

МОДЕЛИРОВАНИЕ ФОРМИРОВАНИЯ ЗИМОСТОЙКОСТИ РАСТЕНИЯМИ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ

*А.Н. Полевой*¹⁾, Д.В. Блыщук**¹⁾, П.А. Феоктистов²⁾*

¹⁾ Одесский государственный экологический университет,
Украина, 65016, г. Одесса, ул. Львовская, д.15,
* apolevoy@te.net.ua, ** daria.blyshchuk@yahoo.com.

²⁾ Селекционно-генетический институт –
Национальный центр семеноводства и сортоизучения,
Украина, 65036, Одесса, ул. Овидиопольская дор. 3, pbgi@ukr.net.

Реферат. Разработана динамическая модель формирования зимостойкости растениями озимой пшеницы в осенний период вегетации, которая описывает процессы роста, развития растений и протекание двух фаз осеннего закаливания под влиянием агрометеорологических условий осени. Описано влияние интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР), уровня освещенности, температуры воздуха и влажности почвы на прирост резервов продуктов фотосинтеза и легкорастворимых углеводов в растениях озимой пшеницы. Результаты численных экспериментов показали значительное влияние интенсивности освещенности и температуры воздуха на прохождение двух фаз закаливания в период осенней вегетации растений озимой пшеницы.

Ключевые слова: озимая пшеница, фотосинтез, дыхание, углеводы, биомасса, площадь листьев, закалка, зимостойкость, математическая модель.

MODELING OF THE FORMATION OF WINTER HARDINESS IN WINTER WHEAT PLANTS

*A.N. Polevoy*¹⁾, D.V. Blyshchuk **¹⁾, P.A. Feoktistov ²⁾*

¹⁾ Odessa State Environmental University, 15 Lvovskaya str.,
65016, Odessa, Ukraine,
* apolevoy@te.net.ua, ** daria.blyshchuk@yahoo.com.

²⁾ Odessa Plant Breeding and Genetics Institute –
National Center of Seed and Cultivar Investigation of the Ukrainian Academy of
Agricultural Sciences,
3 Ovidiopol'skaya road, 65036, Odessa, Ukraine, pbgi@ukr.net.

Summary. The dynamic model of the formation of winter hardiness in winter wheat during autumn period of vegetation has been developed. The model describes the processes of growth and development of plants, and the passing of the two phases of the autumnal hardening under the effect of agrometeorological conditions in autumn. Effects of intensity of photosynthetically active radiation (PAR), sunlight levels, air

temperature and soil moisture on the increment of reserves of photosynthesis products and soluble carbohydrates in winter wheat plants are described. The results of numerical experiments showed a significant influence of intensity of sunlight levels and air temperature on the passing of two phases of hardening during autumnal period of vegetation of winter wheat plants.

Keywords: winter wheat, photosynthesis, respiration, carbohydrates, biomass, leaf area, hardening, formation of winter hardiness, mathematical model.

Введение

Постоянное повышение спроса на продукты питания в глобальных масштабах приводит к необходимости интенсификации производства продукции растениеводства. В условиях, усугубляемых глобальными изменениями климата, использование математического моделирования может стать эффективным инструментом решения вопросов оптимизации системы землепользования.

В системе взаимодействия «организм – окружающая среда» период осенней вегетации растений озимой пшеницы является одним из важнейших подготовительных этапов, ответственных за реализацию их биологического потенциала. Состояние озимых посевов после прекращения осенней вегетации имеет решающее значение для их перезимовки. Одним из основных процессов, который предопределяет будущий урожай озимой пшеницы, является закаливание к неблагоприятным метеорологическим условиям зимнего периода.

Известно, что в основе научных представлений о природе закаливания растений лежит теория И.И. Туманова, развитая в трудах И.М. Васильева, П.А. Власюк, Д.П. Проценко, А.К. Федорова, Ф. Кириченко и других ученых (Туманов, 1979; Проценко и др., 1969; Федорова, 1972). И.И. Туманов, в частности, установил, что морозо- и зимостойкость растений в значительной степени определяется условиями их вхождения в зимний покой. Согласно теории закаливания, подготовка растений озимой пшеницы к перезимовке проходит в два этапа (Туманов, 1979).

Первая фаза закаливания начинается во второй половине осени, в условиях хорошего освещения, когда в ночные часы температура воздуха существенно снижается. Оптимальными считаются температуры воздуха +6...+10°C днем и до +2...+3°C ночью. Многолетние исследования показывают (Литвиненко и др., 2004; Нетис, 2011), что в годы, когда в период закаливания наблюдается преимущественно облачная погода с низкой интенсивностью света, растения озимой пшеницы плохо закаливаются и характеризуются низким уровнем формирования морозостойкости. В такие годы в узлах кущения накапливается мало сахаров – около 20-28%, тогда как при нормальных условиях закаливания – 35-40% и больше.

Н.А. Максимов также прямо указывал на то, что в тех районах, где осенью много ясных дней, озимые вступают в зиму более закаленными, нежели в районах, где преобладают пасмурные дни. Наилучшие условия для закаливания – наличие днем температур воздуха до $+10...+15^{\circ}\text{C}$, а ночью ниже 0°C не менее 15 дней. По данным Гасснера и Гримме, для лучшего закаливания сначала необходимо 10 дней с температурой $+5^{\circ}\text{C}$, а потом 5 дней с температурой -2°C (Яковлев, 1966). В.М. Личикаки утверждает, что первая фаза закаливания озимых происходит не только в ясные дни, но и при рассеянном свете (Личикаки, 1974).

Осенью, в солнечные дни, у растений пшеницы при положительных температурах воздуха могут сравнительно интенсивно идти процессы фотосинтеза, но в вечерние, ночные и утренние часы, при снижении температуры воздуха, избыток продуктов фотосинтеза, который образуется и не используется на ростовые процессы, идет на образование и накопления углеводов в листьях и узлах кущения растений озимой пшеницы (Ковтун и др. 1990; Антоненко, 2002). После окончания первой фазы закаливания растения озимой пшеницы выдерживают снижение температуры почвы на глубине узла кущения до -12°C (Туманов, 1979; Польвовий, 2013).

Переход температуры воздуха через 0°C в сторону снижения температур воздуха принимается за прекращение периода первой фазы закаливания. И.И. Туманов рекомендует закаливать растения на протяжении 7-8 дней (Туманов, 1979). Однако, по мнению других ученых (Нетис, 2011), первая фаза закаливания длится приблизительно 20 дней.

Согласно И.И. Туманову, вторая фаза закаливания проходит при температурах воздуха $-2...-5^{\circ}\text{C}$ и не требует наличия света. Продолжительность второй фазы, по мнению И.И. Туманова, составляет 3-5 дней. Н.П. Панченко считает, что вторая фаза закаливания растений проходит при температуре -3°C и составляет 8-12 дней (Панченко, 1960), освещение растений в этот период способствует увеличению содержания сахаров в тканях растений и повышению уровня морозостойкости. Результаты (Ковтун и др., 1990) подтверждают положительное влияние солнечного света на процесс накопления сахаров осенью при отрицательных температурах воздуха.

Интерес к выяснению роли сахаров в процессе перезимовки озимых растений обусловлен тем, что сахара являются основным энергетическим веществом для протекания жизненных процессов, прежде всего – дыхания зимующих растений. Защитная роль сахаров заключается в увеличении концентрации клеточного сока, уменьшении массы внутриклеточного льда и, тем самым, защите коллоидной массы цитоплазмы от коагуляции при воздействии низких температур. Резкий рост морозостойкости во вторую фазу закаливания происходит только в растениях, которые предварительно накопили достаточный запас сахаров.

Морозостойкость растений формируется, в основном, начиная с устойчивого перехода температуры воздуха через 0°C и дальнейшего ее понижения до -10°C. Этими условиями определяется период второй фазы закаливания (Личикаки, 1974). После прохождения второй фазы закаливания, критическая температура вымерзания на глубине узла кущения озимой пшеницы среднеморозостойких сортов снижается до -18°C, а высокоморозостойких – до -20°C и ниже (Туманов, 1979; Польвовий, 2013).

Несмотря на существенные достижения в исследованиях морозостойкости озимой пшеницы, лишь незначительное количество моделей посвящено влиянию генетических и экологических факторов на зимовку растений (Антоненко, 2002; Bergjord et al., 2008; Lecomte et al., 2003; Fowler et al., 1999; Ritchie et al., 1985; Gusta et al., 1977). В течение последних 20-ти лет для культуры пшеницы было разработано более 70 моделей, имитирующих изменения продуктивности культуры в ответ на воздействие факторов окружающей среды (Ritchie et al., 1985; Hunt et al., 1995; Porter et al., 2005; McMaster et al., 2003). На современном этапе развития моделирования, к моделям, которые имитируют период перезимовки растений озимой пшеницы можно отнести модели FROSTOL (Bergjord et al., 2008), CERES-Wheat, канадскую модель, разработанную D.V. Fowler et al. (1999) и модель, разработанную Lecomte et al. (2003).

Математическое описание и моделирование периода осенней вегетации и формирования зимостойкости дает возможность получения данных о кустистости, накоплении сахаров в листьях и узлах кущения растений озимой пшеницы, оводненности тканей и дальнейшего прогнозирования перезимовки растений.

Целью исследования является моделирование формирования зимостойкости растениями озимой пшеницы, описание структуры разработанной модели и результатов проведенных численных экспериментов.

Описание модели формирования зимостойкости растениями озимой пшеницы

В основу концепции моделирования формирования зимостойкости растениями озимой пшеницы положено понятие о наличии двух фаз закаливания озимых культур под влиянием агрометеорологических условий осеннего периода.

Первая фаза проходит при условиях высокого уровня освещения, когда в ночные часы температура воздуха существенно снижается; вторая фаза проходит при температурах воздуха -2...-5°C.

Таким образом, в модели формирования зимостойкости растениями озимой пшеницы моделируются следующие физиологические и биохимические процессы, обусловленные генотипом, и происходящие в растении под влиянием агрометеорологических условий:

- процессы фотосинтеза, дыхания, роста и развития растений;

- формирование надземной и подземной части растений;
- формирование побегов кущения;
- создание резервов фотосинтеза и накопления сахаров в надземной части и узлах кущения растений;
- количество свободной и связанной воды в клетках растений.

Блок-схема модели представлена на рис. 1.

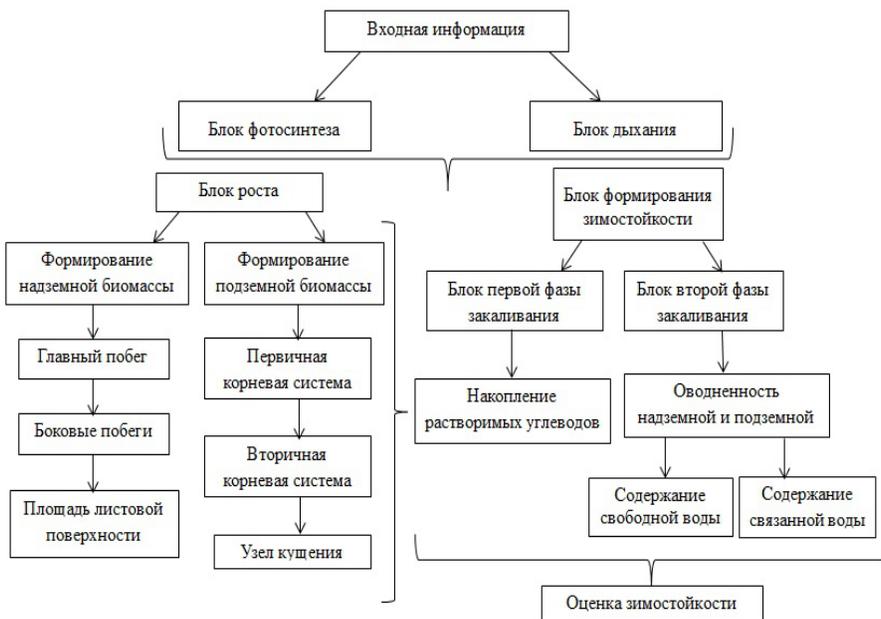


Рисунок 1 – Блок-схема динамической модели формирования зимостойкости растениями озимой пшеницы в осенне-зимний период.

На первом этапе модель описывает процессы фотосинтеза и дыхания при переходе растений озимой пшеницы на самостоятельное автотрофное питание после появления всходов. Далее описываются процессы формирования надземной и подземной части растений. При переходе среднесуточной температуры воздуха через $+5^{\circ}\text{C}$ в сторону понижения описываются процессы накопления легкорастворимых углеводов в листьях и узлах кущения растений озимой пшеницы. При переходе среднесуточной температуры воздуха через 0°C моделируется содержание связанной и свободной воды в растительных клетках. Уровень закаливания оценивается по количеству накопленных сахаров в узлах кущения и листьях растений и по отношению связанной и свободной воды.

Моделирование осенней вегетации озимой пшеницы, в первую очередь, включает в себя количественное описание процессов фотосинтеза, дыхания и роста. Фотосинтез – основной процесс образования органических веществ в клетках растений.

Процесс фотосинтеза описан полуэмпирической формулой (Бихеле и др., 1980), в которой помимо таких факторов внешней среды, как фотосинтетически активная радиация (ФАР) и концентрация CO_2 в атмосфере, учитывается также влияние уровня минерального питания, фазы развития растений, температурного режима и влагообеспеченности растений (Полевой, 1988):

$$\Phi = \frac{1}{1/\Phi_{pot} K_{\Phi}(N_{str}^L) + 1/(a_C C_0) + 1/(a_{\Phi} \Pi)} \min \left\{ \alpha_{\Phi}, \Psi_{\Phi}, \frac{ET}{ET_{pot}} \right\}, \quad (1)$$

где: Φ_{pot} – интенсивность потенциального фотосинтеза, $\text{мг CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$;

a_C – наклон углекислотной кривой фотосинтеза, отн. ед.;

C_0 – концентрация CO_2 в атмосфере;

a_{Φ} – наклон световой кривой фотосинтеза, $\text{мг CO}_2 \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1} / (\text{Вт} \cdot \text{м}^{-2})$;

Π – поглощенная растительным покровом ФАР, $\text{Вт} \cdot \text{м}^{-2}$;

α_{Φ} – онтогенетическая кривая фотосинтеза, функция, описывающая изменение способности к фотосинтезу в течение вегетации, отн. ед.;

Ψ_{Φ} – температурная кривая фотосинтеза, отн. ед.;

$K_{\Phi}(N_{str}^L)$ – коэффициент обеспеченности растений элементами минерального питания, отн. ед.;

ET – суммарное испарение, $\text{мм} \cdot \text{дм}^{-1}$;

ET_{pot} – испаряемость, $\text{мм} \cdot \text{дм}^{-1}$.

Часть ассимилированного в процессе фотосинтеза углерода затрачивается на дыхание растений (R), включающее в себя дыхание роста и дыхание поддержания структур, которые моделируются с использованием концепции (McCree, 1970), с учетом изменения интенсивности дыхания в онтогенезе (Полевой, 1988) и под влиянием температуры воздуха (Curry, 1971):

$$\frac{dR}{dt} = \alpha_R \left[C_G \frac{dm}{dt} + C_m m \varphi_R \right], \quad (2)$$

где: α_R – онтогенетическая кривая дыхания, отн. ед.;

C_G – коэффициент затрат на дыхание роста, отн. ед.;

C_m – коэффициент затрат на дыхание поддержания, $\text{г (сух. вещ.)} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$;

m – масса растений, г/м^2 ;

φ_R – температурная кривая дыхания, отн. ед.

После появления первого зеленого листка появляются второй и третий зародышевые листья, при достаточном увлажнении продолжается рост первой и второй пары зародышевых корней, появляются колеоптильные корни, т.е. формируется первичная корневая система. Одновременно с этим, часть стебля бывшего зародышевого побега превращается в узел кущения главного (материнского) побега. Фаза кущения главного побега пшеницы начинается с появлением над поверхностью почвы первого бокового побега. Процесс побегообразования и кущения происходит практически параллельно. Боковые побеги 1-го порядка формируют побеги 2-го, а побеги 2-го порядка – побеги 3-го и т.д. С наступлением фазы кущения развиваются вторичные (узловые) корни, растущие из узлов кущения сначала главного, затем и боковых побегов (Орлюк и др., 2002).

Для появления каждого очередного бокового побега кущения необходима определенная сумма эффективных температур воздуха и суммарной солнечной радиации. Исходя из этого, уравнение скорости образования боковых побегов кущения имеет следующий вид:

$$\frac{dN_{б.п.}}{dt} = \begin{cases} \frac{2,3b_{б.п.}(10^{a_{б.п.}-b_{б.п./T}}) * N_{б.п.}^{max}}{(1+10^{a_{б.п.}-b_{б.п./T}})^2} \min \{k_{б.п.}(Q), k_{б.п.}(\sum T_{эф.})\}, & \text{при } W_{0-20} > W_{0-20}^{crit} \\ 0, & \text{при } W_{0-20} \leq W_{0-20}^{crit}; \sum T_{эф.} \leq \sum T_{эф.}^{нач.кущ.} \end{cases} \quad (3)$$

где:

$\frac{dN_{б.п.}}{dt}$ – скорость образования боковых побегов кущения, г/м²•сут;

$N_{б.п.}^{max}$ – максимально возможное в данных условиях количество побегов кущения, шт./раст.;

$k_{б.п.}(Q), k_{б.п.}(\sum T_{эф.})$ – функции обеспеченности необходимого количества солнечной радиации и тепла, отн. ед.;

W_{0-20}^{crit} – критическое содержание влаги в пахотном слое почвы, при котором кущение не происходит, мм;

$\sum T_{эф.}^{нач.кущ.}$ – необходимая сумма эффективных температур для начала кущения, °С;

$a_{б.п.}$ и $b_{б.п.}$ – параметры.

Величина максимально возможного в данных условиях количе-

ства побегов, которое будет обеспечено ассимилятами, определяется по формуле:

$$N_{\text{б.п.}}^{\text{max}} = \frac{dm_{\text{б.п.}}^{\text{рез.}}/dt}{G_{\text{б.п.}}^{\text{max}}}, \quad (4)$$

где:

$N_{\text{б.п.}}^{\text{max}}$ – максимально возможное в данных условиях количество побегов, шт./раст.;

$\frac{dm_{\text{б.п.}}^{\text{рез.}}}{dt}$ – резерв ассимилятов, остающийся после удовлетворения потребностей главного побега в ассимилятах, г/м²•сут.

Резерв ассимилятов находится как разность между количеством ассимилятов, направленных в надземную часть растения, и количеством ассимилятов, поступивших в главный побег:

$$\frac{dm_{\text{б.п.}}^{\text{рез.}}}{dt} = \frac{dm_{\text{надз.}}}{dt} - \frac{dm_{\text{г.п.}}}{dt}, \quad (5)$$

где:

$\frac{dm_{\text{надз.}}}{dt}$, $\frac{dm_{\text{г.п.}}}{dt}$ – прирост биомассы соответственно надземной части растения и главного побега, г/м²•сут;

$G_{\text{б.п.}}^{\text{max}}$ – максимально возможный в данных условиях прирост биомассы боковых побегов, определяемый как:

$$G_{\text{б.п.}}^{\text{max}} = (m_{\text{б.п.}} \cdot G_{\text{б.п.}}^{\text{abs}}) \min \{k_{\text{б.п.}}(T_{\text{в}}), k_{\text{б.п.}}(W)\}, \quad (6)$$

где:

$m_{\text{б.п.}}$ – биомасса боковых побегов, г/м²•сут;

$G_{\text{б.п.}}^{\text{abs}}$ – абсолютный прирост биомассы боковых побегов, г/м²•сут;

$k_{\text{б.п.}}(T_{\text{в}})$, $k_{\text{б.п.}}(W)$ – функции влияния соответственно температуры воздуха и увлажнения почвы на рост боковых побегов, безразм.

Динамика биомассы надземной и подземной части растений озимой пшеницы описывается уравнениями вида (Curry, 1971; Reynolds et al. 1982):

$$\frac{dm_{\text{надз.}}}{dt} = \left(\frac{d\Phi}{dt} - \frac{dR}{dt} \right) \cdot \gamma_{\text{надз.}}; \quad (7)$$

$$\frac{dm_{\text{подз.}}}{dt} = \left(\frac{d\Phi}{dt} - \frac{dR}{dt} \right) \cdot (1 - \gamma_{\text{надз.}}), \quad (8)$$

где:

$\frac{dm_{\text{надз.}}}{dt}$, $\frac{dm_{\text{подз.}}}{dt}$ – прирост биомассы соответственно подземной и надземной части растений, г/м²•сут;

$\gamma_{\text{надз.}}$ – ростовая функция надземной части растений, безразм.

Прирост надземной массы распределяется первоначально в главный побег, затем в боковые побеги 1-го, 2-го и последующих порядков:

$$\frac{dm_{\text{г.п.}}}{dt} = \gamma_{\text{г.п.}} \cdot \frac{dm_{\text{надз.}}}{dt}, \quad (9)$$

$$\frac{dm_{\text{б.п.1}}}{dt} = \gamma_{\text{б.п.1}} \cdot \left(\frac{dm_{\text{надз.}}}{dt} - \frac{dm_{\text{г.п.}}}{dt} \right), \quad (10)$$

$$\frac{dm_{\text{б.п.n}}}{dt} = \gamma_{\text{б.п.n}} \cdot \left(\frac{dm_{\text{надз.}}}{dt} - \frac{dm_{\text{г.п.}}}{dt} - \sum_i^{n-1} \frac{dm_{\text{б.п.i}}}{dt} \right), \quad (11)$$

где:

$\frac{dm_{\text{б.п.1}}}{dt}$, $\frac{dm_{\text{б.п.i}}}{dt}$, $\frac{dm_{\text{б.п.n}}}{dt}$ – прирост биомассы боковых побегов 1-го, i-го, n-го порядков, г/м²•сут;

$\gamma_{\text{г.п.}}$, $\gamma_{\text{б.п.1}}$, $\gamma_{\text{б.п.n}}$ – функции распределения ассимилятов для главного и боковых побегов, безразм.

Площадь ассимилирующей поверхности описывается уравнением вида:

$$L^{j+1} = L^j + \frac{\Delta m_l^j}{\sigma}, \quad (12)$$

где:

L^{j+1} – относительная площадь листьев, м²/м²;

Δm_l^j – прирост сухой биомассы листьев, г/м²•сут;

σ – удельная поверхностная плотность листьев, г/м².

Поток питательных веществ в подземную часть растений направляется на формирование первичной, вторичной корневой системы и узла кущения:

$$\frac{dm_{r1}}{dt} = \gamma_{r1} \cdot \frac{dm_{\text{подз.}}}{dt}; \quad (13)$$

$$\frac{dm_{r2}}{dt} = \gamma_{r2} \cdot \frac{dm_{\text{подз.}}}{dt}; \quad (14)$$

$$\frac{dm_{\text{у.к.}}}{dt} = \gamma_{\text{у.к.}} \cdot \frac{dm_{\text{подз.}}}{dt}, \quad (15)$$

где:

$\frac{dm_{r1}}{dt}, \frac{dm_{r2}}{dt}, \frac{dm_{\text{у.к.}}}{dt}$ – прирост биомассы соответственно первичной, вторичной корневой системы и узла кущения, г/м²•сут;

$\gamma_{r1}, \gamma_{r2}, \gamma_{\text{у.к.}}$ – ростовые функции соответственно первичной, вторичной корневой системы и узла кущения, безразм.

Во второй половине осени снижение среднесуточной температуры воздуха вызывает торможение ростовых процессов. Из-за нехватки тепла растения растут слабо, а образующийся избыток продуктов фотосинтеза, не используемый на ростовые процессы, ведет к образованию в надземной части и узлах кущения углеводов, которые выполняют функцию защитных веществ, обеспечивающие подготовку растений к зимовке, то есть происходит процесс закаливания растений.

Моделируется изменение механизма распределения ассимилятов между продолжающими замедленный рост органами растений и создание резерва ассимилятов, превращающегося в сахара, после устойчивого перехода температуры воздуха через +5°С. Количество продуктов фотосинтеза сравнивается с максимально возможной величиной прироста надземной и подземной биомассы растений, которые определяются аналогично уравнению (6). Прирост массы надземной и подземной части растений определяется как:

$$\frac{dm_{\text{надз.}}}{dt} = \begin{cases} G_{\text{надз.}}^{\text{max}}, & \text{если } \frac{d\Phi}{dt} > G_{\text{надз.}}^{\text{max}} + G_{\text{подз.}}^{\text{max}} \\ \left(\frac{G_{\text{надз.}}^{\text{max}}}{G_{\text{надз.}}^{\text{max}} + G_{\text{подз.}}^{\text{max}}} \right) \cdot \frac{d\Phi}{dt} - \frac{dR_{\text{надз.}}}{dt}, & \text{если } \frac{d\Phi}{dt} < G_{\text{надз.}}^{\text{max}} + G_{\text{подз.}}^{\text{max}} \end{cases}; \quad (16)$$

$$\frac{dm_{\text{подз.}}}{dt} = \begin{cases} G_{\text{подз.}}^{\text{max}}, & \text{если } \frac{d\Phi}{dt} > G_{\text{надз.}}^{\text{max}} + G_{\text{подз.}}^{\text{max}} \\ \left(\frac{G_{\text{подз.}}^{\text{max}}}{G_{\text{надз.}}^{\text{max}} + G_{\text{подз.}}^{\text{max}}} \right) \cdot \frac{d\Phi}{dt} - \frac{dR_{\text{подз.}}}{dt}, & \text{если } \frac{d\Phi}{dt} < G_{\text{надз.}}^{\text{max}} + G_{\text{подз.}}^{\text{max}} \end{cases}. \quad (17)$$

Избыток продуктов фотосинтеза определяем как разность:

$$\frac{dm_{\text{рез.}}}{dt} = \frac{d\Phi}{dt} - (G_{\text{надз.}}^{\text{max}} + G_{\text{подз.}}^{\text{max}}), \quad (18)$$

где: $\frac{dm_{\text{рез.}}}{dt}$ – резерв продуктов фотосинтеза, образующийся после удовлетворения потребностей подземной и надземной части растений в ассимилятах, г/м²•сут.

Концентрация возникающих резервных продуктов фотосинтеза определяется как отношение

$$mc_{\text{рез.}} = \frac{m_{\text{рез.}}}{M}, \quad (19)$$

где: $mc_{\text{рез.}}$ – концентрация избытка продуктов фотосинтеза в растениях, мг/г•сут;

M – масса растения, г/м²•сут.

Процесс образования растворенных углеводов в надземной части и узле кущения растений определим по уравнениям типа Михаэлиса-Ментен:

$$\frac{dCS_{\text{надз.}}}{dt} = \frac{\frac{dCS_{\text{надз.}}^{\text{pot}}}{dt} \cdot mc_{\text{рез.}} \cdot K_{\text{надз.}}^{\text{M-M}}}{\frac{dCS_{\text{надз.}}^{\text{pot}}}{dt} + (mc_{\text{рез.}} \cdot K_{\text{надз.}}^{\text{M-M}})}, \quad (20)$$

$$\frac{dCS_{\text{у.к.}}}{dt} = \frac{\frac{dCS_{\text{у.к.}}^{\text{pot}}}{dt} \cdot mc_{\text{рез.}} \cdot K_{\text{у.к.}}^{\text{M-M}}}{\frac{dCS_{\text{у.к.}}^{\text{pot}}}{dt} + (mc_{\text{рез.}} \cdot K_{\text{у.к.}}^{\text{M-M}})}, \quad (21)$$

где:

$\frac{dCS_{\text{надз.}}}{dt}$, $\frac{dCS_{\text{у.к.}}}{dt}$ – скорость образования сахаров в надземной части и узле кущения, мг/сут;

$\frac{dCS_{\text{надз.}}^{\text{pot}}}{dt}$, $\frac{dCS_{\text{у.к.}}^{\text{pot}}}{dt}$ – потенциальная скорость образования сахаров в надземной части и узле кущения, мг/сут;

$K_{\text{надз.}}^{\text{M-M}}$, $K_{\text{у.к.}}^{\text{M-M}}$ – константы Михаэлиса-Ментен для надземной части и узла кущения, мг/г.

Сумма растворимых сахаров определяется отдельно для надземной части растений $SmCS_{\text{надз.}}$ и узлов кущения $SmCS_{y.k.}$.

Во вторую фазу закаливания происходит обезвоживание тканей растений и переход свободной воды в связанную. Различие свойств свободной и связанной воды определяется их различным физиологическим значением. Содержание свободной воды определяет интенсивность физиологических процессов, а содержание связанной – устойчивость растений к неблагоприятным условиям среды. Повышенное содержание свободной воды в растительных клетках ведет к усилению процессов роста, обмена веществ, дыхания и тем самым способствует повышению продуктивности растений в оптимальных условиях существования. Однако, в неблагоприятных условиях преимущество получают растения, имеющие повышенное содержание связанной воды, способствующее сохранению большего количества незамерзающей воды при температуре ниже нуля, что является одним из факторов, повышающих морозостойкость растений (Гусев, 1974).

Оводненность подземной части рассчитывается как:

$$W_{\text{овод.подз.}} = (89 - 0,038 \cdot k_{\text{ов.}}(\sum T_{\text{эф.}}) + 65) \cdot k_{\text{ов.}}(W), \quad (22)$$

где: $k_{\text{ов.}}(\sum T_{\text{эф.}})$, $k_{\text{ов.}}(W)$ – функции влияния соответственно тепла и влагообеспеченности, безразм.

Количество связанной воды в подземной части растений определяется по формуле:

$$S_{\text{свод.подз.}} = S_{\text{свод.подз.}} \cdot k_{\text{связ.в.}}(T_{\text{в}}), \quad (23)$$

где: $k_{\text{связ.в.}}(T_{\text{в}})$ – функция влияния температуры воздуха, безразм.

Количество свободной воды в подземной части растений определяется по формуле:

$$S_{\text{сввод.подз.}} = W_{\text{овод.подз.}} - S_{\text{свод.подз.}} \quad (24)$$

Полевые и лабораторные исследования

Объектами исследования были 5 сортов озимой пшеницы: Одесская 16, Одесская 267, Антоновка, Альбатрос одесский и Струмок, которые были высеяны на полях Одесского Селекционно-генетического института – Национального центра семеноводства и сортоизучения 25 сентября и 2 октября 2013 года. Повторность опыта

трехкратная, площадь участка – 2 м². Сев осуществлялся протравленными семенами сеялкой Дунаевского на базе трактора Т-16. Осенью осуществлялась подкормка растений N₄₀P₄₀K₄₀ нитроаммофоски (Нетис, 2011).

После появления первого листа один раз в сутки отбирались пробы по 50 растений каждого сорта для определения содержания легкорастворимых сахаров в надземной части и узлах кущения растений, общей оводненности тканей растений, наличие свободной и связанной воды. Содержание сахаров определялось антроновым методом (Филиппович, 1975). Определение общей оводненности и наличие связанной и свободной воды проводилось весовым методом (Ермаков, 1972). В статье приведены усредненные результаты исследований по пяти сортам озимой пшеницы первого срока сева.

Результаты моделирования и обсуждение

Большинство начальных параметров модели были получены в ходе лабораторно-полевых экспериментальных исследований. Часть параметров была получена путем проведения анализа имеющихся литературных данных, а также оптимизации и ручной подборки численных значений параметров.

Модель имеет суточный временной шаг. В качестве входной информации в модели используются: максимальная, средняя и минимальная температуры воздуха, суточное поступление солнечной радиации, запасы продуктивной влаги в слое почвы 0-20 см и сумма осадков.

По данным Одесской гидрометеорологической обсерватории при сложившихся температурных условиях 2013-2014 гг., прекращение осенней вегетации озимой пшеницы наблюдалось 26 ноября, при переходе среднесуточной температуры воздуха через +5°C. При посеве озимой пшеницы 25 сентября, сумма активных температур воздуха за период посев – прекращение осенней вегетации составила 613°C, а продолжительность периода составила 63 дня.

Одним из метеорологических факторов, влияющих на динамику сухой биомассы растений озимой пшеницы, является количество выпавших осадков за рассматриваемый период. Согласно экспериментальным результатам, значительное увеличение сухой биомассы надземной части растений наблюдалось 3-11 октября после выпадения осадков, и увеличилось в 1,5 раза (с 0,15 г до 0,26 г на 10 растений). После дождей, которые наблюдались 20-28 ноября, величина сухой биомассы надземной части растений увеличилась соответственно с 1,2 до 1,6 г на 10 растений. При переходе среднесуточной температуры воздуха через +5°C прирост сухой биомассы стал незначительным и на 25 декабря величина сухой биомассы надземной части растений составила 2,5 г на 10 растений (рис. 2).

Рассчитанная с помощью модели величина сухой биомассы надземной части растений сева равна 1,8 на 10 растений.

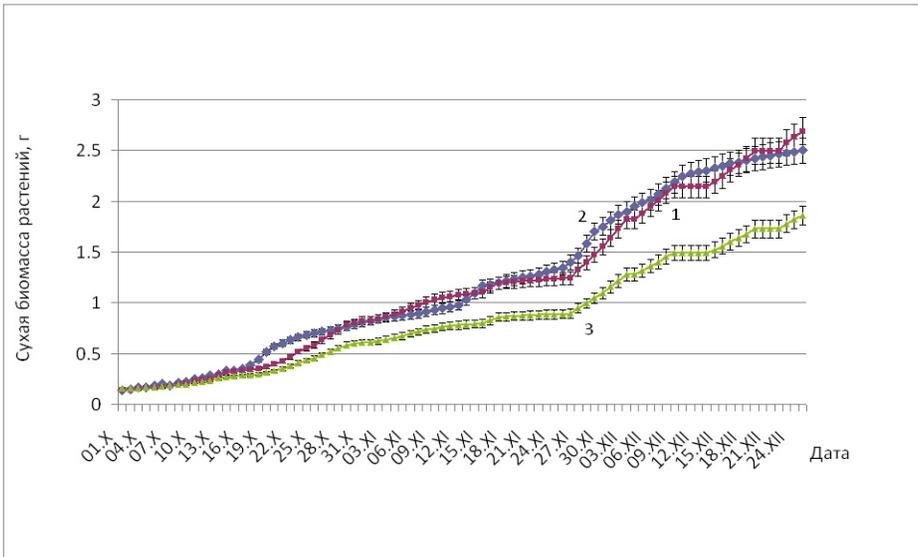


Рисунок 2 – Рассчитанная по модели (1) и фактическая (2) динамика сухой биомассы надземной и рассчитанной по модели (3) подземной частей растений озимой пшеницы, ($P < 0,05$).

Согласно нашим исследованиям, значительное влияние на содержание сахаров в надземной части и узлах кущения растений озимой пшеницы имеет интенсивность освещения. Например, с 20 по 28 октября и в период с 4 по 7 ноября, когда уровень суммарной солнечной радиации был высоким, содержание растворимых углеводов в надземной части растений увеличивалось соответственно с 14 до 25% и с 8 до 10% (рис. 3).

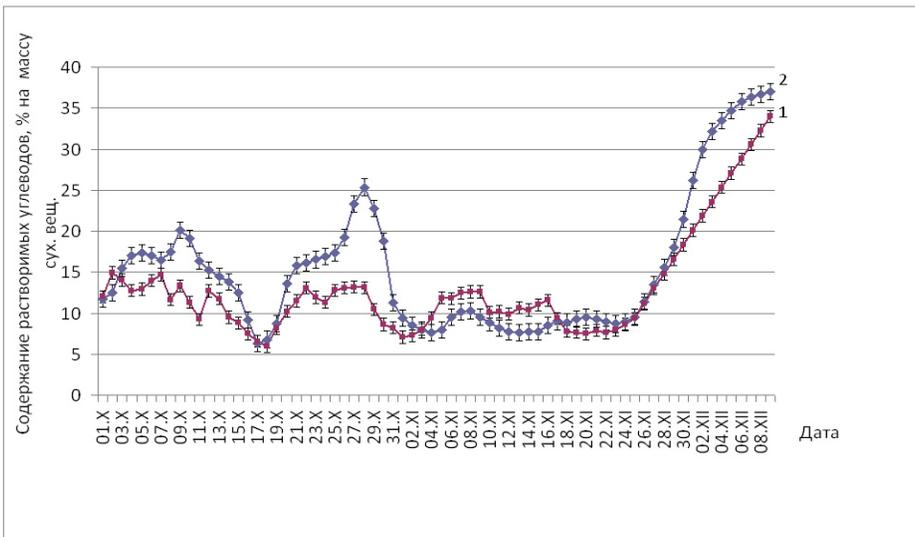


Рисунок 3 – Рассчитанная по модели (1) и фактическая (2) динамика содержания растворимых углеводов в надземной части растений озимой пшеницы, ($P < 0,05$).

При наличии осадков и сплошной облачности 9-11 октября, содержание сахаров в надземной части растений уменьшилось с 20 до 16%; 11 октября содержание сахаров уменьшалось с 16% и на дату 17 октября составляло 6%.

Суммарное содержание растворимых углеводов в узлах кущения растений увеличилось с 7 до 21% в период 19-21 октября и с 17 до 25% в период 25-28 октября при высокой интенсивности освещения (рис. 4).

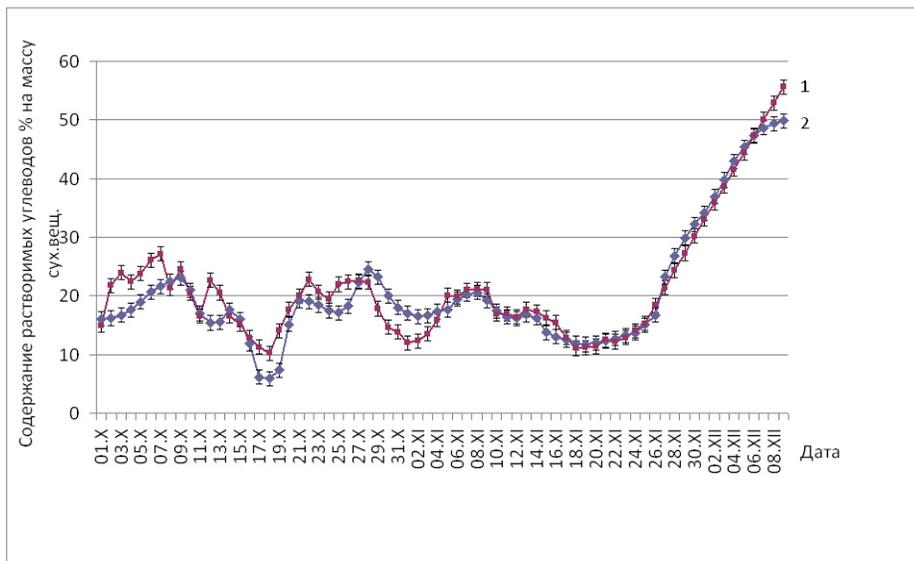


Рисунок 4 – Рассчитанная по модели (1) и фактическая (2) динамика содержания растворимых углеводов в узлах кущения растений озимой пшеницы, ($P < 0,05$).

При наличии осадков и сплошной облачности 9-11 октября, суммарное содержание сахаров в узлах кущения растений уменьшилось с 23 до 17%; 11 октября суммарное содержание сахаров уменьшалось с 17% и на дату 17 октября составляло 6%.

В год проведения исследований условия для прохождения первой фазы закаливания были благоприятными. При переходе среднесуточной температуры воздуха через $+5^{\circ}\text{C}$ в сторону ее снижения, наблюдалось существенное увеличение содержания сахаров в надземной части и узлах кущения растений озимой пшеницы.

Согласно нашим исследованиям содержание растворимых углеводов в надземной части растений до даты прекращения осенней вегетации увеличилось соответственно с 12 до 37% от массы сухого вещества. Содержание растворимых углеводов в узлах кущения растений до даты прекращения осенней вегетации увеличилось соответственно с 15 до 50% от массы сухого вещества, что указывает на высокий уровень закаливания растений.

Проведенный статистический анализ показал, что между содер-

жанием растворимых углеводов в надземной части растений и температурой воздуха прослеживается тесная отрицательная корреляционная связь. Коэффициент корреляции равен $r = -0,626$. Между содержанием растворимых углеводов в надземной части растений и уровнем освещенности прослеживается положительная корреляционная связь. Коэффициент корреляции равен $r = 0,506$.

Между содержанием растворимых углеводов в узлах кущения и температурой прослеживается также тесная отрицательная корреляционная связь. Коэффициент корреляции равен $r = -0,702$. Достаточно тесная связь прослеживается также и между содержанием растворимых углеводов в узлах кущения и уровнем освещенности. Коэффициент корреляции равен $r = 0,496$.

Для проверки адекватности модели в качестве начальных значений содержания сахаров в надземной части и узлах кущения растений озимой пшеницы принималось первое экспериментальное значение этого показателя в надземной части и узлах кущения растений в полевом исследовании. Для надземной части начальное модельное значение суммы сахаров равно 12% массы сухого вещества, а для узлов кущения – 16% массы сухого вещества.

Сопоставление рассчитанных с помощью модели значений надземной части биомассы растений с фактическими данными показало (рис. 2) хорошее согласование динамики и абсолютных значений биомассы. Рассчитанное значение динамики содержания растворимых углеводов в надземной части растений (рис. 3) и в узлах кущения также хорошо согласуется с данными полевого эксперимента.

Наличие модели, которая адекватно описывает процесс формирования зимостойкости позволило провести ряд численных экспериментов по оценке влияния агрометеорологических условий на формирование резервов продуктов фотосинтеза, прирост легкорасстворимых углеводов в первую фазу закаливания и динамику содержания свободной и связанной воды в растительных клетках во вторую фазу закаливания.

Наибольший прирост резервов продуктов фотосинтеза наблюдается при $\text{ФАР} = 0,9 \text{ кал/см}^2\text{мин}$ и температуре воздуха 15°C , наименьший прирост – при $\text{ФАР} = 0,1 \text{ кал/см}^2\text{мин}$ и температуре воздуха 5°C , при этом прирост резервов продуктов фотосинтеза уменьшается вдвое с 0,5 до 0,28 мг/сут (рис. 5).

При условии, что запасы влаги в слое 0-20 см близки к наименьшей влагоемкости (НВ) и при увеличении интенсивности ФАР до величины $0,9 \text{ кал/см}^2\text{мин}$, прирост резервов продуктов фотосинтеза увеличивается до 0,5 мг в сутки. При постепенном уменьшении влагообеспеченности почвы вплоть до 0,3 отн. ед. от НВ, прирост резервов продуктов уменьшается втрое и равен 0,15 мг в сутки.

Далее в ходе численного эксперимента было рассмотрено влия-

ние интенсивности освещенности и температуры воздуха на динамику прироста легкорастворимых углеводов в узлах кущения растений озимой пшеницы. При температуре воздуха выше 5°C и ясной погоде, наблюдается наибольший прирост легкорастворимых углеводов – от 3 до 5 мг в сутки. При облачной или пасмурной погоде, прирост легкорастворимых углеводов значительно уменьшается (до 2 мг в сутки).

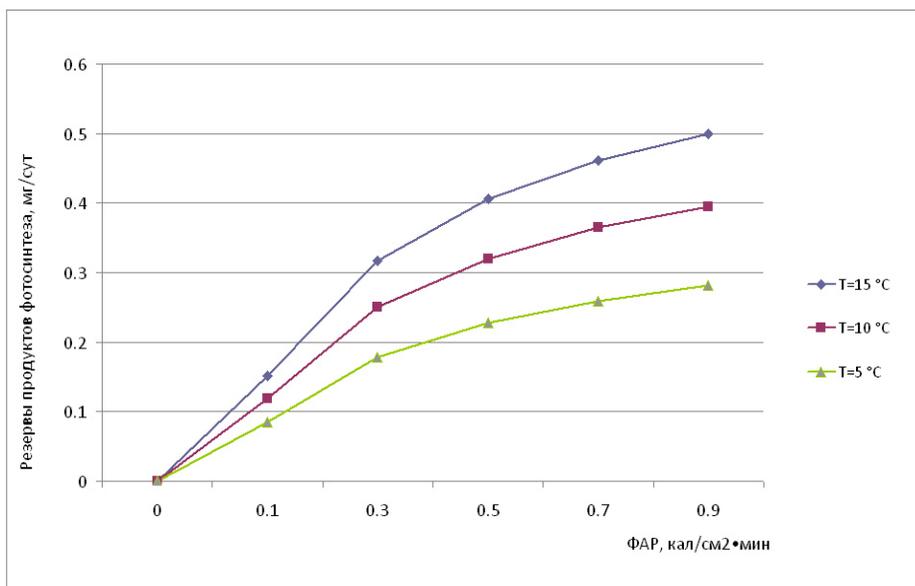


Рисунок 5 – Зависимость прироста резервов продуктов фотосинтеза в растениях озимой пшеницы в зависимости от интенсивности ФАР при различной температуре воздуха.

Как указывалось ранее, во вторую половину осени ход снижения температуры воздуха, в особенности в ночные часы, приводит к торможению ростовых процессов, и те продукты фотосинтеза, которые не используются на прирост надземной и подземной биомассы, идут на образование растворенных углеводов в тканях растения. С увеличением амплитуды температуры воздуха наблюдается увеличение прироста растворимых углеводов в тканях растения. Если при амплитуде температуры воздуха 3°C прирост растворимых углеводов в сутки равен 0,7-1,25 мг, то с увеличением амплитуды температуры воздуха до 15°C прирост углеводов увеличивается до 3-5 мг в сутки (рис. 6).

При увеличении длительности периода первой фазы закаливания до 20 дней, прирост растворимых углеводов увеличивается до 59% на массу сухого вещества. При уменьшении длительности периода первой фазы закаливания до 10 дней, прирост растворимых углеводов уменьшается и равен 44% на массу сухого вещества (рис. 7).

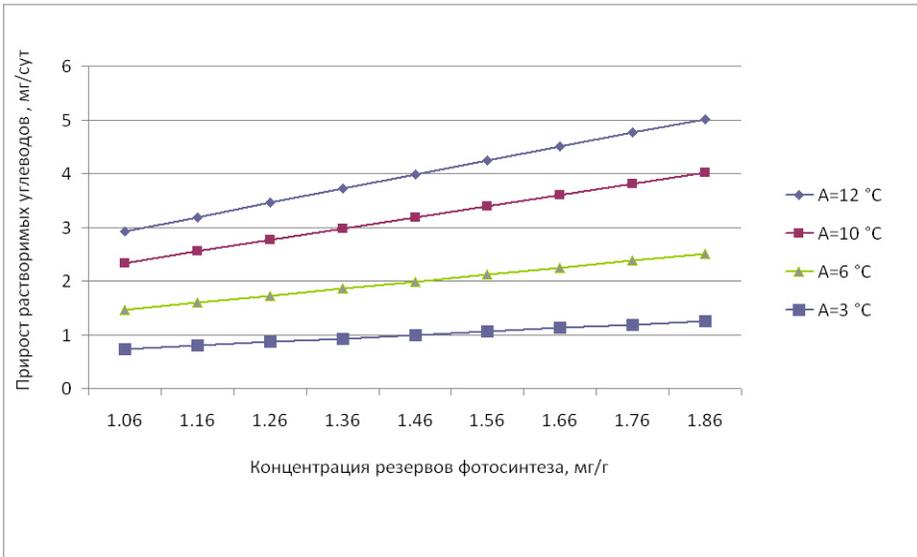


Рисунок 6 – Зависимость прироста растворимых углеводов от концентрации резервов фотосинтеза при различной амплитуде температур воздуха.

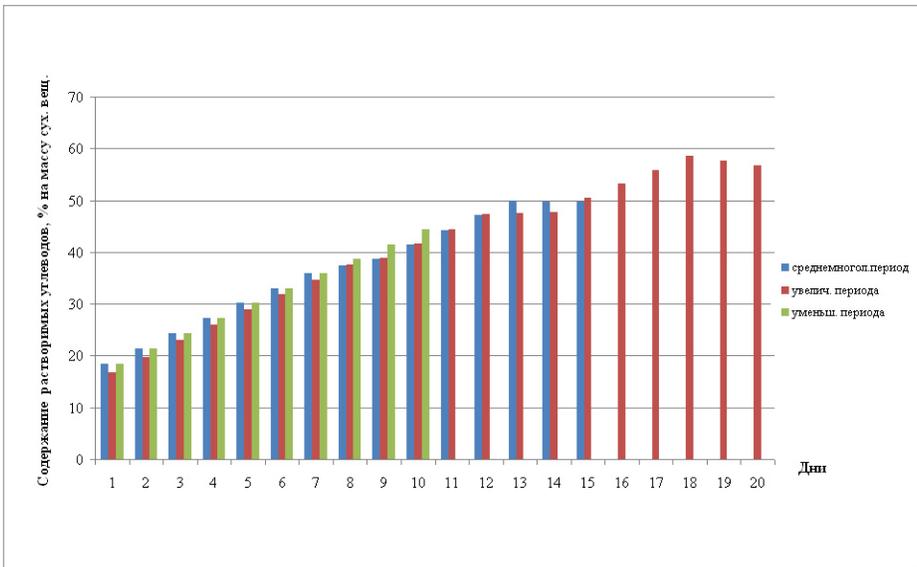


Рисунок 7 – Динамика накопления растворимых углеводов в зависимости от длительности первой фазы закаливания.

В период второй фазы закаливания прослеживается тесная зависимость между количеством связанной и свободной воды в растительных клетках и температурой воздуха ниже 0°C (рис. 8). При температуре равной 0°C отношение содержания связанной к свободной воде составляет 0,095, а при температуре -10°C это отношение увеличивается до 0,29. Таким образом, на фоне снижения

температуры воздуха происходит изменение фракционного состава воды за счет частичного перехода свободной воды в связанную, что существенно повышает зимостойкость растений.

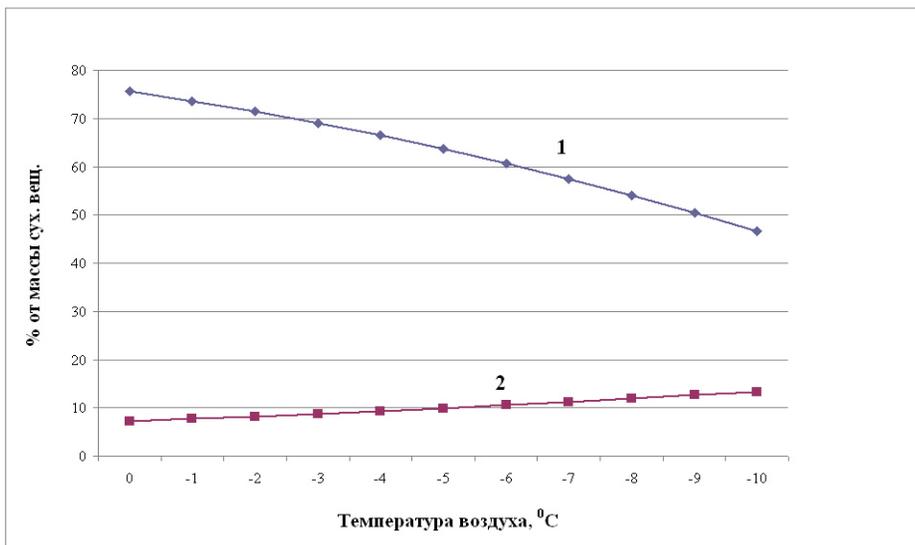


Рисунок 8 – Динамика содержания свободной (1) и связанной (2) воды в растительных клетках при температуре воздуха ниже 0°C.

Заключение

Разработана динамическая модель формирования зимостойкости растений озимой пшеницы, которая описывает процессы роста и развития растений, а также прохождение двух фаз осеннего закаливания под влиянием агрометеорологических условий осеннего периода вегетации.

Оценка адекватности модели показала, что средняя ошибка расчета модельных значений динамики накопления сухой биомассы надземной части растениями озимой пшеницы равны 8%. Средняя ошибка расчета модельных значений накопления сахаров в надземной части и узлах кущения растений равна соответственно 22 и 15%.

Установлена зависимость прироста резервов продуктов фотосинтеза от интенсивности ФАР и температуры воздуха: максимальный прирост наблюдается при сочетании высокой интенсивности ФАР (0,9 кал/см²мин) и температуры воздуха +15°C. Максимальный прирост легкорастворимых углеводов наблюдается при высоком уровне освещенности и высоком значении амплитуды температуры воздуха (A = 10-12°C). В период закаливания растений, при переходе температуры воздуха через 0°C в сторону отрицательных температур, отношение связанной воды к свободной увеличивается за счет перехода свободной воды в связанную.

Практическое использование разработанной динамической

модели формирования зимостойкости растениями озимой пшеницы облегчит процедуру принятия решений по применению агротехнических мероприятий при выращивании озимой пшеницы и оптимизации структуры посевных площадей сортов озимой пшеницы, направленной на получение высоких и стабильных урожаев.

Список литературы

Антоненко В.С. 2002. Динамическое моделирование роста, развития и формирования продуктивности озимой пшеницы. Киев: «АртЭк». 64 с.

Бихеле З.Н., Молдау Х.А., Росс Ю.К. 1980. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. – Л.: Гидрометеиздат. 223 с.

Гусев Н.А. 1974. Состояние воды в растении. – М.: Наука. 130 с.

Ермаков А.И. (ред.). 1972. Методы биохимического исследования растений. Изд. 2-е, перераб. и доп. – Л.: Колос. 456 с.

Ковтун И.И., Гойса Н.И., Митрофанов Б.А. 1990. Оптимизация условий возделывания озимой пшеницы по интенсивной технологии. – Л.: Гидрометеиздат. 288 с.

Литвиненко М.А. Лифенко С.П., Друз'як В.В., Друз'як В.Г. 2004. Вплив строків сівби і сублетальних зимових температур на виживаність та врожайність озимої пшениці. Вісник аграрної науки. №5, с. 27-31.

Личикаки В.Н. 1974. Перезимовка озимых культур. – М.: Колос. 207 с.

Нетіс І.Т. 2011. Пшениця озима на Півдні України. Херсон: Олдіплюс. 352 с.

Орлюк А.П., Гончарова К.В. 2002. Адаптивний і продуктивний потенціали пшениці. Херсон: Айлант. 263 с.

Панченко Н.П. 1960. Исследования по теории закаливания и их значение в повышении зимостойкости зерновых культур. В кн.: Зимостойкость сельскохозяйственных культур. – М.: с. 28-38.

Полевой А.Н. 1988. Прикладное моделирование и прогнозирование продуктивности посевов. – Л.: Гидрометеиздат. 320 с.

Польовий А.М. 2013. Сільськогосподарська метеорологія. Одеса: «ТЕС». 630 с.

Проценко Д.Ф., Власюк П.А., Колоша О.И. 1969. Зимостойкость зерновых культур. – М.: Колос. 383 с.

- Туманов И.И. 1979. Физиология закаливания и морозостойкости растений. – М.: Наука. 350 с.
- Федорова Н.А. 1972. Зимостойкость и урожайность озимой пшеницы. Киев: Урожай. 258 с.
- Филиппович Ю.Б. 1975. Практикум по общей биохимии: Учебн. пособие для студентов хим. специальностей пед. ин-тов. – М.: «Просвещение». 318 с.
- Яковлев Н.Н. 1966. Климат и зимостойкость озимой пшеницы. – Л.: Гидрометеиздат. 419 с.
- Bergjord A.K., Bonesmo H., Skjelvag A.O. 2008. Modelling the course of frost tolerance in winter wheat I. Model development. *Europ. J. Agronomy*. V. 28. pp. 321-330.
- Curry R.B. 1971. Dynamic simulation of plant growth, I. development of a model. *ASAE Trans.* V. 14, №5, pp. 946-959.
- Fowler D.B., Limin A.E., Ritchie J.T. 1999. Low-temperature tolerance in cereals: model and genetic interpretation. *Crop Sci.* V. 39. pp. 626-633.
- Gusta L.V., Fowler D.B. 1977. Factors affecting the cold survival of winter cereals, *Can. J. Plant Sci.* V. 57. pp. 213-219.
- Hunt L.A., Pararajasingham S. 1995. CROPSIM-WHEAT: A model describing the growth and development of wheat. *Can. J. Plant. Sci.* V. 75. pp. 619-632.
- Porter J.R., Semenov M.A. 2005. Crop responses to climatic variation. *Philos Trans R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 360(1463). pp. 2021-2035.
- Lecomte C., Giraud A., Aubert V. 2003. Testing a predicting model for frost resistance of winter wheats under natural conditions. *Agronomie.* V. 23. pp. 51-66.
- McCree K.J. 1970. An equation for the rate of respiration of white clover plants growth under controlled condition. In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Wageningen: Pudoc. pp. 221-229.
- McMaster G.S., Wilhelm W.W. 2003. Phenological responses of wheat and barley to water and temperature: Improving simulation models. *J. Agric. Science, Cambridge.* V. 141. №1, pp. 129-147.
- Reynolds J.F., Thornley J.H.M. 1982. A shoot: root partitioning model. *Ann. Bot.* V. 49, №5, pp. 585-597.
- Ritchie J.T., Godwin D.C., Otter-Nacke S. 1985. CERES Wheat. A simulation model of wheat growth and development college station. Texas: Texas A&M University Press.