтез функционирующих органов, г С · сут$^{-1}$; n_{gr} — число растущих органов; n_{fn} — число функционирующих органов.

Фотодыхание учитывается только для листьев. Уравнение для оценки фотодыхания выбрано нами на основании подхода, предложенного в [31, 163, 213],

$$\frac{dRL_l}{dt} = \frac{dRL_l^{max}}{dt} \frac{a_{RL} I}{\frac{dRL_l^{max}}{dt} + a_{RL} I} F_P(T_A) k_{CM}, \qquad (2.12)$$

где dRL_l/dt — скорость фотодыхания листьев, г С · дм$^{-2}$ · ч$^{-1}$; dRL_l^{max}/dt — максимально возможная скорость фотодыхания листьев при оптимальной для процесса температуре воздуха, мг CO_2 · дм$^{-2}$ · ч$^{-1}$; a_{RL} — начальный наклон световой кривой фотодыхания, $\frac{\text{мг } CO_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}}{\text{Вт} \cdot \text{м}^{-2}}$.

Фотодыхание растущих и функционирующих листьев рассчитывается аналогично фотосинтезу:

$$RL_{l_{gr\,(fn)}} = \frac{dRL_l}{dt} L_d L_{l_{gr\,(fn)}}, \qquad (2.13)$$

где $RL_{l_{gr\,(fn)}}$ — фотодыхание растущего (функционирующего) листа, г С · сут$^{-1}$; $L_{l_{gr\,(fn)}}$ — ассимилирующая поверхность растущего (функционирующего) листа, дм^2.

Фотодыхание всех листьев рассчитывается по уравнению

$$RL_{pl} = \sum_{i=1}^{l_{gr}} RL_{l_{gr}} + \sum_{i=1}^{l_{fn}} RL_{l_{fn}}, \qquad (2.14)$$

где RL_{pl} — фотодыхание всех листьев, г С · сут$^{-1}$; RL_{gr} — фотодыхание растущих листьев, г С · сут$^{-1}$; $RL_{l_{fn}}$ — фотодыхание функционирующих листьев, г С · сут$^{-1}$; l_{gr} — число растущих листьев; l_{fn} — число функционирующих листьев.

В период перехода на автотрофное питание пул азотистых соединений, необходимых для роста, образуется за счет гидролиза запасов питательной ткани, активного поглощения почвенного азота и выноса азота с транспирационным током:

$$\frac{dN_{lab}^{P2}}{dt} = \frac{dN_{lab}^{nt}}{dt} + \frac{dN_{abs}}{dt} + \frac{dN_{tr}}{dt}, \qquad (2.15)$$

где N_{lab}^{P2} — пул лабильного азота в период перехода на автотрофное питание, г N; N_{tr} — азот, выносимый с транспирационным током, г N.

Для оценки количества азота N_{tr}, выносимого с транспирационным током, запишем уравнение

$$\frac{dN_{tr}}{dt} = N_S^v \frac{dE_{plf}}{dt} SQ_S, \qquad (2.16)$$

где N_S^v — концентрация доступного азота в почвенной воде, г N · (кг п. в.)$^{-1}$; E_{plf} — фактическая транспирация, кг · м$^{-2}$ · сут$^{-1}$; SQ_S — площадь почвы под посевом, м^2.

Концентрация азота в почвенной воде рассчитывается по субмодели динамики азотистых соединений в почве, а фактическая транспирация — в гидрологическом блоке модели.

Концепция, используемая нами при моделировании поглощения почвенного азота, основана на представлениях [64, 70] о двух типах поглощения азота: активном, при котором происходит связывание поглощенного азота тканями корней, и пассивном, при котором азот (в виде нитратов) выносится в надземные органы с транспирационным током. Активный путь является единственным при низких концентрациях азота в почве. С повышением концентрации азота подключается пассивный путь, становящийся единственным, когда содержание азота в почве настолько повышается, что дальнейшее его увеличение уже не приводит к возрастанию скорости поглощения.

Как правило, азотсодержащие запасы питательной ткани истощаются быстрее, чем углеводные, поэтому признаком полного перехода на автотрофное питание служит полное расходование углеводных запасов. У разных растений длительность периода смешанного питания различна: у зерновых, например, он ограничивается фазой 2-го или 3-го листа [23], а у картофеля продолжается около месяца после всходов [90]. Время полного перехода на автотрофное питание легко определяется из модели, когда выполняются оба условия, т. е. $N_{res}^{nt} = 0$ и $C_{res}^{nt} = 0$.

В отличие от азотного и углеводного пулов пул неорганического фосфора и пул калия в этот и последующий период жизни растения создаются в процессе поглощения из почвы. Скорость поглощения описывается уравнениями Михаэлиса—Ментен.

С переходом на автотрофное питание необходимые для роста углеводы образуются исключительно в процессе фотосинтеза:

$$\frac{dC_{lab}^{P3}}{dt} = \begin{cases} \dfrac{dP_{pl}}{dt} - \dfrac{dRL_{pl}}{dt} \text{ (для } C_3\text{-растений)} \\ \text{при } C_{res}^{nt} = 0, \\ \dfrac{dP_{pl}}{dt} \text{ (для } C_4\text{-растений)} \\ \text{при } C_{res}^{nt} = 0, \end{cases} \qquad (2.17)$$

где C_{lab}^{P3} — пул лабильных углеводов в период автотрофного питания, г С.

Пул лабильных углеводов в период синтеза запасов в запасающих органах определяется, как и C_{lab}^{P3},

$$\frac{dC_{lab}^{P4}}{dt} = \frac{dC_{lab}^{P3}}{dt}, \qquad (2.18)$$

где C_{lab}^{P4} — пул лабильных углеводов в период роста запасающих органов, г С.

Поскольку в период автотрофного питания в растении появляются стареющие ткани, то пул лабильного азота образуется еще и за счет распада структур стареющих тканей:

$$\frac{dN_{lab}^{P3}}{dt} = \frac{dN_{abs}}{dt} + \frac{dN_{tr}}{dt} + \frac{dN_{sen}}{dt}, \qquad (2.19)$$

где N_{lab}^{P3} — пул лабильного азота в период автотрофного питания, г N; N_{sen} — лабильный азот распадающихся структур, г N.

Формирование пула лабильного азота после цветения зависит от наличия к этому времени доступного азота в почве:

$$\frac{dN_{lab}^{P4}}{dt} = \begin{cases} \dfrac{dN_{abs}}{dt} + \dfrac{dN_{tr}}{dt} + \dfrac{dN_{sen}}{dt} \\ \text{при } N_{LG} > 0, \\ \dfrac{dN_{sen}}{dt} \\ \text{при } N_{LG} = 0, \end{cases} \qquad (2.20)$$

где N_{lab}^{P4} — пул лабильного азота в период синтеза запасов, г N; N_{LG} — содержание легкогидролизуемого азота, мг N · (кг с. п.)$^{-1}$.

Пул неорганического фосфора в период автотрофного питания также пополняется не только за счет поглощения из почвы, но и за счет распада структур:

$$\frac{dP_{lab}^{P3}}{dt} = \frac{dP_{abs}}{dt} + \frac{dP_{sen}}{dt}, \qquad (2.21)$$

где P_{lab}^{P3} — пул лабильного фосфора в период автотрофного питания, г P; P_{sen} — фосфор распадающихся структур, г P.

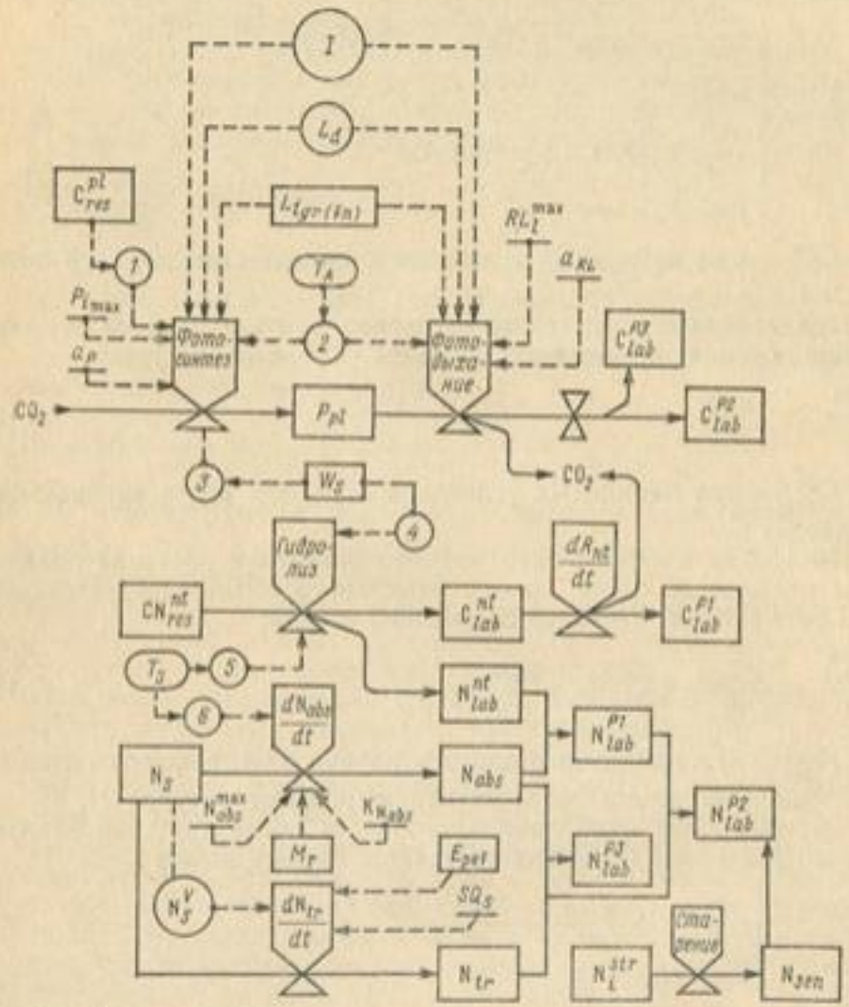


Рис. 2.2. Диаграмма потоков вещества и информации при моделировании образования пула субстратов для роста (символика Форрестера).

$1 - F_p(C_{res})$; $2 - F_p(T_A)$; $3 - F_p(W_S)$; $4 - F_{sN}^h(W_S)$; $5 - F_{sN}^h(T_S)$; $6 - F_{N\,abs}(T_S)$.

На рис. 2.2 показана схема субмодели формирования пула субстратов для роста.

2.2.2. Моделирование распределения субстратов между метаболитами и отдельными органами, роста и развития

Концепция, использованная нами при моделировании процесса распределения ассимилятов, основана на экспериментальных работах и теоретических обобщениях, сделанных в этой области Курсановым [30], Сабининым [70], Потаповым [64], Мокроносовым [36].

Согласно нашей концепции распределение ассимилятов проводится в модели по метаболическому градиенту, создаваемому структурным обменом веществ. Под структурным обменом веществ мы понимаем обмен веществ растущих тканей, ибо «рост — это новообразование элементов структуры» [69]. Метаболический градиент создается в системе «донор (функционирующая ткань — источник ассимилятов) — акцептор (растущая ткань—потребитель ассимилятов)» (source—sink) за счет запроса со стороны потребляющей ткани. Таким образом, моделирование распределения ассимилятов при нашем подходе — это фактически моделирование донор-акцепторных взаимоотношений между тканями (и органами) в процессе роста растения, т. е. взаимоотношений в системе «источник—потребитель».

На данном этапе развития модели метаболический градиент вводится в нее как соотношение между основными компонентами структур: углеродом, азотом и фосфором. Известно, что соотношение C/N меняется в ходе развития органа [12], а у органов, закончивших рост, поддерживается на постоянном, достигнутом к моменту завершения роста, уровне. Учитывая, что фосфор входит в состав важнейших компонентов растений, таких как нуклеиновые кислоты и фосфорилированные нуклеотиды (в последних аккумулируется энергия, необходимая для роста), мы считаем возможным ввести в модель соотношение N/P, которое в процессе роста органа аналогично соотношению C/N. Введение этих параметров позволяет учесть не только распределение важнейших элементов в системе «зрелая, функционирующая ткань—растущая ткань», но и различную степень «запроса» со стороны находящихся в данный момент на разных фазах роста органов. Как правило, в любой данный момент в растении имеется несколько аттрагирующих центров, ориентирующих на себя поток ассимилятов [30]. Распределительная функция рассчитывается как функция суммы эффективных температур и емкости пулов для роста, которая при прочих равных условиях определяется влиянием факторов внешней среды.

Предлагаемая нами концепция распределения пула ассимилятов предполагает тесную связь между распределением и затратами на рост и поэтому эти процессы моделируются в комплексе. Вариант распределения, описанный в данной работе, не предусматривает круговорот азота по растению в течение суток.

Соотношение C/N является функцией суммы эффективных температур и концентрации азотного и углеводного пулов. Как функ-

ция суммы эффективных температур скорость увеличения отношения C/N по мере развития органа задается уравнением

$$\frac{d\gamma_i}{dt} = \frac{\gamma_{i_{mat}} - \gamma_i^0}{\sum T_i} T_A, \qquad (2.22)$$

где γ_i — отношение C/N для i-го органа; $\gamma_{i_{mat}}$ — отношение C/N для закончившего рост i-го органа; γ_i^0 — начальное значение C/N для i-го органа; $\sum T_i$ — длительность роста i-го органа соответственно сумме эффективных температур.

Значение $\gamma_{i_{mat}}$ определяется сбалансированностью азотного и углеводного питания. При избытке азота это значение наименьшее, при недостатке азота — наибольшее. Таким образом, если рассматривать $\gamma_{i_{mat}}$ как функцию концентрации азота и углеводов в растении, то значение этой функции меняется от минимума до максимума. Пределы ее изменения, т. е. наибольшее и наименьшее значения, зависят от культуры, а в пределах данной культуры — от сорта. Для разных органов они также различны. Пределы изменения значения $\gamma_{i_{mat}}$ необходимо оценивать из эксперимента. Конкретное значение γ_i определяется в таком случае из самой модели, т. е. рассчитанное по сумме эффективных температур значение γ_i корректируется, исходя из обеспеченности растения азотом и углеводами.

Изменение максимального и минимального, а также среднего, достигаемого при сбалансированном углеводном питании, значения γ_i определяют из соотношений:

$$\frac{d\gamma_i^{max}}{dt} = \frac{\gamma_{i_{mat}}^{max} - \gamma_i^0}{\sum T_i} T_A, \qquad (2.23)$$

$$\frac{d\gamma_i^{min}}{dt} = \frac{\gamma_{i_{mat}}^{min} - \gamma_i^0}{\sum T_i} T_A, \qquad (2.24)$$

$$\frac{d\gamma_i^{mid}}{dt} = \frac{\gamma_{i_{mat}}^{mid} - \gamma_i^0}{\sum T_i} T_A, \qquad (2.25)$$

где γ_i^{max} — максимальное значение γ_i для растущего органа; $\gamma_{i_{mat}}^{max}$ — максимально возможное значение γ_i для закончившего рост органа; γ_i^{min} — минимальное значение γ_i для растущего органа; $\gamma_{i_{mat}}^{min}$ — минимально возможное значение γ_i для закончившего рост органа; γ_i^{mid} — значение для растущего органа при сбалансированном азотном и углеводном питании; $\gamma_{i_{mat}}^{mid}$ — значение для закончившего рост органа при сбалансированном питании.

Поскольку используется соотношение C/N, то расчет количества азота следует провести раньше, чем углерода, а затем, зная содержание азота в органах и соотношение C/N на данной фазе развития органа, оценить необходимое для роста количество углерода. При использовании соотношения N/C, напротив, вначале следовало бы рассчитать количество углерода. Известна модель [151], в которой вначале «сводится» углеродный баланс, после чего, имея экспериментальные данные по наименьшему, при котором еще возможен рост, значению процентного содержания азота в ткани данного органа, определяют количество азота, необходимого для связывания данного количества углерода. Это вариант модели хлопчатника, носящий название COTCROP. Существенный недостаток такого подхода состоит в том, что потребность в углеводах рассчитывается на основании потенциальной скорости роста, а количество азота, необходимое для роста, рассчитывается по минимуму.

Первая проблема, которая возникает при распределении азота между различными стоками, состоит в том, каким образом распределить азот между корнями и надземными органами, поскольку эти системы конкурируют в потреблении азота. В период формирования всходов проблема решается достаточно просто, поскольку в это время между органами проростка такой конкуренции нет. Поэтому для оценки количества азота, распределяющегося в корень и росток, можно использовать коэффициенты, определяемые для каждой культуры эмпирически.

В период после всходов распределение азота между корнями и надземными органами регулируется потребностью в азоте растущих органов и уровнем сбалансированности азотного и углеводного питания. Выделено пять компартментов из пула лабильного азота растения: 1) азот структур растущей зоны корня; 2) резервный азот растущей зоны корня; 3) азот структур растущих надземных органов; 4) резервный азот надземных органов и 5) азот, расходуемый на обновление белков функционирующих органов. Из экспериментальных данных и теоретических обобщений, сделанных в работах [11, 42, 43, 119], следует, что при сбалансированном питании азотом и углеводами азот, поглощенный растущей зоной корня, расходуется в этой зоне, а азот, поглощенный функционирующей зоной, подается в надземные органы.

Скорость поглощения азота растущей зоной корня опишем уравнением Михаэлиса—Ментен, считая, что растущая зона поглощает азот только активным путем

$$\frac{dN_{abs_{rgr}}}{dt} = \frac{dN_{abs}^{max}}{dt} \frac{N_S}{K_{N_{abs}} + N_S} F_{N_{abs}}(T_S) M_{rgr}, \qquad (2.26)$$

где $N_{abs_{rgr}}$ — азот, поглощенный растущей зоной корня, г N; M_{rgr} — сухая масса растущей зоны корня, г.

Скорость накопления азотистых соединений, которые могут включиться в структуры растущей части корня при условии, что для роста достаточно углеводов, определяется по уравнению

$$\frac{dN^{pot}_{rgr}}{dt} = N_{abs_{rgr}} + N_{res_r}, \qquad (2.27)$$

где N^{pot}_{rgr} — азот, потенциально доступный для синтеза структур корня, г N; N_{res_r} — резервный азот, неиспользованный на рост в предшествующий момент времени, г N.

Функционирующая зона поглощает азот как активным путем, так и с транспирационным током:

$$\frac{dN_{abs_{rfn}}}{dt} = \frac{dN^{max}_{abs}}{dt} \frac{N_S}{K_{N_{abs}} + N_S} F_{N_{abs}}(T_S) M_{rfn} + \frac{dN_{tr}}{dt}, \qquad (2.28)$$

где $N_{abs_{rfn}}$ — азот, поглощенный функционирующей зоной корня, г N; M_{rfn} — сухая масса функционирующей зоны, г.

Если рост не лимитирован количеством углеводов, скорость изменения количества азота, которое может быть использовано для роста надземных органов, опишем уравнением

$$\frac{dN^{pot}_{lsgr}}{dt} = N_{abs_{rfn}} + N_{res_{ls}} + N_{sen}, \qquad (2.29)$$

где N^{pot}_{lsgr} — азот, потенциально доступный для синтеза структур надземных органов, г N; $N_{res_{ls}}$ — резервный азот, неиспользованный на рост надземных органов в предшествующий момент времени, г N.

Распределение азота между растущими надземными органами моделируется нами, исходя из учета потребности этих органов в азоте. Задача состоит в том, чтобы выбрать показатель, характеризующий потребность растущего органа в азоте. Ван Кеулен [153] предлагает определять эту потребность по разнице между максимально возможным на данной фазе развития органа содержанием азота в нем и имеющимся в наличии. Такая предпосылка обоснована, но трудно реализуема. Мы предлагаем следующий подход к оценке показателя потребности. Если сравнивать количество азота, необходимое для роста органа в данный момент времени, с тем, которое имелось на предыдущий момент, то оказывается, что сразу после инициации органа для его роста необходимо удвоенное по сравнению с предыдущим количество азота, поскольку в этот период орган растет за счет деления клеток. В закончивший рост зрелый орган должно поступать азота на обновление белков (и общего азота) 0,1 % (по данным, приведенным в [145]) или 0,29 % (по данным [65]) от того количества азота, которое накоплено в органе на момент окончания его роста. Таким образом, параметр, определяющий потребность азота в органе, меняется в зависимости от фазы его развития от максимального значения в начальный период роста до минимума при окончании роста:

$$K^n_{N_i} = K^{n\,max}_{N_i} - \frac{K^{n\,max}_{N_i} - K^{n\,min}_{N_i}}{\sum T_i} \sum T, \qquad (2.30)$$

где $K^n_{N_i}$ — параметр, характеризующий потребность в азоте i-го растущего органа, безразмерный; $K^{n\,max}_{N_i}$ — параметр, характеризующий потребность в азоте i-го органа в начальный период роста, безразмерный; $K^{n\,min}_{N_i}$ — параметр, характеризующий потребность в азоте i-го органа при завершении роста, безразмерный; $\sum T$ — сумма эффективных температур, °С.

Как это следует из данных об изменении содержания белка в органе по мере его развития [86], параметр $K^n_{N_i}$ уменьшается со временем экспоненциально.

Потребность i-го растущего органа в азоте определится из соотношения

$$N^n_{i_{lsgr}} = N_{i_{lsgr}} K^n_{N_i}, \qquad (2.31)$$

где $N^n_{i_{lsgr}}$ — потребность i-го растущего органа в азоте, г N; $N_{i_{lsgr}}$ — содержание азота в i-м органе в предшествующий момент времени, г N.

Нетрудно теперь определить относительную потребность в азоте растущего i-го органа:

$$K^{nrel}_{N_i} = N^n_{i_{lsgr}} \Big/ \sum_1^i N^n_{i_{lsgr}}, \qquad (2.32)$$

где $K^{nrel}_{N_i}$ — параметр, определяющий относительную потребность в азоте i-го органа, безразмерный.

Зная количество лабильного азота в надземных органах и относительную потребность растущих органов в азоте, запишем уравнение для скорости включения азота в структуры i-го органа

$$\frac{dN^{pot}_{i_{lsgr}}}{dt} = \frac{dN^{pot}_{lsgr}}{dt} K^{nrel}_{N_i}, \qquad (2.33)$$

где $N^{pot}_{i_{lsgr}}$ — содержание азота в структурах i-го органа, г N.

Зная содержание азота в растущих надземных органах и в растущей зоне корней, а также значение γ_i, можно определить количество углерода, необходимое для включения в структуры имеющегося количества азота. На данном этапе развития модели значение γ_r рассматривается только как функция суммы эффективных температур, а значение γ_i для надземных органов корректируется уровнем азотного и углеводного питания. Определим

необходимое для роста при данной обеспеченности азотом количество углерода в предположении, что азотное и углеводное питание сбалансированы:

$$\frac{dC_{rgr}^{pot}}{dt}=\left(N_{rgr}+\frac{dN_{rgr}^{rot}}{dt}\right)\gamma_r-C_{rgr}, \tag{2.34}$$

$$\frac{dC_{i_{lsgr}}^{pot}}{dt}=\left(N_{i_{lsgr}}+\frac{dN_{i_{lsgr}}^{pot}}{dt}\right)\gamma_{i_{ls}}^{mid}-C_{i_{lsgr}}, \tag{2.35}$$

где C_{rgr}^{pot} — углерод, необходимый для роста корня, г С; γ_r — значение C/N растущей зоны корней; $C_{i_{lsgr}}^{pot}$ — углерод, необходимый для роста i-го надземного органа; $\gamma_{i_{ls}}^{mid}$ — значение C/N i-го растущего надземного органа при сбалансированном питании.

Чтобы оценить степень дисбаланса между углеводным и азотным питанием и, следовательно, определить наличие и объем углеводных и азотных резервов и истинное значение соотношения C/N растущих органов, найдем количество лабильных углеводов, которые потенциально могут быть включены в структуры.

Согласно концепции Торили [213] об эффективности превращения углеводов в сухое вещество, примем, что лабильные углеводы из пула включаются в четыре компартмента: 1) углеводы структур растущих органов; 2) углеводы, затрачиваемые на дыхание поддержания; 3) углеводы, затрачиваемые на дыхание роста и 4) резервные углеводы. Следует отметить, что исследователи одной из ведущих групп, работающих в данной области, полагают, что в моделях с шагом сутки и более учет резервов ассимилятов не имеет смысла [182]. Мы полагаем, что это справедливо лишь для случая сбалансированного питания. Действительно, резервов углеводов не будет отмечено по истечении суток, если снабжение азотом адекватно или избыточно (в последнем случае фиксируются резервы азота). Если азота недостаточно, остаются резервы углеводов. И азотные и углеводные резервы играют в последующем регуляторную роль.

Скорость образования лабильных углеводов, доступных для включения в структуры растущих органов, оценивается по уравнению

$$\frac{dC_M^{pl}}{dt}=Y_G\left(C_{lab}^{pl}+C_{res}^{pl}-RM_{pl}\right), \tag{2.36}$$

где C_M^{pl} — углеводы, доступные для включения в структуры, г С; Y_G — параметр, характеризующий превращение углеводов в сухое вещество, безразмерный; C_{lab}^{pl} — пул лабильных углеводов растения, г С; C_{res}^{pl} — резервные углеводы, неиспользованные для синтеза структур в предыдущий момент времени, г С; RM_{pl} — дыхание поддержания, г С.

Скорость дыхания поддержания структур описывается уравнением

$$\frac{dRM_{pl}}{dt}=k_{RM}Q_{10}^{(T_A-25)/10}M_{pl}k_{ont}, \tag{2.37}$$

где k_{RM} — коэффициент, характеризующий затраты углеводов на дыхание поддержания, г С · (г с. в.)$^{-1}$; Q_{10} — температурный коэффициент дыхания; T_A — температура, °С; M_{pl} — сухая биомасса растения; k_{ont} — параметр, характеризующий влияние фазы онтогенеза.

Чтобы определить наличие и степень дисбаланса между азотным и углеводным питанием, оценим разницу между имеющимися в растении лабильными углеводами и требующимися для синтеза структур при данном количестве азота:

$$\frac{dC_{res}^{pl}}{dt}=C_M^{pl}-C_{rgr}-\sum_{i=1}^{i_{lsgr}}C_{i_{lsgr}}. \tag{2.38}$$

Если $C_{res}^{pl}=0$, то азотное и углеводное питание полностью сбалансированы и пулы азота и углеводов полностью затрачены на структурный рост. В таком случае процесс распределения следует считать законченным и результат распределения запишется следующим образом:

$$\frac{dC_{rgr}^{str}}{dt}=\frac{dC_{rgr}^{pot}}{dt}, \tag{2.39}$$

$$\frac{dN_{rgr}^{str}}{dt}=\frac{dN_{rgr}^{pot}}{dt}, \tag{2.40}$$

$$\frac{dC_{i_{lsgr}}^{str}}{dt}=\frac{dC_{i_{lsgr}}^{pot}}{dt}, \tag{2.41}$$

$$\frac{dN_{i_{lsgr}}^{str}}{dt}=\frac{dN_{i_{lsgr}}^{pot}}{dt}, \tag{2.42}$$

$$\frac{dC_{res}^{pl}}{dt}=0, \tag{2.43}$$

$$\frac{dN_{res}^{pl}}{dt}=0, \tag{2.44}$$

$$\gamma_{i_{ls}}=\gamma_{i_{ls}}^{mid}. \tag{2.45}$$

Если $C_{res}^{pl}>0$, это говорит об избытке углеводов и недостатке азота. В случае, если значение $\gamma_{i_{ls}}$ не превышало максимально возможного на данной фазе развития органа, путем постепенного

повышения $\gamma_{i_{ls}}$ (не выше $\gamma^{max}_{i_{ls}}$) снизим значение C^{pl}_{res}. Тогда результат распределения запишется в виде

$$\frac{dC^{str}_{i_{lsgr}}}{dt} = \frac{dC^{pot2}_{i_{lsgr}}}{dt} \tag{2.46}$$

при $\gamma^{mid}_{i_{ls}} < \gamma_{i_{ls}} \leqslant \gamma^{max}_{i_{ls}}$ и $C^{pl}_{res} \geqslant 0$,

где $C^{pot2}_{i_{lsgr}}$ — содержание углерода, необходимое для роста i-го надземного органа при недостатке азота, г С; $\gamma^{max}_{i_{ls}}$ — максимально возможное значение $\gamma_{i_{ls}}$ при недостатке азота.

Такая корректировка значения $\gamma_{i_{ls}}$ и частичное (или полное) устранение дисбаланса приводят к снижению процентного содержания азота до значения, соответствующего низкому уровню азотного питания. Если при $\gamma_{i_{lsgr}} = \gamma^{max}_{i_{lsgr}}$ все же остаются резервы углеводов, необходимо оценить уровень азотного стресса. Примем, что началом азотного стресса является момент, когда концентрация углеводов превышает значение, при котором начинается подавление фотосинтеза, а следовательно, ограничение роста вследствие недостатка углеводов. При недостатке азота большее количество азота остается для роста корней, поскольку в этом случае действует принцип морфогенетического градиента. Тогда часть азота, поглощенного функционирующей зоной, распределяется в растущую зону. Можно принять, что коэффициент, регулирующий это распределение, изменяется от нуля [если концентрация углеводных резервов меньше минимальной критической концентрации в уравнении (2.10)] до единицы [если концентрация углеводных резервов больше максимальной критической концентрации в уравнении (2.10)]. Предлагаемая нами оценка азотного стресса основана на представлениях Гринвуда [136], согласно которым азотный стресс рассматривается как доля, на которую снижается скорость роста растения по сравнению с максимальной скоростью при нелимитированном снабжении азотом. Для «модельного» представления этой ситуации логично принять, что с возрастанием резервов углеводов от 15 до 45 % уровень азотного стресса возрастает от 0 до 1. В первом приближении можно принять это возрастание линейным, хотя, по данным [136], его следует описать экспонентой.

Влияние азотного стресса на распределение учитывается на следующем шаге модели. Скорость поступления азота из функционирующей зоны корня в надземные органы запишется в этом случае в виде

$$\frac{dN^{pot2}_{lsgr}}{dt} = \frac{dN_{abs_{rfn}}}{dt}(1 - k_{N_s}) + N_{sen}, \tag{2.47}$$

где N^{pot2}_{lsgr} — содержание азота в растущих надземных органах при недостатке азота, г N; k_{N_s} — коэффициент, характеризующий уровень азотного стресса.

Количество азота, доступное для синтеза структур растущей зоны корня, в таком случае возрастает и скорость поступления азота в растущую зону запишется в виде

$$\frac{dN^{pot2}_{rgr}}{dt} = \frac{dN_{abs_{rgr}}}{dt} + \frac{dN_{abs_{rfn}}}{dt} k_{N_s}, \tag{2.48}$$

где N^{pot2}_{rgr} — содержание азота в растущей зоне корня при недостатке азота, г N.

Таким образом, вследствие отвлечения бо́льшего количества азота на рост корней в корни поступит и большее количество углеводов. В итоге скорость роста корней будет возрастать и сухая масса их также увеличится в сравнении с массой при адекватном азотном питании. При длительном азотном стрессе сухая масса корней может превысить сухую массу надземных органов (на фоне общего снижения роста растения, вызванного недостатком азота).

Если при оценке углеводного баланса оказывается, что значение $C^{pl}_{res} = 0$, это указывает на избыток азота. «Устранить» (полностью или частично) избыток азота, если значение $\gamma_{i_{ls}}$ не было ниже минимально возможного на данной фазе развития органа, можно, уменьшая $\gamma_{i_{ls}}$ (не ниже $\gamma^{min}_{i_{ls}}$) и повышая тем самым значение C^{pl}_{res}. Если при каком-либо значении $\gamma_{i_{ls}}$, бо́льшем или равном $\gamma^{min}_{i_{ls}}$, значение C^{pl}_{res} обращается в нуль, то дисбаланс следует считать устраненным и содержание углерода в структурах i-го растущего надземного органа запишется в виде

$$\frac{dC^{str}_{i_{lsgr}}}{dt} = \frac{dC^{pot3}_{i_{lsgr}}}{dt} \tag{2.49}$$

при $\gamma^{min}_{i_{ls}} \leqslant \gamma_{i_{ls}} < \gamma^{mid}_{i_{ls}}$ и $C^{pl}_{res} = 0$,

где $C^{pot3}_{i_{lsgr}}$ — содержание углерода, необходимое для роста i-го надземного органа при избытке азота, г С; $\gamma^{min}_{i_{ls}}$ — минимальное значение $\gamma_{i_{ls}}$ при избытке азота.

Корректировка значения $\gamma_{i_{ls}}$ и частичное (или полное) устранение дисбаланса приводит к увеличению содержания азота (в процентах) до значения, соответствующего высокому уровню азотного питания. Если устранить дисбаланс не удается даже при минимальном значении $\gamma_{i_{ls}}$, это говорит о значительном избытке азота. Тогда, поскольку согласно концепции морфогенетического приоритета при недостатке углеводов приоритет в их использовании принадлежит надземным органам, недостающее количество

углеводов «снимается» с корней. В результате рост корней снижается и при значительном избытке азота может прекратиться, т. е. будет наблюдаться отравление растения избытком азота. В этих случаях включение углерода в структуры растущей зоны корня снижается по сравнению с адекватным уровнем азотного питания:

$$\frac{dC^{str}_{rgr}}{dt} = \frac{dC^{pot}_{rgr}}{dt} - |C^{pl}_{res}|, \qquad (2.50)$$

где C^{str}_{rgr} — углерод структур растущей зоны корня при избытке азота, г С.

Резервы азота определятся по соотношению

$$N^{pl}_{res} = \frac{dN^{pot}_{rgr}}{dt} - \frac{dN^{str}_{rgr}}{dt}, \qquad (2.51)$$

где N^{str}_{rgr} — азот структур растущей зоны корня при избытке азота, г N.

Значение N^{str}_{rgr} определяется исходя из значения C^{str}_{rgr}:

$$\frac{dN^{str}_{rgr}}{dt} = (C^{str}_{rgr}/\gamma_r) - N^{str}_{rgr}. \qquad (2.52)$$

Зная содержание структурного углерода и азота в ткани, а также содержание резервов[1], можно определить количество прочносвязанных углеродных структур (ПСТС) — углеводов клеточных стенок; слабосвязанных углеродных структур (ССТС) — крахмала; слабосвязанных структур, содержащих углерод и азот (ССТСN), — белков; лабильных структур (ЛСТСN) — аминокислот; лабильного азота (ЛN) — нитратов.

Распределение азота и углерода между отдельными структурами опишем системой уравнений

$$\frac{dN_{i_{am}}}{dt} = \frac{dN^{str}_{i_{gr}}}{dt} K_{PA},$$

$$\frac{dN_{i_{pr}}}{dt} = \frac{dN^{str}_{i_{gr}}}{dt} - \frac{dN_{i_{am}}}{dt},$$

$$\frac{dN^{pl}_{res}}{dt} = \frac{dN_{lab}}{dt} - \frac{dN_{i_{am}}}{dt} - \frac{dN_{i_{pr}}}{dt},$$

$$\frac{dC_{i_{pr}}}{dt} = \frac{dN_{i_{pr}}}{dt} \gamma_{i_{pr}},$$

$$\frac{dC_{i_{cw}}}{dt} = \frac{dC^{str}_{i_{gr}}}{dt} - \frac{dC_{i_{pr}}}{dt},$$

$$\frac{dC^{pl}_{res}}{dt} = \frac{dC^{pl}_{M}}{dt} - \frac{dC_{i_{pr}}}{dt} - \frac{dC_{i_{cw}}}{dt},$$

$$i \in r,\ l,\ s,\ rep, \qquad (2.53)$$

[1] Принимается, что резервы азота — это нитраты, углерода — крахмал.

где $N_{i_{am}}$ — азот аминокислот i-го органа, г N; $N^{str}_{i_{gr}}$ — структурный азот i-го растущего органа, г N; k_{PA} — параметр, определяющий степень включения аминокислот в белки на данной фазе развития органа, безразмерный; $N_{i_{pr}}$ — азот белка i-го органа, г N; $C_{i_{pr}}$ — углерод белка i-го органа, г С; $\gamma_{i_{pr}}$ — отношение С/N в белках для i-го органа, безразмерный; $C_{i_{cw}}$ — углерод клеточных стенок i-го органа, г С.

Скорость изменения сухой массы отдельных структур описывается следующими уравнениями:

$$\frac{dM_{i_{pr}}}{dt} = \frac{dN_{i_{pr}}}{dt} k_{pr}, \qquad (2.54)$$

$$\frac{dM_{i_{st}}}{dt} = \frac{dC_{i_{st}}}{dt} k_{CM}, \qquad (2.55)$$

$$\frac{dM_{i_{cw}}}{dt} = \frac{dC_{i_{cw}}}{dt} k_{CM}, \quad i \in r,\ l,\ s,\ rep, \qquad (2.56)$$

где $M_{i_{pr}}$ — содержание белка в i-м растущем органе, г; $M_{i_{st}}$ — содержание крахмала в i-м органе, г; $M_{i_{cw}}$ — содержание вещества клеточных стенок в i-м органе, г; k_{pr}, k_{CM} — пересчетные коэффициенты.

Сухую массу растущих структур всего растения можно найти, суммируя массу отдельных структур по всем органам.

Если в модели не предусмотрен учет распределения азота и углерода между отдельными структурами, скорость роста отдельных органов и растения в целом определяется скоростью роста структур и резервов

$$\frac{dM^{str}_{i_{gr}}}{dt} = \frac{dC^{str}_{i_{gr}}}{dt} k_{CM} + \frac{dN^{str}_{i_{gr}}}{dt} k_{pr},$$

$$\frac{dM^{pl}_{res}}{dt} = \frac{dC^{pl}_{res}}{dt} k_{CM} + \frac{dN^{pl}_{res}}{dt},$$

$$\frac{dM_{plgr}}{dt} = \sum_{1}^{i} \frac{dM^{str}_{i_{gr}}}{dt} + \frac{dM^{pl}_{res}}{dt}, \quad i \in r,\ l,\ s,\ rep, \qquad (2.57)$$

где $M^{str}_{i_{gr}}$ — сухая масса структур, г; M^{pl}_{res} — сухая масса резервов, г; M_{plgr} — сухая масса растущих органов растения, г.

С момента когда в растении появляются функционирующие и стареющие органы, скорость изменения сухой биомассы растения описывается уравнением

$$\frac{dM_{pl}}{dt} = \frac{dM_{plgr}}{dt} + \frac{dM_{plfn}}{dt} - \frac{dM_{plsen}}{dt}, \qquad (2.58)$$

где M_{pl} — сухая масса растения, г; M_{plfn} — сухая масса функционирующих органов растения, г; M_{plsen} — сухая масса стареющих органов растения, г.

Скорость увеличения метаболически активной сухой массы закончивших рост органов растения определяется по уравнению

$$\frac{dM_{plfn}}{dt} = \sum_{1}^{i} \frac{dM_{i_{gr}}^{mat}}{dt}, \qquad (2.59)$$

где $M_{i_{gr}}^{mat}$ — сухая масса закончившего рост i-го органа, г.

Снижение сухой массы при отмирании органов определяется из блока старения. Старение, вызванное азотным и (или) водным стрессом и «естественное», наступающее после цветения, моделируется через распад белковых структур. Если старение обусловлено снижением фотосинтеза в посеве, то количество отмирающей биомассы определяется нехваткой углеводов на дыхание поддержания.

Если принять, что стареют только закончившие рост органы, хотя при сильных стрессах возможно старение растущих органов, можно записать изменение скорости отмирания биомассы

$$\frac{dM_{plsen}}{dt} = N_{fn} k_{sen}^{N} k_{ML}, \qquad (2.60)$$

где N_{fn} — содержание азота во всех метаболически активных закончивших рост органах, г; k_{sen}^{N} — коэффициент, определяющий долю азота, необходимую для обновления белков; k_{ML} — пересчетный коэффициент.

Реализация предложенного варианта распределения возможна в случае, если питание растений сбалансировано по всем элементам. Поэтому возникает необходимость учета обеспеченности растения фосфором и калием. В имеющихся в настоящее время моделях фосфорного питания центральным фактором является содержание фосфора (в процентах) во всем побеге [39]. Такой подход имеет ряд недостатков, которые отмечаются и в [39]. Мы полагаем возможным (поскольку фосфор оказывает влияние на синтез белков) учитывать количество фосфора как регулирующего фактора через соотношение P/N. Это соотношение показывает, какое количество фосфора обеспечивает усвоение единицы поглощенного азота. В случае сбалансированного по азоту и фосфору питания должно соблюдаться следующее равенство:

$$P_{need} = \gamma_{PN}(N_{rgr}^{str} + N_{lsgr}^{str}), \qquad (2.61)$$

где P_{need} — необходимое количество фосфора, г P; γ_{PN} — отношение P/N.

В случае, если необходимое количество фосфора больше имеющегося в растении пула, это означает недостаток фосфора и неполное использование азота на синтез белков. В растении складывается ситуация в значительной мере аналогичная той, которая наблюдается при недостатке азота.

Возможен и другой путь учета влияния фосфора на рост и распределение. Он связан с описанием воздействия фосфора на энергетическую эффективность дыхания и в связи с этим с внесением поправок в коэффициенты дыхания роста, поскольку при недостатке фосфора возрастает доля несопряженного с фосфорилированием окисления глюкозы, а значит, и доля «бесполезного» дыхания.

Моделирование влияния калия на рост и распределение представляет значительные трудности в связи с его полифункциональной ролью в жизни растения. На данном этапе развития модели мы учитываем, во-первых, влияние калия на утилизацию азота [203]. Поскольку тонкие механизмы синтеза белка нами не моделируются, то влияние калия может быть учтено аналогично влиянию фосфора через соотношение N/K. На одном и том же фоне азотного питания увеличение дозы калия активирует метаболические пути превращений азота, в результате чего обменные процессы приобретают направление, аналогичное тому, которое складывается при повышенных дозах азота. Например, увеличение дозы калия даже при довольно низком уровне азота приводит к возрастанию отношения «побег—корень» [203]. Вторым каналом, по которому возможно учесть влияние калия, является его воздействие на интенсивность фотосинтеза через изменение емкости стока (sink capacity), а в модели — через изменение функции $F_P(C_{res})$ в уравнении (2.11).

Следует отметить, что на фоне любого данного уровня минерального питания вследствие его флуктуаций, вызываемых условиями внешней среды, влияющими на превращения минеральных элементов в почве, всегда возможны ситуации, когда использование одного элемента ограничено недостатком или избытком другого. Растение уравновешивает это несоответствие, регулируя использование (на синтез структур) углеводов и минеральных элементов из пулов. Если же растение с самого начала выращивается, например, на почвах, бедных азотом, то с самого начала формируется соответствующий этому уровню питания габитус растения: в данном случае при общей низкой скорости роста отмечается разрастание корневой системы. Тогда регуляция использования пулов происходит уже в пределах сложившегося габитуса растения.

Потоковая диаграмма субмодели распределения ассимилятов представлена на рис. 2.3.

Чтобы реализовать распределение азота согласно предлагаемому нами принципу, необходимо знать сухую массу растущей и функционирующей зоны корня, т. е. необходимо оценивать на каждом шаге модели, какая доля растущей ткани корня закончила рост и какая доля функционирующей ткани отмирает. Будем исходить из того, что в любой момент времени в корне имеется зона деления клеток, зона растяжения, функционирующая зона и недеятельная зона. Прежде чем описать размеры этих зон в единицах сухой массы, опишем их в пределах количества клеток. Скорость изменения количества клеток в меристеме

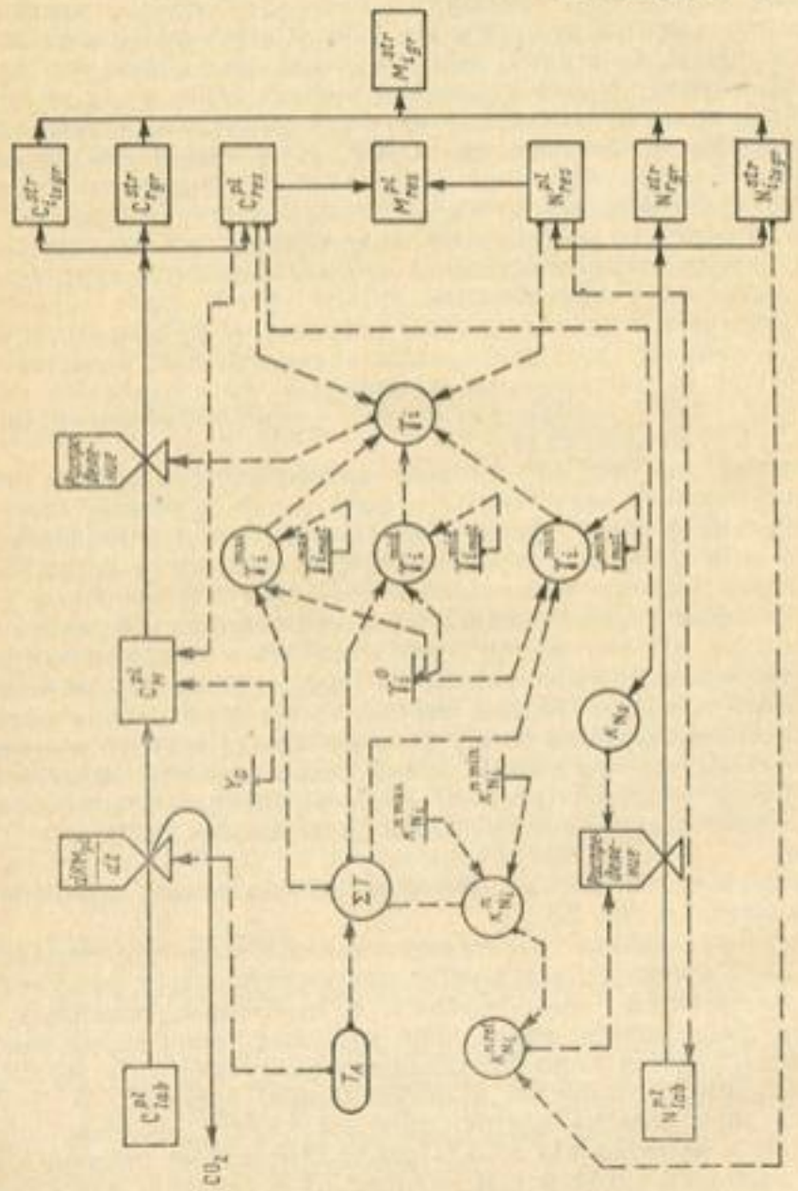


Рис. 2.3. Диаграмма потоков вещества и информации при моделировании распределения ассимилятов и роста (символика Форрестера).

Усл. обозначения см. в тексте.

определим в зависимости от числа делящихся и закончивших деление клеток:

$$\frac{dn^m_{rgr}}{dt} = n^m_{rgr} + \left[\left(k^{md}_{rgr} k^{div}_{rgr} n^m_{rgr}\right) - k^{el}_{rgr}\left(k^{md}_{rgr} k^{div}_{rgr} n^m_{rgr}\right)\right], \qquad (2.62)$$

где n^m_{rgr} — количество клеток в меристеме; k^{md}_{rgr} — параметр, показывающий, какая доля клеток меристемы делится; k^{div}_{rgr} — параметр, определяющий количество клеток, закончивших деление; k^{el}_{rgr} — параметр, определяющий долю клеток меристемы, перешедших к растяжению.

Скорость изменения количества клеток в зоне растяжения опишем уравнением

$$\frac{dn^{el}_{rgr}}{dt} = n^{el}_{rgr} + k^{el}_{rgr} n^{div}_{rgr} - k^{l}_{rgr} n^{el}_{rgr}, \qquad (2.63)$$

где n^{el}_{rgr} — количество клеток в зоне растяжения; k^{l}_{rgr} — параметр, определяющий долю закончивших рост клеток; n^{div}_{rgr} — количество клеток, закончивших деление.

Примем, что скорость изменения сухой массы зон корня пропорциональна скорости изменения количества клеток в них. Тогда параметр k^{md}_{rgr}, показывающий, какая доля клеток меристемы делится, определит и то, какая доля массы меристемы удваивается; параметр k^{el}_{rgr}, определяющий долю клеток меристемы, перешедших к растяжению, определит и прирост массы зоны растяжения; параметр k^{l}_{rgr} определит прирост массы функционирующей зоны. В соответствии с этим для скорости изменения сухой массы зоны меристемы запишем

$$\frac{dM^m_{rgr}}{dt} = M^m_{rgr} + k^{md}_{rgr} k^{div}_{rgr}\left(2M^m_{rgr}\right) - k^{el}_{rgr} M^m_{rgr}, \qquad (2.64)$$

где M^m_{rgr} — сухая масса меристематической зоны.

Скорость изменения сухой массы зоны растяжения и всей растущей зоны можно описать уравнениями

$$\frac{dM^{el}_{rgr}}{dt} = M^{el}_{rgr} + k^{el}_{rgr} M^m_{rgr} - k^{l}_{rgr} M^{el}_{rgr} \qquad (2.65)$$

и

$$\frac{dM_{rgr}}{dt} = \frac{dM^m_{rgr}}{dt} + \frac{dM^{el}_{rgr}}{dt}, \qquad (2.66)$$

где M^{el}_{rgr} — сухая масса зоны растяжения.

Аналогично скорость изменения функционирующей массы корня определится по уравнению

$$\frac{dM_{rfn}}{dt} = M_{rfn} + k^{l}_{rgr} M^{el}_{rgr} - k^{sen}_{rfn} M_{rfn}, \qquad (2.67)$$

где k^{sen}_{rfn} — параметр, определяющий долю отмирающей биомассы корня.

Все изложенное справедливо для отдельного корня, а в рамках целого растения необходимо знать количество корней. В первом приближении можно принять, что общее количество корней растения определяется количеством зародышевых и боковых корней, которое оценивается эмпирически.

Задача состоит в том, чтобы, задав начальные значения биомасс различных зон, оценить параметры k^{md}_{rgr}, k^{div}_{rgr}, k^{el}_{rgr} и k^{sen}_{rfn}. Параметр k^{md}_{rgr}, определяющий соотношение имеющихся в меристеме клеток и делящихся клеток, имеет значение, близкое к ln 2 [17, 18]. Значение параметра k^{div}_{rgr} можно определить, зная продолжительность митотического цикла и влияние на этот процесс внешних условий. Если продолжительность митотического цикла при оптимальных условиях составляет t^{opt}_d, то с учетом внешних условий она составит

$$t_d = t^{opt}_d F^{md}_r(T_S) F^{md}_r(W_S) F^{md}_r(N_{rgr}), \qquad (2.68)$$

где t_d — фактическая продолжительность митотического цикла, ч; $F^{md}_r(T_S)$ — функция влияния температуры на продолжительность цикла; $F^{md}_r(W_S)$ — функция влияния влажности на продолжительность цикла; $F^{md}_r(N_{rgr})$ — функция влияния концентрации азота на продолжительность цикла.

Тогда значение k^{div}_{rgr} находится из соотношения

$$k^{div}_{rgr} = t^{opt}_d / t_d. \qquad (2.69)$$

Поскольку переход клеток к растяжению связан с частотой делений, то параметры k^{div}_{rgr} и k^{el}_{rgr} можно принять одинаковыми.

Определенные трудности возникают при оценке параметров k^{f}_{rgr} и k^{sen}_{rfn}. При определении значения параметра k^{f}_{rgr} можно опираться на экспериментальные данные о стационарном росте корня. При стационарном росте скорость выхода клеток из зоны растяжения [17, 18], а следовательно, и скорость увеличения функционирующей массы корня равна скорости перехода клеток к растяжению (т. е. скорости увеличения сухой массы зоны растяжения). При меняющихся условиях среды эта закономерность нарушается. Например, известно, что продолжительность растяжения сокращается при повышении температуры. Таким образом, при повышении температуры до оптимального для роста корня значения скорость нарастания функционирующей массы корня будет увеличиваться, а затем снизится. Это можно учесть через соответствующую функцию влияния. Что касается оценки k^{sen}_{rfn}, то аналогичным образом, зная время жизни клетки в функционирующей зоне при стационарном росте, можно определить сокращение или удлинение этого времени при изменении внешних условий.

Для реализации предлагаемого варианта распределения необходимо знать время начала видимого роста органа и окончания роста. На данном этапе разработки модели длительность периода роста органа рассчитывается по сумме эффективных температур, однако более перспективным является расчет на основании динамической модели развития, построенной, как и модель распределения ассимилятов, по механистическому типу. Несмотря на большой практический и теоретический интерес, который представляет собой моделирование развития растений, эта область до сих пор остается «белым пятном» в моделировании продукционного процесса растений. На уровне целого растения динамические модели развития сельскохозяйственных культур не разрабатывались. Главная причина состоит, на наш взгляд, в том, что в полной модели развития, адекватно описывающей процесс, должна быть формализована органообразовательная деятельность верхушки побега и качественная ее смена при переходе от вегетативного пути развития к репродуктивному. Такое моделирование на микроуровне трудно соотнести с макроуровнем длиннопериодных динамических моделей.

Рассмотрим концептуальную модель развития, разработанную в [59]. Развитие высшего растения целесообразно представить как процесс реализации запрограммированных в геноме изменений функциональной и формообразовательной деятельности, детерминируемый условиями внешней среды. Определяющими в развитии целого растения являются:

1) органообразовательная деятельность верхушки побега в целом, а также вегетативного и репродуктивного конусов нарастания и качественная смена органообразовательной деятельности конуса при переходе к репродуктивному развитию;

2) развитие отдельных органов с момента их возникновения до отмирания;

3) коррелятивные отношения между отдельными развивающимися органами, а также между органами и верхушкой побега.

Следовательно, моделирование развития целого растения сводится к концептуальному и(или) математическому описанию указанных выше процессов во взаимосвязи их между собой и с условиями внешней среды. Основная трудность при моделировании развития в рамках длиннопериодных динамических моделей состоит в описании органообразовательной деятельности конуса нарастания и верхушки побега в целом и в моделировании переключения развития с вегетативного на репродуктивный путь. При моделировании органообразовательной деятельности в качестве основной характеристики процесса наиболее целесообразно принять продолжительность пластохрона. Известно, что отчленение

зачатка листа на апексе возможно лишь после достижения апексом определенной массы, наибольшей при прочих равных условиях. После отчленения зачатка масса апекса минимальна. Зная скорость роста апекса, можно определить продолжительность пластохрона.

Продолжительность пластохрона оценивается как промежуток времени, в течение которого масса апекса увеличивается от минимальной до максимальной. Время инициации междоузлий и придаточных корней определяется исходя из продолжительности пластохрона. Временем созревания пазушной почки считается момент, когда она содержит максимальное (для данного вида) число листовых зачатков, что можно также оценить по числу пластохронов.

Развитие органа после его инициации представляет собой последовательную смену типов функциональной деятельности: рост (новообразование структур), зрелость (осуществление структурами присущих им жизненных функций), старение (распад структур) и отмирание. Коррелятивные отношения между органами моделируются в системе распределения ассимилятов. В конечном итоге задача сводится к моделированию роста апекса и распределению в апекс ростовых субстратов. Предлагаемый нами подход к распределению ассимилятов может быть использован для оценки распределения субстратов в растущий апекс.

При моделировании переключения развития с вегетативного на репродуктивный путь мы использовали гормонально-трофическую теорию развития [93], суть которой состоит в том, что регулирующая роль в развитии принадлежит гормонам (гиббереллины, ауксины, кинины) и трофическим факторам (сахара, аминокислоты, аскорбиновая кислота). У всех растений независимо от характера их фотопериодической реакции в условиях длинного дня возрастает содержание в листьях углеводов и гиббереллинов, а в стеблевых почках — ауксинов. В условиях короткого дня в листьях возрастает содержание азотистых соединений и антезинов, а в стеблевых почках — метаболитов нуклеинового обмена.

Для перехода конуса нарастания из вегетативного состояния во флоральное необходимо определенное соотношение указанных компонентов, запрограммированное генетически. Длиннодневные виды переходят к репродуктивному развитию по достижении наибольших значений соотношений углеводы/азот, гиббереллины/антезины, ауксины/метаболиты нуклеинового обмена, а короткодневные виды — при достижении наименьших значений этих соотношений.

При практической реализации модели наибольшие трудности представляет оценка роста апекса, необходимая для определения продолжительности пластохрона, и оценка количества регуляторных структур. Математическое описание модели и литература, использованная при разработке концепции, приводятся в [59].

2.2.3. Моделирование процесса синтеза химических компонентов, определяющих качество хозяйственно ценной части урожая

У различных сельскохозяйственных культур компоненты хозяйственно ценной части урожая, характеризующие качество, различны. Соответственно этому состав пула субстратов для синтеза запасов и пути формирования этого пула неодинаковы для разных культур, а для одной и той же культуры неодинаковы при разных условиях внешней среды. Поэтому моделирование образования пула субстратов для синтеза запасов целесообразнее рассмотреть при описании динамических моделей отдельных групп сельскохозяйственных культур.

Однако подходы к моделированию процесса синтеза запасов достаточно общи для разных типов запасающих органов. Можно выделить два подхода разной степени сложности, зависящей от сложности модели в целом. Скорость синтеза запасов можно рассматривать как функцию концентрации лабильных субстратов в запасающем органе и условий внешней среды. При втором, более простом подходе скорость синтеза запасов определяется максимально возможной скоростью синтеза, внешними условиями и размером субстратных пулов. В первом случае необходимо оценивать скорость перетока субстратов к месту синтеза, во втором переток не учитывается, а извлечение из пула субстратов для синтеза зависит от потребности в них. В этом последнем случае не конкретизируется, в каком компартменте локализуются резервы субстратов.

Количество доступных для перетока в запасающие органы лабильных субстратов обозначим через $S_{sub_{lab}}$, подразумевая под этим углеводные и в зависимости от культуры азотсодержащие субстраты. Количество субстрата в запасающем органе обозначим через $S_{sub_{lab}}$ и запишем для скорости синтеза любого запасного компонента уравнение Михаэлиса—Ментен

$$\frac{dS_{stor}}{dt} = \frac{dS_{stor_{max}}}{dt} \frac{S_{sub_{stor}}}{K_{stor} + S_{sub_{stor}}} F_{stor}(EXC), \qquad (2.70)$$

где $S_{stor_{max}}$ — максимально возможное содержание данного запасного компонента, г·(запасающий орган)$^{-1}$; $S_{sub_{stor}}$ — количество лабильных субстратов в запасающем органе, г·(орган)$^{-1}$; K_{stor} — константа Михаэлиса—Ментен, г·(орган)$^{-1}$; F_{stor} (EXC) — обобщенная функция влияния внешних условий на скорость процесса, безразмерная.

Скорость изменения значения $S_{sub_{stor}}$ зависит от соотношения скоростей притока субстрата в запасающий орган и использования для синтеза (в случае углеводного субстрата следует учесть и затраты на дыхание, связанное с синтезом запасов). Скорость транспорта субстрата примем пропорциональной разности

концентраций в запасающем органе и органе-доноре, например в листе, как это сделано для сахарозы в [215]:

$$\frac{dF_{s_{sub}}}{dt} = \rho_{fl}\left(\frac{S_{sub_{lab}}}{V_d} - \frac{S_{sub_{stor}}}{V_{stor}}\right), \qquad (2.71)$$

где $F_{s_{sub}}$ — поток субстрата в запасающий орган, г; ρ_{fl} — проводимость флоэмы для данного субстрата, см³·сут⁻¹; V_d — объем органа-донора, см³; V_{stor} — объем запасающего органа, см³.

Следовательно, скорость транспорта зависит от градиента концентрации. В отличие от метаболического градиента, напряженность которого определяется фазой развития органа и который становится равным нулю по окончании роста органа, объемный концентрационный градиент «работает» до тех пор, пока приток пулов не лимитируется размером самих пулов, емкостью запасающего органа или же внешними условиями, влияющими на скорость синтеза запасов.

При высокой скорости отложения субстратов в запас (значение $S_{sub_{stor}}/V_{stor}$ уменьшается) поток субстрата в запасающий орган возрастает. При низкой скорости (значение $S_{sub_{stor}}/V_{stor}$ увеличивается) поток субстрата снижается и в органе-доноре накапливаются резервы. В запасающем органе количество резервов определяется значением $S_{sub_{stor}}$, скорость изменения которого описывается уравнением

$$\frac{dS_{sub_{stor}}}{dt} = \frac{dS_{stor}}{dt} - \frac{dFs_{sub}}{dt}. \qquad (2.72)$$

Задача сводится к нахождению разрешающего оператора системы уравнений (2.70)—(2.72). Такой подход к моделированию синтеза запасов представляет теоретический интерес, однако использование его для решения практических задач ограничивается в связи с трудностями оценки таких параметров, как K_{stor} и ρ_{fl} и переменных V_d и V_{stor}.

В данном случае наибольшую трудность представляет оценка проводимости флоэмы. Во-первых, она определяется на основании сопротивления флоэмы, а учет сопротивления флоэмы, на наш взгляд, имеет смысл, если сопротивление может быть оценено из самой модели. Во-вторых, проводимость флоэмы различна для разных соединений. Например, в [47] отмечается, что проводимость флоэмы, по-видимому, для углеводов ниже, чем для азотистых веществ.

Максимально возможная при оптимальных для процесса условиях скорость синтеза запасов (этот параметр необходимо оценивать и при втором подходе) определяется генотипом и для каждой культуры, а в пределах каждой культуры — для сорта, находится на основании экспериментальных данных.

Второй подход к моделированию синтеза запасов перспективен для использования в длиннопериодных динамических моделях. Запишем скорость синтеза запасных углеводов как функцию

потенциальной, т. е. максимально возможной, скорости синтеза и внешних условий

$$\frac{dC^p_{stor}}{dt} = \frac{dC^{max}_{stor}}{dt} F^C_{stor}(EXC), \qquad (2.73)$$

где C^p_{stor} — отложение углеводов в запас при нелимитированном снабжении субстратом; C^{max}_{stor} — максимально возможное содержание углеводов в запасающем органе; $F^C_{stor}(EXC)$ — функция влияния внешних условий на синтез запасных углеводов.

Определим затраты на синтез данного количества запасных углеводов

$$\frac{dC_s}{dt} = \frac{dC^p_{stor}}{dt} + \frac{dR^C_{stor}}{dt}, \qquad (2.74)$$

где C_s — общие затраты лабильных углеводов на синтез углеводных запасов; R^C_{stor} — энергетические затраты на синтез данного количества запасов.

В зависимости от того, какой тип углеводных запасов (крахмал, жиры) рассматривается, значения R^C_{stor} будут разными.

Чтобы сбалансировать систему «лабильные субстраты—запасы», определим затраты углеводов на синтез неуглеводных запасов, полагая, что в большинстве случаев это белки. Скорость синтеза белков опишем уравнением

$$\frac{dN_{stor}}{dt} = \frac{dN^{max}_{stor}}{dt} F^N_{stor}(EXC), \qquad (2.75)$$

где N_{stor} — отложение в запас азотсодержащих субстратов; N^{max}_{stor} — максимально возможное содержание белков в запасающем органе; $F^N_{stor}(EXC)$ — функция влияния внешних условий на синтез запасных белков.

Определим энергетические затраты на синтез данного количества белков

$$\frac{dC_{sN}}{dt} = \frac{dR^N_{stor}}{dt}\,\frac{dN_{stor}}{dt}, \qquad (2.76)$$

где C_{sN} — затраты углеводов на синтез запасного белка; R^N_{stor} — дыхание, связанное с синтезом единицы белка.

Тогда фактическая скорость накопления запасных углеводов определится по уравнениям

$$\frac{dC^F_{stor}}{dt} = \begin{cases} \dfrac{dC^P_{stor}}{dt} \\ \text{при } \left(\dfrac{dC_s}{dt} + \dfrac{dC_{sN}}{dt}\right) \leqslant \dfrac{dC^{P4}_{lab}}{dt}, \\ \dfrac{dC^{F1}_{stor}}{dt} \\ \text{при } \left(\dfrac{dC_s}{dt} + \dfrac{dC_{sN}}{dt}\right) > \dfrac{dC^{P4}_{lab}}{dt}, \end{cases} \qquad (2.77)$$

где C^F_{stor} — фактическое отложение углеводов в запас.

Скорость изменения C^{F1}_{stor} запишем уравнением

$$\frac{dC^{F1}_{stor}}{dt} = Y^{C}_{G}\left(\frac{dC^{P4}_{lab}}{dt} - \frac{dC_{sN}}{dt}\right), \qquad (2.78)$$

где Y^{C}_{G} — эффективность превращения лабильных углеводов в высокополимерные запасы.

Для разных культур параметры уравнений (2.73)—(2.78) будут различны. Весьма существенное значение имеет оценка затрат

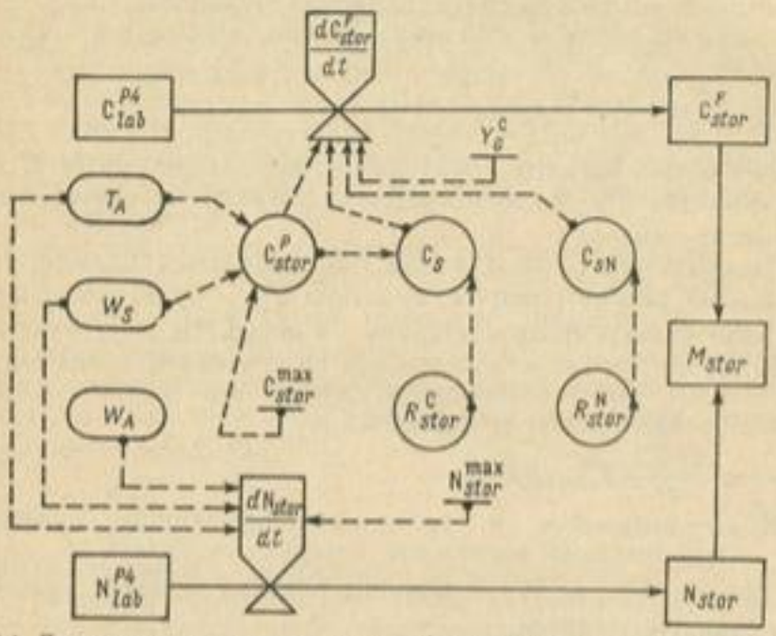


Рис. 2.4. Диаграмма потоков вещества и информации при моделировании синтеза запасов в запасающих органах (символика Форрестера).

Усл. обозн. см. в тексте.

на дыхание, связанное с синтезом запасов. Мы полагаем, что по затратам на дыхание основные группы культур располагаются в следующем порядке: сахарная свекла < картофель < зерновые < зернобобовые < масличные. Современный уровень моделирования процесса дыхания позволяет провести такую оценку.

Зная массу основных запасных структур, нетрудно определить сухую массу запасающего органа:

$$\frac{dM_{stor}}{dt} = \frac{dC^{F}_{stor}}{dt} k_{CM} + \frac{dN_{stor}}{dt} k_{pr}, \qquad (2.79)$$

где M_{stor} — сухая масса запасающих органов, г.

Если это предусмотрено задачами модели, возможно затем определить процентное содержание отдельных химических компонентов в сухой массе. Потоковая диаграмма вещества и информации при моделировании синтеза запасов представлена на рис. 2.4.

2.2.4. Моделирование регуляции образования, распределения и использования субстратов для синтеза структур

Внешними факторами, регулирующими скорость основных биологических процессов, описываемых в модели, являются температура воздуха и почвы, влажность воздуха и почвы, солнечная радиация и концентрация минеральных элементов в почве. Регуляторное действие ФАР на скорость фотосинтеза и концентрации минеральных элементов на скорость поглощения вводится через зависимость между количественной характеристикой фактора (интенсивности ФАР, концентрации минеральных элементов) и скоростью процесса, описываемой уравнением Михаэлиса—Ментен. Регуляторное действие остальных факторов учитывается через их влияние на потенциальную скорость процесса. Влияние температуры воздуха на дыхание и синтез запасов в период формирования запасающих органов учитывается через температурный коэффициент.

Регуляция взаимовлияния отдельных физиологических процессов как при стационарных, так и при меняющихся условиях внешней среды моделируется через уровень метаболитов. Такого рода регуляцию мы называем эндогенной. Фотосинтез в рамках целого растения регулируется в наших моделях скоростью использования ассимилятов, которая в свою очередь зависит от снабжения азотом. Избыток ассимилятов, возникающий при недостатке азота, снижает фотосинтез. Эндогенная регуляция фотосинтеза избытком ассимилятов моделируется через функцию влияния концентрации резервных углеводов на скорость фотосинтеза.

Распределение углеводов и азота между корнями и надземными органами также регулируется резервами углеводов и азота. При избытке углеводов, что означает дисбаланс питания в сторону недостатка азота, бóльшая, чем при оптимальных условиях доля азота остается в корнях. В результате этого усиливается рост корней, т. к. для освоения большего количества азота в корни направляется бóльший поток углеводов. Усиленный рост корней сопровождается возрастанием поглощения азота. Таким образом, эндогенная регуляция поглощения азота (и других минеральных элементов) моделируется через оценку углеводных и азотных резервов. При избытке азота, т. е. при наличии резервов азота, углеводов недостает. Тогда бóльшая часть углеводов (в сравнении с ситуацией, когда питание сбалансировано) потребляется в надземных органах. Это приводит к разрастанию надземных органов, повышению скорости фотосинтеза, снижению роста корней и снижению поглощения азота.

Распределение ассимилятов между растущими надземными органами регулируется потребностью в них, которая различается по фазам развития органа. Поскольку при моделировании развития органов растения используется концепция сумм эффективных температур, то таким путем вводится влияние температуры воздуха на распределение ассимилятов. Значение функции распределения

в пределах допустимой области значений определяется наличием резервов углеводов и азота. Если имеются резервы углеводов, это позволяет повысить значение функции до уровня, определяемого количеством резервов и верхним пределом функции, и приводит к снижению процентного содержания азота в органе при его недостатке. Если имеются резервы азота, это говорит о возможности снижения значения функции распределения до уровня, определяемого количеством резервов и нижним пределом функции. В итоге это приведет к повышению процентного содержания азота в органе.

Таким образом, моделирование эндогенной регуляции биологических процессов в рамках целого растения осуществляется на уровне резервов углеводов и азота. В длиннопериодных динамических моделях с шагом 1 сутки и больше такой регуляторный механизм является универсальным для основных биологических процессов, учитываемых в модели. Смысл использования в длиннопериодных динамических моделях концепции пулов ассимилятов (или по другой терминологии — фондов) состоит в том, что учет фондов позволяет моделировать регуляторные механизмы как в растении, так и в системе «растение—внешняя среда». Таким путем моделируется адаптивная стратегия растения, состоящая в том, что при изменении внутренних или внешних условий метаболизм растения меняется таким образом, чтобы в течение суток лабильные субстраты полностью расходовались на структурный рост. Адаптация растений к меняющимся условиям рассматривается в модели как процесс ликвидации дисбаланса в использовании субстратов на рост. При сбалансированном питании всеми необходимыми элементами в течение суток субстраты полностью затрачиваются на структурный рост и резервов не остается.

Например, при уменьшении концентрации доступного азота в почве, которое может произойти при дефиците почвенной влаги, при снижении температуры почвы или при вымывании нитратов обильными осадками, по истечении суток накапливаются неиспользованные резервы углеводов, которые уменьшают фотосинтез. Если воздействие и в дальнейшем не меняется, скорость роста снижается, поскольку снижается количество субстратов вследствие ослабления фотосинтеза и поглощения азота, устанавливается соответствующий новому уровню баланс питания и накопления резервов в течение суток не происходит.

2.2.5. Моделирование влияния экстремальных погодных условий на качество урожая

Повреждающее влияние экстремальных метеорологических факторов на количество и качество урожая сельскохозяйственных культур проявляется неоднозначно в зависимости от силы и продолжительности воздействия фактора, фазы развития и состояния растения во время действия фактора, предшествующих воздействию и последующих за ним метеорологических условий [6, 23,

24]. Такие экстремальные метеорологические факторы, как заморозки, за короткий промежуток времени вызывают значительные перестройки метаболизма растения. По всем этим причинам моделирование влияния экстремальных погодных условий на продуктивность возможно рассматривать как отдельное направление в моделировании продукционного процесса растений.

Имеется ряд моделей, в которых учитывается влияние засушливых условий на продукционный процесс и отдельные его составляющие [2, 3, 57, 129, 131, 154, 155, 222]. Моделирование влияния заморозков на продуктивность впервые предложено А. Н. Полевым и описано в [57, 58]. Учтены заморозки, наблюдающиеся во вторую половину вегетации растений.

В задачу нашей работы входило моделирование влияния на качество урожая сельскохозяйственных культур заморозков и засухи, как экстремальных метеорологических факторов, оказывающих наиболее существенное влияние на процесс формирования качества.

Заморозки. В зависимости от типа заморозков (заморозки с переохлаждением или с образованием льда в тканях), силы и продолжительности воздействия, состояния растений в период заморозка, предшествующих и последующих погодных условий влияние заморозков на основные физиолого-биохимические процессы проявляется по-разному. Нами моделируется влияние заморозков со льдообразованием в ранние фазы развития растений и во вторую половину вегетации. Предшествующие заморозку и последующие за ним погодные условия учитываются через их влияние на скорость физиолого-биохимических процессов.

Воздействие заморозков в ранние фазы развития до сих пор в динамических моделях продуктивности не учитывалось. В то же время моделирование влияния заморозков в этот период имеет большое значение, поскольку для ряда сельскохозяйственных культур (яровые зерновые, картофель), возделываемых в районах Севера и Сибири, существует опасность повреждения посевов заморозками в течение всего периода вегетации начиная со всходов.

Главное отличие в воздействии заморозков на активно вегетирующие и закончившие рост растения состоит в том, что у первых после заморозка происходит более или менее полное восстановление нарушенных процессов, растения вновь отрастают. У закончивших рост растений этого не отмечается. Поэтому при моделировании влияния весенних заморозков на процесс формирования качества урожая и в целом на продукционный процесс задача сводится к оценке степени восстановления процессов жизнедеятельности растения после заморозка, т. е. к моделированию процессов репарации.

Предлагаемый нами подход к моделированию влияния весенних заморозков на качество урожая основывается на том, что заморозки подавляют процессы накопления пулов субстратов для роста и изменяют характер распределения ассимилятов. Это задерживает развитие растения, снижает его рост, площадь ассими-

лирующей поверхности, уровень накопления азота и, в конечном итоге, ухудшает качество хозяйственно ценной части урожая. При слабых весенних заморозках и быстром восстановлении после них отрицательного воздействия на качество урожая может не быть.

В [57, 58] влияние заморозков на фотосинтез учитывается через влияние на плато световой кривой фотосинтеза и начальный наклон. Запишем соотношения для оценки максимальной интенсивности фотосинтеза и начального наклона световой кривой фотосинтеза i-го органа после заморозка

$$\frac{dP_{i_f}^{max}}{dt} = \frac{dP_i^{max}}{dt} k_{Pf}^{max} k_{Pfr}^{max}, \tag{2.80}$$

и

$$a_{Pf} = a_P k_{a_{Pf}} k_{a_{Pfr}}, \tag{2.81}$$

где $dP_{i_f}^{max}/dt$ — максимально возможная интенсивность истинного фотосинтеза i-го органа при повреждении заморозком, мг $CO_2 \times$ $\times$ дм$^{-2}$ · ч$^{-1}$; k_{Pf}^{max} — параметр, характеризующий снижение максимальной интенсивности фотосинтеза сразу после заморозка, безразмерный; k_{Pfr}^{max} — параметр, характеризующий восстановление интенсивности фотосинтеза в последующие после заморозка дни, безразмерный; a_{Pf} — начальный наклон световой кривой фотосинтеза при повреждении заморозком, $\frac{\text{мг } CO_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}}{\text{Вт} \cdot \text{м}^{-2}}$; $k_{a_{Pf}}$ — параметр, характеризующий снижение начального наклона световой кривой после заморозка; $k_{a_{Pfr}}$ — параметр, характеризующий восстановление значения a_{Pf}.

Интенсивность фотосинтеза i-го органа, поврежденного заморозком, определится из соотношения

$$\frac{dP_{i_f}}{dt} = \frac{dP_{i_f}^{max}}{dt} \frac{a_{Pf} I}{\frac{dP_{i_f}^{max}}{dt} + a_{Pf} I} F_P(T_A) F_P(W_S) k_C, \tag{2.82}$$

где dP_{i_f}/dt — интенсивность фотосинтеза i-го органа, поврежденного заморозком, г С · дм$^{-2}$ · ч$^{-1}$.

Тогда истинный фотосинтез i-го органа и всего растения, поврежденного заморозком, находится из соотношений

$$P_{i_{fn(gr)}} = \begin{cases} \frac{dP_{i_f}}{dt} L_d L_{i_{fn(gr)}} \\ \text{при } P_{i_f}^{max} < P_i^{max}, \\ \frac{dP_i}{dt} L_d L_{i_{fn(gr)}} \\ \text{при } P_{i_f}^{max} = P_i^{max}, \end{cases} \tag{2.83}$$

и

$$P_{pif} = \left(\sum_{i=1}^{n_{gr}} P_{i_{gr(f)}} + \sum_{i=1}^{n_{gr}} P_{i_{fn(f)}} \right) F_P(C_{res}), \tag{2.84}$$

где $P_{i_{fn(gr)f}}$ — фотосинтез i-го органа, поврежденного заморозком, г С · сут$^{-1}$; $L_{i_{fn(gr)f}}$ — площадь ассимилирующей поверхности i-го органа, дм^2; P_{pif} — истинный фотосинтез целого растения, г С.

При расчете образования пулов углеводных субстратов для роста достаточно в уравнениях (2.7), (2.17) заменить P_{pi} на P_{pif}.

Поскольку нет экспериментальных данных по влиянию заморозков на фотодыхание, то в варианте модели, предусматривающем учет влияния заморозков, фотодыхание не моделируется.

Дыхание поддержания моделируется в связи со снижением сухой массы растения. В первом приближении мы принимаем, что эффективность превращения углеводов в сухое вещество при заморозках не меняется. Однако следует подчеркнуть, что моделирование влияния заморозков на эффективность превращения представляет собой специальный вопрос. Было бы логично предположить, что под влиянием заморозков эффективность превращения снижается, поскольку вследствие нарушения энергетического и фосфорного обмена возрастает доля «бесполезного» дыхания.

При моделировании создания пулов азотсодержащих субстратов учитывается тот факт, что под действием заморозков снижается скорость поглощения минеральных элементов [23]. Наиболее реально ввести в модель снижение скорости поглощения через уменьшение массы корней. После заморозка баланс между углеводным и азотным питанием сдвигается в сторону недостатка углеводов и избытка азота, который возникает за счет увеличения количества водорастворимого азота и некоторой временной активации поглощения сразу после заморозка [23]. Благодаря этому меняется характер распределения ассимилятов между корнями и надземными органами, что и снижает рост корней. По мере нарастания массы надземных органов, восстановления фотосинтеза и увеличения содержания углеводов дисбаланс постепенно устраняется, что приводит к новому повышению роста корней и скорости поглощения азота. Таким образом, распределение пулов субстратов и накопление азотсодержащих субстратов моделируется при заморозке исходя из регуляторной роли углеводных запасов.

Для моделирования восстановления ростовых процессов и динамики ассимилирующей поверхности после заморозка необходимо знать уменьшение структурной массы надземных органов сразу после заморозка. Запишем соотношение для оценки структурной массы растущих надземных органов сразу после заморозка

$$M_{i_{grf0}}^{str} = M_{i_{gr}}^{str} k_{M_{inf}}, \tag{2.85}$$

где M^{str}_{grf0} — сухая масса структур растущих надземных органов сразу после заморозка, г; $k_{M_{lsf}}$ — параметр, определяющий долю распадающихся после заморозка структур, безразмерный.

Аналогичным образом определяется снижение массы функционирующих органов сразу после заморозка.

Значение параметра $k_{M_{lsf}}$ можно определить, исходя из данных по распаду белков под влиянием заморозка [23]. Примем, что при заморозке, вызывающем гибель растения, белки распадаются полностью. Тогда параметр, характеризующий долю распадающегося белка и меняющийся от 0 до 1, можно в первом приближении рассчитать в зависимости от «силы» заморозка

$$k_{prlsf} = k^1_{prlsf} I_f, \tag{2.86}$$

где k_{prlsf} — параметр, характеризующий долю распадающегося белка; k^1_{prlsf} — коэффициент пропорциональности; I_f — интенсивность заморозка.

Количество белков после активированного заморозком протеолиза определится из соотношения

$$M_{prf0} = M_{pr} - M_{pr} k_{prlsf}, \tag{2.87}$$

где M_{prf0} — содержание белков сразу после заморозка, г.

Значение параметра $k_{M_{lsf}}$ оценим как отношение содержания белков после заморозка к содержанию белков до заморозка

$$k_{M_{lsf}} = M_{prf0}/M_{pr}. \tag{2.88}$$

Значения параметров k^{max}_{pf} и $k_{a_{pf}}$ в уравнениях (2.80) и (2.81) меняются от 0 до 1 в зависимости от интенсивности заморозка

$$k^{max}_{pf} = k^{max\,1}_{pf} I_f \tag{2.89}$$

и

$$a_{pf} = k^1_{a_{pf}} I_f, \tag{2.90}$$

где $k^{max\,1}_{pf}$ и $k^1_{a_{pf}}$ — коэффициенты пропорциональности.

Начальные значения параметров k^{max}_{pfr} и $k_{a_{pfr}}$ принимаются равными единице, а конечные значения находятся в зависимости от степени повреждения фотосинтетического аппарата

$$k^{max}_{pfr} = \frac{dP^{max}_i}{dt} \Big/ \frac{dP^{max}_{if}}{dt} \tag{2.91}$$

и

$$k_{a_{pfr}} = a_p/a_{pf}. \tag{2.92}$$

Параметрам присваиваются конечные значения, когда уровень сбалансированности азотного и углеводного питания поврежденных заморозком растений достигает исходного (до заморозка) уровня, что определяется из модели.

При заморозке после цветения, т. е. в период роста запасающих органов, максимальная скорость фотосинтеза и начальный наклон световой кривой фотосинтеза i-го органа сразу после заморозка находятся из соотношений (2.80) и (2.81) при условии, что $k^{max}_{pfr} = 1$ и $k_{a_{pfr}} = 1$. Восстановительные процессы не моделируются.

Процесс создания углеводного пула для растений, поврежденных заморозком в период синтеза запасов, опишем уравнениями

$$\frac{dC^{P4}_{labf}}{dt} = \begin{cases} \dfrac{dP_{plf}}{dt} - \dfrac{dRL_{pl}}{dt} & \text{(для } C_3\text{-растений)}, \\ \dfrac{dP_{plf}}{dt} & \text{(для } C_4\text{-растений)}, \end{cases} \tag{2.93}$$

где C^{P4}_{labf} — пул лабильных углеводов в период синтеза запасов для растений, поврежденных заморозком; P_{plf} — фотосинтез растений, поврежденных заморозком.

Фактическая скорость накопления запасных углеводов определится в зависимости от пула углеводов:

$$\frac{dC^F_{storf}}{dt} = \begin{cases} \dfrac{dC^P_{stor}}{dt} \\ \text{при } \left(\dfrac{dC_s}{dt} + \dfrac{dC_{sN}}{dt}\right) \leqslant \dfrac{dC^{P4}_{labf}}{dt}, \\ \dfrac{dC^{F1}_{storf}}{dt} \\ \text{при } \left(\dfrac{dC_s}{dt} + \dfrac{dC_{sN}}{dt}\right) > \dfrac{dC^{P4}_{labf}}{dt}, \end{cases} \tag{2.94}$$

где C^F_{storf} — фактическое отложение углеводов в запас при заморозках.

Скорость изменения значения C^{F1}_{storf} описывается уравнением

$$\frac{dC^{F1}_{storf}}{dt} = Y^C_G \left(\frac{dC^{P4}_{labf}}{dt} - \frac{dC_{sN}}{dt}\right). \tag{2.95}$$

Воздействие заморозков в период роста запасающих органов на азотный обмен определяется главным образом тем, что при заморозке возрастает скорость распада структур вегетативных органов. Это приводит к возрастанию количества подвижных азотистых соединений и синтез запасных белков не лимитируется концентрацией субстратов. Если температурные условия благоприятны для синтеза белков, при общем снижении урожая процентное содержание белка в запасающем органе может увеличиться.

Засуха. Моделирование влияния засухи на формирование качества урожая является весьма обширной областью моделирования продукционного процесса, и всесторонняя разработка этой проблемы могла бы представить материал для отдельной монографии.

В рамках данной книги мы изложим основные принципы моделирования влияния засухи на качество урожая сельскохозяйственных культур.

Влияние засухи на процесс формирования качества урожая рассматривается во многих работах, касающихся в большинстве случаев продуктивности яровой пшеницы [21, 27, 48, 60]. К основным процессам жизнедеятельности растения, воздействием на которые объясняется влияние засухи на качество урожая в период всходы—цветение, относятся: фотосинтез, дыхание, поглощение минеральных элементов, распределение ассимилятов, транспирация, рост и развитие.

Обычно почвенная засуха сопровождается атмосферной засухой и повышенной температурой воздуха. Почвенная засуха вызывает снижение фотосинтеза, что учитывается в модели нашей структуры по трем каналам: снижение влажности почвы (через функцию влияния влажности почвы на фотосинтез), повышение температуры воздуха (через функцию влияния температуры воздуха на фотосинтез) и возрастание количества резервных углеводов (через функцию влияния на фотосинтез избытка ассимилятов). Почвенная засуха приводит также к падению скорости поглощения минеральных элементов (в частности, азота) вследствие снижения концентрации доступного азота в почве и скорости транспирации. Влияние почвенной засухи на концентрацию доступного азота вводится в модель через функцию влияния влажности почвы на минерализацию легкогидролизуемого азота до аммония и на нитрификацию аммония до нитратов. Через снижение влажности почвы учитывается и влияние засухи на транспирацию.

Вследствие недостатка азота образуются резервы углеводов, снижающие фотосинтез, и в растении складывается дисбаланс в углеводном и азотном питании в сторону избытка углеводов. В соответствии с этим меняется характер распределения ассимилятов: бо́льшая часть углеводов направляется в корни. При засухе процесс распределения ассимилятов моделируется так же, как и для ситуации, когда растение находится в условиях азотного стресса. В связи с недостатком азота можно учесть и ускорение старения под действием засухи.

По мере увеличения сухой массы корней скорость поглощения азота вновь увеличивается, а поскольку фотосинтез подавлен низкой влажностью почвы и высокой температурой воздуха, то относительное содержание азота в надземных органах окажется выше, чем при аналогичном азотном стрессе в отсутствие засухи. Таким образом, при засухе в период всходы—цветение складываются условия, более благоприятные для накопления в надземных органах азота, чем углеводов. Предлагаемая нами структура модели позволяет учесть это обстоятельство.

Снижение площади ассимилирующей поверхности (и, следовательно, снижение интенсивности фотосинтеза после цветения) и увеличения относительного содержания азота в надземных органах являются теми факторами, которые обусловливают повышенное содержание белка в зерне.

Если растения подвергаются засухе только в период цветения, то ее действие моделируется через влияние на фотосинтез, поглощение азота, транспирацию, синтез запасных компонентов в зерне. В этом случае влияние осуществляется через снижение влажности почвы, влажности воздуха (атмосферная засуха) и повышение температуры воздуха. Повышение температуры и снижение влажности воздуха учитывается в модели через функции влияния внешних условий на скорость синтетических процессов в зерне. В зависимости от того, на каком фоне метеорологических условий наступила засуха и каким было состояние растения перед цветением конечный эффект засухи на формирование того или иного качества урожая будет различным. Однако общий результат состоит в повышении процентного содержания белка в зерне, поскольку создаются условия, более благоприятные для оттока и утилизации азотистых соединений.

Как в первую половину вегетации, так и после цветения под влиянием засухи активируется дыхание поддержания, что учитывается в модели через температурный коэффициент дыхания. Как и при моделировании влияния заморозков на качество урожая, у нас нет оснований для учета изменения эффективности превращения углеводов в сухое вещество, хотя можно предполагать, что она будет снижаться.

Несомненно, что более полным является подход к моделированию влияния засухи на качество урожая, предусматривающий также и учет изменения содержания воды в тканях. Однако такой подход имеет больше теоретическое значение.

Предложенный нами подход не требует изменений в спецификации и идентификации модели формирования качества урожая, как это оказалось необходимым сделать при моделировании влияния заморозков на качество урожая.

2.3. Абиотические процессы в моделях «погода—качество урожая»

2.3.1. Субмодель взаимопревращений азотистых соединений в почве

Нами описывается только моделирование динамики азотистых соединений в почве, поскольку на данном этапе развития модели нами учтено только азотное питание. Фосфорное и калийное питание в численной модели не реализованы. Известно, что первичным источником минерального азота является легкогидролизую-

щаяся часть гумуса — аминокислоты, амины и амиды. Скорость образования этих соединений из почвенных протеинов невелика, поэтому их содержание в течение вегетационного сезона в данной почвенно-климатической зоне может считаться постоянным. Тогда содержание легкогидролизуемого азота на начало расчетов может быть найдено, как функция общего азота (по уравнению регрессии), как это сделано, например, в [140], или может быть определено экспериментально.

Запишем для оценки легкогидролизуемого азота уравнение

$$N_{LG} = k^1_{LG} + k^2_{LG} N_{St}, \tag{2.96}$$

где k^1_{LG} и k^2_{LG} — коэффициенты регрессии; N_{St} — содержание общего азота, мг N·(кг с. п.)$^{-1}$.

Образование аммония из легкогидролизуемого азота описывается уравнением первого порядка

$$\frac{dN_{LG}}{dt} = -k^{max}_{NLG} F_{NLG}(T_S) F_{NLG}(W_S) F_{NLG}(\text{pH}) N_{LG}, \tag{2.97}$$

где k^{max}_{NLG} — максимальная удельная скорость минерализации при оптимальных условиях, сут$^{-1}$; $F_{NLG}(T_S)$, $F_{NLG}(W_S)$, $F_{NLG}(\text{pH})$ — функции влияния температуры почвы (T_S), влажности почвы (W_S) и pH на скорость минерализации, безразмерные.

Увеличение содержания аммония определяется убылью легкогидролизуемого азота.

Если известно, что почва не насыщена нитрификаторами (во всяком случае к началу процесса), скорость нитрификации можно описать сигмоидной кривой. Более распространенным является описание скорости нитрификации уравнением первого порядка

$$\frac{dN_{NO}}{dt} = k^{max}_{nitr} F_{NO}(T_S) F_{NO}(W_S) F_{NO}(\text{pH}) (N_{NH} + N_{NHfr}), \tag{2.98}$$

где N_{NO} — содержание нитратов, мг N·(кг с. п.)$^{-1}$; k^{max}_{nitr} — максимальная удельная скорость нитрификации, сут$^{-1}$; $F_{NO}(T_S)$, $F_{NO}(W_S)$, $F_{NO}(\text{pH})$ — функции влияния температуры почвы, влажности почвы и pH на скорость нитрификации, безразмерные; N_{NH} — аммоний, образующийся из легкогидролизуемого азота, мг N·(кг с. п.)$^{-1}$; N_{NHfr} — аммоний удобрений, мг N·(кг с. п.)$^{-1}$.

При определенных условиях, например при плохой аэрации и избыточном увлажнении, образующиеся нитраты подвергаются денитрификации. Моделируя денитрификацию, используем уравнение Михаэлиса—Ментен, как это сделано в [68].

$$\frac{dN_N}{dt} = \frac{N^{max}_N (N_{NO} + N_{NOfr})}{k^N_N + N_{NO} + N_{NOfr}} F_N(T_S) F_N(W_S) F_N(\text{pH}), \tag{2.99}$$

где N_N — количество нитратов, подвергшихся денитрификации, мг N·(кг с. п.)$^{-1}$; N^{max}_N — максимально возможная скорость денитрификации, мг N·(кг с. п.)$^{-1}$·сут$^{-1}$; N_{NOfr} — нитраты удобрений, мг N·(кг с. п.)$^{-1}$; k^N_N — константа Михаэлиса—Ментен, мг N·(кг с. п.)$^{-1}$; $F_N(T_S)$, $F_N(W_S)$, $F_N(\text{pH})$ — функции влияния температуры, влажности и pH почвы на денитрификацию, безразмерные.

С учетом потерь на денитрификацию и поглощения нитратов растением фактическая скорость изменения содержания нитратов определится по уравнению

$$\frac{dN_{NOF}}{dt} = \frac{dN_{NO}}{dt} - \frac{dN_N}{dt} - \frac{dN_{abs}}{dt}, \tag{2.100}$$

где N_{NOF} — фактическое содержание нитратов в почве, мг N·(кг с. п.)$^{-1}$.

Если задачи, для решения которых используется модель, предполагают необходимость учета неоднородности свойств почвы по вертикальному профилю, то для каждого слоя почвы записываются уравнения вида (2.97)—(2.100), а температура, влажность и pH почвы вводятся для каждого слоя. В этом случае оцениваются перетоки нитратов с водой при испарении или просачивании. Зная концентрацию нитратов в слое и количество воды, поступившее в слой при просачивании или ушедшее из слоя в результате испарения, нетрудно оценить перетоки нитратов с водой.

2.3.2. Блок радиационного режима

В блоке радиационного режима рассчитывается суммарная радиация, необходимая для оценки фотосинтетически активной радиации, и радиационный баланс, значение которого используется при расчете энергии, доступной для испарения.

Существуют разные методы для расчета суммарной радиации. В работе [57] использована для оценки суммарной радиации формула Сивкова. Запишем эту формулу в виде

$$Q = \{[12{,}66SS^{1.31} + 315(\sin h_n)^{2.1}] L_{dm}\} k_Q, \tag{2.101}$$

где h_n — полуденная высота Солнца, ...°; L_{dm} — длина дня, мин; k_Q — коэффициент для пересчета радиации из кал·см$^{-2}$·сут$^{-1}$ в Вт·м$^{-2}$.

Значение $\sin h_n$ вычисляется из соотношения

$$\sin h_n = \sin\varphi \sin(\delta s) + \cos\varphi \cos(\delta s), \tag{2.102}$$

где φ — широта местности, ...°; δs — склонение Солнца, ...°.

Склонение Солнца зависит от календарной даты [7]:

$$\delta s = 0{,}408 \sin((D - 21)/57{,}4), \tag{2.103}$$

где D — порядковый номер расчетных суток, считая от 1 марта текущего года.

Длина дня определяется на основании оценки времени восхода и захода Солнца, как это сделано в [57]. Время захода Солнца определим по формуле

$$\tau_з = 12 + \frac{12}{\pi} \arccos\left[-\frac{\sin\varphi \sin(\delta s)}{\cos\varphi \cos(\delta s)}\right], \quad (2.104)$$

где $\tau_з$ — время захода Солнца, ч.

Время восхода Солнца находится по разнице

$$\tau_в = 12 - \tau_з, \quad (2.105)$$

где $\tau_в$ — время восхода Солнца, ч.

Поток фотосинтетически активной радиации (ФАР) к верхней границе посева равен половине суммарной радиации:

$$I_р = 0{,}5Q, \quad (2.106)$$

где $I_р$ — ФАР на верхнюю границу посева, Вт·м$^{-2}$.

Суммарная радиация, поглощенная посевом, зависит от индекса листовой поверхности [5]. Запишем тогда для поглощенной посевом ФАР

$$I = \frac{I_р}{1 + 0{,}65LAI}, \quad (2.107)$$

где I — ФАР, поглощенная посевом, Вт·м$^{-2}$; LAI — индекс листовой поверхности.

Для оценки радиационного баланса возможно использовать выражение вида

$$R_n = Q(1 - A) - R_{ln}, \quad (2.108)$$

где R_n — радиационный баланс, Вт·м$^{-2}$; A — альбедо поверхности, величина безразмерная; R_{ln} — длинноволновый радиационный баланс, Вт·м$^{-2}$.

Длинноволновый радиационный баланс определяется по формуле

$$R_{ln} = R_T - R_A, \quad (2.109)$$

где R_T — длинноволновая радиация, рассеянная в виде тепла, Вт·м$^{-2}$; R_A — длинноволновая радиация, поглощенная поверхностью почвы, Вт·м$^{-2}$.

Расчет значения R_{ln} представляет определенные трудности из-за необходимости оценки R_A и R_T. В [173] предлагается приравнять значения R_{ln} и R_T, т. е. считать длинноволновый радиационный баланс только функцией температуры. Как показали наши расчеты, этот подход приводит к искажению значений радиационного баланса при изменении температуры. Поэтому нами для оценки радиационного баланса выбрана формула, приведенная в [16],

$$R_n = 0{,}64Q. \quad (2.110)$$

2.3.3. Гидрологический блок

В соответствии с задачами нашей модели гидрологический блок предназначен для оценки передвижения воды между слоями почвы и выноса воды растением при транспирации. Это позволяет рассчитать перетоки минеральных элементов по профилю почвы, вынос их с транспирационным током и вымывание за пределы корнеобитаемого слоя почвы. Кроме того, на выходе гидрологического блока фиксируется информация о влажности почвы, которая используется при расчете функций влияния влажности почвы на скорость биологических процессов.

При моделировании перетоков воды по профилю почвы использован подход Берриса [111]. При моделировании эвапотранспирации, испарения с почвы под посевом и транспирации мы взяли за основу модели, изложенные в [129, 145, 173].

Потенциальная транспирация рассчитывается по разнице

$$E_{plp} = E_{pl} - E_S, \quad (2.111)$$

где E_{plp} — потенциальная транспирация, кг·м$^{-2}$·сут$^{-1}$; E_{pl} — потенциальная эвапотранспирация, кг·м$^{-2}$·сут$^{-1}$; E_S — потенциальное испарение с почвы под культурой, кг·м$^{-2}$·сут$^{-1}$.

Для оценки потенциальной эвапотранспирации использовано уравнение

$$E_{pl} = \frac{\delta R_n + c_p \rho_a (e_a - e_d)/r_a}{L(\delta + \gamma_{pk})} k_E, \quad (2.112)$$

где δ — наклон кривой «давление насыщенного водяного пара—температура», Па·К$^{-1}$; c_p — удельная теплоемкость воздуха при постоянном давлении, Дж·(кг·К)$^{-1}$; ρ_a — плотность воздуха, кг·м$^{-3}$; e_a — давление насыщенного водяного пара, Па; e_d — фактическое давление пара, Па; r_a — аэродинамическое сопротивление диффузии, с·м$^{-1}$; L — скрытое тепло испарения воды, Дж·кг$^{-1}$; γ_{pk} — психрометрическая константа, Па·К$^{-1}$; k_E — пересчетный коэффициент.

Испарение с почвы под культурой зависит от значения листового индекса:

$$E_S = \frac{\delta R_n \exp(-0{,}39LAI)}{L(\delta + \gamma_{pk})} k_E, \quad (2.113)$$

Наклон кривой «давление насыщенного пара—температура» рассчитывается как функция абсолютной температуры

$$\delta = (5336/T_K^2) \exp(21{,}07 - 5336/T_K)\, k_\delta, \quad (2.114)$$

где T_K — средняя суточная температура воздуха, К; k_δ — пересчетный коэффициент.

Давление насыщенного пара при данной температуре воздуха оценивается из соотношения

$$e_a = \exp(21{,}07 - 5336/T_K)\, k_\delta. \quad (2.115)$$

Фактическое давление пара при данной температуре является функцией относительной влажности воздуха и давления насыщенного пара:

$$e_d = (W_{A_{rel}}/100)e_a, \tag{2.116}$$

где $W_{A_{rel}}$ — относительная влажность воздуха, %.

Аэродинамическое сопротивление диффузии зависит от скорости ветра и высоты посева:

$$r_a = \frac{\varepsilon \rho_a}{p_A}\left[f(l)\,1{,}15u^{0{,}75}\right]^{-1}, \tag{2.117}$$

где ε — отношение молекулярной массы паров воды и сухого воздуха, безразмерное; p_A — атмосферное давление, Па; u — скорость ветра на высоте 2 м, м·с$^{-1}$; $f(l)$ — функция, отражающая влияние высоты посева.

Фактическая транспирация зависит от влагообеспеченности. Согласно [129], можно принять, что фактическая транспирация равна потенциальной транспирации в интервале влажности почвы от наименьшей влагоемкости до некоего критического значения влажности. В [155] указывается, что снижение поглощения воды корнями происходит после того, как в почве остается менее 30 % доступной влаги. При повышении влажности почвы до полной влагоемкости или при уменьшении ее до влажности завядания фактическая транспирация снижается до полного ее прекращения при полной влагоемкости и при влажности завядания. В соответствии с этим можно записать:

$$E_{pif} = \begin{cases} 0 \\ \text{при } W_S = W_{S_w} \text{ или } W_S = W_{S_{wilt}}, \\ E_{pip} \\ \text{при } W_{S_{lim}} < W_S < W_{S_{pw}}, \\ E_{pip}\left[(W_S - W_{S_{wilt}})/(W_{S_{lim}} - W_{S_{wilt}})\right], \\ \text{при } W_{S_{wilt}} < W_S < W_{S_{lim}}, \\ E_{pip}\left[(W_{S_w} - W_S)/(W_{S_w} - W_{S_{pw}})\right], \\ \text{при } W_{S_{pw}} < W_S < W_{S_w}, \end{cases} \tag{2.118}$$

где E_{pif} — фактическая транспирация, кг·м$^{-2}$·сут$^{-1}$; W_S — влажность почвы; W_{S_w} — влажность почвы при полной влагоемкости; $W_{S_{wilt}}$ — влажность почвы при завядании; $W_{S_{lim}}$ — критическое значение влажности, после которого отмечается снижение транспирации; $W_{S_{pw}}$ — влажность почвы при наименьшей влагоемкости.

Этот подход использовался нами при расчете фактической транспирации. В модели [145] транспирация и испарение с почвы под культурой считаются отдельно и зависимость транспирации от влажности почвы оценивается по-другому.

Аналогично учитывается влияние влажности почвы на фактическую эвапотранспирацию. Эвапотранспирация ограничивается количеством доступной влаги, что выражается через отношение фактической эвапотранспирации к потенциальной. Это отношение зависит от процента доступной влаги (т. е. от отношения фактической доступной влаги к максимальному запасу доступной влаги). Максимально доступной считается влага в пределах от наименьшей влагоемкости до влажности точки завядания. Связь неоднозначна и зависит от ряда факторов (уровня потенциальной эвапотранспирации, типа почвы и т. д.). Байер [97] описал пять типов связей между доступной растению почвенной влагой и отношением эвапотранспирации к потенциальной эвапотранспирации.

Потенциальное испарение с парующей почвы рассчитывалось аналогично испарению с почвы под посевом с той разницей, что значение LAI принималось равным нулю. Фактическое испарение приравнивалось к потенциальному в пределах влажности почвы от полной влагоемкости до максимальной гигроскопичности.

При расчете перетоков воды между слоями почвы использован подход, предложенный в [145]. В случае передвижения воды вниз по профилю почвы и осадках менее 12,5 мм переток в нижележащий слой имеет место, если в вышерасположенном слое влажность превышает наименьшую влагоемкость. При осадках свыше 12,5 мм распределение влаги по профилю почвы осуществляется по экспоненте. Аналогичным образом при испарении доля воды, изъятая из каждого слоя, снижается экспоненциально с глубиной.

Скорость изменения массы воды в i-м слое записывается уравнениями

$$\frac{dMW_i}{dt} = \begin{cases} 0 \\ \text{при } MW_{i-1} \leqslant MW_{pw_{i-1}} \text{ и } MW_i \leqslant MW_{pw_i}, \\ MW^1_{i-1} \\ \text{при } MW_{i-1} > MW_{pw_{i-1}} \text{ и } MW_i \leqslant MW_{pw_i}, \\ MW^1_{i-1} - MW^1_{i+1} \\ \text{при } MW_i > MW_{pw_i}, \end{cases} \tag{2.119}$$

где MW_i — масса воды, г; MW_{pw} — масса воды при наименьшей влагоемкости, г; MW^1_{i-1} — масса воды, поступившей в i-й слой из $(i-1)$-го слоя, г; MW^1_{i+1} — масса воды, вытекающей из i-го слоя в $(i+1)$-й слой, г.

Распределение воды по слоям при осадках свыше 12,5 мм определяется из соотношения

$$\frac{dMW_{(i)R}}{dt} = 0{,}1MW_{rain}\left(MW^1_{(i)R}\Big/\sum_{i=1}^{z} MW^1_{(i)R}\right), \tag{2.120}$$

где $MW_{(i)R}$ — масса воды в i-м слое при просачивании осадков, г; MW_{rain} — осадки, мм; $MW^1_{(i)R}$ — масса воды, поступившая в i-й слой, г.

Значение $MW^1_{(i)R}$ определяется как функция максимальной водоудерживающей способности почвы и глубины i-го слоя

$$MW^1_{(i)R} = (\theta_{\max_i} - \theta_i) \exp(-k_{1s} SD_{(i)}), \tag{2.121}$$

где $\theta_{\max_i}$ — максимальная водоудерживающая способность почвы, г воды·см$^{-3}$ почвы; θ_i — содержание воды в i-м слое, г воды·см$^{-3}$ почвы; k_{1s} — коэффициент, см$^{-1}$; $SD_{(i)}$ — глубина от поверхности почвы до середины i-го слоя, см.

После расчета $MW_{(i)R}$ оценка MW_i проводится как описано выше.

Если происходит испарение (в случае парующей почвы) или эвапотранспирация, удаление воды из i-го слоя почвы рассчитывается по соотношению

$$\frac{dMW_{i(E)}}{dt} = E_{sbl}(E_{pl}) \left(MW^1_{i(E)} \Big/ \sum_{i=1}^{s} MW^1_{i(E)} \right), \tag{2.122}$$

где $MW_{i(E)}$ — фактическое удаление воды из i-го слоя почвы, г; $MW^1_{i(E)}$ — потенциальное удаление воды из i-го слоя, г.

Значение $MW^1_{i(E)}$ определяется как функция минимальной водоудерживающей способности почвы и глубины i-го слоя:

$$MW^1_{i(E)} = (\theta_i - \theta_{\min_i}) \exp(-k_{2S} SD_{(i)}), \tag{2.123}$$

где $\theta_{\min_i}$ — минимальная водоудерживающая способность почвы, г воды·см$^{-3}$ почвы; k_{2S} — коэффициент, см$^{-1}$.

Глава 3

Динамические модели формирования качества урожая основных сельскохозяйственных культур. Теоретическое обоснование и математическое описание

3.1. Зерновые и зернобобовые

Особенности моделирования формирования качества урожая зерновых и зернобобовых культур учитываются в период формирования всходов, в период всходы—цветение и в период налива зерна.

В современных моделях продуктивности растений блок роста в период посев—появление всходов включен в длиннопериодную модель только для хлопчатника [227]. Как отдельная субмодель этот процесс описан в [49]. Субмодель роста проростков в период посев—всходы и основных физиолого-биохимических процессов в семени и проростке в разных условиях внешней среды разработана впервые нами [82—84]. Позднее была представлена в печать субмодель такого типа, разработанная для стационарных условий [40].

Для зерновых и зернобобовых необходимо моделирование поглощения воды семенами, поскольку известно, что физиолого-биохимические и ростовые процессы в семени активизируются и поддерживаются лишь при определенной влажности семян, различной для разных культур [44].

Концепция, использованная нами при моделировании поглощения воды, основывается на представлении о существовании двух фаз в набухании семян. Первая фаза — гидратация коллоидов, при которой основную роль играет простая диффузия. Вторая фаза — осмос, обусловленный действием градиента химического потенциала диффундирующего вещества, в данном случае — воды.

В математических моделях, описывающих поглощение воды семенами при набухании, процесс поглощения рассматривается как простая диффузия. Обзор этих моделей сделан нами в [83, 84]. Поглощение воды в первой фазе описано нами как простая диффузия уравнением типа уравнения, приведенного в [159], во второй (осмотической) фазе — уравнением, заимствованным из [75].

$$\frac{dm}{dt} = \begin{cases} c(m_s - m) \\ \text{при} \quad m_0 \leqslant m < m^1_{crit}, \\ k_w A(\psi^{out} - \psi^{in}) \\ \text{при} \quad m^1_{crit} \leqslant m \leqslant m^2_{crit}, \end{cases} \tag{3.1}$$

где m — содержание воды в семенах, г·(г сухой массы семян)$^{-1}$; c — коэффициент скорости набухания, ч$^{-1}$; m_s — максимальное количество воды, которое может быть поглощено путем диффузии, г·(г сухой массы семян)$^{-1}$; m_0 — влажность семян при посеве, г·(г сухой массы семян)$^{-1}$; m^1_{crit}, m^2_{crit} — критические значения влажности, определяющие начало гидролиза запасов и время прорастания семян соответственно, г·(г сухой массы семян)$^{-1}$; k_w — коэффициент проницаемости, см·с$^{-1}$; A — коэффициент, характеризующий размеры семян, см^2·(0,1 Дж·см$^{-3}$)$^{-1}$; ψ^{out} — водный потенциал среды набухания, Дж·см$^{-3}$; ψ^{in} — водный потенциал семян, Дж·см$^{-3}$.

Влияние внешних условий (температуры почвы и влажности почвы) учитывается при оценке c, ψ^{out} и ψ^{in}.

Коэффициент скорости набухания оценивается по соотношению

$$c = k_D D, \tag{3.2}$$

где k_D — коэффициент, отражающий влияние размеров семян, $м^{-2} \cdot 10^{-4}$; D — диффузивность, $м^2 \cdot 10^{-4} \cdot ч^{-1}$.

Диффузивность как функция температуры описывается уравнением Аррениуса

$$D = D_0 \exp\left(-\frac{E_D}{RT_K}\right), \tag{3.3}$$

где D_0 — диффузивность при бесконечно высокой температуре, $м^2 \cdot 10^{-4} \cdot ч^{-1}$; E_D — энергия активации диффузии, $Дж \cdot моль^{-1}$; R — газовая постоянная, $Дж \cdot моль^{-1} \cdot К^{-1}$; T_K — термодинамическая температура, К.

Водный потенциал среды набухания определяется как функция влажности почвы [75]. В основу для оценки водного потенциала семян положено уравнение [173]

$$\psi^{ln} = \frac{RT_K \ln\left(\frac{m}{m + M_H n_s}\right)}{M_H}, \tag{3.4}$$

где M_H — парциальный моляльный объем воды, $см^3 \cdot моль^{-1}$; n_s — количество осмотически активных компонентов, моль.

Вторая особенность моделирования роста зерновых и зернобобовых в период формирования всходов состоит в необходимости учета дыхания семян, которое представлено до начала гидролиза только дыханием зародыша, в период начала гидролиза — прорастание — дыханием зародыша и эндосперма (или семядолей), после прорастания — только дыханием эндосперма (семядолей).

Процесс дыхания семян описывается уравнениями

$$\frac{dR_s}{dt} = \begin{cases} \frac{dRM_e}{dt} & \text{при } m \geqslant m_1, \\ \frac{dRM_e}{dt} + \frac{dR_{nt}}{dt} & \text{при } m \geqslant m_2, \\ \frac{dR_{nt}}{dt} & \text{при } m \geqslant m_3, \end{cases} \tag{3.5}$$

где R_s — дыхание семян, г С; RM_e — дыхание поддержания зародыша, г С; m_1 — влажность семян (%), при которой активизируется дыхание зародыша; m_2 — влажность семян (%), при которой активируются процессы гидролиза запасов; m_3 — влажность семян (%) при прорастании.

Дыхание эндосперма (или семядолей) — низкое вследствие низкой активности синтетических процессов в этих компартментах

[13]. Оно оценивается как доля дыхания зародыша (или проростка) по уравнению (2.3). Коэффициент $k_{R_{nt}}$ в уравнении (2.3) составляет, согласно [13], 10 % дыхания зародыша. На дыхание семян оказывает влияние температура среды и влажность семян [13, 204].

В период всходы—начало роста стебля (у зерновых) или до фазы двух-трех тройчатых листьев (у зернобобовых) распределение углеводов моделируется исходя из того, что в этот период нет четкого разделения сфер влияния между акцепторами углеводов, т. е. фактически для всего растения имеется один пул углеводов. В общем виде распределение по этому принципу можно осуществлять в течение всего периода роста растений (всходы—цветение), как это описано в гл. 2. Однако если задачи модели предполагают более детальное описание распределения ассимилятов, следует учесть то обстоятельство, что начиная с определенной фазы развития происходит все бо́льшая специализация листьев относительно снабжения углеводами различных компартментов растения. Сводка многочисленных данных, описывающих этот аспект распределения ассимилятов, имеется в [30, 43].

У зерновых начиная с фазы стеблевания формируется два пула углеводов. Первый из них создает самый молодой среди закончивших рост листьев, снабжающий ассимилятами вышерасположенные растущие ткани. Согласно представлениям, изложенным в [186], этот лист, который называют деятельным центральным листом (active centre leaf), экспортирует наибольший процент ассимилированного углерода. С появлением нового листа эта функция постепенно переходит к листу, который на предыдущем этапе был верхним. Вторым источником ассимилятов является расположенный ниже центрального листа функционирующий лист, отдающий ассимиляты главным образом в корни. Таким образом, в растении злака всегда имеется лист, выполняющий функции и донора и акцептора ассимилятов. Это лист, расположенный между самым молодым растущим листом и самым молодым из закончивших рост листьев. Стареющий лист не является донором углеводов, однако его роль весьма существенна в снабжении растения подвижными азотистыми соединениями. По данным, приведенным в [30], молодой лист становится донором ассимилятов не ранее, чем он достигнет $^1/_3$ или $^1/_2$ окончательного размера, согласно [141] — по достижении $^1/_4$—$^1/_6$ конечной площади.

На основании изложенных предпосылок опишем в общем виде образование пула лабильных углеводов (в граммах С) для любого листа злака:

$$\frac{dC^l_{lab}}{dt} = (P_l - RL_l) + k^C_l C^{nt}_{lab} + k^C_{l-1} C^{l-1}_{lab} + k^C_{l-2} C^{l-2}_{lab} + C^l_{res} -$$

$$- k^C_{l+1} C^l_{lab} - k^C_{l+2} C^l_{lab} - k^C_r C^l_{lab} - k^C_{int} C^l_{lab}, \tag{3.6}$$

где C^l_{lab} — пул лабильных углеводов листа l; P_l — фотосинтез листа l; RL_l — фотодыхание листа l; k^C_l — параметр, характеризующий потребление углеводов из запасов эндосперма; k^C_{l-1}, k^C_{l-2} — параметры, характеризующие поступление ассимилятов из нижележащих листьев; C^{l-1}_{lab}, C^{l-2}_{lab} — пулы лабильных углеводов нижележащих листьев; C^l_{res} — резервы углеводов листа l; k^C_{l+1}, k^C_{l+2} — параметры, характеризующие отток ассимилятов в вышележащие листья; k^C_r — параметр, характеризующий отток ассимилятов в корни; k^C_{int} — параметр, характеризующий отток ассимилятов в связанное с данным листом междоузлие.

В зависимости от того, в какой фазе развития находится лист, уравнение (3.6) используется со следующими граничными условиями.

1. Для растущих первого и второго листьев $k^C_l C^{nt}_{lab} > 0$, для остальных листьев, а также и для первого и второго после перехода на автотрофное питание $k^C_l C^{nt}_{lab} = 0$.

2. Для закончившего рост листа $k^C_{l-1} C^{l-1}_{lab} = 0$ и $k^C_{l-2} C^{l-2}_{lab} = 0$.

3. Для стареющего листа положителен только первый член уравнения (3.6).

4. Для растущего листа (в период автотрофного питания) граничные условия различны в зависимости от фазы развития листа. Например, для деятельного центрального листа все члены уравнения (3.6) положительны.

Оценка параметров k^C_l, k^C_{l-1}, k^C_{l-2}, k^C_{l+1}, k^C_{l+2}, k^C_r, k^C_{int} проводится на основании значений переменной, определяющей поступление азота в соответствующие листья и значения C/N в этих листьях.

Пул лабильных углеводов корня образуется исключительно за счет притока из листьев, а растущих участков стебля — также и за счет фотосинтеза стебля. После цветения у зерновых, в отличие от зернобобовых, поток ассимилятов становится односторонним и направлен в сторону колоса.

У зернобобовых (соя, фасоль) выделено три фазы онтогенеза [30], каждая из которых характеризуется определенным типом распределения ассимилятов. В первой фазе, как уже указывалось, распределение осуществляется так же, как и у зерновых. В фазе вытягивания стебля и цветения акцепторами ассимилятов нижних листьев являются корни, листьев средних ярусов — корни и вышерасположенные растущие органы, а из листьев верхних ярусов, уже способных экспортировать ассимиляты, последние оттекают в восходящем направлении. Использование этих предпосылок при моделировании распределения ассимилятов позволяет, как и с зерновыми, учесть влияние уровня азотного и углеводного питания. Формирование и распределение пула лабильных углеводов любого листа во второй фазе можно описать уравнениями

$$\frac{dC^l_{lab}}{dt} = \begin{cases} \left\{ \sum_{l=1}^{k} \left[(P_l - RL_l) + C^l_{res} \right] \right\} - k^C_r C^l_{lab} \\ \text{для } l \in l_1, \ldots, l_k, \\ \left\{ \sum_{l=1}^{n} \left[(P_l - RL_l) + C^l_{res} \right] \right\} - k^C_r C^l_{lab} - \\ - k^C_{l_{up}} C^l_{lab} - k^C_{int_{up}} \\ \text{для } l \in l_1, \ldots, l_n, \end{cases} \tag{3.7}$$

и

$$\frac{dC^l_{lab}}{dt} = \left\{ \sum_{l=1}^{m} \left[(P_l - RL_l) + C^l_{res} \right] \right\} - k^C_{l_{up}} C^l_{lab} - k^C_{int_{up}} C^l_{lab} \tag{3.7а}$$

для $l \in l_1, \ldots, l_m$,

где k — количество листьев нижнего яруса; n — количество листьев среднего яруса; m — количество листьев верхнего яруса; C^l_{res} — резервные углеводы листьев; $k^C_{l_{up}}$ — параметр, характеризующий переток углеводов в вышележащие (по отношению к листьям данного яруса) листья; $k^C_{int_{up}}$ — параметр, характеризующий переток углеводов в вышележащие растущие междоузлия.

Значения параметров k^C_r, $k^C_{l_{up}}$, $k^C_{int_{up}}$, определяются как отношение количества необходимых для роста органов углеводов к имеющемуся углеводному пулу и меняются от 0 до 1. Например, при недостатке азота в среде параметр k^C_r может превысить 1, тогда из листьев среднего яруса большее количество углеводов переместится в корни. При избытке азота будет отмечена обратная переориентация потока углеводов. Оценка потребности в углеводах и азоте проводится, как описано в гл. 2.

Третья, завершающая фаза онтогенеза зернобобовых характеризуется формированием и созреванием плодов (бобов) в последовательности снизу вверх. В этот период формируется несколько пулов лабильных углеводов (соответственно количеству узлов). Вокруг отдельных групп плодов формируются зоны, снабжающие эти плоды углеводами. По мере роста плодов их запросы усиливаются, что постепенно приводит к сокращению поступления углеводов в корни и верхнюю зону и прекращение их роста. В зависимости от условий среды (снабжение азотом и влагой, температура воздуха) либо созревают почти все плоды, либо (при экстремальных условиях) часть плодов опадает. Таким образом, у зернобобовых, в отличие от зерновых, распределение ассимилятов ориентировано не в одном направлении, а в нескольких.

При моделировании пула азотистых соединений необходимо также учитывать фиксацию азота атмосферы клубеньками. В рам-

ках длиннопериодных динамических моделей субмодели роста клубеньковых бактерий не разрабатывались.

Укажем еще на одну особенность динамических моделей формирования качества урожая зерновых культур, касающуюся озимых зерновых. Развитие озимых зерновых культур характеризуется тем, что на этапе 3-го листа или в начале кущения (это зависит от условий осени) рост растения фактически прекращается и возобновляется лишь весной. Это вызывает необходимость моделирования «зимнего» периода жизни данной группы зерновых культур. Использованы следующие предпосылки. Во-первых, высказанное в [234] положение о том, что влияние температуры на рост и ассимиляцию осуществляется по разным каналам. Поэтому в ряде случаев, в частности осенью, условия более благоприятны для ассимиляции, чем для роста, вследствие чего накапливаются подвижные углеводы. Во-вторых, в зимний период запасенные углеводы затрачиваются на дыхание поддержания. Поэтому моделирование перезимовки растений (в биологическом плане) сводится к моделированию накопления лабильных углеводов осенью, затрат их на дыхание поддержания зимой и оценке площади ассимилирующей поверхности на момент возобновления вегетации.

Предпосылки, использованные нами при моделировании накопления белка и крахмала в период налива у зерновых культур основаны на представлениях о закономерностях этого процесса, развиваемых в [47, 48, 51, 208].

Пул субстратов для синтеза запасов в период налива создается у зерновых в процессе фотосинтеза листьев, стебля и колоса с учетом затрат на фотодыхание и дыхание поддержания. В экстремальных ситуациях, например при засухе, пул пополняется за счет гидролиза полисахаридов стебля.

Источником для создания пула азотистых соединений являются деградирующие структуры закончивших рост органов, а при наличии в этот период доступного азота в почве — также и почвенный азот.

Формирование и рост емкостей для синтеза запасов зерна (у зерновых и зернобобовых) и семян (у масличных) происходит до начала налива в соответствии с теми же закономерностями, что и для роста вегетативных органов. Субстраты из пулов поступают в уже сформированные емкости и их размер часто является лимитирующим фактором при наливе. Следовательно, при моделировании процесса синтеза запасов у зерновых, зернобобовых и масличных культур следует выделить блок роста емкостей и блок налива.

При моделировании синтеза запасов в зерне существенным моментом является оценка времени завершения роста зерновки, как емкости дальнейшего отложения в запас, и начала налива. Если известно отношение C/N для закончившей рост зерновки, то этот первый период формирования зерна моделируется в соответствии с закономерностями роста вегетативных органов. Вос

[225, 226] предлагает другой механизм переключения процесса формирования зерна на этап налива. Для реализации этого механизма необходимо знать потенциально возможные скорости накопления углеводов и азота в период экспоненциального роста, т. е. роста зерновки до начала налива, и в период линейного роста, т. е. роста при наливе. По мнению Воса [225, 226], налив начинается с момента, когда скорость экспоненциального роста достигает уровня линейного роста.

Вторым существенным моментом при моделировании накопления белка в зерне является необходимость учета того факта, что при наличии в почве доступных соединений азота большую роль в их использовании для синтеза белка играет интенсивность транспирации [47]. При условиях, благоприятных для транспирации, синтез белка в зерне ускоряется.

Следует учесть, что при моделировании синтеза запасов главное различие между зерновыми и зернобобовыми, а также между отдельными зернобобовыми культурами проявляется при оценке энергетических затрат, различных для разных химических компонентов, т. е. при оценке параметра R^{c}_{afor} в уравнении (2.74). По данным Пеннинга де Фриза [178, 181], наибольшие дыхательные затраты необходимы для синтеза жиров, наименьшие — для синтеза крахмала. Следует отметить, что у культур, для которых основным химическим компонентом хозяйственно ценной части урожая являются жиры, потенциальная интенсивность фотосинтеза более высокая, чем у культур, выращиваемых с целью получения белков и (или) крахмала.

Известно, что внешние условия в период налива оказывают большое влияние на качество урожая [47, 51, 76]. Повышение температуры воздуха и снижение влажности почвы и воздуха способствует формированию высокобелкового зерна. Отрицательное воздействие оказывают низкие температуры и высокая влажность почвы и воздуха, способствующие повышению содержания крахмала в зерне. В накоплении белка у некоторых зернобобовых, например у сои [76], сохраняется та же закономерность, что и у зерновых. Относительно накопления масла в семенах сои [76] данные менее однозначны, однако в целом следует считать, что повышенное увлажнение и низкие температуры способствуют синтезу жиров в семенах.

3.2. Клубне- и корнеплоды

Специфические особенности данных групп культур в плане моделирования формирования качества урожая необходимо учитывать уже с ранних фаз развития.

У культур, размножаемых клубнями, например у картофеля, моделирование процесса накопления пула субстратов для роста в ранний период жизни имеет ряд особенностей. Во-первых, поглощение воды клубнем не моделируется, поскольку клубень при

посадке обладает достаточным количеством влаги, а ход физиологических процессов зависит от температуры [90]. При температуре выше +3 °С начинается гидролиз запасов и накопление пластических веществ. Однако для роста проростка нужна более высокая температура (6—7 °С) [90]. При температуре ниже 6—7 °С гидролиз идет, однако роста нет, а пластические вещества затрачиваются на израстание — образование молодых клубеньков. Во-вторых, запасы углеводов материнского клубня никогда не истощаются до всходов.

Гидролиз запасов клубней картофеля при прорастании описывается уравнениями

$$\frac{d\,\mathrm{CN}_{res}^{nt}}{dt}=\begin{cases}-\dfrac{d\left(\mathrm{CN}_{res}^{nt}\right)^{\max}}{dt}F_{\mathrm{CN}}^{h}(T_S)\\ \text{при}\ \ \mathrm{CN}_{res}^{crit}<\mathrm{CN}_{res}^{nt}\leqslant(\mathrm{CN})_{res}^{0},\\ -k_{\mathrm{CN}}\mathrm{CN}_{res}^{nt}F_{\mathrm{CN}}^{h}(T_S)\\ \text{при}\ \ \mathrm{CN}_{res}^{nt}\leqslant\mathrm{CN}_{res}^{crit}.\end{cases}\tag{3.8}$$

Уравнения (3.8) справедливы при $T_S \geqslant 3$ °С.

При температуре, большей 3 °С и меньшей 7 °С, продукты гидролиза затрачиваются на израстание клубней:

$$\frac{d\,(\mathrm{CN})_{nnt}}{dt}=\frac{d\mathrm{CN}_{res}^{nt}}{dt}\quad\text{при}\ \ 3\,^{\circ}\mathrm{C}\leqslant T_S<7\,^{\circ}\mathrm{C},\tag{3.9}$$

где $(\mathrm{CN})_{nnt}$ — затраты на израстание.

Скорость образования ростового пула углеводов зависит от температуры почвы в период прорастания:

$$\frac{dC_{lab}^{P1}}{dt}=\begin{cases}\dfrac{dC_{lab}^{nt}}{dt}-\dfrac{dR_{nt}}{dt}\quad\text{при}\ \ T_S\geqslant 7\,^{\circ}\mathrm{C},\\ 0\quad\text{при}\ \ 3\,^{\circ}\mathrm{C}\leqslant T_S<7\,^{\circ}\mathrm{C}.\end{cases}\tag{3.10}$$

Соответственно этому формируется и ростовой пул азота:

$$\frac{dN_{lab}^{P1}}{dt}=\begin{cases}\dfrac{dN_{lab}^{nt}}{dt}+\dfrac{dN_{abs}}{dt}\\ \text{при}\ \ T_S\geqslant 7\,^{\circ}\mathrm{C}\ \text{и}\ t\geqslant t_1,\\ \dfrac{dN_{lab}^{nt}}{dt}\\ \text{при}\ \ T_S\geqslant 7\,^{\circ}\mathrm{C}\ \text{и}\ t<t_1;\\ 0\\ \text{при}\ \ 3\,^{\circ}\mathrm{C}\leqslant T_S<7\,^{\circ}\mathrm{C},\end{cases}\tag{3.11}$$

где t_1 — время прорастания.

Поглощение азота для картофеля и других культур, содержащих в посевном материале достаточно крахмала, но небольшое

количество белка, необходимо моделировать с момента прорастания. Моделирование образования пула субстратов для роста и распределения ассимилятов осуществляется в период всходы — цветение в соответствии с общими принципами, изложенными в гл. 2. Необходимо учесть лишь вклад запасов материнского клубня и гетеротрофную фиксацию CO_2, которая довольно существенна в ранний период жизни картофельного растения [90]. Начиная с фазы бутонизации и в особенности после цветения характер распределения ассимилятов у картофеля меняется — основной поток ассимилятов направляется в клубни.

В период роста клубней формируется то или иное качество конечного урожая. Качество картофеля определяется относительным содержанием в сухой массе клубней крахмала, белка и витамина С [90, 134]. Скорость синтеза крахмала в клубнях зависит от объема пула лабильных углеводов, снабжения азотом и внешних условий [90, 94, 134]. При условиях, благоприятных для фотосинтеза, в клубнях накапливается больше крахмала. При оценке влияния температуры на скорость синтеза крахмала следует учесть установленный Б. А. Рубиным [90] факт лабильности температурного оптимума для синтеза крахмала в клубнях картофеля. Наибольшие значения оптимума отмечаются в начальный период роста клубней, к концу вегетации оптимум снижается.

Недостаток азота в период клубнеобразования способствует большему накоплению крахмала в клубнях картофеля. Особенно четко это показано в работе [94]. В этой же работе представлен интересный факт в пользу концепции морфогенетического приоритета корней относительно азота: при снижении содержания азота в питательном растворе снижение его относительного количества в надземных органах гораздо больше, чем в корнях, во всяком случае при умеренном азотном стрессе. В модели неблагоприятное влияние избытка азота на качество клубней можно учесть благодаря тому, что при избытке азота рост листьев и стеблей продолжается некоторое время после цветения, т. е. имеются два конкурирующих за ассимиляты центра.

Моделирование формирования качества урожая корнеплодов осуществляется на основании тех же принципов, что и других культур. Наибольшее значение среди корнеплодов имеет сахарная свекла. Показателем качества корнеплодов сахарной свеклы является содержание сахара. Задача при оценке качества сводится к установлению момента начала разрастания корня и синтеза сахарозы из поступающих из листьев гексоз. До этого момента корни выполняют поглотительную функцию и рост растения моделируется обычным образом: накопление пула субстратов и их распределение между листьями и корнями. Следует отметить, что модель формирования качества урожая корнеплодов, в частности сахарной свеклы, является наиболее простой и ее спецификация и идентификация легко может быть проведена на основании принципов, изложенных в гл. 2.

Глава 4

Численные модели формирования качества урожая сельскохозяйственных культур

В самом общем виде разработка численных моделей на основании теоретических моделей сводится к нахождению разрешающего оператора модели и расчета с помощью модели динамики переменных состояния на определенном промежутке времени. Рассмотрим вначале общие принципы построения численных моделей, а затем — численную модель формирования качества урожая зерновых культур. Численные модели для других групп культур строятся аналогичным образом.

4.1. Общие принципы разработки численных моделей на основании теоретических моделей

Мы считаем возможным выделить два типа численных моделей:

1) модели, при создании которых решается прежде всего задача проверки концепции, вложенной в теоретическую модель, и адекватность модели описываемой системе доказывается без использования каких-либо математических критериев;

2) модели, способность которых имитировать ход продукционного процесса в зависимости от условий внешней среды доказана с достаточной точностью (точность определяется решаемой задачей).

В обоих случаях для нахождения разрешающего оператора применяются либо аналитические, либо численные методы. Второй подход является наиболее распространенным, так как аналитическое решение для моделей, описывающих сложные системы, не всегда возможно. Нами также использован численный подход. Дифференциальные уравнения, описывающие структуру модели, записаны в дискретной форме с шагом 1 сутки. Программа для расчетов на ЭВМ составлена на языке Фортран-IV.

4.1.1. Разработка численных моделей, адекватно отображающих реальную систему

Идентификация параметров при разработке таких моделей не требует сложных математических методов. Достаточно использовать параметры из допустимой области значений, которую можно определить на основании анализа экспериментальных данных, полученных разработчиком модели или приведенных в литературе. Если таких данных нет, при идентификации параметров используется метод проб и ошибок [192]. Необходимо определить

также аналитический вид использованных в модели эмпирических функций, например функций влияния внешних условий на скорость того или иного процесса. Для этого используется какой-либо из методов аппроксимации.

После процедуры идентификации параметров и аппроксимации функций, вид которых был неизвестен, оценивается адекватность модели описываемой системе, т. е. проводится верификация модели. В [89] описано два подхода к проверке моделей. Первый из них состоит в сравнении расчетных и наблюдаемых в эксперименте траекторий фазовых переменных. Чаще всего применяется так называемое поточечное сравнение, т. е. сравнение расчетных кривых динамики переменных состояния модели с данными наблюдений, как правило, дискретными, полученными в последовательные моменты времени. В случае когда наблюдения достаточно часты, применяется также метод Сайерта, предложившего использовать для оценки адекватности способность модели воспроизводить такие особенности экспериментальных кривых, как: 1) число точек экстремума; 2) распределение точек экстремума во времени; 3) направление изменений в точках экстремума; 4) амплитуда возмущений на одних и тех же отрезках времени; 5) средние значения переменных; 6) одновременность экстремальных точек для разных переменных. Этот же метод описан у Галямина [7].

Второй подход к оценке адекватности модели, приведенный в [89], который мы считаем весьма ценным, состоит в воспроизведении ситуаций, имитирующих различные экспериментальные воздействия, и в сравнении результатов имитации с показаниями реальных экспериментов.

Широко распространенным методом оценки адекватности модели является метод Тьюринга, описанный, в частности, у Галямина [7] и состоящий в том, что «степень воспроизведения» моделью реальной системы оценивается на основании имеющихся в распоряжении разработчика модели знаний о процессе. Если разработчик не является специалистом в данной области, для оценки привлекается эксперт. Несомненно, что при таком подходе в оценке всегда имеется налет субъективности, однако метод вполне применим для верификации численных моделей, классифицированных нами как модели первой группы.

Наконец, при исследовании модели на основании анализа чувствительности решается, какие параметры, связи между переменными, внешние условия оказывают наибольшее (наименьшее) влияние на поведение модели. Это позволяет оценить, с какой точностью следует определять те или иные параметры, указывает на необходимость уточнения связей между переменными и т. д.

Таким образом, мы получаем численную модель, при разработке которой оценена правильность концепции, использованной при моделировании, верифицирована программа расчетов по модели, оценена адекватность модели описываемой системе без использования математических критериев, проведен анализ чувст-

вительности. Численная модель такого рода может быть использована для исследования влияния условий внешней среды на продукционный процесс и отдельные его составляющие. В процессе оценки адекватности модели и на основании анализа чувствительности модели может быть сделан вывод о возможности ее практического использования.

4.1.2. Создание численных моделей, предназначенных для решения практических задач

Численные модели, предназначенные для решения конкретных практических задач разрабатываются так же, как численные модели первой группы за исключением того, что адекватность моделей реальной системе доказывается с использованием определенных математических критериев. Необходимо провести количественную верификацию (или по другой терминологии — валидацию) модели. Для этого необходима прежде всего идентификация параметров (или согласно, например, [197] — калибровка модели) с использованием процедуры оптимизации на экспериментальном материале, полученном в каких-либо конкретных условиях. Метод оптимизации часто используется при оценке параметров динамических моделей продукционного процесса растений и отдельных его составляющих [7, 40, 74, 197, 228]. Следует отметить, что этот метод наиболее успешен в том случае, если применяются данные, полученные в контролируемых условиях, например при использовании фитотрона. Например, в модели [228] таким путем оценены параметры, зависимые от модели (параметры температурной функции фотосинтеза, параметры, связанные с описанием роста структур, параметры переноса углеводных пулов и параметры старения). Как правило, оптимизационный поиск ведется для данных, полученных в каких-либо конкретных условиях, и для других условий найденные параметры приведут к иным результатам расчетов. Это обстоятельство ограничивает использование методов оптимизации для оценки параметров.

Весьма перспективным является расчетный метод идентификации параметров, предложенный впервые Полевым [54] для оценки параметров ростовых функций в динамических моделях продуктивности, используемых при разработке динамико-статистических методов прогнозирования урожайности сельскохозяйственных культур.

При количественной верификации модели необходимо решить задачу выбора критерия оценки степени адекватности. Этот вопрос достаточно подробно освещен в [7]. Критическое рассмотрение методов оценки моделей путем статистического сравнения наблюдаемых и имитированных значений проведено в [231].

4.2. Исследование в численных экспериментах влияния агрометеорологических условий на качество урожая зерновых культур

В разделе 4.2 изложена численная модель формирования качества урожая зерновых культур. Для других групп культур численные модели могут быть построены на аналогичных принципах. Модель верифицирована по методу Тьюринга с использованием собственного или заимствованного из литературы экспериментального материала. Эмпирические функции получены по экспериментальным данным методом Розенброка [91]. Идентификация параметров проведена так же, как и в [192].

При подборе стандартных значений параметров растений для численной реализации модели мы руководствовались следующими соображениями. Параметры разделены на четыре группы:

1) параметры, характеризующие начальное состояние растения: сухая масса и влажность семян при посеве, радиус семян, содержание белка и крахмала в семенах, влажность семян, достаточная для прорастания;

2) параметры, описывающие скорости моделируемых физиолого-биохимических процессов при оптимальных для протекания этих процессов условиях внешней среды: скорость гидролиза запасного белка и крахмала эндосперма, скорость активного поглощения азота корнями, плато световых кривых фотосинтеза и фотодыхания, скорость гидролиза структурных белков листьев при старении;

3) параметры более общего характера: параметр, характеризующий затраты углеводов на дыхание роста и дыхание поддержания структур, температурный коэффициент темнового дыхания;

4) параметры, характеризующие наступление основных фаз развития (кущение, колошение, цветение): сумма эффективных температур.

Используемые при расчетах по модели функции разделяются на две группы:

1) эмпирические функции влияния внешних условий (температуры воздуха, температуры почвы, влажности почвы);

2) функции, рассчитываемые из самой модели (функция, регулирующая распределение углеводов и азота между растущими органами).

Параметры, используемые при расчете динамики азотистых соединений в почве, разделены также на две группы:

1) параметры, определяющие начальный уровень азотистых соединений: содержание легкогидролизуемого азота, аммония и нитратов в почве;

2) параметры, описывающие скорости процессов взаимопревращений азотистых соединений при оптимальных для протекания этих процессов условиях внешней среды: скорость аммонифи-

кации легкогидрализуемого азота, нитрификационная способность почвы, скорость денитрификации нитратов.

Функции влияния внешних условий (температура почвы, влажность почвы, pH) являются эмпирическими.

Для численной реализации модели необходима следующая входная метеорологическая информация: максимальная и минимальная, а также средняя за сутки температура воздуха, влажность почвы на начало расчетов по слоям не более 10 см, влажность завядания, наименьшая влагоемкость, относительная влажность воздуха в период налива зерна (ежедневно), осадки (ежедневно). Необходимо знать также число часов солнечного сияния (ежедневно) и широту местности.

Результаты численных экспериментов приведены в расчете на 100 растений.

4.2.1. Формирование всходов в зависимости от качества посевного материала, влажности, температуры и типа почвы

Агрометеорологические факторы, влияющие на прорастание семян, полноту всходов, состояние растений в фазе всходов —

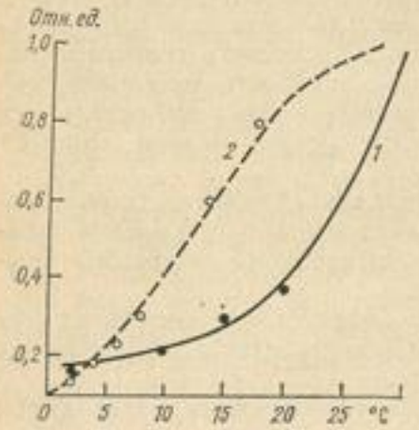


Рис. 4.1. Функции влияния температуры среды прорастания на гидролиз запасов семян.

1 — до прорастания, по данным [176]; 2 — после прорастания, по данным [23] о влиянии температуры на рост проростков.

это температура и влажность почвы. Значительное влияние оказывает также плотность почвы. Функции влияния факторов внешней среды на интенсивность моделируемых процессов приведены на рис. 4.1 и 4.2.

Поглощение воды семенами. Исследовалось влияние на поглощение температуры среды набухания и размеров семян. Результаты численных экспериментов приведены на рис. 4.3. Как это широко известно из натурных экспериментов, семена бо́льших размеров поглощают влагу с ме́ньшей скоростью. Это связано с тем, что коэффициент скорости набухания меняется обратно пропорционально площади поверхности семян. Независимо от размеров семян с повышением температуры скорость поглощения

воды возрастает. Чувствительность модели к изменению температуры связана с довольно высокой чувствительностью к темпера-

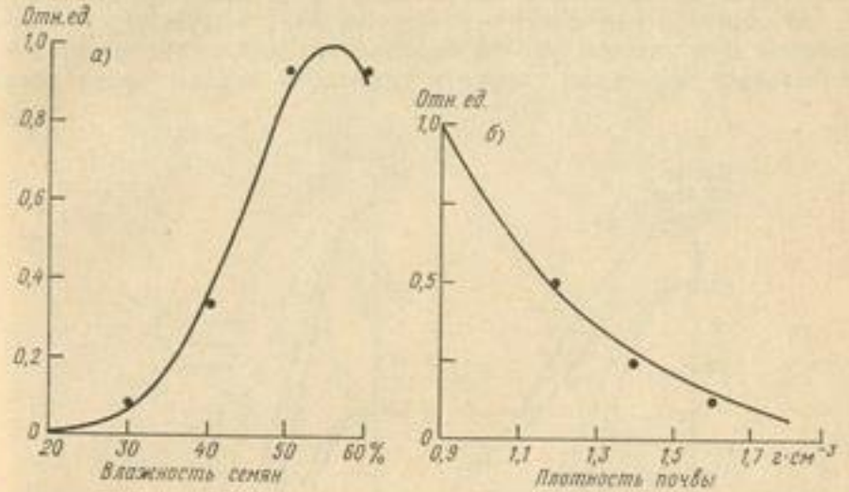


Рис. 4.2. Функция влияния влажности семян (*а*) на дыхание семян (по данным [204]) и функция влияния плотности почвы (*б*) на ее сопротивление росту проростков (по данным [100]).

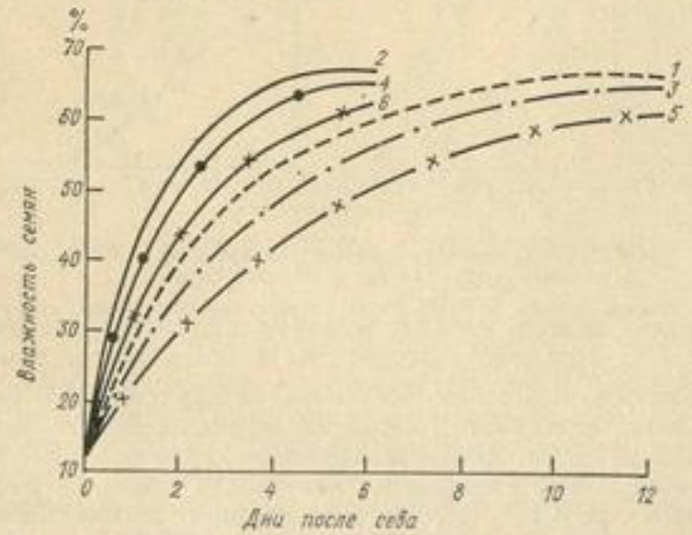


Рис. 4.3. Влияние размеров семян и температуры среды набухания на поглощение воды семенами.

Радиус семян, см: 1), 2) 0,15; 3), 4) 0,17; 5), 6) 0,20; температура, °C: 1), 3), 5) 10; 2), 4), 6) 20.

туре коэффициента скорости набухания *c*. Например, при температурах 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20 °C значения *c* составляли соответственно: 0,008; 0,009; 0,011; 0,013; 0,015; 0,017; 0,020; 0,022.

Влияние белковости семян на рост проростков до всходов. Выбраны два уровня белковости: 15 и 23 %. Известно, что скорость гидролиза запасного белка выше у высокобелковых семян [46]. В соответствии с этим испытаны два значения скорости гидролиза при каждом уровне белковости. Как видно из рис. 4.4, при больших значениях скорости гидролиза запасы белка расхо-

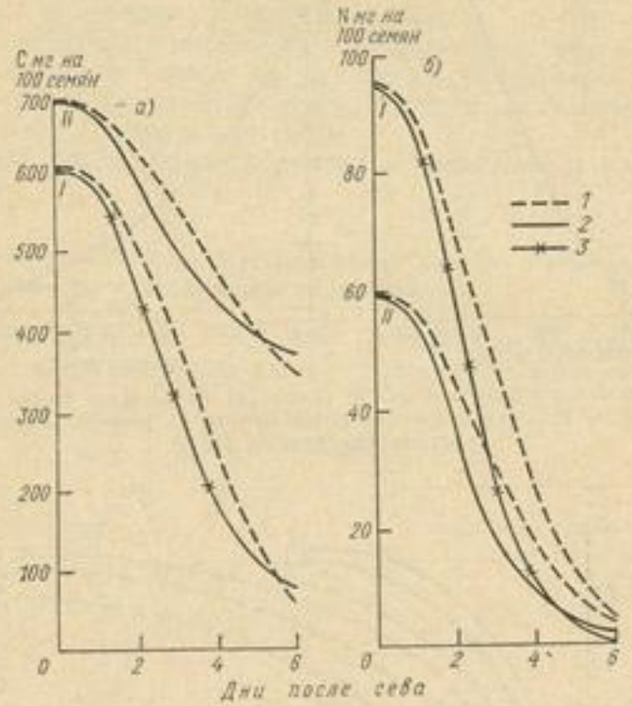


Рис. 4.4. Влияние белковости семян и скорости гидролиза белка на расходование запасов крахмала (*а*) и запасов белка (*б*).

Содержание белка в семенах, %: *I*) 23, *II*) 15; скорость гидролиза белка, мг N·сут⁻¹: *1*) 15; *2*) 25; *3*) 35.

дуются быстрее, однако во всех случаях через 6 дней (температура во всех опытах этой серии была постоянной и равнялась 20 °С) запасы белка были практически израсходованы. Весьма значительное влияние оказывает белковость семян на расходование запасов крахмала. У семян с высоким содержанием белка крахмал расходуется при прорастании быстрее. Например, в семенах с содержанием белка 23 % через 6 дней (при 20 °С) запасы углеводов эндосперма истощаются полностью, а при белковости 15 % — лишь наполовину (рис. 4.4). Высокобелковые семена дают при всходах проростки большей сухой массы. Например, сухая масса 100 проростков из высокобелковых (23 % белка) семян составляет через 6 дней (при 20 °С) 1600 мг, а низкобелковых (15 % белка) — 1000 мг.

Интенсивность дыхания проростков высокобелковых семян при прорастании примерно в 1,5 раза выше, чем низкобелковых (рис. 4.5). Усиленное дыхание роста объясняется большей скоростью роста проростков из высокобелковых семян, а дыхание поддержания — большей массой проростков.

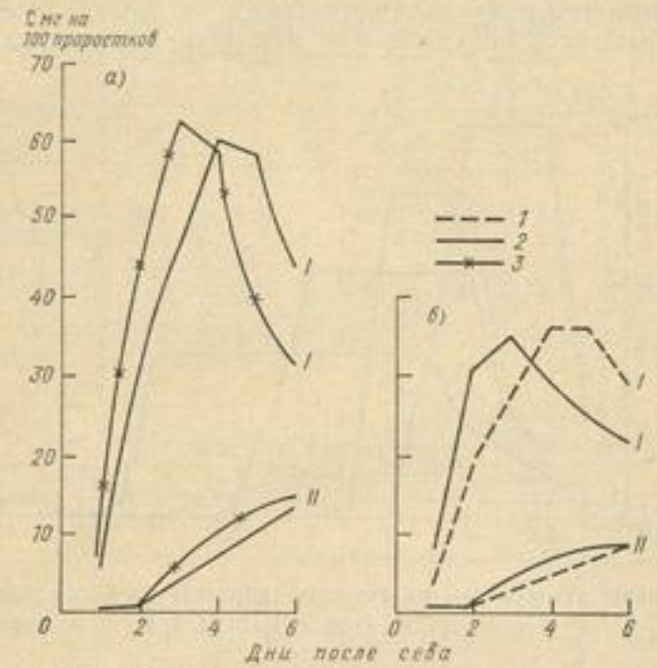


Рис. 4.5. Влияние белковости семян и скорости гидролиза белка на интенсивность дыхания проростков.

I — дыхание роста; *II* — дыхание поддержания. Содержание белка в семенах, %: *а* — 23, *б* — 15. Остальные усл. обозначения см. рис. 4.4.

Влияние температуры на расходование запасов семян и рост проростков до всходов. Имитировался биологический эксперимент, обычный для подобного рода исследований, при которых семена проращиваются в термостате, в воздушной камере при оптимальной влажности и постоянно поддерживаемой (в течение всего периода) температуре. Как видно из табл. 4.1, с повышением температуры ускоряется расходование запасов белка и крахмала. Модель чувствительна к изменению температуры на 1 °С.

На рис. 4.6 показано влияние температуры на скорость гидролиза запасов белка. Видно, что скорость увеличивается в период от начала гидролиза до прорастания, что связано с активацией ферментного аппарата, после прорастания отмечается плато (поскольку заданная температура постоянна в течение всего периода), при истощении запасов скорость снижается, гидролиз протекает уже как реакция первого порядка.

При задании реальных изменений температуры, наблюдающихся в период посев—всходы, плато, отмеченное в предыдущем опыте, не наблюдается. Соответственно повышению температуры почвы скорость гидролиза белка возрастает. Аналогично изменяется во времени скорость гидролиза крахмала. Такая же закономерность отмечается и при постоянно поддерживаемой в период посев—всходы температуре. Рассчитанное по модели увеличение скорости гидролиза крахмала при неизменной температуре свя-

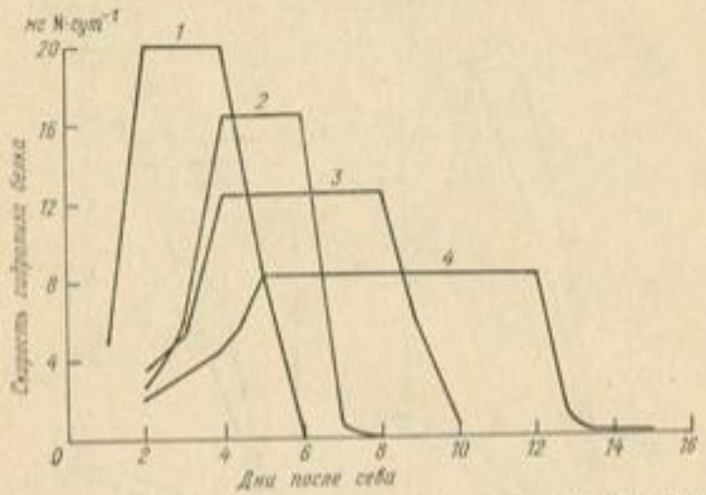


Рис. 4.6. Влияние температуры на скорость гидролиза запасного белка семян. Температура, °С: 1) 20, 2) 16, 3) 12, 4) 8.

зано с тем, что в модели учтен через соотношение C/N факт изменения химического состава структур проростка в процессе его развития. С увеличением доли углеродсодержащих структур воз-

Таблица 4.1. Влияние температуры на скорость расходования запасного белка и крахмала эндосперма семян пшеницы (в расчете на 100 семян)

Субстрат	Температура, °С	Время от посева до всходов, дни							
		0	2	4	6	8	10	12	14
Белок, мг N	8	76,2	73,9	65,8	49,5	33,2	16,9	0,56	0,03
	12	76,2	72,6	54,9	30,5	6,0	0,08	—	—
	16	76,2	67,3	33,9	0,45	0,0	—	—	—
	20	76,2	50,4	8,6	0,01	—	—	—	—
Крахмал, мг С	8	655,0	648,6	625,4	566,6	486,7	383,4	260,4	235,4
	12	655,0	645,2	585,8	461,8	285,4	167,7	—	—
	16	655,0	629,8	481,5	245,3	201,8	—	—	—
	20	655,0	560,8	307,9	130,5	—	—	—	—

растает потребность в углеводах. Динамика расходования запасов семян в реальных условиях среды показана в табл. 4.2.

Как видно из таблицы 4.3, с повышением температуры значительно ускоряется рост проростков. Полученные результаты хорошо согласуются с литературными данными [23].

Таблица 4.2. Влияние температуры почвы на скорость расходования запасов семян пшеницы (в расчете на 100 семян)

Характеристика	Время от посева до всходов, дни						
	3	4	5	6	7	8	9
Средняя суточная температура почвы, °С	4,7	5,2	4,3	4,0	5,3	6,2	9,3
Скорость гидролиза белка, мг N	2,4	3,4	3,9	5,0	5,9	6,6	9,3
Скорость гидролиза крахмала, мг С	1,3	1,9	2,3	2,9	3,8	4,8	7,8

Характеристика	Время от посева до всходов, дни					
	10	11	12	13	14	15
Средняя суточная температура почвы, °С	11,1	11,8	12,0	10,8	10,0	11,4
Скорость гидролиза белка, мг N	11,3	12,0	12,2	3,6	0,6	0,1
Скорость гидролиза крахмала, мг С	9,0	12,4	14,8	6,2	2,8	2,4

Таблица 4.3. Влияние температуры на рост проростков пшеницы до всходов (сухая масса 100 проростков, мг·10²)

Температура, °С	Время от посева до всходов, дни							
	0	2	4	6	8	10	12	14
8	0,6	0,91	2,04	4,54	7,35	10,47	13,90	14,12
12	0,6	1,09	3,74	8,04	13,08	15,75	—	—
16	0,6	1,83	7,43	14,30	14,51	—	—	—
20	0,6	4,62	12,61	15,56	—	—	—	—

При исследовании влияния температуры на дыхание роста и дыхание поддержания показано, что с повышением температуры

интенсивность дыхания возрастает. Например, при 20 °С наибольшая интенсивность дыхания роста, совпадающая по времени с наибольшим расходованием углеводов, составляет 53 (здесь и далее дыхание приведено в мг С на 100 проростков), а при 8 °С — 24. В модели четко показано, что расходы на дыхание роста возрастают параллельно увеличению скорости роста, а при снижении скорости роста снижаются. Например, при 20 °С дыхание роста меняется в период от посева до истощения запасов белка следующим образом: 5, 29, 49, 53, 30, 9. Интересно отметить, что, не будучи введенным в явной форме, влияние температуры сказывается на скорости дыхания роста косвенно. Дыхание поддержания в ходе прорастания возрастает непрерывно. Например, при 20 °С оно меняется следующим образом: 1, 1, 3, 7, 11, 14. С повышением температуры дыхание поддержания возрастает. Например, наибольшая

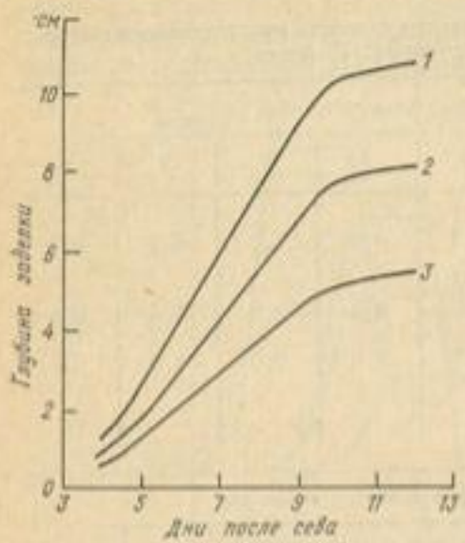


Рис. 4.7. Влияние глубины заделки семян на время появления всходов при различной плотности почвы.

Плотность, г·см⁻³: 1) 0,95, 2) 1,1, 3) 1,3.

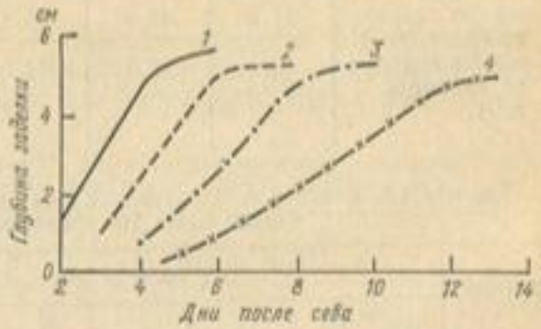


Рис. 4.8. Влияние глубины заделки семян на время появления всходов в зависимости от температуры почвы; плотность почвы 1,3 г·см⁻³, влажность оптимальная.

Температура, °С: 1) 20, 2) 16, 3) 12, 4) 8.

интенсивность дыхания поддержания при температурах 8, 12, 16 и 20 °С составляет соответственно: 6, 8, 10, 14.

Влияние сопротивления почвы при различной температуре и влажности на время появления всходов в зависимости от глубины заделки семян. С увеличением сопротивления почвы снижается скорость роста, задерживается время появления всходов, снижается предельная глубина заделки семян (рис. 4.7). Так, при посеве в почву плотностью 1,3 г·см⁻³ предельно возможная глубина заделки около 5 см, а в почву плотностью 0,95 г·см⁻³ — более 10 см. Для почвы одной и той же плотности и оптимальной влажности предельная глубина заделки семян практически одна и та же при всех температурах (рис. 4.8). Как видно из рис. 4.8, процесс прорастания семян чувствителен к изменениям температуры почвы. При снижении температуры на каждые 4 °С прорастание задерживается на сутки. Например, при среднесуточной

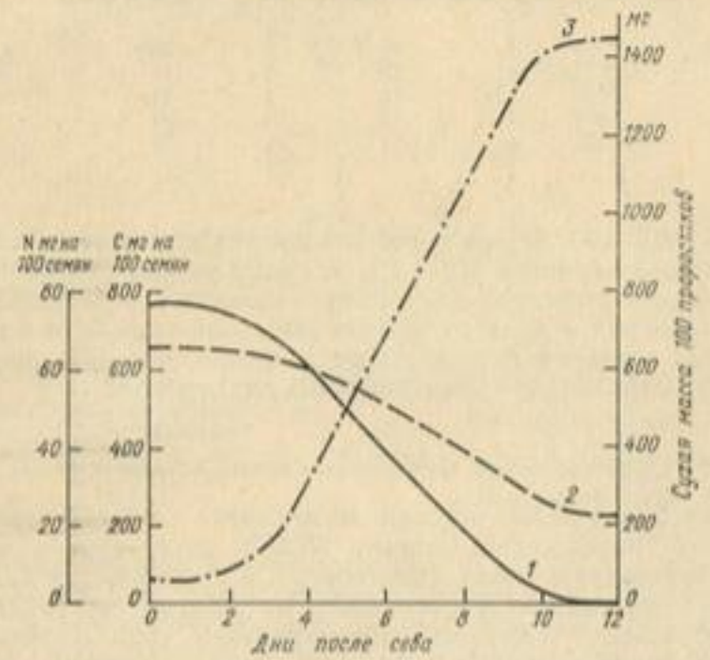


Рис. 4.9. Динамика расходования белка и крахмала эндосперма семян и накопление сухой массы проростками при температуре 10 °С и при оптимальной влажности почвы.

1 — белок; 2 — крахмал; 3 — сухая масса.

температуре 20 °С семена прорастают через двое суток, а при температуре 8 °С — через 5 суток.

От глубины заделки семян (при прочих равных условиях) зависит полнота расходования запасов эндосперма и состояние проростков на момент всходов. Например (см. рис. 4.7 и 4.9), при 10 °С и оптимальной влажности при глубине заделки семян 6 см на момент всходов в семенах остается 70 % крахмала (от исходного уровня) и 40 % белка. При заделке на предельно возможную глубину запасы белка расходуются полностью, а крахмала остается 30 %.

Субмодель формирования всходов была верифицирована по результатам сравнения времени появления всходов, рассчитанного по модели, с реально наблюдаемым временем появления

Таблица 4.4. Сравнение рассчитанного по модели и наблюдаемого в опыте времени появления всходов озимой пшеницы сорта Мироновская 808 в условиях Подмосковья

Год	Время появления всходов, сутки	
	рассчитанное по модели	наблюдаемое в опыте
1974	9	13
1975	10	11
1976	10	11
1978	11	11
1979	11	11

всходов (табл. 4.4). Наибольшее отклонение получено в условиях более засушливой осени (1974 г.). В целом результаты верификации субмодели формирования всходов говорят о перспективности ее использования в качестве самостоятельной модели и как субмодели при описании формирования качества урожая зерновых и при оценке параметров — для зернобобовых культур.

4.2.2. Рост и распределение ассимилятов в период всходы—цветение

Имитировался биологический эксперимент с яровой пшеницей в условиях Подмосковья (широта 55°18′). Для «опыта» использовали черноземную почву (плотность 1,3 г·см$^{-3}$, pH = 7,5). Содержание легкогидролизуемого азота на момент посева составляло 300 мг·кг$^{-1}$. Скорость минерализации (при оптимальных условиях) принята равной 0,054 сут$^{-1}$ [202], нитрификационная способность почвы 0,8, максимальная скорость денитрификации при бесконечно высокой концентрации нитратов в почве 111 мг× × кг$^{-1}$ × сут$^{-1}$.

Влажность поддерживалась в течение всего «опыта» на уровне 60 % НВ. Считали, что потери за счет эвапотранспирации восполнялись. Средняя суточная температура как почвы, так и воздуха была постоянной и равнялась 20 °С.

Начальные параметры растения при посеве приведены в предыдущем подразделе. Плато световой кривой фотосинтеза (при оптимальных условиях) выбрано равным 35 мг CO_2·дм$^{-2}$·ч$^{-1}$, световой кривой фотодыхания 6 мг CO_2·дм$^{-2}$·ч$^{-1}$. Длина дня рассчитывалась из модели. Максимальная скорость активного поглощения азота (при оптимальных для поглощения условиях) принята равной 0,01 г·(г с. в. корней)$^{-1}$·сут$^{-1}$. На основании анализа литературных данных нижний предел функции распределения принят равным 4,6, верхний 22,0. В зависимости от обеспеченности азотом и углеводами истинное значение функции на каждом шаге рассчитывалось по модели.

При оценке эвапотранспирации принято, что скорость ветра (на высоте 2 м) составляла 3 м·с$^{-1}$; аэродинамическое сопротивление диффузии по мере роста культуры рассчитывалось как функция скорости ветра.

Функции влияния температуры воздуха на фотосинтез и температуры почвы на поглощение азота показаны на рис. 4.10. Для оценки влияния влажности почвы на фотосинтез использована функция, предложенная в [57]. Влияние условий внешней среды

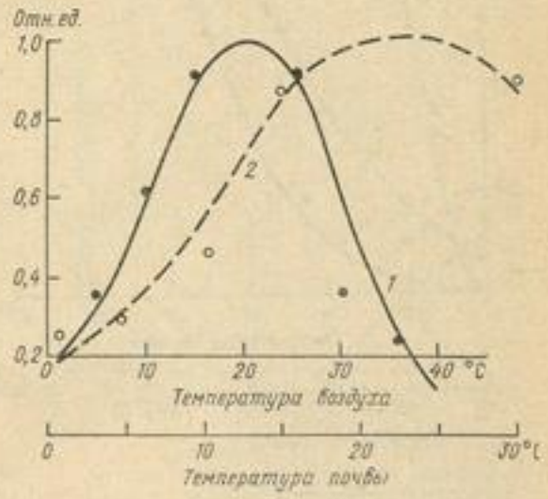


Рис. 4.10. Функция влияния температуры воздуха на фотосинтез (*1*), по данным [25], и влажности почвы на поглощение азота (*2*), по данным [23].

на аммонификацию и нитрификацию аппроксимировано по данным [22, 191], а также использованы виды функций, приведенные в [62]. Функции влияния внешних условий на денитрификацию получены по данным [68] и представлены на рис. 4.11.

Динамика пула углеводов и пула азотистых соединений. Интенсивность фотосинтеза (в граммах С на 100 растений) увеличивается по мере роста растения (рис. 4.12 *а*). Пул углеводов остается все время ниже уровня углеводов, образующихся при фотосинтезе, не считая первых дней после всходов, когда пул создавался также за счет гидролиза запасного крахмала семян. Следует отметить, что истощение запасов эндосперма наблюдается рано — через 6 дней после посева. Возможно, это связано с тем, что в использованной для расчетов версии модели не учтена смена порядка реакции гидролиза запасов (с псевдонулевого на первый). При данном высоком уровне азотного питания резервов углеводов для структурного роста нет, так как азота достаточно для связывания образующихся углеводов в структуры.

На начальных этапах развития отмечаются колебания пула азота (рис. 4.12 *б*), а начиная с 10-го дня его объем равномерно возрастает. В течение всего периода фиксируется наличие резервов азота, и только на 16-й день они затрачиваются полностью,

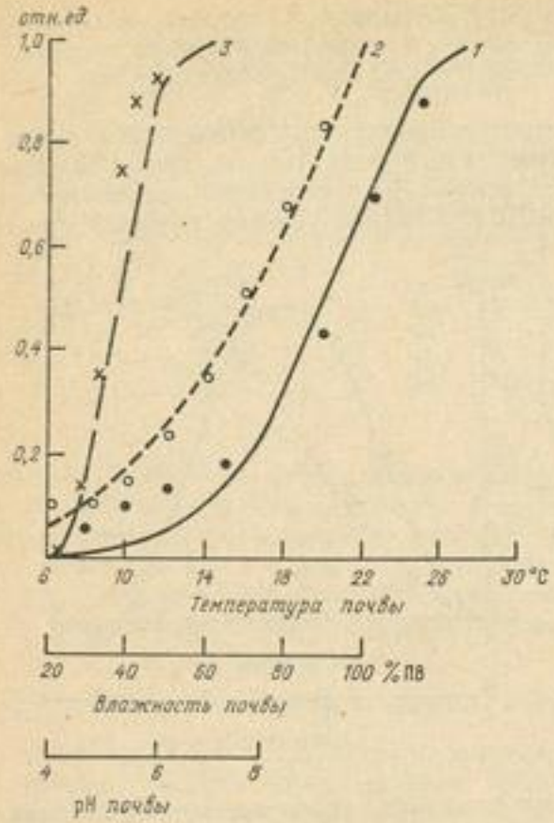


Рис. 4.11. Функции влияния внешних условий на денитрификацию, по данным [68].

Функция влияния: 1 — температуры почвы; 2 — влажности почвы; 3 — pH почвы.

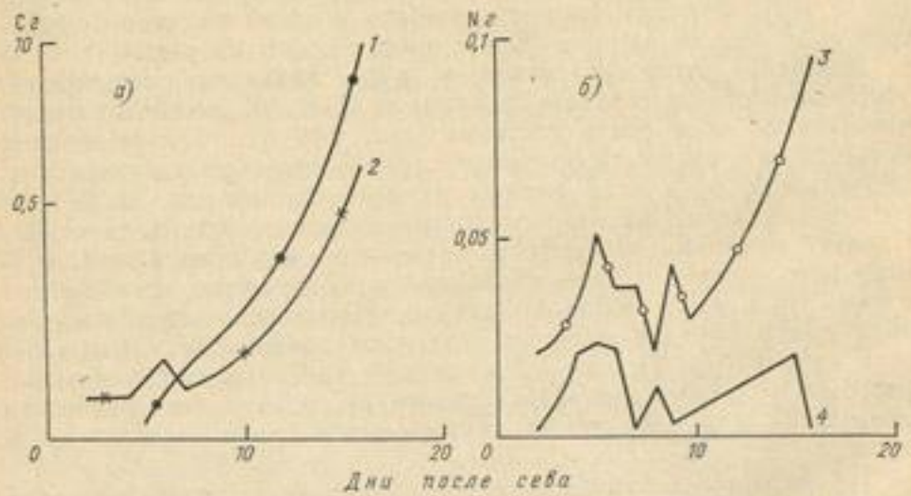


Рис. 4.12. Динамика фотосинтеза и пула углерода (*а*), пула азотистых соединений и резервов азота (*б*).

1 — фотосинтез, 2 — пул углерода, 3 — пул азота, 4 — резервы азота.

так как начинается рост стебля и колоса, появляется 4-й лист и потребность в азоте увеличивается. Тогда появляются резервы углеводов. Сопоставляя ход фазовых траекторий пула и резервов следует иметь в виду, что при оценке пула на данном шаге учитываются резервы предыдущего шага.

При высоком уровне азотного питания вынос азота с транспирационным током даже на ранних фазах развития выше, чем ак-

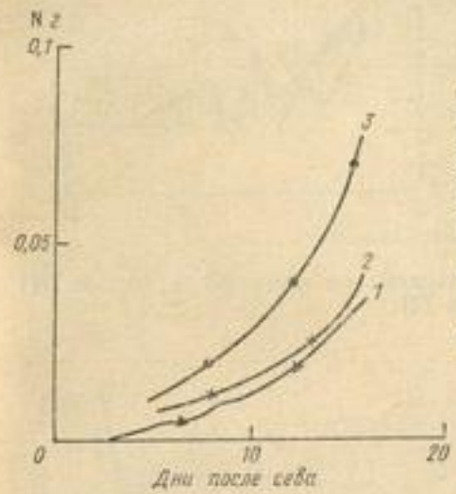


Рис. 4.13. Динамика поглощения азота.

Поглощение: 1 — активное, 2 — с транспирацией, 3 — суммарное.

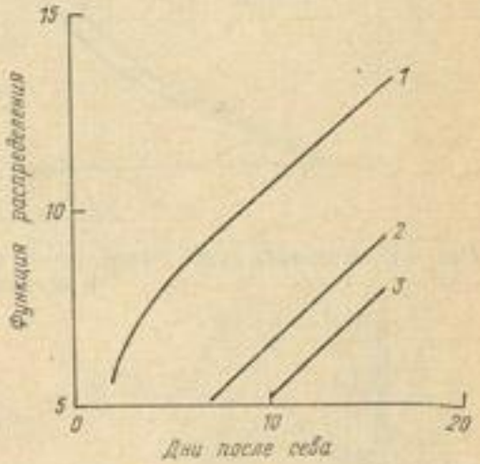


Рис. 4.14. Функция распределения, рассчитанная для отдельных листьев.

Лист: 1 — первый, 2 — второй, 3 — третий.

тивное поглощение (рис. 4.13). Суммарное поглощение азота также возрастает со временем.

Распределение ассимилятов и рост. Результаты расчета функции распределения приведены на рис. 4.14. Рост первого листа закончился через 11 дней после всходов — к моменту появления 4-го листа, т. е. при высоком уровне азота листья растут дольше. Принято, что до всходов растет только 1-й лист. Функция распределения для всех листьев монотонно возрастает в период посев — появление 4-го листа. В этот период сухая масса корней меньше массы листьев (рис. 4.15 *а*). Относительное содержание азота в листьях меняется в начальный период роста неоднозначно (рис. 4.15 *б*). Резкое возрастание, а затем снижение содержания азота в листьях на 7-й и 8-й дни соответственно связано с появлением на 7-й день нового листа, а на 8-й день с быстрым истощением запасов эндосперма, в результате чего рост листьев и корней задерживается. Затем по мере накопления пула углеводов положение стабилизируется. Однако и в последующий период с появлением каждого нового листа отмечается возрастание содержания азота в листьях.

Изменение сухой массы структур растущих листьев показано на рис. 4.16. Средняя суточная температура поддерживалась в течение всего периода роста постоянной (20 °С). Влажность почвы взята 60 % НВ, число часов солнечного сияния (ежедневно) при-

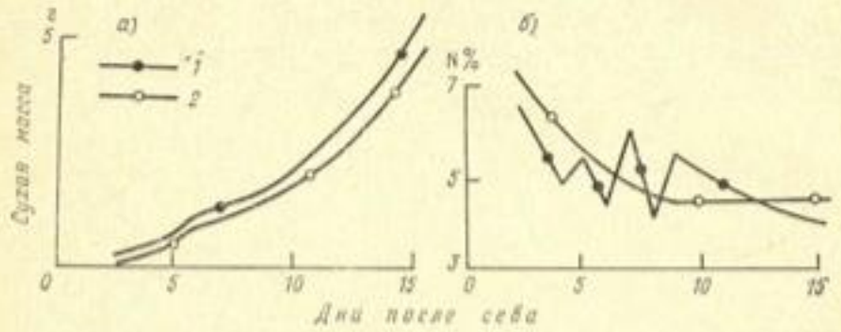


Рис. 4.15. Динамика сухой массы (*а*) и содержания азота (*б*) в листьях (*1*) и корнях (*2*).

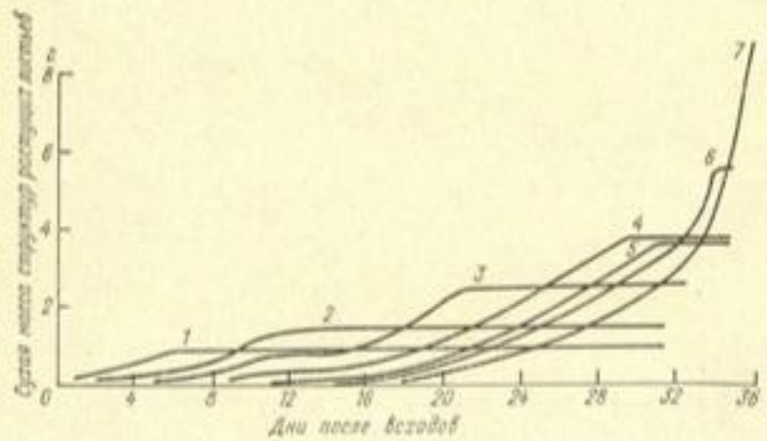


Рис. 4.16. Динамика сухой массы структур отдельных растущих листьев в период от всходов до цветения.

1—7 — ярусы листьев, считая снизу.

нято равным 10. Характер роста отдельных листьев хорошо согласуется с характером роста, описанным в литературе. В данном численном эксперименте растения получали дополнительное азотное питание через 9 дней после всходов. Доза азота (0,03 г N на 100 растений) была высокой для данной фазы развития растений, в связи с чем отмечается задержка роста с 9-го по 15-й день. Наибольшего развития достигают, как правило, средние ярусы листьев. В условиях данного эксперимента не учтена густота стояния растений. Поэтому самая большая масса отмечается у самого верхнего листа.

На рис. 4.17 показана динамика сухой массы растущих и функционирующих структур, а также общей структурной массы листьев всего растения при двух уровнях азотного питания. На более низком уровне питания растения в возрасте 9 дней получали 0,03 г N. На повышенном фоне азотного питания растения

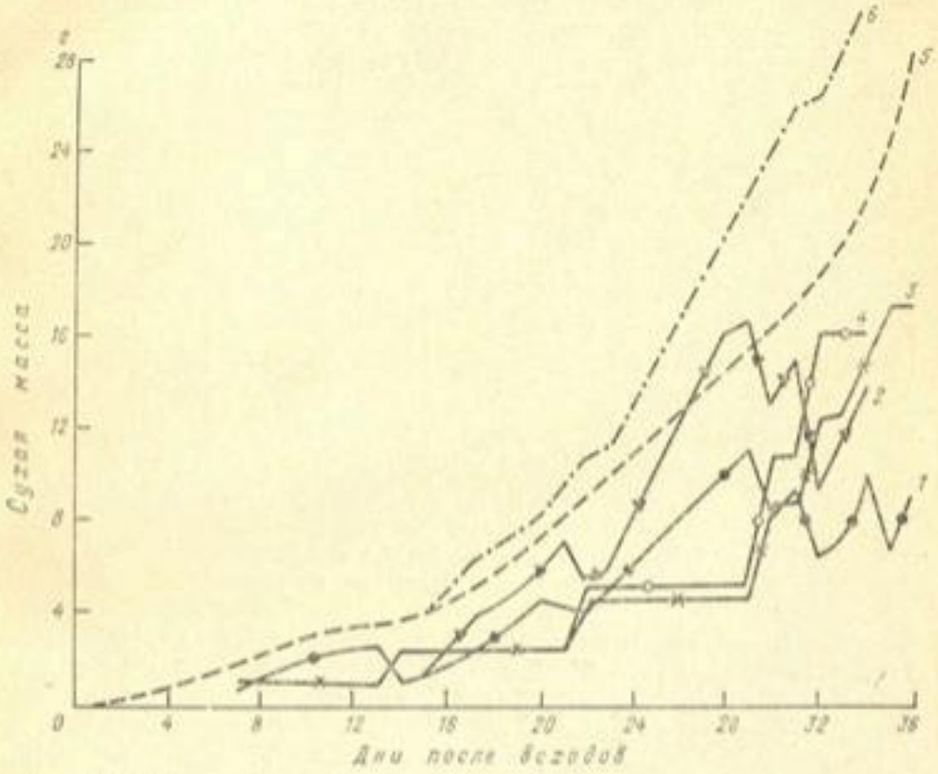


Рис. 4.17. Динамика сухой массы структур листьев всего растения в период от всходов до цветения.

Масса структур: *1, 3, 5* — при низком уровне азотного питания; *2, 4, 6* — при повышенном уровне азотного питания; *1, 2* — масса растущих структур, *3, 4* — функционирующих, *5, 6* — общая масса.

получали дополнительно 0,07 г N в возрасте 15 дней и 0,1 г N в возрасте 24 дней. Видно, что увеличение количества азота в фондах приводит к повышению скорости роста листьев, особенно в период, когда потребность в азоте увеличивается. Периодическое снижение сухой массы растущих структур объясняется тем, что по завершении роста растущие структуры становятся функционирующими. Характер кривых, описывающих изменение массы функционирующих структур, обусловлен использованной в модели предпосылкой, что функционирующим является только тот орган, который закончил рост. В реальной системе растущий орган содержит всегда и функционирующие зоны.

В целом, по накоплению сухой массы листьев модель адекватно описывает реальную систему.

Аналогичные фазовые траектории получены по накоплению сухой массы стебля, колоса и корней.

Изменение резервов углерода в растении при разных уровнях азотного питания представлено на рис. 4.18. При пониженном уровне питания наибольшее увеличение резервов углерода отмечается на последних этапах роста, когда растение наиболее требовательно к азоту. Добавление азота в значительной степени

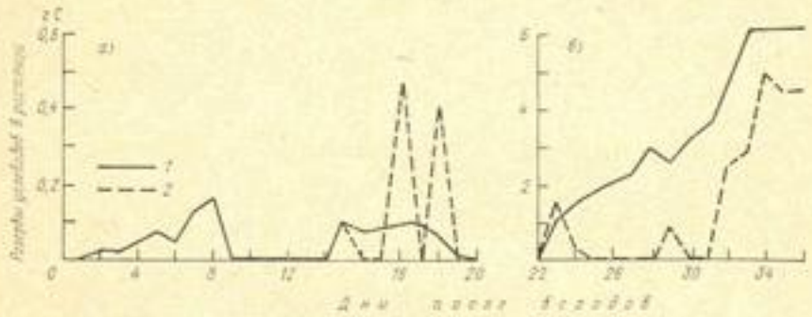


Рис. 4.18. Изменение резервов углеводов в растении в зависимости от уровня азотного питания в период роста от всходов до 22 дней (*а*) и в последующий (до цветения) период (*б*).

Фон азотного питания: *1* — пониженный, *2* — высокий.

снижает уровень резервных углеводов, так как обеспечивает возможность использования их для роста. Резкие колебания уровня резервов азота в период с 17-го по 20-й день объясняются адаптивной реакцией растения на резкое увеличение содержания азота в фондах, приводящее к снижению роста корней. Углеводы не полностью затрачивались на рост листьев, так как в этот период завершался рост имеющихся к моменту внесения азота листьев. При появлении нового листа резервы резко снижались. В ранний период роста отмечался избыток азота (имелись резервы азота), а резервов углеводов не было, т. е. все образующиеся за данные сутки углеводы затрачивались на дыхание поддержания, структурный рост и связанное с синтезом структур дыхание.

На рис. 4.19 показано изменение функции распределения для листьев. Наблюдаемое время от времени снижение значения функции связано с появлением новых листьев и увеличением в общей массе листьев, находящихся на ранних фазах развития, т. е. требующих для роста много азота. С момента появления последнего листа функция распределения равномерно возрастает, к концу периода роста растения скорость увеличения функции снижается. В этом варианте модели, который численно реализован на данном этапе исследования, значение функции рассчитывалось

по ее среднему уровню, поэтому она оказалась нечувствительной к изменению уровня азотного питания.

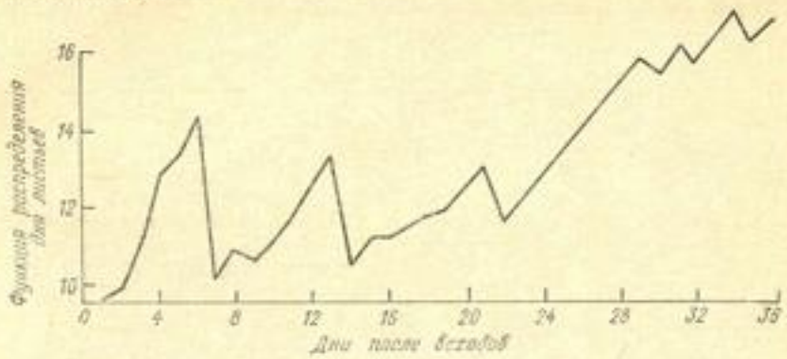


Рис. 4.19. Значение функции распределения.

4.2.3. Влияние агрометеорологических условий периода налива зерна на формирование качества

Наибольшее влияние на рост зерна и на формирование качества зерна в период налива оказывают влажность почвы и температура воздуха [19, 21, 47, 48, 50, 51, 60, 147, 157, 200, 201, 208, 229]. В численных экспериментах по влиянию агрометеорологических условий на формирование качества в период налива зерна испытывались две версии модели (имеется в виду субмодель формирования качества в период налива, которая может быть использована как самостоятельная модель). Первая из них опубликована нами ранее [80]. Назовем ее версией I. Согласно этой версии окончание периода экспоненциального роста зерна определяется, как и в случае роста вегетативных органов, значением соотношения C/N в зерне. Приток растворимых соединений в зерно был принят зависящим от скорости гидролиза белка в верхних листьях (для азотистых соединений) и от скорости фотосинтеза для углеводов.

Динамика изменения содержания крахмала в зерне в период налива показана на рис. 4.20. В начальной фазе налива содержание крахмала возрастает почти линейно, затем процесс замедляется и остается на некоторое время на постоянном уровне. Снижение относительного содержания крахмала в конце налива связано с тем, что абсолютное его содержание уже не изменяется, а сухая масса зерна продолжает возрастать за счет синтеза белка. В конечном итоге зерно содержит при достаточном увлажнении около 60 % крахмала, при низкой влажности — 45 %. Относительное содержание белка в зерне снижается в первые дни налива (рис. 4.21), а во вторую половину налива возрастает. Полученные кривые отражают хорошо известную закономерность, что приток азота в зерно при прочих равных условиях происходит постоянно, вплоть до пожелтения листьев, а приток углево-

дов интенсивен в первой половине периода налива, а затем снижается ввиду распада структур и снижения фотосинтеза. При температуре 20 °С и низкой влажности почвы в зерне накапливается 17 % белка, при высокой влажности — 13 %, при 25 °С соответственно 25 и 20 %. Следует отметить, что в естественных условиях практически не отмечается случаев, когда средняя суточная температура воздуха поддерживается в течение всего периода на таком высоком уровне в сочетании с низкой влажностью почвы. Поэтому значения, полученные при 25 °С, представляются завышенными. Однако ход процесса отражает адекватность модели описываемой системе. Проведенные эксперименты показывают также, что относительное содержание белка в верхних листьях, достигнутое к началу налива, определяет содержание белка в зерне лишь в зависимости от агрометеорологических условий

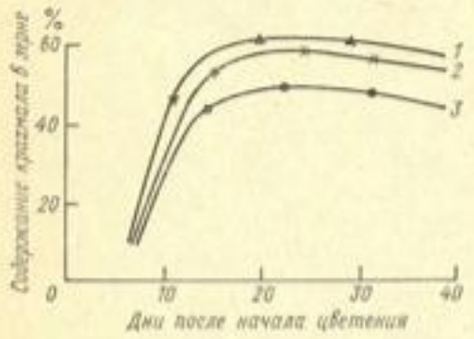


Рис. 4.20. Изменение содержания крахмала в зерне в период налива при температуре воздуха 20 °С и различной влажности почвы (версия I).

Влажность почвы, % НВ: 1) 65; 2) 50; 3) 40.

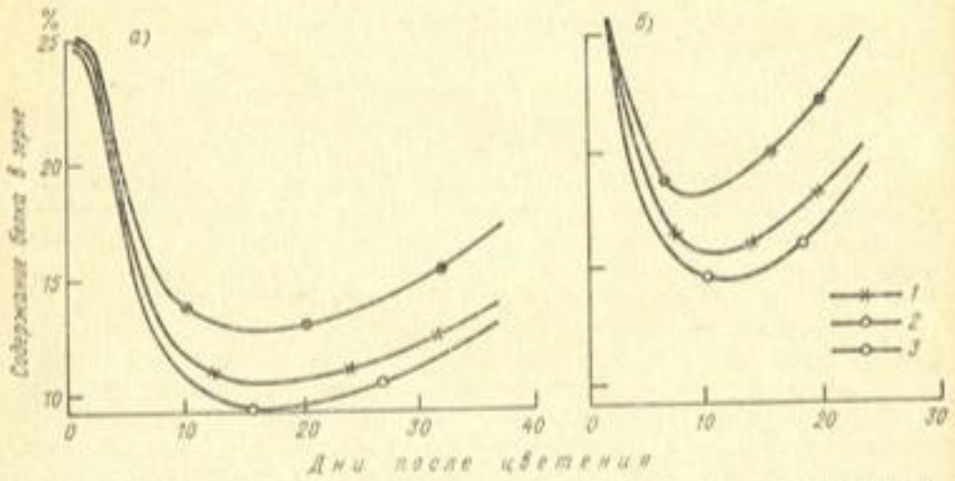


Рис. 4.21. Изменение содержания белка в зерне в период налива в зависимости от влажности почвы и температуры воздуха (версия I).

Температура воздуха, °С: а) 20, б) 25; остальные усл. обозн. см. рис. 4.20.

периода налива. При одном и том же содержании белка в листьях количество белка в зерне зависит от условий налива. Как видно из рис. 4.22, условия увлажнения оказывают влияние на перераспределение углерода между крахмалом и белком.

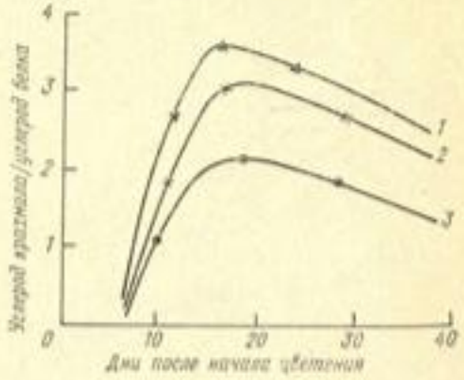


Рис. 4.22. Распределение углерода между крахмалом и белком в период налива при различной влажности почвы и температуре воздуха 20 °С (версия I).

Усл. обозн. см. рис. 4.20.

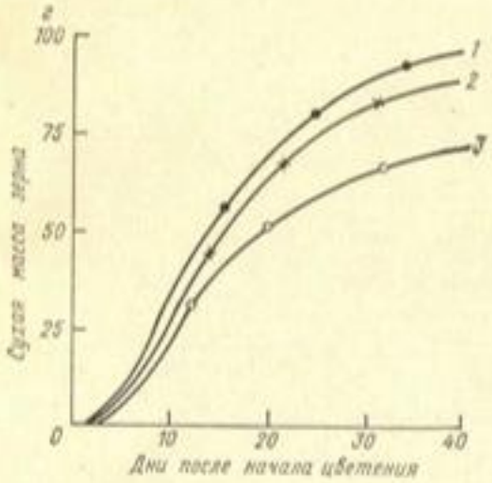


Рис. 4.23. Изменение сухой массы зерна при наливе в зависимости от влажности почвы при температуре воздуха 20 °С (версия I).

Усл. обозн. см. рис. 4.20.

Увеличение сухой биомассы зерна в период налива соответствует типичной S-образной кривой роста (рис. 4.23). При недостатке влаги в почве сухая масса зерна снижается.

Версия I модели достаточно адекватно описывает процесс формирования качества зерна в период налива. Однако в данной версии не учитывается подавление фотосинтеза резервами ассимилятов.

Версия II субмодели формирования качества в период налива основана, как это сделано и в работах [225, 226], на том, что синтез белка и крахмала в зерне зависит от потенциальных скоростей синтеза этих компонентов и от уровня снабжения субстра-

тами. В этом случае скорость поступления субстратов в зерно зависит от потребности в них. Переключение роста зерна с экспоненциальной фазы на линейную осуществляется на основании сравнения скоростей роста в эти фазы. В нашей версии учтено, кроме того, подавление фотосинтеза резервами ассимилятов. Зна-

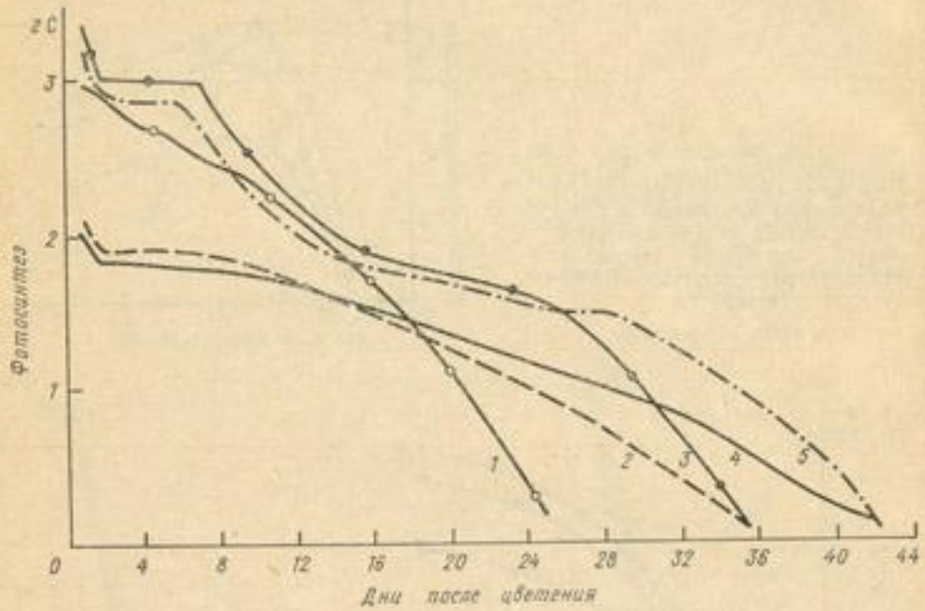


Рис. 4.24. Ход интенсивности фотосинтеза листьев пшеницы в период налива в зависимости от агрометеорологических факторов. Число часов солнечного сияния принято равным 6.

Агрометеорологические факторы

Условные обозначения на рис 4.24	Температура воздуха T_A °С	Влажность почвы W_S % НВ
1	25	60
2	20	45
3	20	60
4	17	45
5	17	60

чения потенциальных скоростей синтеза запасных компонентов взяты из работ [146, 225, 226].

Результаты проверки версии II в численных экспериментах приведены на рис. 4.24—4.28. Как видно из рис. 4.24, фотосинтез листьев снижается в период налива. При низкой влажности почвы (45 % НВ) резервов углеводов не остается (рис. 4.25). Отмечается нехватка углеводов. Напротив, при влажности 60 % НВ образуются резервы, подавляющие фотосинтез. При высокой температуре воздуха (25 °С) и влажности 60 % резервов углеводов нет.

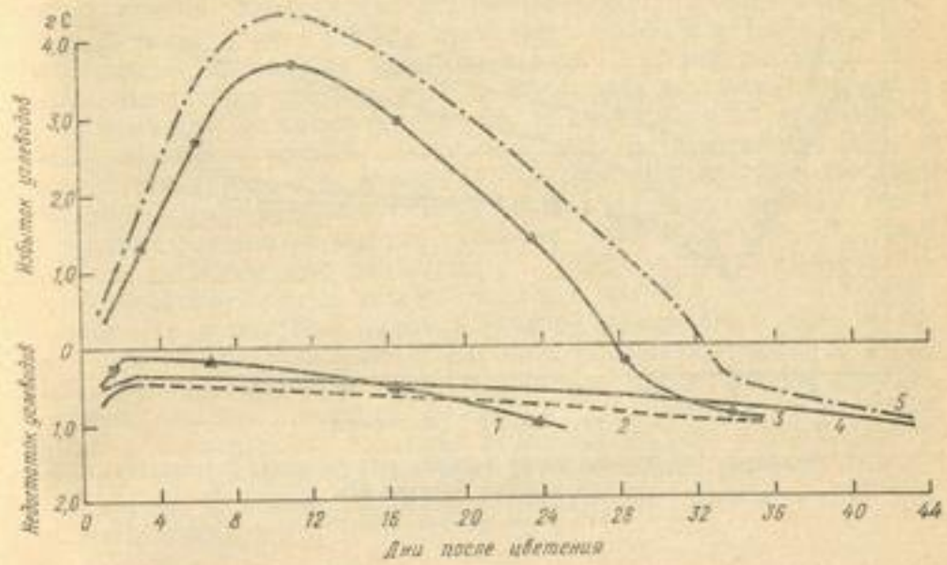


Рис. 4.25. Динамика резервов ассимилятов в зависимости от условий налива.

Усл. обозн. см. рис. 4.24.

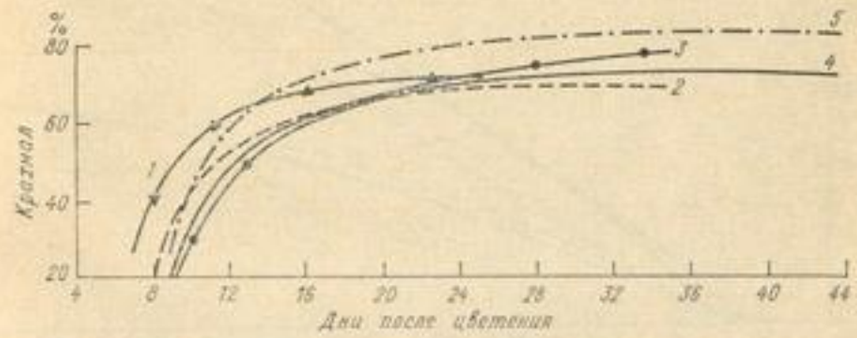


Рис. 4.26. Динамика накопления крахмала в зерне под влиянием агрометеорологических условий (версия II).

Усл. обозн. см. рис. 4.24.

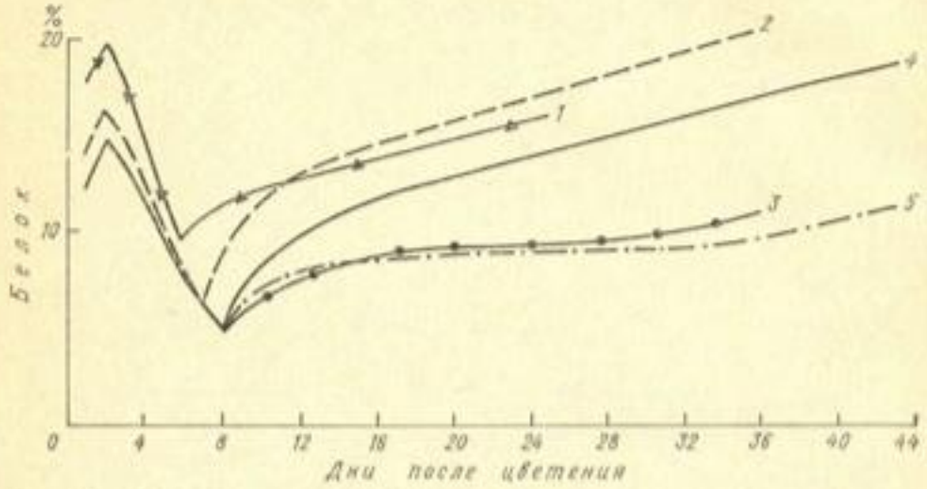


Рис. 4.27. Динамика накопления белка в зерне под влиянием агрометеорологических условий (версия II).

Усл. обозн. см. рис. 4.24.

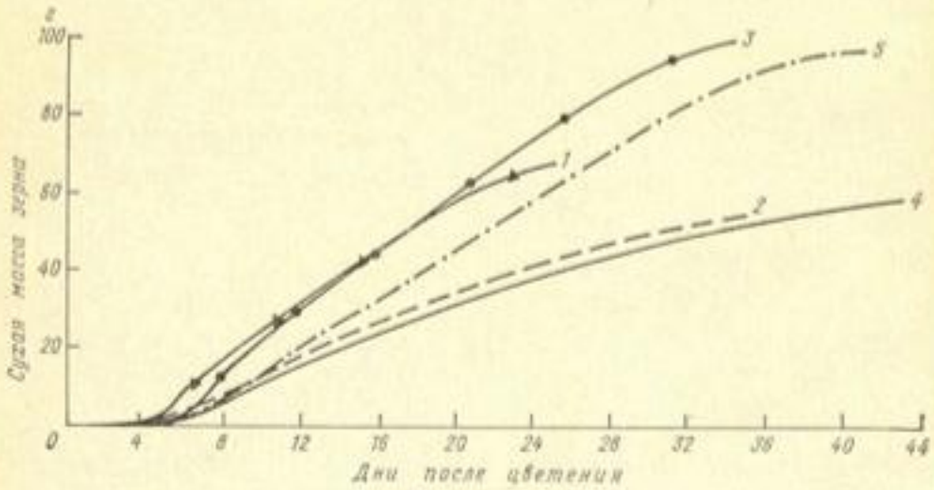


Рис. 4.28. Динамика сухой массы зерна в период налива (версия II).

Усл. обозн. см. рис. 4.24.

Закономерности накопления белка и крахмала в зерне в зависимости от агрометеорологических условий, установленные в численных экспериментах с версией II модели, те же, что и показанные с версией I. В особенности это касается крахмала. Для кривых, описывающих изменение содержания белка, характерен более резкий переход от экспоненциальной к линейной фазе. В этом смысле версия I представляется более реалистичной. Как это следует из данных, приведенных в [21], ход изменения содержания общего азота в зерне может иметь различный характер в зависимости от внешних условий. В одних случаях полученные в эксперименте кривые аналогичны кривым, рассчитанным по версии I, в других — по версии II. Следует отметить, что для всех численных экспериментов с версией II модели содержание азота в верхних листьях на момент цветения принято равным 3 %. Численные эксперименты показывают, насколько значительна роль агрометеорологических условий периода налива зерна в формировании качества. При одном и том же содержании азота в листьях (и стеблях) на момент цветения содержание азота в зерне может быть различным в зависимости от агрометеорологических условий периода налива. Динамика накопления сухой массы зерна в период после цветения показана на рис. 4.28. Характер кривых несколько иной, чем кривых, полученных при исследовании версии I модели. Однако адекватность реальной системе также достигнута.

Заключение

Для решения целого ряда задач, например, таких, как оценка агрометеорологических условий формирования качества урожая сельскохозяйственных культур, прогнозирование качества урожая на динамико-статистической основе, программирование урожая того или иного качества, необходимо исследование динамики процесса формирования качества урожая в различных условиях внешней среды, что возможно сделать, используя динамические математические модели. Моделирование формирования качества урожая проведено автором с учетом физиологии растений, почвенных и агрометеорологических факторов, что позволяет исследовать процесс в комплексе, как часть экосистемы, включающей и растения и некоторые абиотические компоненты.

Формализация динамики процесса формирования качества урожая в системе «почва—растение—атмосфера» потребовала выявления наиболее общих его закономерностей и концептуализации модели. Положенная в основу модели концепция состоит в том, что качество хозяйственно ценной части урожая сельскохозяйственных культур формируется в течение всего периода роста и развития растений — от посева (или посадки) до созревания. Химический состав запасающих органов определяется (в генетически фиксированных пределах) состоянием растения к моменту начала роста запасающих органов и условиями внешней среды в период роста. В соответствии с этой концепцией процесс формирования качества урожая формализован как процесс синтеза, распада и взаимопревращений основных метаболитов в ходе создания структурных компонентов сухого вещества растения в период от посева до созревания.

При моделировании растительного покрова описываются следующие процессы: образование пулов субстратов для роста в результате фотосинтеза и фотодыхания (или гидролиза запасов питательной ткани на ранних фазах развития) с учетом затрат на дыхание поддержания; распределение пулов субстратов; синтез структур (с учетом затрат на дыхание роста); синтез запасов в период формирования запасающих органов.

В качестве абиотических компонентов экосистем в динамических моделях формирования качества урожая приняты почва и внутренняя атмосфера экосистемы.

При разработке теоретических моделей для различных групп культур учтены присущие этим культурам особенности протекания физиолого-биохимических процессов в ранние фазы онтогенеза, распределения ассимилятов, синтеза запасных структур в период формирования и роста запасающих органов.

На основании теоретических моделей создана численная модель формирования качества урожая для зерновых культур. Изложены общие принципы разработки таких моделей. Влияние агрометеорологических условий и уровня азотного питания на основные физиолого-биохимические процессы, определяющие качество урожая, исследовано в численных экспериментах.

Впервые в рамках длиннопериодной динамической модели описано распределение ассимилятов согласно потребностям в них растущих органов, также впервые использована концепция фондов для описания регуляции физиолого-биохимических процессов (как эндогенной, так и экзогенной) в подобных моделях. Впервые моделируется влияние экстремальных погодных условий на качество урожая сельскохозяйственных культур.

Результаты исследования модели в численных экспериментах показали, что модель адекватно описывает систему—оригинал и может быть использована для теоретических исследований влияния агрометеорологических условий и уровня удобренности почвы азотом на процесс формирования качества урожая.

Дальнейшие этапы развития моделей формирования качества урожая предполагают:

1) численную реализацию теоретических моделей различных групп сельскохозяйственных культур, в этом направлении необходима большая работа по проверке и параметризации моделей;

2) проведение с помощью моделей теоретических исследований закономерностей формирования качества урожая в различных условиях внешней среды;

3) разработку на этой основе прикладных моделей формирования качества урожая, с помощью которых будет решаться широкий круг задач, среди которых можно выделить разработку динамико-статистических методов прогнозирования качества урожая: прогнозирование внесения доз азотных удобрений под планируемое качество урожая с учетом уровня плодородия почвы и складывающихся агрометеорологических условий; прогнозирование времени появления всходов; разработку методов оценки состояния озимых культур после перезимовки и критериев их пересева.

Список литературы

1. Абашина Е. В., Сиротенко О. Д., Просвиркина А. Г. Динамическая модель «погода—урожай», учитывающая азотное питание растений.— В кн.: Круговорот и баланс азота в системе почва—удобрение—растение—вода. М., Наука, 1979, с. 172—179.
2. Бихеле З. Н., Молдау Х. А., Росс Ю. К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги.— Л.: Гидрометеоиздат, 1980.— 223 с.
3. Бихеле И. Г., Молдау Х. А., Росс Ю. К. Субмодель распределения ассимилятов и роста растения при водном дефиците.— Тарту, 1980.— 23 с.
4. Болдырев Н. К. Зависимость качества урожая и возможность его прогноза от содержания азота в листьях яровой пшеницы.— Физиология растений, 1959, т. 6, в. 1, с. 73—81.
5. Будаговский А. И., Ничипорович А. А., Росс Ю. К. Количественная теория фотосинтеза и ее использование для решения научных и прикладных задач физической географии.— Изв. АН СССР, сер. геогр., 1964, № 6, с. 13—27.
6. Винтер А. К. Заморозки и их последействия на растения.— Новосибирск: Наука, 1981.— 152 с.
7. Галямин Е. П. Оптимизация оперативного распределения водных ресурсов в орошении.— Л.: Гидрометеоиздат, 1981.— 272 с.
8. Гильманов Т. Г. Математическое моделирование биогеохимических циклов в травяных экосистемах.— М.: Изд. МГУ, 1978.— 167 с.
9. Головко Т. К., Семихатова О. А. Изучение дыхания как фактора продуктивности растения (на примере клевера красного).— Физиология и биохимия культурных растений, 1980, т. 12, № 1, с. 89—98.
10. Гродзинский Д. М. Биофизика растений.— Киев: Наукова думка, 1972.— 256 с.
11. Данилова Н. С. Влияние условий азотного питания на рост корней растений. Автореф. дисс. на соискание уч. ст. канд. биол. наук.— М.: 1966.— 28 с.
12. Демолон А. Рост и развитие культурных растений.— М.: Сельхозгиз, 1961.— 400 с.
13. Джеймс В. Дыхание растений.— М.: Изд. иностр. лит., 1956.— 439 с.
14. Дороганевская Е. А. Климатические факторы химизма сельскохозяйственных растений.— Алма-Ата: Изд. АН КазССР, 1948.— 210 с.
15. Дынкин Л. Д., Журавлев О. С. Модель микробиологической минерализации органических веществ в почве.— В кн.: Теоретические основы и количественные методы программирования урожаев. Л., 1979, с. 166—176.
16. Ефимова Н. А. Радиационные факторы продуктивности растительного покрова.— Л.: Гидрометеоиздат, 1977.— 216 с.
17. Иванов В. Б. Рост и размножение клеток в корне.— В кн.: Итоги науки и техники. Сер. «Физиология растений». Т. 1. М., Наука, 1973, с. 7—57.
18. Иванов В. Б. Клеточные основы роста растений.— М.: Наука, 1974.— 223 с.
19. Иванов П. К. Яровая пшеница.— М.: Колос, 1971.— 328 с.

20. Кан Н. А., Кан Е. Е. Имитационная модель роста фитомера как элемента морфологической структуры злакового растения.— В кн.: Высокоинтенсивное использование орошаемых земель. Новочеркасск, 1981, с. 135—138.
21. Коновалов Ю. Б. Формирование продуктивности колоса яровой пшеницы и ячменя.— М.: Колос, 1981.— 176 с.
22. Коновалова М. М. Органическое вещество почвы.— М.: Изд. АН СССР, 1963.
23. Коровин А. И. Роль температуры в минеральном питании растений.— Л.: Гидрометеоиздат, 1972.— 283 с.
24. Коровин А. И. Растения и экстремальные температуры.— Л.: Гидрометеоиздат, 1984.— 272 с.
25. Кошкин В. А., Быков О. Д. Температурные кривые потенциальной интенсивности фотосинтеза яровой пшеницы различного происхождения.— Докл. ВАСХНИЛ, 1970, № 2, с. 10—11.
26. Кулик М. С., Полевой А. Н., Вольвач И. Е. Моделирование процесса формирования урожая озимой пшеницы.— Метеорология и гидрология, 1979, № 9, с. 98—106.
27. Кумаков В. А. Физиология яровой пшеницы.— М.: Колос, 1980.— 207 с.
28. Куперман И. А., Хитрово Е. В. Дыхательный газообмен как элемент продукционного процесса растений.— Новосибирск: Наука, 1977.— 184 с.
29. Куперман И. А., Хитрово Е. В., Маслова И. Я. К исследованию причин снижения продуктивности растений при избытке азота.— Физиология и биохимия культурных растений, 1983, т. 15, № 5, с. 419—426.
30. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении.— М.: Наука, 1976.— 646 с.
31. Лайск А. Х. Кинетика фотосинтеза и фотодыхания C_3-растений.— М.: Наука, 1977.— 195 с.
32. Мамонов Л. К., Ким Г. Г. Математическое моделирование физиологических процессов у растений.— Алма-Ата: Наука, 1978.— 176 с.
33. Метод количественной оценки агрометеорологических условий формирования урожая сельскохозяйственных культур с помощью ЭВМ (для Нечерноземной зоны Европейской территории СССР). Методическое пособие/ О. Д. Сиротенко, Е. В. Абашина, О. К. Заброда, В. Н. Павлова, А. Г. Просвиркина.— М.: Гидрометеоиздат, 1981.— 32 с.
34. Михайлов Н. М. Имитационное моделирование динамики азота в растении.— В кн.: Теоретические основы и количественные методы программирования урожаев. Л., 1979, с. 76—82.
35. Моделирование продуктивности агроэкосистем/Н. Ф. Бондаренко, Е. Е. Жуковский, И. Г. Мушкин, С. В. Нерпин, Р. А. Полуэктов, И. Б. Усков.— Л.: Гидрометеоиздат, 1982.— 264 с.
36. Мокроносов А. Т. Донорно-акцепторные отношения в онтогенезе растений.— В кн.: Физиология фотосинтеза.— М.: Наука, 1982, с. 235—250.
37. Молдау Х. А. Авторегуляция продукционного процесса растений при водном дефиците. Автореф. дисс. на соискание уч. ст. д-ра биол. наук. М.: 1984.— 44 с.
38. Мурей И. А. Размер метаболических пулов ассимилятов в фотосинтезирующих тканях растения.— Физиология растений, 1984, т. 31, в. 5, с. 864—873.
39. Най П. Х., Тинкер П. В. Движение растворов в системе «почва—растение».— М.: Колос, 1980.— 366 с.
40. Немченко О. А., Мусатенко Л. И. Моделирование роста и метаболизма растений на ранних этапах онтогенеза.— Физиология и биохимия культурных растений.— 1982, т. 14, № 5, с. 439—445.
41. Ничипорович А. А. Физиология фотосинтеза и продуктивности растений.— В кн.: Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982, с. 7—33.
42. Обручева Н. В. Физиология растущих клеток корня.— М.: Наука, 1965.— 111 с.
43. Обручева Н. В. Специфика метаболизма корня.— В кн.: Итоги науки и техники. Сер. «Физиология растений». Т. 1. М.: 1973, с. 107—163.
44. Овчаров К. Е. Физиология формирования и прорастания семян.— М.: Наука, 1976.— 256 с.

45. О математическом моделировании процессов поступления и отложения пластических веществ в зерне/Л. К. Мамонов, Г. Г. Ким, В. И. Филимонов, А. Д. Алексейцев.— В кн.: Математические методы в биологии и почвоведении. Алма-Ата, 1976, с. 18—24.
46. Орехова Г. В., Илли И. Э., Мурашова Г. И. Динамика поступления фракций азота из эндосперма в зародыши прорастающих семян пшеницы.— В кн.: Физиолого-биохимические проблемы семеноведения и семеноводства. Иркутск, 1973, с. 65—67.
47. Павлов А. Н. Накопление белка в зерне пшеницы и кукурузы.— М.: Наука, 1967.— 339 с.
48. Павлов А. Н. Физиологические причины, определяющие уровень накопления белка в зерне различных генотипов пшеницы.— Физиология растений, 1982, т. 29, в. 4, с. 767—779.
49. Павлова В. Н. Моделирование ростовых процессов в период прорастания зерна в рамках моделей «погода—урожай».— Труды ВНИИСХМ, 1983, в. 8, с. 28—36.
50. Петинов Н. С. Физиология орошаемой пшеницы.— М.: Наука, 1959.— 554 с.
51. Петров Г. Г. Физиология накопления азота в зерне пшеницы.— Труды Омского СХИ, 1938, т. 3(16), с. 3—77.
52. Пигарева Л. Г. Солнечная радиация, урожай и качество зерна.— Алма-Ата: Кайнар, 1981.— 119 с.
53. Полевой А. Н. Динамическая модель формирования урожая картофеля.— Метеорология и гидрология, 1978, № 7, с. 79—85.
54. Полевой А. Н. Об определении некоторых параметров динамической модели формирования урожая.— Труды ИЭМ, 1979, вып. 13(91), с. 120—130.
55. Полевой А. Н. Динамико-статистические методы прогнозирования урожайности сельскохозяйственных культур.— Метеорология и гидрология, 1981, № 2, с. 92—102.
56. Полевой А. Н. Методическое пособие по разработке динамико-статистических методов прогнозирования урожайности сельскохозяйственных культур.— М.: Гидрометеоиздат, 1981.— 39 с.
57. Полевой А. Н. Теория и расчет продуктивности сельскохозяйственных культур.— Л.: Гидрометеоиздат, 1983.— 176 с.
58. Полевой А. Н., Строганова М. А., Коровин А. И. Моделирование влияния заморозков на формирование урожая сельскохозяйственных культур.— Сельскохозяйственная биология, 1983, № 11, с. 3—8.
59. Полевой А. Н., Строганова М. А. Математическое моделирование вегетативного и репродуктивного развития сельскохозяйственных культур.— Труды ВНИИСХМ, 1985, в. 9, с. 83—91.
60. Полимбетова Ф. А., Мамонов Л. К. Физиология яровой пшеницы в Казахстане.— Алма-Ата: Наука, 1980.— 288 с.
61. Полуэктов Р. А., Чувашина Н. В. К вопросу о разработке системы удобрений под планируемый урожай на основе имитационной модели динамики питательных веществ в почве.— В кн.: Научно-технический бюллетень по агрономической физике, 1978, № 36, с. 18—22.
62. Полуэктов Р. А., Чувашина Н. В. Имитационное моделирование азотного питания полевых культур.— В кн.: Теоретические основы и количественные методы программирования урожаев.— Л., 1979, с. 135—155.
63. Полуэктов Р. А., Пых Ю. А., Швытов И. А. Динамические модели экологических систем.— Л.: Гидрометеоиздат, 1980.— 288 с.
64. Потапов Н. Г. Основные закономерности поглощения минеральных веществ корневой системой.— Физиология сельскохозяйственных растений, 1969, т. 4, с. 242—297.
65. Потапов Н. Г., Суманова В. Е. Значение зон корня люпина в поглощении и превращении нитратов.— Физиология растений, 1966, т. 13, № 2, с. 231—235.
66. Продовольственная программа СССР на период до 1990 г. и меры по ее реализации. Материалы майского Пленума ЦК КПСС 1982 г.— М.: Политиздат, 1982.— 112 с.

67. Росс Ю. К. Система уравнений для количественного роста растений.— В кн.: Фотоактинометрические исследования растительного покрова. Таллин, Валгус, 1968, с. 64—89.
68. Рыжова И. М. Влияние концентрации нитратов на скорость процесса денитрификации в почве.— Почвоведение, 1979, № 3, с. 54—59.
69. Сабинин Д. А. Физиология развития растений.— М.: Изд. АН СССР, 1963.— 196 с.
70. Сабинин Д. А. Избранные труды по минеральному питанию растений.— М.: Наука, 1971.— 512 с.
71. Семихатова О. А., Иванова Т. И., Головко Т. К. Дыхание на поддержание структуры клеток у арктических растений.— Физиология растений, 1979, т. 26, в. 5, с. 1093—1102.
72. Семихатова О. А. Энергетические аспекты интеграции физиологических процессов в растении.— Физиология растений, 1980, т. 27, в. 5, с. 1005—1017.
73. Сепп Ю. В., Тооминг Х. Г. Продукционный процесс и действительно возможный урожай картофеля (динамическая модель).— Сельскохозяйственная биология, 1982, т. 17, № 1, с. 89—97.
74. Сиротенко О. Д. Математическое моделирование водно-теплового режима и продуктивности агроэкосистем.— Л.: Гидрометеоиздат, 1981.— 167 с.
75. Слейчер Р. Водный режим растений.— М.: Мир, 1970.— 368 с.
76. Соя/Д. Арабаджиев, А. Ваташки, К. Горанова и др.— М.: Колос, 1981.— 197 с.
77. Страшный В. Н. Влияние агрометеорологических условий на качество урожая озимой пшеницы.— Метеорология и гидрология, 1975, № 10, с. 92—98.
78. Строганова М. А. Влияние зимнего промораживания озимой пшеницы на качество урожая.— Труды ИЭМ, 1976, вып. 9(68), с. 75—79.
79. Строганова М. А. Основные принципы математического моделирования процесса формирования качества урожая сельскохозяйственных культур.— Труды ВНИИСХМ, 1985, в. 9, с. 28—51.
80. Строганова М. А. Численная модель накопления белка и крахмала в зерне в период налива.— Труды ВНИИСХМ, 1985, в. 9, с. 65—73.
81. Строганова М. А., Полевой А. Н. Моделирование формирования качества урожая зерновых культур.— Бюллетень ВИР, 1982, в. 116, с. 58—62.
82. Строганова М. А., Коровин А. И., Полевой А. Н. Динамическая модель расходования запасов эндосперма семян зерновых культур в процессе прорастания и в период до появления всходов.— Сельскохозяйственная биология, 1983, № 1, с. 126—135.
83. Строганова М. А., Сунцева Н. А. Динамическая модель роста проростков зерновых культур в период посев—всходы.— Труды ВНИИСХМ, 1983, вып. 8, с. 36—45.
84. Строганова М. А., Сунцева Н. А. Исследование в численных экспериментах динамической модели формирования всходов зерновых культур.— Труды ВНИИСХМ, 1985, вып. 9, с. 73—83.
85. Судников П. Е. Влияние осадков в период налива зерна на качество урожая пшеницы.— Метеорология и гидрология, 1961, № 12, с. 34—35.
86. Сытник К. М., Мусатенко Л. И., Богданова Т. А. Физиология листа.— Киев: Наукова думка, 1978.— 392 с.
87. Тооминг Х. Г. Солнечная радиация и формирование урожая.— Л.: Гидрометеоиздат, 1977.— 200 с.
88. Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов.— Л.: Гидрометеоиздат, 1984.— 264 с.
89. Федоров В. Д., Гильманов Т. Г. Экология.— М.: Изд. МГУ, 1980.— 464 с.
90. Физиология картофеля/П. И. Альсмик, А. Л. Амбросов, А. С. Вечер, М. Н. Гончарик, А. Т. Мокроносов. (Под ред. Б. А. Рубина).— М.: Колос, 1979.— 272 с.
91. Химмельблау Д. Прикладное нелинейное программирование.— М.: Мир, 1975.— 535 с.

92. Хитрово Е. В., Куперман И. А. Влияние минерального питания на соотношение между характеристиками дыхательного газообмена растений, рассчитанными на основе белкового азота и сухой биомассы.— Физиология и биохимия культурных растений, 1980, т. 12, № 3, с. 269—279.
93. Чайлахян М. Х. Внутренние факторы развития растений.— Успехи современной биологии, 1967, т. 63, в. 2, с. 202—231.
94. Чесноков В. А., Бусова Т. П., Иванова И. П. Регуляция оттока ассимилятов и продуктивности растений путем программирования режима минерального питания.— Вестник ЛГУ, 1977, № 21, с. 103—110.
95. Шарапов Н. И., Смирнов В. А. Климат и качество урожая.— М.: Гидрометеоиздат, 1966.— 128 с.
96. Arkine P., Vanderlip R. L., Ritchie J. T. A dynamic grain sorghum growth model.— Trans. ASAE, 1976, v. 19, N 4, p. 622—626, 630.
97. Baier W. Concepts of soil moisture availability and their effects on soil moisture estimates from a meteorological budget.— Agric. Met., 1969, v. 6, N 2, p. 165—178.
98. Baker D. N. Simulation for research and crop management.— In: World soybean res. conf. 11., 1979, p. 533—546.
99. Baldwin J. P., Nye P. H., Tinker P. B. Uptake of solutes by multiple root system from soil. III. A model for calculating the solute uptake by a randomly dispersed root system developing in a finite volume of soil.— Plant. a. Soil, 1973, v. 38, N 3, p. 621—635.
100. Barley K. P., Greacen E. L. Mechanical resistance as a soil factor influencing the growth of roots and underground shoots.— Adv. Agron., 1967, v. 19, p. 1—43.
101. Barnes A., Greenwood D. J., Cleaver T. J. A dynamic model for the effects of potassium and nitrogen fertilizers on the growth and nutrient uptake of crops.— J. Agric. Sci., 1976, v. 86, N 2, p. 225—244.
102. Barnes A., Hole C. C. A theoretical basis of growth and maintenance respiration.— Ann. Bot., 1978, v. 42, N 181, p. 1217—1221.
103. Barnes A. Vegetable plant part relationships. II. A quantitative hypothesis for shoot/storage root development.— Ann. Bot., 1979, v. 43, N 4, p. 487—499.
104. Barnes A. Vegetable plant part relationships. IV. An interpretation of growth regulator experiments with root crops.— Ann. Bot., 1979, v. 43, N 4, p. 513—522.
105. Bar-Yosef B., Kalkafi U., Bresler E. Uptake of phosphorus by plants growing under field conditions. I. Theoretical model and experimental determination of its parameters.— Soil Sci., Soc. Amer. Proc., 1972, v. 36, N 5, p. 783—788.
106. Bar-Yosef B., Kalkafi U., Bresler E. Uptake of phosphorus by plants growing under field conditions. II. Computed and experimental results for corn plants.— Soil Sci., Soc. Amer. Proc., 1972, v. 36, N 5, p. 789—793.
107. Beevers H. Respiration in plants and its regulation.— In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen, PUDOC, 1970, p. 209—214.
108. Ben-Zioni A., Vaadia Y., Lips S. H. Nitrate uptake by roots as regulated by nitrate reduction products of the shoot.— Physiol. Plant., 1971, v. 24, N 2, p. 288—290.
109. Breeze V., Elston J. Examination of a model and data describing the effect of temperature on the respiration rate of crop plants.— Ann. Bot., 1983, v. 51, N 5, p. 611—616.
110. Brouwer R., de Wit C. T. A simulation model of plant growth with special attention to root growth and its consequences.— In: Root growth. London, Butterworth, 1969.— 450 p.
111. Burns I. G. A model for predicting the redistribution of salts applied to fallow soils after excess rainfall or evaporation.— J. Soil Sci., 1974, v. 25, N 2, p. 165—178.
112. Burns I. G. Influence of spatial distribution of nitrate on the uptake of N by plants: a review and a model for rooting depth.— J. Soil Sci., 1980, v. 31, N 2, p. 155—173.

113. Charles-Edwards D. A. A model for leaf growth.— Ann. Bot., 1979, v. 44, N 5, p. 523—535.
114. Charles-Edwards D. A., Cockshull K. E., Horridge J. S., Thornley J. H. M. A model of flowering in Chrysanthemum.— Ann. Bot., 1979, v. 44, N 5, p. 557—566.
115. Charles-Edwards D. A., Fischer M. J. A physiological approach to the analysis of crop growth data. I. Theoretical consideration.— Ann. Bot., 1980, v. 46, N 4, p. 413—423.
116. Charles-Edwards D. A. The mathematics of photosynthesis and productivity.— London etc.: Acad. Press, 1981.— 127 p.
117. Charles-Edwards D. A. The mathematical description of control processes.— In: Mathematics and plant physiology/Ed. D. A. Rose and D. A. Charles-Edwards. London etc., Acad. Press, 1981, p. 245—252.
118. Charles-Edwards D. A. An hypothesis about control of flowering.— Ann. Bot., 1983, v. 52, N 1, p. 105—107.
119. Clarkson D. J., Hanson J. B. The mineral nutrition of higher plants.— Ann. Rev. Plant Phys., 1980, v. 31, p. 239—298.
120. Cole C. V., Innis G. S., Stewart J. W. B. Simulation of phosphorus cycling in semiarid grasslands.— Ecol. Stud., 1978, v. 26, p. 205—230.
121. Cooper A. J., Thornley J. H. M. Responce of dry matter partitioning, growth and carbon and nitrogen levels in the tomato plant to changes in root temperature: experiment and theory.— Ann. Bot., 1976, v. 40, p. 1139—1152.
122. Curry R. B., Baker C. H., Streeter J. C. SOYMOD I. A dynamic simulator of growth and development.— Trans. ASAE, 1975, v. 18, N 5, p. 963—968, 974.
123. Curry R. B., Meyer G. E., Streeter J. G., Mederski H. J. Simulation of the vegetative and reproductive growth of soybeans.— In: World soybean res. conf. 11, 1979, p. 557—599.
124. Dale J. E., Bauermeister A., Williams E. J. The use of compartmental analysis to examine effects of plant growth regulating substances on transport of assimilate in wheat leaves.— In: Mathematics and plant physiology/Ed. D. A. Rose and D. A. Charles-Edwards. London etc., Acad. Press, 1981, p. 79—90.
125. Davidson J. M., Rao P. S. C., Selim H. M. Simulation of nitrogen movement transformations and plant uptake in the root zone.— Proc. Nat. Conf. on Irrigation Flow Qual. Manag., 1977, p. 9—18.
126. Dayan E., Keulen van H., Dovrat A. Tiller dynamics and growth of Rhodes grass after defoliation: a model named TILDYN.— Agroecosystems, 1981, v. 7, N 2, p. 101—112.
127. Duffy J., Chung C., Boast C., Franklin M. A simulation model of biophysio-chemical transformation of nitrogen in tiledrained corn belt soil.— J. Env. Qual., 1975, v. 4, N 4, p. 477—486.
128. Erickson R. O. Modelling of plant growth.— Ann. Rev. Plant Physiol., 1976, v. 27, p. 407—434.
129. Feddes R. A., Kowalik P. J., Zaradny H. Simulation of field water use and crop yield.— Wageningen: PUDOC, 1978.— 77 p.
130. Fick G. W., Williams W. A., Loomis R. S. Computer simulation of dry matter distribution during sugar beet growth.— Croc Sci., 1973, v. 13, N 4, p. 413—417.
131. Fischer M. J., Charles-Edwards D. A. A physiological approach to the analysis of crop growth data. 3. The effects of repeated short term soil water deficits on the growth of spaced plants of the legume, Macropyilium atropurpureum cv. Siratro.— Ann. Bot., 1982, v. 49, N 3, p. 341—346.
132. Fowkes N. D., Landsberg J. J. Optimal root systems in term of water uptake and movement.— In: Mathematics and plant physiology/Ed. D. A. Rose and D. A. Charles-Edwards. London etc., Acad. Press, 1981, p. 109—125.
133. Frissel M. J., Van Veen J. A. A review of models for investigating the behaviour of nitrogen in soil.— Phyl. Trans. R. Soc., London, 1982, B296, p. 341—349.

134. Goldstein W. Potato quality.— In: Bio-Dyn., 1981, p. 3—28.
135. Greenwood D. J., Wood J. T., Cleaver T. J. A dynamic model for the effects of soil and weather conditions on nitrogen response.— J. Agric. Sci., 1974, v. 82, N 3, p. 455—467.
136. Greenwood E. A. N. Nitrogen stress in plants.— Adv. Agron., 1976, v. 28, p. 1—35.
137. Greenwood D. J., Barnes A. A theoretical model for the decline in the protein during growth.— J. Agric. Sci., Camb., 1978, v. 91, N 2, p. 461—466.
138. Greenwood D. J., Barnes A., Lu K., Hunt J., Cleaver T. J., Lequens S. H. M. Relationships between the critical concentrations of nitrogen, phosphorus and potassium in 17 different vegetable crops and duration of growth.— J. Sci. Food Agric.— 1980, v. 31, N 12, p. 1343—1353.
139. Greenwood D. J. Modelling of crop response to nitrogen fertilizer.— Phil. Trans. Soc. London, 1982, v. B296, N 1082, p. 351—362.
140. Hagin J., Amberger A., Kruh G., Segall E. Outline of a computer simulation model on residual and added nitrogen changes and transport in soil.— Z. Pflanzenern. Bodenk., 1976, H. 4, s. 443—455.
141. Hopkinson J. M. Studies on the expansion of the leaf surface. IV. The carbon and phosphorus economy of a leaf.— J. Exptl. Bot., 1964, v. 15, N 43, p. 125—137.
142. Horie T. Simulation of sunflower growth. I. Formulation and parametrization of dry matter production, leaf photosynthesis, respiration and partitioning of photosynthate.— Bull. Nat. Inst. Agric. Sci., 1977, ser. A, v. 24, p. 45—70.
143. Hunt R. The fitted curve in plant growth studies.— In: Mathematics and plant physiology/Ed. D. A. Rose and D. A. Charles-Edwards. London etc., Acad. Press, 1981, p. 283—298.
144. Itoh S., Barber S. A. A numerical solution of whole plant nutrient uptake for soil-root systems with root hairs.— Plant Soil, 1983, v. 70, N 3, p. 403—413.
145. Jacobson M. B., Stoner W. A., Richards S. P. Models of plant and soil process.— Ecol. Stud. Resource Use. by Chap. and Matorral, 1981, v. 39, p. 287—368.
146. Jenner C. F., Rathjien A. J. Factors regulating the accumulation of starch in ripening wheat grain.— Austr. J. Plant Physiol., v. 2, N 3, p. 311—322.
147. Jennings A. C., Morton R. K. Changes in carbohydrate, protein and nonprotein nitrogenous compounds of developing wheat grain.— Austr. J. Biol. Sci., 1963, v. 16, N 2, p. 318—330.
148. Johnson I. R. Nitrate uptake and respiration in roots and shoots: a model.— Physiol. Plant., 1983, v. 58, N 2, p. 145—152.
149. Jones J. W., Hesketh J. D., Kamprath E. J., Bowen H. D. Development of a nitrogen balance for cotton growth models: a first approximation.— Crop Sci., 1974, v. 14, N 4, p. 541—546.
150. Jones J. W., Smerage G. W. Representation of plant/crop physiology.— ASAE Techn. Paper, 1978, N78—4024.
151. Jones J. W., Brown L. G., Hesketh J. D. COTCROP: A computer model for cotton growth and yield.— In: Predicting phot. for ecosystem models, vol. 11/Ed. J. D. Hesketh and J. W. Jones. CRC Press, Boca Raton, Florida, 1980, p. 209—241.
152. Kaitala V., Hari P., Vapaavuori E., Salminen R. A dynamic model for photosynthesis.— Ann. Bot., 1982, v. 50, N 3, p. 385—396.
153. Keulen van H. Modelling dynamic aspects of nitrogen in soils and plants.— In: Gen. Eng. Symb. Nitrogen Fixation and Conv. Fix. Nitrogen. New-York—London, Plenum Press, 1981, p. 605—622.
154. Keulen van H., Seligman N. G., Benjamin R. W. Simulation of water use and herbage growth in arid regions — reevaluation and further development of the model "ARID CROP".— Agric. Systems, 1980—81, v. 6, N 3, p. 150—193.

155. Keulen van H. Modelling the interaction of water and nitrogen.— Plant Soil, 1981, v. 58, N 1—3, p. 205—229.
156. Keulen van H. A deterministic approach to modelling of organogenesis in wheat.— In: Simulation of plant growth and crop production/Ed. F. W. T. Penning de Vries and H. H. van Laar. Wageningen, PUDOC, 1982, p. 151—155.
157. Kolderup F. Effects of temperature, photoperiod and light quantity on protein production in wheat grains.— J. Sci. Food Agric., 1975, v. 26, N 5, p. 583—592.
158. Kruh G., Segall E. Nitrogen dynamics in soil.— In: Simulation of nitrogen behaviour of soil-plant systems. Wageningen, PUDOC, 1981, p .109—125.
159. Kühne L., Kausch W. Über das Quellungs-maximum der Kotyledonen und Keimachen von Pisum sativum L.— Planta, 1965, B. 65, N 1, s. 27—41.
160. Landsberg J. J. Effects of weather on plant development.— In: Environm. effects on crop physiol. London etc., Acad. Press, 1975, p. 289—307.
161. Laubig U., Lummitsch M., Hoberg W. Ein Modell der Stoffproduction bei Weizen in der Kornfüllungsperiode.— In: Biophys. Analyse Pflanz. Systeme, 1977, p. 193—200.
162. Loehle C. Growth and maintenance respiration: a reconciliation of Thornley's models and the traditional view.— Ann. Bot., 1983, v. 51, N 6, p. 741—747.
163. Lommen P. W., Schwintzer C. R., Yocum C. S., Gates D. M. A model describing photosynthesis in terms of gas diffusion and enzyme kinetics.— Planta, 1971, v. 98, N 3, p. 195—220.
164. Loomis R. S., Rabbinge R., Ng E. Explanatory models in crop physiology.— Ann. Rev. Plant Physiol., 1979, v. 30, p. 339—367.
165. McCree K. J. An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions.— In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen, PUDOC, 1970, p. 221—229.
166. McCree K. J. Equations for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum, as functions of dry weight, photosynthetic rate and temperature.— Crop Sci., 1974, v. 14, N 4, p. 509—514.
167. McCree K. J., Bavel van C. H. M. Respiration and crop production: a case study with two crops under water stress.— In: Env. Effects on Crop Phys. London, Acad. Press, 1976, p. 199—216.
168. McCree K. J., Silsbery J. H. Growth and maintenance requirements of subterranean clover.— Crop. Sci., 1978, v. 18, N 1, p. 13—18.
169. McCree K. J. The role of respiration in crop production.— Iowa State J. of Res., 1982, v. 56, N 3, p. 291—306.
170. McGill W. B., Hunt H. W., Woodmansee R. G., Reuss J. O., Paustian K. H. Formulation, process controls, parameters and performance of PHOENIX: A model of carbon and nitrogen dynamics in grassland soils.— In: Simulation of nitrogen behaviour of soil-plant systems. Wageningen, PUDOC, 1981, p. 171—191.
171. McKinion J. M., Jones J. W., Hesketh J. D. A system of growth equations for the continuous simulation of plant growth.— Trans. ASAE, 1975, v. 18, N 5, p. 975—979, 984.
172. Mehran M., Tanji K. K. Computer modelling of nitrogen transformations in soils.— J. Environm. Qual., 1974, v. 3, N 4, p. 391—396.
173. Merva G. E. Physio-engineering principles.— Westport, Conn. AVI, 1975.— 353 p.
174. Miles G. E., Bula R. J., Holt D. A., Schreiber M. M., Pearl R. M. Simulation of alfalfa growth.— ASAE Paper, 1973, N 73—4547.
175. Nielsen N. E. Plant factors determining the efficiency of nutrient uptake from soils.— Acta Agric. Scand., 1979, v. 29, N 1, p. 81—84.
176. Paleg L. G. Physiological effects of gibberellic acid. III. Observations on its mode of action on barley endosperm.— Plant Physiol., 1961, v. 36, N 6, p. 829—837.
177. Parnas H. Model for decomposition of organic material by microorganisms.— Soil Biol. Biochem., 1975, v. 7, N 2, p. 161—169.

178. Penning de Vries F. W. T. Substrate utilization and respiration in relation to growth and maintenance in higher plants.— Neth. J. Agric. Sci., 1974, v. 22, N 1, p. 40—44.
179. Penning de Vries F. W. T., Brunsting A. H. M., Laar van H. H. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach.— J. Theor. Biol., 1974, v. 45, p. 339—377.
180. Penning de Vries F. W. T. The coast of maintenance processes in plant cells.— Ann. Bot., 1975, v. 39, N 159, p. 77—92.
181. Penning de Vries F. W. T., Laar van H. H. Substrate utilization in germinating seeds.— In: Environm. eff. on crop physiology.— London etc., Acad. Press, 1977, p. 217—228.
182. Penning de Vries F. W. T., Laar van H. H. Simulation of growth processes and the model BACROS.— In: Simulation of plant growth and crop production/Ed. F. W. T. Penning de Vries. Wageningen, PUDOC, 1982, p. 114—135.
183. Phillips R. E., NaNagara T., Zartman R. E., Legget J. E. Diffusion and mass flow of nitrate-nitrogen to plant roots.— Agron. J., 1976, v. 68, N 1, p. 63—66.
184. Rao P. S. C., Davidson J. M., Jessup R. E. Simulation of nitrogen behaviour in the root zone of cropped land areas receiving organic wastes.— In: Simulation of nitrogen behaviour of soil-plant systems. Wageningen, PUDOC, 1981, p. 81—95.
185. Rao P. S. C., Jessup R. E., Horsby A. D. Simulation of nitrogen in agro-ecosystems: criteria for model selection and use.— Plant Soil, 1982, v. 67, N 1—3, p. 35—43.
186. Rawson H. M., Hofstra G. Translocation and remobilisation of C^{14}-assimilated at different stages by each leaf of the wheat plant.— Austr. J. Biol. Sci., 1969, v. 22, N 2, p. 321—331.
187. Reuss J. O., Innis C. E. A grassland nitrogen-flow simulation model.— Ecol. Stud., 1978, v. 26, p. 185—203.
188. Reynolds J. F., Thornley J. H. M. A schoot: root partitioning model.— Ann. Bot., 1982, v. 49, N 5, p. 585—597.
189. Russel J. S. Evaluation of residual nutrient effects in soils.— Austr. J. Agric. Res., 1977, v. 26, N 3, p. 461—475.
190. Ryle G. J. A., Cobby J. M., Powell C. E. Synthetic and maintenance respiratory losses of $^{14}CO_2$ in uniculm barley and maize.— Ann. Bot., 1976, v. 40, N 167, p. 571—586.
191. Sabey B. R. Influence of temperature on nitrification in soil.— Soil Sci. Amer. Proc., 1956, v. 20, N 2, p. 357—360.
192. Sanai M. An incremental model for conversion of solar energy in agricultural systems.— Energy Conversion., 1979, v. 19, p. 9—13.
193. Scaife M. A., Smith R. The phosphorus requirements of lettuce. II. A dynamic model of phosphorus uptake and growth.— J. Agric. Sci., 1973, v. 80, N 3, p. 353—361.
194. Scaife M. A. Computer simulation of nitrogen uptake and growth.— In: Plant analyt. and fert. problems. Proc. of the 7-th Internat. Coll. on plant and fert. problems. Hannover, FRG, 1974, v. 2, p. 413—425.
195. Seligman N. G., Keulen van H., Guodrian J. An elementary model of nitrogen uptake and redistribution by annual plant species.— Oecologia (Berl.), 1975, v. 21, p. 243—261.
196. Sinklair T. R., Wit de C. T. Photosynthate and nitrogen requirements for seed production by various crops.— Science, 1975, v. 189, N 4202, p. 565—567.
197. Slabbers P. J., Herrendorf V. S., Stapper M. Evaluation of simplified water-crop yield models.— Agric. Water Management, 1979, v. 2, N 2, p. 95—129.
198. Smith O. L. An analytical model of the decomposition of soil organic matter.— Soil Biol. Biochem., 1979, v. 11, N 6, p. 585—606.
199. Smith O. L. Application of a model of the decomposition of soil organic matter.— Soil Biol. Biochem., 1979, v. 11, N 6, p. 607—618.

200. Sofield I., Evans L. T., Cook M. G., Wardlaw I. F. Factor influencing the rate and duration of grain filling in wheat.— Austr. J. Plant Physiol., 1977, v. 4, N 5, p. 785—797.
201. Spiertz J. H. J. The influence of temperature and light intensity on grain growth in relation to the carbohydrate and nitrogen economy of the wheat plant.— Neth. J. Agric. Sci., 1977, v. 25, N 3, p. 182—197.
202. Stanford G., Smith S. J. Nitrogen mineralisation potential in soil.— Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 1972, v. 36, N 1, p. 166—175.
203. Steineck O., Haeder H. E. The effect of potassium on growth and yield components of plants.— In: Potassium Res. Review and Trends, 1978, p. 165—187.
204. Stocker O. Über die Atmung ruhender Weizenkörner in Abhängigkeit von Wassergehalt.— Angew. Botanik, 1959, v. 33, N 4, p. 153—158.
205. Sweeney D. G., Hand D. W., Slack G., Thornley J. H. M. Modelling the growth of winter lettuce.— In: Mathematics and plant physiology/Ed. D. A. Rose and D. A. Charles-Edwards. London etc., Acad. Press, 1981, p. 217—229.
206. Tanji K. K., Mehran M., Gupta S. K. Water and nitrogen fluxes in the root zone of irrigated maize.— In: Simulation of nitrogen behaviour of soil-plant systems. Wageningen, PUDOC, 1981, p. 51—66.
207. Tenhunen J. D., Hesketh J. D., Harley P. C. Modelling C_3-respiration in the light.— In: Predicting phot. for ecosystem models. V. 1/Ed. by J. D. Hesketh and J. W. Jones. CRC Press, Boca Raton, Florida, 1980, p. 124—181.
208. Thorne C. M. Physiological aspects of grain yield in cereals.— In: The growth of cereals and grasses. London, 1966, p. 88—105.
209. Thornley J. H. M. Respiration, growth and maintenance in plants.— Nature, 1970, v. 227, N 5255, p. 304—305.
210. Thornley J. H. M. A model of biochemical switch and its application to flower initiation.— Ann. Bot., 1972, v. 36, N 148, p. 861—871.
211. Thornley J. H. M., Hurd R. G. An analysis of the growth of young tomato plants in water culture at different light integrals and CO_2 concentrations. II. A mathematical model.— Ann. Bot., 1974, v. 38, N 3, p. 389—400.
212. Thornley J. H. M. Phyllotaxis. A mechanistic model.— Ann. Bot., 1975, v. 39, N 4, p. 491—507.
213. Thornley J. H. M. Mathematical models in plant physiology. A quantitative approach to problems in plant and crop physiology.— London—New-York, Acad. Press, 1976.— 318 p.
214. Thornley J. H. M. Growth, maintenance and respiration: a reinterpretation.— Ann. Bot., 1977, v. 41, N 176, p. 1191—1203.
215. Thornley J. H. M. Wheat grain growth: anthesis to maturity.— Austr. J. Plant Physiol., 1979, v. 6, N 2, p. 187—194.
216. Thornley J. H. M., Cockshull K. E. A catastrophe model for the switch from vegetative to reproductive growth in the shoot apex.— Ann. Bot., 1980, v. 46, N 3, p. 233—241.
217. Thornley J. H. M. Organogenesis.— In: Mathematics and plant physiology/Ed. D. A. Rose and D. A. Charles-Edwards. London etc., Acad. Press, 1981, p. 49—65.
218. Thornley J. H. M. Interpretation of respiration coefficients.— Ann. Bot., 1982, v. 49, N 2, p. 257—259.
219. Tillotson W., Wagenet R. Simulation of fertilizer nitrogen under cropped situations.— Soil Sci., 1982, v. 133, N 3, p. 133—143.
220. Tooming H. Mathematical description of net photosynthesis and adaptation processes in the photosynthetic apparatus of plant communities.— In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen, PUDOC, 1970, p. 103—114.
221. Troughton A. The rate of growth and partitioning of assimilates in young grass plants: a mathematical model.— Ann. Bot., 1977, v. 41, N 173, p. 553—565.
222. Ungar E., Keulen van H. FORTRAN version of the simulation model ARID CROP.— Wageningen, PUDOC, 1982.

223. Vanderlip R. L., Arkin C. P. Simulating accumulation and distribution of dry matter in grain sorghum.— Agron. J., 1977, v. 69, N 6, p. 917—927.
224. Van Veen J. A., Frissel M. J. Simulation model of the behaviour of N in soil.— In: Simulation of nitrogen behaviour of soil-plant systems. Wageningen, PUDOC, 1981, p. 126—144.
225. Vos J. Effects of temperature and nitrogen supply on postfloral growth of wheat, measurements and simulations.— Wageningen, PUDOC, 1981.— 164 p.
226. Vos J., Dress E. M., Penning de Vries F. W. T. Modelling of postfloral growth of wheat.— In: Simulation of plant growth and crop production/ Ed. by F. W. T. Penning de Vries and H. H., Laar van. Wageningen, PUDOC, 1982, p. 144—155.
227. Wanjura D. F., Buxton D. R., Stapleton H. N. A model for describing cotton growth during emergence.— Trans. ASAE, 1973, v. 16, N 2, p. 227—231.
228. Wann M., Paper C. D., Lucas H. L. A dynamic model for plant growth: a simulation of dry matter accumulation for tobacco.— Photosynthetica, 1978, v. 12, N 2, p. 121—136.
229. Wardlaw I. F. The effect of water stress on translocation in relation to photosynthesis and growth. I. Effect during grain development in wheat.— Austr. J. Biol. Sci., 1967, v. 20, N 1, p. 25—39.
230. White H. L. The interaction of factors in the growth of Lemna. XII. The interaction of nitrogen and hight intensity in relation to root growth.— Ann. Bot., 1937, N 1, p. 649—654.
231. Willmott C. J. On the validation of models.— Phys. Geogr., 1981, v. 2, p. 184—194.
232. Wit de C. T., Brouwer R. Über ein dynamisches Modell des vegetativen Wachstums von Pflanzenbeständen.— Angew. Bot., 1968, v. 42, N 1/2, s. 1—12.
233. Wit de C. T., Keulen van H. Simulation of transport processes in soils.— Wageningen, PUDOC, 1972.— 100 p.
234. Wit de C. T. *et al.* Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops.— Wageningen, PUDOC, 1978.— 141 p.

Предметный указатель

А

Агрометеорологическая информация 110
Агрометеорологические условия
  влияние
  на рост от всходов до цветения 44, 84, 118—125
  на рост и формирование химического состава
    зерна 103, 125—131
    клубней картофеля 105
    семян сои 103
  на формирование всходов 110—118
Азот
  моделирование
    иммобилизации 21, 22
    минерализации легкогидролизируемого азота до аммония 21, 90
  структур 61, 63, 65, 68
  резервов 34, 61, 62, 68, 82, 120
Ассимиляты
  моделирование распределения 32—35, 59—71
    на динамической основе 32
    на основании потребности растущих органов 34, 60—68, 99—102
    с использованием усовершенствованных ростовых функций 32, 46
    с учетом морфогенетических особенностей культуры 34

Б

Белок
  моделирование
    динамики в растении 29, 86
    синтеза в зерне 43, 79, 126

В

Вода
  моделирование поглощения семенами при прорастании 97, 98, 110
  тканевая 40, 41
  транспирационная 40
Влажность почвы
  учет при моделировании
    динамики азотистых соединений в почве 90
    транспирации 94
    формирования всходов 98
    фотосинтеза 44, 84

Г

Гидролиз запасов питательной ткани при прорастании
клубней картофеля 104
семян 51
Градиент
концентрационный 78
метаболический 59

Д

Денитрификация нитратов
моделирование 22, 90
Диффузия 20, 24, 28, 97
Дыхание
моделирование 13—20
поддержания структур 44, 65, 85
продукционное 15
роста 15
связанное с поглощением нитратов 19
температурный коэффициент 65

З

Заморозки
моделирование влияния
на качество урожая зерновых культур 83—88
на урожай картофеля 83, 84
Засуха
влияние на качество урожая 89
моделирование влияния
на продукционный процесс 88—89
на формирование качества урожая 89
Зерно
модели
роста 42, 80
синтеза запасов 43, 77, 79, 102, 103

И

Испарение
с парующей почвы 95, 96
с почвы под культурой 93
Индекс листовой поверхности 92, 95

К

Калий
моделирование динамики в почве 23
учет в моделях качества урожая 71
Корни
моделирование роста 41, 71—74
Крахмал запасающих органов
моделирование синтеза

в зерне 43, 79, 126, 129
клубнях картофеля 105

Л

Лист
механическая модель роста отдельного листа 40
моделирование роста в рамках целого растения 69, 70, 122, 123

М

Массовый поток 20, 28
Метод
математического моделирования 5
оптимизации при оценке параметров модели 46, 108
прогнозирования
внесения доз азотных удобрений под планируемое качество
урожая 133
качества урожая 133
формирования всходов 133
Минеральное питание
Математическое моделирование 20
Минеральные элементы
моделирование динамики
в почве 21—25
в растении 28—30
поглощения растением 20, 25—28, 56, 61, 62, 85, 104
Модель
анализ чувствительности 25, 107
верификация 107, 108
динамическая 21, 29, 31, 35, 48
длиннопериодная динамическая 46, 47, 48, 49
кинетическая 25
концептуальная 27, 28, 29, 49, 75
математическая 36, 40, 49
механистическая 25, 31, 36, 40, 41, 42
оценка адекватности 107, 108, 126, 131
полумеханистическая 40, 41, 42
теоретическая 21, 28, 29, 38, 41, 42, 48, 106
численная 20, 49, 106, 108, 109
эмпирическая 40
роста
люцерны 33
пастбищных растений 42
сои 27, 46
томата 33
табака 35
хлопчатника 27, 34, 35, 97
формирования качества урожая 47, 48, 49, 51
зерновых и зернобобовых 96—103
картофеля 103
сахарной свеклы 105
формирования урожая
картофеля 32
озимой пшеницы 32

Н

Нитраты
моделирование
динамики в почве 90, 91
поглощения растением 31, 53, 56, 61, 62
Нитрификация
моделирование 90

О

Органическое вещество почвы
моделирование разложения 21
Органы растения
растущие 54, 55, 69, 122, 123
функционирующие 54, 55, 69, 123
стареющие 69, 70

П

Параметры модели
идентификация 14, 106, 108, 109
Потребность в азоте
растущих органов растения 62
оценка в модели формирования качества 62, 63
Пул
азота
ростовой 51, 52, 53, 56, 57, 65, 85, 101, 102, 104
углеводов
дыхательно-ростовой 51, 99
ростовой 34, 53, 57, 65, 85, 87, 102

Р

Радиационный режим
моделирование 91—92
Развитие
моделирование
цветения 36, 76
органогенеза 38, 75, 76
старения 33, 43, 46, 70, 76
полуэмпирические модели 39, 40
кущения 39
развития колоса 39
Регуляторы роста
моделирование влияния на транспорт ассимилятов 35
Регуляция процессов жизнедеятельности
математическое моделирование 44, 45, 81, 82
Рост
моделирование 40—42

Т

Транспирация
моделирование 93—94
потенциальная 93
фактическая 56, 94

У

Углерод
резервов 34, 64, 68, 82, 88, 101, 124, 129
структур 64, 65, 67, 68
Удобрения
моделирование
поведения в почве 30, 31
реакции растения 31

Ф

Фосфор
моделирование
динамики в почве 23
поглощения растениями 25, 26, 29
учет в моделях качества урожая 58, 59, 70
Фотодыхание
математическое моделирование 13, 55
Фотосинтез
моделирование 13, 54, 84, 85, 128
Функции влияния
влажности почвы на фотосинтез 54, 84
плотности почвы на рост проростков до всходов 111
резервов ассимилятов на фотосинтез 55, 85
температуры воздуха на фотосинтез 54, 84, 119
температуры и влажности на гидролиз запасов питательной ткани при прорастании 52, 110
температуры и влажности почвы на поглощение азота 53, 119
температуры, влажности и PH почвы
на минерализацию 90
на нитрификацию 90
на денитрификацию 90, 120

Э

Эвапотранспирация 95, 96
Экосистемы 48, 49, 51
Эффективность превращения углеводов в сухое вещество 16, 19, 64, 80, 85, 89

Оглавление

Предисловие редактора 3
Список основных условных обозначений, используемых в тексте 5

Введение 11

Глава 1. Современное состояние математического моделирования процессов жизнедеятельности сельскохозяйственных культур в различных условиях внешней среды 13

1.1. Фотосинтез, фотодыхание и темновое дыхание . . . . . —
1.2. Минеральное питание 20
1.3. Распределение ассимилятов, рост и развитие 32
1.4. Биосинтез структур в запасающих органах 42
1.5. Проблемы и перспективы развития работ по моделированию физиолого-биохимических процессов в связи с достижениями в этой области 44

Глава 2. Основные принципы математического моделирования формирования качества урожая и влияния на этот процесс агрометеорологических условий. Теоретические динамические модели . . . 47

2.1. Постановка задачи и концептуализация . . . . . —
2.2. Общая характеристика динамических моделей формирования качества урожая, как моделей продукционного процесса нового типа и основные принципы их разработки 51
2.2.1. Моделирование процесса образования пула субстратов для роста растения . . . . . —
2.2.2. Моделирование распределения субстратов между метаболитами и отдельными органами, роста и развития 59
2.2.3. Моделирование процесса синтеза химических компонентов, определяющих качество хозяйственно ценной части урожая 77
2.2.4. Моделирование регуляции образования, распределения и использования субстратов для синтеза структур 81
2.2.5. Моделирование влияния экстремальных погодных условий на качество урожая 82
2.3. Абиотические процессы в моделях «погода—качество урожая» 89
2.3.1. Субмодель взаимопревращений азотистых соединений в почве . . . . . —
2.3.2. Блок радиационного режима 91
2.3.3. Гидрологический блок 93

Глава 3. Динамические модели формирования качества урожая основных сельскохозяйственных культур. Теоретическое обоснование и математическое описание 96

3.1. Зерновые и зернобобовые . . . . . —
3.2. Клубне- и корнеплоды 103

Глава 4. Численные модели формирования качества урожая сельскохозяйственных культур 106

4.1. Общие принципы разработки численных моделей на основании теоретических моделей . . . . . —
4.1.1. Разработка численных моделей, адекватно отображающих реальную систему 106
4.1.2. Создание численных моделей, предназначенных для решения практических задач 108
4.2. Исследование в численных экспериментах влияния агрометеорологических условий на качество урожая зерновых культур 109
4.2.1. Формирование всходов в зависимости от качества посевного материала, влажности, температуры и типа почвы 110
4.2.2. Рост и распределение ассимилятов в период всходы—цветение 118
4.2.3. Влияние агрометеорологических условий периода налива зерна на формирование качества 125

Заключение 132

Список литературы 134

Предметный указатель 145

Монография

Мария Аркадьевна Строганова

Математическое моделирование формирования качества урожая

Редактор З. Н. Пильникова. Художник И. Г. Архипов.
Художественный редактор В. В. Быков. Технический редактор М. И. Брайнина.
Корректор Л. А. Сандлер

ИБ № 1622

Сдано в набор 27.11.85. Подписано в печать 19.03.86. М-15083. Формат 60×90 1/16. Бумага типографская № 2. Литературная гарнитура. Печать высокая. Печ. л. 9,5. Кр.-отт. 9,63. Уч.-изд. л. 10,99. Тираж 1950 экз. Индекс ПРЛ-218. Заказ № 418. Цена 1 р. 80 к.
Гидрометеоиздат. 199053, Ленинград, 2-я линия, 23.

Ленинградская типография № 8 ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского объединения «Техническая книга» им. Евгении Соколовой Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательства, полиграфии и книжной торговли.
190000, Ленинград, Прачечный переулок, 6